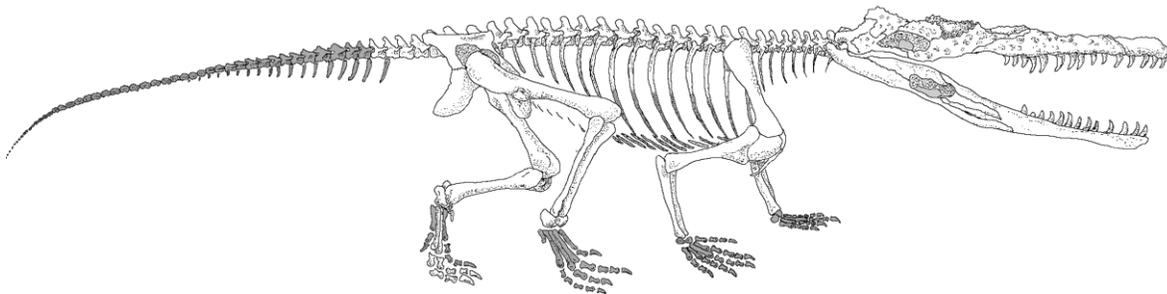


UNIVERSIDAD NACIONAL DE CUYO

PROBIOL

REVISIÓN OSTEOLOGICA, ANÁLISIS FILOGENÉTICO
y PALEOECOLOGÍA DE PROTEROCHAMPSIDAE
(REPTILIA - ARCOSAURIFORMES)



MARÍA JIMENA TROTTEYN

Tesis Doctoral

Directora: Julia Brenda Desojo

Instituto y Museo de Ciencias Naturales
Universidad Nacional de San Juan
CONICET

A mis padres que me apoyaron incondicionalmente....

A mi abuela Coya que me apoya y me acompaña siempre....

*¿Por qué la tierra es mi casa?
¿Por qué la noche es oscura?
¿Por qué la luna es blanca
que engorda como adelgaza?
¿Por qué una estrella se enlaza
con otra, como un dibujo?
Y ¿por qué el escaramujo
es de la rosa y del mar?
**Yo vivo de preguntar,
saber no puede ser lujo***

Silvio Rodríguez

RESUMEN

Históricamente los proterochámpsidos han sido considerados parte del clado Arcosauriformes, entidad tradicionalmente monofilética que incluye especies desde el Pérmico Tardío a la actualidad, los “Proterosuchidae”, Erythrosuchidae, *Euparkeria capensis* Broom y Archosauria. Los proterochámpsidos se distinguen del resto de los arcosauriformes por un cráneo muy deprimido, transversalmente expandido en el extremo posterior, hocico angosto y alargado longitudinalmente, narinas ubicadas sobre la línea media, ausencia del hueso postfrontal y presencia de un pie asimétrico. La familia Proterochampsidae se compone de cinco géneros triásicos registrados exclusivamente en Argentina y Brasil. En esta familia se incluyen las especies argentinas provenientes de la Formación Ischigualasto (Triásico Superior), Cuenca Ischigualasto-Villa Unión, *Proterochampsia barrionuevoi* Reig (PVSJ 77; PVSJ 606) y una nueva especie del género *Chanaresuchus* (PVSJ 567). Estos ejemplares se estudian detalladamente, siendo la primera descripción de los neurocráneos de ambas especies, así como la primer descripción de material poscraneano de *Proterochampsia barrionuevoi*. Con la información obtenida se realiza un análisis filogenético que incluye los proterochámpsidos diferenciados específicamente. Mediante este análisis se soporta la monofilia de los proterochámpsidos, la cual se sostiene con la sinapomorfía referida a la ausencia de dentículos en ambos lados de los dientes. También se presentan las siguientes relaciones internas del taxón: ((*Chanaresuchus sp. nov.* + *C. bonapartei*) + *Gualosuchus reigi*) + (*P. nodosa* + *P. barrionuevoi*)) y se propone una nueva definición de la Familia Proterochampsidae. En el marco filogenéticamente controlado obtenido se

proponen medidas de masa para los ejemplares estudiados y se infiere que los mismos debieron presentar la capacidad el estado de cinesis craneana Competente parcialmente cinético, rasgo compartido con algunos dinosaurios predadores. Tanto el análisis filogenético como el estudio paleoecológico realizado se verán complementados por futuros trabajos dirigidos a dilucidar la microanatomía, paleohistología, microestructura dentaria, así como la morfología de la cavidad encefálica en desarrollo.

CAPÍTULO 1

Introducción

Los proterochámpsidos son un grupo de arcosauriformes cuadrúpedos procedentes del Triásico Medio Tardío de América del Sur. Los arcosauriformes han sido considerados por numerosos autores como un grupo natural que incluye Proterosuchidae, Erythrosuchidae, *Euparkeria capensis* Broom 1913, y Archosauria (Gauthier, 1986; Gauthier *et al.*, 1989; Sereno, 1991; Parrish, 1993; Brochu, 2001) (Anexo 1-Figura 1).

Durante los años '60 y '70 los proterochámpsidos fueron asignados a diferentes clados y algunos taxones se relacionaron con los primeros cocodrilos (Reig, 1959, 1970; Sill, 1967) o con los fitosaurios (Walker, 1968). En 1967 Sill erigió la familia Proterochampsidae y describió por primera vez restos de un ejemplar proveniente de la Formación Ischigualasto (Cuenca Ischigualasto-Villa Unión) referido a *Proterochampsia barrionuevoi*, los que consistían en cráneo, vértebras y costillas cervicales. Posteriormente, Romer en 1971 describió dos nuevos taxones provenientes de la misma cuenca, pero de la Formación Chañares: *Chanaresuchus bonapartei* Romer, 1971 y *Gualosuchus reigi* Romer, 1971. Estos nuevos hallazgos llevaron a Romer (1971) y Bonaparte (1971) a descartar las hipótesis que relacionaban a los proterochámpsidos con los cocodrilos o fitosaurios. Ese mismo año Romer (1971) incluyó en la familia Proterochampsidae a los taxones previamente mencionados, arreglo que fue aceptado en los estudios sistemáticos subsecuentes (Benton y Clark, 1988; Sereno, 1991). Así mismo, Romer (1971) y Bonaparte (1971) consideraron a *Proterochampsia barrionuevoi* más cercanamente relacionado a los taxones provenientes de la Formación Chañares que a la especie brasilera *Cerritosaurus binsfeldi* Price, 1946. Con el advenimiento de la sistemática filogenética, Sereno y Arcucci (1990) y Sereno (1991) propusieron a los

proterochámpsidos como el grupo hermano de Archosauria (Anexo 1-Figura 2 A), propuesta soportada por análisis filogenéticos posteriores (e.g., Parrish, 1993; Juul, 1994; Brusatte *et al.*, 2008) (Anexo 1-Figura 1 y 2). En una reciente contribución Dilkes y Sues (2009) redescubren al controvertido taxón *Doswellia kaltenbachi* Weems, 1980 del Triásico Tardío de América del Norte e incluyen en su análisis filogenético a los pocos conocidos arcosauriformes provenientes de China: *Yonghesuchus sangbiensis* Wu *et al.*, 2001 y *Turfanosuchus dabanensis* Young, 1973. En este aporte Dilkes y Sues (2009) consideran a los proterochámpsidos como el grupo hermano de *Doswellia*, estando este clado más cercanamente relacionado con Archosauria (Anexo 1-Figura 2 B). Sin embargo, Ezcurra *et al.* (2010 a) en el marco de la descripción del arcosauriforme *Koilamasuchus gonzalezdiaz* Ezcurra *et al.*, 2010, proveniente de la Formación El Tranquilo (Cuenca Cuyana), proponen una ubicación más basal para *Chanaresuchus*, siendo el clado compuesto por *Vancleavea* + *Doswellia* el grupo hermano de Archosauria (Anexo 1-Figura 2 C).

La composición de la Familia Proterochampsidae ha tenido numerosas interpretaciones según diferentes autores a lo largo del tiempo, estando para Gauthier (1984) conformada por *Cerritosaurus binsfeldi* Price, 1946, *Chanaresuchus bonapartei* Romer, 1971, *Gualosuchus reigi* Romer, 1971 y *Proterochampsa* Reig, 1959. Según Barberena (1982), Proterochampsidae se compone de cinco especies agrupadas en cuatro géneros: *Proterochampsa barrionuevoi* (Reig, 1959); *Proterochampsa nodosa* (Barberena, 1982); *Chanaresuchus bonapartei* (Romer, 1971) y *Gualosuchus reigi* (Romer, 1971). Esta familia se encuentra incluida en el infraorden Proterochampsia (*sensu* Barberena, 1982) junto a la familia Cerritosauridae, conformada por una única especie: *Cerritosaurus binsfeldi* (Price, 1946). Posteriormente, en concordancia con Barberena (1982), Sereno (1990) propone que en Proterochampsidae no debería incluir a *Cerritosaurus*. En un trabajo conjunto, este último autor (Sereno y Arcucci, 1991) incluyen

en esta agrupación a *Tropidosuchus reigi* Arcucci, 1990. Esta última combinación de taxones que componen la familia Proterochampsidae es la más ampliamente aceptada; sin embargo su definición nunca fue sustentada en un contexto filogenético que incluya a todas las especies de proterochámpsidos. En esta tesis se seguirá la propuesta de Barberena (1982) para la familia Proterochampsidae y se evaluará su monofilia en un marco filogenético que la sustente.

Los proterochámpsidos son formas endémicas de América del Sur, registradas en sedimentos continentales del Triásico de Brasil y Argentina (Price, 1946; Sill, 1967; Romer, 1971; Barberena, 1982; Arcucci, 1990; Dornelles, 1995). Las especies argentinas comprenden a *Chanaresuchus bonapartei*; *Tropidosuchus romeri*; y *Gualosuchus reigi*, provenientes de la Formación Chañares (Triásico Medio); y *Proterochampsa barrionuevoi*, así como una nueva especie asignada previamente al género *Chanaresuchus* (Sill *et al*, 1994) procedentes de la Formación Ischigualasto (Triásico Superior). Los proterochámpsidos provenientes de Brasil corresponden a *Proterochampsa nodosa*, procedente de la Formación Santa María (Triásico Superior) y un ejemplar asignado tentativamente al clado *Chanaresuchus/Gualosuchus*, del cual no han podido darse mayores precisiones taxonómicas (Hsiou *et al*, 2002).

Las características que distinguen a los proterochámpsidos del resto de los arcosauriformes son la pérdida del posfrontal en el cráneo y la presencia de un pie asimétrico (Gauthier, 1984). Además, presentan el cráneo predominantemente achatado dorso-ventralmente; lateralmente expandido en el extremo posterior, hocico angosto y alargado longitudinalmente y narinas ubicadas sobre la línea media. Los dientes son finos, largos y curvados hacia atrás. Las fenestras anteorbitarias son relativamente grandes y las supratemporales pequeñas (Sill, 1967). Los autores que han revisado los miembros posteriores de estos arcosauriformes coinciden en que los mismos poseen un tarso primitivo de tipo crurotarsal asimétrico (Arcucci, 1989 a). Funcionalmente eran formas

cuadrúpedas, y se postula que su modo de vida varía entre acuático y semiacuático (Bonaparte, 1971; Romer, 1971, 1972; Arcucci, 1989 b, 1990; Sereno y Arcucci, 1990; Sereno, 1991).

Las descripciones realizadas sobre material neurocraneano son abundantes entre los arcosauriformes (e.g. Gower, 2002, Gower y Nesbitt, 2006), sin embargo no se cuenta con análisis específicos de la anatomía del neurocráneo de las especies de los proterochámpsidos. Adicionalmente, en los últimos años se han presentado numerosos análisis filogenéticos basados en el neurocráneo de diversos arcosauriformes, especialmente en arcosauriformes basales (Gower y Sennikov, 1996) y arcosaurios pseudosuquios (Gower, 2002), pero ninguno de ellos incluye datos referidos a proterochámpsidos.

Si bien las relaciones filogenéticas de los proterochámpsidos han sido hipotetizadas, nunca han sido explícitamente testeadas mediante un análisis filogenético debido a la falta de descripciones detalladas y el escaso material disponible. Esto refleja la necesidad e importancia de realizar un análisis minucioso de la osteología de estas especies incluyendo nuevos materiales y descripciones neurocraneanas.

La especie *Proterochampsia barrionuevoi* era conocida sólo por el material descrito por Sill (1967), siendo inédito el resto del material poscraneano para dicho taxón. En esta tesis se realiza la primera descripción detallada del poscráneo de la especie antes mencionada (PVSJ 606), cuyos restos fueron hallados en la Formación Ischigualasto y consisten en un esqueleto completo, siendo este el primer registro de material poscraneano para la misma. Complementariamente, se describe un segundo ejemplar inédito (PVSJ 77), referido informalmente a *Proterochampsia* representando únicamente por restos craneanos. Por otro lado, se describe un ejemplar exhumado de la Formación Ischigualasto en el año 1994 por el equipo de paleontología del Intituto y Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de San Juan. Estos restos

representan un esqueleto casi completo de un espécimen, el cual fue asignado por Sill *et al.* en 1994 a *Chanaresuchus* (PVSJ 567), y consiste en la primer mención de este género para dicha formación.

1.2. Objetivos generales

Contribuir al conocimiento integral de los proterochámpsidos en las comunidades triásicas continentales, con sus consecuentes implicancias en lo que respecta a su desarrollo macroevolutivo y biogeográfico en un marco filogenético controlado.

1.3. Objetivos específicos

- Describir la osteología y asignar taxonómicamente un nuevo ejemplar (PVSJ 567) referido preliminarmente como un nuevo Proterochampsidae similar a *Chanaresuchus*, así como del primer esqueleto poscraneano perteneciente a *Proterochampsa barrionuevoi* (PVSJ 606).
- Realizar descripciones detalladas de los neurocráneos de *Proterochampsa barrionuevoi* (PVSJ 77) y del ejemplar inédito supuesto como *Chanaresuchus* (PVSJ 567).
- Sobre la base de los ejemplares PVSJ 567, PVSJ 606 y PVSJ 77 completar la matriz de datos para llevar a cabo un análisis filogenético sobre las relaciones de los ejemplares de la Familia Proterochampsidae, enfatizando en los caracteres del neurocráneo. Evaluar si la Familia Proterochampsidae constituye un grupo natural, y determinar su posición filogenética dentro de Archosauriformes.
- Inferir el grado de cinesis craneana para los ejemplares antes mencionados y estimar la masa corporal de los mismos para contribuir al conocimiento de la paleobiología del grupo.

1.4. Hipótesis

1. La Familia Proterochampsidae es una agrupación monofilética ubicada dentro de Arcosauriformes.
2. Los ejemplares PVSJ 567, PVSJ 606 y PVSJ 77 son asignables a la Familia Proterochampsidae.
3. Los proterochámpsidos presentan la capacidad de un grado leve de cinesis craneana.
4. Las masas corporales de los proterochámpsidos son relativamente pequeñas (menores a 30 kilos).

CAPÍTULO 2

Antecedentes paleontológicos

En el presente capítulo se realiza una revisión de los trabajos que han incluido a los proterochámpsidos, ya sean estudios descriptivos, filogenéticos o paleobiológicos. Este apartado se divide en dos etapas, una pre-cladística y la segunda que comprende aquellos análisis filogenéticos donde se incluyeron a los proterochámpsidos. El texto se acompaña con tablas y figuras en el Anexo 4 para mayor claridad.

2.1. Etapa pre-cladística.

El primer registro de un proterochámpsido se realizó en 1938 por Huene, con base en materiales provenientes de la Cenozona de Rhyncosauria de la Formación Santa Maria, Brasil (Schultz *et al*, 2000). Estos restos fósiles se encuentran depositados actualmente en el Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie München, Alemania. Dicho espécimen, de pequeño tamaño, fue nominado por Huene (1938) como *Rhadinosuchus gracilis* Huene, 1938 y su descripción se basó en elementos de un cráneo incompleto y fragmentos poscraneos. Si bien este autor (*op. cit.*) incluye a *Rhadinosuchus gracilis* en la familia Rausuchidae, la cual a su vez se ubicó dentro de Stagonolepidae (Orden Pseudosuchia) (Anexo 4-Tabla 1), posteriormente el mismo fue referido como un proterochámpsido, asignación que se tratará más detalladamente.

Price en 1946 describió y nominó a *Cerritosaurus binsfeldi*, el cual consiste en un cráneo, mandíbula y partes del esqueleto poscraneano exhumados de la Cenozona de Rhyncosauria en Brasil. En este trabajo, Price (*op. cit.*) incluyó a *Cerritosaurus binsfeldi* en el mismo orden al que fuera asignado *Rhadinosuchus gracilis* por Huene (1938) en una familia innominada, y mantuvo a *Rhadinosuchus gracilis* dentro de la familia Rausuchidae

(Anexo 4-Tabla 2). En trabajos posteriores, Hoffstetter (1955), Reig (1970) y Bonaparte (1971) consideraron a *Rhadinosuchus gracilis* como sinónimo de *Cerritosaurus*, y por consiguiente lo consideraron un proterochámpsido.

En 1955 Hoffstetter propuso la Familia Rhadinosuchidae, en la cual incluyó a *Rhadinosuchus gracilis* (Huene, 1938) y a *Cerritosaurus binsfeldi* (Price, 1946) (Anexo 4-Tabla 3). Sin embargo, esta agrupación no fue aceptada por los subsiguientes autores, ya que en 1956 Huene volvió a asignar a *Cerritosaurus binsfeldi* a la familia Rausuchidae, desestimando la propuesta de Hoffstetter (1955). Un año más tarde, Romer (1956) incluyó a *Cerritosaurus binsfeldi* y con dudas a *Rhadinosuchus gracilis* en la Familia Ornithosuchidae, sin reconocer nuevamente la Familia Rhadinosuchidae (Anexo 4-Tabla 4).

Posteriormente, Reig en 1958 describió brevemente el primer hallazgo de un proterochámpsido argentino: *Proterochampsa barrionuevoi*, proveniente de la Formación Ischigualasto. El espécimen comprende material craneano, costillas y vértebras cervicales, depositados en dos instituciones: Instituto Miguel Lillo de Tucumán, Argentina y Museum of Zoology de Harvard, USA. En ese mismo trabajo, Reig (*op. cit*) relacionó por primera vez a los proterochámpsidos con los cocodrilos primitivos, y posteriormente Sill (1967; 1968) apoyó dicha hipótesis.

Reig en 1961 retomó la propuesta previa de Hoffstetter (1955) y reconoció a la Familia Rhadinosuchidae, la cual ubicó en el suborden Ornithosuchia, pero no incluyó en esta al reciente hallazgo correspondiente a *Proterochampsa barrionuevoi* (Anexo 4-Tabla 5).

En el año 1966 Romer incluyó a *Cerritosaurus binsfeldi* y a *Rhadinosuchus gracilis* dentro de la Familia Erpetosuchidae, Suborden Pseudosuchia (Anexo 4-Tabla 6). Un año más tarde, Sill (1967) retomó el trabajo de Reig (1958) y describió detalladamente el material que hasta el momento representaba la especie de *Proterochampsa barrionuevoi*.

En este trabajo, dicho autor propuso la Familia Proterochampsidae basado en la única especie incluyó, *Proterochampsia barrionuevoi*. Asimismo, Sill (1967) incluyó a la familia antes mencionada y a la Familia Notochampsidae dentro del nuevo suborden que denominó Archeosuchia (Orden Crocodylia). Cabe destacar que esta es la primera propuesta formal de la Familia Proterochampsidae (Anexo 4-Tabla 7).

Bonaparte en 1970 erigió la Familia Cerritosauridae, la cual contenía a *Cerritosaurus binsfeldi*, y sugirió que esta familia sería la antecesora de la Familia Proterochampsidae (Anexo 4-Tabla 8). De esta manera ambas familias quedaban relacionadas al origen de los cocodrilos. En este mismo trabajo, Bonaparte (*op. cit.*) refirió a *Rhadinosuchus gracilis* como una especie de ubicación sistemática incierta, pero destacó que los caracteres del cráneo y de la mandíbula serían similares a los presentes en *Cerritosaurus binsfeldi*.

Un año más tarde, Romer (1971) nominó y describió dos nuevos proterochámpsidos provenientes de la Formación Chañares del Triásico Medio de Argentina: *Chanaresuchus bonapartei* y *Gualosuchus reigi*, ambos depositados en el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de La Rioja. Estos dos ejemplares fueron asignados a la Familia Proterochampsidae, la cual quedó conformada por estas dos nuevas especies, *Proterochampsia barrionuevoi* y *Cerritosaurus binsfeldi*. En este trabajo, Romer (*op. cit.*) describió el material craneano de *Chanaresuchus bonapartei* y *Gualosuchus reigi*, y mencionó de forma somera la presencia de material poscraneano de ambos especímenes. Así mismo, este autor planteó hábitos acuáticos para los proterochámpsidos, siendo ésta la primera propuesta sobre los hábitos de vida del grupo. En dicha contribución, Romer (1971) mencionó una combinación de caracteres derivados y primitivos presentes en Proterochampsidae. Entre los primeros, se pueden citar la posición dorsal de las narinas, ausencia de postfrontal y de foramen parietal. Por otro lado, entre los caracteres primitivos citó el pequeño tamaño de la fenestra

anterorbitaria, posición posterior del suspensorium, presencia de articulación basipterigoidea, retención de la vacuidad interpterigoidea y presencia de dentículos palatales. Cabe destacar que en este trabajo, Romer (1971) señaló que el único carácter que reflejaría una condición cocodriliana para los proterochámpsidos sería el paladar secundario poco desarrollado, sin embargo propuso que esta estructura podría ser un paralelismo con los ancestros de ciertos cocodrilos que también tendrían hábitos acuáticos. Ese mismo año, Bonaparte (1971) propuso el Orden Proterochampsia compuesto por las familias Proterochampsidae y Cerritosauridae, cuyos integrantes serían formas acuáticas o semiacuáticas y sugirió que la Familia Cerritosauridae sería más "primitiva".

En 1972 Romer complementó su trabajo previo describiendo en detalle el material poscraneano de *Chanaresuchus bonapartei* y volvió a proponer para esta especie hábitos acuáticos, idea que fue aceptada por Sill (1975) en el I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, realizado en Tucumán. Con respecto al material poscraneano de la otra especie previamente nominada por Romer (1971), *Gualosuchus reigi*, el mismo no ha sido descrito hasta la actualidad y forma parte de la tesis doctoral de la Mg. Andrea Arcucci que se está llevando a cabo actualmente en la Universidad Nacional de San Luis.

En 1978 Bonaparte mantuvo la conformación de la Familia Proterochampsidae y propuso una nueva combinación para la Familia Cerritosauridae, compuesta por *Cerritosaurus binsfeldi*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Gualosuchus reigi* (Anexo 4-Tabla 9).

Posteriormente, Barberena (1982) nominó y describió una nueva especie que refirió al género *Proterochampsia*, *Proterochampsia nodosa*, la cual proviene de la Formación Santa María, de Brasil. En dicha contribución se citaron diferencias osteológicas referidas a la morfología de los elementos craneanos y otras mayormente relacionadas con medidas comparativas entre los cráneos de ambas especies. El holotipo, único material

existente de *Proterochampsa nodosa*, fue referido informalmente por varios autores (Kischlat y Schultz, 1999; Kischlat, 2000; Da Rosa, 2009) como “*Barberenachampsa nodosa*”, cambio que no ha sido formalizado hasta la actualidad y por lo cual no tiene validez nomenclatorial (Schultz, com. pers.). En este mismo aporte, Barberena (1982) discrepó en las relaciones de *Cerritosaurus binsfeldi* con los restantes proterochámpsidos con la propuesta de Bonaparte (1978), y argumentó que esta especie provenía de niveles estratigráficos más superiores que *Gualosuchus reigi* y *Chanaresuchus bonapartei*. Con base en lo anteriormente mencionado, Barberena planteó que *Cerritosaurus* no podría ser una forma “ancestral” de *Gualosuchus reigi* y *Chanaresuchus bonapartei*, sino que *Cerritosaurus binsfeldi* sería una forma conservadora próxima al ancestro común de las familias Proterochampsidae y Cerritosauridae. Por lo cual, este autor consideró a la Familia Cerritosauridae monoespecífica compuesta sólo por *Cerritosaurus binsfeldi* y a la Familia Proterochampsidae por ambas especies de *Proterochampsa*, *Gualosuchus reigi* y *Chanaresuchus bonapartei* (Anexo 4-Tabla 10).

En 1982 Bonaparte amplió el infraorden propuesto por él mismo previamente en 1971 incluyendo a la Familia Proterochampsidae (Anexo 4-Tabla 11). Dos años más tarde, Bonaparte (1984) se refirió a esta última familia en un sentido amplio (*sensu* Bonaparte, 1978, 1982 a) y la reasignó al Suborden Erythrosuchia (Anexo 4-Tabla 12).

Olsen *et al.* en 1989 propusieron a *Doswellia*, especie proveniente de la Formación Falling Creek de Estados Unidos, como un proterochámpsido sobre la base de caracteres craneanos. Sin embargo, Long y Murry en 1995 descartaron esa hipótesis mediante el análisis osteológico de material poscraneano. Este txón tuvo una asignación controvertida a lo largo de la historia (e.i. arcosaurio basal, arcosauriforme).

Arcucci en 1990 describió y nominó a un nuevo proterochámpsido, *Tropidosuchus romeri* Arcucci, 1990, procedente de la Formación Chañares (Triásico Medio), el cual se encuentra depositado en el Instituto Miguel Lillo de Tucumán. Este material consiste en

varios ejemplares representados por elementos craneanos y postcraneanos, con buena preservación. En este trabajo, Arcucci coincidió con autores previos en las propuestas referidas a hábitos acuáticos y/o semiacuáticos para los proterochámpsidos.

2.2. Estapa cladística.

Con la aplicación de la metodología cladística numerosos autores (Gauthier, 1984, Benton, 1999, 2004, Sereno y Arcucci, 1990, Sereno, 1991, Parrish, 1993, Juul, 1994, Gower y Wilkinson, 1996) posicionaron a los proterochámpsidos como grupo hermano de Archosauria. En estos estudios la composición del clado varía según el criterio del autor, como por ejemplo para Gauthier la Familia Proterochampsidae estaba compuesto por *Cerritosaurus binsfeldi*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Gualosuchus reigi* y *Proterochampsa*. Otro ejemplo lo constituye la propuesta de Sereno (1990), según la cual esta familia estaba compuesta como se menciona anteriormente, pero con la exclusión de *Cerritosaurus*, así como Sereno y Arcucci (1991) suman a *Tropidosuchus reigi* a esta agrupación. Si bien estas propuestas tienen un marco filogenético, ninguna de ellas fue realizada con el objetivo específico de poner a prueba la monofilia de la Familia Proterochampsidae incluyendo a todas sus especies como entidades separadas. A continuación se presenta un detallado racconto de estas propuestas.

La primera propuesta cladística que incluyó a los proterochámpsidos fue la de Gauthier en 1984 y Gauthier *et al.* (1988), en las cuales proponen el nombre Archosauriformes para la agrupación constituida por Proterosuchia, Erythrosuchia y Proterochampsia (Anexo 4-Figura 1). Para estos autores la denominación Proterochampsia hace referencia a los géneros *Cerritosaurus*, *Chanaresuchus*, *Gualosuchus* y *Proterochampsa*. En este trabajo proponen a Proterochampsia como grupo hermano de Archosauria sobre la base de caracteres poscraneanos.

En un destacado estudio realizado por Benton y Clark (1988) incluyen en su

análisis a *Youngina* Broom, 1914, *Hiperodapedon* Huxley, 1859, *Trilophosaurus* Case, 1928 y *Prolacerta* Parrington, 1935 como grupos externos y se refieren a la Familia Proterosuchidae, Erythrosuchidae, Proterochampsidae y a las especies *Euparkeria capensis* y *Doswellia kaltenbachi* como arcosaurios basales, quedando fuera del grupo corona de Archosauria (clado E) (Anexo 4-Figura 2). En esta contribución, Benton y Clark (*op. cit.*) relacionan a la Familia Proterochampsidae más cercanamente emparentada con *Doswellia kaltenbachi* que con el resto de los arcosaurios basales (clado B) mediante las siguientes sinapomorfías: ausencia de postfrontal (paralelismo con Crocodylomorpha) y cintura pélvica maciza (no trirradiada) como caracteres exclusivos (clado C).

Dos años más tarde, Sereno y Arcucci (1990) postularon a la Familia Proterochampsidae como grupo hermano de Archosauria (Anexo 4-Figura3), sobre la base de las siguientes sinapomorfías: ausencia de intercentros en las vértebras postaxiales y facetas astragales tibial y fibular continuas. Asimismo, estos autores mencionaron que el carácter “ausencia de postfrontal” tiene una amplia distribución entre los arcosaurios, estando presente en dinosaurios. Por otro lado, Sereno y Arcucci (1990) destacaron que la presencia de la fenestra anteorbitaria ubicada en una depresión, presente en *Chanaresuchus bonapartei*, *Gualosuchus reigi* y *Proterochampsia*, también se registra en Archosauria (*sensu* Gauthier, 1984) y en el clado Archosauria + *Euparkeria* (*sensu* Benton y Clark, 1988). Un año más tarde, Sereno (1991) presentó en un nuevo análisis las mismas sinapomorfías referidas por Sereno y Arcucci (1990) para Proterochampsidae y Archosauria y definió a la familia antes mencionada como conformada por *Proterochampsia* + *Chanaresuchus bonapartei* + *Gualosuchus reigi*, excluyendo a *Cerritosaurus binsfeldi* de la misma (Anexo 4-Figura 4).

Posteriormente, en 1993 Parrish señaló que la ausencia de postparietal (antes mencionada como una sinapomorfía para proterochámpsidos y arcosaurios por Benton y Clark, 1988) también se encuentra en erythrosúquidos (Anexo 4-Figura 5). En este

mismo trabajo el autor propuso varios caracteres que soportan la relación de los proterochámpsidos con los arcosaurios *sensu stricto*, como la entrada lateral de la arteria carótida interna al basiesfenoides en proterochámpsidos (Anexo 4-Figura 6) y la ausencia de intercentros en las vértebras postaxiales, anteriormente propuesta por Gauthier (1986).

En 1994 Gauthier incluyó en un nuevo análisis al género *Doswellia*, obteniendo una politomía que involucra a *Euparkeria*, *Doswellia kaltenbachi*, Proterochampsidae y Archosauria, sin poder resolver las relaciones entre estos clados (Anexo 4-Figura 7).

En el mismo año, Juul (1994) realizó una revisión de los trabajos referidos a las relaciones entre los arcosaurios basales (e.g. Gauthier, 1986; Benton y Clark, 1988; Sereno, 1990; Parrish, 1993) y los dinosaurios (Novas, 1992; Sereno y Novas, 1992) e incluyó a los arcosauromorfos *Youngina*, *Prolacerta* y al clado Rinchosauria como grupos externos. En este aporte Juul (*op. cit.*) mencionó que el carácter “pelvis notablemente trirradiada” utilizado por Benton y Clark anteriormente (1988) para Archosauria sería poco informativo. Asimismo, Juul (1994) revisó varios caracteres antes utilizados y destacó que la “presencia de la fenestra anteorbitaria en una depresión” también sería poco informativo para la Familia Proterochampsidae. Por lo tanto, este autor postuló a *Gualosuchus reigi* como el único género dentro de esta familia, ya que el mismo posee la depresión en la fenestra antes mencionada. Sobre la base de las siguientes sinapomorfias: ausencia de intercentros en las vértebras postaxiales, facetas crurales continuas, exoccipital y opistótico fusionados y tamaño del dígito V del pie menor que el dígito I, Juul (1994) ubicó a la Familia Proterochampsidae dentro del clado Archosauria (Anexo 4-Figura 8).

En 1998 Barberena y Dornelles redescubrieron el material craneano de *Cerritosaurus binsfeldi* y realizaron un análisis tafonómico de las sedimentitas que contenían a la especie mencionada. En este trabajo los autores destacan la presencia en *Cerritosaurus binsfeldi* de un proceso retroarticular poco desarrollado, posicionado entre

los dos cóndilos del cuadrado, carácter compartido con otros integrantes de la Familia Proterochampsidae: *Chanaresuchus bonapartei*, *Proterochampsa barrionuevoi* y “*Barberenachampsa nodosa*”.

Posteriormente, en 1999, durante las XV Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Kischlat y Schultz retomaron la idea de proponer a *Rhadinosuchus* como un proterochámpsido. En este trabajo mencionaron diferencias entre *Proterochampsa nodosa* y *Proterochampsa barrionuevoi*, considerándolos grupos hermanos y propusieron al primero de ellos como la especie más plesiomórfica.

En ese mismo año, Benton erigió dos nuevas denominaciones Avesuchia y Avemetatarsalia (Anexo 4-Figura 9), las cuales no modificaron las relaciones de la Familia Proterochampsidae con el grupo corona Archosauria (: Avesuchia *sensu* Benton, 1999). En un trabajo posterior, Benton (2004) publicó cinco sinapomorfías que soportaron a la Familia Proterochampsidae como el clado hermano de Avesuchia: basiesfenoides horizontalmente orientado, foramen de salida de la arteria carótida interna en el basiesfenoides orientada lateralmente, presencia de depresión semilunar lateral en el basiesfenoides, ausencia de intercentros en las vértebras postaxiales y facetas cruales del astrágalo continuas.

En 1999 Arcucci presentó un análisis en el que sostuvo la monofilia de los proterochámpsidos utilizando como grupos externos a proterosúquidos, eritrosúquidos, *Euparkeria*, *Gracilisuchus* y *Riojasaurus*, obteniendo una dicotomía que incluye a *Cerritosaurus* y *Proterochampsa* y subsecuentemente propone a estos géneros como los más basales de Proterochampsia (Anexo 4-Figura 10).

En el año 2000, Kischlat realizó un nuevo análisis con base en el trabajo de Arcucci (1996), en el cual incluyó a *Rhadinosuchus* y “*Barberenachampsa nodosa*” (Anexo 4-Figura 11). Este último género fue propuesto informalmente por este autor (Kischlat, 2000) en reemplazo de *Proterochampsa nodosa*, sin embargo esta nueva denominación

no fue ampliamente aceptada y no fue definida acorde a las reglas del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (Schultz, com. pers.). En este trabajo se obtuvo varias politomías: una dicotomía más basal que involucró a *Tropidosuchus romeri* con el subclado compuesto por (*Proterochampsa barrionuevoi* + *Barberenchampsa nodosa*) y una politomía más derivada compuesta por *Gualosuchus*, *Rhadinosuchus* y *Chanaresuchus*. Más allá de las relaciones no resueltas, la importancia de este estudio radicó en que el mismo postuló que *Rhadinosuchus* estaría más relacionado con *Chanaresuchus bonapartei* y *Gualosuchus reigi* por ser formas longirrostras y presentar ornamentación craneana radial. Por otro lado, Kischlat también concluyó que *Proterochampsa nodosa* (“*Barberenchampsa*”) y *Proterochampsa barrionuevoi* compartirían la presencia de una cresta interorbital (también presente en Crocodilia) y consideró a *Proterochampsa nodosa* más plesiomórfico que *Proterochampsa barrionuevoi*. Este autor también mencionó a la morfología maxiloyugal como una autapomorfía para el género *Proterochampsa* sin mayor análisis.

Hutchinson en 2001 realizó un estudio osteológico y muscular de la pelvis en arcosauriformes incluyendo a la Familia Proterochampsidae y a *Doswellia*. En este trabajo el autor concluyó que la Familia Proterochampsidae presentaría las siguientes características: presencia de una plataforma ilíaca, una fosa ilíaca expandida y un tubérculo púbico reducido a una leve rugosidad (Anexo 4-Figura 12). En este trabajo el autor obtuvo una tricotomía que incluyó a *Euparkeria*, *Doswellia* y a la Familia Proterochampsidae (Anexo 4-Figura 13).

Posteriormente, en 2003 Machado y Kischlat dieron a conocer un nuevo ejemplar proveniente del Triásico Medio de Brasil, el cual refirieron al género *Chanaresuchus bonapartei* y asignaron a la Familia Rhadinosuchidae, siendo el registro más reciente de esta especie. En base a este material Raugust realizó su tesis de maestría en 2009, donde propuso que *Cerritosaurus bisnfeldi* podría representar una forma juvenil de

Chanaresuchus bonapartei.

En el año 2008 Parker y Barton describieron un nuevo material poscraneano que refirieron a *Vancleavea campi* y que asignaron como un arcosauriforme basal más derivado que *Erythrosuchus*, *Proterosuchus* y posiblemente *Euparkeria*. En este análisis se incluyó como única especie de proterochámpsido a *Chanaresuchus bonapartei* y se obtuvo una politomía conformada por esta última la especie, *Doswellia*, *Turfanosuchus*, *Vancleavea* y Archosauria (Anexo 4-Figura 14). En este mismo estudio, Parker y Barton (2008) mencionaron la ausencia de una presenta fenestra mandibular en *Chanaresuchus bonapartei* y la presencia de una hilera de osteodermos medial (o paramedial) a lo largo de la columna vertebral.

Como ya se mencionó anteriormente, Raugust en su tesis de maestría (2009) describió un nuevo ejemplar que refirió a *Chanaresuchus bonapartei* y revisó la sistemática de los proterochámpsidos. En esta tesis el autor mencionó nueve caracteres que diagnositcan a los proterochámpsidos y que están presentes en algunos de los integrantes de Archosauria (*sensu strictu*). Si bien este trabajo es un importante aporte al conocimiento de la sistemática de los proterochámpsidos, el mismo no presentó un análisis filogenético.

En 2009, Schultz en el libro “Vertebrados Fosseis de Santa Maria e Regiao” (Da-Rosa, 2009) propuso para todos los proterochámpsidos hábitos acuáticos. En este capítulo el autor retomó el trabajo de Kischlat (2000) y reconoció a los géneros *Proterochampsa*, *Cerritosaurus*, *Chanaresuchus* y *Gualosuchus* como un grupo monofilético sin relación con los cocodrilos o fitosaurios.

Entre las contribuciones más recientes referidas a arcosauriformes pueden citarse el trabajo de Nesbitt *et al* (2009) en el cual se describió un nuevo material que refirió a *Vancleavea campi* (Anexo 4-Figura 15). En este trabajo el autor sostuvo en forma preliminar la monofilia de la Familia Proterochampsidae y concluyó que las dos especies

incluidas (*Tropidosuchus romeri* y *Chanaresuchus bonapartei*) comparten los siguientes caracteres sinapomórficos: superficie lateral del cuadradoyugal con un reborde que rodea el margen posteroventral de la fosa infratemporal; isquion aproximadamente del mismo largo o más corto que el margen dorsal de la placa iliaca; diámetro de la mitad del metatarsal II mayor que el diámetro del metatarsal I y metatarsal IV reducido con el diámetro menor que el del metatarsal III. En este mismo estudio Nesbitt (*op. cit.*) concluyó que *Euparkeria* es el taxón hermano de Archosauria y destacó que el estudio taxonómico de los proterochámpsidos necesita ser revisado en profundidad.

En el mismo año, Dilkes y Sues (2009) realizaron una redescrición y análisis filogenético del ampliamente discutido taxón *Doswellia kaltenbachi* (Anexo 4-Figura 16). Este trabajo se tratará más adelante, pero cabe mencionar que el material utilizado en este análisis incluyó a *Proterochampsia barrionuevoi* y *Chanaresuchus bonapartei* incluidos en una misma terminal como Familia Proterochampsidae.

Ese mismo año, Dilkes y Arcucci (2009) presentaron en el 69° Annual Meeting of Society of Vertebrate Paleontology una revisión de la validez de *Proterochampsia nodosa*, numeraron varios rasgos craneanos que la diferencian de la especie tipo de *Proterochampsia* y diagnosticaron filogenéticamente a la Familia Proterochampsidae. En este aporte los autores citaron como rasgos craneanos diagnóstico de *Proterochampsia barrionuevoi* los siguientes: cráneo dorsoventralmente deprimido con narinas externas, fenestra anteorbitaria, orbita y fenestra supratemporal orientadas dorsalmente, ornamentación dérmica consistente en protuberancias nodulares muy desarrolladas, exclusión del yugal de la fenestra suborbitaria por el contacto maxilar-ectopterigoides, ausencia de dientes a lo largo del borde medial del pterigoides y nasal extendido anteriormente a lo largo del borde medial de las narinas externas, entre los procesos dorsales del premaxilar. Por otro lado la diferenciación que presentaron entre la especie *P. barrionuevoi* y *P. nodosa* se remitieron a dos caracteres para esta última especie:

presencia de nódulos ornamentales más grandes y ausencia de una depresión anterior alargada en la fenestra anteorbitaria. La diagnosis propuesta para la Familia Proterochampsidae incluye los siguientes caracteres: ornamentación dérmica sobre parietal, frontal y nasal que consistiría en rebordes alargados alienados con el eje longitudinal del cráneo, frontal con una región elevada ornamentada con rebordes y surcos y una cresta que rodea la órbita, proyecciones laterales muy desarrolladas sobre el prefrontal y el postorbital, narinas externas alargadas localizadas posteriormente al extremo del hocico con una notable depresión anterior sobre el premaxilar, contacto entre prefrontal y maxilar separando al lacrimal del nasal, presencia de una muesca a lo largo del borde posteroventral de la fenestra infratemporal, presencia de un reborde externo en el surangular, procesos transversos de las vertebrae caudales más largo que el largo del centro y expandidos distalmente y reducción del dígito pedal V.

Recientemente, con el objetivo de realizar una descripción detallada del arcosauriforme *Koilamasuchus gonzalezdiaz* Ezcurra *et al* (2010) han incluido a *Chanaresuchus* en un análisis filogenético concluyó que el género mencionado anteriormente es el grupo hermano del clado conformado por (*Vancleavea* + *Doswellia*) y Archosauria (Anexo 1-Figura 50).

Arcucci presentó en el marco del X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología 2010 (La Plata) los resultados obtenidos del análisis de las relaciones internas de la Familia Proterochampsidae, incluyendo como grupo externo a *Doswellia*, *Vancleavea*, *Proterosuchus*, *Erythrosuchus* y *Euparkeria*. Este análisis propuso que *Chanaresuchus* y *Gualosuchus* estarían más cercanamente relacionados y reconoció como válidas a ambas especies del género *Proterochampsia*.

Análisis descriptivos recientes llevados a cabo por la autora y de esta tesis fueron publicados (Trotteyn y Haro, 2009, 2010) y consistieron en el estudio detallado del

neurocráneo de *Proterochampsa barrionuevoi* (PVSJ 77) y *Chanaresuchus* (PVSJ 567). También se han realizado estudios preliminares sobre la cinesis craneana de las dos especies antes mencionadas (Trotteyn *et al*, 2009, 2010), los cuales determinaron que tanto *Proterochampsa barrionuevoi* como *Chanaresuchus* poseen un grado leve de cinesis craneana, sumando con ello al conocimiento del modo de vida de estas especies de proterochámpsidos argentinos.

El análisis filogenético más reciente que ha incluido a un proterochámpsido es el de Desojo *et al* (en prensa), en este trabajo los autores suman al género *Chanareushcus* y entre los nuevos caracteres propuestos se detallan diferencias pélvicas entre *Doswellia kaltenbachi* y *Chanaresuchus* (Anexo 4-Figuras 17 y 18).

Como se ha mencionado a lo largo de este capítulo, han sido numerosas las conformaciones que se le han dado a la familia Proterochampsidae, sin embargo en ninguna de ellas de han incluido a todas las especies de proterochámpsidos para consierar a esta familia en un marco filogenéticamente controlado.

CAPÍTULO 3

Contexto geológico y paleontológico

3.1. Sitio de procedencia del material objeto de estudio

Los tres ejemplares analizados en detalle en esta tesis (PVSJ 77, PVSJ 606, PVSJ 567) provienen de la Formación Ischigualasto, la cual forma parte de la gran Cuenca Ischigualasto-Villa Unión.

3.1.1. Ubicación geográfica de la Formación Ischigualasto

El material objeto de estudio corresponde a especímenes colectados en la Formación Ischigualasto que aflora en el Parque Provincial homónimo, el cual fue declarado Patrimonio Natural de la Humanidad por la UNESCO en el año 2001. Dicho parque está ubicado en el Departamento de Valle Fértil, a 350 km al noreste de la Provincia de San Juan, en el límite entre las Provincias de San Juan y La Rioja (Anexo 1-Figura 3) y consta de 275.369 hectáreas. Este parque se sitúa a 30°09'48 de latitud Sur y 67°50'35 de longitud Oeste, estando a 1.395 metros sobre el nivel del mar.

3.1.2. Características geológicas de la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión.

La Formación Ischigualasto forma parte de la cuenca Ischigualasto-Villa Unión, la cual presenta su secuencia estratigráfica de manera ininterrumpida, desde el Triásico Inferior al Superior, y por las condiciones geológicas y climáticas actuales es posible observar los depósitos de la misma en forma clara. Los sedimentos corresponden a un ambiente aluvial, con desarrollo de extensas planicies de inundación, caracterizado por un clima de tipo monzónico, con alternancia de épocas de lluvia y sequías estacionales (Currie *et al*, 2008). Es en estas planicies es donde se han preservado la mayoría de los

fósiles de esta formación (Roger *et al*, 1993).

3.1.3. Características geológicas de la Formación Ischigualasto.

La Formación Ischigualasto tiene un espesor que va desde los 400 hasta los 700 metros (Currie *et al*, 2008) y se le ha atribuido edad Carniana, basada en una datación que formula una edad absoluta de 228,3 millones de años (Rogers *et al.*, 1993; Gradstein *et al*, 1995). La mencionada Formación aflora en el Parque Provincial Ischigualasto, desde el Cerro Bola, al Norte, hasta el Norte del Cerro Morado (Anexo 1-Figura 4), correspondiendo a una faja que presenta orientación Norte-Noroeste a Sur-Sureste, con ancho variable, dependiendo de las estructuras que afloran. El área de mejor exposición se presenta en la zona llamada “Valle de la Luna”, la cual corresponde a los afloramientos más australes de la Formación.

En algunas zonas, formadas durante las primeras etapas de la sedimentación de los depósitos que conforman la Formación Ischigualasto, se presentaban pantanos temporarios originados por los desbordes de los cursos fluviales que recorrían la zona en esa época (Martínez, 1994). Sin embargo, la red principal de drenaje fluvial estaba conformada por una red de cursos que se ubicaban en el área actualmente conocida como “El Salto”. Esta red de canales entrelazados provenían del Oeste-Sudoeste, y se dirigían con dirección Este-Noreste, manteniéndose estable durante toda la sedimentación de la Formación (Martínez, 1994).

La base de la Formación Ischigualasto, llamada “Conglomerado de la Peña”, se presenta homogénea, en cuanto a composición, estructura y paleocorrientes se refiere, características que se presentan asociadas a una bajada aluvial originada por reactivaciones de una falla geológica ubicada en Valle Fértil. (Martínez, 1994).

3. 2. Características paleontológicas de la Formación Ischigualasto

La importancia fundamental de la formación radica, no sólo en su riqueza y diversidad faunística, sino también en que sus sedimentitas abarcan un período que no existe en otro lugar del mundo con esta notable diversidad de vertebrados fósiles. Para aumentar más aún su importancia, se agrega el hecho de que en dicho período depositacional aparecen los primeros dinosaurios conocidos.

En la Formación Ischigualasto se han hallado numerosos esqueletos articulados, lo cual indica que los restos no presentaron transporte *post mortem*. Por lo general, los restos se encuentran asociados a areniscas finas limolíticas y micáceas, pertenecientes a canales abandonados y depósitos de *crevasee* (Martínez, 1994). Otra característica importante de la mayoría de los fósiles provenientes de esta Formación, es la ausencia de marcas producidas por largos períodos de exposición a los agentes climáticos en su etapa pre-enterramiento. Esta característica, sumada a la articulación que presentan los esqueletos, indican un rápido enterramiento, proceso que no habría dejado tiempo a la intemperización ni a los animales carroñeros, para desatar los procesos típicos de aquellas circunstancias (Martínez, 1994).

3. 2. 1. Componentes paleofaunísticos de la Formación Ischigualasto

En el primer tercio de la Formación Ischigualasto los arcosauromorfos rincosaurios son los herbívoros más abundantes. En esta sección de la formación, se han registrado los hallazgos de formas carnívoras y herbívoras de reptiles cinodontes (Cabrera, 1943; Martínez y Foster, 1996), y un dicinodonte que representaría el herbívoro de mayor tamaño, *Ischigualastia jenseni* Cox, 1965. También se han citado anfibios temnospóndilos; como *Promastodonsaurus bellamni* Bonaparte 1963 y el chigutisáurido *Pelorocephalus ischigualastensis* Bonaparte 1975, arcosauriformes de hábitos acuáticos, como *Proterochampsia barrionuevoi* Reig 1959; y una variedad de arcosaurios, como aetosaurios y otros crurotarsis (Reig, 1959; Alcober y Parrish, 1997). Corresponden

también a esta formación, los hallazgos de *Herrerasaurus ischigualastensis* (Reig, 1963) y *Eoraptor lunensis* (Sereno *et al*, 1993), los cuales son considerados los miembros más antiguos dentro del clado Dinosauria.

En la base de la Formación Ischigualasto se destaca la mayor diversidad de animales carnívoros registrados, entre los de menor porte se citan a los cinodontes chiniquodóntidos y al dinosaurio *Eoraptor lunensis*. Entre los linajes de mayor tamaño se encuentran los crurotarsis *Saurosuchus galilei* (Reig, 1959) y *Sillosuchus longiservix* (Reig, 1961), acompañados por los dinosaurios basales *Herrerasaurus ischigualastensis* y *Freguellisaurus ischigualastensis* (Novas, 1986).

3. 2. 2. Componentes paleoflorísticos de la Formación Ischigualasto

Numerosos autores han estudiado la paleoflora de la Formación Ischigualasto, entre ellos pueden citarse a Frengüelli (1948); Groeber y Stipanovic (1953); Archangelsky y Brett (1961) y Herbst (1970). Entre los componentes paleobotánicos más representativos mencionados por estos autores, se encuentran aquellos denominados *Dicroidium*, género de vegetales fósiles que presenta una amplia variedad de formas en sus hojas, y que se cita como indicador de bordes de lagos o zonas de inundación. Las especies de plantas fósiles citadas para la Formación Ischigualasto son: *Dicroidium odontopteroides* (Morris), *Johnstonia. Coriácea* (Johnston) y *Zuberia zuberi* (Szajnocha) (Anexo 1-Figura 5).

Otros componentes importantes de la taoflora, son las calamitáceas, con *Neocalamites carrerei* (Zeiller), que consisten en formas arborescentes, con tallos lisos o poco carenados y hojas largas y angostas. También se encuentran plantas del género *Equisetites* Frengüelli, las que son poco ramificadas, con hojas fusionadas en una vaina basal, la cual suele dejar libre la parte distal, formándose así agudas proyecciones. Los restos fósiles de grandes troncos de árboles fosilizados, llamados *Rhexoxylon* (Artabe

Brea y Zamuner), constituyen otro componente paleobotánico triásico importante. Se han citado las especies *R. sp.* y *R. piatnistkyi*, ambos de gran tamaño y en los que puede observarse claramente la distribución de los vasos del xilema. Para completar la descripción paleoflorística característica de la Formación Ischigualasto, cabe mencionar las especies: *Cladophlebis kurtzi*, especies del género *Xylopteris* (*X. argentina*, *X. elongata*, *X. densifolia*), *Podozamites elongatus*, *Phyllotea sp.*, *Araucarites sp.*, *Yabeiella sp.* y *Pterophyllum sp.* Cabe destacar que las corystospermaceas anteriormente citadas representan el elemento diagnóstico de las floras triásicas gondwánicas (Artabe *et al*, 2007).

3.2.3 Tipos de preservación presentes en la Formación Ischigualasto

Los tipos de preservación que se encuentran en los vertebrados fósiles de la Formación Ischigualasto son cuatro, uno de ellos es aquel que presenta una cubierta hematítica, caracterizada por una costra gruesa, rojiza, de elevada dureza. Con este tipo de preservación no es posible observar detalles en los restos óseos, pudiéndose apreciar sólo las formas y los volúmenes externos más notables del material preservado. Otro tipo de preservación es la que presenta un color negro, con variaciones a rojizo o marrón, esta no es muy común pero es la mejor, ya que el material fosilizado conserva todos los detalles morfológicos externos y la textura interna del hueso. Otra ventaja que presenta este tipo de preservación es que la ganga se desprende del fósil con gran facilidad, lo cual hace más sencillo el trabajo de limpieza. Un tercer tipo de preservación es aquella que presentan los restos de color morado, coloración que se da en las zonas que se presentan expuestas en el momento del hallazgo en el campo. Esta es la más común, y en los huesos que la presentan puede apreciarse con detalle la textura del hueso, sobre todo en las zonas en las que actuó la meteorización. En las partes del fósil que no han sido expuestas a la intemperie, la limpieza del mismo se vuelve más complicada, por lo

tanto el material no se considera excelente, como el anterior. El último tipo de preservación que se encuentra en la zona, es aquel que se relaciona con fósiles asociados a paleosuelos. Éstos son fragmentos sueltos que están incrustados en concreciones calcáreas, que destruyen el hueso, dejándolo inutilizable para la mayoría de los trabajos de detalle anatómico-paleontológico.

Tanto el ejemplar PVSJ 567 como el PVSJ 606 y el PVSJ 77 presentan preservación con costra de hematita, por lo tanto pueden apreciarse las formas generales, siendo difícil observar estructuras más pequeñas como forámenes, surcos poco profundos o marcas de inserciones musculares.

CAPÍTULO 4

Material y métodos

El material objeto de estudio de esta tesis corresponde a los ejemplares PVSJ 567, PVSJ 606, y PVSJ 77, depositados en el Instituto y Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de San Juan, Provincia de San Juan, Argentina.

Este material fue preparado con martillo neumático por el técnico del Instituto y Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de San Juan, el señor Diego Abelin. Además se tomaron fotografías estereoscópicas de todo el material, labor que desarrolló el fotógrafo profesional señor Iván Sabrotsky. Para el detalle de cada fotografía se realizaron dibujos con la utilización del software Corel DRAW X3. Asimismo, para las comparaciones del material estudiado se utilizaron descripciones y dibujos de trabajos previos realizados por otros autores, así como el estudio directo por la autora de piezas depositadas en las siguientes colecciones de vertebrados fósiles:

- Instituto y Museo de Ciencias Naturales, San Juan
- Instituto Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán, Tucumán
- Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de La Rioja, La Rioja
- Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Ciudad Autónoma de Buenos Aires.

4.1. Material objeto de estudio: *Proterochampsa barrionuevoi* y *Chanaresuchus sp. nov.*

La descripción del taxón *Proterochampsa barrionuevoi* se realizó con base en dos ejemplares: el espécimen PVSJ 77 representado por cráneo y neurocráneo, y el PVSJ 606 compuesto por cráneo, serie vertebral cervical, dorsal, sacra y caudal casi completa, escápula y coracoides derechos, escápula izquierda, cintura pélvica incompleta y

fracturada, porción media de la gastralia, húmero derecho, radio y ulnas derechas, ambos fémures, ambas tibias y fíbulas, astrágalo y calcáneos derechos y pie derecho casi completo y articulado. La descripción del material craneano de dicho taxón se realizó a primera mano, y se utilizó el ejemplar PVSJ 77 ya que el mismo tiene buena preservación, se encuentra poco deformado y ha conservado la mayoría de los elementos neurocraneanos. La descripción del material poscraneano de *Proterochampsa barrionuevoi* se realizó con base en el ejemplar PVSJ 606, debido a que este espécimen consiste en el primer esqueleto casi completo de esta especie se utilizó para hacer las descripciones poscraneanas.

La descripción del ejemplar asignado a *Chanaresuchus sp. nov.* (PVSJ 567) se realizó en base a un único espécimen, el mismo fue exhumado por el equipo del Instituto y Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de San Juan en el año 1986 y fue catalogado como PVSJ 567. Este ejemplar consiste en cráneo y ambas ramas mandibulares articuladas, serie vertebral cervical, dorsal, sacra y caudal casi completa, un segmento de costillas gastrales de localización desconocida (debido a que estaba desarticulado del esqueleto), ambas escápulas y coracoides articulados, cintura pélvica incompleta y fracturada, húmero derecho, ambos fémures, tibias y fíbulas, ambos astrágalos y calcáneos, y ambos pies casi completos y articulados y varios osteodermos desarticulados. El estudio de la anatomía craneana de *Chanaresuchus sp.nov.* (PVSJ 567) se realizó de primera mano, así como mediante el uso de tomografía computada que permitió mayor detalle de esta región. El poscráneo de este ejemplar se analizó de primera mano.

Para la descripción del cráneo de *Proterochampsa barrionuevoi* y *Chanaresuchus sp.nov.* se utilizó la división propuesta por Romer (1981), la cual consta de las siguientes tres unidades funcionales:

-*Bóveda dérmica*: esta comprende elementos principalmente pares y que cubren la

cabeza completamente, tanto dorsal como lateralmente. Es unidad se subdivide en:

- huesos marginales portadores de dientes entre los que se encuentran premaxilares y maxilares
- elementos pareados a lo largo de la línea media del cráneo: nasales, frontales y parietales
- huesos periorbitarios representados por prefrontal, postorbital, yugal, postfrontal y lacrimal
- serie temporal compuesta por supratemporal, intertemporal y tabular (estando ausentes los dos últimos mencionados en *Chanaresuchus sp. nov.* y *Proterochampsia barrionuevoi*)
- huesos de la mejilla representados por el escamoso y el cuadradoyugal
- también se incluyen en esta unidad las aberturas craneanas, tales como las narinas externas, las órbitas y las fenestras preorbitarias, infratemporal y supratemporal.

-*Complejo palatino*: comprende huesos originados en el cartílago palatoc cuadrado, el cual da origen al paladar. Esta unidad se encuentra representada por el vómer, palatino, ectopterigoides, pterigoides y cuadrado. Además se incluyen los orificios nasales internos o coanas, las fosas interpterigoideas y las fosas subtemporales.

-*Caja craneana*: comprende huesos de origen endocondral entre los que se encuentran el parabasiesfenoides (o basiesfenoides), exoccipital, basioccipital, supraoccipital, proótico y opistótico, así como también se incluye aquí la ventana oval.

4.2. Especies utilizadas en las comparaciones

Para las comparaciones de la bóveda dérmica y del complejo palatino se utilizaron las siguientes especies, algunas de las cuales están filogenéticamente emparentadas con y tienen descripciones craneanas detalladas:

- *Chanaresuchus bonapartei* Romer, 1971

- *Erythrosuchus africanus* Broom, 1905
- *Euparkeria capensis* Broom, 1913
- *Proterochampsa nodosa* Barberena, 1982
- *Tropidosuchus romeri* Arcucci, 1990

Para las comparaciones de la caja craneana se utilizaron las siguientes especies de arcosauriformes, tanto pseudosuquios como ornitosuquios, de las cuales algunas fueron revisadas a primera mano y otras se basaron en detalladas descripciones bibliográficas.

- *Arizonasaurus babbitti* Welles 1947
- *Batrachotomus kupferzellensis* Gower, 1999
- *Caiman latirostris* Daudin, 1801
- *Chanaresuchus bonapartei* Romer, 1971
- *Ctenosaura pectinata* Wiegmann, 1834
- *Doswellia kaltenbachi* Weems, 1980
- *Erythrosuchus africanus* Broom, 1905
- *Euparkeria capensis* Broom, 1913
- *Fugusuchus hejapanensis* Cheng, 1980
- *Garjainia prima* Ochev 1958
- *Herrerasaurus ischigualastensis* Reig, 1963
- *Hypsilophodon foxii* Huxley, 1869
- *Leptosuchus gregorii* Camp, 1930
- *Massospondylus* Owen 1854
- *Pantydraco caducus* Yates, 2003
- *Proterochampsa nodosa* Barberena, 1982
- *Proterosuchus fergusi* Broom, 1903
- *Saurosuchus galilei* Reig, 1959

- *Shansisuchus shansisuchus* Young ,1964
- *Silesaurus opolensis* Dzik, 2003
- *Tropidosuchus romeri* Arcucci, 1990
- *Xilousuchus sapingensis* Wu 1981
- *Proterochampsa nodosa* Barberena, 1892
- *Cerritosaurus binsfeldi* Price, 1946
- *Gualosuchus reigi* Romer, 1971

Para las comparaciones del material poscraneano de utilizaron las siguientes especies relacionadas filogenéticamente con *Proterochampsa barrionuevoi* y *Chanaresuchus sp.nov.* de las cuales se dispone de material poscraneano. Algunas de estas especies fueron revisadas a primera mano por la autora y otras se trataton mediante la bibliografía referida a las mismas:

- *Chanaresuchus bonapartei* Romer, 1971
- *Doswellia kaltenbachi* Weems, 1980
- *Eryhtrosuchus africanus* Broom, 1905
- *Euparkeria capensis* Broom, 1913
- *Tropidosuchus romeri* Arcucci, 1990
- *Vancleavea campi* Long y Murry, 1995

Se contó con ct scan realizado en la Universidad de Texas, Austin, el cual fue utilizado en la descripción neurocraneana detallada realizada sobre el ejemplar PVSJ 567. Con esta valiosa fuente de información se realizó el análisis de suturas y forámenes que no se ven a simple vista por su pequeño tamaño, o bien por la deformación que presenta el material.

4.3. Aspectos preservacionales del material estudiado

El tipo de fosilización predominante en la Formación Ischigualasto es la

permineralización, proceso que consiste en la infiltración temprana de fluidos en las cavidades de los huesos, lo cual da por resultado un molde interno y el reemplazo de las estructuras formadas por sustancias orgánicas por minerales molécula a molécula. De esta forma, se obtiene un calco estructuralmente idéntico al objeto que sufrió este proceso de fosilización. Este tipo de fosilización es muy frecuente entre los vertebrados y se encuentra en los tres ejemplares analizados en esta tesis (PVSJ 567, PVSJ 77, PVSJ 606).

4.4. Abreviaturas institucionales

MACN-PV, Colección de Paleontología de Vertebrados del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina

MCZ, Museum of Comparative Zoology, Estados Unidos de Norteamérica

PVL, Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina

PVSJ, División Paleontología de Vertebrados, Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de San Juan, San Juan, Argentina

UFRGS, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Porto Alegre, Brasil

UNLR, Universidad Nacional de La Rioja, La Rioja

4.5. Metodología cladística.

Para testear la posición filogenética de los proterochámpsidos se utilizó como base la matriz de caracteres desarrollada por Dilkes y Sues (2009). Dicho trabajo es uno de los más recientes y abarcativos sobre arcosauriformes y arcosaurios basales en conjunto, y en él se discute la distribución de caracteres entre los mismos, con particular atención a algunas de las especies aquí estudiadas. Cabe destacar que en esta tesis se sigue la definición de Archosauromorpha usada por Dilkes y Sues (2009), la cual fue erigida por

von Huene en 1946. Esta matriz (Dilkes y Sues, 2009) consta de 15 taxones a los cuales se agregaron las especies *Vancleavea campi*, *Saurosuchus galilei*, *Arizonasaurus babbitti*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Tropidosuchus romeri*, *P. nodosa*, *P. barrionuevoi*, *Gualosuchus reigi* y la nueva especie *Chanaresuchus sp. nov.*

Suplementariamente se añaden a la matriz de Dilkes y Sues cuatro caracteres nuevos: tres caracteres craneanos y uno poscraneano. Por otro lado, se modifican otros tres caracteres, por lo que la matriz que originalmente presentaba 85 caracteres queda conformada por 89.

La matriz de datos de caracteres y sus estados se muestra en el Anexo 2. En aquellos casos en los que el estado de carácter es desconocido (e.g. caracteres referidos a los tarsales distales en especies en las que no se han preservado dichos huesos), lógicamente inconsistente (*i.e.* inaplicable; e.g. extremo anterior del yugal: conforma la fenestra anterorbitaria o está excluido por el contacto maxilar-lacrimonasal en especies que no presentan dicha fenestra), o no comparables (e.g. el estado de *Euparkeria capensis* para el carácter 88) fueron codificados como “?”. Todos los caracteres multiestado fueron considerados como no aditivos y la matriz en la cual se los incluyó fue realizada siguiendo el orden lógico de enumeración de caracteres de mayor a menor. Los números de los caracteres fueron agregados en una planilla de Excel en la primera hilera respetando el ordenamiento propuesto por Dilkes y Sues (2009), se incluyeron primero los caracteres provenientes del mencionado análisis (Dilkes y Sues, 2009) y al final de la hilera se adicionaron los cuatro caracteres nuevos. Las especies fueron añadidas en las columnas de la tabla comenzando por las especies adicionadas en esta tesis y a continuación aquellas presentes en el trabajo de Dilkes y Sues (2009).

El relevamiento de los caracteres de *Chanaresuchus sp. nov.* (PVSJ 567) se realizó de primera mano por la autora y adicionalmente se utilizaron imágenes obtenidas mediante tomografía computada. Por otro lado los caracteres observados en

Proterochampsia barrionuevoi (PVSJ 77, PVSJ 606), en el holotipo de *Chanaresuchus bonapartei* y en varios ejemplares (entre los que se encuentra el holotipo) de *Tropidosuchus romeri* se realizó de primera mano por la autora, así como también mediante la revisión de material bibliográfico descriptivo de ambas especies. Por otro lado, la revisión del material perteneciente a *Gualosuchus reigi* y *Proterochampsia nodosa* fue recopilado de la bibliografía.

La especie *Vancleavea campi* Long y Murry, 1995 se añadió al análisis y sus estados se basan en la reciente descripción realizada por Nesbitt *et al* (2009). También se incluyen en el presente trabajo los arcosaurios basales *Saurosuchus galilei* Reig, 1959 y *Arizonasaurus babbitti* Welles, 1947. Este último se codificó en base a la bibliografía (Nesbitt, 2003; Nesbitt, 2005; Gower y Nesbitt, 2006), mientras que *Saurosuchus galilei* presenta poscráneo y cráneo con neurocráneo expuesto, lo cual facilita la interpretación de los caracteres a primera mano (PVL 2062, PVSJ 32, PVSJ 47, PVSJ 369, PVSL 615, PVL 2198, PVL 2557). Adicionalmente se utilizó bibliografía reciente que agrega detalles descriptivos (Alcober, 2000; Trotteyn *et al.* 2011).

Por otro lado, la codificación de los caracteres del grupo externo se realizó con base en la bibliografía que describe estas dos especies (Dilkes, 1998, Modesto y Sues, 2004).

Los resultados obtenidos se compararon con otros trabajos recientes que incluyen a los proterochámpsidos *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri* en su análisis, como así también al enigmático arcosauriforme *Vancleavea campi* (Figura 50) (Nesbitt *et al*, 2009) y a una nueva especie denominada *Koilamasuchus gonzalezdiaz* (Ezcurra *et al*, 2010).

Para realizar el análisis filogenético se utilizó el programa TNT 1.1 (Goloboff *et al* 2008) y las hipótesis filogenéticas consideradas son las representadas por los árboles más parsimoniosos, que son aquellos de menor número de pasos. El análisis filogenético

se realizó bajo el criterio de máxima parsimonia con una búsqueda tradicional (*Traditional Search*). En este estudio se usó el algoritmo de Wagner (*Wagner Trees*), la creación del árbol de Wagner se aleatorizó mediante un enraizamiento al azar (*Random Seed*), utilizando el enraizamiento en 1. El número de réplicas (*Repls. number of add. Seqs*) se hizo con una cantidad de 100 secuencias de adición al azar. El algoritmo de intercambio de ramas utilizado fue la permutación global de ramas mediante TBR (*Tree Bisection Reconnection*) con una cantidad de 100 árboles guardados por replica. Para resumir las relaciones encontradas en todos los arboles se realizó un árbol de consenso mediante consenso estricto (*Strict =Nelsen*), el cual se guardó en la memoria del programa junto al resto de los árboles obtenidos. La robustez de las agrupaciones obtenidas fue calculada mediante el soporte de Bremer, para lo cual se guardaron todos los árboles subóptimos hasta 10 pasos en la memoria. Adicionalmente se realizaron remuestreos de los árboles conseguidos para obtener medidas de soporte e índices que permiten evaluar la confiabilidad de las agrupaciones logradas. Entre estas medidas se incluyeron: estadísticos correspondientes al Índice de Consistencia (IC, ic) y el Índice de Retención (IR, ir), Bootstrap y Jackknife.

4.6. Metodología del análisis paleobiológico

El análisis realizado comprendió dos instancias, una de ellas consistió en la evaluación de la cinesis craneana en ambas especies de proterochámpsidos (PVSJ 567 y PVSJ 606) y la segunda en la estimación de la masa corporal de los ejemplares PVSJ 567 y PVSJ 606.

4.6.1. Metodología de la evaluación de cinesis craneana

Para evaluar el grado de cinesis craneana en los proterochámpsidos se utilizaron cráneos articulados de *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 77) y de *Chanaresuchus sp.*

nov. (PVSJ 567) que presentan buena preservación. Los análisis se realizaron de primera mano en el ejemplar PVSJ 77 y PVSJ 567, mientras que este último se complementó con imágenes de tomografía computada craneana.

Para la inferir la cinesis craneana se utilizaron cuatro criterios propuestos por Holliday y Witmer (2008): presencia de articulación sinovial ótica, presencia de articulación sinovial basal, presencia de musculatura protractora y presencia de conexiones cinemáticamente permisivas.

La presencia de las articulaciones basal y ótica sinoviales es necesaria para el movimiento cinético y la musculatura protractora contribuye a este sistema. Para evaluar los dos primeros criterios se observaron detenidamente ambas articulaciones en busca de pequeños forámenes y/o estriaciones que evidenciaran la presencia de una cápsula sinovial durante la vida del animal. La musculatura protractora deja marcas características sobre los huesos en los que se inserta, por ello se observaron detenidamente las zonas referidas a este tipo de musculatura (e.g. ala cuadrada del proótico). Por otro lado, también deben existir conexiones entre los huesos (conexiones permisivas cinemáticas) que no obstruyan el movimiento. Este cuarto criterio es el elemento crucial para inferir cinesis ya que se ha observado que taxones actuales que tienen movilidad intracraneana funcional han modificado o eliminado una serie de huesos cuya presencia impide la presencia de tal movilidad (Metzger, 2002; Evans, 2003). Por esta razón se identificaron cuidadosamente los diferentes elementos óseos que pudieran haberse modificados para este fin.

Con base en los cuatro criterios antes mencionados Holliday y Witmer (2008) proponen tres categorías diferentes para inferir cinesis (Tabla 3):

- Parcialmente cinético
- Totalmente cinético

- Cinético

En este marco se evaluaron los criterios antes mencionados y se asignaron los dos ejemplares analizados a una de las categorías propuestas por estos autores (Holliday y Witmer, 2008)

4.6.2. Estimación del tamaño corporal

Para la estimación del tamaño corporal de los ejemplares de *Proterochampsia barrionuevoi* y *Chanaresuchus sp. nov.* se utilizó la fórmula derivada empíricamente de Anderson *et al* (1985). Mediante esta fórmula se puede estimar la masa corporal de los cuadrúpedos, basándose en la circunferencia de los húmeros y fémures, tomadas a la mitad de la diáfisis de cada elemento, cuya fórmula matemática es:

$$\text{masa corporal} = 0,078 * (\text{circunferencia}_{(\text{húmero} + \text{fémur})})^{2,73}$$

Para tomar la medida del perímetro se rodeó el hueso (húmero, fémur) con un alambre de cobre a la mitad de la diáfisis del mismo, estas mediciones fueron realizadas en los ejemplares referidos a *Chanaresuchus sp nov.* y *Proterochampsia barrionuevoi*, que constan de material postcraneano. Posteriormente se estiró el segmento de alambre y se tomó la medida del mismo con un calibre (en milímetros). El valor obtenido fue incluido en la fórmula de Anderson *et al* (1995) y posteriormente este valor se comparó entre las especies de proterochámpsidos estudiados. Las medidas tomadas sobre los ejemplares se realizaron en milímetros y las medidas de las masas corporales obtenidas se calcularon en gramos.

Adicionalmente se tomaron las medidas del largo total del esqueleto articulado de los ejemplares PVSJ 567 y PVSJ 606. Estas medidas fueron tomadas con una soga no elástica de la cual un extremo se colocó en el extremo anterior del hocico y el otro en el extremo posterior de la última vértebra caudal. Posteriormente se estiró dicha cuerda y se la midió en centímetros.

CAPÍTULO 5

Sistemática paleontológica

Diapsida Osborn 1903

Archosauromorpha von Huene 1946

Archosauriformes Gauthier *et al.* 1989

Proterochampsoida *nov.*

Proterochampsidae Sill 1967 nueva definición

***Proterochampsia* Reig 1959**

Especie tipo: Proterochampsia barrionuevoi Reig 1959

Diagnosis: Proterochampsia es un arcosauriforme caracterizado por la siguiente combinación de caracteres: narinas externas unidas en la línea media y orientadas dorsalmente, premaxilares grandes, frontales pequeños y fusionados, los cuales no participan en el borde de la fenestra supratemporal y escamosos pequeños que delimitan posteriormente el borde occipital del cráneo.

Otras especies incluidas en el género Proterochampsia. Proterochampsia nodosa.

***Proterochampsia barrionuevoi* Reig**

Holotipo de Proterochampsia barrionuevoi. MCZ 3408: cráneo, trece vértebras cervicales y dorsales y costillas cervicales.

Horizonte tipo y edad. Miembro Cancha de Bochas. Carniano. Triásico Tardío, siendo la localidad tipo de *Proterochampsia barrionuevoi* (tanto el holotipo MCZ 3408, como el material referido y el analizado en esta tesis PVSJ 77, PVSJ 606), proveniente de la Formación Ischigualasto. Departamento Valle Fértil. Provincia de San Juan. Argentina.

Material referido. PVL 2057: cráneo y ambas ramas mandibulares. PVL 2058: restos de cráneo y ambas ramas mandibulares. MACN-PV 18165: cráneo incompleto. PVSJ 77: cráneo completo y ambas ramas mandibulares. PVSJ 606: cráneo y ambas ramas mandibulares; serie presacra completa; vértebras sacras y cintura pélvica con alto grado de aplastamiento; placa con costillas gastrales articuladas; ambas escápulas; coracoides izquierdo; ambos fémures; tibias; fibulas; pie derecho casi completo.

Procedencia del material referido. Miembro Cancha de Bochas. Carniano. Triásico Tardío, proveniente de la Formación Ischigualasto. Departamento Valle Fértil. Provincia de San Juan. Argentina.

Diagnosis enmendada. *Proterochampsia barrionuevoi* se diferencia de los restantes arcosauriformes por presentar la siguiente combinación de caracteres: región temporal del cráneo marcadamente deprimida, narinas externas ubicadas posteriormente al extremo anterior del hocico, fenestra anterorbitaria, orbitas y fenestra supratemporal con orientación dorsal, ornamentación craneana muy desarrollada formada por crestas nodulares presentes en cráneo y mandíbula, exclusión del yugal de la fenestra suborbital mediante el contacto del maxilar con el ectopterigoides, frontales fusionados, ausencia de postfrontal, premaxilar formando la mitad del borde medial de las narinas internas, nasales extendidos anteriormente a lo largo del borde medial de las narinas externas entre los procesos dorsales del premaxilar. *Proterochampsia barrionuevoi* se diferencia de *Proterochampsia nodosa* por presentar un angostamiento anterior del hocico menos pronunciado, occiput más deprimido, narinas externas lanceoladas con ambos extremos aguzados, fenestra infratemporal de exposición lateral y contorno del frontal menos irregular. Entre los rasgos neurocraneanos exclusivos de *Proterochampsia barrionuevoi* se encuentra la depresión semilunar expuesta ventrolateralmente y la fosa basiesfenoidea rodeada rostrolateralmente por un reborde con forma de "V" con sus ramas convexas. Además se agrega en esta tesis como carácter diagnóstico un notable desarrollo ventral

del pterigoides, de manera que este hueso cubre completamente a los grandes procesos basipterigoideos.

Nuevas definiciones taxonómicas. La nueva agrupación *Proterochampsoidea nov.* es el clado más inclusivo basado en la rama (*stem based*) que incluye a *Tropidosuchus romeri* y *Proterochampsa barrionuevoi*, pero no a *Erythrosuchus africanus*, *Euparkeria capensis*, *Caiman latirostris* y *Rhea americana* (**nodo A**). La Familia *Proterochampsidae* es aquí definida como el clado menos inclusivo basado en el nodo que incluye a *Chanaresuchus bonapartei* y *Proterochampsa barrionuevoi* (**nodo C**).

5.1. Descripción de *Proterochampsa barrionuevoi* (PVSJ 77, PVSJ 606).

Cráneo

La descripción de la bóveda craneana de *Proterochampsa barrionuevoi* que se presentará a continuación complementa la realizada por Sill en 1967. Sin embargo, se describe por primera vez en detalle la caja craneana de esta especie y se presentan comparaciones con varias especies de arcosauriformes. Como ya se mencionara en el capítulo de metodología se seguirá las divisiones propuestas por Romer (1981) de las diferentes zonas craneanas.

En líneas generales el cráneo de *Proterochampsa barrionuevoi* recuerda al de los cocodrilos modernos en lo que respecta a su morfología externa, tal como fue sugerido por Sill en 1967. El cráneo presenta una fuerte ornamentación, las cavidades orbitales están ubicadas dorsalmente, las fenestras supratemporales son pequeñas y las narinas externas están sobre la línea media del hocico. El cráneo es deprimido en sentido dorsoventral, de contorno subtriangular y el área del hocico presenta una moderada expansión dirigida anteriormente (Anexo 1-Figura 6). En vista lateral se observa el alto grado de compresión dorsoventral del cráneo y se exponen en esta vista las grandes fenestras infratemporales (Anexo 1-Figura 7). Los dientes son cónicos, de sección elíptica

y no presentan carenas, dentículos, ni estrías, así como tampoco se observan estructuras que diferencien cuello y raíz y tampoco pueden apreciarse a primera vista facetas de desgaste. En vista ventral el ejemplar PVSJ 77 exhibe el paladar secundario, compuesto por los premaxilares, maxilares y palatinos (Anexo 1-Figura 8). A su vez, en esta vista se observa el gran desarrollo de los pterigoides y posteriormente el neurocráneo casi completo. El cráneo presenta una marcada depresión que puede observarse en vista occipital, así como el gran desarrollo de los pterigoides y de los cuadrados (Anexo 1-Figura 9). Es importante destacar que la ornamentación antes mencionada dificulta el reconocimiento de algunas suturas craneanas (e.g. frontal-nasal, nasal-premaxilar).

Bóveda craneana dérmica.

Fenestras. Las fenestras son aberturas pares del dermatocráneo expuestas en vista dorsal (Anexo 1-Figura 6), ventral (Anexo 1-Figura 8) y lateral (Anexo 1-Figura 7). En vista dorsal se observan, en dirección anteroposterior: las narinas externas, las fenestras anteorbitarias, las cavidades orbitales, las fenestras supratemporales y las fenestras infratemporales. En vista ventral se presentan: las narinas internas o coanas, las vacuidades interpterigoideas y las fenestras suborbitales. En vista occipital se hallan las fenestras postemporales (Anexo 1-Figura 9) y en vista lateral la mandíbula presenta las respectivas fenestras mandibulares externas.

Premaxilar. En vista dorsal cada premaxilar se extiende ocupando el extremo anterior del cráneo, delimita el borde lateral, medial y anterior de cada narina externa (Anexo 1-Figura 6). Este hueso presenta el extremo posterior aguzado y contacta con su par al otro lado en la línea media del cráneo, a mitad de la longitud de cada narina externa. Ventralmente los premaxilares contactan en la línea media y forman la parte anterior del paladar secundario (Anexo 1-Figura 8). En su extremo posterior el premaxilar contacta ampliamente con el maxilar, sin embargo este contacto no puede observarse en

el PVSJ 77 por encontrarse fracturado. Cada premaxilar porta unos seis alvéolos de los cuales algunos aún alojan los dientes, los tres dientes anteriores son los más pequeños y el cuarto es un diente caniniforme de mayor diámetro y longitud. El resto de los dientes de la serie son de tamaño intermedio entre el cuarto y los dientes precedentes. En vista lateral el premaxilar contacta con el maxilar a través de una sutura dorsoventral interdigitada sobre el extremo proximal del hocico.

Maxilar. El maxilar se extiende posterolateralmente formando parte del borde anterior de la fenestra anterorbitaria. Se distinguen tres procesos maxilares (Anexo 1-Figura 7). El proceso anterior contacta con el premaxilar y sutura con éste en su extremo posterior formando una "V". El proceso dorsal forma el borde anterior de la fenestra anterorbitaria, contactando con el nasal, y el proceso lateral contacta con el yugal lateralmente y con el palatino en su porción ventral (Anexo 1-Figuras 7 y 8). El maxilar portaba aproximadamente ocho dientes de los cuales se observan los alvéolos vacíos, con base en las dimensiones de los alveolos se infiere que estos dientes debieron tener tamaño intermedio respecto a los del premaxilar, conservando su forma general y presentándose en toda la longitud del maxilar.

Nasal. Los nasales son los huesos más largos del techo craneano. Anteriormente cada nasal contacta con el premaxilar y forma el borde posteriomedial de cada narina externa (Anexo 1-Figura 6). Lateralmente cada uno de estos huesos contacta con el maxilar en su mitad anterior y forma la parte media del borde de la fenestra anterorbitaria (Anexo 1-Figura 7). En la región posterior de su borde lateral el nasal contacta con el prefrontal, sin formar parte de la cavidad orbitaria. Como describió Sill (1967), en el ejemplar PVSJ 77 el nasal se relaciona posteriormente con el frontal mediante una sutura en forma de "V", pero en el ejemplar PVL 3434 esta sutura se observa de forma interdigitada con orientación netamente transversal.

Frontal. El contacto entre ambos frontales no es claro, por lo cual se infiere que los

mismos están fusionados en un solo hueso que ocupa el sector medio del techo del cráneo, ubicándose entre las cavidades orbitales y anteriormente a las fenestras supratemporales (Anexo 1-Figura 6). Ambos frontales forman un paralelogramo el cual contacta anteriormente con el nasal. Su borde lateral forma parte del borde medial de la cavidad orbitaria y posteriormente a ésta contacta con el parietal. Sobre el borde medial de la cavidad orbitaria el frontal presenta una leve cresta que ocupa esta región orbital y se extiende posteriormente. El extremo posterolateral del frontal contacta con el proceso anterior del parietal mediante una sutura interdigitada en el PVL 3434, ejemplar en el cual el frontal no presenta crestas ni ornamentación.

Parietal. Los parietales se encuentran totalmente fusionados, no se observa entre ellos ningún tipo de sutura por lo cual no pueden identificarse dos huesos por separado. El parietal así interpretado tiene forma general de "X": con dos proyecciones laterales (una anterior y otra posterior) y una zona media más angosta (Anexo 1-Figura 6). Las proyecciones anteriores son más angostas que las posteriores y contactan medialmente con el frontal, formando parte del borde posterior de la órbita. La región más angosta, junto a las proyecciones posteriores forman los bordes medial y posterior de la fenestra supratemporal, mientras que los extremos posteriores de estas proyecciones contactan con la porción medial de los escamosos. El borde posterior del parietal tiene forma de "V" en vista dorsal, presentando en su superficie ventral una depresión subtriangular que articularía con el supraoccipital. En vista occipital (Anexo 1-Figura 9) el contacto del parietal con los procesos paraoccipitales se desarrolla sólo en la parte media de los dichos procesos.

Prefrontal. El prefrontal es un hueso pequeño, de forma semitriangular, cuyo margen posterior, junto al lacrimonal y al yugal forman parte del borde anterior de la cavidad orbital (Anexo 1-Figura 7). Si bien sus límites no son claros, este hueso formaría parte del borde posterior de la fenestra anterorbitaria, lateralmente contactaría con el lacrimonal, y

medialmente con el nasal.

Postorbital. Este es un hueso que participa en los bordes de la órbita, de la fenestra infratemporal y supratemporal (Anexo 1-Figura 6). El proceso medial del postorbital contacta con el parietal, el proceso lateral con el yugal y el posterior con el escamoso. La barra postorbital formada por este hueso exhibe una marcada cresta, la cual constituye la zona del cráneo que presenta ornamentación más marcada. Esta cresta postorbital se extiende sobre el borde lateral y posterior de la cavidad orbital y representa una autapomorfía del taxón.

Yugal. El yugal es un hueso trirradiado que forma la parte lateral del cráneo. Anteriormente contacta con el maxilar, formando el borde lateral de la fenestra anterorbitaria y de la cavidad orbital (Anexo 1-Figura 6). En vista lateral, anteriormente a la cavidad orbital, el yugal tiene un proceso ascendente que contacta ampliamente con el lacrimal (Anexo 1-Figura 7). En su parte media el yugal forma el margen ventral de la cavidad orbital. Entre ésta última y la fenestra infratemporal el yugal presenta un breve proceso ascendente que contacta con el postorbital, el cual puede observarse en vista dorsal y lateral (Anexo 1-Figura 7). Este proceso forma el borde anterior de la fenestra infratemporal. En su extremo posterior el yugal forma parte del borde ventral de la fenestra infratemporal y si bien la sutura con el cuadradoyugal no es clara, estaría ubicada sobre el tercio anterior del margen de dicha fenestra.

Lacrimal. Como se mencionó anteriormente numerosos contactos óseos en el ejemplar PVSJ 77 no son fácilmente reconocibles debido a la marcada ornamentación presente en este ejemplar. Un ejemplo de esto lo constituye el lacrimal, uno de los elementos más difíciles de identificar tanto por la ornamentación, como por su pequeño tamaño. El lacrimal formaría parte del borde anterior de la cavidad orbital, presentándose algo inclinado lateralmente (Anexo 1-Figura 7). Este hueso de forma triangular contactaría medialmente con el prefrontal, lateralmente con el yugal y formaría el borde posterior de la

fenestra preorbitaria, así como el borde anterolateral de la cavidad orbital.

Escamoso. El escamoso es un hueso de superficie extensa que se desarrolla en la zona posterior de cráneo de *Proterochampsia barrionuevoi*, formando la parte posterior de la cresta occipital. El escamoso presenta forma de “V”, con su vértice orientado lateralmente. Anteriormente contacta con el postorbital y forma el borde lateral de la fenestra supratemporal. Presenta una expansión medial que contacta con el parietal y participa en el borde posterior de la fenestra supratemporal (Anexo 1-Figura 6). En vista lateral, por detrás del contacto con el cuadradoyugal, el escamoso presenta una estructura con forma de gancho que contacta con la porción superior del cuadrado, dicha estructura forma parte de la articulación ótica (Anexo 1-Figura 7). Puede observarse que el escamoso contacta con el cuadrado tanto en la vista lateral como en la occipital, y medialmente con los procesos paraoccipitales (Anexo 1-Figura 9).

Cuadradoyugal. Este hueso tiene un destacado desarrollo en el borde posterolateral del cráneo. El cuadradoyugal presenta una proyección anterior con marcado desarrollo lateral, la cual forma parte del borde ventral de la fenestra infratemporal (Anexo 1-Figura 7). En vista dorsal se observa que el cuadradoyugal tiene una proyección medial que forma el borde posterior de la fenestra infratemporal (Anexo 1-Figura 6). En vista lateral se observa que el extremo dorsal del cuadradoyugal contacta claramente con el escamoso (Anexo 1-Figura 7), mientras que el contacto cuadradoyugal-yugal no es claramente distinguible, de manera que se infiere que el mismo se desarrolla lateralmente.

Complejo palatino.

Vómer. El vómer es un hueso pareado, alargado, que se extiende en la línea media de la cara ventral del cráneo (Anexo 1-Figura 8). Ambos vómeres contactan entre sí entre las coanas, formando el borde medial de cada una de ellas. Anteriormente contacta con el

premaxilar y brevemente con el maxilar, mientras que medialmente, entre las porciones posteriores de ambos vómeres, se intercala el proceso palatino del pterigoides. Por lo tanto, el vómer contacta con éste último hueso mencionado en su borde medial, así como posteriormente.

Palatino. La forma general de este hueso no ha podido identificarse con claridad debido a que se encuentra fracturado en el PVSL 77 (Anexo 1-Figura 8). Sin embargo, en otros ejemplares (e.g. PVL 3434) esta zona se ha preservado, aunque la identificación de sus contactos ha sido compleja. El palatino forma parte del borde lateral de las coanas, así como del borde anterior de las fenestras suborbitales, también conocidas como fenestras pterigoideas o subtemporales. Anterior y lateralmente el palatino contactaría con el maxilar y en su porción posteromedial con el pterigoides.

Pterigoides. El pterigoides es un hueso pareado elongado anteroposteriamente (Anexo 1-Figura 8). Este hueso contacta con su homónimo del lado opuesto desde la sutura anterior con el palatino hasta la sutura posterior con el parabasiesfenoides, sin presentar contacto en la zona media en la cual forma una elongada vacuidad interpterigoidea. Lateralmente tiene un breve contacto con el ectopterigoides, formando juntos la lámina lateral pterigoidea (*pterigoid flange sensu* Romer, 1956) Las coanas son de contorno elíptico, poco desarrolladas lateralmente en el PVSJ 77 y más anchas en el ejemplar PVL 3434. Las alas pterigoideas tienen una amplia superficie que se desarrolla en la mayor parte posteroventral del cráneo de *Proterochampsia barrionuevoi*. El borde posterolateral del pterigoides, es decir el borde posterior de las alas pterigoideas presenta una extensión posterior, ubicada lateralmente al contacto con el proceso pterigoideo del cuadrado, la cual tiene forma de "V" con su vértice orientado posterolateralmente. Sobre el pterigoides se desarrollan dos hileras de dientes pterigoideos, una de ellas se ubica sobre el lado medial del pterigoides, el cual forma el borde lateral de la vacuidad interpterigoidea (Anexo 1-Figura 8). Esta hilera porta dentículos de mayor tamaño y forma

con su opuesta una “V”, cuyo vértice está dirigido anteriormente. La otra hilera está formada por dentículos de menor tamaño y se ubica anterolateralmente respecto a la antes descrita, la dirección de esta hilera de dentículos es casi paralela a correspondiente ubicada en el pterigoides del otro lado (Anexo 1-Figura 8).

Ectopterigoides. En el ejemplar PVSJ 77 se ha preservado el ectopterigoides derecho casi completo, mientras que el izquierdo no puede observarse ya que la mandíbula está articulada de este lado y el ectopterigoides queda solapado por ella (Anexo 1-Figura 8). El ectopterigoides es un hueso que presenta forma subtriangular, el cual delimita posterolateralmente la fenestra suborbital. Si el límite lateral del yugal está correctamente inferido, el ectopterigoides contactaría lateralmente con el yugal y medialmente lo haría con el extremo lateral del pterigoides.

Cuadrado. El cuadrado es el hueso de mayor extensión en vista occipital, presentando un marcado desarrollo ventral, así como lateromedial (Anexo 1-Figura 9). En vista occipital se observa que el cuadrado forma el extremo ventrolateral del cráneo (Anexo 1-Figura 9), presentándose con un amplio ángulo de inclinación hacia atrás en vista lateral (Anexo 1-Figura 7). Dorsomedialmente articula con la caja craneana y con los procesos paraoccipitales, el contacto con el escamoso se observa en vista lateral y dorsal. Como ya se mencionó el contacto con el cuadradoyugal no es claro, sin embargo con base en la presencia del foramen del cuadrado (localizado en el contacto entre estos dos huesos (Romer, 1961), puede inferirse que la sutura entre ambos elementos se encuentra en esta zona (Anexo 1-Figura 6). Las alas pterigoideas del cuadrado tienen un marcado desarrollo ventromedial, contactando con el pterigoides en su extremo anterior y presentando una pequeña superficie cubierta por este hueso. Esta estructura del cuadrado presenta forma columnar y se orientan lateromedialmente. En vista ventral el cuadrado presenta una carilla articular para la mandíbula (*pars articularis quadrati*) que se ubica por detrás del plano occipital del cráneo. Esta carilla articular se compone de dos

superficies, una de ellas es cóncava y se orienta medialmente, la otra es convexa y orientada lateralmente. Ambas superficies articulares son comprimidas.

Caja craneana

La caja craneana de *Proterochampsia barrionuevoi* es rostrocaudalmente corta, lo cual representaría una condición ancestral de los arcosauriformes basales.

Basioccipital. Este hueso se encuentra completamente preservado y forma la mayor parte del cóndilo occipital. Este cóndilo es deprimido (Anexo 1-Figura 10), siendo más ancho que alto, aproximadamente del mismo tamaño del foramen magnum y tiene una pequeña fosa centrada en su faceta articular (*notochordal pit*, sensu Gower, 2002). Contrastando con los especímenes estudiados por Sill (1967, figura 3), el ejemplar PVSJ 77 no presenta un surco longitudinal en la superficie dorsal del basioccipital (Anexo 1-Figura 10 y 11). El cuerpo principal del basioccipital es más ancho que el cóndilo, tomado relativo a su largo. El cuello condilar no se encuentra diferenciado (Anexo 1-Figura 9), presentándose como una estructura continua sin zonas constreñidas. Rostralmente, el cuerpo principal del basioccipital forma la parte caudal del foramen metótico (Anexo 1-Figura 12), el cual presenta forma de "8". Esta estructura fue interpretada por Sill (1967) como el foramen de las carótidas internas, sin embargo, en esta tesis tal interpretación no es aceptada ya que las carótidas deberían ser confluentes con el foramen metótico, arreglo que es poco probable. Las tuberosidades basales están proyectadas ventrolateralmente y son rostrocaudalmente cortas (Anexo 1-Figura 12). El borde medial de las tuberosidades basales del basioccipital es corto, no convexo y los bordes ventrales de cada tuberosidad basal forman un ángulo mayor de 90° entre ellos (Anexo 1-Figura 12). Sobre la cara caudal de cada tuberosidad basal basioccipital hay un reborde prominente, orientado ventrolateralmente, el cual separa la superficie caudolateral de la caudomedial de cada tuberosidad. Las caras dorsolaterales de las tuberosidades basales

forman parte del borde ventromedial del foramen metótico (Anexo 1-Figura 12) y rostralmente a este punto se fusionan a la rama ventral del opistótico (Anexo 1-Figura 11 a 13). En vista caudal, el contorno del proceso ventral del opistótico y de las tuberosidades basales es uniformemente continuo y forma una convexidad. La separación entre ambas tuberosidades está representada por una muesca pequeña que es transversalmente angosta (Anexo 1-Figura 10). Esta muesca se extiende rostralmente como un surco medio de poca profundidad que se expone en vista ventral y rostral (Anexo 1-Figuras 9 y 13). Este surco forma la pared caudal de la fosa basioccipital-basiesfenoidea (receso faríngeo medio *sensu* Gower, 2002) (Anexo 1-Figura 13), la cual es pequeña, profunda y redondeada y está limitada rostralmente por el parabasiesfenoides (Anexo 1-Figura 9). La superficie rostroventral de las tuberosidades basales presenta una textura punteada (Anexo 1-Figura 9 y 13), lo cual podría sugerir que esta zona llevaba una cubierta cartilaginosa. Esta superficie continúa sobre la rama ventral del opistótico (Anexo 1-Figuras 12 y 13). Medialmente, sobre la superficie rostral de cada tuberosidad se presenta un surco casi vertical, el cual se curva lateralmente, llegando aproximadamente hasta el borde ventral de las tuberosidades (Anexo 1-Figura 13) y podría corresponder al receso coclear. La parte ventral de este surco se orienta ventromedialmente, llegando hasta el extremo ventromedial de cada tuberosidad basal y se separa de la superficie dorsolateral por medio de un reborde oblicuo (Anexo 1-Figura 13). Debido a su posición (adyacente al receso coclear) este reborde podría representar parte del borde en el cual se inserta la membrana de la fenestra *ovalis*. Este reborde también podría representar la sutura entre el opistótico y el basioccipital, de modo que su interpretación es incierta. La superficie dorsal del basioccipital lleva tres rebordes que se extienden longitudinalmente (Anexo 1-Figura 14). Un reborde medial se extiende a lo largo de la línea media del hueso y parece ser el límite medial de ambas facetas articulares del exoccipital. El otro reborde, ubicado sobre el lado izquierdo, se dirige

caudoventralmente y representa la faceta articular lateral del exoccipital. Un reborde similar, localizado sobre el lado derecho, estaría cubierto por el exoccipital del mismo lado. Estos rebordes se encuentran limitando una acanaladura que articula en el extremo rostral de los exoccipitales. Sobre el lado izquierdo, lateralmente a los rebordes mencionados, hay una muesca oblicua que corresponde al piso de un canal caudolateral que se dirige al foramen metótico (Anexo 1-Figura 14). Esta muesca se encuentra rostrolateralmente rodeada por la rama ventral del opistótico.

Exoccipital. Los exoccipitales se han preservado completamente (Anexo 1-Figuras 10 y 11). Las suturas que separan los exoccipitales y el opistótico no están completamente marcadas, tal como ocurre en muchos otros arcosauriformes. La sutura con el opistótico podría indicarse sobre la superficie caudal (Anexo 1-Figura 13), si esta sutura está bien identificada, el exoccipital no forma parte del borde dorsal del foramen magnum, el cual quedaría conformado por el opistótico y el supraoccipital (Anexo 1-Figura 10). Sobre la superficie caudal de la parte dorsal del exoccipital hay un foramen al cual podría atribuírsele funciones nutricias. Tal como ocurre en otros arcosauriformes la superficie caudal de la base de cada exoccipital contribuye a la superficie articular condilar (Anexo 1-Figura 10). Ambos exoccipitales contactan en el piso de la cavidad endocraneana (Anexo 1-Figura 11), este contacto entre ellos no ha sido fehacientemente identificado ya que se encuentran desarticulados.

La superficie ventral del exoccipital llega hasta el basioccipital y es rostrocaudalmente más larga que ancha. La parte rostral de la base del exoccipital forma el borde caudoventral de la porción dorsal del foramen metótico (Anexo 1-Figura 11). La mitad ventral de la superficie ventrolateral del exoccipital es marcadamente convexa en su región caudal (Anexo 1-Figura 12). La superficie rostrolateral de la base del exoccipital está solapada lateralmente por el proceso ventral del opistótico, de manera que el foramen de paso del nervio hipogloso (XII) no se expone en vista lateral (Anexo 1-Figura

15). Esta región representa la pared caudomedial de un canal que forma el foramen metótico. Una cresta ligeramente oblicua y dirigida rostroventralmente separa la superficie lateral de la rostral, presentándose rostrocaudalmente cóncava. Sobre la superficie medial del exoccipital hay dos forámenes para el paso del nervio hipogloso (Anexo 1-Figura 11), uno de ellos es pequeño, se encuentra cercano al borde ventral y se ubica sobre el tercio rostral de la base del hueso. El otro foramen es más extenso y se ubica más dorsocaudalmente que el anterior, localizándose cercano a la longitud medial del hueso. La trayectoria del canal hipogloso se expone en el exoccipital izquierdo, sobre una superficie rota del mismo, y está dirigido lateralmente (Anexo 1-Figura 11).

Supraoccipital. El supraoccipital está muy incompleto, se ha preservado su región caudolateral, perdiéndose las partes rostródorsal y medial (Anexo 1-Figura 9). Los fragmentos preservados no están fusionados con el parietal en PVSJ 77 (Anexo 1-Figuras 9 y 16 a). Este hueso parece haberse orientado rostródorsalmente y pudo haber formado la parte caudal del techo de la cavidad endocraneana (Anexo 1-Figura 11). No se observa un epiótico diferenciado y el supraoccipital no articula con los exoccipitales. La sutura del supraoccipital con los opistóticos no es clara, pero parece estar representada por dos rebordes continuos sobre las superficies caudal (Anexo 1-Figura 10) y medial (Anexo 1-Figura 11). El reborde que se presenta sobre la superficie caudal está dirigido dorsolateralmente, mientras que el reborde medial es casi horizontal. Los rebordes antes mencionados parecen contactar el borde dorsal del foramen magnum, de manera que el supraoccipital podría haber formado parte de él (Anexo 1-Figura 10), en este sentido el ejemplar PVSJ 77 se diferencia del descrito por Sill (1967, figura 3). La superficie externa del supraoccipital es plana (Anexo 1-Figura 10) y la caudolateral no parece haber incluido parte del receso vestibular, tampoco presenta evidencia del foramen *crus commune*, ni de los canales semicirculares (Anexo 1-Figuras 11 y 13). La articulación con el proótico no está preservada (Anexo 1-Figura 13) por lo tanto no puede aseverarse que la fosa flocular

llegue hasta el supraoccipital. La fenestra posttemporal es muy pequeña, está rodeada ventralmente por el neurocráneo y por el parietal dorsalmente (Anexo 1-Figura 10). Sobre la superficie dorsal del neurocráneo, desde la fenestra posttemporal hay una muesca dirigida rostromedialmente (Anexo 1-Figura 11). Esta muesca representaría la parte ventral del canal para la rama occipital de la arteria oftálmica externa (según la Nomenclatura Aviana de Baumel, 1993) y coincide con la unión entre el supraoccipital y el opistótico. Sobre la superficie ventral del parietal hay una fosa de gran extensión, con forma de "V", que es la superficie de recepción para el supraoccipital (Anexo 1-Figura 11). Esto último indicaría una forma subtriangular para el supraoccipital, tal como lo citara Sill (1967) para el ejemplar MCZ 3408.

Opistótico. El opistótico está casi completamente preservado con excepción de la porción ventrolateral de la rama ventral y los extremos de los procesos paraoccipitales (Anexo 1-Figuras 10 y 13). Aceptando que la sutura exoccipital-opistótico está correctamente inferida, el opistótico forma la parte dorsolateral del borde del foramen magnum y la mayor parte de los procesos paraoccipitales (Anexo 1-Figura 10). Estos procesos en el ejemplar PVSJ 77 son elongados, rectos y angostos dorsoventralmente en vista caudal, tal como los describiera Sill (1967). Excepto por los extremos distales, los contornos dorsal y ventral de los procesos paraoccipitales son rectos, paralelos y los extremos distales son más angostos dorsoventralmente que el resto del cuerpo de los procesos. La superficie caudal de los procesos tiene un surco conspicuo que se extiende sobre la mayor parte de su longitud. Este surco está rodeado dorsal y ventralmente por dos rebordes prominentes, los cuales separan la superficie caudal de los procesos de la ventral. El reborde ventral está curvado dorsalmente en el extremo distal del proceso, por lo que la superficie ventral se encuentra retorcida, orientándose en dirección caudoventral en el extremo distal. A excepción de la base, los procesos son tan delgados dorsoventral (Anexo 1-Figura 10) como rostrocaudalmente (Anexo 1-Figura 9). En vista ventral puede

observarse que los procesos paraoccipitales tienen el mismo ancho en toda su longitud (Anexo 1-Figura 9), están dirigidos caudolateralmente y en vista dorsal forman un ángulo mayor de 90°. La región proximal de la superficie rostrolateral de los procesos es recta, tal como lo es la mayoría de la superficie ventral (i.e., en la región lateral a la rama ventral y proximal al extremo comprimido) (Anexo 1-Figura 15). La superficie dorsolateral es cóncava rostródorsalmente, siendo su extremo dorsal la única parte que articula con el parietal. La región ventral de los procesos paraoccipitales es dorsal al borde ventral del foramen magnum (Anexo 1-Figura 10). El área ventral del extremo proximal de los procesos tiene dos canales de dirección caudolateral, estos canales conducen a la porción dorsal del foramen metótico y a la fenestra *ovalis*, respectivamente (Anexo 1-Figura 9). El extremo dorsal de la rama ventral del opistótico está localizado entre estos canales (Anexo 1-Figura 9). La rama ventral es prominente y presenta exposición lateral (Anexo 1-Figura 15), ventral (Anexo 1-Figura 9) y caudal (Anexo 1-Figura 10). Separando la fenestra *ovalis* del foramen metótico hay una lámina delgada y transversal que se dirige ventralmente y se fusiona con la porción dorsolateral de las tuberosidades basales basioccipitales (Anexo 1-Figura 13). Como la mayor parte de la rama ventral no está preservada no hay evidencia de la contribución del opistótico a la formación de la eminencia coclear, además no se distinguió ningún resto del pasaje del foramen perilinfático en la rama ventral. La parte caudal del receso vestibular se localiza medialmente al extremo dorsal de la rama ventral del opistótico (Anexo 1-Figura 13) y el techo es dorsal a la superficie ventral de los procesos paraoccipitales. Este receso termina en lo que parece ser la *ampulla* caudal, si se encuentra preservada la parte caudal de la pared medial del receso (Anexo 1-Figura 11).

Proótico. La mayor parte del proótico no se ha conservado, preservándose solamente los extremos de los procesos caudolaterales (Anexo 1-Figuras 13 y 15) y probablemente las porciones adyacentes al parabasiesfenoides (Anexo 1-Figuras 17 A-E).

El proceso caudolateral es aguzado y articula con la base de los procesos paraoccipitales, solapando rostrolateralmente parte de los procesos paraoccipitales. Algunos fragmentos óseos encontrados sobre la superficie dorsal del parabasiesfenoides parecen corresponder al proótico, estas regiones y sus homólogas serán descritas con el parabasiesfenoides.

Parabasiesfenoides. Se encuentra preservada la mayor parte de este hueso, excepto el proceso cultriforme (Anexo 1-Figura 17 A). La orientación relativa del parabasiesfenoides es difícil de asegurar (*i.e.*, pudo haber estado vertical, horizontal u oblicuo). Se describe en esta tesis al parabasiesfenoides considerando que sus tuberosidades basales estaban dirigidas caudoventralmente. Este hueso es proporcionalmente ancho (Anexo 1-Figuras 9 y 17 A) y sus tuberosidades basales son tan largas como transversalmente anchas (Anexo 1-Figuras 9 y 17 A, B). El extremo distal de las tuberosidades es ligeramente aguzado en vista ventral y la superficie dorsocaudal es cóncava (Anexo 1-Figura 17 B). Esta última superficie mencionada forma la articulación con la tuberosidad basal del basioccipital y probablemente comprendía la pared rostral de lo que se identificó como el receso coclear. Un reborde pequeño, dirigido rostromedialmente, se encuentra sobre la superficie ventrolateral de las tuberosidades (Anexo 1-Figuras 17 A, C, E). Sobre el lado derecho este reborde es abovedado y forma los bordes rostral y caudal de una fosa (Anexo 1-Figura 17 E). El extremo dorsal de este reborde es adyacente a la parte caudal de la base de los procesos basipterigoideos y el extremo rostral es ventral a ellos (Anexo 1-Figura 17 C). Este reborde se expone en vista ventrolateral en el ejemplar PVSJ 77.

El borde caudal del parabasiesfenoides presenta forma de “V” en vista ventral (Anexo 1-Figuras 9 y 17 A), en este esquema cada brazo de la “V” corresponde al borde caudomedial de cada tuberosidad. Rostral a la parte media del borde caudal se observa una fosa profunda, dirigida caudolateralmente que se encuentra con algo de matriz y que

podría corresponder al receso basiesfenoidal (Anexo 1-Figuras 9 y 17 A). El receso basiesfenoidal está limitado rostralmente por un reborde prominente y delgado, este reborde tiene forma de “V” y se orienta como lo hace el borde caudal (Anexo 1-Figuras 9 y 17 A, E). Los brazos de este reborde son convexos medialmente y alcanzan el extremo distal de las tuberosidades basales del parabasiesfenoides. No pudo ser identificado el foramen externo del canal de las arterias carótidas internas sobre la superficie lateral del hueso. Tentativamente se propone en esta tesis que los mencionados forámenes pudieron haberse localizado dentro del receso basiesfenoidal.

Los procesos basipterigoideos se dirigen lateralmente y son mucho más grandes que las tuberosidades basales del parabasiesfenoides, lo cual se observa tanto en vista lateral como en ventral. Además, el ancho comprendido entre los procesos supera largamente el comprendido entre las tuberosidades basales parabasiesfenoides. Los procesos basipterigoideos tienen un borde rostral agudo (Anexo 1-Figura 17 D) y sus bases se encuentran expandidas rostrocaudalmente (Anexo 1-Figura 17 C). La superficie ventral de cada uno de los procesos no se conectan mediante un reborde (Anexo 1-Figuras 9 y 17 A). La parte rostral de la base de los procesos sobrepasa rostralmente la base del proceso cultriforme (Anexo 1-Figura 17 A). El extremo distal presenta un conspicuo desarrollo caudal (Anexo 1-Figura 18) y la articulación con el pterigoideo cubre la superficie lateral y ventral de los procesos basipterigoideos (Anexo 1-Figura 18 B). La superficie articular, solapada por el pterigoideo, parece ser convexa de manera de encajar en una fosa profunda formada por la superficie articular del pterigoideo (Anexo 1-Figura 18 B). Sobre la superficie lateral del parabasiesfenoides (dorsal a la base de cada proceso basipterigoideo) se forma una muesca horizontal entre la superficie dorsal de los procesos basipterigoideos y una parte de la pared del neurocráneo dirigida lateralmente (Anexo 1-Figura 17 C a E). La mayoría del proceso cultriforme no se ha conservado, pero su base si se encuentra preservada (Anexo 1-Figura 17 A). Según lo observado en la parte

preservada, este proceso es de sección ovoide (Anexo 1-Figura 17 D) y su base no tiene surco en su superficie dorsal. Las homologías de toda la región dorsal del hueso, las tuberosidades basales parabasiesfenoideas y el proceso cultriforme son de asignación dudosa: estas pueden corresponder tanto al proótico como al parabasiesfenoides. Sobre la superficie caudal, rostral y dorsal a las tuberosidades basales, hay dos fosas redondeadas (Anexo 1-Figura 17 B). En *Proterochampsa* esta región también corresponde al proótico fusionado al parabasiesfenoides. Sobre la superficie dorsal del parabasiesfenoides hay una depresión media que se hace mucho más profunda en el centro del hueso (Anexo 1-Figura 17 B), en esta tesis se propone que la región inmediatamente caudodorsal de la depresión podría ser la fosa hipofisiaria. Lateral y caudalmente la depresión antes mencionada presenta áreas rugosas. Rostral y ventralmente a la depresión media (y rostral al proceso cultriforme) se observan un par de fosas orientadas rostralmente (Anexo 1-Figura 17 D).

Lateroesfenoideas. El lateroesfenoideas está preservado casi completamente, especialmente el del lado derecho (Anexo 1-Figuras 16 A y B). Este hueso es muy grueso y contacta dorsalmente con el frontal mediante una estructura bilobada. Los procesos *rostral* y *capitate* se presentan poco desarrollados, siendo el proceso caudal el único lóbulo distinguido claramente. El proceso rostral se encuentra poco desarrollado, mientras que el proceso *capitate* es más expandido. No se observó ningún surco sobre la superficie rostrolateral del hueso (entre los procesos rostral y *capitate*). Sobre la superficie lateral se observa un reborde orientado caudoventralmente, que se extiende desde la base del proceso *capitate* hasta la superficie articular para el proótico. Este reborde forma el límite de una fosa que se extiende entre la parte caudodorsal de el lateroesfenoideas y el frontal (Anexo 1-Figura 16 B). Esta fosa separa lateralmente el lóbulo caudal del rostral, incluyendo ambos procesos. El proceso para el proótico es corto y se localiza sobre la porción caudal del hueso, dirigiéndose caudal, lateral y ventralmente (Anexo 1-Figura 16

A). La superficie articular para el proótico se expone caudoventrolateralmente (Anexo 1-Figura 16 B) y es lateral a la base de los procesos basipterigoideos. Esto sugiere que la región de la pared lateral del neurocráneo formada por el proótico debe haberse dirigido dorsolateralmente, inclinándose lateralmente hacia la superficie articular en el lateroesfenoides. En la superficie rostral del hueso, a dos tercios de su longitud, hay una lámina corta que se orienta medioventralmente (Anexo 1-Figura 16 A y B). Esta lámina podría separar parcialmente el tracto olfatorio de los nervios II-IV. Rostralmente al proceso para el proótico la superficie medial el lateroesfenoides forma un canal que se dirige rostrocaudalmente.

Postcráneo

El material postcraneano de *Proterochampsia barrionuevoi* conocido hasta el momento (MCZ 3408) consistía en el complejo atlas-axis, la serie cervical, las primeras vértebras dorsales y costillas cervicales (Sill, 1967). Los nuevos materiales aquí descritos corresponden a un ejemplar totalmente articulado depositado en el Instituto y Museo de Ciencias Naturales de San Juan (PVSJ 606) (Anexo 1-Figuras 19 y 20). Este ejemplar presenta la serie cervical y dorsal completas, serie caudal anterior, gastralias, costillas cervicales y dorsales, ambas escápulas, coracoides derecho, húmero, radio y ulna derechos, pelvis completa pero desarticulada y miembro posterior derecho casi completo. En rasgos generales el ejemplar PVSJ 606 presenta una buena preservación, pero es observable un cierto grado de deformación por un marcado aplastamiento. Esto dificulta el reconocimiento de ciertas estructuras, particularmente en la cintura pélvica. El ejemplar está preservado de manera tal que todo el esqueleto presenta una curvatura a lo largo de su columna vertebral, por lo que las vértebras caudales llegarían hasta una región cercana al húmero (Anexo 1-Figura 20). Debido a ello se encuentra parte del zeugopodio en contacto con elementos pélvicos.

Serie vertebral La serie presacra se compone de 23 vértebras articuladas, todas ellas con un grado alto de aplastamiento dorsolateral pero con buena preservación (Anexo 1-Figuras 21, 22 y 23). En general, las vértebras presacras son cortas, altas y presentan un angostamiento transversal a la mitad del largo de sus centros lo que les otorga forma de carretel en vista ventral. Toda la columna vertebral (pre y postsacra) presenta los arcos neurales desarticulados y desplazados de su posición original con respecto a la del cuerpo vertebral, lo cual indica que la sutura neurocentral estaría abierta en toda la serie. Debido a la compresión dorsolateral que sufrió el ejemplar (PVSJ 606) los arcos neurales se encuentran comprimidos y moderadamente desplazados lateralmente. Los cuerpos vertebrales no son fácilmente identificables ya que parte de ellos están ocultos por los arcos neurales, sin embargo puede diferenciarse que todos ellos presentan la condición anficélica.

Vértebras cervicales. La serie vertebral cervical no presenta intercentros y está conformada por nueve vértebras. Las vértebras cervicales son las más cortas de la serie vertebral, pero las espinas neurales parecen ser las más altas, haciendo que éstas sean las vértebras más altas de la serie (Anexo 1-Figura 21). El cuerpo vertebral es de contorno cuadrangular en vista lateral y ambas superficies articulares se ubican al mismo nivel. En vista lateral no se observan fosas sobre los cuerpos vertebrales. Ventralmente se observa una marcada quilla que recorre el cuerpo longitudinalmente y que comienza en la cara articular anterior terminando en la posterior. La forma de las espinas neurales es rectangular, las mismas tienen superficies laterales sin rugosidades y se encuentran notablemente inclinadas hacia atrás. El extremo dorsal de las espinas neurales cervicales no presenta ningún tipo de ensanchamiento y sus bordes anterior y posterior son redondeados. El desarrollo anterior de las prezigapófisis supera el límite anterior del cuerpo vertebral, mientras que las postzigapófisis sobrepasan el borde posterior del cuerpo. Las pre y postzigapófisis de las cervicales anteriores tienen una marcada

inclinación anterodorsal, rasgo que se acentúa en las cervicales posteriores, donde las postzigapófisis alcanzan un ángulo de 50° con respecto al eje longitudinal de la serie vertebral. Las vértebras cervicales no presentan láminas en su arco como así tampoco articulaciones accesorias hipósfeno-hipantro.

Vértebras dorsales. Al igual que la serie cervical, la serie dorsal no presenta intercentros y se estima que está conformada por un total de 14, conformando un total de 23 vértebras presacras. La forma del cuerpo vertebral es subrectangular en vista lateral, siendo proporcionalmente más corto en las dorsales anteriores que en las posteriores, sin observarse fosas laterales en ninguna de ellas (Anexo 1-Figuras 21 y 22). Los centros son anficélicos, con una marcada concavidad de la superficie lateral entre las caras articulares. En las dorsales anteriores se observa una quilla ventral que recorre el cuerpo vertebral en toda su longitud y la cual no se encuentra en las dorsales posteriores. Las espinas neurales dorsales son más bajas y más largas anteroposteriormente que las cervicales. Las espinas neurales dorsales también se encuentran levemente inclinadas hacia atrás y no presentan ensanchamiento transversal en su extremo dorsal (Anexo 1-Figura 22). La base del arco neural alcanza anteriormente las prezigapófisis con una leve curvatura, y posteriormente, por debajo de las postzigapófisis, presenta una marcada curvatura, de manera que forma una amplia muesca entre las postzigapófisis y la base de la espina neural, al cual se le atribuye la función de paso de vasos y nervios. Los arcos neurales de las dorsales de *Proterochampsia barrionuevoi* no presentan ningún tipo de laminación. Las prezigapófisis se proyectan más anteriormente que el borde anterior del cuerpo, mientras que las postzigapófisis se proyectan más posteriormente que el correspondiente borde del cuerpo. No se presenta la articulación accesoria hipantro y la región donde se ubicaría el hipósfeno no puede observarse en ninguna vértebra a causa de la estrecha articulación que presentan unas con otras.

Vértebras sacras. Las vértebras sacras se encuentran con alto grado de

aplastamiento y fractura, al igual que el resto de la pelvis (Anexo 1-Figura 20). Sin embargo puede apreciarse que *Proterochampsia barrionuevoi* presenta dos vértebras sacras, cuyos cuerpos parecen corresponder con dos costillas sacras desarticuladas que se encuentran en el mismo bloque que contiene el resto del material de la pelvis. Estas costillas son ensanchadas anteroposteriormente y se encuentran en articuladas con lo que podría corresponder con una fracción del ilion. Las costillas sacras son relativamente cortas, rectas y no presentan bifurcaciones en sus márgenes laterales. Las espinas neurales de las vértebras sacras presentan sus extremos dorsales con moderada expansión.

Vértebras caudales. La serie caudal se compone de siete vértebras caudales anteriores las cuales se hallan en contacto con la pelvis, pero sin conservar su posición original. Esta serie presenta un alto grado de deformación en sentido dorsolateral y no se han preservado las espinas neurales ni los procesos transversos derechos de toda la serie (Anexo 1-Figura 23). El cuerpo vertebral es de contorno rectangular en vista lateral y no se observan fosas en vista lateral. Si bien estos cuerpos vertebrales están deformados puede observarse que no presentan quilla ventral, pero sí un marcado estrangulamiento transversal a la mitad de su largo que resulta en un profundo margen cóncavo entre las dos caras articulares, dando lugar a centros en forma de carretel en vista ventral. Ambas caras articulares se ubican al mismo nivel y presentan contorno circular. El largo de los cuerpos vertebrales aumenta en las caudales posteriores de la serie preservada. En las caudales preservadas no hay indicios de intercentros y los arcos neurales se presentan desarticulados y algo desplazados de los cuerpos vertebrales. Solo se preservan las bases de las espinas neurales, las cuales presentan un contorno subtriangular con el extremo aguzado dirigido anteriormente. Con base en la evidencia que dejaron las bases de las espinas neurales puede observarse que el desarrollo de las mismas debió ser notablemente posterior al cuerpo vertebral, sin llegar al extremo más posterior del arco

neural. Las prezigapófisis tienen una amplia superficie articular que se orienta posteromedialmente y no presentan entre ellas articulación accesoria (hipantro). Las postzigapófisis presentan caras articulares que coinciden con las correspondientes de las prezigapófisis y tampoco tienen entre ellas articulación accesoria (hipósforo). Los arcos neurales de las vértebras caudales de *P. barrionuevoi* no presentan laminación. Al estar desarticulado el centro vertebral del arco neural no es posible establecer con claridad la posición relativa entre el centro y las pre y postzigapófisis. Entre las vértebras caudales disponibles, cinco de ellas tienen los procesos transversos parcialmente preservados y se observa una disminución gradual del ancho anteroposterior de los mismos hacia el extremo distal de la cola. Los procesos transversos son laminares, con la superficie proximal expandida anteroposteriormente y presentan sección elíptica. En vista ventral tienen una acanaladura somera que se extiende lateralmente desde el extremo proximal. Como no se preservaron los extremos distales de los procesos transversos no pueden darse mayores detalles del desarrollo lateral de los mismos.

Costillas. El ejemplar PVSJ 606 presenta una serie de elementos costales cervicales y dorsales, todos ellos con buena preservación pero careciendo de sus extremos distales (Anexo 1-Figura 20). Las costillas cervicales presentan sección elíptica y tienen un surco ventral que las recorre longitudinalmente. Estas costillas cervicales son bicéfalas, sus procesos proximales (capítulo y tubérculo) se unen posterolateralmente y forman un canal junto con los centros vertebrales para el pasaje de la arteria vertebral. El ángulo formado entre la cabeza de las costillas cervicales y su diáfisis es de 160° aproximadamente y se orientan posteroventralmente. La serie de costillas dorsales no se ha preservado completa, de manera que se han conservado solamente las anteriores. Las costillas dorsales preservadas tienen la misma forma general que las cervicales, son bicéfalas pero un poco más anchas transversalmente, presentando sección elíptica. En vista dorsal las costillas dorsales son lisas y sus extremos distales no se han preservado.

Como la serie se encuentra incompleta no puede aseverarse si las costillas se hacen holocéfalas en los elementos costales posteriores.

Gastralia. El hallazgo de costillas gastrales en el ejemplar PVSJ 606 representa el primer registro de estas osificaciones dérmicas en el clado Proterochampsia (Anexo 1-Figura 24). Según la ubicación de la placa preservada que contiene las costillas gastrales respecto al resto del esqueleto indicaría que el mismo correspondería al sector medial de la serie gastral (Anexo 1-Figura 20). De esta serie se han preservado aproximadamente siete hileras, cinco de las cuales se encuentran completas en su zona media, donde articulan las gastralias de ambos lados. Cada hilera se ubica casi paralela a las subsiguientes, de manera que puede reconocerse un contacto lateral entre algunas de ellas. Sin embargo, este contacto podría ser un artefacto producido por causas preservacionales. Así mismo, en el área de articulación de una hilera con su opuesta, existe una expansión con forma de “Y”, la cual es alargada ventrolateralmente. Este arreglo entre las hileras de ambos lados indica que el tipo de articulación que presentan los elementos gastrales sería del tipo ventromedial (*sensu* Claessens, 2004). Si bien no puede determinarse con claridad, cada hilera parece estar formada por segmentos muy delgados que se superponen en ambos extremos. El número de segmentos que conforman cada hilera es de al menos tres. La sección transversal de cada elemento es elíptica, y algunas presentan un surco poco profundo sobre su cara ventral.

Cintura escapular. Del ejemplar aquí estudiado (PVSJ 606) se han preservado ambas escápulas, parte del coracoides derecho y una porción que probablemente corresponda a la interclavícula (Anexo 1-Figura 25). El coracoides preservado se encuentra en articulación con la escápula derecha, estando ambos elementos fusionados entre sí. La escápula derecha es la que está mejor preservada, sólo careciendo del extremo distal de la hoja escapular. De esta escápula puede observarse mayormente la cara lateral, ya que la medial se encuentra cubierta en parte por una serie de costillas

dorsales. De la escápula izquierda se ha preservado el extremo distal de la hoja escapular, sin encontrarse ninguna parte correspondiente al extremo proximal. En términos generales, la escápula es alta y angosta. La hoja escapular es recta, con sección elíptica en la mitad de su longitud y presenta una moderada expansión anteroposterior en su borde distal. El grosor de la hoja escapular disminuye desde su extremo proximal hasta hacerse muy angosta cerca del extremo distal. El borde anterior de la hoja escapular es delgado y se ensancha en el borde posterior de la misma, esta región ensanchada corresponde al proceso acromial, el cual presenta escaso desarrollo sin encontrarse la fosa subacromial. En su extremo proximal la escápula se expande, presentando en su porción posterior el labio escapular de la cavidad glenoide. La cavidad glenoide expuesta en la cara visible de la escápula es de forma elíptica, amplia, bien definida y se orienta posterolateralmente. Esta cavidad presenta dos facetas: una orientada dorsalmente, constituida por la escápula y otra de mayor superficie, orientada lateralmente, formada por el coracoides. El tipo de preservación no permite diferenciar marcas referibles a inserciones musculares en este hueso.

El coracoides presenta un nivel de deformación moderado y se encuentra fracturado anteroposteriormente (Anexo 1-Figura 25). Por este motivo no pudo identificarse fehacientemente la presencia del foramen coracoideo y delimitarse con claridad el borde posterior del hueso. El coracoides presenta la superficie lateral levemente convexa y la medial cóncava. El borde anterior es redondeado y transversalmente comprimido, mientras que el borde posterior aumenta en grosor. Una amplia fractura separa al margen posterior del coracoides de una porción de hueso que no pudo ser identificada con certeza, pero podría corresponder al labio subglenoideo y proceso posteroventral del coracoides. Esta porción de hueso tiene dos facetas bien diferenciadas, una orientada ventral y la otra lateralmente. Ambas tienen forma subcuadrangular y presentan bordes delgados que están fracturados. Si este fragmento de

hueso es parte del coracoides, el proceso posteroventral se encontraría muy bien desarrollado.

Por encima de la posible porción posterior del coracoides se observa un de hueso de forma columnar, con sección elíptica y del cual se exponen 3,2 cm de su largo. Uno de sus extremos se encuentra fracturado y el otro se ubica entre el coracoides (ventralmente) y una serie de costillas dorsales (dorsalmente) de manera que puede observarse sólo parte de él. En base a su ubicación (cercano al borde anterior de la escápula y coracoides), su orientación diferente en relación a las costillas dorsales que se ubican dorsalmente a esta porción de hueso y por la forma general que esboza forma de "T" se infiere que podría representar la sección media de la interclavícula.

Húmero. El húmero derecho presenta un buen estado de preservación pero se encuentra deformado (Anexo 1-Figura 26). La deformación antes mencionada consiste en un alto grado de aplastamiento anteroposterior en el extremo proximal del hueso, incluyendo una marcada acanaladura en la zona de la cresta deltopectoral causada por un par de costillas dorsales (Anexo 1-Figura 26. 1 a 4). En rasgos generales el húmero presenta ambos extremos moderadamente expandidos transversalmente y sin torsión aparente entre sí (Anexo 1-Figura 26.1). La diáfisis es de sección elíptica y su ancho representa el 37% del ancho del extremo proximal y el 43% del extremo distal. El borde medial de la diáfisis es un poco más cóncavo que el lateral y ninguno de ellos se diferencia marcadamente del resto de la diáfisis. La cabeza humeral no es prominente, pero no se descarta que esto sea un rasgo preservacional debido al aplastamiento. La cresta deltopectoral es delgada transversalmente, orientada anteroventralmente y su extensión tomada a lo largo del eje longitudinal del hueso es de 2,48 cm representando el 21,7% de la longitud total del húmero. Si bien la forma general de esta cresta es subrectangular con bordes angulosos, la deformación que presenta dificulta una interpretación certera respecto de la forma de sus bordes. En vista distal, los cóndilos

distales no se encuentran claramente diferenciados (Anexo 1-Figura 26.5). Los mismos pueden distinguirse con mayor claridad en la región distal debido a una profunda escotadura (depresión intercondilar) que se extiende hasta el tercio proximal del hueso. Ambos cóndilos distales presentan un marcado desarrollo, siendo el cóndilo posterior (ectepicóndilo) el más desarrollado transversalmente, mientras que el entepicóndilo presenta menor extensión. La longitud total del húmero representa el 62,5% de la longitud del fémur.

Radio y ulna. Debido a la torsión general del esqueleto que presenta PVSJ 606, el radio y la ulna se encuentran cercanos a la zona de la cintura pélvica (Anexo 1-Figuras 20 y 27). Estos elementos presentan un alto grado de aplastamiento dorsoventral y rotura, así como numerosos fragmentos óseos indeterminados asociados a esta región. El radio y la ulna se hallan muy próximos entre sí en ambos extremos, sin contactarse en la región de sus diáfisis. Ambos elementos presentan la misma longitud, aunque el radio tiene mayor diámetro en su diáfisis a lo largo de toda su extensión, así como en las superficies articulares. La longitud de estos elementos representa el 80% de la longitud de húmero. El radio es columnar con sus extremos poco expandidos, el extremo proximal es el más expandido y presenta un contorno sub-triangular en vista proximal. No puede observarse con claridad la sección del extremo distal debido a que estos elementos se encuentran cubiertos por matriz que no pudo ser eliminada. La diáfisis del radio es marcadamente comprimida y de sección elíptica. La ulna también presenta forma columnar, sus extremos se encuentran menos expandidos que los del radio, siendo el proximal el de mayor superficie. El alto grado de aplastamiento y la superposición de elementos óseos que se dan en esta región del esqueleto dificultan el reconocimiento del olécranon y la muesca sigmoidea, así como marcas de inserciones musculares.

Cintura pélvica. La pelvis es la región peor preservada del ejemplar PVSJ 606, por lo que no es posible distinguir con certeza la forma del acetábulo o de los huesos que

conforman la pelvis (Anexo 1-Figura 27). Ambos fémures se preservan articulados a la cintura pélvica y por encima de dicha articulación se observa la cresta supracetabular bien desarrollada lateralmente, la cual está anteroposteriormente orientada. El ilion no pudo identificarse debido al alto grado de fractura que presenta toda la región pélvica. En vista lateral, la porción distal del pubis izquierdo presenta un reborde bien desarrollado que llega hasta su extremo distal. El isquion izquierdo está ensanchado dorsomedialmente en la zona de su sínfisis.

Fémur. Se han preservado ambos fémures con un alto grado de aplastamiento en el área de la cabeza femoral (Anexo 1-Figuras 27 y 28). El fémur izquierdo ha preservado mejor su forma, por lo que se utilizará en la presente descripción. La forma general del fémur es sigmoide en vista anterior (Anexo 1-Figura 28. 1 y 2). La longitud de este elemento óseo es de 17,9 cm, el diámetro tomado a mitad de la diáfisis es de 5,8 cm y la relación fémur/tibia es de 1,5 (17,8:11,8 cm). Ambos extremos son expandidos, y se unen mediante una diáfisis de superficies lisas y de sección elíptica, con su eje mayor orientado anteroposteriormente. La cabeza femoral está bien definida, es redondeada en vista lateral, y tiene un marcado desarrollo anteromedial (Anexo 1-Figura 28. 1 y 2). Tal como se cita para algunos arcosaurios en general, pero en contraste con los dinosaurios y mamíferos (Romer, 1956) el fémur no presenta cuello femoral entre la cabeza y la diáfisis, es decir, la cabeza femoral es confluyente con la diáfisis. El ángulo formado entre la cabeza femoral y la diáfisis es menor que 45°. El borde medial del fémur es mayormente convexo, sin tuberosidades para la inserción de los ligamentos correspondientes a la cabeza femoral. La fosa intertrocantérica es somera (Anexo 1-Figura 10. 1 y 2). No se observan evidencias de un trocánter menor o repisa trocantérica. El cuarto trocánter (Dilkes y Sues, 2009: carácter 64) es aliforme, con desarrollo posteroventral, y excede el tercio proximal del fémur (Anexo 1-Figura 10. 2). La cara medial del cuarto trocánter es mayormente convexa, mientras que la lateral es lisa y plana. Medialmente al cuarto

trocánter se observa una fosa de escasa profundidad. Si bien los cóndilos distales del fémur de PVSJ 606 no estaban bien osificados, puede observarse con claridad dos de ellos. El cóndilo tibial es más grande que el fibular encontrándose ambos al mismo nivel (Anexo 1-Figura 28.3 y 4). En vista posterior puede distinguirse entre ambos cóndilos una fosa poplítea somera, de escaso desarrollo longitudinal (Anexo 1-Figura 28.1 y 2). En vista anterior, sobre el extremo distal, se observa una leve depresión de corto recorrido que corresponde al surco intercondilar.

Tibia. La tibia es más corta que el fémur, representando el 73,3% de la longitud total del fémur. La tibia de *P. barrionuevoi* tiene diáfisis de sección elíptica y extremos expandidos anteroposteriormente poco torsionados entre sí (Anexo 1-Figura 29.1 y 2). El extremo proximal presenta superficie articular rugosa dirigida posterproximalmente (Anexo 1-Figura 29.2). La cresta cnemial está poco desarrollada y la separación entre esta y el contorno de la diáfisis en vista anterior no es prominente (Anexo 1-Figura 29.1 y 3). Posteriormente a la cresta cnemial se encuentran los cóndilos proximales lateral y medial. Ambos cóndilos se ubican en un plano localizado más ventralmente que la cresta cnemial. Si bien no se diferencian claramente, puede inferirse que presentan sección triangular. En vista dorsal, entre el cóndilo lateral y la cresta cnemial, queda delineado un contorno cóncavo, igual situación que la que se presenta entre el mencionado cóndilo y el cóndilo medial. La tibia de *Proterochampsia barrionuevoi* no presenta cresta fibular. La superficie lateral del extremo distal de la tibia tiene un surco longitudinal, el cual continúa sobre la superficie articular distal con una escotadura localizada posterolateralmente, carácter compartido con Archosauria. El extremo distal tiene un contorno elíptico en vista distal (Anexo 1-Figura 29.4) y es expandida transversalmente. El extremo distal se encuentra levemente torsionado en relación al extremo proximal. En vista distal se observa el proceso articular para el astrágalo, el cual se encuentra más desarrollado ventralmente que la superficie anterior a él.

Fíbula. La fíbula tiene la misma longitud que la tibia, pero es mucho más delgada y presenta diáfisis de sección elíptica, con ambos extremos expandidos (Anexo 1-Figura 30). El ancho del extremo distal es algo más expandido que el proximal. La fíbula presenta una leve torsión entre sus extremos. El trocánter anterior fibular (tubérculo para la probable inserción del *M. iliofibularis*) de la fíbula se encuentra ausente. En vista lateral, ocupando un tercio del largo sobre el extremo proximal de la fíbula se observa un surco poco desarrollado (Anexo 1-Figura 30.2 y 3).

Astrágalo-Calcáneo. El astrágalo está bien preservado y se encuentra completo, pero no así el calcáneo, identificándose sólo una pequeña porción en articulación con el astrágalo (Anexo 1-Figuras 31 y 32). El astrágalo presenta una faceta tibial que ocupa gran parte de la superficie proximal del hueso. Esta faceta es sub-cuadrangular y se encuentra dividida por una cresta poco marcada de orientación lateromedial, la cual define dos carillas de diferente inclinación, confiriéndole al astrágalo la típica forma de “silla de montar”. La faceta fibular es de menor superficie que la tibial, rectangular y su dirección es casi vertical (Anexo 1-Figura 32). El cóndilo para la articulación con el calcáneo es de tamaño reducido y presentaría una superficie redondeada, la cual se orienta ventralmente. En vista posterior el astrágalo presenta dos crestas que delimitan una superficie deprimida de forma sub-triangular que forma el surco posterior (*sensu* Sereno, 1991) (Anexo 1-Figura 32). Dentro del surco posterior del astrágalo de *Proterochampsia barrionuevoi* se observan dos perforaciones profundas.

La región preservada del calcáneo es continua con el canal astrágalo-calcaneal (*sensu* Bennett, 1996), el cual es un surco profundo que se desarrolla en la superficie lateral del astrágalo, desde la región lateral del surco posterior hasta el contacto con el calcáneo (Anexo 1-Figura 32). La región preservada del calcáneo es redondeada y presenta sección elíptica en corte transversal. Al no haberse preservado el calcáneo completo no puede definirse su tamaño respecto al astrágalo, así como tampoco el plano

de articulación.

Metatarsianos y falanges. Se han preservado los elementos del pie derecho, el hueso más largo de estos es el que se ubica lateralmente, el cual está acompañado por tres falanges, como en el caso de *Chanaresuchus bonapartei* (Romer, 1972) y *Tropidosuchus romeri* (Arcucci, 1990), es por ello que se considera a éste como el dígito II (Anexo 1-Figuras 33 y 34). Medialmente se encuentran dos elementos más que representarían a los elementos metatarsianos III y V, también se observan huesos indeterminados ubicados entre ellos, los cuales podrían corresponder a otros elementos óseos del pie tales como falanges. Así mismo, se han preservado dos extremos proximales de metatarsianos, los cuales se encuentran en contacto con el astrágalo (Anexo 1-Figura 32). Los extremos proximales de los metatarsianos preservados se encuentran solapados entre sí, comenzando por el metatarsiano II que es el que se ubica más arriba, por debajo de este se encuentra el metatarsiano III y por debajo el que podría ser el metatarsiano V (Anexo 1-Figuras 33 y 34). Desde el metatarsiano II la longitud de los elementos preservados decrece, mientras que aumenta el espesor de cada uno de ellos, de esta manera el metatarsiano II es el más largo y delgado, el III tiene dimensiones intermedias y el metatarsiano V el más corto y robusto (Anexo 1-Figura 33). El metatarsiano II presenta el extremo proximal expandido medialmente. El extremo distal de este metatarsiano se encuentra fracturado y por ello no puede apreciarse con claridad la morfología de las fosas colaterales para los ligamentos, si estuvieran presentes. Las falanges que articulan con el metatarsiano II son tres, siendo la más larga la primera de ellas. Esta falange 1-II presenta un contorno sub-cuadrangular, con su extremo distal un poco más comprimido transversalmente que el proximal y tiene una marcada faceta articular ginglymoidal para articular con la siguiente falange (Anexo 1-Figura 34). La falange 2-II es un poco más corta, la misma se encuentra fracturada y parcialmente cubierta por la falange 1-II, por lo que no se pueden observar mayores detalles de la

misma. La falange que articula con la falange ungueal es la más corta de la serie, tiene forma sub-cuadrangular y su extremo proximal es un poco más ancho transversalmente que el distal. En esta falange puede observarse con claridad una profunda faceta articular ginglymoidal que articula con la falange ungueal, así como dos profundas fosas a cada lado del extremo distal para los ligamentos colaterales (Anexo 1-Figura 34). La falange ungueal (3-II) de este dígito es de contorno triangular en vista proximal, presenta compresión lateral y está curvada levemente ventralmente (Anexo 1-Figura 34). Lateralmente la falange ungueal presenta el surco lateral bien desarrollado, este surco no presenta bifurcaciones y recorre la falange ungueal longitudinalmente. El elemento metatarsiano III, el cual se encuentra fracturado en varias partes, presenta un extremo proximal ensanchado transversalmente y su longitud total es menor que la del metatarsiano II, pero su ancho es similar. Este dígito tiene cuatro falanges más gráciles que las del dígito II, la más proximal es la más larga y delgada. En todas se observa la faceta articular ginglymoidal y las fosas para los ligamentos colaterales. La falange ungueal de este dígito es mucho más pequeña que la del dígito II, pero presenta la misma forma general y el surco lateral es menos profundo (Anexo 1-Figura 33). Ambas falanges ungueales presentan dorsalmente, sobre su extremo proximal, un pequeño proceso para la inserción de la musculatura extensora ungueal. Del dígito V sólo se ha preservado el elemento metatarsiano, sin encontrarse falanges que correspondan a este dedo (Anexo 1-Figuras 33 y 34). El extremo proximal y parte de la diáfisis son las regiones preservadas del metatarsiano V, faltando el extremo distal del mismo. El extremo proximal es la región que presenta mayor extensión transversal, haciéndose más delgado distalmente. La forma general de la región preservada de este elemento parece haber sido semejante a un cilindro. Los metatarsianos preservados junto al astrágalo podrían corresponder a los elementos IV y I, ya que son los elementos faltantes del pie de este lado. Cabe aclarar que si bien estos extremos proximales de los metatarsianos IV y I se encuentran

preservados junto al astrágalo, los mismos no han preservado en su posición original.

Chanaresuchus Romer

Especie tipo: Chanaresuchus bonapartei Romer, 1971

Diagnosis: este género presenta la siguiente combinación de caracteres: animal de pequeño tamaño con cráneo alargado axialmente, bajo y ancho posteriormente, narinas externas finas, alargadas axialmente y ubicadas cercanamente entre ellas a corta distancia del extremo anterior del hocico, fenestra anterorbitaria pequeña, posfrontal ausente, sin apertura pineal, parietales notablemente curvados hacia atrás sobre la fenestra supratemporal, contactando hacia atrás con el escamoso, suspensorium ubicado más posteriormente que la articulación occipital, fenestra lateral alargada anteriormente, coanas parcialmente cubiertas por el paladar secundario, articulación basal del neurocráneo móvil, vacuidad interpterigoidea angosta exponiendo el rostro paraesfenoidal (Romer, 1971).

Chanaresuchus bonapartei Romer

Holotipo de Chanaresuchus bonapartei. UNLR 07 (ex Museo de La Plata 1964-XI-14-12): cráneo completo, ambas hemimandíbulas, vértebras cervicales y dorsales, cintura pélvica, costillas cervicales y dorsales, escápula y coracoides, húmero, fémur, tibia, fíbula y pie completo.

Procedencia estratigráfica de los materiales del holotipo Chanaresuchus bonapartei. La localidad tipo de la cual procede el material del holotipo es la Formación Los Chañares. Departamento Valle Fértil. Provincia de San Juan. Argentina.

Material referido a Chanaresuchus bonapartei. PVL 4575: cráneo y rama

mandibular derecha, serie cervical, dorsal, sacra y caudal, escapula y coracoides derechos, cintura pélvica incompleta, húmero derecho, radio y ulna derechos, ambos fémures y tibias. MCZ 4035: serie vertebral que incluyen hasta la tercera caudal, porción de la pelvis y los miembros posteriores. MCZ 4036: placa con porciones de dos cráneos incompletos y material postcraneano de dos individuos. MCZ 4037: material craneano y vertebras presacras. MCZ 4038: placa con numerosos restos de un esqueleto de un individuo completamente desarticulado.

*Procedencia estratigráfica de los materiales referidos a *Chanaresuchus bonapartei*.*

La localidad tipo de la cual procede el material referido a *Chanaresuchus bonapartei* es la Formación Los Chañares. Departamento Valle Fértil. Provincia de San Juan. Argentina.

Chanaresuchus sp.nov.

*Holotipo de la nueva especie *Chanaresuchus sp. nov.** PVSJ 567 correspondiente a un esqueleto casi completo el que se compone de cráneo, ambas ramas mandibulares, serie cervical, dorsal, sacra y caudal, cintura escapular, cintura pélvica, serie de costillas gastrales, ambos fémures, ambas tibias y fíbulas y ambos pies.

*Material asignado a *Chanaresuchus sp. nov.** El material asignado está compuesto por un cráneo y material poscraneano (Anexo 1-Figura 35) referidos como PVSJ 567 en el Catálogo de Vertebrados del Instituto y Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de San Juan.

*Procedencia estratigráfica del material asignado como *Chanaresuchus sp. nov.** El material descrito en este apartado (PVSJ 567-*Chanaresuchus sp. nov.*) procede de la Formación Ischigualasto. Miembro Cancha de Bochas. Departamento Valle Fértil. Provincia de San Juan. Argentina.

Caracteres de probable valor diagnóstico. *Chanaresuchus sp. nov.* se diferencia de

los restantes arcosauriformes por presentar la siguiente combinación de caracteres: animal de talla media (el largo del cráneo más largo conocido es de 260 mm), cráneo deprimido dorsoventralmente, con el hocico alargado y el extremo posterior notablemente ancho lateralmente, narinas externas lanceoladas ubicadas una al lado de la otra de manera paralela y a corta distancia del extremo anterior del hocico, vacuidad antorbital pequeña, posfrontal ausente, abertura pineal ausente, parietales notablemente desarrollados en sentido lateral, fenestra supratemporal con desarrollo dorsal que contacta con los escamosos, *suspensorium* posterior al occiput, fenestra lateral alargada anteroposteriormente, coanas notoriamente alargadas y parcialmente cubiertas por el paladar secundario, presencia de dientes palatales y pterigoideos, articulación del neurocráneo con el paladar móvil, vacuidad interpterigoidea alargada anteroposteriormente, rostro parabasiesfenoidal delgado. Los caracteres que diferencian a *Chanaresuchus bonapartei* de la nueva especie *Chanaresuchus sp. nov.* son: participación del maxilar formando el borde inferior de la fenestra preorbitaria en *Chanaresuchus sp. nov.*, mientras que el de *Chanaresuchus bonapartei* participa no sólo en la región inferior, sino también en la anterior y dorsal de la fenestra preorbitaria. El nasal de *Chanaresuchus sp. nov.* forma parte de la fenestra anterorbitaria, en contraste con el de *Chanaresuchus bonapartei* que no participa de dicha abertura craneana. El parietal de *Chanaresuchus sp. nov.* forma completamente el borde posteromedial de la fenestra supratemporal y en *Chanaresuchus bonapartei* este hueso participa de este borde sólo en sus dos tercios posteriores. El contacto del prefrontal con el frontal es reducido en *Chanaresuchus sp. nov.*, mientras que en el tipo de *Chanaresuchus bonapartei* este contacto es extenso. El postorbital de *Chanaresuchus sp. nov.* tiene un proceso medial que no se observa en *Chanaresuchus bonapartei*. La sutura entre el exoccipital y el opistótico de *Chanaresuchus sp. nov.* no es tan prominente como en el holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*. En vista ventral las tuberosidades basales de

Chanaresuchus sp. nov. son más redondeadas que en *Chanaresuchus bonapartei*. La fosa basioccipital-basiesfenoides (*sensu* Gower y Sennikov, 1996) de *Chanaresuchus bonapartei* es menos profunda que en *Chanaresuchus sp. nov.* El receso pseudolagenar (*sensu* Gower and Sennikov, 1996) de *Chanaresuchus bonapartei* no es tan desarrollado como el de *Chanaresuchus sp. nov.* En vista posterior la contribución del basioccipital a las tuberosidades basales de *Chanaresuchus sp. nov.* cubren totalmente la contribución del parabasiesfenoides, diferente de la condición del holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*. El parabasiesfenoides de *Chanaresuchus sp. nov.* es menos robusto que el del tipo de *Chanaresuchus bonapartei*. Entre los procesos basipterigoideos y el borde caudal del parabasiesfenoides de *Chanaresuchus sp. nov.* hay una superficie extendida anteroposteriormente, la cual es notablemente más reducida que la presente en *Chanaresuchus bonapartei*. En vista lateral las tuberosidades basales del parabasiesfenoides de *Chanaresuchus sp. nov.* son más robustas que las de *Chanaresuchus bonapartei*. El borde anterior del parabasiesfenoides de *Chanaresuchus sp. nov.* es levemente cóncavo en vista ventral, a diferencia del borde notablemente cóncavo que presenta el holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*. En *Chanaresuchus sp. nov.* no se observa un reborde en la superficie ventral del parabasiesfenoides que si está en *Chanaresuchus bonapartei*. Las principales diferencias relativas al material poscraneano de *Chanaresuchus sp. nov.* y *Chanaresuchus bonapartei* son las siguientes: los arcos neurales del atlas *Chanaresuchus sp. nov.* son más largos axialmente y presentan el proceso articular para el axis menos desarrollado. Los dos surcos ventrales de las vértebras caudales de *Chanaresuchus sp. nov.* no están presentes en el holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*. El desarrollo que presentan las prezigapófisis de las vértebras caudales de *Chanaresuchus sp. nov.*, así como el amplio espacio con forma de “U” que se encuentra entre ellas no se registra en el holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*. En la cara dorsal de los procesos transversos de *Chanaresuchus sp. nov.* hay

un surco que está ausente en *Chanaresuchus bonapartei*. En *Chanaresuchus sp. nov.* los procesos articulares de las costillas están separados entre sí, pero vinculados por una delgada lámina de hueso, en *Chanaresuchus bonapartei* ambos procesos proximales se encuentran en contacto directo. Los procesos de *Chanaresuchus sp. nov.* tienen extremos expandidos anteroposteriormente, contrastando con los angostos del holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*. La forma elíptica del coracoides de *Chanaresuchus sp. nov.* es claramente distinta a la forma circular del coracoides de *Chanaresuchus bonapartei*. El proceso posterior expandido de la superficie acetabular de *Chanaresuchus sp. nov.* se diferencia del holotipo de *Chanaresuchus bonapartei* ya que en el primero de ellos es más aguzado posteriormente. La ubicación del cuarto trocánter en *Chanaresuchus sp. nov.* se presenta en el tercio proximal del hueso y en *Chanaresuchus bonapartei* excede el tercio proximal. El contorno redondeado de la cabeza femoral de *Chanaresuchus sp. nov.* es marcadamente diferente de la más angulosa del holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*. En vista posterior el astrágalo de *Chanaresuchus sp. nov.* presenta un surco sin perforaciones, a diferencia de *Chanaresuchus bonapartei* que exhibe dos forámenes en esta región. La faceta fibular de *Chanaresuchus sp. nov.* se orienta netamente dorsal, mientras que en *Chanaresuchus bonapartei* es dorsolateral. Esta faceta articular del astrágalo es casi plana en *Chanaresuchus bonapartei*, pero *Chanaresuchus sp. nov.* tiene una superficie articular levemente redondeada.

5.2. Descripción del material de *Chanaresuchus sp. nov.* (PVSJ 567).

Cráneo.

En la presente descripción del ejemplar PVSJ 567 de *Chanaresuchus sp. nov.* se realizará por primera vez un detallado estudio de la caja craneana de esta especie y se especificarán las diferencias con el holotipo de *Chanaresuchus bonapartei* en la sección de las comparaciones del capítulo siguiente. Para esta descripción se utilizará la división

de en diferentes zonas craneanas propuesta por Romer (1981).

En líneas generales el cráneo de *Chanaresuchus sp. nov.* es similar al de los cocodrilos modernos, tal como lo sugirió Sill (1967) para *Proterochampsia barrionuevoi*. Es notable la ornamentación que presenta todo el cráneo, la misma consiste en una serie de crestas que son longitudinales en el hocico y radiales en la región postorbitaria. Las órbitas están ubicadas dorsolateralmente, las fenestras supratemporales son pequeñas y las narinas externas se ubican sobre la línea media del hocico. El cráneo en vista dorsal es comprimido, de contorno subtriangular y el área del hocico es notablemente alargada en sentido axial (Anexo 1-Figura 36). En vista lateral puede observarse el grado de depresión del cráneo y pueden verse las grandes fenestras infratemporales desarrolladas dorsolateralmente (Anexo 1-Figura 37). Todos los dientes tienen sección elíptica, no presentan aristas carenadas y a simple vista no se observan facetas de desgaste ni estrías. La cantidad de dientes presentes en el maxilar es de ocho, mientras que en el premaxilar son seis. Los dientes del premaxilar presentan dos tamaños, el primer diente (ubicado anteriormente) es de mayor diámetro y longitud en relación al resto, mientras que los otros dientes premaxilares tienen el menor tamaño de todos los dientes del premaxilar y maxilar. Los dientes del maxilar son de tamaño intermedio entre los pequeños antes mencionados y el más grande del premaxilar. En vista ventral, el cráneo del ejemplar PVSJ 567 presenta el paladar secundario, compuesto por el premaxilar, el maxilar y los palatinos (Anexo 1-Figura 38). También en esta vista se observa el notable desarrollo posterolateral del pterigoides y el neurocráneo casi completo de este ejemplar (PVSJ 567) que ha quedado parcialmente expuesto. La compresión del cráneo puede observarse claramente en vista occipital, así como el gran desarrollo de los cuadrados (Anexo 1-Figura 39). Es importante destacar que la ornamentación antes mencionada imposibilita el reconocimiento de algunas suturas.

Bóveda craneana dérmica

Fenestras. Las fenestras se exponen en las vistas: dorsal (Anexo 1-Figura 36), ventral (Anexo 1-Figura 38) y lateral (Anexo 1-Figura 37). En vista dorsal se observan, desde adelante hacia atrás las siguientes aberturas craneas: narinas externas, cavidad orbital, fenestras supratemporales y fenestras infratemporales. En vista ventral se encuentran: narinas internas o coanas, vacuidades interpterigoideas y fenestras suborbitales. En vista lateral se exponen las fenestras anteorbitarias. En vista occipital se hallan las fenestras postemporales, y en la mandíbula las respectivas fenestras mandibulares internas y externas.

Premaxilar. El premaxilar es uno de los huesos del que se pueden reconocer fehacientemente sus suturas en vista lateral, ya que en vista dorsal las mismas son difíciles de reconocer. En esta última vista el premaxilar se extiende ocupando el extremo anterior del cráneo delimitando el borde lateral, medial y anterior de cada narina externa (Anexo 1-Figura 36). El premaxilar presenta el extremo posterior aguzado y contacta con su par del otro lado en la línea media del cráneo, desde el extremo anterior del hocico hasta la mitad de la longitud de cada narina externa. Ventralmente ambos premaxilares se encuentran solapados por ambas ramas mandibulares que no dejan expuesta esta región. El premaxilar lleva aproximadamente unos seis dientes, en el tercio anterior se presentan los de menores dimensiones, sobre el segundo tercio del hueso se encuentran los de mayor diámetro y posteriormente a éstos se presentan tres dientes de dimensiones intermedias entre los anteriormente mencionados. En vista lateral puede observarse el contacto con el maxilar, el cual se extiende casi horizontalmente, formando una cuña en el extremo posterior de esta sutura.

Maxilar. El maxilar se extiende dorsalmente hasta contactar con los nasales y forma parte del borde ventral de la fenestra anteorbitaria. Pueden distinguirse dos procesos maxilares (Anexo 1-Figura 37). El proceso anterior contacta con el premaxilar y presenta una sutura con éste en forma de cuña en su extremo anterior. El proceso

posterior contacta con el yugal posteriormente y contactaría con el palatino en su porción ventral, formando el borde posterior de las narinas internas. El proceso dorsal no está desarrollado y en esta región el maxilar forma el borde ventral de la fenestra anterorbitaria, contactando con el nasal en su borde dorsal. El maxilar lleva aproximadamente doce dientes marginales, de tamaño intermedio, de morfología similar a la de los dientes del premaxilar, con los alvéolos presentando sección circular.

Nasal. El nasal es el hueso longitudinalmente más largo y ancho del techo craneano (Anexo 1-Figura 36). Anteriormente cada nasal forma el borde posterior y la parte posterior del borde medial de cada narina externa. Lateralmente este hueso contacta con el maxilar en su mitad anterior y forma los dos tercios anteriores del borde de la fenestra anterorbitaria (Anexo 1-Figura 37). En su porción posterior el nasal contacta con el prefrontal mediante una sutura que no es totalmente clara. Posteromedialmente se relaciona con el frontal mediante una sutura interdigitada al nivel del borde anterior de la cavidad orbital. El nasal presenta una notable ornamentación, la cual se compone de crestas y valles profundos que recorren el hueso en sentido anteroposterior y que dificulta la asignación de sus borde y suturas.

Frontal. Los frontales no están fusionados y ocupan el sector medio del cráneo, ubicados entre las cavidades orbitales, anteriormente a las fenestras supratemporales (Anexo 1-Figura 36). Ambos frontales son levemente alargados anteriormente. Su borde lateral forma parte del borde medial de la cavidad orbital y posterior a ésta contacta con el parietal medialmente y con el postorbital lateralmente. El extremo posterior del frontal contacta con el proceso anterior del parietal mediante una sutura interdigitada bien marcada. El frontal también presenta una notable ornamentación conformada por crestas y valles menos profundos que los del nasal, la cresta más notable recorre al hueso en sentido anteroposterior y se ubica en la línea media del mismo, mientras que las de menores dimensiones lo hacen en sentido transversal, ubicándose a ambos lados de la

cresta antes mencionada.

Parietal. No puede aseverarse la fusión entre ambos parietales debido a la ornamentación presente en la región. Si se los considera como un solo elemento óseo, estos huesos tienen forma general de "X", con dos proyecciones laterales (una anterior y otra posterior) y un angostamiento correspondiente al centro de la "X" (Anexo 1-Figura 36). Las proyecciones anteriores son más pequeñas y cortas anteroposteriormente que las posteriores y contactan anteriormente con el frontal mediante una sutura interdigitada. El parietal forma los dos tercios mediales del borde anterior de la fenestra supratemporal. La zona más angosta y las proyecciones posteriores forman respectivamente, los bordes mediales y la totalidad del borde posteromedial de la misma fenestra. Los extremos posteriores de estas proyecciones posteriores contactan con la porción posteromedial de los escamosos. En vista dorsal, los extremos posteriores tienen forma de "V" con su vértice orientado anteriormente. En vista occipital el contacto del parietal con el exoccipital-opistótico se desarrolla sólo en la parte media de los procesos paraoccipitales. La ornamentación de este hueso se compone de una serie de crestas que se originan en el centro del mismo y se desarrollan radialmente hasta sus bordes.

Prefrontal. El prefrontal es un hueso pequeño, de forma sub-triangular en vista dorsal, cuyo borde posterior forma parte del borde anterior de la cavidad orbital junto al lacrimal (Anexo 1-Figura 36). Si bien sus límites no son claros, este hueso parece formar una parte muy pequeña del borde posterior de la fenestra anterorbitaria. Lateralmente contacta mediante una sutura irregular con el lacrimal y medialmente con el nasal y el frontal en un sector reducido.

Postorbital. Este es un hueso trirradiado que participa en los bordes de la cavidad orbital, de la fenestra infratemporal y de la supratemporal (Anexo 1-Figura 36). El postorbital forma el borde posteromedial de la cavidad orbital, el borde lateral de la fenestra supratemporal y parte del borde anterolateral de la fenestra infratemporal. El

proceso medial del postorbital contacta posteriormente con el parietal y anteriormente con el frontal mediante suturas irregulares. El proceso lateral contacta con el yugal y el posterior con el escamoso. Cabe destacar que la barra postorbital formada por este hueso se presenta como una cresta de marcado desarrollo vertical que se extiende sobre el borde posterior de la órbita.

Yugal. El yugal es un hueso trirradiado que forma parte del borde posterolateral del cráneo. Anteriormente contacta con el maxilar y forma el borde posterior de la fenestra anterorbitaria y el borde ventral de la cavidad orbital (Anexo 1-Figura 36). En su región posterior forma el borde anteroventral de la fenestra infratemporal. Entre la fenestra preorbitaria y la órbita, el yugal presenta un breve proceso ascendente anterior que contacta con el lacrimal. En su parte media forma el borde ventral de la cavidad orbital, este borde y el anterior de la fenestra infratemporal están formados por el proceso ascendente posterior del yugal, el cual es un poco más desarrollado anteroposteriormente que el proceso ascendente anterior. En su extremo posterior el yugal forma la mitad del borde ventral de la fenestra infratemporal y si bien la sutura con el cuadradoyugal no es clara, estaría presente sobre la mitad del borde de esta fenestra.

Lacrimal. Debido a la ornamentación del ejemplar PVSJ 567, la forma y suturas del lacrimal no son confiablemente discernibles, en particular el lacrimal es uno de los elementos más difíciles de definir por su pequeño tamaño en los proterochámpsidos (Anexo 1-Figuras 36 y 37). El lacrimal formaría parte del borde anterior de la cavidad orbital, presentándose con orientación netamente horizontal (Figura 37-3).

Escamoso. El escamoso es un hueso con forma de barra que se extiende en la zona posterior de cráneo de *Chanaresuchus sp. nov.* formando la parte posterior de la cresta occipital. El escamoso presenta forma de “V”, con su vértice orientado posterolateralmente. Anteriormente contacta con el postorbital y forma el borde posterolateral de la fenestra supratemporal. La expansión posterior contacta con el

parietal mediante una sutura sencilla, participando en el borde posterolateral de la fenestra supratemporal. Puede observarse que el escamoso contacta con el cuadrado tanto en vista lateral como en la occipital. Este contacto se presenta mediante una expansión posterior del escamoso que solapa dorsalmente al parietal. En vista ventral el escamoso no puede observarse ya que ha quedado solapado por el pterigoides y la región posterior de las ramas mandibulares.

Cuadradoyugal. Este hueso tiene un destacado desarrollo en el borde posterior del cráneo, tiene forma de “V” con su vértice orientado posteriormente. Su proyección ventral forma la parte posterior del borde de la fenestra infratemporal y la parte dorsal de este hueso conforma una breve región del borde posterior de la misma fenestra. En vista lateral se observa el contacto cuadradoyugal-yugal, la cual se desarrolla en el extremo posterior y medial del cuadradoyugal y el escamoso. En el contacto entre este hueso y el cuadrado se encuentra el foramen del cuadrado, el cual está delimitado por ambos huesos.

Complejo palatino.

Vómer. El vómer no puede observarse debido a que ambas ramas mandibulares se encuentran en la región palatal y por lo tanto sólo se expone el extremo posterior del hueso palatino. Medialmente, entre las porciones posteriores de ambos vómeres se extiende el proceso palatino del pterigoides, de manera que el vómer contacta con éste en su borde medial, así como posteriormente. El análisis de las imágenes tomográficas de esta especie muestra que el vómer está presente y su extremo anterior está fracturado, posiblemente por la presión que ejercieron las ramas mandibulares sobre el mismo durante el proceso de fosilización.

Palatino. El palatino no ha podido identificarse claramente debido a la deformación del PVSL 567, ya que se encuentra comprimido lateralmente. Cada palatino forma parte

del borde posterior de las coanas, así como el borde anterior de las fenestras suborbitales, estando colapsada la fenestra izquierda probablemente al aplastamiento post-mortem.

Pterigoides. El pterigoides es un hueso elongado axial y anteroposteriormente. Ambos pterigoides contactan desde la sutura anterior con el palatino hasta el contacto posterior con el parabasiesfenoides, excepto en la zona media en la cual forma una elongada vacuidad interpterigoidea, la cual también se encuentra colapsada. Lateralmente cada pterigoides contacta con el ectopterigoides, formando juntos la lámina lateral pterigoidea (*pterogoid flange según Romer, 1956*). Las coanas están colapsadas por lo cual no puede definirse su forma. El pterigoides presenta dos hileras de dientes, una de ellas está ubicada sobre el borde medial del hueso, la misma se inicia al nivel del borde anterior de la fenestra infraorbitaria y culmina en el extremo posteromedial del pterigoides. La otra hilera de dientes se presenta con orientación mediolateral, iniciándose al mismo nivel que la anteriormente descrita y confluyendo con aquella hilera en el extremo posteromedial del hueso. Posteriormente a la rama palatal pterigoidea se expande lateroposteriormente, parte de esta expansión alcanza al ectopterigoides y contacta con el mismo lateralmente. La rama cuadrada del pterigoides presenta forma columnar, con orientación lateromedial y se encuentra fracturada en ambos lados. Sin embargo, puede observarse que esta última alcanza la rama pterigoidea del cuadrado mediante una sutura en la cual se solapan ambos huesos. Este contacto se da al nivel en el que se encuentran los procesos basipterigoideos.

Ectopterigoides. En el ejemplar PVSJ 567 se han preservado ambos ectopterigoides, formando parte del borde posterior de la fenestra suborbital. Sin embargo, la sutura lateral del yugal con el ectopterigoides no se expone ya que ambas ramas mandibulares se encuentran en esta región. Medialmente este hueso contactaría con el extremo anterior del proceso aliforme del pterigoides.

Cuadrado. El cuadrado forma el extremo posterior del cráneo. Medialmente articula con la caja craneana mediante los procesos paraoccipitales, el contacto con el escamoso se presenta sobre una superficie de orientación casi horizontal. Las alas pterigoideas del cuadrado tienen un marcado desarrollo ventromedial, contactando con el pterigoideo en su extremo anterior. Esta estructura del cuadrado presenta forma columnar, orientándose oblicuamente en vista ventral. Sobre la sutura cuadrado-cuadradoyugal hay un amplio foramen obturador que presenta contorno elíptico. En vista ventral el cuadrado presenta una carilla articular para la mandíbula (*pars articularis quadrati*) que se ubica por detrás del plano occipital del cráneo y que se encuentra articulada con ambas ramas mandibulares en el ejemplar PVSJ 567. El cóndilo de articulación del cuadrado con la mandíbula se encuentra notablemente comprimido por razones preservacionales y se halla articulado con la correspondiente rama mandibular, por lo cual no es posible detallar la forma de esta articulación.

Caja craneana

El neurocráneo de *Chanaresuchus sp.nov.* es corto anteroposteriormente, siendo 1,10 veces más ancho que largo (la medida del ancho fue tomada entre los extremos laterales de las tuberosidades basales y la medida del largo se tomó desde el extremo anterior de la base de los procesos basipterigoideos y el extremo posterior del cóndilo occipital) (Figura 38). La orientación relativa del neurocráneo de *Chanaresuchus sp. nov.* es de difícil interpretación debido a que se encuentra desarticulado. Sin embargo, el mismo parece haber estado situado horizontalmente y se seguirá esta orientación para describirlo.

Basioccipital. El basioccipital estaría completo y formaría la mayor parte del cóndilo occipital. Dicho cóndilo es sub-cuadrangular en vista ventral y se encuentra ubicado más anteriormente que la articulación craneomandibular. El cuello condilar se encuentra

comprimido tanto transversalmente, como ventral y dorsalmente, y es anteroposteriormente más corto que el ancho del cóndilo occipital. El cóndilo occipital está separado lateralmente de las tuberosidades basales por una fosa cónica muy profunda que se orienta posterolateralmente. Esta fosa está limitada posterolateralmente por el borde de las tuberosidades basales. No puede discernirse la conexión de esta fosa con el foramen metótico y la sutura con el exoccipital-opistótico. Si bien no puede distinguirse con claridad la sutura entre el basioccipital y el parabasiesfenoides en el extremo de cada tuberosidad, el basioccipital formaría la región más grande y posterior de las tuberosidades basales. Las tuberosidades basales son relativamente alargadas y en vista posterior son más largas que anchas y se orientan ventrolateralmente. En vista ventral, las tuberosidades son redondeadas y están separadas por una fosa profunda, ancha y orientada posteroventralmente (*fosa basioccipitalbasiesfenoides sensu* Gower y Sennikov, 1996). La marcada profundidad de esta fosa en el ejemplar PVSJ 567 puede deberse a la deflexión del borde posterolateral del parabasiesfenoides, producto de deformación diagenética. No se observa "*pseudolagenar recess*" (*sensu* Gower and Sennikov, 1996) en el extremo distal de cada tuberosidad y las mismas no se observan bilobadas en vista ventral, como en la mayoría de los arcosauriformes. En vista posterior, las tuberosidades basales son anchas y tienen una profunda muesca con forma de "V". En esta misma vista, puede observarse que la contribución del basioccipital a las tuberosidades basales solapa completamente a la contribución del parabasiesfenoides. Entre ambas tuberosidades la superficie ventral del basioccipital presenta un surco orientado sagitalmente que alcanza anteriormente el borde del hueso y la fosa basioccipital-basiesfenoidea y en vista ventral llega hasta el extremo posterior de las tuberosidades.

Exoccipital. Los exoccipitales están completos (Figura 35), pero las suturas con los opistóticos no son claras, como en otros arcosauriformes. Si bien los exoccipitales forman parte del cóndilo occipital, no puede determinarse en qué proporción lo hacen debido al

estado de desarticulación general del neurocráneo. Los exoccipitales tiene forma columnar en vista ventral y se ubican por debajo de los procesos paraoccipitales y al cóndilo occipital. En vista posterior y lateral se observa que los exoccipitales se ensanchan transversalmente y anteroposteriormente hasta la articulación con el basioccipital. La superficie ventral de los exoccipitales, las cuales contactan con el basioccipital, es más larga que ancha anteroposteriormente y se estrecha anteriormente. En vista dorsal, la superficie endocraneana del exoccipital izquierdo expone la sutura con el basioccipital, alcanzando una ubicación más anterior. En este caso los exoccipitales no excluyen al basioccipital del borde ventral del foramen magnum, pero podrían contacta anteriormente lo cual es difícil de asegurar debido a que la cavidad endocraneana no está bien preservada. La región anterior de los exoccipitales forma el borde posteroventral de la porción dorsal del foramen metótico (Figura 38). No fue posible distinguir los forámenes correspondientes al pasaje del nervio XII en la superficie externa del hueso, por lo que deben haber sido muy pequeños, o bien obliterarse en la región de la salida de los mismos.

Opistótico. El opistótico se encuentra completamente preservado, pero no está totalmente expuesto. Los procesos paraoccipitales son rectos, alargados lateralmente y dorsoventralmente estrechos. Estos procesos son sub-triangules en sección transversal y en vista posterior se expanden levemente en sentido dorsoventral. Gradualmente los procesos paraoccipitales se estrechan en sentido anteroposterior, de manera que en sus extremos se hacen laminares. En vista ventral, los procesos se dirigen posterolateralmente y forman un ángulo agudo. Sobre el extremo proximal, en la superficie anterolateral de los procesos hay una leve convexidad en sentido dorsoventral y el extremo distal de esta superficie es plano. La superficie dorsolateral de los procesos no es claramente distinguible de la superficie anterolateral de los mismos, mientras la superficie posterior tiene un surco que se extiende en la mayor parte de su longitud. Este

surco está delimitado dorsal y ventralmente por dos rebordes redondeados, el que se ubica ventralmente separa la superficie posterior de la superficie ventral de los procesos. El borde ventral de los procesos paraoccipitales es dorsal al borde ventral del foramen magnum. El contacto entre los procesos paraoccipitales y los parietales, inmediatamente lateral al supraoccipital, no se ha preservado, encontrándose ambos huesos desarticulados. Sobre la superficie ventral de los procesos hay dos surcos dispuesto a lo largo de su eje longitudinal, estos surcos están separados por un reborde orientado en el mismo sentido. Este reborde continúa medialmente en los procesos ventrales del opistótico que forma la *cresta interfenestralis*, la cual alcanza la base de las tuberosidades basales y separa el foramen metótico de la fenestra *ovalis*. Como en la mayoría de los arcosauriformes, esta cresta está bien desarrollada, es laminar y se orienta lateromedialmente. Los bordes de la *cresta interfenestralis* se ubican más lateralmente que el exoccipital y la misma se expone en vista lateral, ventral y posterior. La sutura entre el opistótico y el basioccipital y el parabasiocenoideas no puede distinguirse. El opistótico no contribuye en la conformación de la prominencia coclear, además no hay evidencia del foramen perilinfático, por lo cual el mismo debería estar ausente en *Chanaresuchus sp. nov.* El foramen metótico es alargado en sentido posterolateral y se presenta muy delgado en sentido cuadoventral. El foramen ubicado más anteriormente está limitado por la *cresta proótica* anteriormente. Medialmente esta ranura se dirige hacia una fosa orientada ventrolateralmente y la fenestra *ovalis* se localiza ventral, medial y posteriormente a esta fosa. La fenestra y la fosa están separadas por un reborde dirigido ventrolateralmente, el cual conecta la *cresta proótica* con la *cresta interfenestralis*.

Proótico. Está preservada la mayor parte del proótico (Figura 36). En vista lateral, el borde posterodorsal de este hueso, donde se ubica la sutura para el supraoccipital, es cóncavo. El proótico tiene un proceso posterolateral laminar, el cual se dirige posterolateralmente sobre la fenestra *ovalis* y anteriormente solapa los procesos

paraoccipitales del opistótico. Si bien los extremos no se han preservado, puede observarse que este hueso se angosta distalmente y su borde ventral forma la mayor parte de la *crista proótica*. Ventralmente el proótico forma el borde anterior de la fenestra *ovalis*, la cual se ubica al nivel del punto medio de la extensión posterior de las tuberosidades basales. Habría una sutura entre el proótico y los huesos del basicráneo localizada ventralmente a la fenestra *ovalis* y extendiéndose anterior y ventralmente hasta un punto cercano a la fenestra. Si bien está presente la *crista proótica*, en vista lateral no puede reconocerse debido a que no está totalmente expuesta. En vista lateral el proótico forma gran parte de la pared del neurocráneo, anteriormente presenta la muesca para la salida del nervio trigémino (V) y probablemente para la vena cerebral media. Esta muesca ha perdido la subdivisión y la parte anterior del foramen para el trigémino estaría formado por el lateroesfenoides. Dorsalmente a esta muesca la pared lateral de la cavidad endocraneana, formada por el proceso alar (*sensu* Oelrich, 1956), es transversalmente ancha. Este proceso es cuadrangular en vista lateral y presenta una superficie elíptica dirigida anterodorsalmente, la cual es expandida en sentido posterodorsal y articularía con el lateroesfenoides. La superficie lateral del proótico, dorsalmente a la muesca para el nervio trigémino, rodea al proceso posterior y la pared lateral de la cavidad endocraneana, es cóncava y se separa del resto de la superficie lateral del hueso por un reborde cóncavo dirigido dorsolateralmente. Este reborde se extiende desde el borde ventral del proceso posterior hasta la parte dorsal de la muesca del nervio trigémino. La parte dorsal de la superficie lateral del proótico correspondería a la parte ventral del origen del *M. pseudotemporalis superficialis* en el proceso alar y al *M. adductor mandibularis externus profundus* en el proceso posterolateral del proótico (Oelrich, 1956; Holliday y Witmer, 2008). Anteroventralmente a la muesca del nervio trigémino, el proceso clinoides es laminar, mucho más delgado que el proceso alar. Esta superficie laminar del proceso clinoides está ubicada en un plano perpendicular al proceso alar. No parece haber cresta

para la inserción del *M. protractor pterygoideus* en la superficie lateral del proceso clinoides. En la superficie medial del proótico, levemente posteroventral a la muesca para el nervio trigémino, se localiza un foramen que podría haber sido para el paso del nervio facial (III). No se pudo distinguir el foramen para el nervio *abducens* (VI) o la fosa para la inserción del *retractor bulbi musculature* en la superficie anterior de la región ventral del proótico. La cavidad para el oído interno está colapsada en el lado derecho y el lado izquierdo de la misma no se expone. La superficie medial del proceso alar presenta un surco corto y poco profundo, dirigido anteroventralmente, el cual contacta la muesca para el nervio trigémino y probablemente albergaba la vena cerebral media.

Parabasiesfenoides. Este hueso parece estar completamente preservado, pero sólo su superficie ventral y parte de su superficie dorsal (la fosa hipoglosa) se encuentra expuesta. El proceso cultriforme se encuentra ventralmente solapado por los pterigoides y los frontales, y dorsalmente por los parietales. El eje longitudinal del parabasiesfenoides está alineado con el del basioccipital y probablemente estaba orientado en sentido horizontal. El parabasiesfenoides es proporcionalmente ancho, con una proporción largo/ancho de 0,35 (tomado el largo desde el extremo anterior de los procesos basipterigoideos hasta el extremo posterior de las tuberosidades basales, y el ancho comprendido entre las tuberosidades basales). Este hueso está comprimido entre los procesos basipterigoideos y su borde caudal. Entre los procesos basipterigoideos y el borde posterior del parabasiesfenoides hay una superficie expandida anteroposteriormente notablemente corta en relación al ancho del hueso. La contribución del parabasiesfenoides a las tuberosidades basales fue inferida, el borde posterior del parabasiesfenoides (distinguible medialmente en las tuberosidades) contacta solamente la región anterior de las tuberosidades basales en vista ventral, por lo cual el parabasiesfenoides sólo formaría una delgada lámina en la parte anterior de las tuberosidades basales. Esta contribución es más extensa transversalmente que

anteroposteriormente y su orientación es principalmente lateral y levemente ventral. La superficie lateral del parabasiesfenoides está escasamente expuesta, por lo cual no puede confirmarse la presencia de la depresión semilunar. En vista lateral, las tuberosidades basales del parabasiesfenoides son relativamente anchas. El borde posterior del parabasiesfenoides está flexionado ventralmente, formando la “*intertuberal plate*” (*sensu* Gower and Sennikov, 1996; Gower and Weber, 1998). Esta “plataforma” puede estar exageradamente flexionada como resultado de distorsión *post-mortem*, la cual también explicaría la gran profundidad de la fosa basioccipital-basiesfenoidea. Otra evidencia de esta deformación se presenta al comparar el ejemplar PVSJ 567 con el holotipo de *C. bonapartei* (UNLR 07), ya que estas estructuras no están tan flexionadas ni son tan profundas en esta última especie. Si la hipótesis de la deformación se aplica al resto del borde posterior del parabasiesfenoides, entonces en la condición no deformada el parabasiesfenoides debió haber contribuido más a las tuberosidades basales, tal como sucede en el ejemplar UNLR 07. El borde posterior del parabasiesfenoides es levemente cóncavo en vista ventral y puede observarse una leve asimetría (siendo más cóncavo en el lado izquierdo), la cual soporta la hipótesis de la deformación *post-mortem*. La superficie ventral del parabasiesfenoides presenta una concavidad rodeada por su borde caudal, los procesos basipterigoideos y los bordes ventrolaterales del hueso que conectan las tuberosidades basales y los procesos basipterigoideos. Esta concavidad está expuesta anteroventralmente y la deflexión ventral producida por la deformación podría estar exagerando su profundidad. En vista ventral, medialmente a los procesos basipterigoideos, hay dos forámenes que podrían corresponderse con la entrada para las carótidas internas a la fosa pituitaria, homólogos a aquellos descritos por Romer (1971) en el holotipo de *C. bonapartei*. En vista ventral, se expone el foramen externo para el pasaje de la arteria carótida interna. Los procesos basipterigoideos se orientan ventrolateralmente, como en la mayoría de los arcosauriformes, en vista ventral estos no

son más largos que las tuberosidades basales. La articulación con el pterigoides cubre la superficie ventral de los procesos basipterigoideos y en la superficie dorsal las articulaciones con otros huesos no pudieron ser identificadas. En vista dorsal se presenta la fosa pituitaria, de forma sub-triangular y diverge posteriormente formando un triángulo. Las paredes laterales de la fosa pituitaria son delgadas y los bordes laterales son cóncavos. Esta depresión representaría la parte ventral del foramen para el pasaje de la vena pituitaria. La pared posterior de la fosa pituitaria (*dorsum sellae*) se encuentra algo fracturada, como consecuencia de la caída de la pared derecha sobre el neurocráneo, pero se observa que contacta con el borde medial del proceso clinoides. Asimismo, no se pudo identificar el foramen para el nervio abducens (VI) en el borde fracturado del *dorsum sellae*.

Material poscraneano

El poscráneo de *Chanaresuchus sp. nov.* presenta buena preservación, con la mayoría de los elementos óseos articulados entre sí y algunos huesos asociados. El alto grado de deformación que presenta este ejemplar (PVSJ 567) dificulta la observación detallada de algunas regiones del poscráneo, especialmente la pelvis que presenta el mayor grado de aplastamiento dorsoventral.

Serie vertebral. La serie presacra se compone de 21 vértebras articuladas, todas ellas con un alto grado de aplastamiento dorsolateral pero con buena preservación. En general, las vértebras presacras son cortas, altas, anficélicas y presentan un angostamiento transversal a la mitad del largo de sus centros lo que les otorga forma de carretel en vista lateral.

El ejemplar PVSJ 567 presenta la serie vertebral casi completa, la misma consta de 9 vértebras cervicales, 12 dorsales, 2 sacras y 18 caudales. Siendo la serie caudal la única que se encuentra incompleta, sin embargo son pocos los elementos faltantes.

Complejo atlas-axis. La región cervical está conformada por el atlas, el axis (Figura 40 y 41), y siete cervicales postaxiales. Si bien no parecen encontrarse preservados los elementos del proatlas, no se descarta la posibilidad de que los mismos se encuentren articulados en el occiput del cráneo, pero estos no han podido reconocerse con claridad. El atlas se compone de cuatro elementos independientes: un par de arcos neurales, el odontoides y el intercentro, de los cuales se han podido distinguir los arcos neurales y el odontoides sin poder dar precisiones sobre el resto. El arco neural derecho es el mejor preservado ya que se encuentra casi completo, pero está solapado lateralmente por el extremo proximal de la primera costilla cervical. Mientras que del arco neural izquierdo sólo se ha preservado su base, faltándole la mitad dorsal. En vista anterior el arco neural presenta una leve curvatura, siendo cóncavo medialmente y convexo lateralmente, mientras que en vista lateral el arco neural tiene contorno subtriangular, con la base ubicada ventralmente. La base de este arco es ancha en relación a la porción dorsal del mismo y el extremo dorsal presenta un marcado estrechamiento que culmina en un extremo aguzado ubicado en la mitad posterior del hueso. La porción anteroventral presenta un área articular de contorno elíptico para el cóndilo occipital, la cual puede observarse con claridad en el arco neural izquierdo. La porción anteroventral es delgada y está orientada anterodorsalmente, en esta región contactan los exoccipitales. El intercentro está articulado, habiéndose preservado con la faceta interna dirigida dorsalmente, pero la faceta externa está dirigida ventralmente, sin poder observarse debido a que está cubierta por huesos indeterminados. El intercentro del ejemplar PVSJ 567 es una pieza pequeña que forma la porción ventral del segmento que articula con el cóndilo occipital. Este hueso con forma de media luna presenta ventralmente dos facetas articulares orientadas lateralmente para la articulación con cada arco neural. No se ha preservado completamente la espina neural del axis, encontrándose solamente la parte posterior de la misma. Con base en la porción preservada, puede interpretarse que la

espinas neurales del axis del ejemplar PVSJ 567 debió ser baja. Esta espina presenta un marcado desplazamiento posterior, de manera que su extremo posterior sobrepasa el límite posterior de las postzigapófisis. En vista ventral se observa que el cuerpo del axis es el más largo axialmente de la serie cervical y presenta un quilla ventral muy marcada que lo recorre longitudinalmente desde la cara articular anterior hasta la posterior. En vista ventral se observan las facetas de articulación del axis para las costillas, estas están representadas por una superficie única, sin divisiones, lo cual indicaría que las costillas son unicéfalas. Las prezigapófisis no sobrepasan el margen anterior del cuerpo del axis, mientras que las postzigapófisis presentan una amplia superficie orientada posteroventralmente.

Vértebras cervicales. La serie cervical de *Chanaresuchus sp. nov.* no presenta intercentros. El cuerpo vertebral es más largo que alto, de forma rectangular (Figura 40 y 41). En vista ventral los cuerpos cervicales tienen una marcada quilla que los recorre longitudinalmente desde la cara articular anterior hasta la posterior. Las vértebras cervicales son anficélicas y las caras articulares se ubican al mismo nivel. Las espinas neurales de la serie cervical no se han preservado, pero según la posición de sus bases podrían haber estado ubicadas centradas sobre el cuerpo vertebral. En el mismo sentido puede afirmarse que presentan una marcada acanaladura posterior para el paso de venas y nervios. Las prezigapófisis presentan una amplia superficie de articulación que se orienta dorsomedialmente, como las postzigapófisis, que también tienen superficies articulares extensas orientadas lateroventralmente. Las diapófisis son pequeñas en las cervicales anteriores y aumentan su superficie articular, así como su extensión lateral hacia atrás. Las mismas presentan contorno circular y se ubican en el cuerpo vertebral. No es posible observar las parapófisis ya que las costillas solapan esta zona. Si bien la articulación de la serie vertebral es muy comprimida y dificulta la observación, las cervicales no presentarían articulaciones accesorias, hipósforo e hipantro.

Vertebras dorsales. Al igual que la serie cervical la serie dorsal no presenta intercentros. La forma del cuerpo vertebral es subcuadrangular en vista lateral, siendo levemente más cortos los cuerpos de las dorsales anteriores que los de las posteriores (Figura 42). Los cuerpos no presentan fosas laterales y no puede establecerse su estado anficélico debido a la gran compresión axial que presenta la columna. En las dorsales anteriores 10 y 11 se observa una quilla ventral sobre el cuerpo vertebral, la misma presenta poco desarrollo y no se encuentra en las siguientes vertebras. Sólo se han preservado tres espinas neurales pertenecientes a una vértebra dorsal anterior y a una dorsal media. La espina correspondiente a la dorsal anterior presenta contorno cuadrangular en vista lateral y su base es de la misma longitud que las espinas cervicales. Tanto en vista anterior, como en la posterior, no se observa ensanchamiento distal. La espina de la vertebra dorsal media tiene contorno rectangular en vista lateral y es más corta axialmente, así como más alta que la espina de la región dorsal anterior. No se ha preservado el extremo dorsal de la espina, por lo cual no puede aseverarse una expansión distal, aunque en vista posterior la espina presenta un leve ensanchamiento distal. Ambas espinas se presentan levemente inclinadas hacia atrás. La base del arco neural alcanza las prezigapófisis con una marcada curvatura anterior, mientras que posteriormente presenta una muesca menos marcada, a la cual se atribuyen funciones para el paso de vasos y nervios. Los arcos neurales de las dorsales no presentan laminación intervertebral. Las prezigapófisis alcanzan el mismo nivel axial que el borde anterior del cuerpo vertebral, y las postzigapófisis se proyectan más posteriormente que el correspondiente borde del cuerpo. No se presenta articulaciones accesorias, hipósfeno e hipantro, en las dorsales de *Chanaresuchus sp. nov.* (PVSJ 567).

Vértebras sacras. La región de la pelvis se presenta con un alto grado de aplastamiento y fractura, por lo cual no fue posible la identificación certera de las características anatómicas detalladas de las vértebras sacras. Sin embargo, podrían

diferenciarse al menos dos cuerpos vertebrales correspondientes a esta parte de la cintura pélvica.

Vértebras caudales. La serie caudal preservada se compone de 18 vértebras, las cuales se encuentran articuladas con la región pélvica (Figura 43 y 44). Esta serie presenta un alto grado de deformación que consiste en un aplastamiento en sentido dorsoventral presente en toda la serie, pero que tiene mayor impacto en las caudales posteriores. Las vértebras caudales han conservado los cuerpos vertebrales, los procesos transversos, arcos hemales y arcos neurales, pero no presentan espinas neurales completas. En vista lateral, los cuerpos vertebrales son de contorno rectangular, bajos y tienen una marcada elongación axial que es más pronunciada en las vértebras posteriores. En los cuerpos vertebrales no se presentan fosas laterales. En vista ventral, presentan un estrangulamiento transversal a la mitad de su longitud, lo cual resulta en un profundo margen cóncavo entre las dos caras articulares, dando lugar a centros con forma de carretel. En vista ventral, los cuerpos vertebrales caudales tienen dos rebordes que comienzan en el borde ventral de la cara articular posterior y se extienden hasta la mitad anterior de la longitud de cada cuerpo. Entre ambos rebordes queda demarcado un surco, el cual es somero en las caudales anteriores y se hace más profundo en las posteriores. La cara articular posterior se encuentra levemente ubicada más ventral que la anterior y tienen sección de contorno circular. Si bien no han preservado las espinas neurales completas, las bases de las mismas pueden observarse en alguna de las vértebras. Estas bases presentan un contorno elíptico en vista dorsal y se ubican notablemente desplazadas posteriormente respecto a la línea media de cada cuerpo vertebral, localizándose al mismo nivel que la cara articular posterior de cada cuerpo y sobrepasando posteriormente el borde posterior de los arcos neurales. Las prezigapófisis tiene una superficie articular reducida, la cual se orienta ventralmente en las caudales anteriores y medialmente en las posteriores. Las prezigapófisis presentan un marcado

desarrollo anterior en toda la serie caudal y en las caudales posteriores se encuentran notablemente separadas entre ellas, dejando un espacio entre cada prezigapófisis con forma de “U” en vista dorsal. La ubicación de las prezigapófisis con respecto a la cara articular anterior de cada cuerpo vertebral es notablemente más anterior. Las postzigapófisis presentan caras articulares que coinciden con las correspondientes de las prezigapófisis, tanto en dimensión como en orientación. Así como las prezigapófisis, las postzigapófisis tienen un amplio espacio entre ellas en vista dorsal. Las postzigapófisis se ubican al mismo nivel que la cara articular posterior de cada cuerpo vertebral. En la serie caudal preservada del ejemplar PVSJ 567 no se observan articulaciones accesorias, hipósforo e hipantro. Los procesos transversos son laminares, con la superficie proximal levemente expandida y tienen contorno elíptico en vista lateral. Dorsalmente presentan un surco somero que los recorre longitudinalmente desde el extremo distal hasta la articulación con la vértebra. Los procesos transversos disminuyen en ancho y largo en las caudales posteriores, presentándose como pequeños nódulos sobre la últimas caudales. Los pedicelos articulares de arcos hemales o chevrones se encuentran dorsalmente separados, presentando la forma típica de “Y” en vista anterior, y presentan anteriormente una marcada acanaladura que los recorre desde la articulación proximal hasta la mitad de su longitud, a la cual se le atribuye la función de llevar los vasos sanguíneos que nutren la cola. Los arcos hemales preservados están articulados en las caras articulares de los cuerpos vertebrales, no encontrándose intercentros en esta región.

Costillas. El ejemplar PVSJ 567 presenta una serie de elementos costales cervicales y dorsales, todos ellos con buena preservación, pero carecen de sus extremos distales (Figura 40 y 41). Las costillas cervicales anteriores son notablemente gráciles, bicéfalas y tienen un surco ventral que las recorre longitudinalmente. Los procesos proximales (capítulo y tubérculo) se unen proximalmente y forman un canal junto con los centros vertebrales para el pasaje de la arteria vertebral. El ángulo formado entre la

cabeza de las costillas cervicales y su diáfisis es de 175° aproximadamente y si bien se encuentran desarticuladas de los cuerpos vertebrales, por su posición relativa puede inferirse que se orientaban posteroventralmente durante la vida del animal. Las costillas cervicales posteriores tienen la misma forma general que las cervicales, bicéfalas pero notablemente más robustas y comprimidas anteroposteriormente. Las costillas dorsales son similares a las cervicales posteriores, presentando mayor expansión en sus extremos proximales, así como mayor longitud total.

Gastralia. Se han hallado una serie de elementos óseos asociados al material del ejemplar PVSJ 567, los cuales se han reconocido como costillas gastrales, ya que se encuentra conformando una placa que presenta en uno de sus lados una serie de elementos columnares de tamaño reducido (Figura 45). Estos elementos presentan el mismo ancho en toda su longitud y son paralelos entre ellos en la mayor parte de su longitud, contactándose sobre uno de los bordes de la placa. Cabe destacar que las dimensiones de estos elementos son menores que las de las costillas cervicales, por esta razón no se las identifica como tales.

Cintura pectoral. En el ejemplar PVSJ 567 se han preservado completamente la escápula y el coracoides derecho, mientras que del lado izquierdo sólo se encuentra el extremo ventral de la escápula (Figura 40 y 41). Así mismo, se han preservado ambas clavículas y tres porciones de hueso que podrían asignarse a la interclavícula por su morfología y posición. La primera de las tres porciones de este hueso se encuentra entre las dos clavículas y tiene forma columnar, sin poder observarse mayores detalles. Las otras dos partes se encuentran ubicadas sobre el borde lateral de cada clavícula. La porción izquierda tiene la misma orientación anterolateral que la clavícula de ese lado, pero la porción derecha presenta una orientación netamente mediolateral respecto al eje longitudinal de la serie vertebral. Por la ubicación y forma que presentan los elementos óseos anteriormente descriptas puede decirse que los procesos laterales de la

interclavícula proporcionan forma de “T” a este hueso. La escápula y el coracoides están fuertemente unidos y no se observa la sutura entre ellos. Sobre el contacto anterior entre el margen del coracoides y de la escápula no se observa la muesca escapulocoracoide. La hoja escapular es alta y angosta y no presenta expansión en su extremo distal. El extremo proximal de la hoja escapular presenta una moderada expansión en la zona de la cavidad glenoidea. Ventralmente la hoja escapular se continúa en el tallo escapular, el cual presenta en su borde posterior, cercano al labio escapular, un pequeño tubérculo elíptico que correspondería a la zona de inserción del músculo *tríceps*. En esta zona la hoja escapular se expande formando el labio escapular de la cavidad glenoidea, la cual tiene forma elíptica y está orientada posterolateralmente. Debido a la pobre preservación del borde anteroventral de la escápula, no se puede observar la zona de contacto con la clavícula. Sin embargo, puede inferirse que la clavícula no está fusionada a la escápula ya que el borde de la misma no presenta fragmentos de algún hueso que se halla fracturado en esta región. Del coracoides se expone sólo su cara ventral, notablemente convexa, mientras que la dorsal queda cubierta por una serie de costillas cervicales. El borde anterior es redondeado y de poco espesor, mientras que el borde posterior es levemente más grueso. El coracoides presenta dos áreas bien diferenciadas: una de ellas es la que conforma la cavidad glenoidea y se orienta posteroventralmente y la otra (que conforma el borde anterior) es más extensa y se encuentra orientada anteroventralmente. Sobre esta última zona referida se presenta el foramen coracoideo, el cual es pequeño y se ubica anteromedialmente a la cavidad glenoidea.

Húmero. En el ejemplar PVSJ 567 se han preservado los extremos proximales de ambos húmeros, dejando expuestas solamente sus superficies ventrales (Figura 40 y 41). El húmero es un hueso grácil y el extremo proximal presenta una notable expansión. Este extremo es plano, lo cual no sería producto del aplastamiento general del esqueleto ya que se ha preservado la cresta deltopectoral. Al no preservarse ambos extremos no es

posible aseverar que este hueso presente torsión entre sus extremos. Sobre el borde lateral del extremo proximal se encuentra la cresta deltopectoral, la cual es somera y se desarrolla paralelamente al borde del húmero, alcanzando la porción proximal de la diáfisis del hueso. Lateralmente a la cresta deltopectoral se desarrolla un área triangular cóncava deprimida que culmina en el mismo lugar que la cresta. La porción preservada de la diáfisis es angosta y presenta sección transversal elíptica

Cintura pélvica. La cintura pélvica es la región que presenta mayor grado de deformación, la cual consiste en una compresión dorsoventral (Figura 46). Debido a este proceso la pelvis se encuentra aplastada y volcada sobre su lado izquierdo, por lo cual el fémur derecho se observa completamente en vista dorsal, mientras que la cabeza femoral del fémur izquierdo se observa aplastada y fracturada sobre la región del acetábulo. El acetábulo está formado por los tres huesos pélvicos y no puede determinarse si el mismo es cerrado debido a que las cabezas de ambos fémures se encuentran cubriendo esta región. El ilion esencialmente es una lámina vertical, la cual se extiende posteriormente sobrepasando el acetábulo. Este proceso posterior presenta una concavidad orientada lateralmente que se extiende desde el extremo posterior, haciéndose más somera hasta el extremo posterior del acetábulo. La porción dorsal de la placa iliaca tiene un leve proceso que se desarrolla dorsalmente sobre la región acetabular y forma con el proceso posterior una curvatura que es cóncava en sentido dorsal. El proceso anterior del ilion es muy reducido y culmina anteriormente a la superficie acetabular. La superficie medial del ilion derecho está muy fracturada, sin embargo puede observarse una leve depresión que recibiría la cabeza de una de las costillas sacras. No se ha preservado ningún elemento en la región pélvica que pueda inferirse que formara parte del isquion. Los pubis de ambos lados se encuentran casi completos, no se ha preservado la región del delantal púbico del pubis izquierdo y la parte medial del derecho. El pubis forma la porción anteroventral del acetábulo, siendo escasa su participación en esta depresión. La

superficie de articulación con el ilion se encuentra ampliamente expandida, presentando contorno oval. El margen lateral del pubis forma un pilar grueso dirigido anteriormente y levemente curvado hacia atrás. La superficie medial del pubis es laminar y de espesor notablemente delgado, formando lo que sería un amplio delantal púbico. La región donde debería presentarse el foramen obturador del pubis se encuentra fracturada, por lo cual no se puede establecer su presencia, así como tampoco la región de la sínfisis. El tubérculo púbico se encuentra reducido a una rugosidad que se ubica anterolateralmente.

Fémur. Se han preservado ambos fémures con un alto grado de aplastamiento en el área de la cabeza femoral (Figura 46, 47 y 48). La forma general del fémur es sigmoide en vista anterior. Ambos extremos femorales son expandidos y se unen mediante una diáfisis de superficie lisa y sección elíptica, con su eje mayor orientado anterolateralmente. Si bien el grado de deformación en la región de la cabeza femoral es elevado, puede observarse que el contorno de la misma en vista lateral es redondeado. Tal como se cita para algunos arcosaurios en general, pero en diferente a los dinosaurios y mamíferos (Romer, 1956), el fémur no presenta cuello femoral entre la cabeza y la diáfisis, es decir, la cabeza femoral es confluyente con la diáfisis. El ángulo que forma la cabeza femoral con la diáfisis es de unos 30°. El borde medial del fémur del ejemplar PVSJ 567 presenta una concavidad en su extremo distal, la cual tiene una extensión que alcanza el segundo tercio del hueso. Sobre la cara anterior del fémur se observa la fosa intertrocanterica con escaso desarrollo en profundidad, sin embargo la misma presenta un notable desarrollo a lo largo del hueso de manera que recorre los dos tercios proximales del hueso. No se observan evidencias de un trocánter menor o repisa trocantérica. El cuarto trocánter es aliforme, desarrollado posterolateralmente y se ubica sobre el tercio proximal del hueso. En vista lateral el cuarto trocánter se observa como una protuberancia longitudinal sobre el borde del fémur, mientras que en vista medial se presenta como una superficie en forma casi triangular, con su ápice dirigido dorsalmente. Distalmente al

cuarto trocánter se observa un surco leve con su extremo distal más amplio, en forma de “Y” invertida, identificado como el reborde aductor (*adductor ridge sensu* Romer, 1956). Los cóndilos distales del ejemplar PVSJ 567 se encuentran totalmente comprimidos probablemente debido a procesos de post-mortem. Entre ambos cóndilos tampoco puede distinguirse con claridad la fosa poplítea ni la fosa intertrocantérica o surco intercondilar.

Tibia. Se han preservado ambas tibias completas, pero con un alto grado de aplastamiento en sus extremos. La tibia es más corta que el fémur, mide 13,6 cm y su longitud representa el 90% del largo total del fémur. La tibia del ejemplar PVSJ 567 presenta una diáfisis elíptica, con ambos extremos expandidos anteroposteriormente y con un moderado grado de torsión entre ellos (Figura 47). El extremo proximal se encuentra solapado por el fémur y con un alto grado de aplastamiento por lo cual no pueden distinguirse claramente los cóndilos proximales. Sin embargo, en el extremo proximal de la tibia izquierda puedo observarse que la cresta cnemial estaría poco desarrollada. La superficie lateral del extremo distal de la tibia tiene un surco longitudinal poco profundo, el cual continúa sobre la superficie articular distal con una escotadura localizada posterolateralmente, carácter compartido con Archosauria. Los cóndilos distales también presentan un alto grado de aplastamiento, por lo cual no puede darse una detallada caracterización de su forma. Sin embargo, en vista medial puede observarse una escotadura entre ambos cóndilos, la cual tiene forma casi triangular, con su ápice dirigido dorsalmente y ocupa el cuarto distal del hueso.

Fíbula. Se han preservado ambas fíbulas completas, pero al igual que la tibia los extremos se encuentran aplastados y algo fracturados (Figura 46). La fíbula de *Chanaresuchus sp. nov.* tiene la misma longitud que la tibia, pero es notablemente más delgada. Ambos extremos son expandidos, siendo el proximal el que presenta mayor extensión. Ambos extremos se encuentran en diferentes planos, evidenciando que la diáfisis se encuentra torcionada. La diáfisis tiene sección elíptica, siendo más delgada en

el extremo proximal. El trocánter anterior fibular (tubérculo para la probable inserción del *M. iliofibularis*) de la fíbula se encuentra ausente.

Astrágalo y calcáneo. El astrágalo está notablemente aplastado, así como también el calcáneo, el cual además se presenta fracturado (Figura 46, 47 y 48). La articulación que presentan estos elementos tarsales se caracteriza por presentar una superficie articular sobre el astrágalo, la cual está constituida por un proceso de ubicación lateral. Esta superficie articula con un cóndilo que se desarrolla sobre la cara medial del calcáneo, constituyendo así la articulación primaria (*sensu* Arcucci, 1990). La articulación secundaria (*sensu* Arcucci, 1990) está conformada por una proyección posterior del calcáneo expandida medialmente, la cual articula con la superficie posterolateral del astrágalo.

En vista dorsal el astrágalo se divide en tres regiones: la faceta tibial, la faceta fibular y una muesca no articular. La faceta tibial del astrágalo está articulada con la tibia, tiene orientación dorsal y ocupa gran parte de la superficie dorsal del hueso. Esta faceta es sub-cuadrangular y en vista medial presenta una cresta orientada lateralmente, la cual divide a esta faceta en dos superficies de diferente orientación, lo cual le confiere al astrágalo la típica forma de “silla de montar”. La faceta tibial del astrágalo no se expone totalmente, pero presentaría forma cóncava en vista anterior y la superficie articular astrágalo calcáneo ventral es plana. La faceta fibular es redondeada, cuadrangular, su superficie articular es más reducida que la tibial y su orientación es netamente dorsal. La faceta fibular de *Chanaresuchus sp.nov.* está rodeada anteriormente por un reborde moderado. Entre ambas facetas articulares hay un espacio (*non-articular notch sensu* Sereno, 1991) que las separa, esta muesca tiene orientación anteroposterior y es redondeada. Tal como está citado para otros proterochámpsidos (Sereno, 1991), la faceta articular ventral astrágalo calcáneo de *Chanaresuchus sp.nov.* es pequeña. En vista anterior se observa una superficie cóncava (homóloga al *anterior hollow sensu* Sereno,

1991 y Nesbitt *et al*, 2009) que presenta una moderada depresión, la cual podría corresponder al foramen que se presenta en esta región. En vista posterior el astrágalo presenta dos crestas que delimitan una concavidad que recorre a este hueso en sentido mediolateral (*posterior groove sensu* Sereno, 1991). El cóndilo del astrágalo que articula con el calcáneo tiene superficie redondeada y se orienta ventrolateralmente.

El calcáneo está muy deformado y fracturado, de manera que no pueden verse con claridad los detalles del mismo, sin embargo puedo observarse que tiene dimensiones levemente más pequeñas que el astrágalo. La parte lateral de este hueso, la cual corresponde al *tuber calcaneal*, se encuentra desplazada hacia abajo, sin presentar la articulación astrágalo-calcáneo que el animal debió presentar en vida. El *tuber calcaneal* está presente y su orientación sería lateral, pero no puede definirse con precisión el ángulo que este forma debido a su ubicación artificial. La forma general del *tuber calcaneal* es rectangular, siendo más alto que ancho. El extremo distal del *tuber calcaneal* es chato y en vista medial su superficie es cóncava. La superficie medial del calcáneo de *Chanaresuchus sp. nov.* articula con el astrágalo y la superficie dorsal articula en su región medial con la fíbula.

Metatarsales y falanges. En el espécimen PVSJ 567 se encuentran preservados los dos pies casi completos, ya que faltan algunas falanges (Figura 46, 47 y 48). Articulando con los metatarsales, el astrágalo y el calcáneo se observa una serie de huesos pequeños que se encuentran fracturados y aplastados, los cuales corresponderían a los tarsales proximales. A causa de la deformación que estos elementos sufrieron no se pueden dar mayores detalles de su anatomía, pero serían dos elementos en total. Ambos pies se encuentran articulados, levemente aplastados y con sus metatarsales superpuestos unos sobre otros. Los metatarsales de *Chanaresuchus sp. nov.* se encuentran en forma divergente desde el tobillo.

El dígito I es de dimensiones intermedias entre los dígitos II y III, midiendo 6,01cm

de largo. El metatarsal de este dígito tiene el extremo distal expandido lateromedialmente, mientras que el proximal no puede observarse con claridad debido a que el metatarsal del dígito II se encuentra por encima del mismo en ambos pies. Sin embargo puede asegurarse que el metatarsal de este dígito es más corto que los de los dígitos II, III. La falange 1-I está articulada con el metatarsal y la falange ungueal y tiene marcadas facetas ginglymoidales, así como fosas para los ligamentos colaterales. La falange ungueal del dígito V de *Chanaresuchus sp.nov.* es levemente más larga que la falange 1-I. Esta falange tiene un surco sobre su cara lateral, el cual se observa desde el extremo proximal de la misma hasta los dos tercios distales. Al igual que el resto de las falanges aquí descritas, la falange ungueal del dígito I de *Chanaresuchus sp. nov.* es curvada dorsoventralmente.

El dígito II es el que tiene el metatarsal más robusto de los cinco, mide 5,59 cm de largo y presenta dos falanges, más una ungueal en ambos pies. El metatarsal de este dígito presenta ambos extremos expandidos lateromedialmente y tal como se observa en el dígito III, sobre ambas caras, ventral y dorsal, tiene un surco somero que lo recorre. La falange 1-II es la más larga y ancha, siendo la 2-II de menores dimensiones. Tal como se describió para las falanges del dígito III, las del II presentan facetas ginglymoidales notablemente marcadas, así como fosas para los ligamentos colaterales profundos. La falange ungueal es levemente más larga que la 1-II y se encuentra curvada dorsoventralmente.

El dígito III es el que tiene el metatarsal más largo, el mismo presenta ambos extremos expandidos en sentido lateromedial y mide 5,99 cm de largo. En ambas caras de este metatarsal se observa un surco somero que lo recorre en toda su longitud. En el pie derecho de *Chanaresuchus sp.nov.* se han conservado las falanges del metatarsal III, las cuales son tres más una ungueal. La falange proximal (1-III) es la más larga y las siguientes (2-III, 3-III) presentan menor longitud hacia el extremo distal del dígito. Todas

las falanges de este dígito presentan una marcada faceta gnynglitmoidal, así como fosas para los ligamentos colaterales someras. La falange ungueal tiene la misma longitud que la falange 2-III y presenta una leve curvatura dorsoventral.

El dígito IV es el dígito que presenta el metatarsal más delgado, midiendo 5,89 cm de largo. Este metatarsal no presenta expansiones notables en sus extremos y no tiene continuidad con las falanges presentes, por lo cual las mismas no se deben haber preservado.

El dígito V está conformado por una falange ungueal pequeña y curvada dorsoventralmente. Este es el dígito más corto, midiendo 2,45 cm de largo y no presenta metatarsales preservados en ninguno de los dos pies.

Osteodermos

En las vertebras dorsales y sacras del ejemplar PVSJ 567 se encuentra una serie de osteodermos desarticulados entre sí que no se encuentran en las vertebras cervicales y caudales (Figura 49). Estos osteodermos no están en posición original, sobre los extremos dorsales de las vertebras, encontrándose en las caras laterales de las vertebras y sobre el material pélvico. Debido a que estos elementos dérmicos se ubican cercanos al lugar original se asignaron a la serie dorsal anterior, posterior y a las vertebras sacras. Si bien la preservación de estos elementos dérmicos es buena, los mismos sólo se exponen en una sola de sus caras. La cara expuesta no presenta ornamentación, por lo cual se infiere que es la cara ventral con base en las comparaciones con osteodermos de otras especies (e. g. *Saurosuchus galilei*, *Itasuchus jesuinoi* -da Silva Marinho *et al*, 2006). Los osteodermos son rectangulares, presentando mayor longitud anteroposterior. La cara expuesta presenta un marcado surco que los recorre axialmente, partiendo desde uno de sus extremos y alcanzando el otro. Ambos extremos, los cuales no pueden identificarse como anterior y posterior debido a la desarticulación, presentan forma acorazonada.

Ambos márgenes son lateralmente cóncavos, presentando superficies lisas.

CAPÍTULO 6

Comparaciones osteológicas

6.1. *Proterochampsa barrionuevoi*

6.1.1. Cráneo

Las narinas externas de *Proterochampsa barrionuevoi* se ubican centradas sobre el tercio anterior del hocico y se orientan dorsalmente, tal como se presentan en *Proterochampsa nodosa*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Cerritosaurus binsfeldi*, pero diferentes de aquellas localizadas más posteriormente en *Tropidosuchus romeri*, así como de las de *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus* que se orientan lateralmente. La forma alargada anteposteriormente de las narinas de *Proterochampsa barrionuevoi* es similar a la de *Proterochampsa nodosa*, *Tropidosuchus romeri* y *Chanaresuchus bonapartei*, pero se diferencian de las semicirculares de *Euparkeria capensis* y de las más anchas de *Erythrosuchus africanus*. Las fenestras anteorbitales de *Proterochampsa barrionuevoi* se orientan dorsalmente, similares en este sentido a las de *Proterochampsa nodosa*, pero diferentes a las de *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri*, *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus* que se orientan lateralmente. Las cavidades orbitales desarrolladas dorsolateralmente de *Proterochampsa barrionuevoi* recuerdan a las de *Proterochampsa nodosa*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri*, pero son distintas de las de *Erythrosuchus africanus* y *Euparkeria capensis* por su orientación más lateral. Las fenestras infratemporales de *Proterochampsa barrionuevoi* se orientan dorsolateralmente, similar a las de *Proterochampsa nodosa*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri*, pero diferentes de las netamente laterales de *Erythrosuchus africanus* y *Euparkeria capensis*. Las fenestras supratemporales de *Proterochampsa barrionuevoi* se orientan dorsalmente, tienen forma

de elipse y se ubican formando un ángulo de 90° entre ellas. Estas fenestras son similares a las de *Proterochampsa nodosa*, pero se diferencian de las sub-trianguares de *Chanaresuchus bonapartei*, así como de las orientadas casi paralelamente entre sí presentes en *Tropidosuchus romeri*. El premaxilar de *Proterochampsa barrionuevoi* delimita el borde medial de las narinas externas hasta la mitad de su longitud, semejante a la condición presente en *Proterochampsa nodosa*, pero dispar en *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri*, en los cuales el premaxilar se extiende más posteriormente que el borde posterior de las narinas. Este hueso también se diferencia del de *Euparkeria capensis*, especie que presenta los premaxilares extremadamente cortos anteroposteriormente, cubriendo sólo la porción anterior entre las narinas externas. En vista lateral el premaxilar de *Proterochampsa barrionuevoi* contacta con el maxilar a través de una sutura orientada dorsoventralmente, similar a la de *Proterochampsa nodosa* y *Chanaresuchus bonapartei*, pero diferente de la de *Tropidosuchus romeri*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus* en los que se orienta sub-verticalmente. El escaso desarrollo ventrodorsal del maxilar en *Proterochampsa barrionuevoi* es similar al de *Proterochampsa nodosa* y *Chanaresuchus bonapartei*, opuesto al maxilar más alto que presentan *Tropidosuchus romeri*, *Euparkeria capensis*, *Erythrosuchus africanus* y *Cerritosaurus binsfeldi*. Lateralmente el maxilar no contacta con el lacrimal debajo de la fenestra anterorbitaria en *Proterochampsa barrionuevoi* y *Proterochampsa nodosa*, recordando la condición de *Cerritosaurus binsfeldi*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Euparkeria capensis*, pero distinto del contacto maxilar-lacrimal que si se observa en esta región del cráneo de *Erythrosuchus africanus*. El maxilar de *Proterochampsa barrionuevoi* contacta con el palatino en su porción ventral, formando el borde posterior de las narinas internas, similar al de *Proterochampsa nodosa*, *Tropidosuchus romeri* y *Chanaresuchus bonapartei*. La forma general de los dientes maxilares es similar en todas las especies comparadas. El nasal forma el borde posterior

y parte del borde medial de las narinas externas en *Proterochampsa barrionuevoi*, *Proterochampsa nodosa*, *Chanaresuchus bonapartei*, pero en *Cerritosaurus binsfeldi*, *Tropidosuchus romeri*, *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus* este hueso sólo forma el borde posterior de las narinas. El nasal forma parte del borde medial de la fenestra anteorbitaria en *Proterochampsa barrionuevoi*, *Euparkeria capensis* y *Tropidosuchus romeri*, mientras que en *Proterochampsa nodosa*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Erythrosuchus africanus* y *Cerritosaurus binsfeldi* no llega hasta esta fenestra. Posteriormente el nasal presenta una prolongación aguzada en forma de “V” que contacta con el prefrontal y el frontal en *Proterochampsa barrionuevoi*, *Proterochampsa nodosa*, siendo de forma similar en *Tropidosuchus romeri*, aunque menos desarrollado en esta última especie. El borde posterior del nasal de *Chanaresuchus bonapartei*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus* no presenta esta forma en su borde posterior. Ambos frontales de *Proterochampsa barrionuevoi* parecen estar fusionados en un solo hueso, condición similar a la de *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri*, pero distinta a la de *Proterochampsa nodosa*, *Erythrosuchus africanus*, *Euparkeria capensis* y *Cerritosaurus binsfeldi* con huesos pareados. El frontal de *Proterochampsa barrionuevoi* contacta posteriormente con el parietal de manera similar al contacto presente en *Proterochampsa nodosa*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri*, *Cerritosaurus binsfeldi* y *Erythrosuchus africanus*. Este contacto frontal-parietal es diferente del de *Euparkeria capensis* con el frontal contactando posteriormente con el parietal y el posfrontal, este último hueso ausente en el resto de las especies compradas aquí. La cresta sobre este hueso que circunda la cavidad orbital es característica de *Proterochampsa barrionuevoi* y *Proterochampsa nodosa* por su marcado desarrollo dorsal, encontrándose con menor desarrollo en *Chanaresuchus bonapartei* y estando ausente en *Tropidosuchus romeri*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus*. En *Proterochampsa barrionuevoi* y *Proterochampsa nodosa* los

parietales se encuentran totalmente fusionados, contrario a los parietales no fusionados de *Tropidosuchus romeri*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Erythrosuchus africanus*, *Euparkeria capensis* y *Cerritosaurus binsfeldi*. Este hueso en *Proterochampsa barrionuevoi*, *Proterochampsa nodosa*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri* presenta ornamentación en forma de crestas que parten radialmente desde el centro del mismo. Dicha ornamentación no se encuentra en los parietales de *Cerritosaurus binsfeldi*, *Euparkeria capensis*, ni en *Erythrosuchus africanus*. La forma general de "X" que presenta el parietal de *Proterochampsa barrionuevoi*, *Proterochampsa nodosa* y *Chanaresuchus bonapartei* no es compartida por *Cerritosaurus binsfeldi*, *Euparkeria capensis*, ni *Erythrosuchus africanus*. En vista dorsal las extensiones posteriores de este hueso en *Proterochampsa barrionuevoi* presentan forma de "V", tal como se observa en *Proterochampsa nodosa*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus*. Sin embargo, entre estas especies existen diferencias en el ángulo que forman ambos bordes posteriores entre sí. El ángulo más aguzado lo presentan *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri*, siendo el de *Proterochampsa barrionuevoi* y *Proterochampsa nodosa* los que lo tienen más obtuso. El prefrontal de *Proterochampsa barrionuevoi* es un hueso pequeño, de forma sub-triangular, similar al de *Proterochampsa nodosa*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri* y *Euparkeria capensis*, pero distinto al de *Cerritosaurus binsfeldi* y *Erythrosuchus africanus*, los cuales tienen este hueso de mayor tamaño relativo al resto del cráneo. El borde posterior del prefrontal del *Proterochampsa barrionuevoi* forma parte del borde anterior de la cavidad orbitaria, tal como en *Chanaresuchus bonapartei*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus*. El contacto del postorbital con el parietal de *Proterochampsa barrionuevoi* y *Proterochampsa nodosa* se da mediante un proceso medial que presenta mayor desarrollo en ese sentido que el de *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus*

romeri, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus*. El proceso lateral que contacta con el yugal es de mayor desarrollo dorsoventral en *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus* que en *Proterochampsa barrionuevoi* y *Proterochampsa nodosa*. El proceso posterior que contacta con el escamoso es de similar desarrollo en todas las especies aquí consideradas. La barra postorbital formada por este hueso exhibe una marcada cresta que sería una autapomorfía de *Proterochampsa*. El extremo posterior del yugal forma parte del borde ventral de la fenestra infratemporal en *Proterochampsa barrionuevoi*, *Proterochampsa nodosa*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri* y *Cerritosaurus binsfeldi*, pero en *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus* este extremo forma completamente el borde ventral de la fenestra infratemporal. La estructura en forma de gancho que se observa en vista lateral sobre el extremo posterior del escamoso de *Proterochampsa barrionuevoi* también está presente en *Chanaresuchus bonapartei*, *Cerritosaurus binsfeldi* y *Euparkeria capensis*, pero no se encuentra en *Tropidosuchus romeri*, ni en *Erythrosuchus africanus*. En vista ventral el escamoso no parece desarrollar un contacto neto a lo largo de una superficie, sino que contactaría por un solo sector entre ambos huesos. La proyección ventral del cuadradoyugal de *Proterochampsa barrionuevoi* forma aproximadamente la mitad del borde ventral de la fenestra infratemporal, semejante a la condición presente en *Proterochampsa nodosa*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri* y *Cerritosaurus binsfeldi*, pero distinta a la de *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus*, en los que este borde está formado casi completamente por el yugal. La proyección dorsal del cuadradoyugal, que forma parte del borde posterior de la fenestra infratemporal, tiene mayor desarrollo dorsal en *Proterochampsa barrionuevoi*, *Proterochampsa nodosa*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri* y *Cerritosaurus binsfeldi* que en *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus*, en los cuales forma sólo una pequeña porción de la fenestra

infratemporal.

En general la forma del vómer de *Proterochampsa barrionuevoi* es equivalente a la de *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri*, únicas especies usadas en esta comparación en las que se encuentra este hueso reconocible. Tanto en *Proterochampsa barrionuevoi*, como en *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri* se pueden distinguir dos hileras de dientes pterigoideos, una a ambos lados de la vacuidad interpterigoidea y otra ubicada más lateralmente. Las alas pterigoideas de *Proterochampsa barrionuevoi* son semejantes a las de *Proterochampsa nodosa* y *Chanaresuchus bonapartei*, pero se diferencian de la de *Tropidosuchus romeri*, ya que éste presenta escasa expansión posterolateral. El contacto del pterigoideo de *Proterochampsa barrionuevoi* con el ectopterigoideo se asemeja al citado para *Chanaresuchus bonapartei*, *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus*. El ectopterigoideo del ejemplar PVSJ 606 forma el borde posterior de la fenestra suborbital, tal como en *Euparkeria capensis* y posiblemente en *Chanaresuchus bonapartei*. Este hueso se encuentra claramente diferenciado del pterigoideo, como en *Euparkeria capensis*, pero contrario a *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri* donde se encuentran fusionados. En vista lateral la orientación del cuadrado de *Proterochampsa barrionuevoi* y *Proterochampsa nodosa* es casi horizontal, formando un ángulo de 45° con respecto al plano horizontal del cráneo. El cuadrado de *Chanaresuchus bonapartei*, en cambio, presenta un ángulo de 75° con respecto a la horizontal, siendo cercano a los 90° en *Tropidosuchus romeri*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus*. La articulación mandibular del cuadrado de *Proterochampsa barrionuevoi* se ubica posteriormente al plano occipital, tal como ocurre en otros proterochámpsidos, pero solo *Proterochampsa barrionuevoi* y *Proterochampsa nodosa* presentan esta articulación con mayor desplazamiento posterior.

La caja craneana de *Proterochampsa barrionuevoi* es axialmente corta, lo cual

recuerda a la condición presente en otros arcosauriformes basales (e.g., *Erythrosuchus africanus* Broom 1905; *Fugusuchus hejiapanensis* Cheng, 1980; *Shansisuchus shansisuchus* Young, 1964). En rasgos generales el cóndilo occipital de *Proterochampsa barrionuevoi* es similar al de *Tropidosuchus romeri* y tal como sucede en otros arcosauriformes (e.g. *Doswellia kaltenbachi*) presenta una fosa pequeña centrada en su faceta articular. El cuerpo principal del basioccipital es más ancho que el cóndilo, semejante a la condición de *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri*. Contrastando con el pseudosuquio *Batrachotomus*, *Proterochampsa barrionuevoi* no presenta un reborde marcado sobre la parte lateral del basioccipital. Las tuberosidades basales son próximodistalmente cortas, contrastando con las elongadas de *Chanaresuchus bonapartei*. El borde medial de las tuberosidades basales del basioccipital es corto y no se presenta convexo como el de *Chanaresuchus bonapartei*. En *Proterochampsa barrionuevoi* los bordes ventrales de cada tuberosidad basal forman un ángulo mayor de 90° entre ellos, lo cual contrasta con la condición encontrada en los pseudosuquios *Batrachotomus* y *Arizonasaurus babbitti*, los que presentan estos bordes orientados ventrolateralmente y formando un ángulo menor que 90°. La convexidad formada por el contorno del proceso ventral del opistótico y de las tuberosidades basales, la cual se observa en vista caudal, contrasta con la condición de algunos arcosaurios basales (e.g., *Garjainia prima* Ochev 1958, *Fugusuchus*). La estructura interpretada como el receso coclear de *Proterochampsa barrionuevoi* parece ser más grande que aquella del fitosaurio *Leptosuchus gregorii* (Camp, 1930). Las suturas que separan los exoccipitales y el opistótico no están completamente demarcadas, tal como ocurre en muchos arcosauriformes (Gower and Sennikov, 1996). El foramen magnum de *Proterochampsa barrionuevoi* está conformado por el opistótico y el supraoccipital, condición que se diferencia de la del fitosaurio *Leptosuchus*. El foramen ubicado sobre la superficie caudal (al cual se le atribuyen funciones nutricias) también se encuentra en otros arcosaurios

(e.g. *Arizonasaurus babbitti*, el sauropodomorfo *Pantyraco caducus* Yates, 2003). La superficie caudal de la base de cada exoccipital contribuye a la superficie articular condilar, tal como sucede en otros arcosauriformes. Si bien el contacto entre ambos exoccipitales en el piso de la cavidad endocraneana no ha sido fehacientemente determinado, es similar al arreglo que presentan estos huesos en *Erythrosuchus africanus*. La superficie ventral del exoccipital de *Proterochampsa barrionuevoi* es rostrocaudalmente más larga que ancha, condición registrada en la mayoría de los arcosauriformes (e.g., Gower y Sennikov, 1996). La trayectoria del canal hipogloso está dirigido lateralmente, tal como sucede en *Erythrosuchus africanus*. El supraoccipital no está fusionado con el parietal en PVSJ 77, contrastando con la condición fusionada del holotipo de *Proterochampsa nodosa*. No se observa un epiótico diferenciado y el supraoccipital no articula con el exoccipital, condición similar a la de algunos arcosaurios, pero diferente de la del fitosaurio *Leptosuchus*, en el cual el supraoccipital contacta con una pequeña porción del exoccipital. El supraoccipital podría haber formado parte del foramen magnum, similar a la condición de *Tropidosuchus romeri*, pero diferente de la descrita por Sill (1967, figura 3) para *Proterochampsa barrionuevoi*. En rasgos generales los procesos paraoccipitales del ejemplar PVSJ 77 son más parecidos a los de *Chanaresuchus bonapartei* (PURL 07) que a otros arcosauriformes (e.g., *Erythrosuchus africanus*, *Euparkeria capensis*, *Doswellia kaltenbachi*, *Arizonasaurus babbitti*). Los extremos distales de estos procesos son angostos dorsoventralmente, diferente de la mayoría de los arcosauriformes en los cuales estos se presentan expandidos dorsoventralmente (e.g., *Doswellia kaltenbachi*, *Erythrosuchus africanus*). El surco conspicuo presente sobre la superficie caudal de los procesos es similar al observado en *Chanaresuchus bonapartei*. La estrechez dorsal y rostrocaudal de los procesos paraoccipitales es diferente de la condición presente en otros arcosauriformes (e.g., *Fugusuchus*, *Xilousuchus sapingensis* Wu 1981, *Euparkeria capensis*, *Arizonasaurus*

babbitti, *Saurosuchus galilei* Reig, 1959). El pequeño reborde que se encuentra sobre la superficie ventrolateral de las tuberosidades de *Proterochampsa barrionuevoi* parece ser homólogo con el reborde que limita ventralmente la depresión semilunar en otros arcosauriformes (e.g., *Erythrosuchus africanus*, *Fugusuchus*, *Chanaresuchus bonapartei*), sin embargo en aquellos taxones esta depresión se expone en vista lateral, contrastando con la exposición ventrolateral observada en *Proterochampsa barrionuevoi*. En vista lateral las tuberosidades parabasiesfenoideas son muy delgadas y puntiagudas, diferente a lo descrito en otros arcosauriformes (e.g., *Erythrosuchus africanus*, *Arizonasaurus babbitti*, *Chanaresuchus bonapartei*), lo cual indicaría que el parabasiesfenoide en *Proterochampsa barrionuevoi* habría rotado sobre su eje próximodistal. En resumen, la superficie que otros arcosauriformes presentan lateralmente expuesta, en *Proterochampsa barrionuevoi* lo hace ventrolateralmente. Esto podría esclarecer la localización de la depresión semilunar sobre la superficie ventrolateral del hueso, en lugar de exponerse lateralmente como en la mayoría de los arcosauriformes (Gower y Sennikov, 1996). También se podría explicar con esta hipótesis la delgadez de las tuberosidades parabasiesfenoideas en vista lateral de *Proterochampsa barrionuevoi*, las cuales se ubican en vista ventral en *Chanaresuchus bonapartei*. Tal como sucede en *Doswellia kaltenbachi*, en *Proterochampsa barrionuevoi* no hay una placa intertuberal prominente entre las tuberosidades basales del parabasiesfenoide (Dilkes and Sues, 2009).

Se propone en esta tesis que el foramen externo de las carótidas internas pudo haberse localizado dentro del receso basiesfenoideo, ya que dicho receso presenta una posición comparable con la región en la cual se ubican las entradas de las carótidas internas en *Doswellia kaltenbachi* y *Erythrosuchus africanus*. Sin embargo, un problema que surge de esta interpretación es que la localización de la abertura de las carótidas dentro del receso basiesfenoideo es algo no encontrado en otros arcosauriformes (e.g.,

Proterosuchus fergusi Broom, 1903, *Fugusuchus*, *Erythrosuchus africanus*, *Euparkeria capensis*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Arizonasaurus babbitti*, *Herrerasaurus ischigualastensis* Reig, 1963). Los procesos basipterigoideos se dirigen lateralmente, tal como en *Fugusuchus*, pero esta condición contrasta con la de la mayoría de los arcosauriformes en los que se encuentran dirigidos ventralmente (e.g., *Erythrosuchus africanus*, *Shansisuchus*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Euparkeria capensis*, *Arizonasaurus babbitti*). La superficie ventral de cada uno de los procesos basipterigoideos no se conecta mediante un reborde, diferente de algunos arcosaurios como *Saurosuchus* y *Herrerasaurus*. La articulación de los procesos basipterigoideos con el pterigoides cubre la superficie lateral y ventral de los estos, contrastando con *Tropidosuchus romeri* que presenta los procesos cubiertos sólo en su porción lateral por el pterigoides. La muesca horizontal formada sobre la superficie lateral del parabasipteroideos es dorsal a la base de los procesos basipterigoideos, semejante a la condición encontrada en el dinosauriforme basal *Silesaurus opolensis* Dzik, 2003. El proceso cultriforme es de sección ovoide no laminar, a diferencia de *Chanaresuchus bonapartei* que presenta forma laminar y su base no tiene un surco en su superficie dorsal. Las homologías de toda la región dorsal del parabasipteroideos, las tuberosidades basales parabasipteroideas y el proceso cultriforme son de asignación dudosa: estas pueden corresponder tanto al proótico como al parabasipteroideos. Las dos fosas ubicadas rostral y dorsalmente a las tuberosidades basales son similares a las descritas en la parte rostroventral del receso vestibular de *Batrachotomus*. Esta región está formada por el proótico en *Batrachotomus* y *Caiman latirostris* Daudin, 1801, de manera que puede inferirse en *Proterochampsia barrionuevoi* que esta región también corresponde al proótico fusionado al parabasipteroideos. La suposición del colapso de la fosa hipofisiaria requiere considerar que la pared lateral de la fosa pituitaria era gruesa, condición que es poco probable entre los arcosaurios (e.g., *Arizonasaurus babbitti*, *Silesaurus*). Además, la superficie dorsal del

parabasiésfenoides sería mucho más corta rostrocaudalmente que la exposición de la fosa pituitaria en vista dorsal, siendo otra condición poco común entre los diápsidos (e.g., *Ctenosaura pectinata* Wiegmann, 1834), incluyendo a los arcosauriformes (e.g., *Arizonasaurus babbitti*, *Caiman*, *Massospondylus* Owen 1854). Por otro lado, la interpretación de esta estructura como la zona en la que se insertan los cartílagos trabeculares lleva a la interpretación de trabéculas inusualmente grandes y las fosas no debieron relacionarse con la superficie dorsal de la base del proceso cultriforme, arreglo claramente diferente del de otros arcosauriformes (e.g., *Silesaurus*) y diápsidos (e.g., *Ctenosaura*). Aunque la fosa hipofisiaria en algunos arcosaurios está localizada entre los procesos basipterigoideos, tal como está la depresión media en *Proterochampsia barrionuevoi*, la región inmediatamente caudal a esta fosa está localizada entre las bases de los procesos basipterigoideos en otros diápsidos (e.g., *Ctenosaura*), incluyendo arcosauriformes (e.g., *Caiman*). Con base en estas comparaciones se considera que la interpretación en la que la “fosa media” representa la región de la fosa endocraneana inmediatamente caudodorsal a la fosa hipofisiaria resulta la propuesta más parsimoniosa. El lateroesfenoides es muy grueso, lo cual es diferente a la condición presente en los pseudosuquios (Gower and Sennikov, 1996) y algunos dinosaurios (e.g., *Hypsilophodon foxii* Huxley, 1869). Este hueso contacta dorsalmente con el frontal mediante una estructura bilobada, a diferencia de la trilobada de *Erythrosuchus africanus* (Gower, 1996). La fosa del lateroesfenoides que separa lateralmente el lóbulo caudal del rostral, también se encuentra en *Shansisuchus*.

6.1.2. Postcráneo

El número de vértebras presacras estimado para *Tropidosuchus romeri*; *Euparkeria capensis* y *Doswellia kaltenbachi* Weems, 1980 es de 22, mientras que 23 fueron descritas para *Chanaresuchus bonapartei* Romer y un total de 25 para *Erythrosuchus*

africanus Broom, 1905. La cantidad de vértebras presacras preservadas en el ejemplar PVSJ 606 de *Proterochampsa barrionuevoi* es de 23, de manera que se estima que esta especie presentaba 23 o 24 vértebras presacras considerando que podría faltar una vértebra entre la última dorsal preservada y el sacro. En general, la forma de estas vértebras es similar a las de *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri*, *Euparkeria capensis*, *Erythrosuchus africanus* y *Vancleavea campi* Long y Murry, 1995 pero diferentes de las de *Doswellia kaltenbachi*, que son más largas que altas. Los cuerpos vertebrales de *Proterochampsa barrionuevoi* son ligeramente más cortos en las presacras anteriores al igual que en *Chanaresuchus bonapartei*, *Cerritosaurus binsfeldi* y *Erythrosuchus africanus*, pero contrastando con *Doswellia kaltenbachi*, en el cual se mantienen las dimensiones a lo largo de la serie vertebral. La morfología general de las vértebras anficélicas de *Proterochampsa barrionuevoi* recuerda a las de *Chanaresuchus bonapartei*, *Euparkeria capensis*, *Doswellia kaltenbachi* y las dorsales de *Vancleavea campi*, pero difiere de las platicélicas de *Erythrosuchus africanus*. La presencia de una quilla ventral en las vertebrales cervicales y dorsales anteriores de *Proterochampsa barrionuevoi* es compartida con *Tropidosuchus romeri*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Vancleavea campi*. El espacio para el paso de venas y nervios presente en el borde posterior del arco neural de las dorsales de *Proterochampsa barrionuevoi* también se encuentra en *Chanaresuchus bonapartei* y *Euparkeria capensis*. Las prezigapófisis de las vértebras cervicales y dorsales de *Proterochampsa barrionuevoi* proyectadas anteriormente al borde anterior del cuerpo y las postzigapófisis posteriormente al correspondiente borde del cuerpo es una condición que también se encuentra en *Chanaresuchus bonapartei*, *Euparkeria capensis* y *Vancleavea campi*. La forma subcuadrangular de los cuerpos de las dorsales de *Proterochampsa barrionuevoi* se diferencia de los centros vertebrales más largos axialmente de *Vancleavea campi*. El contorno rectangular del cuerpo vertebral de las caudales de *Proterochampsa*

barrionuevoi recuerda a la condición de *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri*. El largo de los cuerpos vertebrales caudales aumenta en la porción distal de la serie de *Proterochampsia barrionuevoi*, igual a lo que ocurre en *Tropidosuchus romeri* y *Chanaresuchus bonapartei*. En las caudales de *Proterochampsia barrionuevoi* no hay indicios de intercentros, tal como se ha citado para *Erythrosuchus africanus* y *Vancleavea campi*. La ubicación posterior respecto del centro de las espinas caudales de *Proterochampsia barrionuevoi* es afín a la condición de *Tropidosuchus romeri* y *Chanaresuchus bonapartei*, pero es diferente de la presente en *Erythrosuchus africanus* y *Doswellia kaltenbachi*, en los cuales las espinas se ubican centradas sobre la longitud del centro.

Las costillas gastrales son consideradas un rasgo plesiomórfico para los tetrápodos y están presentes en los cocodrilos actuales, en las tortugas formando parte del plastrón, en *Sphenodon*, aetosaurios y raurisúquidos, así como también en pterosaurios (Claessens *et al*, 2009), prosaurópodos y terópodos (Claessens, 2004) y en el arcosauriforme *Euparkeria capensis* (Ewer, 1965). Entre los dinosaurios es común encontrar las costillas gastrales divididas en 7 u 8 metámeros, sin embargo en *Proterochampsia barrionuevoi* y *Euparkeria capensis* la cantidad de metámeros que forman cada uno de los elementos de esta estructura es mucho menor, solo 3. Por lo cual, se podría proponer que la función de aumentar el volumen del tronco y de la cantidad de aire aspirado citado para los terópodos (Claessens, 2004) no serían tales para la especie aquí estudiada. Los segmentos delgados que conforman cada hilera de la gastralía en *Proterochampsia barrionuevoi* se superponen en sus extremos, similar a la condición que presenta *Euparkeria capensis*. Asimismo, el número de elementos solapados que conforman cada hilera es el mismo en *Euparkeria capensis* y *Proterochampsia barrionuevoi*. La expansión con forma de “Y” presente en el área de articulación de una hilera con su opuesta recuerda a la de *Euparkeria capensis*, pero las expansiones de *Proterochampsia*

barrionuevoi son más robustas.

El coracoides y la escápula de *Proterochampsa barrionuevoi* están fusionados, similar a lo que sucede en *Chanaresuchus bonapartei*, pero diferente de *Tropidosuchus romeri*, *Euparkeria capensis*, *Erythrosuchus africanus* y *Vancleavea campi* que tiene ambos elementos separados. Cabe destacar que esta disparidad puede ser causada por diferentes estadios ontogenéticos de los especímenes, ya que estos elementos se fusionan en la edad adulta en los dinosaurios. Sin embargo, en aetosaurios y “rauisúquidos” juveniles se también se encuentran fusionados. Debido a ello en *Proterochampsa barrionuevoi* no es posible observar la sutura entre ambos elementos escapulares. Tal como sucede en *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri*, *Euparkeria capensis*, *Erythrosuchus africanus* y *Vancleavea campi*, en *Proterochampsa barrionuevoi* tanto la escápula como el coracoides presentan la superficie externa convexa y la interna cóncava. La hoja escapular de *Proterochampsa barrionuevoi* es recta, similar a la condición presente en *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri* y *Euparkeria capensis*, pero distinta de la de *Erythrosuchus africanus* y *Vancleavea campi* que presentan bordes curvados. El borde anterior de la hoja escapular de *Proterochampsa barrionuevoi*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri* y *Euparkeria capensis* es delgado y recto, distinto del anteriormente convexo que presenta *Erythrosuchus africanus*. La moderada expansión del extremo proximal de la escápula de *Proterochampsa barrionuevoi* es similar a la que presenta *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri* y *Euparkeria capensis*, pero diferente de la expansión más marcada de *Erythrosuchus africanus* y *Vancleavea campi*. La forma elíptica de cavidad glenoide de *Proterochampsa barrionuevoi* es compartida con la de las especies aquí comparadas. La orientación posterolateral de la cavidad glenoide de *Proterochampsa barrionuevoi*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri* y *Euparkeria capensis* se diferencia de la netamente posterior que presenta *Erythrosuchus africanus*. Las dos facetas que

componen la cavidad glenoide de *Proterochampsa barrionuevoi* (orientadas dorsal y lateralmente) son semejantes a las de *Tropidosuchus romeri* y *Chanaresuchus bonapartei*. La forma ovalada del coracoides de *Proterochampsa barrionuevoi* recuerda a la de *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri* y *Erythrosuchus africanus*, pero difiere de la de *Euparkeria capensis* por su mayor desarrollo anteroposterior en esta última especie.

Las comparaciones referidas a la cintura pélvica no se han podido desarrollar con profundidad debido al alto grado de aplastamiento que ha sufrido el ejemplar PVSJ 606 en esta región, resultando la más afectada por este proceso. Sin embargo, puede verse que la cresta supracetabular de *Proterochampsa barrionuevoi* es similar al de *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri*.

El húmero de *Proterochampsa barrionuevoi* presenta ambos extremos moderadamente expandidos en sentido transversal, como ocurre en *Chanaresuchus bonapartei*, pero más expandidos que los de *Tropidosuchus romeri*. En *Proterochampsa barrionuevoi* el húmero no presenta torsión, por lo que ambos extremos se encuentran en el mismo plano, al igual que en *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri* y *Euparkeria capensis*. El ancho de la diáfisis con respecto a los extremos distal y proximal presente en *Proterochampsa barrionuevoi* es similar al de *Chanaresuchus bonapartei*, pero diferente del húmero más esbelto, con extremos menos expandidos de *Tropidosuchus romeri*. La orientación anteroventral de la cresta deltopectoral de *Proterochampsa barrionuevoi* es compartida con la de *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri*. La cresta deltopectoral angulosa de *Proterochampsa barrionuevoi* se diferencia de la cresta redondeada de *Chanaresuchus bonapartei* y *Vancleavea campi*. Por otro lado, la cresta deltopectoral de *Tropidosuchus romeri* es menos desarrollada que la de la *Proterochampsa barrionuevoi*. En vista distal, los cóndilos distales humerales de *Proterochampsa barrionuevoi* no se encuentran claramente diferenciados, contrastando

con la condición de *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri* y *Vancleavea campi*. La proporción largo del húmero/largo del fémur es de 1:1,6 en la especie aquí descrita, similar a la 1:1,4 de *Tropidosuchus romeri* y 1:1,5 de *Chanaresuchus bonapartei*.

Si bien son pocos los rasgos distinguibles del radio y la ulna en el material disponible de PVSJ 606, puede observarse que en general la forma columnar de estos elementos óseos es similar a la de *Erythrosuchus africanus*, pero diferente de los elementos más gráciles observados en *Tropidosuchus romeri*. Tal como sucede en *Proterochampsa barrionuevoi*, en *Tropidosuchus romeri* y *Erythrosuchus africanus* no se encuentra olécranon osificado, lo cual los diferencia de *Euparkeria capensis* y *Vancleavea campi* que presentan una pequeña porción osificada en el extremo proximal asignada al olécranon.

La forma sigmoidea del fémur en vista anterior de *Proterochampsa barrionuevoi*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Gualosuchus*, *Doswellia kaltenbachi* y *Vancleavea campi* es diferente de *Euparkeria capensis* y *Tropidosuchus romeri* con fémures menos sigmoides. La proporción fémur/tibia (en la cual la tibia representa el 74,35% del largo del fémur) difiere de la presente en *Tropidosuchus romeri* (en el cual ambos elementos tienen la misma longitud) y similar a la de *Chanaresuchus bonapartei* en el cual la tibia representa el 74,40% del largo del fémur. Así mismo, esta relación es aproximada a la estimada para *Erythrosuchus africanus*, en el cual la tibia es el 72% del largo del fémur (Gower, 2003). La cabeza femoral es angulosa en *Proterochampsa barrionuevoi* y *Chanaresuchus bonapartei*, a diferencia de aquella más redondeada de *Tropidosuchus romeri* y *Vancleavea campi* y más reducida de *Euparkeria capensis* y *Doswellia kaltenbachi*. Contrastando con dinosaurios y aves, el fémur de *Proterochampsa* no presenta cuello femoral (Romer, 1956; Benton, 1990), condición compartida con *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri*, *Euparkeria capensis*, *Erythrosuchus africanus*,

Doswellia kaltenbachi y *Vancleavea campi*, y está presente en la mayoría de los arcosaurios no-dinosaurios del Triásico (Romer, 1956). El ángulo menor de 45° formado entre la cabeza femoral y la diáfisis es muy similar en *Proterochampsa barrionuevoi*, *Chanaresuchus bonapartei*; *Euparkeria capensis*, *Erythrosuchus africanus*; *Doswellia kaltenbachi* y *Vancleavea campi*. La fosa intertrocantérica de la especie aquí estudiada recuerda por su forma a la de *Chanaresuchus bonapartei*; pero difiere de la fosa más desarrollada que presenta *Erythrosuchus africanus*. El fémur de *Proterochampsa barrionuevoi* no presenta trocánter menor, al igual que en *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri*, *Erythrosuchus africanus* y *Doswellia kaltenbachi*. El cuarto trocánter del ejemplar PVSJ 606 excede el tercio proximal del fémur, al igual que en *Chanaresuchus bonapartei* y *Gualosuchus*, pero diferente de la presente en *Tropidosuchus romeri*, en el que se ubica en el tercio proximal del hueso. Si bien el cuarto trocánter de *Proterochampsa barrionuevoi* se diferencia del cuarto trocánter más pequeño de *Euparkeria capensis*, en ambas especies la ubicación del mencionado trocánter es parecido. El cuarto trocánter de la especie aquí descrita también se diferencia de una leve protuberancia ubicada en la cara interna del fémur de *Doswellia kaltenbachi*, la cual ha sido interpretada como este trocánter. La fosa ubicada medialmente al cuarto trocánter es similar a la presente en *Chanaresuchus bonapartei* y diferente a la de *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus*. Los cóndilos distales del fémur de *Proterochampsa barrionuevoi* no están bien desarrollados tal como sucede en *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri* y *Vancleavea campi*. Ambos cóndilos se encuentran al mismo nivel en *Proterochampsa barrionuevoi*, condición que también se observa en *Chanaresuchus bonapartei* y *Gualosuchus*. La fosa poplítea de *Proterochampsa barrionuevoi*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Euparkeria capensis* es diferente a la de *Tropidosuchus romeri* y *Erythrosuchus africanus*, las cuales son más profundas y de mayor desarrollo longitudinal.

En rasgos generales la tibia es similar a la de *Chanaresuchus bonapartei*, pero distintas a las de *Tropidosuchus romeri* y *Erythrosuchus africanus*, las cuales tienen menor expansión en sus extremos y sus diáfisis son cilíndricas. La tibia de *Proterochampsa barrionuevoi* también se diferencia de la tibia de *Euparkeria capensis* que tiene el extremo proximal plano. El ángulo mayor del extremo proximal de la tibia de *Proterochampsa barrionuevoi* está dirigido anteroposteriormente, diferente de la condición de desarrollo netamente proximal de *Chanaresuchus bonapartei*, *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus*. La cresta cnemial poco desarrollada de *Proterochampsa barrionuevoi*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Vancleavea campi* contrasta con aquella bien desarrollada en *Tropidosuchus romeri*, *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus*. La tibia tiene la misma longitud que la fíbula en *Proterochampsa barrionuevoi*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Vancleavea campi*, pero es menos robusta en PVSJ 606. Asimismo, este hueso en *Proterochampsa barrionuevoi* y *Erythrosuchus africanus* no tiene cresta fibular, lo cual lo diferencia de ciertos dinosauriformes y el ravisúquido *Effigia* (Nesbitt, 2007; Brusatte *et al*, 2008). La superficie lateral del extremo distal de la tibia de *Proterochampsa barrionuevoi* tiene un surco longitudinal, condición que es compartida con Archosauria pero que no está citada en proterochámpsidos. El extremo distal elíptico de la tibia de *Proterochampsa barrionuevoi* es expandido, similar al presente en *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri*, pero distinto del extremo de *Euparkeria capensis* que es poco expandido; así como del contorno circular que presenta el extremo distal de la tibia de *Erythrosuchus africanus*.

La fíbula de *Proterochampsa barrionuevoi*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri* y *Vancleavea campi* presenta una leve torsión entre sus extremos. El surco que se ubica medialmente sobre el extremo proximal de la fíbula es similar al citado por Gower (2003) para *Erythrosuchus africanus*.

En vista posterior el astrágalo de la especie aquí estudiada presenta un surco con

dos perforaciones, semejante al de *Chanaresuchus bonapartei*, pero distinto al de *Euparkeria capensis* y *Tropidosuchus romeri*, en los cuales no se han citado estas perforaciones. La faceta tibial de *Proterochampsa barrionuevoi* es más amplia que la fibular, al igual que en *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri* y *Vancleavea campi*. El área cóncava para la articulación con la tibia que presenta el ejemplar PVSJ 606 es similar a la de *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri*, pero la de *Euparkeria capensis* es plana. La faceta fibular de *Proterochampsa barrionuevoi*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri* está orientada dorsolateralmente, diferente de la orientada dorsoventralmente de *Vancleavea campi*. Esta faceta articular es casi plana en *Proterochampsa barrionuevoi*, así como en *Chanaresuchus bonapartei* y *Vancleavea campi*. En vista anterodorsal el astrágalo de *Proterochampsa barrionuevoi* no presenta la perforación anterior (*anterior hollow sensu* Sereno, 1991) que tiene *Vancleavea campi* y *Chanaresuchus bonapartei*.

La forma general del pie de *Euparkeria capensis* es la que más se diferencia del resto de las especies aquí comparadas, tanto en la longitud reducida de sus elementos metatarsianos, en el número de falanges reconocibles, así como el mayor desarrollo transversal que presentan estos elementos. En rasgos generales el material preservado correspondiente al pie de *Proterochampsa barrionuevoi* es semejante al de *Chanaresuchus bonapartei*. Pero se diferencia del pie de *Tropidosuchus romeri*, ya que para esta especie se han asignado cinco falanges en el dígito III (Arcucci, 1990). La fórmula falangeal de los dígitos II y III de *Proterochampsa barrionuevoi*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Euparkeria capensis* es similar. El surco lateral de las ungueales de *Proterochampsa barrionuevoi* también se observa en *Chanaresuchus bonapartei* (PVL 4575) pero presenta menor profundidad.

Un rasgo importante de *Proterochampsa barrionuevoi* es que representa el primer proterochámpsido con poscráneo completo conocido que no tiene osteodermos, ya que

tanto *Chanaresuchus bonapartei* como *Tropidosuchus romeri* los presentan a lo largo de toda la serie presacra. No obstante a ello, no se descarta que la ausencia de placas dérmicas pueda ser un artefacto preservacional.

Cabe destacar que el presente aporte da a conocer por primera vez en detalle el esqueleto poscraniano del género *Proterochampsa*, el cual representa el proterochámpsido mejor conocido proveniente del Triásico Superior (Formación Ischigualasto). Este material, junto al de *Tropidosuchus romeri* y *Chanaresuchus bonapartei* del Triásico Medio (Formación Chañares) conforman los proterochámpsidos más completamente conocidos.

La importancia de un conocimiento más acabado de estos arcosauriformes sudamericanos permitirá comprender más profundamente el rol paleobiológico que tenían estos animales en los ecosistemas triásicos continentales.

6.2. *Chanaresuchus sp. nov.*

6.2.1. Cráneo

En esta sección se hará referencia a las similitudes y diferencias que el ejemplar PVSJ 567 presenta con otras especies.

El neurocráneo axialmente corto en relación con el resto del cráneo en *Chanaresuchus sp. nov.* es interpretado como una reminiscencia de otros arcosauriformes basales (e.g., *Erythrosuchus africanus* Broom 1905; *Fugusuchus hejiiapanensis* Cheng, 1980; *Shansisuchus shansisuchus* Young 1964 y *Proterochampsa barrionuevoi* Reig, 1959). El cuello condilar de *Chanaresuchus sp. nov.* es anteroposteriormente más corto que el ancho del cóndilo occipital, condición diferente en *Proterochampsa barrionuevoi* y *Euparkeria capensis*, pero similar a la de *Erythrosuchus africanus* y *Arizonasaurus babbitti*. En vista posterior las tuberosidades basales del ejemplar PVSJ 567 son más largas que anchas, como en *Euparkeria capensis*, pero distintas de las más anchas que

largas que presenta *Arizonasaurus babbitti*, *Erythrosuchus africanus* y *Proterochampsa barrionuevoi*. Las tuberosidades basales del ejemplar PVSJ 567 se orientan ventrolateralmente, contrastando con las de *Erythrosuchus africanus*, *Euparkeria capensis* y *Arizonasaurus babbitti*, que se presentan verticales. La “fosa basioccipitalbasiesfenoides” (sensu Gower y Sennikov, 1996) está presente en *Chanaresuchus sp. nov.*, *Proterochampsa barrionuevoi* y *Doswellia kaltenbachi*. En contraste con algunos arcosaurios basales (e.g., *Arizonasaurus babbitti*, *Erythrosuchus africanus*, y *Euparkeria capensis*), el ejemplar PVSJ 567 no presenta receso pseudolagenar (sensu Gower y Sennikov, 1996). Esta ausencia del receso hace que en vista ventral las tuberosidades basales no tengan aspecto bilobado, difiriendo de otros arcosauriformes (e. g., *Euparkeria capensis*, *Erythrosuchus africanus*, *Arizonasaurus babbitti*). En vista posterior las tuberosidades basales de *Chanaresuchus sp. nov.* están separadas por una muesca poco profunda en forma de “V”, tal como sucede en *Euparkeria capensis*, pero distinto de la muesca con forma de “U” que tiene *Arizonasaurus babbitti* y *Erythrosuchus africanus*. En vista posterior la contribución del basioccipital de *Chanaresuchus sp. nov.* a las tuberosidades basales parece solapar completamente la contribución del parabasiesfenoides, lo cual discrepa de lo observado en *Euparkeria capensis*, *Arizonasaurus babbitti* y *Erythrosuchus africanus*. El surco presente entre ambas tuberosidades basales, orientado sagitalmente, es una condición que se encuentra en tanto en *Chanaresuchus sp. nov.* como en *Proterochampsa barrionuevoi*.

Los exoccipitales de *Chanaresuchus sp. nov.*, así como los de *Proterochampsa barrionuevoi* y *Euparkeria capensis*, tienen forma columnar en vista posterior y forman el borde lateral del foramen magnum. Sin embargo, en el ejemplar PVSJ 567 estos huesos son más gráciles. La superficie ventrolateral de los exoccipitales de *Chanaresuchus sp. nov.* no es convexa, siendo así en *Proterochampsa barrionuevoi*.

Los procesos paraoccipitales de *Chanaresuchus sp. nov.* son rectos y estrechos

dorsoventralmente, semejantes a los de *Proterochampsa barrionuevoi*, pero son más estrechos que los de *Arizonasaurus babbitti*, *Erythrosuchus africanus*, *Doswellia kaltenbachi* y *Euparkeria capensis*. Estos procesos tienen sección triangular en su base, son laminares en su extremo distal y se expanden levemente en sentido dorsoventral hacia este extremo, lo cual los diferencia de los de *Proterochampsa barrionuevoi*. El ángulo que forman ambos procesos paraoccipitales del ejemplar PVSJ 567 en vista dorsal es aproximado al de *Tropidosuchus romeri*, *Cerritosaurus binsfeldi* y *Proterochampsa barrionuevoi*, pero es distinto del ángulo más agudo presente en *Euparkeria capensis* y *Doswellia kaltenbachi*. Sobre la superficie anterolateral, el extremo proximal de los procesos paraoccipitales se presenta levemente convexo en sentido dorsoventral, contrastando con *Proterochampsa barrionuevoi* en el cual son planos. El surco presente en la superficie caudal de estos procesos se encuentra en *Chanaresuchus sp. nov.* y en *Proterochampsa barrionuevoi*, pero son más cortos en *Chanaresuchus sp. nov.* En oposición con estas especies, este surco no está presente en *Doswellia kaltenbachi*, *Cerritosaurus binsfeldi* y *Tropidosuchus romeri*. El borde ventral de los procesos paraoccipitales es dorsal al borde ventral del foramen magnum tanto en *Chanaresuchus sp. nov.*, como en *Proterochampsa barrionuevoi* y *Tropidosuchus romeri*, pero la condición es diferente en *Erythrosuchus africanus*, *Arizonasaurus babbitti* y *Doswellia kaltenbachi*. Sobre la superficie ventral de los procesos paraoccipitales del ejemplar PVSJ 567 hay dos surcos dispuestos a lo largo de su eje longitudinal, los cuales están separados por un reborde. Esta condición también es compartida con *Proterochampsa barrionuevoi*, pero en esta última especie el surco es más largo. La presencia de una *crista interfenestralis* bien desarrollada, laminar y con sus bordes ubicados más lateralmente que el exoccipital en *Chanaresuchus sp. nov.* Es compartida con la mayoría de los arcosauriformes, a excepción de *Erythrosuchus africanus*.

En vista lateral el borde posterodorsal del proótico de *Chanaresuchus sp. nov.* es

cóncavo, tal como sucede en *Fugusuchus*, *Xilousuchus*, *Shansisuchus* y *Erythrosuchus africanus*. Como en *Proterochampsa barrionuevoi* y muchos otros arcosauriformes, en *Chanaresuchus sp. nov.* el proótico solapa a los procesos paraoccipitales en una porción menor que la mitad de su longitud. Sobre la superficie lateral del proceso clinoides de *Chanaresuchus sp. nov.*, así como en *Silesaurus*, *Arizonasaurus babbitti* y *Erythrosuchus africanus*, no hay cresta para la probable inserción del *M. protractor pterygoideus*, lo cual diferencia a estas especies de *Garjainia*, *Fugusuchus* y *Xilousuchus*.

El parabasiesfenoides es relativamente menos robusto en *Chanaresuchus sp. nov.* que en *Proterochampsa barrionuevoi*. En vista ventral, la contribución del parabasiesfenoides del ejemplar PVSJ 567 a las tuberosidades basales es menor que la presente en *Proterochampsa barrionuevoi*, *Doswellia kaltenbachi* y *Arizonasaurus babbitti*. Esta contribución en *Chanaresuchus sp. nov.* es más extensa transversalmente que la presente en *Proterochampsa barrionuevoi* y *Doswellia kaltenbachi*. La orientación de las tuberosidades basales parabasiesfenoideas de *Chanaresuchus sp. nov.* es ventrolateral, diferente de las de *Arizonasaurus babbitti* y *Silesaurus*. En vista lateral las tuberosidades basales del parabasiesfenoides del ejemplar PVSJ 567, *Erythrosuchus africanus* y *Arizonasaurus babbitti* son más gruesas que las de *Proterochampsa barrionuevoi*. El borde posterior del parabasiesfenoides de *Chanaresuchus sp. nov.* es levemente cóncavo en vista ventral, lo cual lo diferencia del borde con forma de "V" que presenta *Proterochampsa barrionuevoi* y *Doswellia kaltenbachi*. Sobre la superficie ventral del parabasiesfenoides de *Chanaresuchus sp. nov.* no hay rebordes prominentes como los citados para *Proterochampsa barrionuevoi*. El foramen externo del canal para la arteria carótida interna se expone en vista lateral en *Chanaresuchus sp. nov.*, tal como en otros arcosauriformes, así como en *Doswellia kaltenbachi* y *Arizonasaurus babbitti*. Otra condición que comparte *Chanaresuchus sp. nov.* con la mayoría de los arcosauriformes (e.g., *Chanaresuchus bonapartei*, *Erythrosuchus africanus*, *Shansisuchus*, *Euparkeria*

capensis, y *Arizonasaurus babbitti*) es que los procesos basipterigoideos se dirigen ventrolateralmente. Por otro lado, la superficie ventral de estos procesos no está atravesada por un reborde en el ejemplar PVSJ 567, de manera que lo distingue de algunos arcosaurios (e.g. *Saurosuchus* y *Herrerasaurus*). El extremo distal de los procesos basipterigoideos de *Chanaresuchus sp. nov.* no tiene desarrollo posterior, lo cual difiere de los posteriormente desarrollados de *Proterochampsa barrionuevoi*. La fosa pituitaria de *Chanaresuchus sp. nov.* tiene forma triangular en vista dorsal y sus paredes laterales son delgadas, tal como lo es en *Osmolskina*, *Silesaurus* y *Arizonasaurus babbitti*. Por otro lado, las paredes de la fosa pituitaria son cóncavas tanto en el ejemplar PVSJ 567 como en *Osmolskina*.

6.2.2. Postcráneo

El número de vértebras presacras estimado para *Tropidosuchus romeri*; *Euparkeria capensis* y *Doswellia kaltenbachi* es de 22, para *Chanaresuchus bonapartei* es de 23 y de 25 para *Erythrosuchus africanus*. La cantidad de vértebras presacras preservadas en el ejemplar PVSJ 567 asignado en esta tesis como *Chanaresuchus sp. nov.* *Proterochampsa barrionuevoi* es de 21. En general, la forma de las vértebras presacras del ejemplar PVSJ 567 es similar a las del holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri*, *Euparkeria capensis*, *Erythrosuchus africanus* y *Vancleavea campi* Long y Murry, 1995 pero distinto de las de *Doswellia kaltenbachi*, que son más largas que altas. Los cuerpos vertebrales de *Chanaresuchus sp. nov.* son ligeramente más cortos en las presacras anteriores al igual que lo observado en *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri*, *Cerritosaurus binsfeldi* y *Erythrosuchus africanus*, pero contrastan con los de *Doswellia kaltenbachi*, en el cual se mantienen las dimensiones a lo largo de la serie vertebral.

Los arcos neurales del atlas del ejemplar PVSJ 567 son similares a los del holotipo

de *Chanaresuchus bonapartei*, *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus* ya que todos ellos son cóncavos medialmente y convexos en vista lateral. Sin embargo, los arcos neurales de *Euparkeria capensis* y *Tropidosuchus romeri* tienen una porción dorsal bifurcada en forma de “T”, lo cual lo diferencia del ejemplar PVSJ 567. El intercentro del atlas de este último ejemplar tiene la misma forma de medialuna que se presenta en *Chanaresuchus*, *Euparkeria capensis*, *Erythrosuchus africanus* y *Tropidosuchus romeri*. La espina neural del axis del holotipo y del ejemplar PVSJ 567 son similares en lo que a su desarrollo longitudinal se refiere.

La serie cervical de *Chanaresuchus sp. nov.* no presenta intercentros, condición compartida con *Chanaresuchus bonapartei*, *Proterochampsa*, *Tropidosuchus romeri*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Vancleavea campi* y *Euparkeria capensis*. El cuerpo vertebral es más largo que alto, presentado forma rectangular, como en el holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri*, *Euparkeria capensis*, *Erythrosuchus africanus* y *Vancleavea campi*. La quilla ventral que presentan los cuerpos cervicales de *Chanaresuchus sp. nov.* recuerda a la del holotipo, a *Proterochampsa barrionuevoi*, *Tropidosuchus romeri*, *Euparkeria capensis* y *Vancleavea campi*, pero difiere de las cervicales sin quilla de *Erythrosuchus africanus*. Las vértebras cervicales anficélicas de *Chanaresuchus sp. nov.* son afines a las del *Chanaresuchus bonapartei*, *Proterochampsa*, *Tropidosuchus romeri*, *Euparkeria capensis* y *Doswellia kaltenbachi*, pero difieren de las cervicales procélicas de *Vancleavea campi*. Ambas caras articulares de *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Proterochampsa*, *Tropidosuchus romeri*, *Doswellia kaltenbachi* y *Vancleavea campi* se ubican el mismo nivel. Las cervicales de *Chanaresuchus sp. nov.*, *Proterochampsa barrionuevoi* y *Tropidosuchus romeri* presentan una marcada acanaladura posterior para el paso de venas y nervios. Las superficies articulares de de las prezigapófisis y postzigapófisis de *Chanaresuchus sp. nov.* son más amplias que las de *Proterochampsa barrionuevoi*, lo cual también ocurre con las

diapófisis. Tanto en *Chanaresuchus sp. nov.*, como en el holotipo, en *Proterochampsa barrionuevoi* y en *Tropidosuchus romeri* no se observan articulaciones accesorias.

La serie dorsal de *Chanaresuchus sp. nov.* no presenta intercentros, condición que comparte con *Proterochampsa barrionuevoi* y el holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*. La forma sub-cuadrangular de los cuerpos de las dorsales de *Chanaresuchus sp. nov.* es similar al de *Chanaresuchus bonapartei*, *Proterochampsa* y *Tropidosuchus romeri*, mientras que en *Vancleavea campi* las dorsales son más largas axialmente. Al igual que en *C. bonapartei*, *Proterochampsa* y *Tropidosuchus romeri*, *Chanaresuchus sp. nov.* las dorsales no presenta fosas laterales en los cuerpos vertebrales. La presencia de quilla ventral en los cuerpos de las dorsales anteriores se observa en *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Proterochampsa* y *Tropidosuchus romeri*. El espacio para el paso de venas y nervios presente en el borde posterior del arco neural de las dorsales de *Chanaresuchus sp. nov.* también se presenta en *Chanaresuchus bonapartei*, *Proterochampsa barrionuevoi* y *Euparkeria capensis*. Este rasgo es compartido por *Chanaresuchus sp. nov.* y el holotipo, así como de *Proterochampsa barrionuevoi* y *Euparkeria capensis* en que la especie aquí estudiada presenta este espacio más reducido. Las espinas neurales de *Chanaresuchus sp. nov.* son de contorno cuadrangular, semejantes a las de *Tropidosuchus romeri*, pero diferente a la condición presente en *Proterochampsa* y el holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*. El extremo dorsal de las espinas neurales de *Chanaresuchus sp. nov.* no presenta expansión, lo cual es similar en *C. bonapartei*, *Proterochampsa barrionuevoi* y *Tropidosuchus romeri*. Las prezigapófisis de las vértebras cervicales y dorsales de *Chanaresuchus sp. nov.* se proyectan anteriormente al mismo nivel que el borde anterior del cuerpo, lo cual contrasta con las especies aquí analizada y el holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*, *Proterochampsa barrionuevoi*, *Euparkeria capensis* y *Vancleavea campi*. Las postzigapófisis proyectadas posteriormente al correspondiente borde del cuerpo vertebral es una condición que se

encuentra tanto en *Chanaresuchus sp. nov.*, como en *Chanaresuchus bonapartei*, *Proterochampsa barrionuevoi*, *Euparkeria capensis* y *Vancleavea campi*.

El contorno rectangular que se presenta en el cuerpo vertebral de las caudales de *Chanaresuchus sp. nov.* es similar a la condición de *Chanaresuchus bonapartei*, *Proterochampsa barrionuevoi* y *Tropidosuchus romeri*. La especie aquí analizada comparte con las especies utilizadas para las comparaciones el alargamiento axial de las vértebras caudales, la ausencia de fosas laterales en los cuerpos vertebrales y la forma general de carretel que presentan en vista ventral. Los dos surcos ventrales que presentan las vértebras caudales de *Chanaresuchus sp. nov.* no se han encontrado en el resto de las especies aquí citadas para las comparaciones, con lo cual sería una característica única de la especie estudiada en esta tesis. En las caudales de *Chanaresuchus sp. nov.* no hay indicios de intercentros, tal como ha sido citado para *Proterochampsa barrionuevoi*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Erythrosuchus africanus* y *Vancleavea campi*. La ubicación posterior respecto del centro de las espinas caudales de *Chanaresuchus sp. nov.* recuerda a la condición presente en *Proterochampsa*, *Tropidosuchus romeri* y *Chanaresuchus*, pero difiere de la de *Erythrosuchus africanus* y *Doswellia kaltenbachi*, en los cuales las espinas se ubican centradas sobre la longitud del centro. En sección transversal las espinas neurales de *Chanaresuchus sp. nov.* son elípticas, como las de *Chanaresuchus bonapartei* y *Proterochampsa*, y distintas de las de sección circular presentes en *Vancleavea campi*. El desarrollo de las prezigapófisis de las vértebras caudales de *Chanaresuchus sp. nov.*, así como el amplio espacio con forma de "U" que se encuentra entre ellas no se observa en *Proterochampsa barrionuevoi*, ni en el holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*, ni en *Tropidosuchus romeri*. La forma general de los procesos transversos de *Chanaresuchus sp. nov.* son similares a los del holotipo de *Tropidosuchus romeri* y *Chanaresuchus bonapartei*, pero se diferencian de los del holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*, ya que los de la especie aquí estudiada presentan un

surco dorsal que no se observa en el holotipo. Los arcos hemales preservados están articulados en las caras articulares de los cuerpos vertebrales, no encontrándose intercentros en esta región, lo cual lo distingue de *Erythrosuchus africanus*.

El ejemplar PVSJ 567 presenta costillas cervicales gráciles y dorsales más robustas, todas ellas bicéfalas y con un surco ventral que las recorre longitudinalmente, lo cual es un estado compartido con *Chanaresuchus bonapartei*, *Proterochampsa* y *Erythrosuchus africanus*.

Los procesos laterales de la interclavícula proporcionan a este hueso forma de "T", semejante a *Euparkeria capensis*, pero distinto a *Doswellia kaltenbachi* y *Tropidosuchus romeri* que presentan estos procesos más cortos. La muesca escapulocoracoidea no se encuentra en *Chanaresuchus sp. nov.*, ni en el holotipo, así como tampoco en *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus*. La hoja escapular de *Chanaresuchus sp. nov.* es alta y angosta y no presenta expansión en su extremo distal, como en el holotipo, *Tropidosuchus romeri*, *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus*, pero difiere de la expandida distal y proximalmente que presenta *Vancleavea campi*. El extremo proximal de la hoja escapular de *Chanaresuchus sp. nov.* presenta una moderada expansión en la zona de la cavidad glenoidea similar al holotipo, *Tropidosuchus romeri*, *Euparkeria capensis* y *Proterochampsa*, distinto de la de *Erythrosuchus africanus* y *Vancleavea campi* que son más expandidas. El coracoides ventralmente convexo de *Chanaresuchus sp. nov.* es similar al del holotipo, *Proterochampsa*, *Tropidosuchus romeri*, *Euparkeria capensis*, *Erythrosuchus africanus* y *Vancleavea campi*. Sin embargo, la forma elíptica del coracoides de *Chanaresuchus sp. nov.* contrasta con la forma circular del coracoides del holotipo, siendo más similar al de *Erythrosuchus africanus*, *Proterochampsa* y *Tropidosuchus romeri*. La ubicación y tamaño del foramen coracoideo de *Chanaresuchus sp. nov.*, del holotipo, de *Euparkeria capensis* y de *Tropidosuchus romeri* expuesto sobre la cara anterior del coracoides, se diferencia del de *Erythrosuchus africanus* que tiene un

foramen más extenso.

El húmero de *Chanaresuchus sp. nov.*, del holotipo, *Proterochampsa barrionuevoi*, *Tropidosuchus romeri*, *Euparkeria capensis* y *Vancleavea campi* es un hueso grácil, diferente del humero más robusto de *Erythrosuchus africanus*. La expansión proximal del extremo humeral de *Chanaresuchus sp. nov.*, del holotipo, de *Proterochampsa* y de *Euparkeria capensis* presenta dimensiones intermedias entre el menos expandido de *Tropidosuchus romeri* y el más expandido de *Erythrosuchus africanus*. Así mismo, el extremo proximal delgado de *Chanaresuchus sp. nov.*, del holotipo proveniente de la Formación Chañares, de *Proterochampsa*, *Tropidosuchus romeri* y de *Euparkeria capensis* difiere de la condición presente en *Erythrosuchus africanus* y *Vancleavea campi*, con el extremo más grueso. La cresta deltopectoral somera es similar en *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Proterochampsa barrionuevoi*, *Tropidosuchus romeri* y *Vancleavea campi*. Tanto en *Chanaresuchus sp. nov.* como en *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri* existe una depresión somera colindante con la cresta deltopectoral, alcanzando el borde medial del húmero. La sección transversal de este hueso en *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Proterochampsa*, *Tropidosuchus romeri* y *Euparkeria capensis* es de sección cilíndrica la de *Erythrosuchus africanus*.

El acetábulo de *Chanaresuchus sp. nov.* está formado por los tres huesos pélvicos, tal como ocurre en *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri*, *Erythrosuchus africanus* y *Vancleavea campi*. La extensa proyección del proceso posterior en relación a la superficie acetabular de *Chanaresuchus sp. nov.* se diferencia del holotipo de *Chanaresuchus bonapartei* y de *Erythrosuchus africanus* por ser más aguzado posteriormente que en las otras especies. Así mismo, se diferencia por presentar una concavidad orientada lateralmente que se extiende desde el extremo posterior hasta el extremo posterior de dicho proceso. Otro rasgo que distingue a *Chanaresuchus sp. nov.*

del resto de las especies aquí comparadas es el leve proceso dorsal que se desarrolla dorsalmente a la región acetabular. El proceso anterior del ilion reducido es similar en *Chanaresuchus sp. nov.*, en el holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*, en *Tropidosuchus romeri*, en *Erythrosuchus africanus* y en *Euparkeria capensis*.

El pubis de *Chanaresuchus sp. nov.* forma la porción anteroventral del acetábulo, semejante a *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri*, *Vancleavea campi*, *Erythrosuchus africanus* y *Euparkeria capensis*. Sin embargo, su participación en esta depresión es escasa, como en *Doswellia kaltenbachi* y a diferencia de *Euparkeria capensis*, *Tropidosuchus romeri*, y *Erythrosuchus africanus*, en los cuales la participación del pubis en el acetábulo es mayor. La superficie de articulación del pubis con el ilion de *Chanaresuchus sp. nov.* se encuentra ampliamente expandida, presentando contorno oval, a diferencia del contorno triangular de *Erythrosuchus africanus*. También se diferencia de esta última especie en que no presenta la expansión para la probable inserción del *M. ambiens* desarrollada sobre al borde anterior del acetábulo. El margen lateral del pubis de *Chanaresuchus sp. nov.* forma un pilar grueso similar a *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri*. La superficie medial laminar del pubis que forma el delantal púbico de *Chanaresuchus sp. nov.* es una condición que comparte con el del holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri* y *Erythrosuchus africanus*, pero es más desarrollado que el presente en *Euparkeria capensis*. El tubérculo púbico reducido es similar en *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri*, *Doswellia kaltenbachi*, *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus*.

La forma sigmoide del fémur de *Chanaresuchus sp. nov.*, del holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*, *Proterochampsa*, *Gualosuchus*, *Doswellia kaltenbachi* y *Vancleavea campi*, es diferente del que presenta *Euparkeria capensis* y *Tropidosuchus romeri*, con una curvatura menos pronunciada. La relación fémur/tibia del ejemplar PVSJ

567 se aproxima a la del holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*, *Proterochampsa* y *Erythrosuchus africanus*, pero se diferencia de la de *Tropidosuchus romeri* el cual presenta ambos elementos de la misma longitud. El contorno redondeado de la cabeza femoral de *Chanaresuchus sp. nov.*, *Tropidosuchus romeri* y *Vancleavea campi* se diferencia de aquellas de ángulo más marcado del holotipo de *C. bonapartei* y *Proterochampsa barrionuevoi*. Contrastando con dinosaurios y aves, el fémur no presenta cuello femoral (Romer, 1956; Benton, 1990). Esta característica la comparte el ejemplar PVSJ 567 con el holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*, *Proterochampsa barrionuevoi*, *Tropidosuchus romeri*, *Euparkeria capensis*, *Erythrosuchus africanus*, *Doswellia kaltenbachi* y *Vancleavea campi*, y está presente en la mayoría de los arcosaurios no-dinosaurios del Triásico (Romer, 1956). El ángulo formado entre la cabeza femoral y la diáfisis del hueso son semejantes en *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Proterochampsa barrionuevoi*, *Euparkeria capensis*, *Erythrosuchus africanus*, *Doswellia kaltenbachi* y *Vancleavea campi*. La fosa intertrocantérica del ejemplar aquí analizado es somera, tal como la de *Chanaresuchus bonapartei* y *Proterochampsa barrionuevoi*, pero diferente de la de *Erythrosuchus africanus* que es más pronunciada. En este rasgo el fémur de *Chanaresuchus sp. nov.* se diferencia del de *Vancleavea campi*, ya que no presenta fosa intertrocantérica. Al igual que en *Proterochampsa barrionuevoi*, en *Chanaresuchus sp. nov.* no se observan evidencias de un trocánter menor o repisa trocantérica. El fémur del ejemplar PVSJ 567 no presenta trocánter menor, al igual que en *Chanaresuchus*, *Proterochampsa barrionuevoi*, *Tropidosuchus romeri*, *Erythrosuchus africanus* y *Doswellia kaltenbachi*. La ubicación de cuarto trocánter de *Chanaresuchus sp. nov.*, y *Tropidosuchus romeri* se da en el tercio proximal del hueso, pero en *Chanaresuchus bonapartei*, *Proterochampsa barrionuevoi* y *Gualosuchus* el cuarto trocánter excede el tercio proximal del fémur. La forma del cuarto trocánter de *Chanaresuchus sp. nov.* es similar a la del holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*, pero

Proterochampsa barrionuevoi, *Doswellia kaltenbachi* y *Euparkeria capensis* presentan este trocánter más pequeño. La superficie deprimida que se observa en vista medial al cuarto trocánter de *Chanaresuchus sp. nov.* es un rasgo que comparte con *Chanaresuchus bonapartei* y lo diferencia de *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus*.

En rasgos generales, la tibia de *Chanaresuchus sp. nov.* es similar a la de *Chanaresuchus bonapartei* y *Proterochampsa*, pero diferente de las de *Tropidosuchus romeri* y *Erythrosuchus africanus*, las cuales tienen menor expansión en sus extremos y sus diáfisis son cilíndricas. La cresta cnemial poco desarrollada de *Chanaresuchus sp. nov.*, *Proterochampsa barrionuevoi*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Vanceleavea campi* es diferente de la cresta bien desarrollada que presenta *Tropidosuchus romeri*, *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus*. La tibia y la fíbula de *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Proterochampsa barrionuevoi* y *Vanceleavea campi* tienen la misma longitud. El surco que presenta la superficie lateral de la tibia de *Chanaresuchus sp. nov.* también está presente en *Proterochampsa barrionuevoi*, así mismo es un rasgo compartido con Archosauria.

La fíbula de *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Proterochampsa barrionuevoi*, *Tropidosuchus romeri* y *Vanceleavea campi* presenta una leve torsión entre sus extremos.

En vista posterior el astrágalo de *Chanaresuchus sp. nov.* presenta un surco semejante al de *Euparkeria capensis* y *Tropidosuchus romeri*, los cuales no tienen perforaciones. En esta condición *Chanaresuchus sp. nov.* se diferencia de *Proterochampsa barrionuevoi* y *Chanaresuchus bonapartei*, ya que estas especies presentan dos forámenes en esta región. La faceta tibial de *Chanaresuchus sp. nov.* es más amplia que la fibular, al igual que en *Proterochampsa barrionuevoi*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri* y *Vanceleavea campi*. El área cóncava para la

articulación con la tibia que presenta *Chanaresuchus sp. nov.*, *Proterochampsa barrionuevoi*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri*, contrasta con la de *Euparkeria capensis* que es plana. Las dos superficies con diferente orientación que confieren al astrágalo la típica forma de “silla de montar” se encuentra en *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Proterochampsa barrionuevoi*. La superficie astrágalo calcaneal de *Chanaresuchus sp. nov.*, así como la de *Chanaresuchus bonapartei* y *Proterochampsa barrionuevoi* es plana. La faceta fibular de *Chanaresuchus sp. nov.* se orienta dorsalmente, diferente de las de *Proterochampsa barrionuevoi*, *Chanaresuchus* y *Tropidosuchus romeri* que están orientadas dorsolateralmente, así como la dorsoventral de *Vancleavea campi*. Esta faceta articular es casi plana en *Proterochampsa barrionuevoi*, como en *Chanaresuchus bonapartei* y *Vancleavea campi*, pero en *Chanaresuchus sp. nov.* se presenta con una superficie articular levemente redondeada. La faceta fibular de *Chanaresuchus sp. nov.* está rodeada anteriormente por un reborde moderado, rasgo compartido con *Vancleavea campi*, pero ausente en *Proterochampsa barrionuevoi*. Tal como está citado para otros proterochámpsidos, la faceta articular ventral astrágalo calcaneal de *Chanaresuchus sp. nov.* es de pequeñas dimensiones. En vista anterior el astrágalo de *Chanaresuchus sp. nov.* presenta la superficie homologa al *anterior hollow* (*sensu* Sereno, 1991 y Nesbitt *et al*, 2009) la cual también está presente en el holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*, *Proterochampsa barrionuevoi* y *Vancleavea campi*. El *tuber calcaneal* está presente en *Chanaresuchus sp. nov.*, así como en *Vancleavea campi* y *Tropidosuchus romeri*. La forma general del *tuber calcaneal* de *Chanaresuchus sp. nov.* es rectangular, similar a la de *Vancleavea campi*. El extremo distal del *tuber calcaneal* es chato tanto en la especie aquí analizada como en *Vancleavea campi*.

El dígito pedal V de *Chanaresuchus sp. nov.* no presenta falanges, al igual que *Chanaresuchus bonapartei*, *Proterochampsa barrionuevoi* y *Tropidosuchus romeri*, pero

se diferencia del dígito V de *Euparkeria capensis* que tiene tres falanges. El metatarsiano del dígito IV de *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Euparkeria capensis* son similares, en que son los más gráciles de la serie pedal. El dígito III de *Chanaresuchus sp. nov.* presenta cuatro falanges, condición compartida con el holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*, *Proterochampsa barrionuevoi* y *Euparkeria capensis*, pero difiere del dígito III de *Tropidosuchus romeri* para el cual se han citado cinco falanges. Tanto en *Chanaresuchus sp. nov.*, como en *Chanaresuchus bonapartei*, *Euparkeria capensis* el metatarsiano III es el más largo, mientras que en *Proterochampsa barrionuevoi* el metatarsiano más largo es el II y en *Tropidosuchus romeri* este metatarsiano tiene la misma longitud que el IV. El dígito pedal II de *Chanaresuchus sp. nov.*, así como el de *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri* presentan el metatarsiano más robusto, diferente de la condición en *Euparkeria capensis*, donde el metatarsiano II es de proporciones similares al III. En el dígito II todas las especies aquí utilizadas para la comparación presentan tres falanges. El dígito I del pie de *Chanaresuchus sp. nov.* tiene dos falanges, rasgo compartido con el holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri* y *Euparkeria capensis*. En *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri* estas especies el metatarsiano I es más corto que los metatarsianos IV, III y II, pero más largo que la longitud total del dígito V. Esta condición es diferente en *Euparkeria capensis*, ya que esta especie tiene el metatarsiano I más corto que la longitud total del V. Las falanges ungueales de *Chanaresuchus sp. nov.* presentan el mismo surco lateral observado en las de *Chanaresuchus bonapartei* y *Proterochampsa barrionuevoi*.

CAPÍTULO 7

Análisis filogenético

En el presente capítulo se describe el análisis cladístico realizado para obtener hipótesis filogenéticas que permitan comprender la distribución de caracteres en *Proterochampsia barrionuevoi* y *Chanaresuchus sp. nov.*, especies descritas en detalle en los capítulos precedentes de esta tesis. Complementariamente, se incluyen en el presente análisis los taxones de proterochámpsidos *Proterochampsia nodosa*, *Gualosuchus reigi*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri*. Se presentan los resultados obtenidos y se comparan con otras hipótesis procedentes de análisis previos (Dilkes y Sues, 2009; Nesbitt *et al.*, 2009; Ezcurra *et al.* 2010). Debe destacarse, que en el trabajo de Dilkes y Sues (2008) se ha incluido a los proterochámpsidos sólo como una terminal supragenérica (i. e. familia Proterochampsidae), en Nesbitt *et al.* (2009) se incluyeron a *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri* y en el análisis de Ezcurra *et al.* (2010) se incluyó solo *Chanaresuchus*. Por lo cual, el presente análisis filogenético constituye el primero en incluir todas las especies de proterochámpsidos argentinos conocidas.

7.1. Elección del grupo interno (ingroup)

En el análisis de Dilkes y Sues (2009) se utilizan trece taxones incluidos en el grupo interno: *Proterosuchus fergusi*, *Euparkeria*, *Doswellia kaltenbachi*, *Erythrosuchus*, *Parasuchus* (“*Paleorhinus*”), *Stagonolepididae*, *Gracilisuchus*, *Scleromochlus*, *Marasuchus*, *Turfanosuchus*, *Yonghesuchus*, *Qianosuchus* y Proterochampsidae. Esta última terminal se reemplaza en el presente análisis por las especies: *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606) y *Chanaresuchus sp. nov.* (PVSJ 567), *Proterochampsia nodosa*

(UNFRG 1694), *Gualosuchus reigi* (ex 1964-XI-14-13 Museo de La Plata, hoy depositado en el Museo de la Universidad Nacional de La Rioja) y los ejemplares de *Chanaresuchus bonapartei* (UNLR 07) y *Tropidosuchus romeri* (PVL 4601, PVL 4602, PVL 4606). Conformando este el primer análisis filogenético en el cual se incluyen todos los taxones de proterochámpsidos, desagregados en forma específica. Adicionalmente se agrega la especie brasilera *Cerritosaurus binsfeldi*, la cual ha sido considerada dentro de la Familia Proterochampsidae por algunos autores (e. g. Gauthier, 1984) y dentro de Cerritosauridae por otros (e.g. Barberena, 1982).

7.2. Elección del grupo externo (outgroup)

Los taxones usados como grupos externos en la matriz son dos géneros de arcosauromorfos (*Mesosuchus browni* Watson 1912 y *Prolacerta broomi* Parrington 1935), los cuales fueron previamente analizados y relacionados con los arcosauriformes (Dilkes, 1998; Modesto y Sues, 2004). La elección de estos taxones (*Prolacerta broomi* y *Mesosuchus browni*) cercanos a los proterochámpsidos se realiza en concordancia con el trabajo de Dilkes y Sues (2009), los mismos son filogenéticamente cercanos al grupo interno y por lo tanto pueden asumirse hipótesis de homologías primarias entre los diferentes taxones (de Pinna, 1991).

7.3. Elección de los caracteres utilizados en el análisis filogenético

Para generar las hipótesis filogenéticas se utilizaron principalmente caracteres del análisis filogenético de Dilkes y Sues (2009). En los casos en que se consideró necesario, se han redefinido caracteres, así como también se han realizado comentarios sobre los mismos o sus estados en las especies incluidas en la matriz previamente realizada por Dilkes y Sues (2009). En la siguiente lista de caracteres sólo se incluyen referencias si estos han sido modificados o agregados a la matriz de los autores previamente

mencionados, si no se hace referencia alguna se trata de caracteres no modificados de Dilkes y Sues (2009).

7.3.1. Descripción de los caracteres y sus estados

En esta sección se describen los caracteres filogenéticos que componen la matriz y los estados de estos en cada una de las especies agregadas por la autora de esta tesis. Sólo se amplía la descripción de los estados de caracteres a otras especies cuando sea necesario. Los caracteres nuevos se agregan al final del listado, mientras que aquellos propuestos por Dilkes y Sues (2009) se utilizan con la misma numeración que en el trabajo original. De esta manera, los caracteres de Dilkes y Sues (2009) son los que inician la lista hasta el carácter 85 y los cuatro siguientes son los propuestos por la autora.

1-Fenestra infratemporal: presente y ventralmente abierta (0); presente y ventralmente cerrada (1); ausente (2).

En *Proterochampsia barrionuevoi*, *Proterochampsia nodosa*, *Gualosuchus reigi*, *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri*, así como en *Arizonasaurus babbitti* la fenestra infratemporal se presenta cerrada ventralmente. Así mismo en el cerritosáurido *Cerritosaurus binsfeldi* esta fenestra presenta el mismo estado que en los proterochámpsidos, representando un carácter que une a esta especie con el grupo mencionado. Si bien el cráneo de *Vancleavea campi* se encuentra levemente desarticulado, el lado derecho del mismo permite observar que esta especie presenta la fenestra infratemporal ventralmente cerrada. *Saurosuchus galilei* presenta la fenestra infratemporal con notable desarrollo dorsal y la misma se encuentra cerrada ventralmente por el yugal y el cuadradoyugal, mediante una sutura de dirección oblicua. La fenestra infratemporal se encuentra ausente en *Doswellia kaltenbachi*, rasgo que diferencia a esta especie de las anteriormente mencionadas.

2- Región deprimida en el contacto maxilar-lacrimal, formando un marcado reborde:

ausente (0); presente (1).

En *Proterochampsa barrionuevoi*, *Tropidosuchus romeri* y *Saurosuchus galilei* esta fosa no se presenta, siendo el contacto entre ambos huesos una superficie plana sin depresión alguna. Si se presenta dicha depresión en *Chanaresuchus sp. nov.*, es decir en la región de la fenestra anteorbitaria existe una superficie notablemente deprimida que puede observarse en ambos lados del cráneo, más allá de la compresión que el ejemplar presenta en esta región. También se encuentra esta fosa en *Gualosuchus reigi* y en *Cerritosaurus binsfeldi*. En *Chanaresuchus bonapartei* no puede aseverarse su presencia, ya que el cráneo de dicho ejemplar se encuentra deprimido dorsoventralmente por procesos *post-mortem* y la región del contacto maxilar-lacrimal se encuentra fracturada, similar a lo que ocurre con *Proterochampsa nodosa*. Tampoco puede determinarse el estado de este carácter en *Doswellia kaltenbachi*, debido a la falta de conservación de esta región del cráneo. En *Arizonasaurus babbitti* esta depresión se ubica sobre el maxilar, sin participar el lacrimal en la misma. *Vancleavea campi* no tiene el lacrimal, y esta depresión no se ha citado en el borde lateral del hueso. La condición presente en el grupo externo de este análisis, conformado por *Prolacerta broomi* Parrington, 1935 y *Mesosuchus browni* Watson, 1912, es plesiomórfica. En contraste, *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus* si se presenta este reborde sobre el contacto maxilar-lacrimal, presentando la condición derivada para este carácter.

3-Fenestra anteorbitaria: ausente (0); presente (1).

En *Vancleavea campi* esta fenestra está ausente, pero en el resto de las especies tratadas en este apartado la misma se presenta con diferentes formas y dimensiones. En *Chanaresuchus sp. nov.* y *Chanaresuchus bonapartei* esta fenestra es sub-triangular, con su vértice dirigido anteriormente, pero en *Chanaresuchus sp. nov.* se presenta menos desarrollada dorsoventral que en el holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*. En *Proterochampsa barrionuevoi* esta fenestra es menos desarrollada aún que en

Chanaresuchus sp. nov. con escasa expansión en sentido dorsal. En *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti* esta fenestra se presenta con notable desarrollo dorsal y con forma sub-triangular.

4-Forma del premaxilar en vista lateral: margen ventral hacia abajo formando un pico o gancho (0); margen ventral horizontal (1). **Modificado de Dilkes y Sues (2009).**

Este caracter se modifica ya que su definición se considera ambigua en lo que se refiere a la típica forma de pico que se presenta en el premaxilar de los rincosaurios y proterosúquidos, la cual le confiere esta denominación a los taxones mencionados (*rhyncos*=pico).

En *Proterochampsa barrionuevoi*, así como en *Chanaresuchus bonapartei*, *Chanaresuchus sp. nov.*, *Gualosuchus reigi*, *Proterochampsa nodosa* y *Tropidosuchus romeri* el premaxilar tiene un desarrollo netamente horizontal, sin formar la típica estructura “en forma de pico” que tienen los rincosaurios como *Mesosuchus browni* y el cual también se ha citado para *Prolacerta broomi* (Dilkes y Sues, 2009). En *Cerritosaurus binsfeldi* el premaxilar tiene un desarrollo ventral notable que lo diferencia de los proterochámpsidos, presentando un desarrollo intermedio entre estos y los rincosaurios (0) y diferenciándose así de los proterochámpsidos. Este caracter no puede ser evaluado en *Doswellia kaltenbachi* por la falta de preservación de esta región del cráneo. Si bien *Euparkeria capensis*, *Erythrosuchus africanus*, *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti* tienen premaxilar con desarrollo ventral, los mismos no presentan la “forma de pico”, por lo cual se considera que los mismos presentan el estado (1) para este caracter.

5-Ubicación de las narinas externas: próximas a la línea media y cercanas al extremo del rostrum (0); marginales y cercanas al extremo del rostrum (1); próximas a la línea media y ubicadas posteriormente (2).

En *Proterochampsa barrionuevoi*, así como en *Proterochampsa nodosa*, *Gualosuchus reigi*, *Tropidosuchus romeri*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Chanaresuchus*

sp. nov. las narinas se ubican próximas a la línea media del cráneo, cercanamente al extremo anterior del mismo. En *Arizonasaurus babbitti* las narinas están cercanas a la línea media y su ubicación en se aproxima a la presente en los proterochámpsidos contrastando con el estado de *Saurosuchus galilei*, que tiene las narinas marginales. Las narinas de *Proterochampsa barrionuevoi*, *Gualosuchus reigi*, *Proterochampsa nodosa*, *Chanaresuchus sp. nov.* y *Chanaresuchus bonapartei* están en contacto entre ellas a lo largo de una delgada lámina media del rostrum, de manera que se ubican más medialmente que las de *Tropidosuchus romeri* y *Arizonasaurus babbitti*, mientras que las de *Saurosuchus galilei* y *Cerritosaurus binsfeldi* se localizan relativamente más laterales. En *Vancleavea campi* las narinas se encuentran fracturadas, pero se ubicarían medialmente, en la región anterior del cráneo, equivalente a la posición de los proterochámpsidos.

6-Lacrimal: contacta al nasal, pero no alcanza las narinas externas (0); no contacta al nasal, ni alcanza a las narinas externas (1).

En *Proterochampsa barrionuevoi*, *Proterochampsa nodosa*, *Gualosuchus reigi*, *Chanaresuchus sp. nov.* y *Chanaresuchus bonapartei* el nasal no contacta el lacrimal, ya que entre ellos se encuentra el prefrontal en el borde posterior de la fenestra anteorbitaria. Por el contrario, en *Tropidosuchus romeri* el lacrimal contacta el nasal en vista lateral, formando el borde posterodorsal de la fenestra anteorbitaria. Este carácter une a los proterochámpsidos, diferenciando de ellos a *Tropidosuchus romeri*. La condición presente en *Cerritosaurus binsfeldi* no pudo ser corroborada por razones de mala preservación de esta región. *Vancleavea campi* no presenta lacrimal, por lo cual este carácter no pudo ser codificado para esta especie (no comparable). En *Saurosuchus galilei* y en *Arizonasaurus babbitti* el lacrimal contacta con el nasal en vista dorsal, pero no forman en conjunto el borde de la fenestra anteorbitaria.

7-Forma de la sutura entre el premaxilar y el maxilar, sobre el borde dentario:

muesca presente en el maxilar (0); contacto simple, vertical o diagonal (1).

En vista lateral, *Proterochampsia barrionuevoi*, *Proterochampsia nodosa*, *Gualosuchus reigi*, *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri* presentan una sutura sencilla diagonal entre el premaxilar y el maxilar. El estado de este carácter no pudo ser identificado en *Cerritosaurus binsfeldi* debido a que esta región se encuentra con un alto grado de fractura. En *Vancleavea campi* la sutura también es sencilla y orientada diagonalmente, pero el ángulo que forma esta sutura con respecto a la horizontal es mayor que en las especies de proterochámpsidos mencionadas anteriormente. En *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti* el contacto entre el premaxilar y el maxilar también es una sutura sencilla que no presenta muesca, pero en estas especies, a diferencia de los proterochámpsidos, esta sutura está orientada verticalmente.

8-Ubicación del foramen nasolacrimal: localizado en el lacrimal (0); entre el lacrimal y el prefrontal (1).

En *Proterochampsia barrionuevoi*, así como en *Proterochampsia nodosa*, *Gualosuchus reigi*, *Tropidosuchus romeri*, *Chanaresuchus sp. nov.* y *Chanaresuchus bonapartei* los cráneos presentan compresión dorsoventral, por lo cual este foramen puede haber colapsado y por lo tanto el foramen no se expone con claridad. Sin embargo, el borde anterior de la órbita derecha de *Chanaresuchus sp. nov.* se encuentra casi completo, bien preservado y mediante el análisis de tomografías computadas no puede observarse el mencionado foramen, por lo cual se infiere que el mismo debería estar en la región donde el lacrimal contacta con el prefrontal. El material craneano de *Tropidosuchus romeri* y *Cerritosaurus binsfeldi* presenta matriz sedimentaria en esta región, por lo que no pudo determinarse el estado de este carácter. Por lo anteriormente mencionado este carácter no representa información significativa que aclare las relaciones entre los proterochámpsidos, *Cerritosaurus binsfeldi* y *Tropidosuchus romeri*. En *Saurosuchus*

galilei este foramen no se distingue, y en *Arizonasaurus babbitti* no ha sido descrito ni ilustrado.

9-Proporción del largo del nasal y el frontal: $\leq 1,0$ (0); $> 1,0$ (1).

En los proterochámpsidos *Proterochampsa barrionuevoi*, *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Gualosuchus reigi* y en *Tropidosuchus romeri*, *Cerritosaurus binsfeldi* y *Vancleavea campi* el nasal es el hueso más largo anteroposteriormente del cráneo en vista dorsal. Lo mismo sucede en los arcosaurios basales *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti*.

10-Postfrontal: presente (0), ausente (1)

El postfrontal se encuentra ausente en *Proterochampsa*, *Chanaresuchus*, *Gualosuchus reigi*, así como en *Tropidosuchus romeri*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Vancleavea campi* y *Doswellia kaltenbachi*. Pero si se presenta en *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus binsfeldi*, lo cual indica que podría ser un carácter que une a los arcosaurios, sin embargo el estado plesiomórfico (0) también está presente en los grupos externos *Mesosuchus* y *Prolacerta*, con lo cual la distribución de este carácter es ambigua.

11-Foramen parietal: presente (0); ausente (1).

Las especies de proterochámpsidos analizadas en esta tesis no presentan foramen parietal, condición compartida con *Cerritosaurus binsfeldi*, *Tropidosuchus romeri*, *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti*. La distribución de este carácter entre las especies del grupo externo no es uniforme ya que *Mesosuchus browni* presenta el estado plesiomórfico del carácter (0) y *Prolacerta broomi* no tiene foramen parietal (1). Tampoco presentan foramen parietal *Euparkeria capensis*, *Erythrosuchus africanus*, *Vancleavea campi* (*sensu* Nesbitt *et al*, 2009) y *Doswellia kaltenbachi*, mostrando el estado (1) para este carácter. Con base en lo anteriormente expuesto se puede sugerir que la ausencia del foramen parietal es una condición ampliamente distribuida entre los arcosauromorfos

en general, estando presente el mencionado foramen sólo en *Mesosuchus browni*.

12-Postparietales: presentes y fusionados (0); ausentes (1).

En *Proterochampsia barrionuevoi*, *Proterochampsia nodosa*, *Gualosuchus reigi*, *Chanaresuchus sp. nov.*, *Cerritosaurus binsfeldi* y *Tropidosuchus romeri* no se encuentran presentes los postparietales. Si bien estos huesos fueron descritos por Romer (1971) para la especie procedente de la Formación Los Chañares *Chanaresuchus bonapartei*, los mismos no fueron claramente reconocibles por la autora en el ejemplar UNLR 07, así como tampoco en el ejemplar PVL 4575, por lo tanto se considera en esta tesis que este hueso no está presente en dicha especie (1). En *Vancleavea campi* no puede aseverarse la presencia de postparietales por lo cual se consideró para este caso como entrada faltante (?). *Saurosuchus galilei* no presenta estos huesos, así como *Arizonasaurus babbitti*; especie para la cual tampoco se han citado estos huesos. La presencia de postparietales es un rasgo que se encuentra ampliamente distribuido entre los arcosauriformes, pero el mismo es ambiguo ya que en algunas especies (e.g. *Prolacerta*, *Proterosuchus* y *Erythrosuchus*) se encuentran fusionados, mientras que en otras como las anteriormente mencionadas no se presentan.

13-Supratemporal: presente (0); ausente (1).

El supratemporal es un hueso que se ubica entre el escamoso y el parietal y está presente en los diápsidos más basales, así como los postparietales y tabulares. Este hueso está presente en *Mesosuchus browni* (Dilkes, 1998), en algunos ejemplares de *Prolacerta broomi* (Modesto y Sues, 2004) y en *Proterosuchus fergusi*. En las especies de proterochámpsidos incluidas en esta tesis, así como en *Cerritosaurus binsfeldi*, *Tropidosuchus romeri*, *Erythrosuchus africanus*, *Arizonasaurus babbitti*, *Saurosuchus galilei*, *Doswellia kaltenbachi* y *Vancleavea campi* el supratemporal se encuentra ausente. Por lo anteriormente expuesto se propone que este carácter es ambiguo entre los arcosauriformes, ya que en algunas especies está presente el supratemporal y en otras

no, sin embargo el estado de este carácter es el mismo entre los proterochámpsidos.

14-Participación del yugal en la fenestra anteorbitaria: contribuye la fenestra anteorbitaria (0); excluido por el contacto maxilar-lacrimonal (1).

En *Proterochampsa barrionuevoi*, *Proterochampsa nodosa*, *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei*, así como en *Cerritosaurus binsfeldi* y *Tropidosuchus romeri* el proceso anterior que presenta el yugal se extiende anteriormente formando el borde posteroventral de la fenestra anteorbitaria. En *Vancleavea campi* la fenestra anteorbitaria no está presente, por lo cual no puede evaluarse el estado de este carácter (no aplicable). En *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti* el yugal queda excluido del borde posterior de la fenestra anteorbitaria ya que el mismo está formado por el lacrimonal. La mayoría de los arcosaurios presentan el yugal excluido de la fenestra anteorbitaria (1), la excepción la presentan Stagonolepidae (0), mientras que entre los arcosauriformes no arcosaurios la condición plesiomórfica se presenta en todos excepto en *Erythrosuchus* que comparte esta condición con los arcosaurios. El estado de este carácter en *Doswellia kaltenbachi* y *Gualosuchus reigi* no pudo ser corroborado por razones inherentes a la preservación de los cráneos de dichas especies.

15-Saliencia del escamoso sobre el cuadrado y el cuadradoyugal lateralmente: ausente (0); presente (1).

En *Proterochampsa barrionuevoi*, *Proterochampsa nodosa*, *Chanaresuchus sp. nov.* y *Chanaresuchus bonapartei* el desarrollo del escamoso no es pronunciado, de manera que este hueso no se proyecta más allá del cuadrado y/o cuadradoyugal notablemente. El desarrollo posterior del escamoso de *Tropidosuchus romeri* es menor que en las especies mencionadas anteriormente, considerándose ausente la saliencia. Mientras que en *Vancleavea campi* este hueso presenta un marcado desarrollo posterior, sin embargo su extensión no se desarrolla sobresaliendo posteriormente por lo cual se asignó el estado (0). En los arcosaurios basales *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus*

babbitti el escamoso no se proyecta posteriormente, presentando poco desarrollo en este sentido (0). El estado (1) se presenta sólo en algunas especies de arcosaurios (e.g. *Gracilisuchus*, *Parasuchus*), con lo cual se propone que la distribución de este carácter es ambigua entre los arcosauromorfos.

16-Margen dorsal de la fosa antorbital con una cresta que se extiende a través del lacrimal, prefrontal, parte del frontal en el margen de la órbita y postorbital: ausente (0); presente (1).

En *Proterochampsa barrionuevoi*, *Proterochampsa nodosa*, *Gualosuchus reigi*, *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri* este reborde no se encuentra presente. El borde dorsal de la fenestra anteorbitaria en estas especies es plano y está formado por el nasal, lacrimal y el prefrontal, excepto en *Chanaresuchus bonapartei* en el cual el nasal no participa en el borde dorsal de la fenestra anteorbitaria. En *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti* tampoco se encuentra este reborde sobre el borde dorsal de la fenestra anteorbitaria, el cual está formado por el maxilar y el lacrimal. En *Vancleavea campi* no hay fenestra anteorbitaria, por lo cual este carácter es inaplicable. En *Cerritosaurus binsfeldi* el estado de este carácter no pudo ser identificado ya que la región del cráneo mencionada no está completamente limpia de matriz.

17-Depresión sobre el proceso descendiente del postorbital: ausente (0); presente (1).

El postorbital de *Proterochampsa barrionuevoi*, *Proterochampsa nodosa*, *Gualosuchus reigi*, *Chanaresuchus sp. nov.* y *Chanaresuchus bonapartei*, así como en *Cerritosaurus binsfeldi* y *Tropidosuchus romeri* presenta una depresión sobre el proceso descendente que es elongada ventralmente. Una condición similar es la presente en *Vancleavea campi*, siendo más estrecha que en las formas anteriormente mencionadas. En *Saurosuchus galilei* el postorbital es mayormente plano en vista lateral, mientras que en *Arizonasaurus babbitti* el postorbital presenta un reborde que se extiende en el proceso

descendente y lo recorre en toda su longitud, pero no constituye la depresión aquí mencionada, por lo cual se codificó este carácter como ausente. El estado de este carácter en *Doswellia kaltenbachi* no pudo ser determinado (?).

18-Cuadradoyugal: presente sin proceso anterior (0), presente con proceso anterior (1). Modificado de Dilkes y Sues (2009).

Este carácter fue modificado del original (Dilkes y Sues, 2009) ya que el estado (1) propuesto en el trabajo anteriormente mencionado (op. cit.) depende de que el cuadradoyugal contacte con el yugal, entonces no sería independiente del carácter 2 (ya que si esto sucede la fenestra infratemporal estará cerrada indefectiblemente).

En *Proterochampsia barrionuevoi*, *Proterochampsia nodosa*, *Gualosuchus reigi*, *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Tropidosuchus romeri* y *Vancleavea campi* el cuadradoyugal se presenta contactando con el yugal mediante su proceso anterior. En *Saurosuchus galilei* este contacto no puede aseverarse debido a que el material se encuentra fracturado, por lo cual se consideró como entrada faltante (?) y en *Arizonasaurus babbitti* está presente, mediante una sutura oblicua en el borde ventral del cráneo. Este carácter presenta el estado plesiomórfico (0) solamente en los grupos externos *Prolacerta* y *Mesosuchus*, por lo cual identifica a los arcosauriformes con el estado derivado (1).

19-Contacto entre ectopterigoides y maxilar: ausente (0); presente (1).

En *Proterochampsia barrionuevoi* y en *Doswellia kaltenbachi* el ectopterigoides se encuentra presente, estando en la primera especie mencionada contactando con el yugal, sin hacerlo con el extremo posterior del maxilar. En *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Proterochampsia nodosa*, *Gualosuchus reigi* y en *Cerritosaurus binsfeldi* y *Tropidosuchus romeri* ambas ramas mandibulares se encuentran articuladas, por lo cual no puede verse el ectopterigoides en estas especies (?). En *Vancleavea campi* las región del ectopterigoides tampoco puede verse claramente por

razones preservacionales. En *Saurosuchus galilei* la porción posterior del maxilar contacta con el ectopterigoides, mientras que en *Arizonasaurus babbitti* lo hace sólo con el yugal. En *Erythrosuchus africanus* y *Euparkeria capensis* si está este contacto, por lo cual ambas especies presentan el estado (1) de este carácter, sin embargo en *Doswellia kaltenbachi* este contacto no se presenta, de manera que exhibe el estado (0).

20-Orientación de los procesos basipterigoideos: anterolateral (0); lateral (1).

Debido a la desarticulación del neurocráneo de *Proterochampsa barrionuevoi* el estado de este carácter no pudo ser determinado, condición similar presente en, *Proterochampsa nodosa*, *Chanaresuchus sp. nov.* y *Chanaresuchus bonapartei*. En *Tropidosuchus romeri*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Gualosuchus reigi* y *Doswellia kaltenbachi* si se pudo observar claramente este carácter, estando lateral en los dos primeros mencionados (1) y anterolateral en el resto de ellos (0). El material disponible de *Arizonasaurus babbitti* no permite establecer la disposición de estos procesos, mientras que en *Saurosuchus galilei* los procesos basipterigoideos están orientados lateralmente.

21-Posición de los forámenes para la entrada de la rama cerebral de las arterias carótidas internas alcanzando la fosa pituitaria en el basiesfenoides: posterior/posteroventral (0); lateral (1).

En *Cerritosaurus binsfeldi*, *Gualosuchus reigi*, *Proterochampsa barrionuevoi* y *Proterochampsa nodosa* este carácter no pudo determinarse fehacientemente ya que las entradas de las carótidas no se identificaron claramente (?). *Doswellia kaltenbachi*, *Chanaresuchus sp. nov.* y *Chanaresuchus bonapartei* presentan los forámenes en posición posteroventral, similares a los de *Tropidosuchus romeri* (0). En el arcosaurio basal *Saurosuchus galilei* los forámenes de las arterias carótidas se orientan lateralmente, tal como se presentan en la mayoría de los arcosaurios (1). Sin bien *Arizonasaurus babbitti* presenta una posición posteromedial respecto a la base de los procesos basipterigoideos (Gower y Nesbitt, 2006), la misma se codificó como el estado (1) de este

caracter ya que los forámenes siguen presentando orientación lateral.

22-Exoccipitales y opistótico: no fusionados (0); fusionado (1).

En todas las especies de proterochámpsidos analizados en esta tesis, así como las dos especies de arcosaurios basales incluidas en el análisis filogenético (*Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti*), se presentan los exoccipitales fusionados al opistótico (1). En la matriz de datos presentada en esta tesis las dos especies del grupo externo (*Prolacerta* y *Mesosuchus*) presentan el estado plesiomórfico de este carácter (0), mientras que el resto de los arcosauriformes tienen fusionados los huesos en cuestión. En la especie *Cerritosaurus binsfeldi* el estado de este carácter no pudo determinarse porque el material se encuentra cubierto por matriz en esta región.

23-Número de forámenes para el nervio hipogloso (NC XII): dos (0); uno (1).

En *Proterochampsa barrionuevoi* y *Arizonasaurus babbitti* se pudieron determinar dos forámenes para el nervio hipogloso, contrastando con la condición de *Doswellia kaltenbachi*, *Saurosuchus galilei* y *Vancleavea campi*, que tienen uno (1). En *Cerritosaurus binsfeldi*, *Proterochampsa nodosa*, *Chanaresuchus sp. nov.*, así como en *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri* estos forámenes debieron colapsar en procesos *post-mortem*, de manera que no se observan a simple vista (?).

24-Cresta lateral del proceso anteroventral del proótico, debajo del foramen trigémino (nervio V): presente (0); ausente (1).

La cresta lateral debajo del foramen del nervio trigémino en *Chanaresuchus sp. nov.*, *Doswellia kaltenbachi*, *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti* se encuentra ausente, mientras que en las restantes especies de proterochámpsidos, así como en *Tropidosuchus romeri* y *Cerritosaurus binsfeldi* no se pudo determinar el estado de este carácter (?) por deformación y/o falta de preservación del material.

25-Posición del foramen *abducens* externo sobre el proótico: en la superficie ventral (0); en la superficie anterior (1).

En las especies de proterochámpsidos estudiadas en esta tesis no pudo verificarse la posición del foramen para el nervio *abducens* externo por cuestiones preservacionales o de conservación. Así mismo tampoco corroborarse el estado de este carácter en *Cerritosaurus binsfeldi* y *Tropidosuchus romeri*. En *Vancleavea campi*, *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti* este foramen se presenta en la superficie anterior del proótico (1).

26-Lateroesfenoides: ausente (0); presente (1).

En *Proterochampsa barrionuevoi*, así como en *Chanaresuchus sp. nov.* y en *Saurosuchus galilei* se pudo determinar la existencia del lateroesfenoides (1). Cabe destacar que en *Chanaresuchus sp. nov.* no se preserva el lateroesfenoides *per se*, sino que hay una superficie sobre el proótico en la cual articularía este hueso, de manera que en esta tesis se infiere la presencia del lateroesfenoides en esta especie (1). El estado plesiomórfico de este carácter (0) se presenta en las dos especies del grupo externo (*Prolacerta* y *Mesosuchus*), mientras que en el resto de las especies citadas en las que se pudo identificar el estado es derivado (1). En las especies *Cerritosaurus binsfeldi*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri*, *Proterochampsa nodosa*, *Gualosuchus reigi* y *Doswellia kaltenbachi* no pudo determinarse el estado del carácter mencionado por falta de material o bien por no encontrarse expuesta esta región del cráneo.

27-Posición del cóndilo occipital: anterior a la articulación craneomandibular (0); al mismo nivel que la articulación craneomandibular (1); posterior a la articulación craneomandibular (2).

La articulación craneomandibular en todas las especies de proterochámpsidos, así como en *Cerritosaurus binsfeldi*, *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti* es posterior a la posición del cóndilo occipital. En el único taxón en el cual esta condición no pudo ser identificada fue en *Tropidosuchus romeri*, debido a la falta de material preparado que deje esta región claramente expuesta. Contrastando con la condición de los

proterochámpsidos se encuentra la especie *Doswellia kaltenbachi*, la cual presenta articulación craneomandibular posterior al cóndilo occipital (1).

28-Orientación del basiesfenoides o parabasiesfenoides (si ambos huesos no se encuentran diferenciados): horizontal (0); mayormente vertical (1). Modificado de Dilkes y Sues (2009).

Este carácter fue tomado por Dilkes y Sues (2009) del trabajo de Gower y Sennikov (1996). En esta tesis este carácter se modificó ya que en las especies de proterochámpsidos aquí descritas el basiesfenoides se denominó como parabasiesfenoides. Esta denominación se debe a que no se puede diferenciar la sutura entre el basiesfenoides y paraesfenoides (*sensu* Romer, 1956), de manera que este hueso se presenta como una sola unidad de hueso dérmico.

En *Proterochampsa barrionuevoi*, *Chanaresuchus sp. nov.* y *Chanaresuchus bonapartei* este estado no pudo determinarse debido a la desarticulación que presenta el material. Así mismo en *Cerritosaurus binsfeldi* este estado no pudo corroborarse debido a que el único ejemplar de esta especie no ha preservado este hueso. En *Tropidosuchus romeri* el parabasiesfenoides es horizontal (0) y en las especies de arcosaurios basales que se agregaron en esta tesis (*Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti*) y en *Doswellia kaltenbachi* el parabasiesfenoides se presenta con orientación vertical (1).

29-Placa del parabasiesfenoides entre las tuberosidades basales con plataforma intertuberal: presente (0); ausente (1). Modificado de Dilkes y Sues (2009).

Este carácter descrito por primera vez por Gower y Sennikov (1996) y tomado por Dilkes y Sues (2009, carácter 29) fue modificado en el presente trabajo con el fin de aclarar la ubicación de la placa intertuberal, así como para mantener la concordancia de la nomenclatura anatómica del neurocráneo específicamente.

En *Proterochampsa barrionuevoi* y *Doswellia kaltenbachi* esta plataforma intertuberal se encuentra presente, contrastando con el género *Chanaresuchus*, el cual no

la tiene presente. En *Proterochampsa nodosa*, *Gualosuchus reigi* y *Cerritosaurus binsfeldi* este caracter no se pudo evaluar por la falta de exposición de la región o bien por la falta de preservación del mismo. En *Mesosuchus browni* esta placa se encuentra ausente, contrastando con la otra especie utilizada como grupo externo, *Prolacerta broomi*, la cual si exhibe esta estructura. La distribución de este estado de caracter entre los arcosaurios agregados en esta tesis tampoco es uniforme, ya que *Arizonasaurus babbitti* presenta el estado (0), mientras que en *Saurosuchus galilei* esta plataforma está ausente (1).

30-Depresión semilunar en el parabasiesfenoides: presente (0); ausente (1).

En *Proterochampsa barrionuevoi*, *Chanaresuchus sp. nov.* y *Chanaresuchus bonapartei* está presente la depresión semilunar, contrastando con la condición presente en arcosaurios basales (*Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti*), *Doswellia kaltenbachi* y *Vancleavea campi*, en los cuales la depresión semilunar está ausente. Este caracter no pudo ser determinado en *Proterochampsa nodosa*, *Gualosuchus reigi*, *Cerritosaurus binsfeldi* y *Tropidosuchus romeri* debido a factores preservacionales. En el grupo externo la distribución de este estado de caracter es uniforme, ya que en ambas especies (*Prolacerta broomi* y *Mesosuchus browni*) si se encuentra esta depresión. También presentan el estado (0) los arcosauriformes *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus*.

31-Relación entre los procesos paraoccipitales y el parietal: no contactan entre sí (0); presentan contacto lateralmente al supraoccipital (1).

En *Proterochampsa barrionuevoi* y *Proterochampsa nodosa* los procesos paraoccipitales contactan con el hueso supraoccipital lateralmente. Este estado es congruente con el de *Doswellia kaltenbachi*, *Tropidosuchus romeri* y *Cerritosaurus binsfeldi*. Si bien este contacto parece haber existido en ambas especies del género *Chanaresuchus*, el mismo no puede ser fehacientemente verificado por razones preservacionales (?). En *Saurosuchus galilei* y *Vancleavea campi* los procesos no

contactan con el supraoccipital y en *Arizonasaurus babbitti* este caracter no se identificó con claridad debido a factores preservacionales.

32-Bordes mediales de los exoccipitales: no contactan entre sí (0), contactan entre sí excluyendo al basioccipital del piso de la cavidad cerebral (1).

Debido a la desarticulación que presentan las especies de proterochámpsidos incluidas en esta tesis, así como *Tropidosuchus romeri* y *Cerritosaurus binsfeldi* no pudo determinarse si los exoccipitales contactan o no entre sí, condición que está repetida en varias especies, por lo cual este carácter presenta numerosas entradas faltantes. En *Vancleavea campi*, *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti* ambos huesos contactan en el piso de la cavidad encefálica (1), contrastando con la condición de *Doswellia kaltenbachi* que no presenta el mencionado contacto (0).

33-Bordes marginales de la corona de los dientes: sin dentículos (0); con dentículos (1). **Modificado de Dilkes y Sues (2009).**

El caracter original de Dilkes y Sues (2009) se refiere a la presencia de dentículos en ambos bordes (mesial y distal) de la corona de los dientes, sin embargo este caracter es más preciso si se codifica como presencia y/o ausencia de dentículos en las coronas, sin especificar la existencia en uno o los dos bordes. Esto se basa en la presencia de dentículos en uno solo de los bordes de las coronas reportados para *Tropidosuchus romeri*.

Los dientes de *Proterochampsia barrionuevoi* no presentan dentículos, así como tampoco en *Proterochampsia nodosa*, *Chanaresuchus sp. nov.* y *Chanaresuchus bonapartei* (0). Tampoco tienen dentículos la especie brasilera *Cerritosaurus binsfeldi*. Los dientes maxilares de *Tropidosuchus romeri* presentan dentículos solamente en su margen distal (1) y la condición en *Vancleavea campi* es diferente, presentando dentículos en ambos bordes (1). Los dientes de *Arizonasaurus babbitti* y *Saurosuchus galilei* presentan dentículos tanto en el margen mesial como en el distal (1). En *Doswellia kaltenbachi* no

pudo verificarse el estado de este carácter debido a razones preservacionales.

34-Curvatura del borde distal de la corona de los dientes: ausente (0); presente (1).

En las especies de proterochámpsidos aquí analizadas, así como en *Vancleavea campi*, *Arizonasaurus babbitti* y los dientes mandibulares de *Saurosuchus galilei* se observa una curvatura dirigida distalmente.

35-Forma de la sección transversal de la corona de los dientes: circular (0); labiolingualmente comprimida (1).

Los dientes de *Proterochampsa*, así como los de *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri*, *Doswellia kaltenbachi* y *Vancleavea campi* son de sección transversal oval. La misma condición está presente en *Tropidosuchus romeri*, *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti* (1). Sin embargo, los dientes de *Gualosuchus reigi* y *Cerritosaurus binsfeldi* presentan sección circular (0).

36-Extensión posterior de las hileras de dientes mandibulares y maxilares: casi iguales (0); diferentes, con los dientes maxilares extendiéndose más posteriormente (1).

En *Proterochampsa barrionuevoi* y *Proterochampsa nodosa* la hilera de dientes maxilares se extiende hasta el mismo nivel que la hilera mandibular (0). La misma condición está presente en *Gualosuchus reigi*, *Chanaresuchus sp. nov.* y *Chanaresuchus bonapartei*. En *Tropidosuchus romeri* los dientes mandibulares ocuparían una extensión menor que los dientes maxilares, similar a la condición presente en *Vancleavea campi*, sin embargo en la primera especie mencionada el estado certero de este carácter no pudo determinarse por razones de falta de limpieza del material. Tampoco pudo corroborarse el estado de la especie *Doswellia kaltenbachi*. El material mandibular de *Saurosuchus galilei* consiste solo en el extremo anterior de ambas ramas mandibulares, por lo cual no puede establecerse con claridad el estado de este carácter. El dentario preservado de *Arizonasaurus babbitti* está casi completo y la hilera de dientes mandibulares parecería alcanzar el nivel de la de los maxilares.

37-Dientes vomerinos: presentes (0); ausentes (1).

Tanto en *Chanaresuchus sp. nov.*, como en *Chanaresuchus bonapartei* y en *Vancleavea campi* se observan dientes vomerianos. Sin embargo, en *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 77) el vómer se encuentra fracturado y parte de él no se preserva, por lo que no puede determinarse con certeza en este ejemplar el estado de este carácter en este espécimen. En el ejemplar de *Proterochampsia barrionuevoi* (MCZ 3408) descrito por Sill (1967) no se observan dientes vomerianos, de manera que se consideró para esta especie el estado (1). Para corroborar el estado de este carácter se revisó la descripción realizada por Sill (1967) en la cual no se mencionan dientes vomerinos (1). Similar es la condición que ocurre en *Proterochampsia nodosa* ya que el cráneo se encuentra articulado con la mandíbula y en su descripción no se mencionan estos dientes (?). En *Tropidosuchus romeri* la región palatina se encuentra con sedimento, por lo cual no puede establecerse el estado de este carácter. Similar situación se presenta en *Cerritosaurus*, *Doswellia kaltenbachi*, *Gualosuchus reigi* y *Proterochampsia nodosa*, estando cubierta la región del cráneo o no preservada. En *Saurosuchus galilei* el vómer no presenta dentículos y en *Arizonasaurus babbitti* este hueso no se ha preservado.

38-Dientes palatinos: presentes (0); ausentes (1).

En *Proterochampsia barrionuevoi*, *Chanaresuchus sp. nov.* *Chanaresuchus bonapartei*, y *Vancleavea campi* los dientes palatinos están presentes (0), pero en *Saurosuchus galilei* no se encuentran (1) y en *Arizonasaurus babbitti* no se pudo determinar su existencia (?). Por otro lado, la presencia de los mismos en *Proterochampsia nodosa* no se cita en la bibliografía (Barberena, 1982), por lo cual se lo consideró un carácter sin datos (?). En *Cerritosaurus binsfeldi*, *Tropidosuchus romeri* y *Doswellia kaltenbachi* tampoco pudo ser verificado este carácter.

39-Dientes sobre la rama palatal del pterigoides: presentes (0); ausentes (1).

En *Proterochampsia barrionuevoi*, *Chanaresuchus sp. nov.* y *Chanaresuchus*

bonapartei, así como en *Doswellia kaltenbachi* los dentículos de la rama palatal del pterigoides se presentan formando una hilera simple (0). En *Tropidosuchus romeri* no puede determinarse el estado de este carácter debido a que la región palatal se encuentra cubierta de sedimento, imposibilitando su estudio. Situación similar se produce con *Proterochampsa nodosa*, ya que estos dientes no se han citado en la bibliografía (Barberena, 1982) y las ramas mandibulares se encuentran articuladas, dificultando la observación de la región del pterigoides. En *Cerritosaurus binsfeldi* la región se encuentra cubierta por matriz y las ramas mandibulares y *Gualosuchus reigi* no ha preservado esta región del cráneo (?). El material disponible de *Vancleavea campi* no permite diferenciar con claridad estas estructuras en el paladar debido a que ambas ramas mandibulares están articuladas con el cráneo y recubren este sector (?). En *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti* esta región no presenta dientes.

40-Dientes sobre el ala transversa del pterigoides: hilera simple (0); ausente (1).

Proterochampsa barrionuevoi, *Chanaresuchus sp. nov.* y *Chanaresuchus bonapartei* presentan una hilera simple de dentículos sobre el ala transversal del pterigoides (0). Diferente es la condición de *Doswellia kaltenbachi* en la que se encuentran ausentes los dientes mencionados (1), diferenciándose de las especies de proterochámpsidos en las que se pudo establecer el estado de este carácter. En *Tropidosuchus romeri*, así como en *Vancleavea campi*, *Cerritosaurus binsfeldi* y *Gualosuchus reigi* esta condición no puede determinarse por razones de conservación de los ejemplares. La preservación de *Proterochampsa nodosa* no permite la evaluación de la presencia de estos dientes y los mismos no han sido citados en la bibliografía (Barberena, 1982) (?). En *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti* no se presentan dientes palatales (1).

41-Contacto entre los pterigoides: presente (0); ausente (1).

En *Proterochampsa barrionuevoi* y *Proterochampsa nodosa* así como en

Chanaresuchus sp. nov. y *Chanaresuchus bonapartei* ambos pterigoides articulan medialmente en sus extremos anteriores (0), mientras que en *Tropidosuchus romeri* los mismos no presentan este tipo de contacto (1). Por lo anteriormente expuesto se puede decir que la distribución de este carácter es plesiomórfica entre los proterochámpsidos, excluyendo a *Tropidosuchus romeri*. En *Doswellia kaltenbachi* y en *Vancleavea campi* no se conoce esta región del paladar, así como tampoco en *Cerritosaurus binsfeldi*, *Gualosuchus reigi* y *Proterochampsa nodosa* por lo cual se consideraron como entradas faltantes (?). En *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti* el pterigoides contacta anteriormente con el palatino, presentando el estado (1) entre estos arcosaurios basales.

42-Fenestra mandibular externa: ausente (0); presente (1)

Proterochampsa barrionuevoi, *Proterochampsa nodosa*, *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Gualosuchus reigi*, *Cerritosaurus binsfeldi* y *Tropidosuchus romeri*, presentan una fenestra mandibular externa, en *Vancleavea campi* esta fenestra se encuentra secundariamente reducida, sin embargo una pequeña abertura puede observarse en vista lateral (1). *Saurosuchus galilei* sólo presenta el extremo anterior de ambas ramas mandibulares, por lo cual este carácter no puede ser establecido por razones preservacionales (?). En *Arizonasaurus babbitti* se ha descrito la presencia de una fenestra mandibular externa. La condición en *Doswellia* contrasta con la presente entre los proterochámpsidos, estando ausente la fenestra mencionada (0)

43-Foramen surangular anterior: ausente (0); presente (1).

El foramen surangular está presente en la región posterior del hueso surangular de *Proterochampsa barrionuevoi* y *Proterochampsa nodosa* así como en el de *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Doswellia kaltenbachi* (0). En *Vancleavea campi* no se puede observar con claridad este foramen, por lo que se codificó como entrada faltante (?), al igual que en *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti*, especies en las que el material es fragmentario, por lo cual tampoco se cuenta con la

información de esta región de la mandíbula. Asimilándose de los proterochámpsidos *Doswellia kaltenbachi* tampoco presenta la fenestra mencionada.

44-Foramen surangular posterior: ausente (0); presente (1).

Similar a la distribución del carácter anteriormente mencionado *Proterochampsia barrionuevoi*, *Proterochampsia nodosa*, *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Gualosuchus reigi*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Doswellia kaltenbachi* y *Tropidosuchus romeri* no presentan el foramen surangular posterior. En *Vancleavea campi* no puede establecerse el estado de este carácter, así como tampoco en *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti* debido a la presencia de sedimento en la región y ausencia de material preservado.

45-Intercentros cervicales postaxiales: presentes (0); ausentes (1).

La vértebras cervicales de *Proterochampsia barrionuevoi*, así como las de *Cerritosaurus binsfeldi*, *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri* y *Vancleavea campi* no presentan intercentros postaxiales. En *Saurosuchus galilei* y en *Arizonasaurus babbitti* tampoco se observan intercentros en la vértebras mencionadas. Las especies *Proterochampsia nodosa* y *Gualosuchus reigi* no ha preservado la serie vertebral completa por lo cual no pudo definirse el estado de este carácter.

46-Intercentros de las vértebras dorsales: presentes (0); ausentes (1).

Similar al carácter anteriormente mencionado, *Proterochampsia barrionuevoi*, *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri*, *Doswellia kaltenbachi*, *Vancleavea campi*, *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti* no presentan intercentros en las vértebras dorsales. Y las especies *Proterochampsia nodosa* y *Gualosuchus reigi* no ha preservado la serie vertebral completa (?).

47-Proporción del largo de los centros de las cervicales y de las dorsales: $\leq 1,0$ (0); $> 1,0$ (1).

En las especies de proterochámpsidos analizadas en esta tesis la longitud de los centros de las vértebras dorsales y cervicales son similares, de manera que su proporción es $\leq 1,0$, presentando el estado plesiomórfico de este carácter. Así mismo se presentan las vértebras de *Tropidosuchus romeri* y *Doswellia kaltenbachi* (0). En las especies *Proterochampsa nodosa*, *Gualosuchus reigi* y *Cerritosaurus binsfeldi* este carácter no pudo ser evaluado por falta de material preservado. Si bien las dorsales de *Vancleavea campi* son proporcionalmente más alargadas axialmente, la proporción entre las longitudes de los centros dorsales y cervicales es $\leq 1,0$, por lo cual se considera que esta especie presenta el estado plesiomórfico del carácter. Lo mismo se presenta en *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti*.

48-Arcos neurales de las vértebras dorsales medias: con una fosa profunda debajo del arco neural (0); sin fosa o excavación profunda (1).

En ambas especies de *Proterochampsa*, así como en *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri* y *Vancleavea campi* los arcos neurales no presentan excavaciones. Lo mismo sucede en los arcosaurios basales *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti*. La condición en *Doswellia kaltenbachi*, *Proterochampsa nodosa*, *Gualosuchus reigi* y *Cerritosaurus binsfeldi* no ha podido constatarse debido a la falta de material preservado. La distribución de este carácter es ambigua entre los arcosauriformes, sin embargo el mismo tiene importancia morfofuncional ya que algunos autores han relacionado la presencia de estas fosas con características neumáticas (e. g. Britt, 1993, Gower, 2001, Wedel, 2007) y/o ventilatorias (e.g. Bonaparte, 1999).

49-Extremos distales de las espinas neurales de las vértebras cervicales: no expandidas (0), con expansión lateral en forma de placa plana (1).

Las espinas neurales de *Proterochampsa barrionuevoi*, *Proterochampsa nodosa*, *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri*, *Vancleavea campi* y *Arizonasaurus babbitti* no presentan expansión en sus extremos dorsales. En

contraste, *Saurosuchus galilei* y *Doswellia kaltenbachi* presentan expansiones laterales en los extremos dorsales de las espinas cervicales, otorgándole forma de “T” a cada espina en vista anterior.

50-Extremos distales de las espinas neurales de las vértebras dorsales: sin expansión (0), expandidas lateralmente presentando forma de placa recta (1).

Este carácter presenta mayoritariamente la misma distribución que el anteriormente mencionado, es decir, *Proterochampsia barrionuevoi*, *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri*, *Vancleavea campi* no tienen expansiones en los extremos dorsales de las espinas neurales dorsales. Por otro lado, *Saurosuchus galilei* y *Doswellia kaltenbachi* si presentan expansiones laterales en los extremos dorsales de las espinas neurales dorsales. Sin embargo, la única especie que es *Arizonasaurus babbitti* ya que las vértebras dorsales de esta especie si presentan expansiones en sus extremos dorsales.

51-Costillas cervicales: ángulo agudo entre la cabeza y la diáfisis de modo que la costilla yace cercana a la vértebra cervical (0), curvatura leve de la diáfisis en dirección posteroventral (1).

Las costillas cervicales de *Proterochampsia barrionuevoi* y *Chanaresuchus bonapartei* presentan una curvatura leve entre la cabeza y la diáfisis de las costillas (1), en contraste con *Chanaresuchus sp. nov.* que tienen un ángulo agudo formado entre ambas, similar a *Doswellia kaltenbachi* y *Tropidosuchus romeri* (0). Las costillas cervicales de *Vancleavea campi* no se han preservado, así como tampoco en *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti*.

52-Cuerpo de las costillas cervicales: holocéfalo (0), bicéfalo (1), tricéfalas (2).

Modificado de Dilkes y Sues (2009).

Este carácter fue modificado del propuesto por Dilkes y Sues (2009) debido a la presencia de costillas tricéfalas en una de las especies agregadas por la autora de esta

tesis, condición que no estaba presente en el carácter original.

Las costillas de *Proterochampsia barrionuevoi*, *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Vancleavea campi* y *Doswellia kaltenbachi* son bicéfalas. El material preservado de *Tropidosuchus romeri* se encuentra cubierto por matriz, sin poder observarse el extremo proximal de las costillas, así mismo *Proterochampsia nodosa* y *Gualosuchus reigi* no presentan material de esta región preservado. Las costillas *Saurosuchus galilei* no se han preservado y las costillas cervicales de *Arizonasaurus babbitti* son tricéfalas (Nesbitt, 2005), mientras que las dorsales presentan la condición bicéfala. Por otro lado, las especies consideradas aquí como grupo externo presentan la condición plesiomórfica para este carácter, siendo en ambas especies (*Prolacerta broomi* y *Mesosuchus browni browni*) holocéfalas.

53-Segunda costilla sacra: bifurcada (0), no bifurcada (1).

Las costillas sacras de *Proterochampsia barrionuevoi* y *Chanaresuchus bonapartei* no presentan bifurcación (1). El material de la pelvis de *Chanaresuchus sp. nov.* se encuentra muy fracturado y por lo tanto no pudo establecerse el estado de este carácter en este ejemplar (?). El material preservado de *Tropidosuchus romeri* se encuentra cubierto por matriz, por lo tanto tampoco pudo determinarse el estado de este taxón (?). La región de las costillas del sacro de *Vancleavea campi* no se han preservado, por lo cual se codificó este carácter como entrada faltante (?). *Saurosuchus galilei* no presenta bifurcación en las vértebras sacras (1), en contraste, la segunda vértebra sacra de *Arizonasaurus babbitti* si se presenta bifurcada (0).

54-Proceso lateral de la interclavícula: alargado, con la interclavícula en forma de "T" (0), reducido (1).

Proterochampsia barrionuevoi tiene interclavícula con forma de "T", así como *Doswellia kaltenbachi* y *Chanaresuchus sp. nov.*, condición que no pudo evaluarse en el holotipo de *Chanaresuchus bonapartei* por razones preservacionales. Si bien este hueso

está presente en el material preservado de *Tropidosuchus romeri*, el estado de este carácter no pudo ser determinado porque el mismo es fragmentario (?). El material de *Vancleavea campi* y *Saurosuchus galilei* no tiene interclavícula preservada, por lo cual este representa una entrada faltante para este carácter en las especies mencionadas. *Arizonasaurus babbitti* si tiene preservada esta región del esqueleto pero el material es muy fragmentario por lo que también se lo codifico como entrada faltante.

55-Margen anterior de la interclavícula: muesca presente entre las facetas articulares para la clavícula (0), angosto y con separación notablemente puntiaguda entre las facetas articulares de la clavícula (1).

El material preservado de *Proterochampsa barrionuevoi*, *Chanaresuchus sp. nov.*, *Tropidosuchus romeri* y *Arizonasaurus babbitti* es fragmentario y no pudo determinarse el estado de este carácter (?). La interclavícula no se ha preservado en *Proterochampsa nodosa*, *Gualosuchus reigi*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Vancleavea campi* y *Saurosuchus galilei* por lo cual se codificó este carácter también como entrada faltante. *Doswellia kaltenbachi* si presenta preservación de este hueso por lo cual pudo codificarse como el estado (1) para el mismo.

56-Rama posterior de la interclavícula: con leve cambio en el ancho (0), con notable expansión (1).

La porción de la interclavícula preservada en *Proterochampsa barrionuevoi* no presenta expansiones, pero al no estar preservado el hueso completo este carácter se consideró como entrada faltante para esta especie. En *Chanaresuchus sp. nov.* la región preservada de la interclavícula es la porción anterior de la misma, por lo cual no puede establecerse la condición aquí analizada. En *Gualosuchus reigi*, *Tropidosuchus romeri* y *Arizonasaurus babbitti* el material es muy fragmentario y en el postcráneo de *Chanaresuchus bonapartei*, *Vancleavea campi* y *Saurosuchus galilei* no se ha preservado esta estructura. Tal como sucede en el carácter mencionado anteriormente, en este

carácter se presentan numerosas entradas faltantes debido a la escases del material de proterochámpsidos disponible hasta el momento.

57-Muesca en el margen anterior entre la escápula y el coracoides: ausente (0), presente (1).

En *Proterochamposa barrionuevoi* este caracter no pudo determinarse fehacientemente ya que el borde anterior del coracoides es difícil de identificar (?). En *Chanaresuchus sp. nov.* el contacto anterior escápulocoracoideo no presenta la muesca, así como en el holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*, en *Gualosuchus reigi* y *Tropidosuchus romeri*. La región del contacto entre la escápula y el coracoides en *Doswellia kaltenbachi* y *Saurosuchus galilei* no se preservó, en *Vancleavea campi* no se ha preservado el coracoides, por lo cual para ambas especies este caracter se codificó como entrada faltante (?). En *Arizonasaurus babbitti* parece existir esta muesca, de manera que este arcosaurio basal presenta el estado (1) de este caracter.

58-Forma de la hoja escapular: alta y rectangular con alto/ancho máximo en la base ≤ 2.0 (0); alta y angosta con alto/ancho máximo en la base > 2.0 (1)

Tanto en *Proterochamposa barrionuevoi*, como en *Chanaresuchus bonapartei*, *Chanaresuchus sp. nov.* y *Tropidosuchus romeri* la escapula es alta y angosta (1). Si bien la escapula de *Vancleavea campi* es más ancha que la de las especies de proterochámpsidos, las proporciones alto/ancho máximo en la base de la misma son menores que 2.0. En *Saurosuchus galilei* no se preservó la base de la escapula por lo cual no pudo definirse el estado de este caracter, así mismo *Doswellia kaltenbachi* tampoco presenta esta región razón por la cual se lo consideró como entrada faltante para estas especies (?). En *Arizonasaurus babbitti* se repite el patrón encontrado en los proterochámpsidos, es decir que la hoja escapular presenta el estado plesiomórfico para este carácter (1).

59-Proporción entre la longitud de los miembros delanteros y miembros traseros:

>0.55 (0); <0.55 (1).

Los miembros anteriores de *Proterochampsia barrionuevoi*, así como los de *Chanaresuchus bonapartei*, *Chanaresuchus sp. nov.* y *Tropidosuchus romeri* no se han preservado, por lo cual este estado de carácter no pudo ser establecido. Las medidas de los miembros de *Vancleavea campi* no pudieron calcularse ya que estos datos no están publicados en su descripción original (?). Los miembros anteriores y posteriores de *Saurosuchus galilei*, así como los de *Proterochampsia nodosa*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Gualosuchus reigi*, *Doswellia kaltenbachi* y *Arizonasaurus babbitti* no se han preservado, por lo cual no se pudo establecer el estado de este carácter. Con base en lo anteriormente mencionado se percibe que este carácter es poco informativo por causa del escaso material disponible hasta el momento.

60-Margen dorsal del ilion: convexo, con los extremos anterior y posterior mayormente redondeados (0); recto o con un sector levemente convexo y los extremos anterior y posterior aguzados (1).

El margen del ilion de *Proterochampsia barrionuevoi* no pudo identificarse fehacientemente por lo cual no puede caracterizarse (?). Así mismo, por falta de material preservado las especies *Proterochampsia nodosa*, *Gualosuchus reigi* y *Cerritosaurus binsfeldi* no pudieron codificarse (?). El margen dorsal del ilion de *Chanaresuchus bonapartei* es recto, condición similar a la de *Chanaresuchus sp. nov.* (1). En *Tropidosuchus romeri* el margen dorsal del ilion es recto y su extremo anterior es redondeado, mientras que el posterior se presenta aguzado (1). En contraste con las especies antes mencionadas, *Doswellia kaltenbachi* presenta ilion convexo con ambos extremos redondeados (0). El material disponible de *Vancleavea campi* no permite establecer el estado de este carácter, ya que no se ha preservado completo el margen mencionado (?). El ilion de *Saurosuchus galilei*, así como el de *Arizonasaurus babbitti* presentan una leve convexidad y sus extremos son aguzados, pero más expandidos que

en los proterochámpsidos (1).

61-Proceso preacetabular sobre la hoja ilíaca: ausente (0); presente (1).

Este carácter no pudo definirse en *Proterochampsa barrionuevoi* debido a que el material de la cintura pélvica se encuentra incompleto y la porción preservada está fracturada (?). Así también en *Proterochampsa nodosa*, *Cerritosaurus binsfeldi* y *Gualosuchus reigi* el material preservado no incluye a esta región por lo cual no pudo ser codificado este carácter (?). En *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Doswellia kaltenbachi*, *Tropidosuchus romeri*, y *Vancleavea campi*, este proceso está presente y se encuentra anterodorsal a la cavidad acetabular. En *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti* también se presenta este proceso (1).

62-Tubérculo púbico: prominente (0), reducido a una rugosidad (1).

El pubis de *Proterochampsa barrionuevoi* no se ha preservado por lo cual no se pudo establecer el estado de este carácter. Tampoco se han conservado los pubis de *Cerritosaurus binsfeldi*, *Proterochampsa nodosa* y *Gualosuchus reigi* (?). El tubérculo púbico de *Chanaresuchus sp. nov.* y *Chanaresuchus bonapartei* se encuentra reducido a una leve rugosidad (1). Contrastando con esta condición, *Doswellia kaltenbachi* presenta un tubérculo púbico prominente (0). El material preservado de *Tropidosuchus romeri*, *Vancleavea campi* y *Saurosuchus galilei* no se ha conservado este extremo del pubis, por lo cual no se conoce este rasgo (?). En *Arizonasaurus babbitti* el extremo del pubis no presenta un tubérculo prominente (1).

63-Proceso posteroventral del isquion: pequeño y el isquion más corto que la hoja iliaca (0); largo y el isquion más largo que la hoja ilíaca (1).

Al encontrarse incompleto y/o fracturado el material pélvico de *Proterochampsa barrionuevoi*, así como el de *Chanaresuchus sp. nov.*, *Proterochampsa nodosa*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Vancleavea campi*, *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti* este carácter no pudo ser determinado, de manera que se codificó como entradas

faltantes para estas especies (?). En *Tropidosuchus romeri* (1) el isquion es más largo que la hoja ilíaca, mientras que en *Chanaresuchus bonapartei* el isquion es más corto que dicha hoja (0).

64-Cuarto trocánter del fémur: ausente (0), presente (1).

En *Proterochampsa barrionuevoi*, *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri* se presenta un cuarto trocánter aliforme (1), así como también en *Vancleavea campi*, *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti* (1). Contrastando con esta condición se presenta la especie *Doswellia kaltenbachi*, la cual no tiene este trocánter (0). En *Proterochampsa nodosa*, *Cerritosaurus binsfeldi* y *Gualosuchus reigi* este material poscraneano no se ha preservado (?). Tal como lo refleja la distribución de esta carácter el mismo diferencia a *Doswellia kaltenbachi* de los proterochámpsidos que se pudieron codificar.

65-Fosa intertrocantérica sobre la cara ventral de la porción proximal del fémur: presente (0), ausente (1).

En numerosos taxones la fosa intertrocantérica se presenta como una rugosidad localizada en la cara próximomedial del fémur, sin embargo el tamaño de esta rugosidad presenta una amplia variabilidad, inclusive entre ejemplares de la misma especie (e.g. *Vancleavea campi*, Nesbitt *et al*, 2009). Una rugosidad se presenta en *Vancleavea campi* en la región correspondiente al cuarto trocánter (Nesbitt *et al*, 2009) de *Euparkeria capensis* (Ewer, 1965) y Archosauria, pero es la misma posición que tiene el trocánter interno de *Erythrosuchus africanus* (Gower, 2003), es decir la zona de inserción del *M. caudifemoralis*. La homología de estas estructuras fue testeada y confirmada por Nesbitt *et al* (2009), proponiendo que esta fosa no está presente en *Vancleavea campi*. En *Proterochampsa barrionuevoi*, *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri*, *Vancleavea campi*, *Arizonasaurus babbitti* y *Saurosuchus galilei* tampoco se observó la fosa intertrocantérica, presentando el estado (1) para este

caracter. En las especies *Proterochampsa nodosa*, *Cerritosaurus binsfeldi* y *Gualosuchus reigi* no se han preservado estos materiales, por lo que no pudo identificarse el estado de este carácter (?). Así la presencia de esta fosa es un rasgo plesiomórfico presente en los arcosauriformes basales *Euparkeria capensis*, *Erythrosuchus africanus*, *Proterosuchus fergusi* y los dos taxones del grupo externo (*Mesosuchus browni* y *Prolacerta broomi*).

66-Proporción tibia/fémur: <1.0 (0); ≥1.0 (1)

En *Chanaresuchus sp. nov.* la tibia es más corta que el fémur, por lo cual el estado del carácter para esta especie es plesiomórfico, similar a la condición de *Chanaresuchus bonapartei*, *Proterochampsa barrionuevoi* y *Vancleavea campi*. En *Tropidosuchus romeri* ambos elementos presentan la misma longitud, por lo cual este taxón presenta el estado (1). *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti* presentan una tibia incompleta (Sill, 1974; Nesbitt, 2005), por lo cual no se pudo establecer el estado de este carácter.

67-Trocanter fibular anterior (probable sitio de inserción del *M. iliofibularis*): leve rugosidad (0), trocánter robusto (1).

Esta estructura se encuentra ausente como una leve rugosidad en *Tropidosuchus romeri* y *Vancleavea campi* (1), siendo similar en *Proterochampsa barrionuevoi*, *Chanaresuchus sp. nov.* y *Chanaresuchus bonapartei*. Este carácter no puede codificarse en *Proterochampsa nodosa*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Gualosuchus reigi*, *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti* ya que en estas especies no se conservaron las fíbulas (?).

68-Canal astrágalo-calcáneo: presente (0), ausente (1)

Este canal es profundo en *Proterochampsa barrionuevoi*, contrastando con el resto de los proterochámpsidos (0) (i.e. *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri*), así como con *Vancleavea campi*. El astrágalo de *Proterochampsa nodosa*, *Gualosuchus reigi*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti* no se ha preservado, por lo cual no pudo ser codificado este carácter (?).

69-Faceta crural sobre el astrágalo: separada por una superficie no articular (0);

continua (1).

Esta faceta no pudo ser identificada en *Proterochampsa barrionuevoi* (?), sin embargo en *Chanaresuchus sp. nov.* y *Vancleavea campi* se presenta orientada anteroposteriormente, similar a la condición presente en *Chanaresuchus bonapartei* (0). Si bien este rasgo en *Tropidosuchus romeri* no pudo ser evaluado fehacientemente, siguiendo a Nesbitt *et al.* (2009), se asigna para *Tropidosuchus romeri* el estado (1), es decir que presenta continuidad en la faceta crural, diferenciándose de las especies del género *Chanaresuchus*. En las especies de arcosaurios basales *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti* este hueso no se preservó, como tampoco en *Doswellia kaltenbachi*, *Proterochampsa barrionuevoi*, *Cerritosaurus binsfeldi* y *Gualosuchus reigi* (?).

70-Orientación del tubérculo calcaneal: lateral (0); flexionado más de 45° posterolateralmente (1).

Esta región del calcáneo de *Proterochampsa barrionuevoi* no se encuentra preservada. En *Chanaresuchus sp. nov.* la orientación del tubérculo calcaneal es lateral, similar a la condición observada en *Chanaresuchus bonapartei* y *Vancleavea campi*, pero distinta de la orientación posterolateral en *Tropidosuchus romeri*. Con base en lo anteriormente mencionado se menciona nuevamente una diferenciación entre los proterochámpsidos con estado conocido y la especie *Tropidosuchus romeri*.

71-Superficie articular para la fíbula y el tarsal distal IV sobre el calcáneo: separado por una superficie no articular (0), continuo (1).

Tanto en *Proterochampsa barrionuevoi* como en *Chanaresuchus sp. nov.* este carácter no pudo ser identificado ya que esta superficie no se expone con claridad debido a que está cubierto por sedimento. En *Chanaresuchus bonapartei* esta superficie presenta una región no articular (0). El material de *Proterochampsa nodosa*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Gualosuchus reigi* y *Arizonasaurus babbitti* no presenta calcáneo preservado, por lo cual se codificó este carácter como entrada faltante (?). En *Saurosuchus galilei* ambas

superficies articulares son continuas (Sill, 1974), presentando el estado (1) para este caracter.

72-Cóndilo calcaneal hemcilíndrico para la articulación con la fíbula: ausente (0), presente (1).

Tanto en *Proterochampsa barrionuevoi*, como en *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri* y *Vancleavea campi* el cóndilo calcaneal hemcilíndrico está ausente (0). Mientras que en *Doswellia kaltenbachi*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Proterochampsa nodosa*, *Gualosuchus reigi* y *Arizonasaurus babbitti* no se han preservado los calcáneos (?). *Saurosuchus galilei* presenta un cóndilo calcaneal redondeado, presentando el estado (1) para este caracter.

73-Faceta tibial del astrágalo: cóncava (0); con forma de silla de montar (1).

En general, la distribución de este carácter es similar al anteriormente desarrollado. En los proterochámpsidos en general la faceta tibial es cóncava (0), similar a la condición presente en *Vancleavea campi*. Mientras que en *Arizonasaurus babbitti* no se ha preservado este tarsal proximal (?), al igual que en *Proterochampsa nodosa*, *Cerritosaurus binsfeldi* y *Gualosuchus reigi*. En *Saurosuchus galilei* la faceta tibial del astrágalo tiene forma de silla de montar (*saddle-shaped*), razón por la cual se codificó para esta especie el estado (1) para el presente caracter.

74-Proporciones del *tuber* calcaneal: más alto que ancho (0); más ancho que alto (1).

En los proterochámpsidos del género *Chanaresuchus* este tubérculo es más alto que ancho, similar al estado presente en *Tropidosuchus romeri* y *Vancleavea campi* (0). En *Proterochampsa barrionuevoi* no se ha preservado esta región del calcáneo, como así tampoco en los arcosaurios basales incluidos en este análisis (*Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti*), ni en *Doswellia kaltenbachi*, *Proterochampsa nodosa*, ni en *Cerritosaurus binsfeldi* (?).

75-Extremo distal del *tuber* calcaneal: comprimido anteroposteriormente (0); redondeado (1).

En *Proterochampsia barrionuevoi* esta estructura no se ha preservado (?). mientras que en *Chanaresuchus sp. nov.* el *tuber* calcaneal está comprimido anteroposteriormente, similar a la condición observada en *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri* y *Vancleavea campi*. Al igual que en el carácter antes descrito en algunas especies no pudo codificarse este por falta de material preservado (*Proterochampsia nodosa*, *Cerritosaurus* y *Gualosuchus*) (?).

76-Faceta articular astragálocalcaneal ventral: pequeña (0), más larga que la articulación dorsal (1).

Esta región no es visible con claridad en *Proterochampsia barrionuevoi*, debido a que ambos huesos se encuentran articulados, imposibilitando la observación de esta zona. En *Chanaresuchus sp. nov.*, en *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri*, así como en *Vancleavea campi* esta faceta es reducida (0). Así como en el carácter anteriormente detallado las especies citadas como entradas faltantes esta estructura no pudo ser identificada por falta preservación del material (?).

77-Central: presente (0); ausente (1).

Tanto en *Proterochampsia barrionuevoi* como en *Chanaresuchus sp. nov.* y *Doswellia kaltenbachi* se han descrito algunos huesos indeterminados en la región del tobillo, sin embargo no pudo reconocerse su naturaleza (?). En *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri* y *Vancleavea campi* el central está ausente (1). Así como en los caracteres anteriores las mismas especies citadas en aquellos no presentan este material preservado (?).

78-Primer y segundo tarsales distales: presentes (0), ausentes (1).

En 1984 Gauthier utilizó este carácter para separar a los arcosauromorfos no arcosauriformes y *Proterosuchus fergusi* de *Euparkeria capensis*, proterochámpsidos y

Archosauria. En su codificación Gauthier aplicó los estados osificado/ausente, pero posteriormente Sereno (1991) los codificó como ausencia/presencia, tal como se ha aplicado en esta tesis. *Erythrosuchus africanus*, *Vancleavea campi* y *Saurosuchus galilei* sólo presentan los tarsales 3 y 4, presentando el estado (1) para este carácter. Por otro lado, en *Proterochampsa barrionuevoi* este carácter no pudo determinarse debido a que esta región del pie se encuentra parcialmente cubierta por sedimento y se consideró como entrada faltante (?). El resto de los proterochámpsidos aquí analizados del género *Chanaresuchus* presentan el estado (1) para este carácter, es decir que no presentan primer y segundo tarsal distal. Los tarsales y metatarsales de *Proterochampsa nodosa*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Gualosuchus reigi* y *Arizonasaurus babbitti* no se han preservado (?).

79-Configuración de los metatarsales: metatarsales divergiendo desde el tobillo (0); metatarsales compactos con los metatarsales I-IV (1).

Este carácter no pudo ser determinado en *Proterochampsa barrionuevoi* ya que no se encuentran disponibles todos los elementos metatarsianos. La escasez de materiales también afectó la codificación de este carácter en las especies de *Proterochampsa nodosa*, *Gualosuchus reigi*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Doswellia kaltenbachi* y de los arcosaurios basales *Arizonasaurus babbitti* y *Saurosuchus galilei*. Los metatarsales de *Chanaresuchus sp. nov.* se encuentran divergentes desde el tobillo, similar a *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri* y *Vancleavea campi*. Tal como puede apreciarse este carácter tiene numerosas entradas faltantes debido a la falta de material para codificar.

80-Largo de los metatarsales II-IV: menos que (0); mayor que el 50% del largo de la tibia (1).

La distribución de este carácter es similar a la del anteriormente mencionado. En *Proterochampsa barrionuevoi* no se pudo determinar el estado de este carácter por no

encontrarse preservados estos huesos (?). En *Chanaresuchus sp. nov.* el largo de estos metatarsales es menor que el 50% del largo de la tibia, similar a la condición observada en *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri* y *Vancleavea campi*. Así como se mencionó para el carácter 79, las especies de *Proterochampsa nodosa*, *Gualosuchus reigi*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Doswellia kaltenbachi* y los arcosaurios basales *Arizonasaurus babbitti* y *Saurosuchus galilei* no han preservado esta parte del esqueleto (?).

81-Proporción del largo de los dígitos pedales III y IV: ≤ 1.0 (0), > 1.0 (1).

En *Proterochampsa barrionuevoi* no se han preservado los dígitos completos III y IV, por lo cual el estado de este carácter no pudo ser determinado (?). En *Chanaresuchus sp. nov.* el dígito II es el más largo, por lo cual el estado de este carácter es (0) para esta especie, lo cual es similar a la condición de *Chanaresuchus bonapartei*. En *Vancleavea campi* este carácter no pudo ser determinado (?). En *Tropidosuchus romeri* ambos metatarsianos tienen la misma longitud, por lo cual se codificó a esta especie con el estado (0) para este carácter (≤ 1.0). de la misma manera que en los caracteres 79 y 80 las especies mencionadas en estos no tienen preservado el material de los dígitos pedales.

82-Falange/falanges en el dígito pedal V: presente (0); ausente (1).

En *Proterochampsa barrionuevoi* no se presentan falanges en el dígito V, similar a la condición presente en *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri* (1). En *Vancleavea campi* no se pudo determinar el estado de este carácter por falta de material preservado, así como tampoco en *Proterochampsa nodosa*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Gualosuchus reigi*, *Arizonasaurus babbitti* y *Saurosuchus galilei* (?).

83-Proporción entre el largo de los dígitos pedales V y I: > 1.0 (0); < 1.0 (1).

En los proterochámpsidos del género *Chanaresuchus*, así como en *Tropidosuchus*

romeri el dígito pedal V es el más corto de la serie (1). Sin embargo, en *Proterochampsa barrionuevoi* no se cuenta con el material pedal completo, por lo cual no se pudo determinar este carácter (?). Lo mismo ocurre en las especies mencionadas en los caracteres anteriores que no presentan preservados los dígitos V y I. Con base en los caracteres 78, 79, 80 81, 82 y 83 puede inferirse que *Tropidosuchus romeri* comparte la mayoría de los rasgos de los dígitos con los proterochámpsidos, sin embargo esta distribución podría verse modificada con nuevos hallazgos dada la escases de material disponible.

84-Osteodermos dorsales: ausentes (0); presentes en una o más hileras (1).

Proterochampsa barrionuevoi no presenta osteodermos, contrastando con el resto de las especies del género *Chanaresuchus*. Esta diferenciación podría deberse a razones preservacionales ya que en general los osteodermos conocidos de los proterochámpsidos son pequeños y sólo se conoce un ejemplar de *Proterochampsa* con material poscraniano, por lo cual podrían no haberse preservado los osteodermos de esta especie (?). Por otro lado, la presencia de osteodermos en el género *Chanaresuchus* se remite solamente a algunas estructuras dérmicas que se hallaron desarticuladas, por lo cual no puede aseverarse si conforman una sola hilera o más (1). *Saurosuchus galilei* tiene osteodermos en dos hileras paramediales dorsales presacrales (1), en contraste con *Arizonasaurus babbitti* que no presenta estas estructuras dérmicas (0). El material preservado de *Proterochampsa nodosa* es solamente referible a postcráneo, por lo cual no se conoce la existencia o no de osteodermos en esta especie (?). Los restos de *Cerritosaurus binsfeldi* y *Gualosuchus reigi* no presentan estas estructuras dérmicas (0).

85-Osteodermos en la cara ventral del cuerpo: ausente (0); presente articulados formando un caparazón (1).

El material de *Proterochampsa barrionuevoi*, ambas especies del género *Chanaresuchus* y *Doswellia kaltenbachi*, así como *Tropidosuchus romeri* y no presentan

osteodermos en la región ventral del cuerpo (0). Así como tampoco se registran en *Saurosuchus galilei*, *Arizonasaurus babbitti* ni en *Vancleavea campi*. Las especies *Gualosuchus reigi* y *Cerritosaurus binsfeldi* no presentan material preservado cercano a la región ventral del cuerpo, por lo cual para estas especies se consideró como el estado de este carácter como entrada faltante (?). Similar es lo que ocurre con *Proterochampsa nodosa* ya que esta especie consta solamente de material craneano (?).

7.3.2. Caracteres inéditos agregados en esta tesis a la matriz original de Dilkes y Sues (2009).

Los siguientes caracteres fueron propuestos por primera vez e incluidos por la autora de esta tesis en la matriz de datos y sus figuras pueden observarse en el Anexo 1.

86- Grado de desarrollo del pterigoides en vista ventral: envuelve completa o parcialmente a los procesos basipterigoideos (0), no los envuelve (1).

El contacto presente entre los procesos basipterigoideos y el pterigoides varía notablemente entre diferentes clados, siendo uno de los rasgos distintivos utilizados para inferir cinesis craneana (Holliday y Witmer, 2008; Trotteyn *et al*, 2009, Trotteyn *et al*, 2010). Los arcosauriformes *Mesosuchus browni*, *Prolacerta broomi* y *Proterosuchus fergusi* (Welman, 1995 Tesis Doctoral Inédita) presentan el pterigoides poco desarrollado, es decir que el mismo contacta con los procesos basipterigoideos pero no los cubre en su superficie ventromedial. El mismo estado se encuentra en *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus*, estas especies de arcosauriformes tienen el pterigoides poco desarrollado de manera que no envuelve a los procesos basipterigoideos. En *Tropidosuchus romeri* los procesos basipterigoideos se encuentran casi totalmente expuestos en vista ventral (0). En los proterochámpsidos del género *Chanaresuchus* los procesos basipterigoideos se encuentran cubiertos en casi su totalidad por el pterigoides (1). En *Proterochampsa barrionuevoi* la condición es similar al anterior, pero el desarrollo

ventromedial del pterigoides es mayor, de manera que este hueso cubre completamente a los grandes procesos basipterigoideos que presenta esta especie y este rasgo es exclusivo de esta especie (1). De esta manera el grado de exposición ventral de los procesos basipterigoideos entre los proterochámpsidos argentinos va desde totalmente expuestos en *Tropidosuchus romeri*, pasando por un grado intermedio de exposición en el género *Chanaresuchus*, hasta presentarse totalmente cubiertos por el pterigoides en *Proterochampsia barrionuevoi*. En *Doswellia kaltenbachi* los procesos basipterigoideos se encuentran parcialmente cubiertos (1). En el grupo hermano de Archosauria, según Dilkes y Sues (2009), en *Turfanosuchus dabanensis* los procesos se exponen casi totalmente en vista ventral (0). Entre los arcosaurios agregados a la matriz original en este trabajo (*Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti*), los procesos basipterigoideos se encuentran parcialmente cubiertos por el pterigoides en vista ventral (1). En *Proterochampsia nodosa* y *Cerritosaurus binsfeldi* esta región del cráneo se encuentra cubierta por ambas ramas mandibulares, de manera que este carácter no pudo ser revaluado (?). El material disponible de *Gualosuchus reigi* no presenta estos huesos articulados (pterigoides y procesos basipterigoideos del parabasipteroideos) por lo cual tampoco pudo codificarse este estado (?). En la distribución de este carácter puede observarse que el mismo representa una diferencia entre *Tropidosuchus romeri* y los proterochámpsidos y *Doswellia kaltenbachi*.

87-Articulación del escamoso con el supraoccipital en vista occipital: presente (0); ausente (1).

En *Mesosuchus browni* y *Prolacerta broomi* el escamoso no hace contacto con el supraoccipital (1), de manera que el grupo externo presenta el estado codificado como ausente para este carácter. En *Proterosuchus fergusi* el contacto supraoccipital-escamoso tampoco se encuentra presente (1), debido a que en esta especie el epiótico contacta ambos lados del supraoccipital, conformando un carácter no comparable para esta

especie (Welman, 1995 Tesis Doctoral Inédita). Los arcosauriformes *Euparkeria capensis* y *Erythrosuchus africanus* poseen fenestra posttemporal a ambos lados del supraoccipital, por lo cual el escamoso se encuentra desplazado lateralmente y el contacto del supraoccipital con el escamoso no se presenta y estas dos especies poseen el estado denominado “ausente” para este carácter (1). Contrastando con esta condición, el arcosauriforme *Doswellia kaltenbachi* que tiene dos procesos prominentes laterales que contactan con el escamoso, presentando el estado denominado “presente” para este carácter (0). En *Proterochampsa barrionuevoi* el escamoso no contacta con el supraoccipital en vista occipital, ya que entre ambos huesos se presenta el contacto entre el parietal con el exoccipital (1). En la especie del género *Chanaresuchus* proveniente de la Formación Ischigualasto no se pudo observar este rasgo porque el material no ha conservado el supraoccipital (?). Así mismo, el género proveniente de la Formación Los Chañares, conformado por el holotipo, ha preservado el supraoccipital pero el mismo está desarticulado por lo cual no pudo establecerse su estado (?). El arreglo de estos huesos en *Tropidosuchus romeri* y *Cerritosaurus binsfeldi* es similar al encontrado en *Proterochampsa barrionuevoi*. En *Turfanosuchus dabadensis* el supraoccipital no se ha preservado (?) y en todos los arcosaurios utilizados en este análisis el escamoso no hace contacto con el supraoccipital en vista occipital (1). Con base en lo anteriormente mencionado se propone a este carácter como una autapomorfía de la especie *Doswellia kaltenbachi* ya que esta es la única que presenta el contacto mencionado.

88-Contacto del maxilar con el lacrimal por debajo de la fenestra anteorbitaria: presente (0), ausente (1).

En *Mesosuchus browni* el maxilar contacta con el lacrimal, pero no tiene fenestra anteorbitaria, por lo cual este carácter se lo consideró como no comparable en esta especie. En *Prolacerta broomi* el contacto entre el maxilar y el lacrimal se sitúa notablemente anterior a la fenestra mencionada y en *Proterosuchus fergusi* el contacto

entre los huesos en cuestión se ubica posteriormente a la fenestra anterorbitaria, por lo que ambas especies presentan el estado que se refiere a la ausencia del mencionado contacto (1). En *Euparkeria capensis* el maxilar no tiene contacto con el lacrimal en vista lateral y ha sido codificado como no comparable. En *Erythrosuchus africanus* el contacto entre los huesos mencionados se localiza en la región posterior de la fenestra (0). En *Proterochampsa barrionuevoi* el maxilar no contacta con el lacrimal debajo de la fenestra mencionada (1). El mismo estado de este carácter se presenta en *Chanaresuchus sp. nov.* y en *Chanaresuchus bonapartei*, presentando el estado referido a la ausencia del contacto entre el maxilar y el lacrimal (1). En *Tropidosuchus romeri* el contacto entre el lacrimal y el maxilar se sitúa debajo de la fenestra anterorbitaria, teniendo el estado que se determinó como presente para este carácter (0). Mientras que en *Turfanosuchus dabadensis* y *Yonghesuchus* este contacto es posterior a la fenestra. En los arcosaurios aquí analizados el contacto entre el maxilar y el lacrimal se presenta posteriormente a la fenestra anterorbitaria (0), excepto en *Gracilisuchus* en el cual el contacto del maxilar y el lacrimal no se presenta, estando formado el borde ventral de la fenestra por el maxilar y el yugal (1). Con base en lo anteriormente expuesto, y haciendo énfasis en la agrupación conformada por los proterochámpsidos, se propone a este como una carácter que diferencia a *Tropidosuchus romeri* y a *Doswellia kaltenbachi* de la agrupación mencionada (proterochámpsidos).

89- Ornamentación en el cráneo: ausente (0), presente en forma de nódulos (1), presente en forma de valles y crestas (2).

Este carácter representa un rasgo único encontrado en ambas especies de los géneros *Proterochampsa* y *Chanaresuchus*. Como ya se mencionara en la descripción antes presentada esta ornamentación está representada en *Proterochampsa* por nódulos de diferente tamaño que ocupan la gran mayoría de la superficie craneana externa y la mandíbula (1). El alto grado de ornamentación que tienen los cráneos y mandíbulas de *P.*

nodos y *P. barrionuevoi* impide en algunas regiones la identificación de suturas y/o contactos entre huesos. Por otro lado, las especies del género *Chanaresuchus* presentan una ornamentación diferente que caracteriza al género, la cual se conforma por diferentes crestas y valles longitudinales en la región del hocico y radiales sobre el frontal y parietal (2). Si bien *Doswellia kaltenbachi* presenta ornamentación en el cráneo el grado de desarrollo de la misma no alcanza al presente en *Chanaresuchus* o *Proterochampsa*, siendo el cráneo de esta especie prácticamente liso (0). El resto de las especies incluidas en este análisis poseen cráneos lisos, en los cuales las suturas y/o contacto entre los diferentes huesos pueden verse sin mayor dificultad (0). Con base en lo antes mencionado se proponen dos autapomorfías, una de ellas para el género *Proterochampsa* (ornamentación nodular) y la otra para el género *Chanaresuchus* (ornamentación con crestas).

7.4. Resultados

Como resultado de la Búsqueda Tradicional (*Taditional Search*) se obtuvieron 56 árboles más parsimoniosos de 200 pasos. Entre estos árboles varían las relaciones que presentan *Yonghesuchus* y *Arizonasaurus*, los cuales se ubican dentro de Archosauria en algunos árboles y fuera de este grupo en otros. En los árboles obtenidos los proterochámpsidos se ubican en el mismo lugar relativo, pero sus relaciones internas varían principalmente por la ubicación diferente que tiene *Cerritosaurus binsfeldi*, el cual se presenta en una posición basal en algunas hipótesis y entre las especies más derivadas en otras. Sobre la base de las posiciones ambiguas anteriormente mencionadas se plantea que estos terminales son los responsables de las politomías obtenidas en el consenso estricto. El valor del índice de consistencia de los árboles es de 0,465 y el valor del índice de retención es de 0,659.

El consenso estricto obtenido a partir de los árboles más parsimoniosos presenta

una politomía masiva en el **nodo 25** (Anexo 2 Figura A). El valor obtenido para el índice de consistencia del consenso es de 0,655 y el del índice de retención de 0,389. En este árbol de consenso los proterochámpsidos no presentan resueltas sus relaciones internas, así como tampoco las de sus grupos más cercanamente relacionados. Asimismo no se recupera una agrupación monofilética para los arcosaurios.

En general, todos los árboles recuperados muestran buena resolución en los nodos basales a la politomía masiva, lo cual queda evidenciado por una topología totalmente pectinada y buenos valores de soporte de Bremer que varían entre 3 y 8 en los nodos del consenso (Anexo 2 Figura C). Sin embargo, los índices de decaimiento obtenidos en las terminales son de 2 para la politomía masiva y de 1 para los nodos menos inclusivos. Dentro de esta politomía con bajo soporte de Bremer se encuentra la agrupación que incluye a las especies del grupo de estudio (Anexo 2-Figura C).

En el árbol de consenso estricto que incluye a todas las especies el **nodo 29** (Anexo 2-Figura A) es el que agrupa a *Proterosuchus* (*Euparkeria* (*Erythrosuchus* (*Arizonasaurus* + **nodo 25**))), el valor de soporte de Bremer obtenido para este nodo es de 5 y el de *jackknife* para frecuencias absolutas de 95 (Anexo 2 Figura D) y de 95 (GC) (Anexo 2 Figura E). Esta agrupación es la que representa en este análisis a los arcosauriformes, la cual está soportada por los siguientes caracteres: **1**) fenestra infratemporal presente y ventralmente cerrada (1); **3**) fenestra anteorbitaria presente (1); **18**) cuadradoyugal presente con proceso anterior (1); **20**) orientación lateral de los procesos basipterigoideos (1); **26**) lateroesfenoides presente (1); **60**) margen dorsal del ilion recto o con un sector levemente convexo y los extremos anterior y posterior aguzados (1). Las sinapomorfías no homoplásicas y no ambiguas son las representadas por los caracteres 18 y 26, mientras que los caracteres 1 y 60 conforman una reversión en *Doswellia* presentando el estado (0), así mismo el caracter 20 presenta estado (0) en Stagonolepididae y en el **nodo 36**, también el caracter 2 representa una reversión en

Vancleavea, teniendo el estado (0).

El nodo que contiene a la politomía reflejada en el consenso estricto (**nodo 25**) se encuentra sustentada por las siguientes sinapomorfías no ambiguas: **17**) depresión presente sobre el proceso descendiente del postorbital (1) y **28**) orientación horizontal del basiesfenoides o parabasiesfenoides (0). Este nodo incluye a los arcosaurios basales (excluyendo a *Arizonasaurus babbitti*) y a los arcosauromorfos *Vancleavea campi* + (*Tropidosuchus romeri* + *Doswellia kaltenbachi* + (*Chanaresuchus sp. nov.* + (*Proterochampsa barrionuevoi* + *Chanaresuchus bonapartei*)).

En el **nodo 26** (Anexo 2-Figura A) se ubica *Arizonasaurus babbitti* como grupo hermano del **nodo 25**. Esta agrupación está soportada por las siguientes sinapomorfías: **12**) postparietales ausentes (1); **30**) depresión semilunar del basiesfenoides ausente (1); **48**) arcos neurales de las vértebras dorsales medias sin fosa o excavación profunda (1) y **65**) fosa intertrocantérica sobre la cara ventral de la porción proximal del fémur ausente (1). De estos cuatro caracteres, los caracteres 12 y 30 presentan una reversión en *Gracilisuchus* y en el **nodo 22** al estado (0), mientras que los caracteres 48 y 65 son no homoplásicos. Cabe destacar que la presencia de la depresión semilunar en el basiesfenoides (caracter 30) es una condición que caracteriza a los arcosaurios, por lo cual este carácter debería ser revisado. Adicionalmente, la ausencia de postparietales también es un rasgo que diferencia a los arcosauriformes (a excepción de *Gracilisuchus*). Por lo tanto, esta posición de *Arizonasaurus* merece mayor análisis, lo cual escapa a los fines de esta tesis, ya que los resultados del presente análisis no concuerdan con los resultados obtenidos en hipótesis filogenéticas anteriormente presentadas (e.g., Nesbitt, 2003, Gower y Nesbitt, 2006).

El **nodo 28** (Anexo 2-Figura A) presenta a *Euparkeria capensis* como el taxón más basal de la agrupación que incluye a *Erythrosuchus* + (*Arizonasaurus* + arcosauriformes más derivados). Con base en el árbol de consenso obtenido, el presente análisis propone

a *Euparkeria capensis* como el grupo hermano de *Erythrosuchus* + (*Arizonasaurus* + arcosauriformes más derivados). El soporte de Bremer de este nodo es de 8 y el valor de *jackknife* obtenido es de 96% (GC), lo cual refleja buenos valores que soportan esta hipótesis.

Mediante el análisis para podar taxas problemáticas (*Pruned Trees*) se obtuvo como resultado que excluyendo a *Yonghesuchus*, *Arizonasaurus* y *Cerritosaurus binsfeldi* se resuelve la politomía y por lo tanto se ganan nuevos nodos con esta eliminación. Con base en esta información se realizó el análisis excluyendo *a priori* a las especies mencionadas y se obtuvieron los siguientes datos. Con una nueva búsqueda se obtienen cuatro árboles de 190 pasos. Mediante la búsqueda de un consenso estricto se obtiene un árbol que presenta una tricotomía (**nodo A**) que incluye a *Vancleavea campi*, *Tropidosuchus romeri* y al **nodo B** (Anexo 2-Figura F). Los valores correspondientes al índice de retención y consistencia para este consenso son los siguientes: 0,695 y 0,495 respectivamente, y el valor de Bremer del **nodo A** es de 2.

En esta nueva topología (Anexo 2 Figura F) el **nodo 30** es el que incluye *Turfanosuchus*, a los arcosaurios basales y los proterochámpsidos. Este nodo se encuentra soportado por cinco caracteres: 17) depresión sobre el proceso descendente del postorbital presente (1), 30) depresión semilunar en el basiesfenoides ausente (1), 44) foramen surangular posterior ausente (0), 48) arcos neurales de las vértebras dorsales medias sin fosa o excavación profunda (1), 68) canal astrágaloalcalcaneal ausente (1) y 82) falanges en el dígito pedal V ausentes (1). Los caracteres 17, 30, 44, 48, 68 y 82 constituyen sinapomorfías no ambiguas, mientras que el carácter 68 representa una homoplasia el **nodo 32**.

El **nodo A** (Figura F) es el que agrupa a *Vancleavea campi* + *Tropidosuchus romeri* + (*Doswellia kaltenbachi* + (((*Chanaresuchus sp. nov.* + *C. bonapartei*) + *Gualosuchus reigi*) + (*P. nodosa* + *P. barrionuevo*))). Este nodo está soportado por los caracteres 69)

faceta crural sobre el astrágalo dividida por una superficie no articular (0) y 70) orientación lateral del tubérculo calcaneal (0). El carácter 69 es una reversión de la condición simpliomórfica presente en el **nodo 34** (1) y el 70 representa una sinapomorfía única de este nodo. Con este nodo queda definida la nueva agrupación Proterochampsioidea queda conformada por *Vancleavea campi* + *Tropidosuchus romeri* + **nodo B**.

El **nodo B** agrupa a *Doswellia kaltenbachi* + ((*Chanaresuchus sp. nov.* + *C. bonapartei*) + *Gualosuchus reigi*) + (*P. nodosa* + *P. barrionuevoi*) (Anexo 2-figura F). Este nodo presenta un valor de Bremer de 1, al igual que sus nodos menos inclusivos (Anexo 2-Figura G). Este clado está soportado por las siguientes sinapomorfías: 31) relación entre los procesos paraoccipitales y el parietal con contacto lateralmente al supraoccipital (1) y 35) forma circular de la sección transversal de la corona de los dientes (0). El primero de estos caracteres es una homoplasia que también se encuentra en los terminales de *Erythrosuchus* y *Proterosuchus* (1). En este nodo se agrupan dos familias: Doswelliidae (*sensu* Desojo *et al*, en prensa) y Proterochampsidae (nueva definición, ver Paleontología Sistemática) (**nodo C**). El muestreo de la familia Doswelliidae en este análisis solamente se compone por *Doswellia kaltenbachi*, sin embargo en estudios que se están llevando a cabo se propone un muestreo taxonómico más amplio para esta familia (Desojo *et al*, en prensa). La familia Proterochampsidae según la propuso Barberena en el año 1982 se componía por los mismos géneros que en el presente análisis (**nodo C**), por esta razón a *Tropidosuchus romeri* no se lo considera dentro de la familia mencionada.

El **nodo C** se encuentra soportado por dos caracteres: 30) presencia de depresión semilunar en el basiesfenoides (0), el cual es una sinapomorfía única para este nodo y 40) una hilera simple de dientes sobre el ala transversa del pterigoides (0), siendo este una reversión del estado del **nodo 34** (1). De esta manera queda conformada la Familia Proterochampsidae por los géneros *Chanaresuchus*, *Proterochampsia* y *Gualosuchus*, los

cuales se ven agrupados en dos **nodos D** y **E** y se mantiene la monofilia de la mencionada familia.

El **nodo E** (Anexo 2-Figura F) se compone por *Gualosuchus reigi* + (*Chanaresuchus romeri* + *Chanaresuchus sp. nov.*) y está soportado por una única sinapomorfía que es el carácter 2) presencia de una región deprimida en el contacto maxilar-lacrimal, formando un marcado reborde (1).

El **nodo F** es el que agrupa a *Chanaresuchus bonapartei* y *Chanaresuchus sp. nov.* y presenta una sola sinapomorfía 89) presencia de ornamentación en forma de crestas longitudinales sobre la superficie dorsal de los nasales, parietales y frontales (2). De esta manera se mantiene la monofilia del género *Chanaresuchus* y se asigna al nuevo ejemplar PVSJ 567 a este género con base en un análisis filogenético.

El **nodo D** incluye a ambas especies del género *Proterochampsa* (*P. barrionuevoi* y *P. nodosa*) y se sustenta por una única sinapomorfía 89) presencia de crestas en forma de nódulos sobre el cráneo (1). Mediante la obtención de este nodo se mantiene la monofilia del género *Proterochampsa* y se incluyen en este a los ejemplares PVSJ 77 y PVSJ 606 antes descriptos.

7.5. Análisis y discusión de los resultados

En la topología obtenida al excluir *Yonghesuchus*, *Arizonasaurus* y *Cerritosaurus* del análisis (Anexo 2-Figura F), *Vancleavea campi* y *Tropidosuchus romeri* se ubican fuera del **nodo B** que incluye a (*Doswellia kaltenbachi* + (*Proterochampsa barrionuevoi* + *Proterochampsa nodosa*) + *Gualosuchus romeri* + (*Chanaresuchus sp. nov.* + *Chanaresuchus bonapartei*)), diferente de la propuesta de Nesbitt *et al* (2009) en el cual *Vancleavea campi* es el grupo hermano de los proterochámpsidos + (*Euparkeria capensis* + Archosauria). Así mismo, algunos de los resultados obtenidos en esta tesis contrastan en con los obtenidos por Dilkes y Sues (2009) en el cual se propone a *Doswellia*

kaltenbachi como grupo hermano de los proterochámpsidos, siendo que en esta tesis aparece como parte integrante de la familia Dosweliidae y por lo tanto se considera a la familia como agrupación hermana. Por otro lado, al comparar los resultados del presente análisis con los formulados por Ezcurra *et al* (2010) también se observan diferencias, ya que en el trabajo mencionado (*op. cit.*) se presenta al género *Chanaresuchus* como el grupo hermano de (*Vancleavea campi* + *Doswellia kaltenbachi*) + Archosauria.

Debe contemplarse que en el trabajo de los autores antes mencionados se toma a Proterochampsidae como un único taxón compuesto por *Proterochampsa barrionuevoi* y *Chanaresuchus bonapartei* (Dilkes y Sues, 2009), o bien se considera solamente el género *Chanaresuchus* (Ezcurra *et al*, 2010), o bien incluyendo a *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri* (Nesbitt *et al*, 2009). Mientras que en la presente tesis se consideraron siete especies diferentes (*Chanaresuchus bonapartei*, *Chanaresuchus sp. nov.*, *Proterochampsa nodosa*, *Gualosuchus romeri*, *Proterochampsa barrionuevoi* y *Tropidosuchus romeri*, y el posteriormente excluido del análisis *Cerritosaurus binsfeldi*), la mayoría evaluadas de primera mano por la autora, las cuales fueron incluidas en el análisis filogenético de manera individual y no como familia. Con esta nueva información se evaluaron las sinapomorfías que soportan cada nodo y las asociaciones de taxones que conforman Proterochampsidae, así como las relaciones relativas de la mencionada familia.

Una de las diferencias entre el presente análisis y el de Dilkes y Sues (2009) es la ubicación propuesta en esta tesis para *Doswellia kaltenbachi*, la cual contrasta con la obtenida por Dilkes y Sues (2009). En este último análisis mencionado se propone a *Doswellia kaltenbachi* como grupo hermano de los proterochámpsidos + *Turfanosuchus* + Archosauria, mientras que en esta tesis esta especie se ubica dentro del **nodo B**, agrupación conformada por *Doswellia kaltenbachi* + (*Proterochampsa barrionuevoi* + *Proterochampsa nodosa*) + *Gualosuchus romeri* + (*Chanaresuchus sp. nov.*) +

Chanaresuchus bonapartei). Una de las razones probables de esta diferenciación puede ser la inclusión de *Cerritosaurus binsfeldi*, *Proterochampsa nodosa*, *Gualosuchus reigi* y *Tropidosuchus romeri* en el análisis. Esta última hipótesis fue testeada y al excluir del análisis a las especies antes mencionadas (*Cerritosaurus binsfeldi*, *Proterochampsa nodosa*, *Gualosuchus reigi* y *Tropidosuchus romeri*) se obtienen 8 árboles más parsimoniosos, de 184 pasos y un árbol de consenso en el cual se produce una tricotomía en el nodo que une a (*Chanaresuchus sp. nov.* + *Chanaresuchus bonapartei* + *Proterochampsa barrionuevoi*). Con la exclusión de las especies en cuestión (*Cerritosaurus binsfeldi*, *Proterochampsa nodosa*, *Gualosuchus reigi* y *Tropidosuchus romeri*) la posición de *Doswellia kaltenbachi* se ve modificada ya que no forma parte de la agrupación (*Chanaresuchus bonapartei* + *Chanaresuchus sp. nov.* + *Proterochampsa barrionuevoi*). Mientras que la relación de *Vancleavea campi* con los proterochámpsidos también se ve alterada, presentándose como grupo hermano de *Doswellia kaltenbachi*. Los caracteres que unen a *Doswellia kaltenbachi* a Proterochampsidae son no ambiguos según Dilkes y Sues (2009) y están representados por: la ausencia de postfrontal (Dilkes y Sues, 2009, carácter 10) y una reversión al estado plesiomórfico del isquion con un proceso posteroventral pequeño (Dilkes y Sues, 2009, carácter 63). Si bien este nodo está soportado por un valor de Bremer de 1, el mismo colapsa con el análisis de *bootstrap* en el trabajo de Dilkes y Sues (2009). En la hipótesis obtenida a partir de podar las especies ya mencionadas (*Yonghesuchus*, *Arizonasaurus* y *Cerritosaurus*) (Anexo 2 Figura F) el nodo que soporta a *Doswellia kaltenbachi* junto a los proterochámpsidos (**nodo B**) tiene un valor de Soporte de Bremer de 1. Ambos análisis también se diferencian en las sinapomorfías que unen a *Doswellia kaltenbachi* con los proterochámpsidos y consecuentemente varía la ubicación relativa de las agrupaciones.

Como ya se ha mencionado, los proterochámpsidos conforman un grupo monofilético tanto en el trabajo de Nesbitt *et al.* (2009) como en la presente contribución.

A diferencia del trabajo de Dilkes y Sues (2009), Nesbitt *et al.* (2009) utiliza a *Tropidosuchus romeri* y *Chanaresuchus bonapartei* como entidades propias. En este trabajo mencionado (Nesbitt *et al.*, 2009) también se testea preliminarmente la monofilia de los proterochámpsidos y se concluye que estas dos especies formarían un grupo monofilético, hipótesis soportada por los siguientes caracteres craneanos, pélvicos y metatarsales:

11-Superficie lateral del cuadradoyugal con un reborde formando la esquina de la fenestra infratemporal (Nesbitt *et al.*, 2009).

En *Proterochampsia barrionuevoi*, así como en *Chanaresuchus sp. nov.*, *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri* este estado de carácter se mantiene, lo cual confirma la monofilia del grupo. Sin embargo en *Doswellia kaltenbachi* no está presente la fenestra infratemporal, por lo cual este carácter no puede ser evaluado para esta especie.

29-Isquion de la misma longitud o más corto que el margen dorsal de la hoja iliaca (Nesbitt *et al.*, 2009).

Este mismo carácter fue utilizado también por Dilkes y Sues (2009) correspondiente en esta tesis como al carácter 63 (proceso posteroventral del isquion pequeño y el isquion más corto que la hoja iliaca o isquion más largo que la hoja iliaca). El mismo ya fue discutido previamente y relaciona a *Chanaresuchus bonapartei* más cercanamente con *Doswellia kaltenbachi* y diferencia a estos de *Tropidosuchus romeri*.

47-Diámetro medio del metatarsal II mayor que el diámetro medio del metatarsal I (Nesbitt *et al.*, 2009).

En *Proterochampsia barrionuevoi* el dígito I no se encuentra preservado, por lo cual no es posible determinar el estado de este carácter, pero en *Tropidosuchus romeri*, *Chanaresuchus sp. nov.* y en *Chanaresuchus bonapartei* el diámetro medio del metatarsal II es mayor que el del I, por lo cual este carácter relaciona a ambas especies del género

Chanaresuchus con *Tropidosuchus romeri*.

48-Metatarsal IV reducido y con menor diámetro medio que el del metatarsal III (Nesbitt *et al.*, 2009). *Chanaresuchus* sp. nov., *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri* presentan el mismo estado (metatarsal IV reducido y diámetro medio de este menor que el del metatarsal III) para este carácter, soportando la monofilia del grupo.

En el presente análisis las sinapomorfías que unen a *Vancleavea campi* con los restantes proterochámpsidos son las discutidas anteriormente en el análisis del denominado **nodo A** en la figura F.

Así queda evidenciado que si bien los caracteres del trabajo de Nesbitt *et al* (2009) que ubican a *Vancleavea campi* como grupo hermano de los proterochámpsidos + (*Euparkeria capensis* + Archosauria) son diferentes entre ambos trabajos (Nesbitt *et al.*, 2009 y la presente tesis) igualmente los dos análisis convergen en la monofilia del grupo en cuestión.

En el análisis realizado por Ezcurra *et al* (2010) el nodo que agrupa a los arcosauriformes tiene un mayor soporte de Bremer (8) en comparación con el presente trabajo de tesis, mientras que los valores de *jackknife* para esta agrupación presentan un valor de 90 y 89 en la propuesta de Ezcurra y en el presente aporte de 60 y 56 (para frecuencias absolutas y GC respectivamente). Con lo anteriormente mencionado se evidencia que los valores de GC son menores para el presente estudio de tesis, lo cual puede deberse a la inclusión de las dos especies de arcosaurios basales (*Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti*) y los proterochámpsidos adicionales, así como la introducción de la especie problemática *Turfanosuchus*.

En el estudio realizado por Ezcurra *et al* (2010) consideran a *Euparkeria capensis* como el grupo hermano de *Chanaresuchus* y las formas más derivadas. Esto contrasta con la hipótesis de Dilkes y Sues (2009), pero converge con las de numerosos autores (e.

g. Gauthier, 1986; Benton and Clark, 1988; Sereno, 1991; Parker and Barton, 1998; Nesbitt *et al.*, 2009). Por otro lado, el presente análisis propone a *Euparkeria capensis* como grupo hermano de *Erythrosuchus africanus* + **nodo 30** (Anexo 2-Figura F). Otro punto de contraste lo constituye la ubicación de *Vancleavea campi* la cual se propone en el trabajo de Ezcurra *et al* (2010) como grupo hermano de *Doswellia kaltenbachi*, conformado un taxón que es grupo hermano de Archosauria, mientras que en el presente aporte *Vancleavea campi* conforma una tricotomía junto a *Tropidosuchus romeri* + **nodo B** Anexo 2-Figura F).

De los cuatro caracteres agregados a la matriz de Dilkes y Sues (2009) en esta tesis, todos de ellos proporcionan autamorfías que definen a *Tropidosuchus romeri* (86, 88), a *Doswellia kaltenbachi* (87) y a *Chanaresuchus* y *Proterochampsia* (89). Estos caracteres se refieren y distribuyen de la siguiente manera:

86- Grado de desarrollo del pterigoides en vista ventral: envuelve completa o parcialmente a los procesos basipterigoideos (0), no los envuelve (1).

En *Tropidosuchus romeri* los procesos basipterigoideos se encuentran casi totalmente expuestos en vista ventral. En los ejemplares del género *Chanaresuchus*, *Proterochampsia barrionuevoi* y *Doswellia kaltenbachi* este hueso cubre casi completamente a los procesos basipterigoideos. De esta manera, dejando de lado el grado de exposición de los procesos y tomado el estado de este carácter como “envueltos completamente” o “no expuestos”, este rasgo constituye una autapomorfía para *Tropidosuchus romeri*.

87-Articulación del escamoso con el supraoccipital en vista occipital: presente (0); ausente (1).

El supraoccipital del arcosauriforme *Doswellia kaltenbachi* que tiene dos procesos prominentes laterales que contactan con el escamoso, presentando el estado denominado “presente” (0) para este carácter. En contraposición, en *Tropidosuchus romeri* y

Proterochampsa barrionuevoi el escamoso no contacta al supraoccipital en vista occipital, ya que entre ambos huesos se presenta el contacto entre el parietal con el exoccipital. De esta manera, este carácter constituye una autapomorfía que caracteriza a *Doswellia kaltenbachi*.

88- Contacto del maxilar con el lacrimal por debajo de la fenestra anteorbitaria: presente (0), ausente (1).

En *Proterochampsa barrionuevoi*, *Chanaresuchus sp. nov.* y *Chanaresuchus bonapartei* el maxilar no contacta con el lacrimal debajo de la fenestra mencionada. Pero en *Tropidosuchus romeri* el contacto entre el lacrimal y el maxilar se sitúa debajo de la fenestra anteorbitaria, teniendo el estado que se determinó como “presente” para este carácter y constituyendo un rasgo que caracteriza a esta especie.

Por otro lado, el cuarto carácter adicionado a la matriz original de Dilkes y Sues (2009) también presenta una autapomorfía para el género *Proterochampsa* y mediante la cual ambas especies quedan agrupadas en el mismo clado.

89- Ornamentación en los huesos del techo del cráneo: presente (0), ausente (1), formando crestas (2).

Los nódulos presentes en el cráneo y en ambas ramas mandibulares de *Proterochampsa nodosa* y *Proterochampsa barrionuevoi* son rasgos únicos de estas especies, las otras especies que presentan ornamentación (*Chanaresuchus sp. nov.* y *Chanaresuchus bonapartei*) lo hacen mediante crestas y valles intercalados en el cráneo (no en la mandíbula).

En base en lo anteriormente detallado se postula en esta tesis que la inclusión de un mayor número de especies de proterochámpsidos modificó la topología de los análisis mencionados anteriormente (Nesbitt *et al*, 2009; Dilkes y Sues, 2009; Ezcurra *et al*, 2010), lo cual se ve reflejado en las relaciones de los taxones utilizados. Por otro lado, los cuatro caracteres propuestos en esta tesis constituyen autapomorfías que definen a dos géneros

dentro del grupo de los Proterochampsidae, sin tener influencia sobre la ubicación de esta agrupación con respecto a Archosauria. Así mismo, la introducción de las especies *Tropidosuchus romeri*, *Proterochampsa nodosa* y *Gualosuchus reigi* (no utilizadas conjuntamente en análisis anteriores) en el análisis determina la inclusión de *Doswellia kaltenbachi* en la familia Doswelliidae, como grupo hermano de Proterochampsidae en el **nodo B** (Anexo 2 Figura F y J).

La especie *Tropidosuchus romeri* queda fuera de la familia Proterochampsidae, con lo cual la propuesta de esta tesis contrasta con las anteriormente presentadas (e. g. Arcucci, 1989, Sereno y Arcucci, 1991). Sin embargo es importante destacar que futuros análisis osteológicos y descripciones detalladas del neurocráneo de esta especie pueden modificar esta ubicación.

Otro aspecto a destacar es el referido a las relaciones externas de los proterochámpsidos, el posicionamiento obtenido en esta tesis contrasta con el de Nesbitt *et al.* (2009). En el trabajo antes mencionado (*op. cit.*) el grupo hermano de Archosauria es la especie *Euparkeria capensis*, presentándose la misma como más derivada que los proterochámpsidos. Mientras que en la hipótesis filogenética obtenida en esta tesis ubica *Euparkeria capensis* como el grupo hermano de *Erythrosuchus africanus* + **nodo 30**.

Las sinapomorfías no ambiguas que soportan a *Euparkeria capensis* como grupo hermano de Archosauria en el trabajo de Nesbitt *et al.* (2009) son: diáfisis del *tuber calcaneal* casi tan ancha como alta (caracter 43 de Nesbitt *et al.*, 2009) y borde dorsolateral del astrágalo solapando por igual la porción anterior y posterior del calcáneo (caracter 44 de Nesbitt *et al.*, 2009). El caracter 43 del trabajo antes mencionado representa el caracter 74 utilizado en el presente análisis y si bien en ambos análisis este caracter está codificado como el estado (0) para *Euparkeria capensis*, en esta tesis no se obtuvo este caracter como sinapomorfía para *Euparkeria* + Archosauria. El caracter 44 de Nesbitt *et al.* (2009) no tiene equivalente en el presente análisis, por lo cual tampoco

figura entre las sinapomorfías que ubican a *Euparkeria capensis* como grupo hermano de Archosauria.

En lo referido a los valores de soporte de ramas, en el presente trabajo el valor de soporte de Bremer del nodo 32 obtenido es de 9 (Anexo 2 Figura G), mientras que el valor para este nodo en el trabajo de Nesbitt *et al* (2009) es de 0, ya que la hipótesis de Nesbitt *et al* (2009) no recupera ningún grupo monofilético compuesto por *Vancleavea campi* y Proterochampsidae. Con base en lo anteriormente mencionado se propone que el nodo se encuentra mejor soportado en el presente trabajo de tesis. Por otro lado, el valor de *jackknife* obtenido en esta tesis es de 56, lo cual indicaría buen soporte de este nodo (**nodo 32**).

En lo referente a la posición de *Doswellia kaltenbachi*, acordando con la propuesta de Olsen y Gore (1990), en esta tesis se propone a esta especie (*Doswellia kaltenbachi*) como más cercanamente relacionada con los proterochámpsidos que con los arcosaurios. Los caracteres que proponen los autores mencionados (*op. cit.*) son los siguientes: cráneo dorsoventralmente deprimido, ancho en el extremo posterior, con presencia de marcada ornamentación, hocico largo y recto, orbitas cercanas a la línea media, ausencia de postfrontal y postparietal, fenestra posttemporal pequeña o ausente y presencia de dientes pterigoideos. Todos estos caracteres fueron observados y corroborados en el material de proterochámpsidos utilizados en esta tesis, a excepción de la ornamentación que no se presenta en *Tropidosuchus romeri* y en *Gualosuchus reigi*. A estos caracteres se suman los obtenidos en el análisis de esta tesis: 31) relación entre los procesos paraoccipitales y el parietal presentan contacto lateralmente al supraoccipital (1) y 35) forma circular de la sección transversal de la corona de los dientes (0).

Los caracteres que soportan los nodos internos de Proterochampsidae ya fueron mencionados y analizados en el apartado anterior y de la combinación de estos se propone a Proterochampsidae como una agrupación monofilética representada por el

nodo C de la Figura J, que incluye a (*Gualosuchus romeri* + (*Chanaresuchus sp. nov.* + *Chanaresuchus bonapartei*) + (*Proterochampsa barrionuevoi* + *Proterochampsa nodosa*)). En este clado ambas especies del género *Proterochampsa* se ubican en la misma agrupación (**nodo D**), con lo cual este género se ve soportado en el análisis filogenético presentado en esta tesis, estando conformado por *P. nodosa* y *P. bonapartei*. Otro género que se mantiene es *Chanaresuchus*, lo cual se basa en los caracteres que soportan este clado antes discutidos. Esta agrupación incluye al holotipo *Chanaresuchus bonapartei*, así como a la nueva especie *Chanaresuchus sp. nov.* (**nodo F**) y mantiene la monofilia del género.

En resumen, en el presente análisis filogenético se propone una nueva agrupación denominada Proterochampsoidea en la cual se incluye a la especie *Doswellia kaltenbachi* como una entidad más derivada que *Tropidosuchus romeri*, pero la que a su vez es más basal que la familia Proterochampsidae conformada por *Gualosuchus reigi*, *Proterochampsa*, *Chanaresuchus* y *Gualosuchus reigi*. Adicionalmente, se mantienen los géneros *Chanaresuchus* (**nodo F**) y *Proterochampsa* (**nodo D**).

Mediante descripciones más detalladas, estudios histológicos y análisis de cortes tomográficos del material procedente de Brasil (*Proterochampsa nodosa* y *Cerritosaurus binsfeldi*), así como del ejemplar de *Gualosuchus reigi* procedente de la Formación Los Chañares y de *Doswellia kaltenbachi*, se podrá agregar más datos a la matriz aquí presentada, aportando nuevos conocimientos anatómicos que permitirán realizar análisis filogenéticos que evalúen el soporte de los nodos aquí propuestos.

7.6. Conclusiones

- Sobre la base de la matriz de datos del análisis de Dilkes y Sues (2009) y los nuevos caracteres adicionados (86, 87, 88 y 89), así como las especies no incluidas en estudios previos (*Chanaresuchus sp. nov.*; *Proterochampsa barrionuevoi*; *Vancleavea*

campi; *Saurosuchus galilei* y *Arizonasaurus babbitti*) se obtuvo el grupo definido en esta tesis como **nodo B** conformado por *Doswellia kaltenbachi* + Proterochampsidae (**nodo C**). Así mismo, la monofilia de la Familia Proterochampsidae se sustenta con la nueva definición provista en esta tesis (ver Sistemática Paleontológica).

- La especie argentina proveniente de la Formación Los Chañares, *Gualosuchus reigi* se identifica en esta tesis como especie hermana de *Chanaresuchus*.
- El nuevo taxón proveniente de la Formación Ischigualasto, *Chanaresuchus* sp. nov. (PVSJ 567), se ubica dentro del clado correspondiente al género *Chanaresuchus*, junto al holotipo de *Chanaresuchus bonapartei*. Con base en lo anteriormente mencionado se asigna la nueva especie al género *Chanaresuchus* (**nodo F**), así como también se propone mantener la monofilia del mismo (*sensu* Sill et al., 1994).
- El terminal representado por los ejemplares asignados a *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 77; PVSJ 606) se presentaron en el mismo clado que *Proterochampsia nodosa*. En este marco que ambas especies pertenecen al mismo género (*Proterochampsia*) (**nodo D**).
- En base a los resultados obtenidos y a trabajos que están actualmente en ejecución (e.g. análisis anatómico de cavidad encefálica, análisis de elementos finitos) se considera que en futuros análisis referidos a la filogenia de los proterochámpsidos se podrían agregar estos datos para enriquecer la matriz de caracteres presentada en este estudio y testear nuevamente sus relaciones. También contribuirá la combinación con otras matrices de datos de análisis que incluyen arcosauriformes (e.g. los caracteres propuestos por Nesbitt et al, 2009 no incluidos en este trabajo, Ezcurra et al, 2010). Así mismo, el análisis más detallado y posterior inclusión de las formas brasileras de proterochámpsidos también enriquecerán y contribuirán al conocimiento más acabado de las relaciones filogenéticas de la Familia Proterochampsidae.

CAPÍTULO 8

Análisis paleobiológico

Las primeras inferencias paleobiológicas propuestas para los proterochámpsidos se remontan a la descripción original de *Proterochampsia barrionuevoi*, en la cual Reig (1959) define esta especie como “un verdadero cocodrilo”, reconociendo hábitos semiacuáticos para la misma. Esta hipótesis fue aceptada posteriormente por Sill (1967) y por Romer en el marco de su investigación osteológica de *Chanaresuchus bonapartei* y *Gualosuchus reigi* (1971, 1972), sugiriendo hábitos anfibios para los proterochámpsidos basados en caracteres convergentes con los cocodrilos actuales (e.g. hocico largo, cráneo bajo). Del mismo modo, Bonaparte (1978) propuso hábitos anfibios para *Chanaresuchus bonapartei*, fundamentando las semejanzas de los mismos con los del “yacaré” (*Caiman yacare*, *C. latirostris*, *C. crocodilus*), pero destacando que los caimanine actuales presentarían más especializaciones para la vida acuática. En la descripción de *Tropidosuchus romeri* Arcucci (1990) también hace referencia a este tipo de hábitos de vida para el grupo. Es evidente, con base en lo mencionado previamente, que existe un consenso preliminar (basado mayormente en caracteres convergentes) en asignar a los proterochámpsidos como análogos morfofuncionales de los cocodrilos actuales. Las numerosas asignaciones del rol paleobiológico para los proterochámpsidos son congruentes entre sí, determinando un tipo de vida semiacuático para este grupo, pero ninguna de estas aseveraciones se basa en una metodología científicamente actualizada. En este contexto se describe en este capítulo el análisis realizado para conocer e interpretar el rol paleobiológico que pudieron tener los proterochámpsidos de la Formación

Ischigualasto. Debido a la buena preservación de dos de los ejemplares estudiados en esta tesis (PVSJ 606 y PVSJ 567), junto a la gran diversidad de taxones presentes en la mencionada formación, los proterochámpsidos constituyen una importante fuente de datos paleobiológicos que contribuyen al conocimiento del paleoecosistema del Triásico Tardío de esta región.

El análisis realizado comprendió dos instancias, una de ellas consistió en la evaluación de la cinesis craneana de las especies *Chanaresuchus bonapartei* (PVSJ 567) y *Proterochampsa barrionuevoi* (PVSJ 77) y la segunda en la estimación de la masa corporal de los ejemplares PVSJ 567 y PVSJ 606.

8.1. Cinesis craneana. Marco teórico.

La presencia de movimiento relativo de diferentes regiones del cráneo, conocido como cinesis craneana (Anexo 3), ha sido recientemente objeto de numerosos análisis paleontológicos principalmente enfocados a arcosaurios basales y dinosaurios, inclusive forrracos entre otros (e. g. Holliday y Witmer, 2008; Trotteyn et al, 2009; Trotteyn et al, 2010, Degrange *et al*, 2010). Dos tipos diferentes de movilidad craneana, según la localización de la articulación en la región dorsal del cráneo, han sido descritas por Versluys (1910, 1912, 1936) (Figura 50): la metacinesis, presente en especies que tienen articulación entre el dermatocráneo y la región occipital, y la mesocinesis, característica de especies que tiene una articulación ubicada rostralmente al dermatocráneo. A su vez, esta última fue subdividida por Hofer (1949) en dos subtipos: la mesocinesis propiamente dicha y la procinesis (Figura 51). La primera se refiere a la movilidad dentro del neurocráneo (articulación frontal-parietal), mientras que la segunda ocurre entre el neurocráneo y el esqueleto facial (articulación nasal-frontal o entre los nasales). Por otro lado, Lordansky (1990) refirió a la neurocinesis como la capacidad de movimiento que existe entre la caja craneana y el paladar en la región de la articulación basipterigoides-pterigoides.

Los primeros estudios realizados sobre cinesis craneana en diápsidos se realizaron mediante la manipulación de organismos actuales sin vida (e. g. Weishampel, 1984; Iordansky, 1990; Arnold, 1998; Gussekloo y Bout, 2005) y los análisis de cinesis en organismos extintos comenzaron con la manipulación de cráneos de dinosaurios. Este último tipo de estudio mencionado se focalizaba en la presencia de articulaciones sinoviales con superficies articulares lisas, lo cual representaría movilidad de esa región. Por otro lado, se consideraba la ausencia de suturas interdigitadas como referentes de cráneos no móviles (e.g., Mazzetta et al., 1998; Rayfield, 2005). En el análisis de la cinesis de taxones actuales se utilizó la incorporación de tejidos musculares (e.g., Ostrom, 1962; Herrel et al., 1999, 2000), entre los taxones fósiles la información referida a estos tejidos es escasa (e.g., Galton, 1974; Norman, 1984; Weishampel, 1984;), aunque en trabajos recientes se ha comenzado a incorporar (e. g. Holliday y Witmer, 2008, Degrange et al, 2010).

Actualmente numerosos estudios han demostrado que la movilidad intracraneal puede tener lugar independientemente de los antiguos parámetros utilizados por numerosos autores para inferirla (e. g. presencia de articulaciones sinoviales lisas y ausencia de suturas interdigitadas entre los iguánidos, *Agama* es acinético, pero *Uromastyx* cinético; Gorniak et al., 1982; Herrel et al., 2000; Schwenk, 2000; Metzger, 2002; Wu, 2003). Por lo tanto, un animal puede exhibir rasgos que indiquen cinesis craneana, pero no mostrará significativa movilidad intracraneana *in vivo* (Holliday y Witmer, 2008). Es por esta razón que en la presente tesis se utilizan los criterios propuestos por Holliday y Witmer (op. cit) para inferir la cinesis del cráneo de dos especies de proterochámpsidos, ya que estos autores proponen criterios sólidos y modernos para inferir cinesis craneana. En dicho trabajo se reconocen cuatro criterios para analizar la cinesis craneana potencial en taxones fósiles:

1. Presencia de articulación basal sinovial (contacto entre basipterigoideos-pterigoides)
2. Presencia de articulación ótica sinovial (contacto entre cuadrado-escamoso)
3. Indicios de musculatura protractora
4. Conexiones que permitan movilidad cinemática

La presencia de las articulaciones basal y ótica sinoviales es necesaria para el movimiento cinético, la musculatura protractora contribuye a este sistema. Por otro lado, también deben existir conexiones entre los huesos (conexiones permisivas cinemáticas) que no obstruyan el movimiento. Este cuarto criterio es el elemento crucial para inferir cinesis ya que se ha observado que taxones actuales que tienen movilidad intracraneana funcional han modificado o eliminado una serie de huesos cuya presencia impide la presencia de tal movilidad (Metzger, 2002; Evans, 2003). Tal es el caso de los Scumata, los cuales han perdido la barra temporal inferior y presentan articulaciones sinoviales epipterigoideas y pterigocuadradas, desarrollando mesocinesis (Metzger, 2002; Evans, 2003).

8.1.1. Correlatos osteológicos de las articulaciones sinoviales. En las especies actuales las articulaciones sinoviales por lo general dejan marcas en los huesos en los que se insertan, lo cual las caracteriza y las mismas quedan evidenciadas en los restos fósiles, si las condiciones preservacionales lo permiten. Entre los rasgos característicos se encuentra la presencia de elementos óseos complementarios entre sí, tales como aquellos que tienen un elemento cóncavo y el otro convexo. Las superficies articulares de estos huesos pueden ser lisas, lo cual define a una articulación con cartílago durante la vida del animal. Las superficies que presentan estriaciones paralelas, ubicadas distalmente a la superficie articular, indican regiones donde se insertaba la capsula fibrosa de la articulación. Otro rasgo que puede identificarse es la presencia de pequeñas fosas,

ubicadas próximas a las marcas de la capsula fibrosa, las cuales indicarían posibles regiones para la inserción de ligamentos. En la mayoría de los casos estas articulaciones son similares a las encontradas en la mandíbula y el esqueleto apendicular de diápsidos actuales (Holliday y Witmer, 2008: figura 2).

Articulación basal sinovial. La articulación basal es aquella presente entre los pterigoides y los procesos basipterigoideos (Figura 52 y 53). Este tipo de articulación sinovial se encuentra ampliamente distribuida entre los diápsidos, y por lo tanto la conformación anatómica de la misma puede ser evaluada en numerosos taxones de amniotas diápsidos, siendo un buen criterio para evaluar la cinesis craneana. Sin embargo, se ha observado que a pesar del incremento de coosificación general del cráneo presente en algunos dinosaurios (e. g. thyreoforánidos) estos retienen las estructuras cartilaginosas alrededor de los procesos basipterigoideos, así como la condición de “no suturados” con el pterigoides (Holliday y Witmer, 2008). Por lo tanto si bien la presencia de la articulación basal sinovial es necesaria para inferir cinesis craneana, este criterio solo no es suficiente.

Articulación ótica sinovial. En la mayoría de los fósiles de arcosaurios el proceso ótico del cuadrado forma una articulación sinovial con el escamoso y a veces con los procesos paraoccipitales (conformados los procesos laterales del opistótico, el cual está fusionado con el exoccipital). La superficie de esta articulación es lisa en los arcosauriformes basales (e. g. *Chanaresuchus* Romer, 1971), en los Suchia basales (e. g. *Gracilisuchus*), en Parasuchia y los dinosaurios basales (Holliday y Witmer, 2008), lo cual indicaría que esta característica es un rasgo plesiomórfico para Archosauria. Por otro lado, se ha propuesto que la articulación ótica sinovial tiene el potencial de suturarse a lo

largo de la ontogenia del animal en algunos dinosaurios anquilosaurios (op. cit.). La articulación ótica sinovial se presenta en Lepidosauria y Archosauriformes, por ello esta articulación debería representar un rasgo plesiomórfico entre los Diapsida. Por lo anteriormente expuesto se formula que este criterio aislado, si bien es necesario, no es suficiente para inferir cinesis.

8.1.2. *Musculatura protractora*. Las evidencias actuales indican que los músculos protractor y m. elevador pterigoideo estaban presentes en la mayoría de los dinosaurios (Holliday y Witmer, 2008) y sus correlatos osteológicos (músculo preótico y m. elevador pendiente- *levatorpendant*) indican tamaño, dirección y estructura general de los músculos (Holliday, 2006). El musculo elevador pterigoideo en los lepidosaurios y en la mayoría de los dinosaurios estudiados presenta una posición paralela a los procesos basipterigoideos, epipterigoideos y al cuadrado, insertándose dorsalmente a la articulación basipterigoidea (Holliday, 2006; Holliday y Witmer, 2008). De esta manera el músculo elevador pterigoideo es la componente vertical principal de la fuerza de articulación. Por otro lado, el músculo protractor pterigoideo no tiene una dirección única entre los diferentes taxas, componiendo diferentes ángulos respecto al paladar. En el mismo sentido que los criterios anteriores, si bien la musculatura protractora es necesaria para inferir diferentes grados de cinesis craneana, este criterio aislado no es suficiente. Esta se afirma sobre la base de que dichas estructuras musculares están presentes en dinosaurios que tienen cráneos acinéticos, como los ceratópsidos, en los cuales la musculatura protractora se encontraría desarrollada (Holliday y Witmer, 2008). Además, esta musculatura protractora se encuentra presente en *Sphenodon* y otros lepidosaurios actuales con cráneos acinéticos (Schwenk, 2000; Metzger, 2002), reforzando que este criterio aislado no es suficiente para inferir cinesis craneana.

Con base en los cuatro criterios antes mencionados Holliday y Witmer (2008) proponen tres grados diferentes de cinesis craneana (Tabla 3):

- Competente parcialmente cinético. Este estado se presenta en aquellos taxones que presentan todos o algunos de los tres primeros criterios, es decir que tienen una articulación basal sinovial y/o una articulación ótica sinovial y/o musculatura protractora. Pero no se confirma en ellos el criterio que hace referencia a los contactos cinemáticamente permisivos, ni se ha podido comprobar en ellos una validación *in vivo* de cinesis craneana.
- Competente totalmente cinético. Este criterio describe a los taxones que exhiben los cuatro criterios, es decir que tienen articulaciones basal y ótica sinoviales, musculatura protractora y contactos cinemáticamente permisivos. Pero en esta categoría tampoco ha podido realizarse validación de cinesis *in vivo*.
- Cinético. Esta categoría hace referencia a los taxones que cumplen con los cuatro criterios y a los cuales se les ha realizado la validación cinética *in vivo*.
- Acinesis. Esta podría ser una cuarta categoría, pero Holliday y Witmer (2008) proponen un solapamiento de la misma con la primera categoría (a), e incluso con la segunda (b). Un ejemplo de ello lo constituyen los lagartos actuales que pierden movilidad *in vivo*, por lo cual no la consideran como una categoría aparte.

8.2. Resultados obtenidos de la inferencia de cinesis craneana

8.2.1. *Chanaresuchus sp. nov* (PVSJ 567).

La articulación ótica sinovial no pudo observarse directamente sobre el material debido a la forma que caracteriza a la misma, en la cual el escamoso cubre parcialmente al cuadrado. Por esta razón la observación de esta articulación se realizó mediante cortes tomográficos (Figura 54). En los cortes realizados en el eje anteroposterior del cráneo se

observó la articulación ótica (cuadrado-escamoso) presentando la característica estructura de “*peg and socket*” presente entre estos huesos (Romer, 1956). El cuadrado presenta un proceso posterodorsal redondeado que articula con una depresión en la cara posteroventral del escamoso conformando este tipo de articulación. La articulación basal pudo observarse en el material a primera mano (Figura 55), el proceso basipterigoideo izquierdo se encuentra desarticulado, pudiéndose observar en vista ventral. Este proceso no presenta superficies externas que indiquen articulación sinovial, tales como estriaciones paralelas o forámenes. Entre los músculos protractores implicados en la cinesis propuestos por Holliday y Witmer (2008), pudo identificarse a primera mano la inserción del músculo protractor pterigoideo. Anteroventralmente a la entrada del nervio V se observa una zona rugosa sobre la cara lateral del proótico la cual se correlaciona con la inserción del músculo en cuestión (Figura 56). Con base en lo anteriormente expuesto se propone en esta tesis que el ejemplar PVSJ 77 presenta el estado “Parcialmente cinético”

8.2.2. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 77).

El análisis de la articulación ótica de *Proterochampsia barrionuevoi* basado en el ejemplar PVSJ 77 determinó que dicha articulación presenta la misma constitución que la de *Chanaresuchus sp. nov.* (Figura 57). En esta articulación el cuadrado tiene un proceso redondeado, orientado posterodorsalmente en contacto con el escamoso, el cual tiene una depresión que lo recibe formando la característica forma de “*peg and socket*”. La articulación basal de *Proterochampsia barrionuevoi* pudo observarse claramente debido a que los procesos basipterigoideos se encuentran fracturados en la región donde articulan con el pterigoides, de manera que esta articulación se aprecia en vista lateral (Figura 18). Es notable el espacio entre los procesos basipterigoideos y el pterigoides, el mismo presenta un surco de profundidad considerable que recorre toda la zona articular. Este surco podría indicar la presencia de cartílago en la articulación, sin embargo no hay

estrías o forámenes que confirmen dicha aseveración. La región preservada del proótico de *Proterochampsia barrionuevoi* es la que contacta ventralmente con el parabasiesfenoides, sin haberse conservado la región dorsal (Figura 17). Por esta razón no se ha podido evaluar la presencia de la musculatura protractora pterigoidea que se insertaría en la región dorsal del proótico.

Con base en los cuatro criterios propuestos por Holliday y Witmer (2008) se infiere para el ejemplar PVSJ 567, así como para el PVSJ 77 el estado N° 1 “Competente parcialmente cinético”. Esta condición es compartida con el resto de los arcosauriformes basales (Holliday y Witmer, 2008), así como con *Sphenodon* y la mayoría de los dinosaurios, excluyendo a las aves (Figura 50.J). Tanto en las tortugas, en los mamíferos, como en los cocodrilos actuales (*Alligator mississippiensis* y *Caiman latirostris sensu* Trotteyn *et al*, 2010) el estado presente es acinético. Por otro lado, entre Squamata y las aves se presenta tanto el estado “Competente totalmente cinético”, como el “Cinético” reflejando que entre los taxones actuales la cinesis craneana total no es común. Sin embargo en Saurópsida la condición “Competente parcialmente cinético” está presente en los proterochámpsidos y es compartida por el resto de los arcosaurios basales y los dinosaurios

8.3. Estimación de masa corporal. Marco teórico.

Uno de los primeros estudios realizados para estimar la masa corporal fue realizado por Colbert en 1962 para inferir este parámetro en dinosaurios, mediante el uso de modelos a escala. Desde entonces numerosos autores (e.g. Van Valen, 1969; Western, 1979; Alexander, 1989) han propuesto que las proporciones de los huesos de los miembros cambian como función del peso que los mismos soportan, en estos análisis se han utilizado formulas matemáticas que permiten calcular la masa corporal,

reemplazando el uso de modelos. En trabajos más recientes la medida de la circunferencia del fémur y del húmero de los vertebrados terrestres ha sido relacionada con su peso principalmente en dinosaurios (Anderson *et al*, 1985; Packard *et al*, 2009; Cawley y Janacek, 2009). Incluso se han definido diferentes estimadores de la masa corporal y tamaño en especies actuales de reptiles (*Alligator mississippiensis*) y mamíferos, las cuales se han correlacionado con diferentes medidas del fémur (Farlow *et al*, 2005; Packard *et al*, 2009). Los estudios más modernos referidos al cálculo de la masa corporal han utilizado el trabajo realizado por Anderson *et. al.* (1995) para inferir la masa corporal a los amniotas en general (e.g. Heckert *et al*, 2010, Packard *et al* 2009).

El trabajo de Anderson (1995) presenta un set de datos comprendido por mamíferos, reptiles y aves. Las especies de mamíferos cuadrúpedos suman 33, las cuales se conforman por animales de talla pequeña como micro-roedores (47 gr), hasta grandes animales como los elefantes (5897 kg). De esta manera, el autor obtuvo dos estimadores de masa corporal, los cuales aplicó a especies fósiles de dinosaurios cuadrúpedos y bípedos. Sus resultados los comparó con los obtenidos en trabajos anteriores (uso de modelos a escala) y propuso que existe una diferencia entre ambos resultados, ajustándose mejor aquellos procedentes de regresiones estadísticas que los que son producto del uso de modelos. En este marco se establece la base del análisis de masa corporal propuesto en esta tesis ya que el trabajo mencionado anteriormente presenta una metodología precisa y probada, mediante la cual el cálculo de la masa corporal es sólido y confiable

Habitualmente los análisis de la masa corporal han proporcionado importantes datos sobre la fisiología y ecología de diferentes especies (Peters, 1983; Calder, 1984; Paladino *et al.*, 1990; Seebacher *et al.*, 1999; Grigg and Seebacher, 2000; McNab, 2002, Heckert *et al*, 2010), por esta razón se utiliza esta información para inferir algunos aspectos de la paleoecología de los proterochámpsidos.

8.4. Resultados obtenidos de la estimación de masa corporal

En lo que se refiere a la masa corporal se obtuvieron los siguientes resultados:

-*Chanaresuchus bonapartei* (PVL 4575)

$$\text{masa corporal} = 0,078 * (19,5 + 28,4)^{2,73} = 0,078 * (47,9)^{2,73} = 0,078 * 38664,81$$

masa corporal= 3.015,85 gramos

-*Chanaresuchus bonapartei* (UNLR 07)

$$\text{Masa corporal} = 0,078 * (19,8 + 28,9)^{2,73} = 0,78 * (48,7)^{2,73} = 0,078 * 40453,31 =$$

masa corporal= 3.155,35 gramos

-*Chanaresuchus sp. nov.* (PVSJ 567)

$$\text{masa corporal} = 0,078 * (34,3 + 51,2)^{2,73} = 0,078 * (85,5)^{2,73} = 0,078 * 188047,46$$

masa corporal= 14.667,70 gramos

-*Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606)

$$\text{masa corporal} = 0,078 * (47,93 + 61,07)^{2,73} = 0,078 * (109)^{2,73} = 0,078 * 364900,4$$

masa corporal= 28.462,23 gramos

-*Tropidosuchus romeri* (PVL 4601)

$$\text{masa corporal} = 0,078 * (12,9 + 20,6)^{2,73} = 0,078 * (33,5)^{2,73} = 0,078 * 14567,67$$

masa corporal= 1.136,46 gramos

Las medidas en gramos obtenidas en base a la aplicación de la fórmula propuesta por Anderson et al. (1995) muestra que la mayor masa corporal es la inferida para *Proterochampsia barrionuevoi* y la menor para *Tropidosuchus romeri*, siendo intermedias entre estos dos las masas de ambas especies del género *Chanaresuchus*.

Adicionalmente, entre los resultados que se refieren a los aspectos dimensionales de los dos ejemplares estudiados se obtuvieron las medidas de longitud total de cada uno de ellos, las cuales fueron tomadas desde el extremo anterior del hocico hasta la última vértebra caudal preservada. La medida del largo de las especies analizadas en esta tesis

son las siguientes: *Chanaresuchus sp. nov.* 95 cm, *Proterochampsia barrionuevoi* 145 cm.

8.5. Breve reseña de los aspectos tafonomónicos y sedimentológicos

Los distintos tipos de preservación que presentan los fósiles provenientes de la Formación Ischigualasto ha permitido definir nueve clases tafonómicas (Colombi, 2006). Estas clases fueron caracterizadas principalmente por el grado de meteorización, articulación y permineralización de los restos. Según dicha autora los especímenes de proterochámpsidos analizados en esta tesis corresponden a la Clase tafonómica B (Tabla 5).

El material estudiado se encuentra totalmente articulado, ya que la mayoría de los huesos del esqueleto se encuentran manteniendo la disposición que los mismos debieron tener *in vivo*. No se presenta selección por tamaños de las piezas óseas, es decir que los huesos de cada ejemplar se encuentran juntos sin diferenciarse entre pequeños y grandes (e.g. las pequeñas falanges de los miembros traseros están articulados con la tibia y la fíbula, y estas además lo hacen con el fémur) (Figura 20). Asimismo, se encuentra preservado el 90% del total del resto esquelético, faltando solamente los autopodios delanteros de ambos ejemplares (PVSJ 567 y PVSJ 606), lo que indicaría que ambos ejemplares se preservaron cerca del lugar en el que se produjo su muerte, ya que los rasgos que dejaría el transporte (tales como desarticulación y selección) no se manifiestan en estos esqueletos. Por lo anteriormente mencionado, se infiere que el lugar donde ambos ejemplares murieron y donde los mismos desarrollaron parte de su vida, debió tener las características que reflejan la sedimentología de los sedimentos que los contienen.

La sedimentología de la Formación Ischigualasto está caracterizada por una secuencia fluvial compuesta por facies areniscosas y facies de lodos y arcillas (Bodenbender, 1911, Colombi, 2001). La primera facie corresponde a depósitos de

canales fluviales y la segunda a depósitos de llanuras de inundación (Colombi, 2001). Entre las llanuras de inundación se destacan albardones proximales y distales, lóbulos de derrame y canales abandonados (Milana y Alcober, 1994). Así, la sedimentología de la Formación Ischigualasto ha sido interpretada como referente a cuerpos de agua, particularmente con esquemas de depósitos fluviales y los hábitos semiacuáticos propuestos para los proterochámpsidos encuentran su correlato en la sedimentología que los contiene.

8.6. Análisis de caracteres referidos a la paleobiología

Entre los resultados más significativos de un análisis filogenético es que permite el reconocimiento de la evolución de los caracteres, lo cual posibilita elaborar hipótesis sobre las transformaciones de los estados de los mismos. Con base en lo anteriormente mencionado se puede comprender mejor la historia evolutiva del grupo analizado. Con esta finalidad se seleccionaron en el presente análisis algunos caracteres relacionados con la paleoecología de los proterochámpsidos.

En este contexto se realizó un análisis de la cinesis craneana que se detalla en el siguiente capítulo, pero del cual se discuten aquí sus implicancias evolutivas (Anexo 2 Figura K) con base en el trabajo de Holliday y Witmer (2008).

Entre los rasgos analizados para este tipo de estudio de cinesis se utilizaron los propuestos por Holliday y Witmer (2008) con los cuales se infiere un tipo determinado de cinesis craneana (ver Tabla 3 en el Anexo 4).

El **Nodo 2** (Anexo 2 Figura K), correspondiente a Amniota presenta la condición Competente parcialmente cinética, en la cual se presenta la articulación basal y ótica sinoviales, la musculatura protractora y se mantienen los contactos cinemáticos permisivos.

El **Nodo 3** (Anexo 2 Figura K) referido a Saurópsida presenta diferentes estados

según la agrupación. Así en el **Nodo 6** (Lepidosauria) conformado por Squamata y *Sphenodon* está presente la condición Acinética y Competente parcialmente cinético en el primero y solamente Competente parcialmente cinético en la segunda especie mencionada. Por otro lado, el **Nodo 4**, que representa a los arcosauriformes también presenta diferentes estados, entre los arcosauriformes basales y los proterochámpsidos (**Nodo 5**) se encuentra el estado Competente parcialmente cinético, mientras que en el **Nodo 7** (Archosauria) la condición es la anteriormente mencionada para dinosaurios, Acinético para los cocodrilos actuales y Cinético y/o Competente totalmente cinético para las aves.

De esta manera puede observarse que la distribución de la situación Competente parcialmente cinética es referible a la condición plesiomórfica y que la aparición de cráneos totalmente acinéticos se presenta repetidas veces en Tetrápoda (Mamíferos, tortugas y cocodrilos actuales). De la misma manera la aparición combinada de cráneos cinéticos y Competente totalmente cinético también se da al menos dos veces, lo cual se exhibe en Squamata y Aves. Con base en lo anteriormente mencionado se propone que los proterochámpsidos preservan la condición presente en Tetrápoda (Competente parcialmente cinética), la cual correspondería al estado plesiomórfico. Sin embargo, a diferencia de los lepidosaurios (excepto las serpientes) y las tortugas, los proterochámpsidos presentan lateroesfenoides. Este hueso es una osificación apomórfica del neurocráneo de las arcosauriformes (Clark *et al*, 1993), el cual forma una articulación sinovial con la superficie ventral del frontal o el postorbital. A pesar de la presencia de marcas que indican la existencia de una capsula sinovial, este hueso se encuentra fuertemente suturado con el frontal, situación similar a la encontrada en dinosaurios (Holliday y Witmer, 2008), por lo que el estado Competente parcialmente cinético se conserva, así como la distribución del mismo entre los arcosauriformes.

Otro rasgo paleoecológico importante es la presencia de osteodermos dorsales,

este rasgo ha sido considerado en numerosos análisis paleoecológicos como un indicador del modo de vida (e.g. Kellner, 1987; Buffetaut, 1991; da Silva Marinho *et al*, 2006). Por otro lado, la presencia de estas osificaciones ha sido citada en numerosos estudios como una sinaporfía del clado que incluye a los arcosauriformes más derivados que los erythrosúquidos y proterosúquidos (e. g. Sereno, 1991). Sin embargo, la presencia de estos osteoderms en *Erythrosuchus africanus* (Gower, 2003) ha hecho reconsiderar la distribución de este carácter. Más recientemente Dilkes y Sues (2009) proponen la presencia de osteoderms como sinapomorfía de la agrupación que incluye a todos los arcosauriformes más derivados que *Proterosuchus* y Ezcurra *et al* (2010) formulan que la presencia de estas osificaciones dérmicas es una sinapomorfía del clado que incluye a *Osmolskina* y los arcosauriformes más derivados. En el presente análisis este carácter tiene una distribución que contrasta con los análisis anteriores, ya que mediante la inclusión de *Arizonasaurus babbitti* y *Proterochampsa barrionuevoi* (que no presentan osteoderms), la presencia de osteoderms dorsales podría considerarse como una homoplasia, ya que los osteoderms son un rasgo común a todos los arcosauriformes más derivados que *Proterosuchus* y presentan una reversión en las especies antes citadas (*Arizonasaurus babbitti* y *Proterochampsa barrionuevoi*). Por lo anteriormente mencionado la presencia de osteoderms podría referirse al origen de Archosauomorfa, siendo su ausencia una reversión al estado original.

8.7. Conclusiones

- Al evaluar los criterios propuestos por Holliday y Witmer (2008) en *Chanaresuchus sp. nov.* (PVSJ 567), se determinó que el mismo no cumple con el primero de ellos, debido a que la articulación basal no presenta estriaciones paralelas, ni forámenes pequeños, por lo tanto no debió tener cápsula sinovial que permitiera movimiento intracraneal. El segundo criterio sí se cumple ya que, mediante imágenes

tomográficas, se observó claramente la articulación ótica, la cual es sinovial para todos los arcosaurios (Holliday y Witmer, 2008). Por otro lado, se identificaron marcas dejadas por los músculos protractores (referentes del tercer criterio) sobre el proótico, pero no es posible la validación *in vivo*. Por lo tanto, al inferir la capacidad del grado de cinesis para este ejemplar, se concluyó que el mismo presenta el estado cinético N° 1 “**Competente Parcialmente Cinético**”.

- Con base en la ausencia de estriaciones y forámenes en la articulación basal del cráneo de *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 77) se concluye que el mismo no presentaba cápsula sinovial, no cumpliendo el primero de los criterios propuestos (Holliday y Witmer, 2008). La articulación ótica de *Proterochampsia barrionuevoi* cumple con el segundo criterio, ya que al igual que el resto de los arcosaurios, la misma debió tener estructuras cartilaginosas que permitieran el movimiento de esta región (Holliday y Witmer, 2008). Ante la falta de evidencias de la presencia de musculatura protractora pterigoidea y de la validación *in vivo* se infiere que la capacidad de cinesis para este ejemplar es el estado cinético N°1 “**Competente Parcialmente Cinético**”.

- Este grado de cinesis es compartido con el propuesto por Holliday y Witmer (2008) para la mayoría de los dinosaurios predadores. De esta manera, con base en las comparaciones anteriormente mencionadas, debería esperarse que los proterochámpsidos hayan tenido un hábito de alimentación similar al anteriormente mencionado para los dinosaurios predadores (*sensu* Holliday y Witmer, 2008). Futuros estudios de la microestructura dentaria, reconstrucción de la musculatura aductora craneana (EPB) y su función mediante el Análisis de Elementos Finitos de los proterochámpsidos deberán complementar y corroborar la hipótesis referida al modo de alimentación de los mismos.

- Según el grado de articulación de los restos analizados y las características tafonómicas de los mismos, se asume que los ejemplares de la presente tesis tuvieron poco o nulo transporte *post mortem*, de manera que vivían en un lugar caracterizado por los mismos aspectos sedimentológicos de los estratos que los contenían. Por lo cual, se podría concluir que los proterochámpsidos aquí analizados debieron desarrollar gran parte de su vida en cuerpos de agua, o cerca de ellos. Sin embargo, estudios microanatómicos futuros podrán dar mayor solidez a esta hipótesis referida al modo de vida del grupo.

- Las medidas de las circunferencias obtenidas del húmero y del fémur de los ejemplares aquí estudiados permitieron estimar la masa corporal de los mismos. Con base a esto se postula que la especie de menor masa es *Tropidosuchus romeri*, mientras que *Chanaresuchus* presentaría una masa intermedia y *Proterochampsia barrionuevoi* sería la especie de mayor masa corporal. Puede observarse que las especies procedentes de la Formación Los Chañares son de menores proporciones que las halladas en la Formación Ischigualasto. Esta diferencia también es observada entre las dos especies de *Chanaresuchus* procedentes de ambas formaciones, es decir que *Chanaresuchus sp. nov.* debió tener mayor masa que *Chanaresuchus bonapartei*. Sin embargo, deberán realizarse futuros análisis paleohistológicos y morfométricos que contribuyan a identificar la condición ontogenética de los ejemplares analizados en esta tesis.

- Si bien esta tesis presenta algunas características paleobiológicas de los proterochámpsidos (cinesia craneana y estimación de masa corporal), para dilucidar los nichos ecológicos que estos ocupaban serán necesarios futuros estudios dirigidos a la interpretación de estructuras histológicas, las cuales han proporcionado datos importantes sobre este ítem (e.g. Canoville y Laurin, 2010). También completaría el estudio paleobiológico de los proterochámpsidos el análisis anatómico de las estructuras blandas

que ocupaban la cavidad cerebral durante la vida del animal (*molde endocraneano*), de esta manera determinando el tamaño y ubicación relativa de diferentes órganos (e.g. bulbo olfatorio) se puede conocer el modo de vida (e.g. acuático, semiacuático) que desarrolló una especie determinada.

CAPÍTULO 9

Bibliografía

- Alcober, O.A. & Parrish, J.M. 1997. A new poposaurid from the Upper Triassic of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17(3): 548-556, 6 figs.
- Alexander, R.M. 1989. Dynamics of dinosaurs and other extinct giants. New York: Columbia University Press 1-167.
- Anderson, J.F., Hall-Martin, A. y Russell, D.A. 1985. Long-bone circumference and weight in mammals, birds and dinosaurs. *J. Zool. (Lond.)* 207, 53–61.
- Archangelsky, M. 2005. Principios de Sistemática Cladista y sus Aplicaciones. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco 1-432.
- Archangelsky, S. y Brett, D. W. 1961. Studies on Triassic plants from Argentina. I. *Rhexoxilon* from the Ischigualasto Formation. *Philosophical Transactions Royal Society of London*, 244B: 1-19.
- Arcucci, A. 1989 a. Locomotor structures in the Middle Triassic Archosaurs from Los Chañares (La Rioja, Argentina). *Historical Biology* 3: 85-95.
- Arcucci, A. B. 1989 b. Revisión preliminar de *Proterochampsia* Reig 1959 (Triásico Superior de Argentina y Brasil). *Ameghiniana*, 26: 3-4.
- Arcucci, A. 1990. Un nuevo Proterochampsidae (Reptilia-Archosauriformes) de la fauna local de Los Chañares (Triásico Medio), La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 27: 365–378.
- Arcucci, A. B. 1996. Phylogenetic analysis of the Proterochampsidae and its relationships to basal archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* (Supplement), 16: 20A.
- Arcucci, A. B. 2010. Systematics and phylogeny of the Proterochampsidae (Reptilia, Archosauriformes) from the Triassic of Argentina and Brazil. X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. VII Congreso Latinoamericano de Paleontología. La M. J. Trotteyn
- Revisión osteológica, análisis filogenético y paleoecología de Proterochampsidae (Reptilia - Archosauriformes)* **216**

- Plata, Argentina pp. 69.
- Arnold, E. N. 1998. Cranial kinesis in lizards: variations, uses, and origins. En: M. Hech, R. Macintyre, and M. Clegg (eds.) *Evolutionary Biology* Volume 30. Plenum Press, New York 323–357
- Barberena, M. C. 1982. Uma nova espécie de *Proterochampsia*, *P. nodosa* sp. nov. do Triássico do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 54: 127–141.
- Barberena, M. C y Dornelles, J. E. F. 1998. A new morphological configuration of the skull and lower jaw of *Cerritosaurus binsfeldi* Price 1946 after the elimination of distortions caused by taphonomic processes. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 70 (3): 469-476.
- Baumel, J. J. y Witmer, L. M. 1993. Osteologia. En: Baumel, J. J., King, A. S., Breazile, J. E., Evans, H. E. y Vanden Berge, J. C., (eds.) *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium*. Second Edition. Cambridge, Massachusetts: Publications of the Nuttall Ornithological Club 23: 45-132.
- Beherensmeyer, A.K., Kidwell, S.M., y Gastaldo, R.A. 2001, Taphonomy and paleobiology. *The Paleontological Society*. 26:(4). 103–144.
- Bennett, S. C. 1996. The phylogenetic position of the Pterosauria within the Archosauriforms. *Zoological Journal of the Linnean Society* 118:261–308.
- Benton, M. J. 1990. Origin and interrelationships of dinosaurs. En Weishampel DB, Dobson P, Osmolska H, eds. *The dinosauria*. Berkeley, CA: University of California Press, 11–30.
- Benton, M. J. 2004. Origin and relationships of Dinosauria; pp. 7–19 in *The Dinosauria* D. B. Weishampel, P. Dodson, and H. Osmolska (eds.), 2nd ed. Berkeley, California. University of California Press.
- Benton, M. J. and J. M. Clark. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. In *The phylogeny and classification of the tetrapods*, ed. M. J. Benton, 295-338. Oxford, Clarendon Press.
- Bonaparte, J. F. 1969. Datos sobre la evolución paleoecológica en las formaciones Triásicas de

- Ischigualasto-Villa Unión. *Acta Geológica Lilloana*, 10: 191-205.
- Bonaparte, J. F. 1970. Annotated list of the South American Triassic tetrapods. En : Haughton, S. H. Second Gondwana Symposium. South Africa. July to August 1970. Proceedings and Papers. Council for Scientific and Industrial Research, Pretoria.
- Bonaparte, J. F. 1971. *Cerritosaurus binsfeldi* Price, tipo de una nueva familia de tecodontes (Pseudosuchia-Proterochampsia). *Anais da Academia Brasileira de Ciencias* 43: 417–422.
- Bonaparte, J. F. 1973. Edades/Reptil para el Triásico de Argentina y Brasil. V Congreso Geológico Argentino, Villa Carlos Paz, Córdoba. Actas III: 93-129.
- Bonaparte, J. F. 1975. Sobre la presencia del laberintodonte *Pelorocephalus* en la Formación Ischigualasto y su significado estratigráfico. Actas I Congreso Argentino Paleontológico y Estratigráfico, 1, Tucumán.
- Bonaparte, J. F. 1978. El Mesozoico de América del Sur y sus Tetrápodos. *Opera Lilloana*, 26:1-596.
- Bonaparte, J. F. 1979. Faunas y Paleobiogeografía de los tetrápodos mesozoicos de América del Sur. *Ameghiniana*, XVI: 217-236
- Bonaparte, J. F. 1982. Classification of the Thecodontia. *Geobios Mémoire Special* 6: 99-112.
- Bonaparte, J.F. 1963. *Promastodonsaurus bellmani*, n. g. et n. sp., capitosáurido del Triásico medio de Argentina (Stereospondyli-Capitosauroida). *Ameghiniana*, 3 (3): 67-78.
- Bonaparte, J.F. 1997. El triásico de San Juan-La Rioja Argentina y sus dinosaurios. Digital Tech s.r.l., *Museo Argentino de Ciencias Naturales*, pp. 190.
- Bossi, G. E. 1971. Análisis de la Cuenca Ischigualasto-Ischichuca. Primer Congreso Hispano-Luso-Americano de Geología Económica, Madrid. 2, Sec. 1 (Geol).
- Bremer, K. 1988. The limits of amino-acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution* 42: 795-803
- Brochu, C. A. 2001. Progress and future in archosaur phylogeny. *Journal of Paleontology* 75: 1185– 1201.

- Broom, R. 1903. On a new reptile *Proterosuchus fergusi* from the Karoo beds of Tarkastad, South Africa. *Annals of the South African Museum* 4: 158–164
- Broom, R. 1905. Notice of some new fossil reptiles from the Karoo beds of South Africa. *Records of the Albany Museum* 1: 331–337.
- Broom, R. 1913. Note on *Mesosuchus browni* Watson and on a new South African Triassic pseudosuchian (*Euparkeria capensis*). *Records of the Albany Museum* 2: 394–396.
- Browe, A. V. Z. y Schawaroch, V. 1996. Three steps to homology assessment. *Cladistics* 12: 265–272
- Brusatte, S. L., M. J. Benton, M. Ruta, and G. T. Lloyd. 2008. Superiority, competition, and opportunism in the evolutionary radiation of dinosaurs. *Science* 321: 1485–1488
- Cabrera, A. 1943. El primer hallazgo de terápsidos en la Argentina. *Notas del Museo de La Plata, Paleontología*, 55: 317–331.
- Calder, W. A., III. 1984. Size, function, and life history. *Harvard University Press*, Cambridge, Massachusetts, 431 pp.
- Camp, C. L. 1930. A study of the phytosaurs, with description of new material from North America. *Memoirs of the University of California* 10: 1–174
- Carpenter, J. M. 1996. Uninformative bootstrapping. *Cladistics* 12: 177–181
- Cawley, G. C. y Janacek, G. J. 2010. On allometric equations for predicting body mass of dinosaurs. *Journal of Zoology* 280 (2010) 355–361
- Cheng, Z. W. 1980. Vertebrate fossils. In: Mesozoic stratigraphy and paleontology of the Shan-GanNing Basin. Vol. 2, 115–171. *Beijing: Publishing House of Geology*.
- Claessens L. P., O'Connor P. M., Unwin D. M. 2009. Respiratory Evolution Facilitated the Origin of Pterosaur Flight and Aerial Gigantism. *PLoS ONE* 4(2).
- Claessens, L. P. A. M. 2004. Dinosaur gastralia: origin, morphology, and function. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24(1): 89–106.
- Colombi, C. E. 2001. Tafonomía de la Formación Ischigualasto. Disertación de Tesis de

- Licenciatura Inédita. Universidad Nacional de San Juan 1-227.
- Colombi, C. E. 2006. Tafonomía de la Formación Ischigualasto. Tesis Doctoral Inédita. Universidad Nacional de San Juan 1-302.
- Cox, C. B. 1964. New Triassic dicynodonts from South America, their origins and relationships. *Philosophical Transactions Royal Society of London*, 248: 457-516.
- Cruickshank, A. R. I. 1975. The affinities of *Proterochampsia barrionuevoi* Reig. *Palaeont. Afr.* , 18: 133-135.
- Currie, B. S., Colombi, C. E., Tabor, N. J., Shipman, T. C. y Montañez, I. P. 2009. Stratigraphy and architecture of the Upper Triassic Ischigualasto Formation, Ischigualasto Provincial Park, San Juan, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 27: 74–87.
- Da Rosa, A. A. 2009. Vertebrados Fósseis de Santa Maria e Região. *Universidade Federal de Santa Maria*. Brasil 1-277.
- Daudin, F.M. 1801. Histoire Naturelle, Générale et Particulière des Reptiles. Tome 2. Paris: Dufart
- Degrange F. J., Tambussi C. P., Moreno K., Witmer L. M., Wroe S. 2010. Mechanical Analysis of Feeding Behavior in the Extinct “Terror Bird” *Andalgalornis steulleti* (Gruiformes: Phorusrhacidae). *PLoS ONE* 5(8): 1-7 doi:10.1371.
- De Pinna, M.C.C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367-394.
- Desojo, J. B., Ezcurra M.D. y Schultz C.L. En prensa. An unusual new archosauriform from the Middle-Late Triassic of southern Brazil and the monophyly of Doswelliidae. *Zoological Journal of the Linnean Society*.
- Dilkes, D. W. 1998. The Early Triassic rhynchosaur *Mesosuchus browni* and the interrelationships of basal archosauromorph reptiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B 353: 501–541.
- Dilkes, D. y Arcucci, A. B. 2009. Revision of *Proterochampsia barrionuevoi* and

- proterochampsidae (Reptilia; Archosauriformes) from the Late Triassic of Argentina and Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29 (3): 88A
- Dilkes, D. y Sues, H. 2009. Redescription and phylogenetic relationships of *Doswellia kaltenbachi* (Diapsida: Archosauriformes) from the Upper Triassic of Virginia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 58–79
- Dornelles, J. F. 1992. *Cerritosaurus binsfeldi* Price 1946 e *Chanaresuchus* sp. (Thecodontia, Proterosuchia, Cerritosauridae), da Formação Santa Maria, Triássico do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Disertación de Maestría. Universidad Federal de Rio Grande do Sul 1-81.
- Dornelles, J. F. 1995. Um tecodonte proterosuchídeo (*Chanaresuchus* sp.) do Triássico do Rio Grande do Sul. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia UBEA/PUCRS. Serie Ciências da Terra*, 1: 62-68.
- Dzik, J. 2003. A beaked herbivorous archosaur with dinosaur affinities from the early Late Triassic of Poland. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 556–574.
- Evans, S. E. 2003. At the feet of the dinosaurs: the origin, evolution and early diversification of squamate reptiles (Lepidosauria: Diapsida). *Biological Reviews* 78(4): 513–555.
- Ewer, R. F. 1965. The anatomy of the thecodont reptile *Euparkeria capensis* Broom. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 248: 379–435.
- Ezcurra, M. D. 2010. Biogeographic analysis of Triassic tetrapods: evidence for provincialisms and driven sympatric cladogenesis in the early evolution of modern tetrapod lineages. *Proceedings of the Royal Society Series B*. Publicado on line (doi:10.1098/rspb.2010.0508).
- Ezcurra, M. D., Lecuona, A. y Martinelli, A. G. 2010. A new basal diapsid archosauriform from the Early Triassic of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 39 (5): 1-18.
- Farlow, J. O., Grant R. H., Ruth M. E., Adam r. C. B., y Wann L. Jr. 2005. Femoral dimensions and body size of *Alligator mississippiensis*: estimating the size of extinct

- mesoeucrocodylians. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25(2): 354–369
- Frenguelli, J. 1948. Estratigrafía y edad del llamado Rético en la Argentina. *Anales de la Sociedad Argentina de Estudios Geográficos GAEA*, 8: 159-309.
- Furin, S., Preto, N., Rigo, M., Roghi, G., Gianolla, P., Crowley, J. L. y Bowring, S. A. 2006. High-precision U–Pb zircon age from the Triassic of Italy: implications for the Triassic time scale and the Carnian origin of calcareous nannoplankton and dinosaurs. *Geology* 34: 1009–1012.
- Galton, P. M. 1974. The ornithischian dinosaur *Hypsilophodon* from the Wealden of the Isle of Wight. *Bulletin of the British Museum of Natural History* 25(1): 1–152.
- Gauthier, J. A. 1984. A cladistic analysis of the higher systematic categories of the Diapsida. Tesis Doctoral Inédita. Universidad de California, Berkeley 1-514.
- Gauthier, J. A. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. *Memoirs of the Californian Academy of Science* 8: 1–55.
- Gauthier, J. A., D. Cannatella, K. De Queiroz., Kleg, A. G., y Rowe, T. 1989. Tetrapod phylogeny. In *The Hierarchy of Life*, eds. B. Fernholm, K. Bremer, and H. Jornvall, 337-353. New York: Elsevier Science Publishers.
- Goloboff, P., Farris, J. y Nixon, K. 2008. TNT: Tree Analysis Using New Technology. Version 1. Programa y documentación pueden conseguirse contactando a los autores, y en www.zmuc.dk/public/phylogeny.
- Gorniak, G., H. Rosenberg y Gans, C. 1982. Mastication in the tuatara, *Sphenodon punctatus* (Reptilia: Rynchocephalia): structure and activity of the motor system. *Journal of Morphology* 171: 312–353.
- Gower, D. J. 1999. Cranial osteology of a new rauisuchian archosaur from the Middle Triassic of southern Germany. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde B* 280: 1–49.
- Gower, D. J. 2002. Braincase evolution in suchian archosaurs (Reptilia: Diapsida): evidence from the rauisuchian *Batrachotomus kupferzellensis*. *Zoological Journal of the Linnean Society*

136: 49–76.

- Gower, D. J. 2003. Osteology of the early archosaurian reptile *Erythrosuchus africanus* Broom. *Annals of the South African Museum* 110: 1–84.
- Gower, D. J. y Nesbitt, S. J. 2006. The braincase of *Arizonasaurus babbitti*—further evidence for the non-monophyly of ‘rauisuchian’ archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26(1): 79–87.
- Gower, D. J., y A. G. Sennikov. 1996. Morphology and phylogenetic informativeness of early archosaur braincases. *Palaeontology* 39: 883–906.
- Gower, D. J., y E. Weber. 1998. The braincase of *Euparkeria*, and the evolutionary relationships of birds and crocodylians. *Biological Reviews* 73: 367–411.
- Gradstein, F. M y Ogg, J. G. 1996. A Phanerozoic time scale. *Episodes* 19: 1–2.
- Grigg, G., y F. Seebacher. 2000. Crocodylian thermal relations: pp. 297–309 en G. C. Grigg, F. Seebacher, and C. E. Franklin (eds.), *Crocodylian Biology and Evolution*. Surrey Beatty and Sons, Chipping Norton, New South Wales, Australia.
- Groeber, P. y Stipanovic, C. P. 1953. Triásico. En Groeber, P. Et al.: Mesozoico. *Geografía de la República Argentina Sociedad Argentina de Estudios Geográficos* GAEA 2: 13–131.
- Gusseklou, W. S. y Bout, R. G. 2005. Cranial kinesis in palaeognathus birds. *J Exp Biol* 208: 3409–3419.
- Heckert, A. B., Lucas, S. G., Rinehart, L. F., Celleskey, M. D., Spielmann J. A. y Hunt A. P. 2010. Articulated skeletons of the aetosaur *Typhothorax Coccinarum* Cope (Archosauria: Stagonolepididae) from the Upper Triassic Bull Canyon Formation (Revueltian: Early-Mid Norian), Eastern New Mexico, Usa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(3): 619–642,
- Hennig, W. 1968. Elementos de una sistemática filogenética. *Manuales Eudeba*, Buenos Aires. Argentina, 353p.
- Herbst, R. 1970. Estudio palinológico de la Cuenca Ischigualasto-Villa unión (Triásico), Provincias de San Juan-La Rioja. *Ameghiniana*, 14: 19–32.

- Herrel, A., De Vree, F., Delheusy, V., y Gans, C. 1999. Cranial kinesis in gekkonid lizards. *Journal of Experimental Biology* 202: 3687–3698.
- Herrel, A., J. Cleuren, y F. De Vree. 2000. Cranial kinesis in geckoes: functional implications. *Journal of Experimental Biology* 203: 1415–1423.
- Hofer, H. 1949. Die Gaumenlücken der Vögel. *Acta Zoologica* 30: 209–248.
- Hoffstetter, R. 1955. Thecodontia. In *Traité de Paléontologie*. Tomo V 665-694.
- Holliday, C. M. 2006. Evolution and function of the jaw musculature and adductor chamber of archosaurs (crocodilians, dinosaurs, and birds). Ph. D. dissertation, Ohio University, Athens, Ohio, 325 pp.
- Holliday, C. M. y Witmer, L. M. 2008. Cranial kinesis in dinosaurs: intracranial joints, protractor muscles, and their significance for cranial evolution and function in diapsids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28 (4): 1073–1088.
- Hunt, A.P., Heckert, A.B., Lucas, S.G., and Downs, A. 2002. The distribution of the enigmatic reptile *Vancleavea* in the Upper Triassic Chinle Group of the western United States. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 21: 269-273.
- Hsiou, A; Adbala, F. y Arcucci, A. B. 2002. Novo registro de Proterocampsídeo (Reptilia, Archosauriformes) do Triássico Médio-Superior do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*: 48-55.
- Huene von, F. 1938. Die fossilen Reptilien des Südamerikanischen Gondwanalandes. En alemán. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaontologie*, 142-151.
- Huene von, F. 1946. Die grossen Stämme der Tetrapoden in den geologischen Zeiten. *Biologisches Zentralblatt*, 65: 268–275.
- Hutchinson, J. R. 2001. The evolution of femoral osteology and soft tissues en the line to extant birds (Neornithes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 131: 169-197.
- Huxley, T. H. 1869. On *Hypsilophodon*, a new genus of Dinosauria. *Proceedings of the Geological Society of London*: 204: 3–4

- Iordansky, N. N. 1990. Evolution of cranial kinesis in lower tetrapods. *Netherlands Journal of Zoology*, 40(1–2): 32–54.
- Juul, L. 1994. The phylogeny of basal archosaurs. *Palaeontologia Africana*, 31: 1–38.
- Kischlat, E. E. 2000. Tecodôncios: a aurora dos arcossáurios no Triássico. En Holz, M. y De Ross, L. F. *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. CIGO/UFRGS.
- Kischlat, E. E. y Schultz, C. L. 1999. Phylogenetic Analysis of *Proterochampsia* (Thecodontia: Archosauriformes). *Ameghiniana* (Suplemento), 36(4): 13R.
- Kluge, A. G. y Farris, J. S. 1969. Quantitative phylogenetic and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*, 18: 1-32
- Kuhn, O. 1966. Die Reptilien. *System und Stammesgeschichte*. Verlag Oeben, München p154.
- Lanyon, S. M. 1985. Detecting internal inconsistencies in distance data. *Syst. Zool.* 34: 397-403
- Long, R. A. y Murry, P. A. 1995. Late Triassic (Carnian and Norian) tetrapods from the southwestern United States. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 4: 1–254.
- López, S. 1996. Estudio estratigráfico secuencial y oleogeoquímico del paleolago Ischichuca – Los Rastros en el Parque Ischigualasto; comparación con los sistemas de Mendoza norte y su relación con la exploración de hidrocarburos, Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de San Juan 1-322.
- Machado, C.B. & Kischlat, E-E. 2003. Novo registro de Rhadinosuchidae (Archosauriformes: Proterochampsia) para o Mesotriássico do Brasil. *Paleontologia em Destaque*, Porto Alegre, 18(44): 47
- Martínez, R. N. 1994. Estratigrafía del Sector Agua de la Peña – Río de la Chilca, Formación Ischigualasto (Triásico Superior), Cuenca de Ischigualasto, San Juan. Tesis de Licenciatura Inédita. Universidad Nacional de San Juan 1-239.
- Martínez, R. N. y Foster, C. 1996. A new canivorous cynodont from the Ischigualasto Formation (Late Triassic, Argentina), with comments on Eucynodont Phylogeny. *Journal of*

- Vertebrate Paleontology*, 16 (2): 285-291.
- Mazzetta, G. V., Fariña, R. A. y Vizcaíno, S. F. 1998. On the paleobiology of the South American horned theropod *Carnotaurus sastrei* Bonaparte. *Gaia* 15: 185–192.
- McNab, B. K. 2003. The Physiological Ecology of Vertebrates: A View from Energetics. *Journal of Mammalogy* 84(2):774-775
- Metzger, K. 2002. Cranial kinesis in lepidosaurs: skulls in motion; pp. 15–46 in P. Aerts, K. D’Août, A. Herrel, and R. Van Damme (eds.) *Topics in Functional and Ecological Vertebrate Morphology*. Shaker Publishing, Maastricht.
- Milana, J. P. y Alcober, O. A. 1994. Modelo tectosedimentario de la Cuenca triásica de Ischigualasto (San Juan, Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 24: 217-235.
- Modesto, S. P. y Sues, H. D. 2004. The skull of the Early Triassic archosauromorph reptile *Prolacerta broomi* and its phylogenetic significance. *Zoological Journal of the Linnean Society* 140: 335–351.
- Mozetic, P. 1975. Tesis doctoral Inédita. Universidad de Buenos Aires.
- Murry, P. A. y Long, R. A. 1989. Geology and Paleontology of Chinle Formation, Petrified Forest National Park and vicinity, Arizona and discussion of vertebrate fossil of the southwestern Upper Triassic. En Lucas, S. G. y Hunt, A. P. *Dawn of the age of dinosaurs in the American Southwest*. New Mexico Museum of Natural History 1-414.
- Nesbitt, S. J. 2003. *Arizonasaurus* and its implications for archosaur divergences. *Philos Trans R Soc London B* 270(Suppl. 2): 234–S237.
- Nesbitt, S. J. 2005. Osteology of the Middle Triassic pseudosuchian archosaur *Arizonasaurus babbitti*. *Historical Biology* 17: 19–47.
- Nesbitt, S. J. 2007. The anatomy of *Effigia okeeffeae* (Archosauria, Suchia), theropod like convergence, and the distribution of related taxa. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 302: 1-55

- Nesbitt, S. J.; Stocker, M. R., Small, B. J. y Downs A. 2009. The osteology and relationships of *Vancleavea campi* (Reptilia: Archosauriformes). *Zoological Journal of The Linnean Society* 157: 814-864
- Norman, D. B. 1984. On the cranial morphology and evolution of ornithomimid dinosaurs. *Symposium of the Zoological Society of London* 52: 521–547.
- Ochev, V.G. 1958. New data on the Triassic vertebrate fauna from the Orenburg Cis-Urals. *Dokladi Akadademia Nauka SSSR* 22: 749– 752.
- Oelrich, T.M. 1956. The anatomy of the head of *Ctenosaura pectinata* (Iguanidae). *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan* 94: 1–122.
- Olsen, P. E., R. W. Schlische, and P. J. W. Gore. (eds.) 1989. Tectonic, Depositional, and Paleocological History of Early Mesozoic Rift Basins, Eastern North America. 28th International Geological Congress. Field Trip Guidebook T351. American Geophysical Union, Washington, DC, 174 pp.
- Osborn, H. F. 1903. The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diapsosauria. *Memoirs of the American Museum of Natural History* 1: 449–507.
- Ostrom, J. H. 1962. On the constrictor dorsalis muscles of *Sphenodon*. *Copeia* 1962: 732–735.
- Owen, R. 1854. Descriptive catalogue of the fossil organic remains of Reptilia and Pisces contained in the museum of the Royal College of Surgeons. London: Taylor and Francis 1-184.
- Packard, G. C., Boardman, T. J. y Birchard, G. F. 2009. Allometric equations for predicting body mass of dinosaurs. *Journal of Zool.* London, 279, 102–110.
- Paladino, F. V., O'Connor, M. P. y Spotila, J. R. 1990. Metabolism of leatherback turtles, gigantothermy, and thermoregulation of dinosaurs. *Nature* 344: 858–860.
- Parker, G. 1974. Posición estratigráfica del “Famatinense” y sus correlaciones. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*. Bs. As 29 (2): 231-247.
- Parker, W. G., y Barton, B. J. 2008. New information on the Upper Triassic archosauriform

- Vancleavea campi* based on new material from the Chinle Formation of Arizona. *Paleontologia Electronica*, 11:1–20.
- Parrish, J. M. 1993. Phylogeny of the Crocodylotarsi, with special reference to archosaurian and crurotarsan monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13: 287–308.
- Peters, R. H. 1983. The Ecological Implications of Body Size. *Cambridge University Press*, Cambridge, United Kingdom, 329 pp.
- Price, L. I. 1946. Sobre um novo pseudosuquio do Triássico Superior do Rio Grande do Sul. *Boletim Divisão de Geología e Mineralogía*, 120: 1–38.
- Raugust, T. 2009. Um nove registro de *Chanaresuchus bonapartei* Romer 1971 (Archosauriforme, Proterochampsidae) para o Triássico Médio Sul-Rio-Graniense e Considerações acerca da sistemática de Proterochampsidae. Tesis de Maestría Inédita. Universidad Federal de Rio Grande do Sul 1-140.
- Rayfield, E. J. 2005. Using finite-element analysis to investigate suture morphology: a case study using large carnivorous dinosaurs. *The Anatomical Record*, 283A: 349–365.
- Reig, O. A. 1958. A cerca de la posición sistemática de la Familia Rausuchidae y del género *Saurosuchus* (Reptilia-Thecodontia). Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicionales de Mar del Plata 1 (3): 73-114.
- Reig, O. A. 1959. Primeros datos descriptivos sobre nuevos reptiles archosauroides del Triásico de Ischigualasto (San Juan, Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 13: 257–270.
- Reig, O. A. 1963. La presencia de dinosaurios saurisquios en los “Estratos de Ischigualasto” (Mesotriásico Superior) de las provincias de San Juan y La Rioja (República Argentina). *Ameghiniana*, 3(1): 3–20.
- Reig, O. A. 1970. The Proterosuchia and the early evolution of the archosaurs; an essay about the origin of a mayor taxon. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 139: 229–292
- Rogers, R. R., Swisher, C. C., Sereno, P. C., Monetta, A. M., Forster, C. A., y Martinez, R. N.

1993. The Ischigualasto tetrapod assemblage (Late Triassic, Argentina) and the $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of dinosaur origins. *Science*, 260: 794–797.
- Rogers, R.; Arcucci, A. B.; Abdala, F.; Sereno, P.; Forster, C.A. y May, C.L. 2001. Paleoenvironment and Taphonomy of the Chañares Formation Tetrapod Assemblage (Middle Triassic), Northwestern Argentina: Spectacular Preservation in Volcanogenic Concretions, *PALAIOS*, v. 16, p. 461-481.
- Romer, A. S. 1956. Osteology of the Reptiles. *Universidad of Chicago Press*, 772 pp.
- Romer, A. S. 1966. Vertebrate paleontology. Third edition. *University of Chicago Press*, Chicago London 1-707.
- Romer, A. S. 1971. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XI: Two new long-snouted thecodonts, *Chanaresuchus* and *Gualosuchus*. *Breviora*, 379: 1–22.
- Romer, A. S. 1972. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna XII. The postcranial skeleton of the thecodont *Chanaresuchus*. *Breviora*, 385: 1-21.
- Schultz, C. L., Scherer, C. M. S., Barberena, M. C. 2000. Biostratigraphy of southern Brazilian middle-upper Triassic. *Revista brasileira de geociências* 30 (3): 491-494.
- Schwenk, K. 2000. Feeding in lepidosaurs pp. 175–291 in K. Schwenk (ed.) Feeding: form, function, and evolution in vertebrates. *Academic Press*, New York.
- Seebacher, F., Grigg, G. C. y Beard, L. A. 1999. Crocodiles as dinosaurs: behavioral thermoregulation in very large ectotherms leads to high and stable body temperatures. *Journal of Experimental Biology*, 202:77–86.
- Senter, P. 2003. New information on cranial and dental features of the Triassic archosauriform reptile *Euparkeria capensis*. *Palaeontology*, 43 (3): 613-621.
- Sereno, P. C. 1991. Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir*, 2: 1–53.
- Sereno, P. C. y Arcucci, A. B. 1990. The monophyly of the crurotarsal archosaurs and the origin of birds and crocodile ankle joints. *Neues Jahrbuch fur Geologie und Paläontologie*, 180:

21–52.

- Sereno, P. C. y Novas, F. E. 1994. The skull and neck of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13: 451–476.
- Shipman, T.C. 2004, Links between sediment accumulation rates and the development of alluvial architecture: Triassic Ischigualasto Formation, Northwestern Argentina. PhD dissertation, Department of Geosciences, University of Arizona, Arizona, 179 pp.
- Sill, W. D. 1967. *Proterochampsia barrionuevoi* and the early evolution of the Crocodylia. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 135: 415–446
- Sill, W. D. 1968. The zoogeography of the crocodylia. *Copeia*, (1): 76-88
- Sill, W. D. 1975. Nuevas interpretaciones de la *Proterosuchus vanhoepeni* (Htn). Evolución de los tecodontes. Pp. 545-553. En: *Paleontologia Africana*, 13:57-60. I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Volumen I. Tucumán.
- Stipanovic, P. N. y Bonaparte, J. F. 1979. Cuenca Triásica de Ischigualasto. Segundo Simposio de Geología Regional Argentina. Córdoba. Volumen 1: 523-575.
- Stipanovic, P. N. y Marsicano, C. A. 2002. *Léxico Estratigráfico de la Argentina* Volumen VIII. Asociación Geologica Argentina. (citado por resumen de Bonaparte, 1973)
- Trotteyn, M. J y Haro J. A. 2009. Primera descripción detallada del neurocráneo de *Proterochampsia barrionuevoi* (Diápsida-Archosauriformes) de la Formación Ischigualasto. *Ameghiniana* 46 (4):52R.
- Trotteyn, M. J. y Haro, J. A. 2010. Primera descripción detallada del neurocráneo de *Chanaresuchus sp* (Diápsida-Archosauriformes) de la Formación Ischigualasto (Triásico Superior-Carniano), San Juan, Argentina. X congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. VII congreso Latinoamericano de Paleontología. La Plata. Argentina 218.
- Trotteyn, M. J. y Haro, J. A. 2010. The braincase of a specimen of *Proterochampsia* Reig (Archosauriformes: Proterochampsidae) from the Late Triassic of Argentina. *Paläontologische Zeitschrift* 85 (1): 1-17. DOI 10.1007

- Trotteyn, M. J., Desojo J. B. y Alcober, O. en prensa. Nuevo material postcraneano de *Saurosuchus galilei* Reig (Archosauria: Crurotarsi) del Triásico Superior del centro-oeste de Argentina. *Ameghiniana*.
- Trotteyn, M. J., Desojo, J. B. y Bona, P. 2010. Análisis del potencial cinético craneano en especies de cocodrilos actuales y su aplicación en arcosauriformes fósiles. X congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. VII congreso Latinoamericano de Paleontología. La Plata. Argentina 122.
- Trotteyn, M. J.; Desojo J. B y Bona P. 2009. Análisis del potencial kinético craneano de un Proterochámsido (Amniota: Archosauriformes) del Triásico Superior (Carniano) de Argentina. *Ameghiniana* 46 (4):52R.
- Van Valen, L. 1969. What was the largest dinosaur? *Copeia*, 1969: 624-626.
- Versluys, J. 1910. Streptostylie bei Dinosauriern, nebst Bemerkungen über die Verwandtschaft der Vögel und Dinosaurier. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 30: 175–260.
- Versluys, J. 1912. Das Streptostylie-Problem und die Bewegung im Schädel bei Sauropsida. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 2 (Suppl. 15): 545–716.
- Versluys, J. 1936. Kranium und Visceralskelett der Sauropsiden. 1. Reptilien; pp. 699–808 in L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius, and W. Lubosch (eds.). *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*, Volume 4. Urban and Schwarzenberg. Berlin.
- Walker, A. D. 1968. *Protosuchus*; *Proterochampsia*; and the origin of phytosaurs and crocodiles. *Geological Magazine*, 105: 1–14
- Walker, A. D. 1970. A revision of the Jurassic reptile *Hallopus victor* (March), with remarks on the classification of crocodiles. *Transactions of the American Philosophical Society* 257 (816): 323-372.
- Weems, R. E. 1980. An unusual newly discovered archosaur from the Upper Triassic of Virginia,

- U.S.A. *Transactions of the American Philosophical Society* 70: 1–53.
- Weishampel, D. B. 1984. Evolution of jaw mechanisms in ornithomimid dinosaurs. *Advances in Anatomy, Embryology, and Cell Biology*, 87: 1–110.
- Welles, S. P. 1947. Vertebrates from the Upper Moenkopi Formation of the Northern Arizona. University of California, *Publications in Geological Sciences*, 27: 241–294.
- Welman, J. 1995. The evolution of the braincase of early diapsids and its bearing on the origin of dinosaurs, crocodiles and birds. Tesis Doctoral Inédita. Faculty of Natural Sciences Department of Zoology and Entomology University of the Orange Free State.
- Westem, D. 1979. Size, life history and ecology in mammals. *Alr. J. Eco.*, 17: 185-204.
- Wiegmann, A. F. A. 1834. Herpetología Mexicana, seu Description Amphibiorum Novae Hispaniae, quae Itineribus Comitibus de Sack, Ferdinandi Deppe et Chr. Guil. *Schiede in Museum Zoologicum Berolinense Pervenerunt*. Berlin: C. G. Lu'deritz pp 46.
- Wu, X. C. 1981. The discovery of a new thecodont from north east Shanxi. *Vertebrata Palasiatica*, 19: 122–132.
- Wu, X. C. 2003. Functional morphology of the temporal region in the Rhynchocephalia. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 40: 589–607.
- Wu, X. C., Liu, J. y Li, J.-L. 2001. The anatomy of the first archosauriform (Diapsida) from the terrestrial Upper Triassic of China. *Vertebrata Palasiatica*, 39:2 51–265
- Yates, A. M. 2003. A new species of the primitive dinosaur *Thecodontosaurus* (Saurischia: Sauropodomorpha) and its implications for the systematics of early dinosaurs. *Journal of Systematic Palaeontology*, 1: 1–42.
- Young, C. C. 1964. The pseudosuchians in China. *Palaeontologia Sinica*, 151: 1–205.
- Young, C. C. 1973. On a new pseudosuchian from Turfan, Sinkiang (Xinjiang). *Memoirs of the Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology of the Academia Sinica*, B 10: 15– 37.

ANEXOS

ANEXO 1 FIGURAS

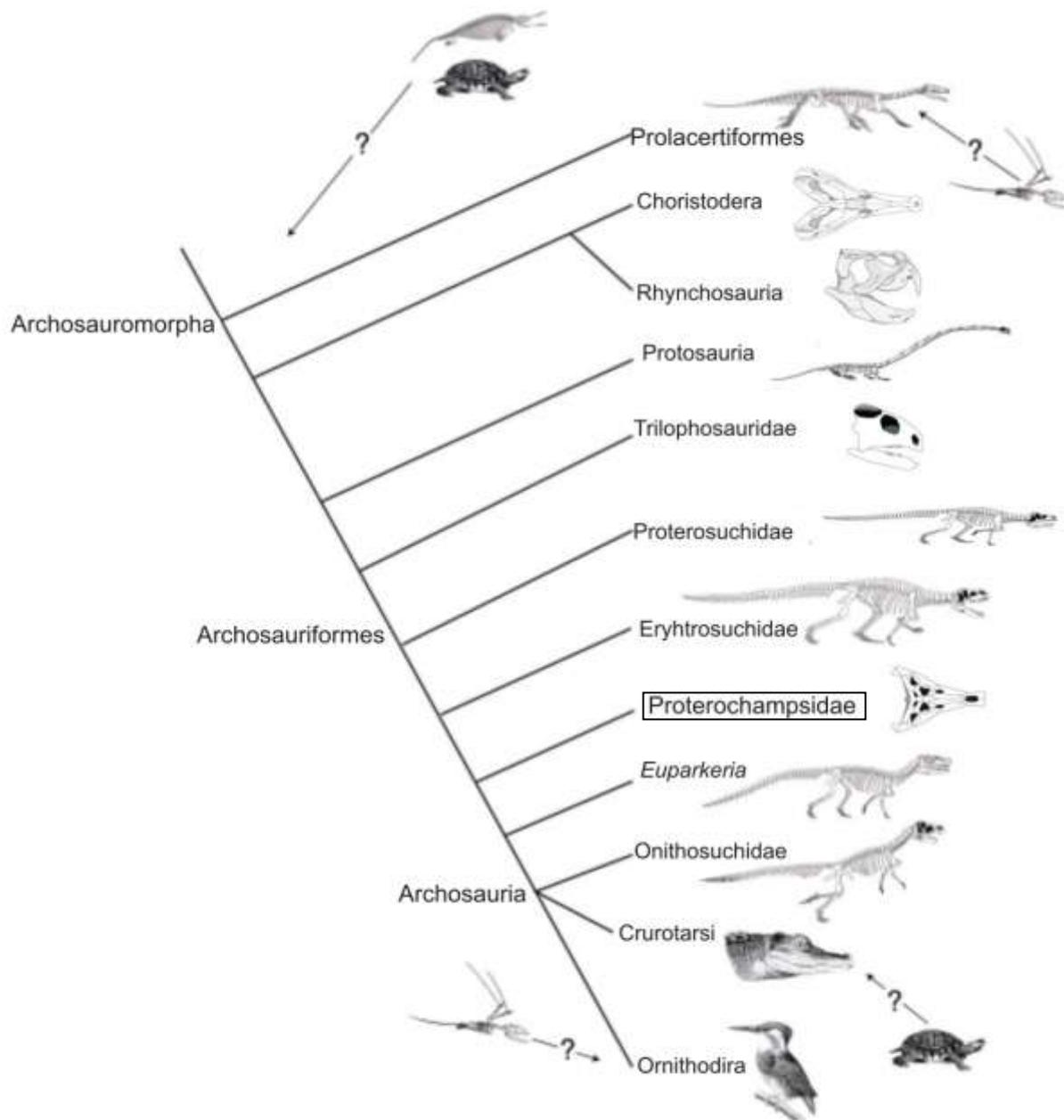


Figura 1. Relaciones filogenéticas establecidas entre los arcosauromorfos (tomado de Brochu, 2001)

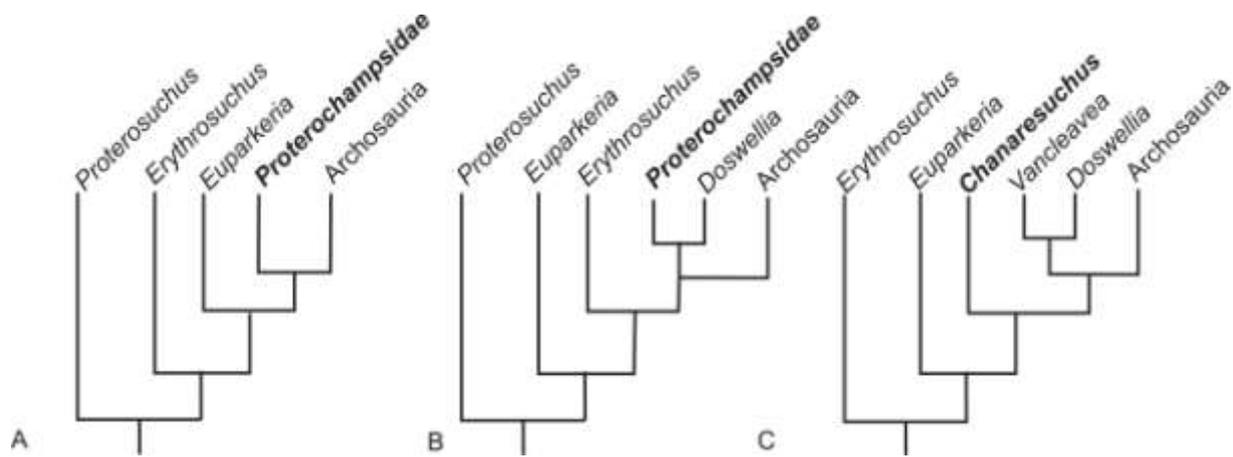


Figura 2. Hipótesis filogenéticas actuales que relacionan a los proterochámpsidos con otros arcosauriformes. A, según Sereno (1991). B, según Dilkes y Sues (2009). C, según Ezcurra *et al* (2010).

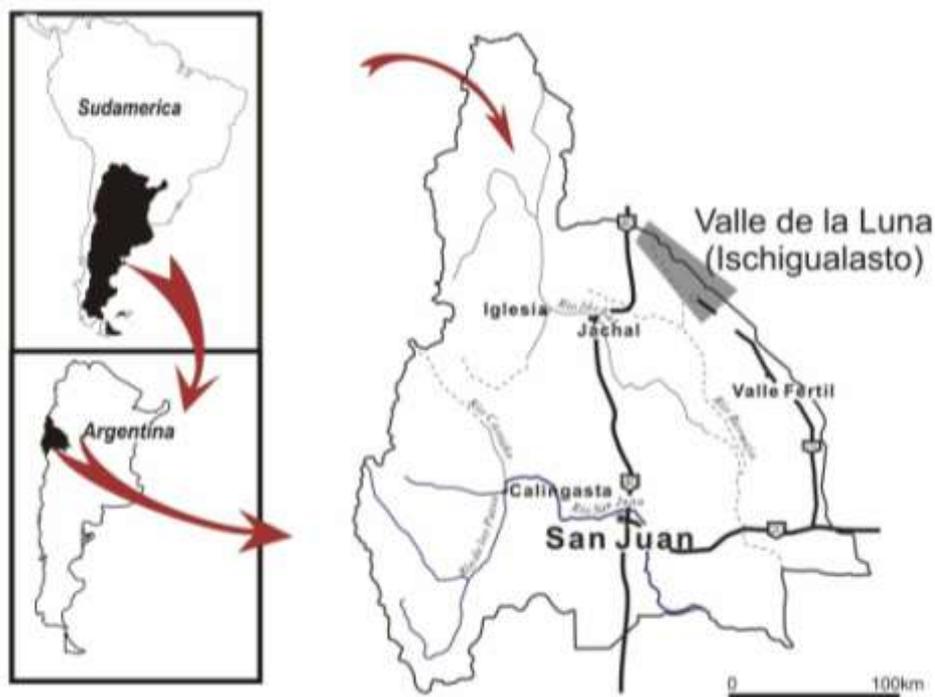


Figura 3. Ubicación geográfica de la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión (tomado de Colombi, 2006)

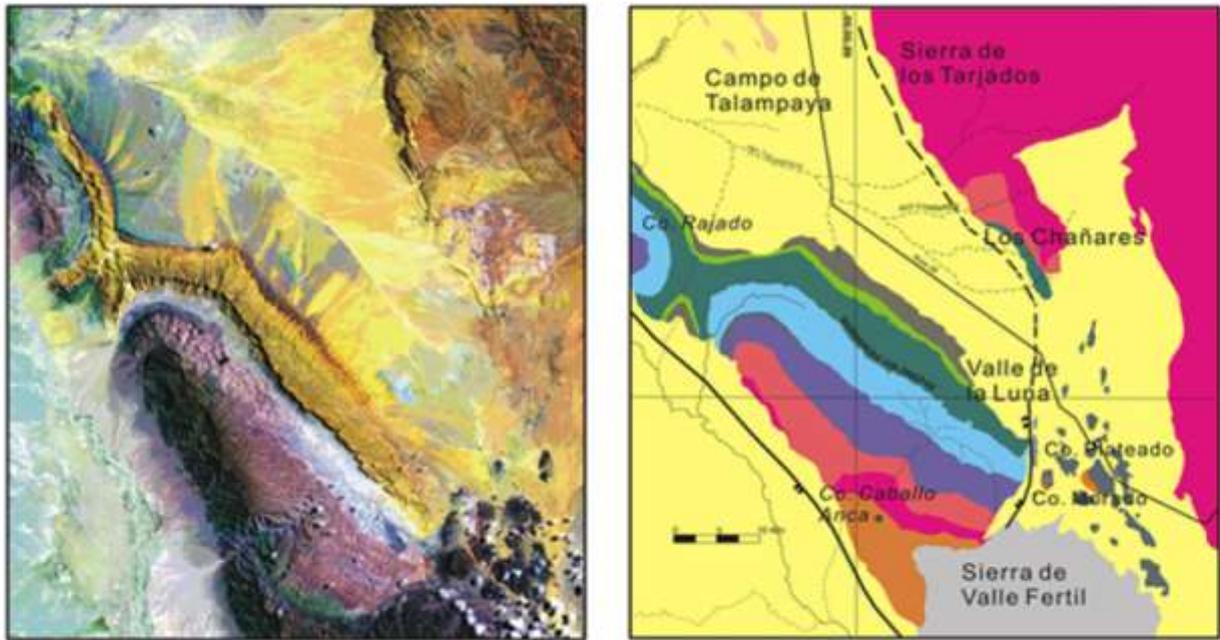


Figura 4. Mapa de ubicación de la cuenca de Ischigualasto. (Modificado de Colombi, 2006).

Referencias:

- | | |
|---------------------------------|---------------------------------|
| ■ Basamento metamórfico | ■ Formación Ischigualasto |
| ■ Formaciones pérmicas | ■ Formación Los Colorados |
| ■ Formación Tarjados/Talampaya | ■ Vulcanitas triásicas |
| ■ Formación Ischichuca/Chañares | ■ Formación Cerro Rajado |
| ■ Formación Los Rastros | ■ Formación Quebrada del Médano |
| | ■ Formaciones terciarias |

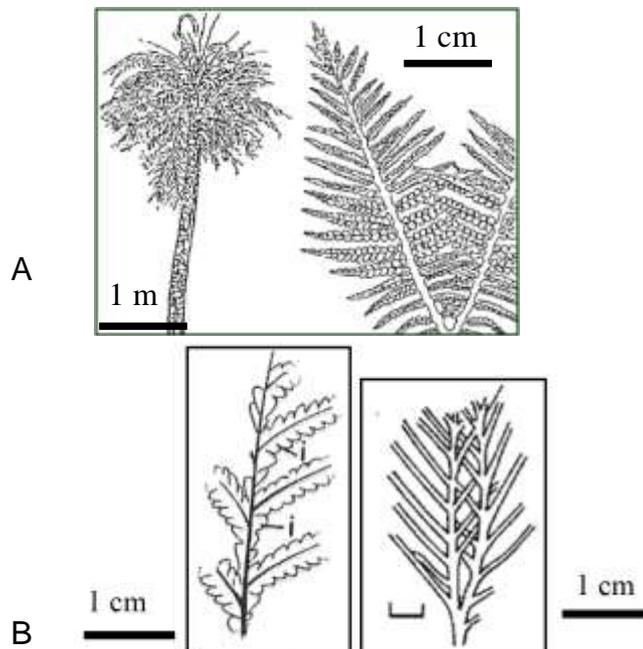


Figura 5. A. Componentes paleoflorísticos de la Formación Ischigualasto. Principales componentes del bosque subtropical esclerófilo ribereño de baja diversidad (*Rhoxoxylon* a la derecha y *Zuberia* a la izquierda) presente en los márgenes de los ríos meandrosos. B. Principales componentes del sotobosque herbáceo-arbustivo (*Xylopteris* a la derecha y *Lepidopteris* a la izquierda) presente en las planicies de inundación.

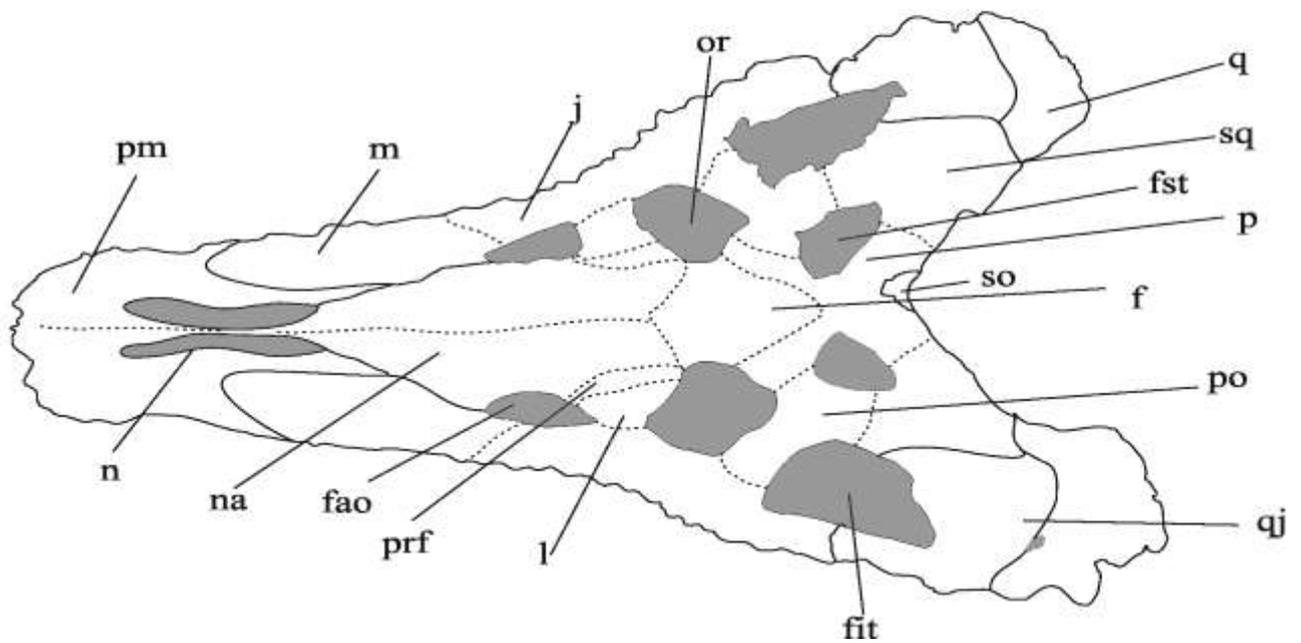
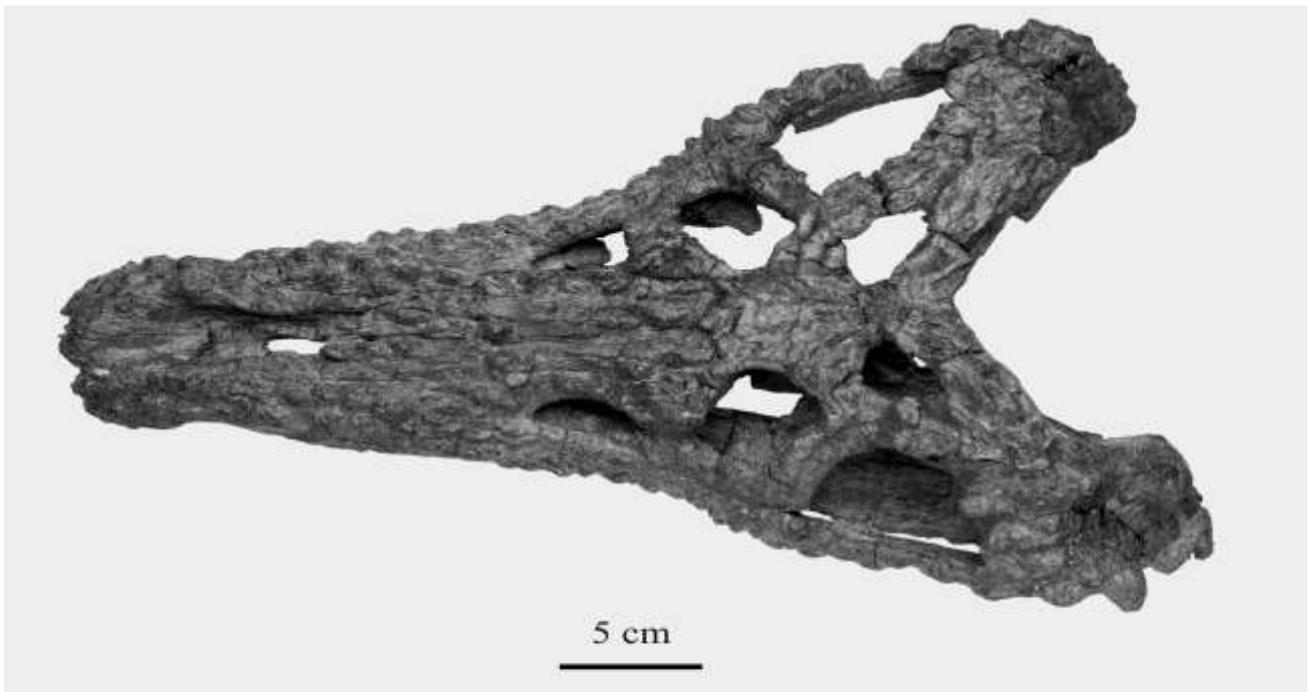


Figura 6. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 77); fotografía y esquema en vista dorsal del cráneo. Referencias: las aberturas craneanas se indican en gris, las líneas discontinuas indican suturas que no se han podido identificar con exactitud; f, frontal; fao, fenestra anterorbitaria, fit, fenestra infratemporal, fst, fenestra supratemporal; j, yugal; l, lacrimal; m, maxilar; n, narinas; na, nasal; or, órbita; p, parietal; pm, premaxilar; po, postorbital; prf, prefrontal; q, cuadrado; qj, cuadradoyugal; so, región donde se debió ubicar el supraoccipital; sq, escamoso.

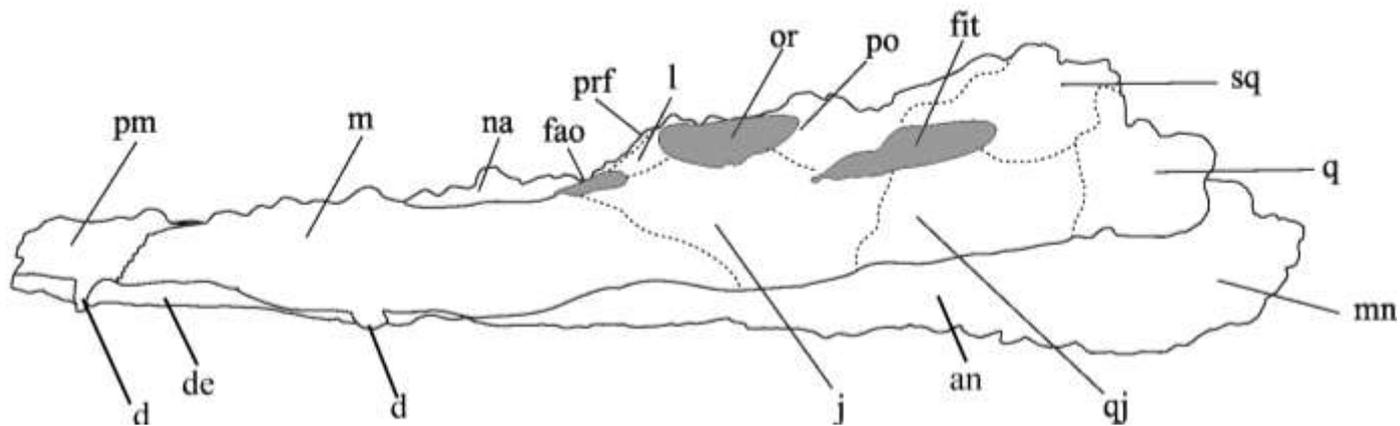
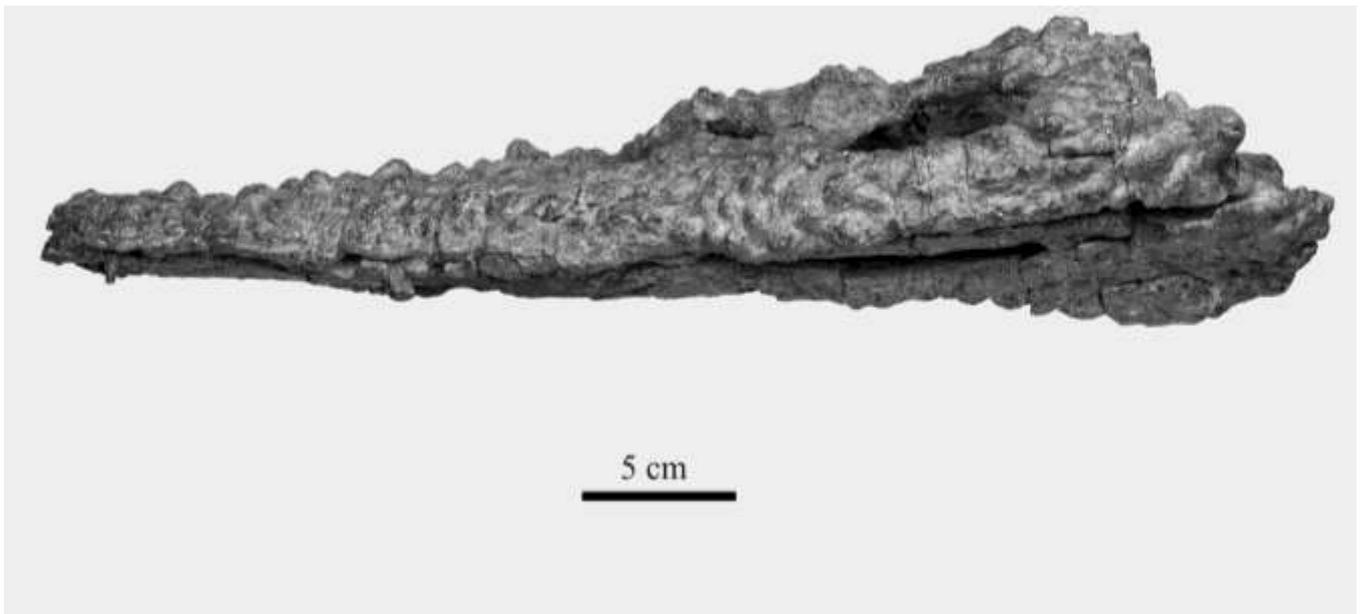


Figura 7. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 77); fotografía y esquema en vista lateral del cráneo. Referencias: el gris se indican las aberturas craneanas, con líneas discontinuas las suturas que no se han podido identificar con exactitud; an, angular; d, diente; de, dentario; fao, fenestra anterorbitaria; fit, fenestra infratemporal; j, yugal; l, lacrimal; m, maxilar; mn, mandíbula; na, nasal; or, órbita; pm, premaxilar; po, postorbital; ; prf, prefrontal; q, cuadrado; qj, cuadradoyugal; sq, escamoso.

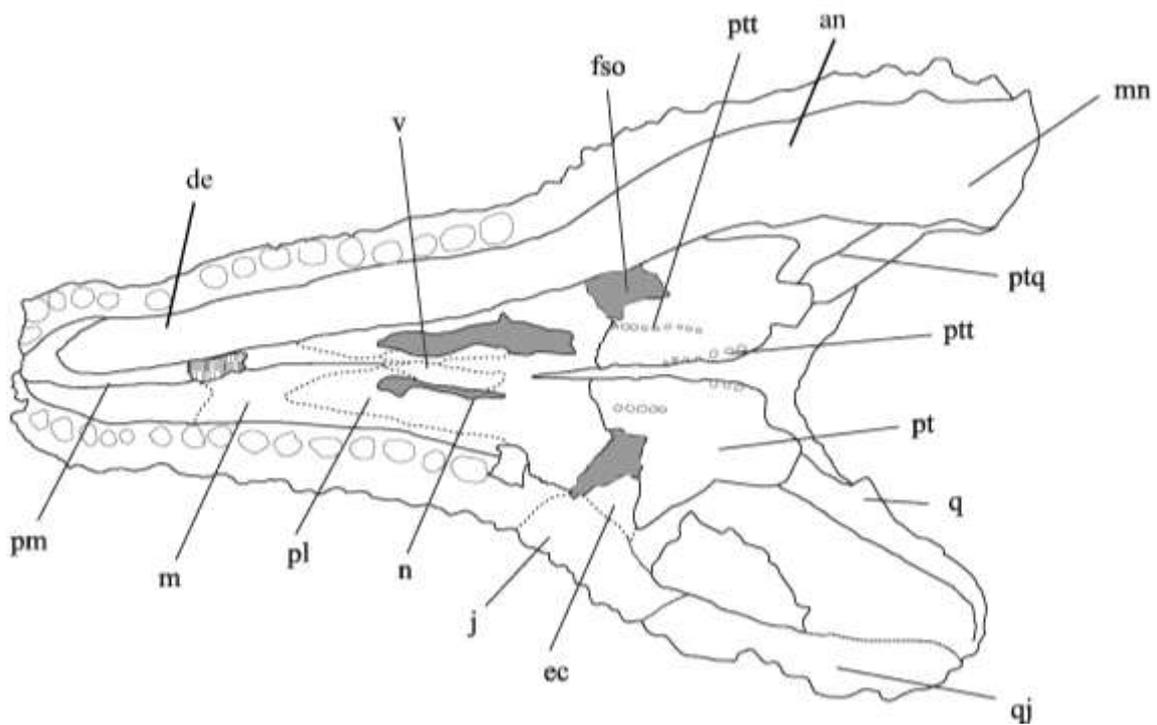
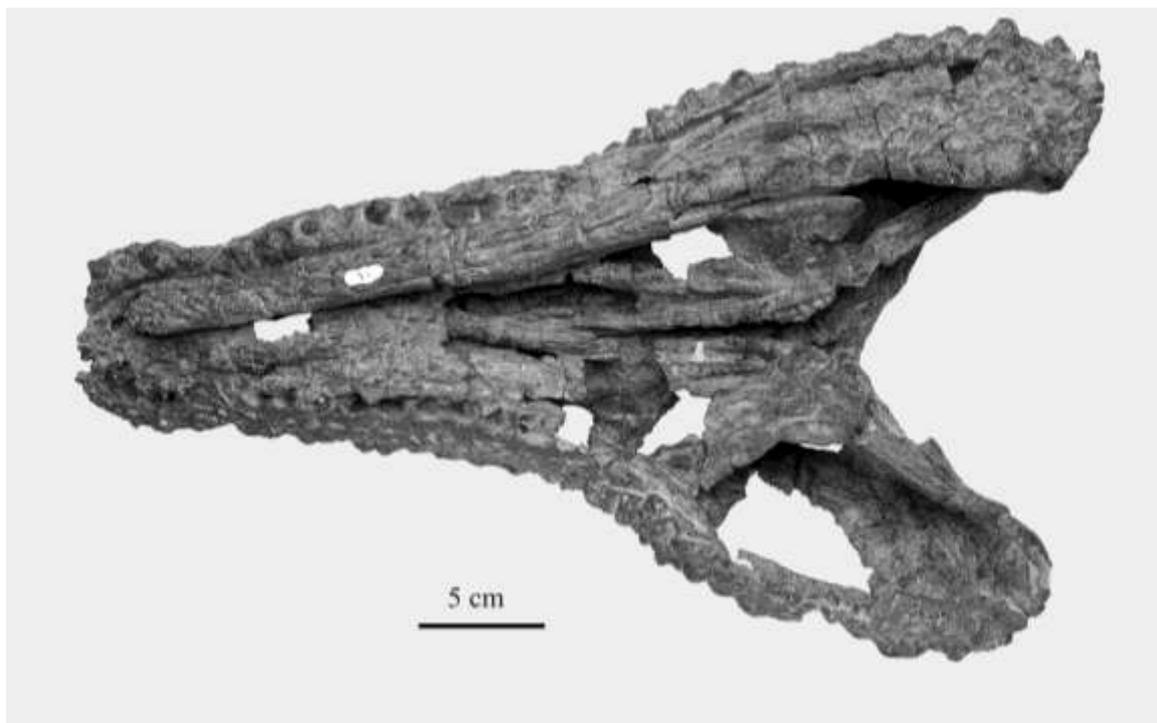


Figura 8. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 77); fotografía y esquema en vista ventral del cráneo. Referencias: en gris la aberturas craneanas, con líneas discontinuas las suturas que no han podido identificarse con exactitud, an, angular; de, dentario; ec, ectopterigoides; fso, fenestra suborbitaria; j, yugal; m, maxilar; mn, mandíbula; n, nasal; pl, palatino; pm, premaxilar; pt, pterigoideos; ptq, rama cuadrada del pterigoideos; ptt, dientes pterigoideos; q, cuadrado; qj, cuadradoyugal; v, vómer.

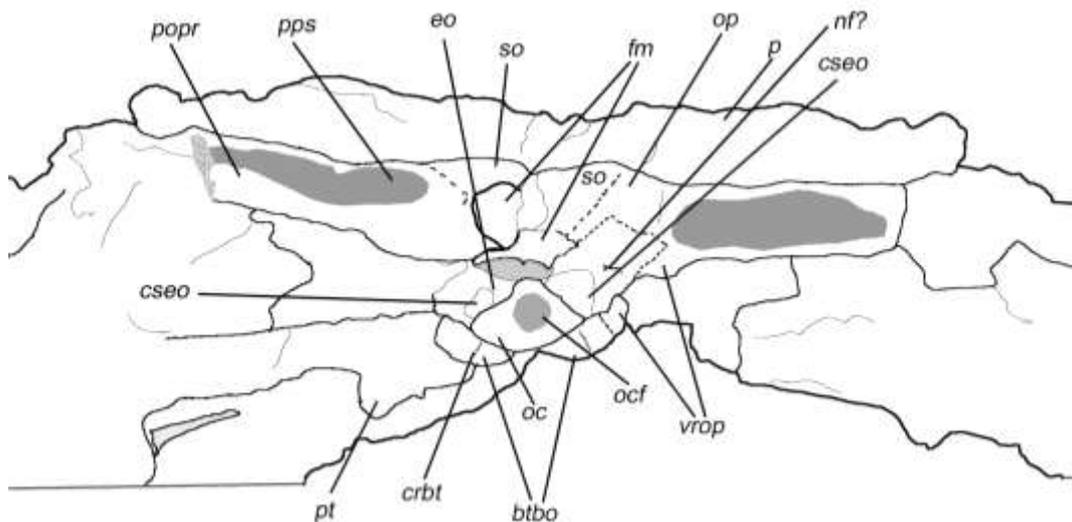
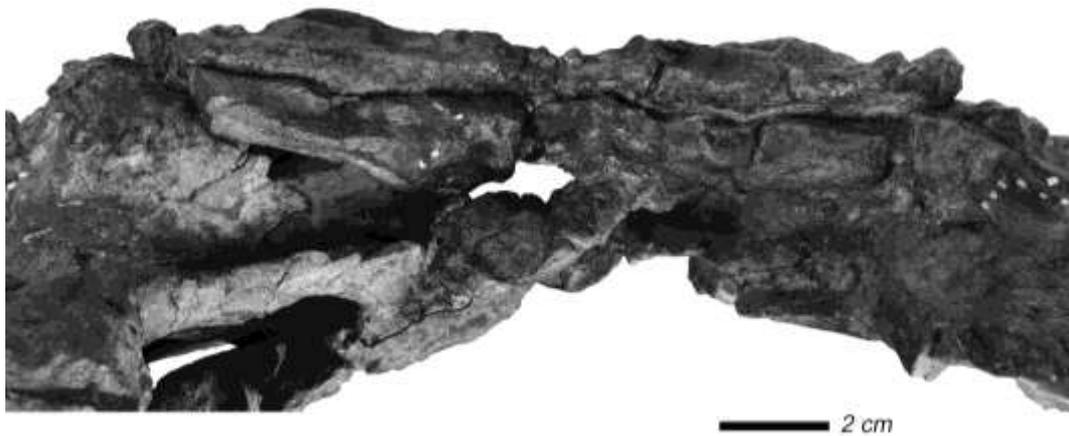


Figura 9. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 77); fotografía y esquema en vista occipital del cráneo. Referencias: en gris oscuro se indican los surcos que recorren los procesos paraoccipitales; btbo: tuberosidad basal del basioccipital; crbt, borde caudal de las tuberosidades basales; cseo, surco caudal del exoccipital; eo: exoccipital, fm: foramen magnum, oc: cóndilo occipital, ocf, fosa del cóndilo occipital; op, opistótico; p: parietal, popr: proceso paroccipital, pps, surcos que recorren los procesos paraoccipitales; pt: pterigoides, so, supraoccipital; vrop, rama ventral del opistótico.

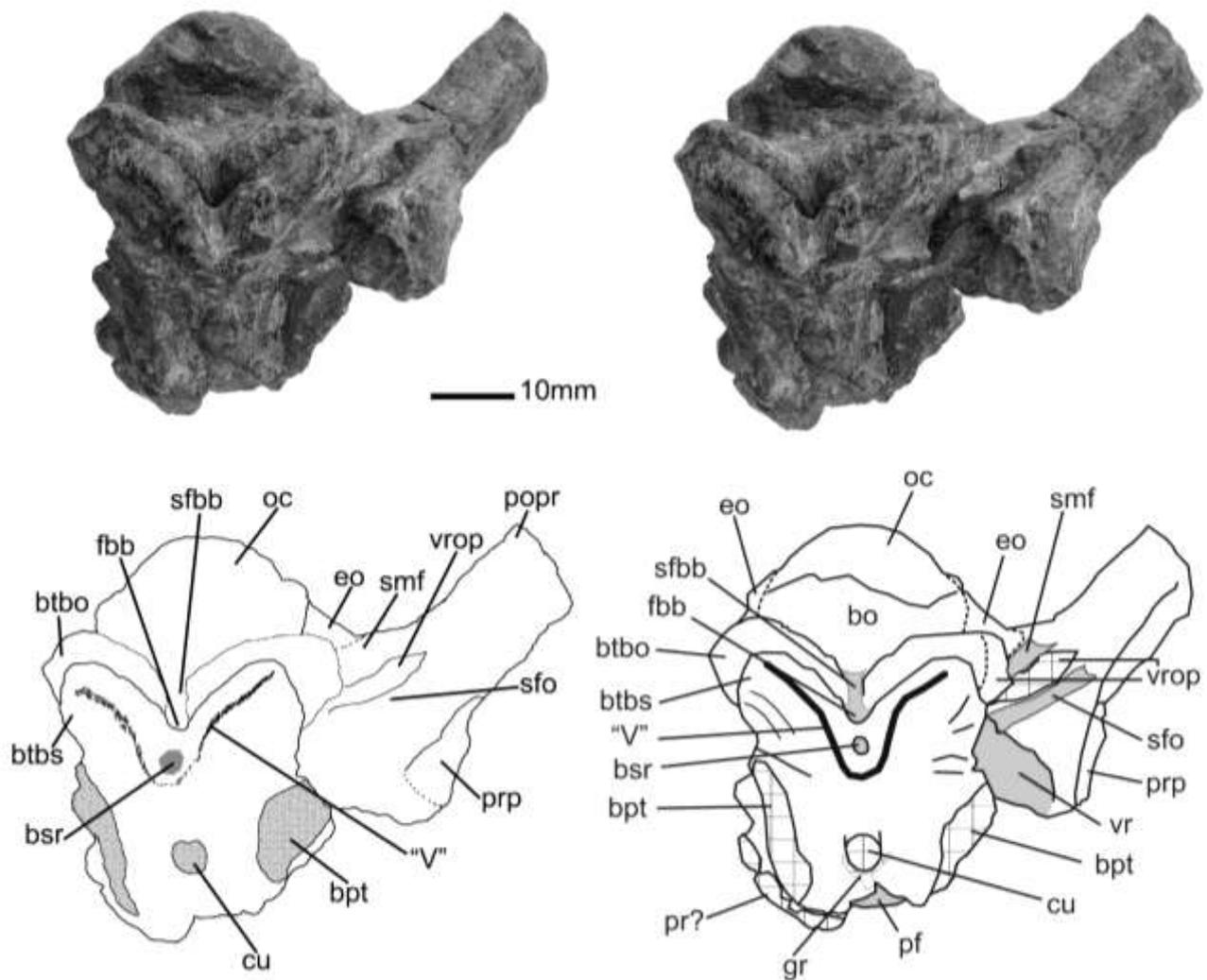


Figura 10. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 77), fotografía y esquema del par estereoscópico del basicráneo de en vista ventral. Referencias: en gris y cuadrículado las regiones que se encuentran fracturadas; bpt: proceso basipteroideo, bsr: receso basiesfenoidal, btbo: tuberosidad basal del basioccipital, btbs: tuberosidad basal del parabasiésfenoides, cu: proceso cultriforme del parabasiésfenoides, eo: exoccipital, sfo: fenestra ovalis, smf: foramen metotico, oc: cóndilo occipital, pr: proótico, "V": reborde con forma de V-del parabasiésfenoides, vr: receso vestibular.

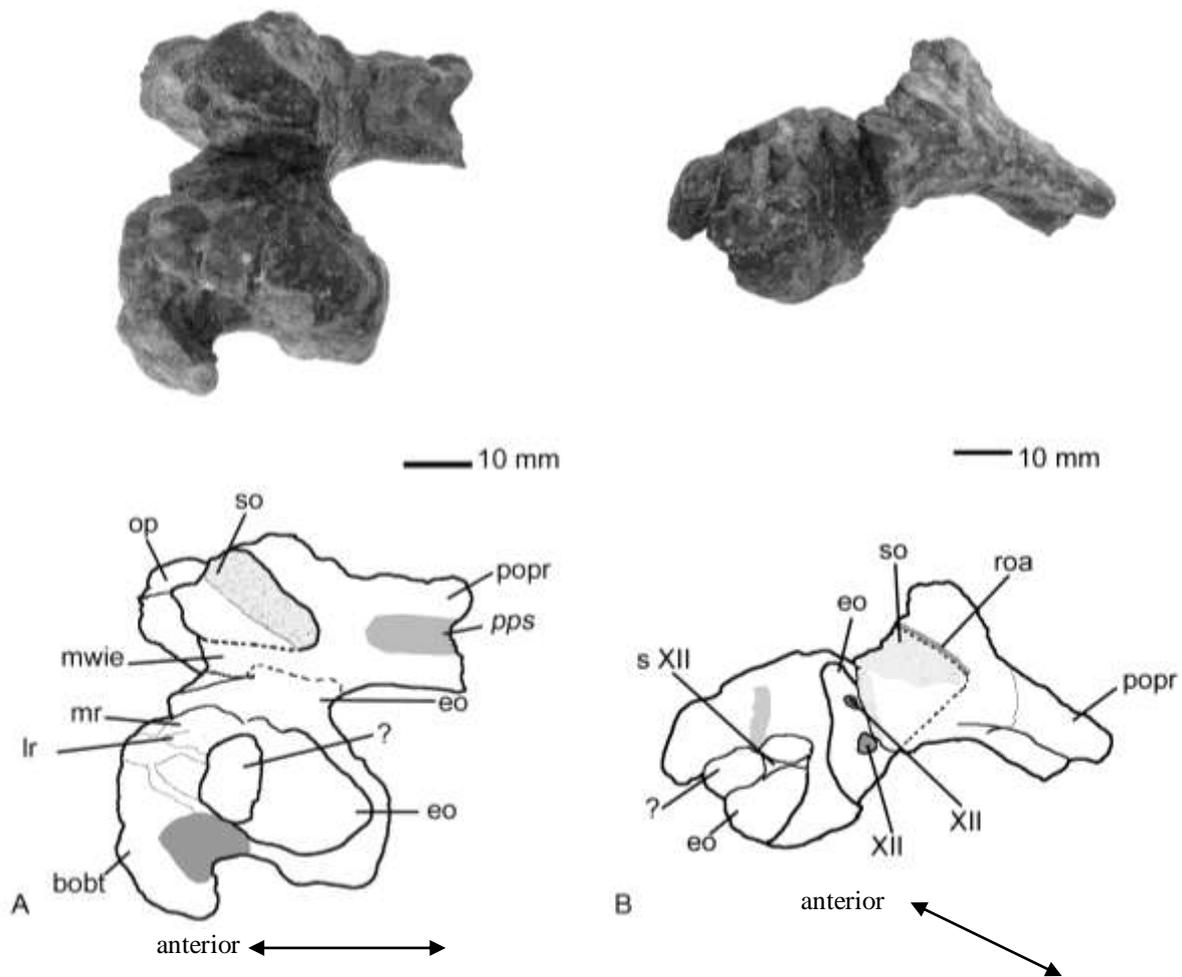


Figura 11. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 77) fotografía y esquema de la superficie endocraneana del neurocráneo incluyendo basioccipital, exoccipitales, opistótico derecho, fragmento caudolateral del supraoccipital y proceso derecho del proótico. A vista medial. B vista dorsomedial. Referencias: en gris las regiones que se encuentran fragmentadas; las flecha indican orientación anteroposterior, bobt, tuberosidad basal del basioccipital; eo exoccipital; lr, cresta lateral; mr, cresta medial; mwie, pared medial del oído interno; op, opistótico, popr, proceso paroccipital; pps, surco sobre el proceso paroccipital; roa, surco de la rama ventral de la arteria oftálmica; S XII surco para el nervio XII; so, supraoccipital; XII, foramen para el nervio XII; ? fragmento no reconocido.

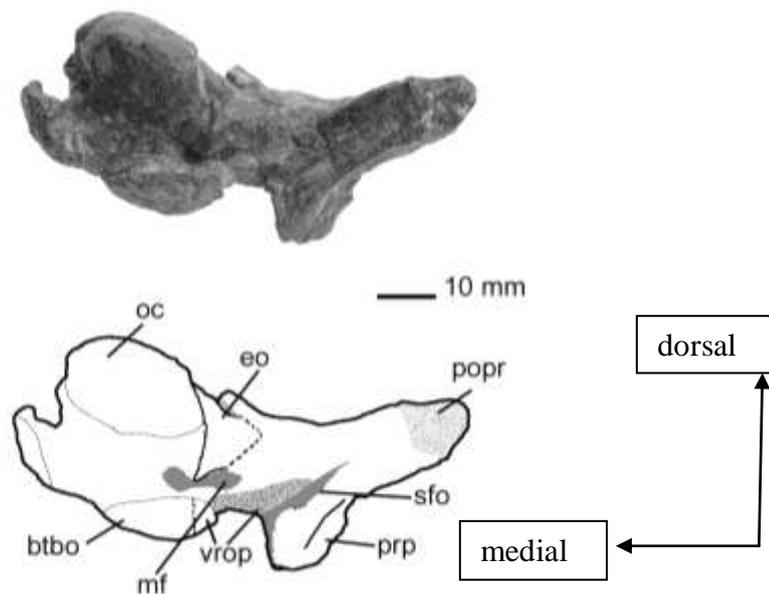


Figura 12. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 77), fotografía y esquema de 1a vista caudoventral oblicua del neurocráneo de incluyendo basioccipital, exoccipitales, opistótico derecho, fragmento caudolateral del supraoccipital y proceso derecho del proótico. Referencias: en gris se indican las regiones que se encuentran fracturadas; btbo, tuberosidad basal del basioccipital; eo, exoccipital; mf, foramen metotico, oc, cóndilo occipital; popr, proceso paroccipital; prp, proceso prootic caudolateral; sfo, surco que se dirige hacia la *fenestra ovalis*; vrop, proceso ventral del opistótico.

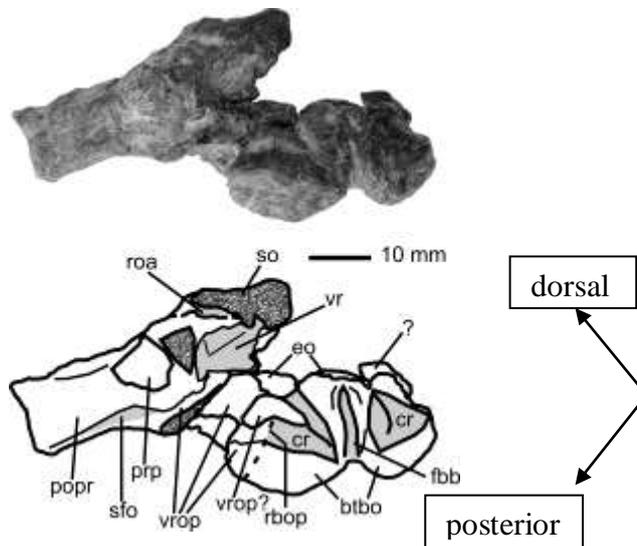


Figura 13. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 77), fotografía y esquema de la vista rostral del neurocráneo de incluyendo basioccipital, exoccipitales, opistótico derecho, fragmento caudolateral del supraoccipital y proceso derecho del proótico. Referencias: en gris las regiones que se encuentran fragmentadas; btbo, tuberosidad basal del basioccipital; cr, receso coclear; eo, exoccipital; fbb, fosa basioccipital-basiesfenoidea; popr, proceso paroccipital; prp, procesos caudolateral proótico; roa, surco de la rama occipital de la arteria oftálmica; rbop, reborde entre la rama ventral del opistótico y la tuberosidad basal; sfo, surco que se dirige hacia la *fenestra ovalis*; so, supraoccipital; vrop, proceso ventral del opistótico; wpf, pared caudal de la fosa pituitaria;?, fragmento de hueso no reconocido.

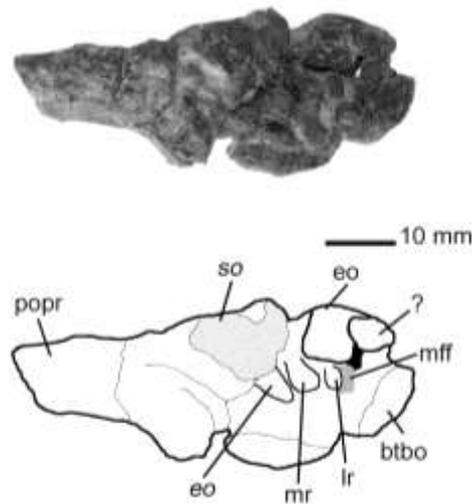


Figura 14. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 77), fotografía y esquema de la vista rostradorsal del neurocráneo de incluyendo basioccipital, exoccipitales, opistótico derecho, fragmento caudolateral del supraoccipital y proceso derecho del proótico. Referencias: en gris las regiones que se encuentran fracturadas; btbo, tuberosidad basal del basioccipital; eo, exoccipital; lr, reborde lateral del basioccipital, mff, piso del foramen metótico; mr, reborde medial del basioccipital; popr, proceso paroccipital; so, supraoccipital.

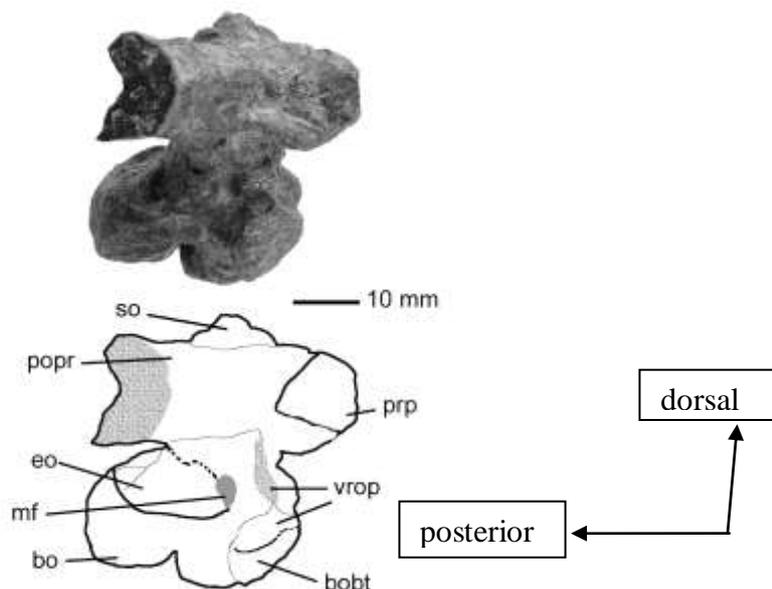


Figura 15. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 77), fotografía y esquema de la vista lateral del neurocráneo de incluyendo basioccipital, opistótico derecho, fragmento caudolateral del supraoccipital y proceso derecho del proótico. Referencias: en gris las regiones que se presentan fracturadas; bo, basioccipital; btbo, tuberosidad basal del basioccipital; eo, exoccipital; mf, foramen metótico; popr, proceso paroccipital; prp, proceso caudolateral del proótico; so, supraoccipital; vrop, proceso ventral del opistótico

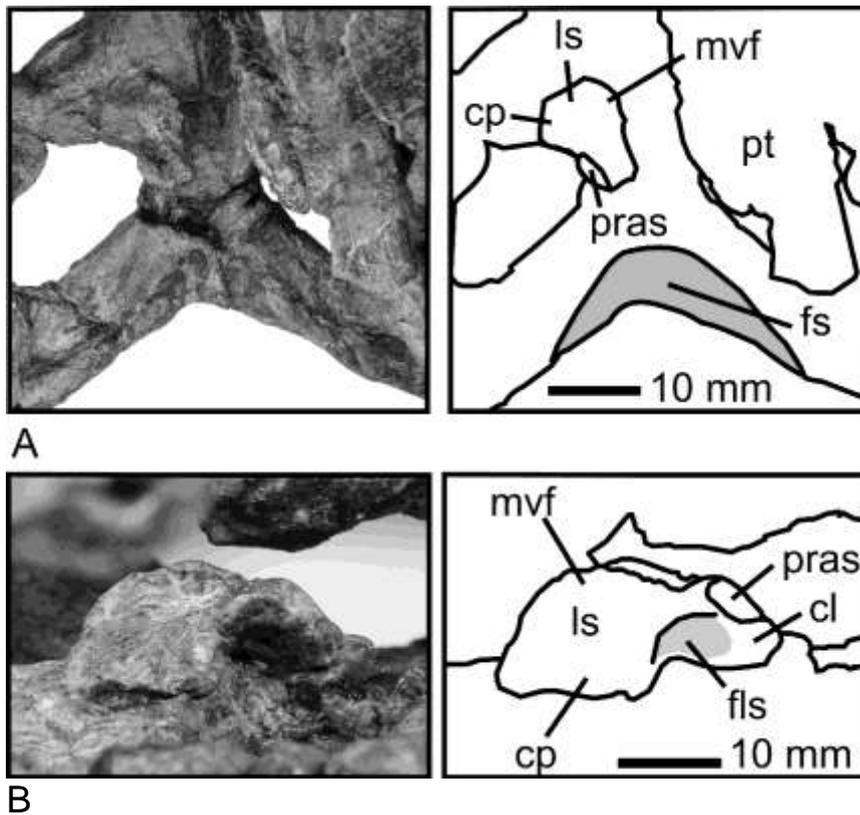


Figura 16. *Proterochoampsia barrionuevoi* (PVSJ 77), fotografía y esquema del lateroesfenoides y parietal. A. vista ventral del parietal y lateroesfenoides. B. lateroesfenoides derecho. Referencias: en gris la depresión que marca la ubicación del supraoccipital; cl, lóbulo caudal del lateroesfenoides; cp, proceso *capitate* del lateroesfenoides; fls, fosa sobre la superficie lateral del lateroesfenoides; fs, depresión del supraoccipital sobre el parietal; ls, lateroesfenoides; mvf, borde medioventral; pras, superficie articular para el proótico; pt pterigoides.

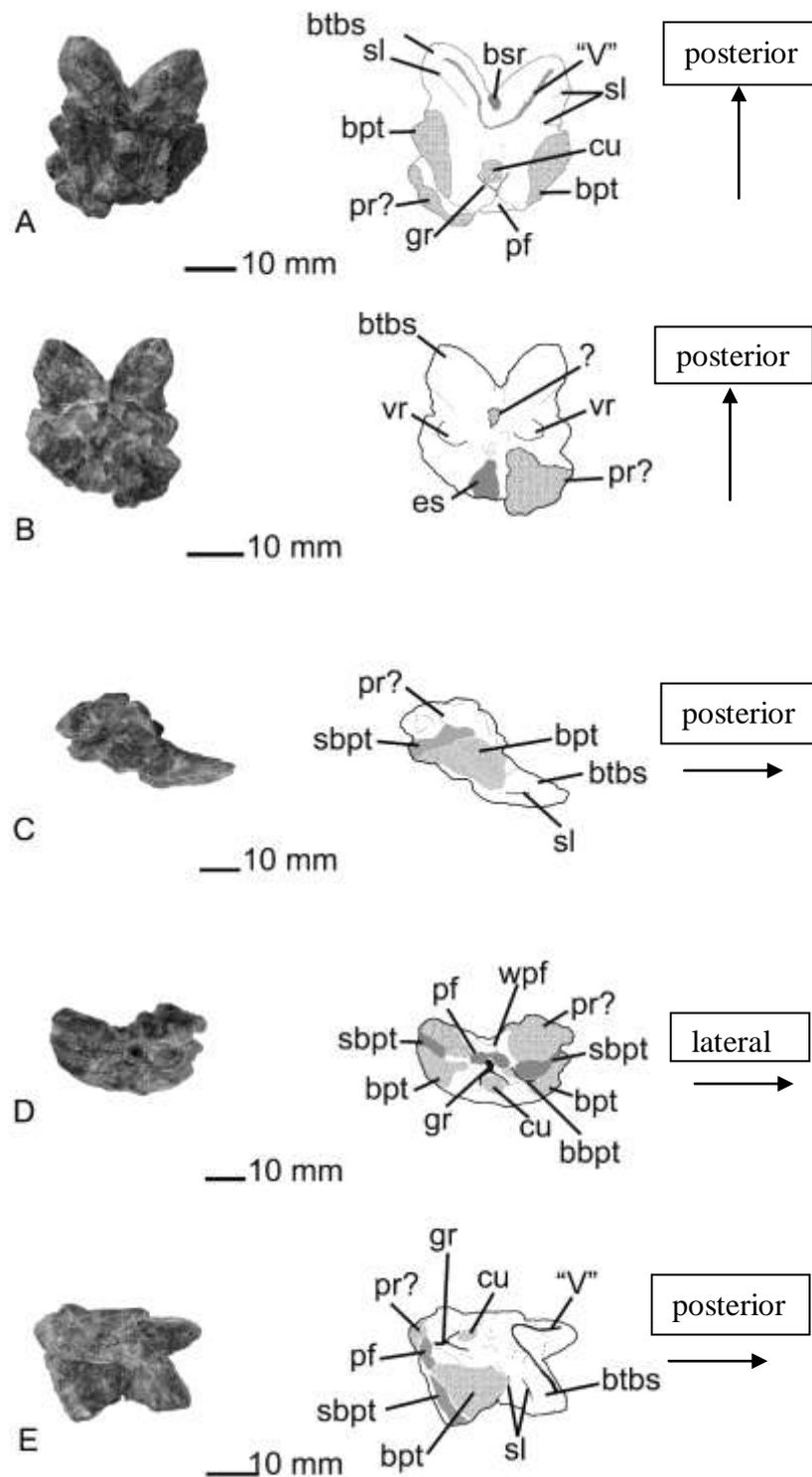


Figura 17 .*Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 77) fotografías y esquemas de un fragmento del parabasiesfenoides y posible proótico. A vista ventral. B vista dorsal. C vista lateral izquierda. D vista rostral. E vista ventrolateral derecha. Referencias: en gris claro las regiones que se presentan fracturadas, en gris oscuro depresiones; bbpt, borde rostral del proceso basipterigoideo; bsr, receso basiesfenoideo; btbo, tuberosidad basal del basioccipital; btbs, tuberosidad basal del parabasiesfenoides; cu, proceso cultriforme; es, superficie endocraneana (fosa media); gr, surco; pf, fosa pituitaria (fosa hipofisiaria); pr?, posible proótico; pras, superficie articular del proótico; sbpt, surco dorsal al proceso basipterigoideo; sl, reborde que delimita la depresión semilunar; "V", reborde con forma de V; vr, receso vestibular; wpf, pared caudal de la fosa pituitaria.

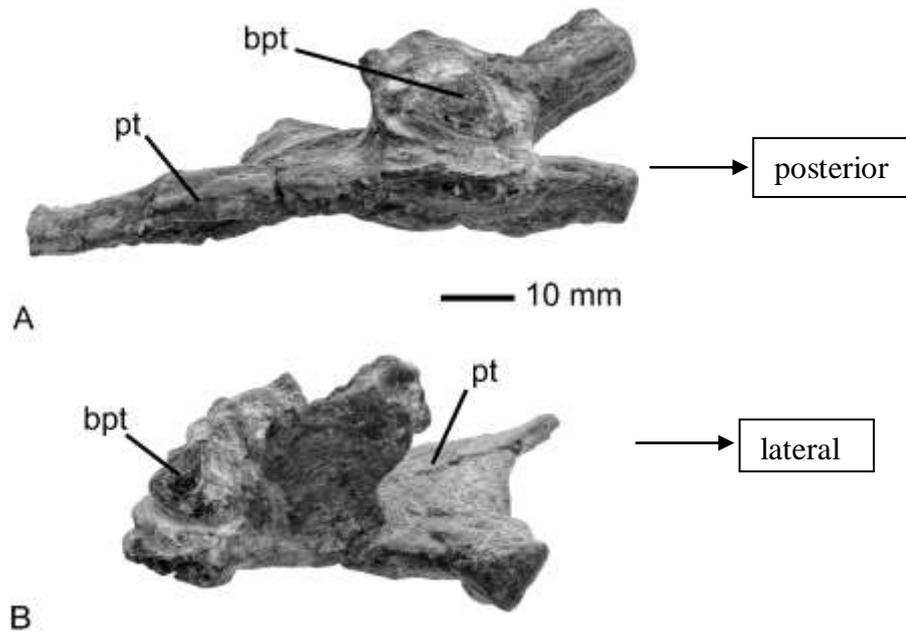


Figura 18. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 77), fotografía y esquema de un fragmento del neurocráneo de incluyendo el proceso basipterigoideo derecho y el pterigoides. A. vista medial. B. vista caudal. Referencias: bpt, proceso basipterigoideo; pt, pterigoides.

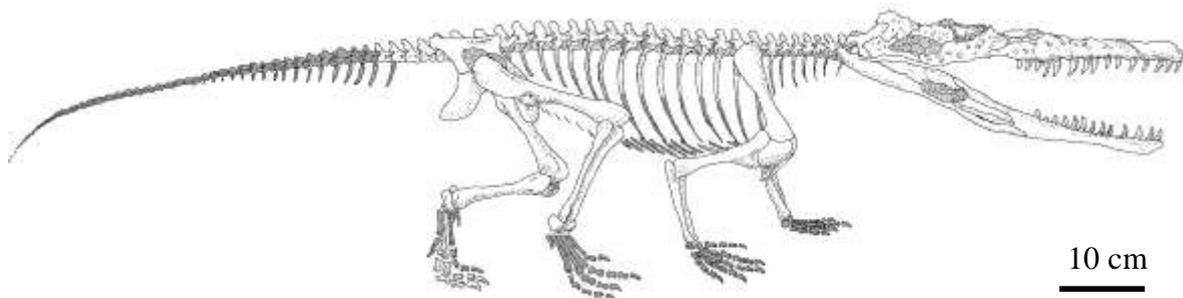


Figura 19. Reconstrucción del material poscraneano de *Proterochampsia barrionuevoi* basado en el ejemplar PVSJ 606. En blanco el material conocido. En gris el material aún no conocido.

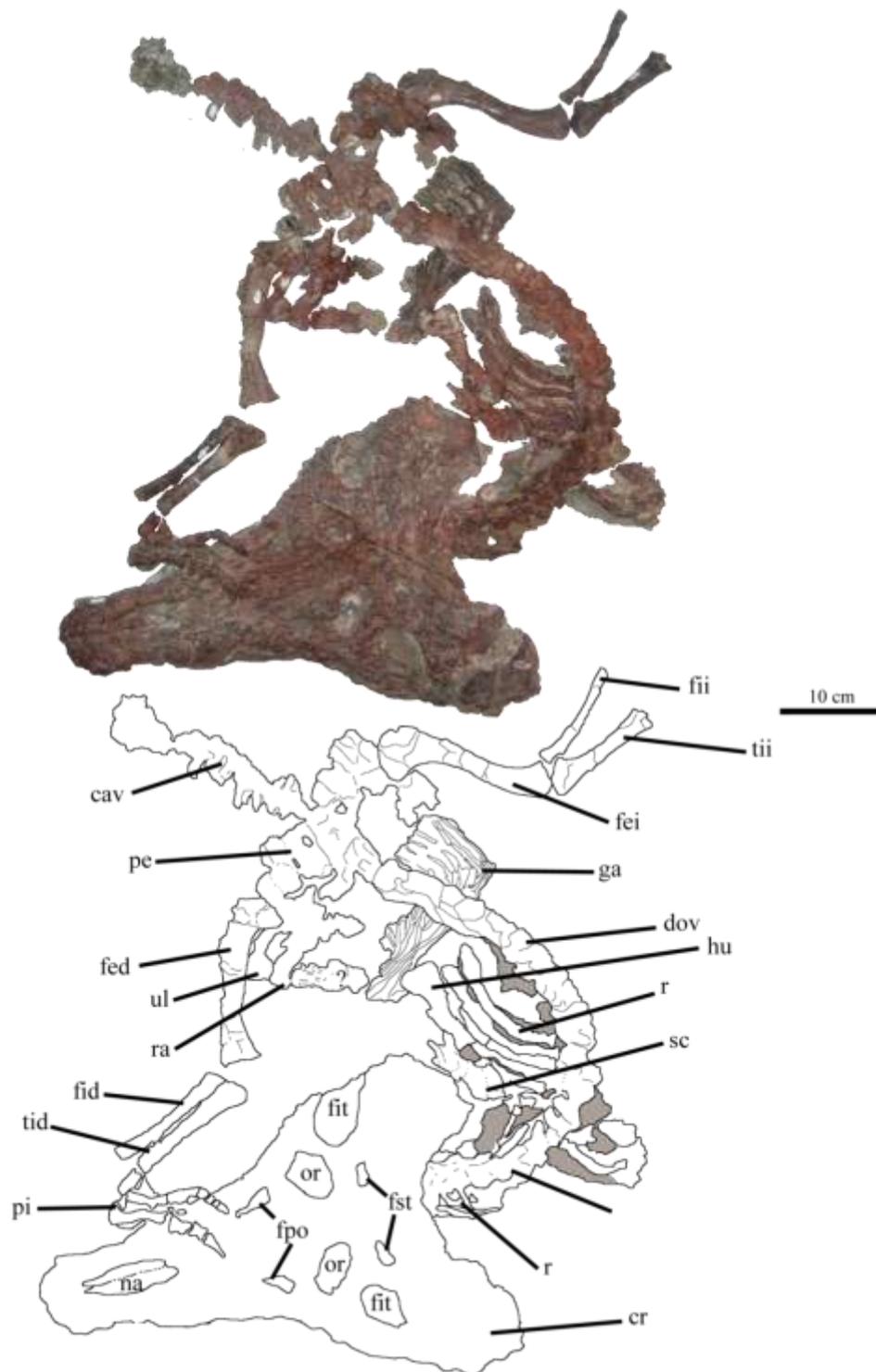


Figura 20. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606) fotografía y esquema del ejemplar en la posición del hallazgo. Referencias: en gris restos de sedimento; cav, vertebras caudales; cev, vertebras cervicales; cr, cráneo; dov, vértebras dorsales; fed, fémur derecho; fei, fémur izquierdo; fid, fíbula derecha; fii, fíbula izquierda; fit, fenestra infratemporal; fpo, fenestra preorbitaria; fst, fenestra supratemporal; ga, Gastralia; hu, húmero; na, narinas; or, órbita; pe, pelvis; pi, pie derecho; r, costilla; ra, radio; sc, escápula; tid, tibia derecha; tii, tibia izquierda; ul, ulna.

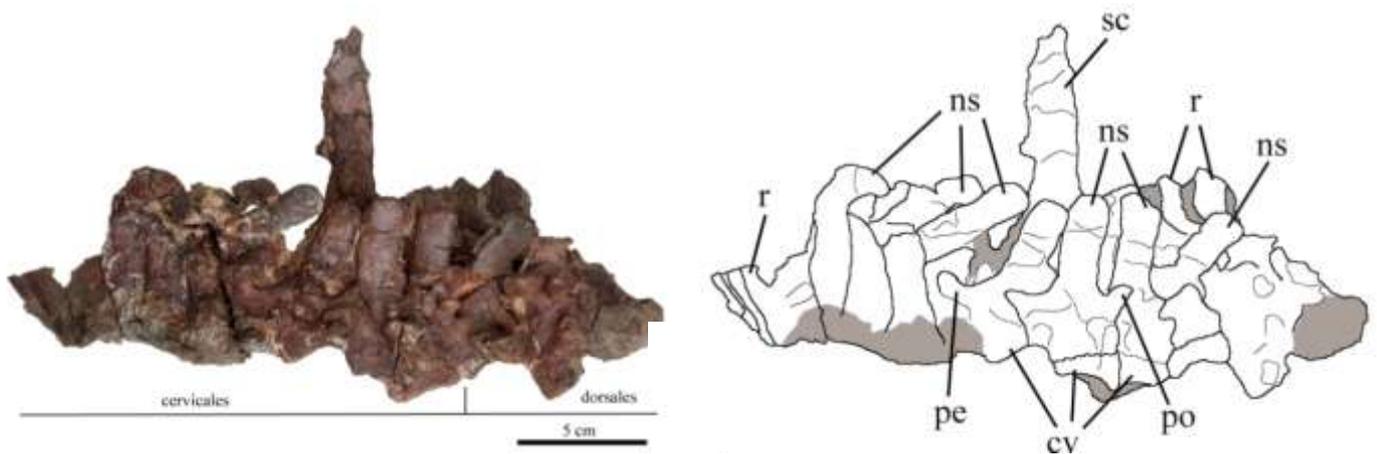


Figura 21. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606) fotografía y esquema de la serie vertebral, primeras dorsales, costillas y escápula de *Proterochampsia* (PVSJ 606) en vista lateral. Referencias: en gris restos de sedimento; cv; cuerpo vertebral; ns, espina neural; pe; prezigapófisis; po; postzigapófisis; r, costillas; sc, escápula.

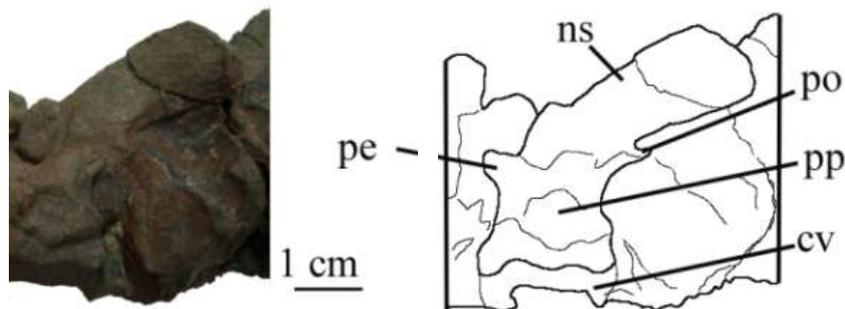


Figura 22. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606) fotografía y esquema de una vértebra dorsal posterior de *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606) en vista lateral. Referencias: ns, espina neural; cv, cuerpo vertebral; ns, espina neural; pe, prezigapófisis; po, postzigapófisis, pp, parapófisis

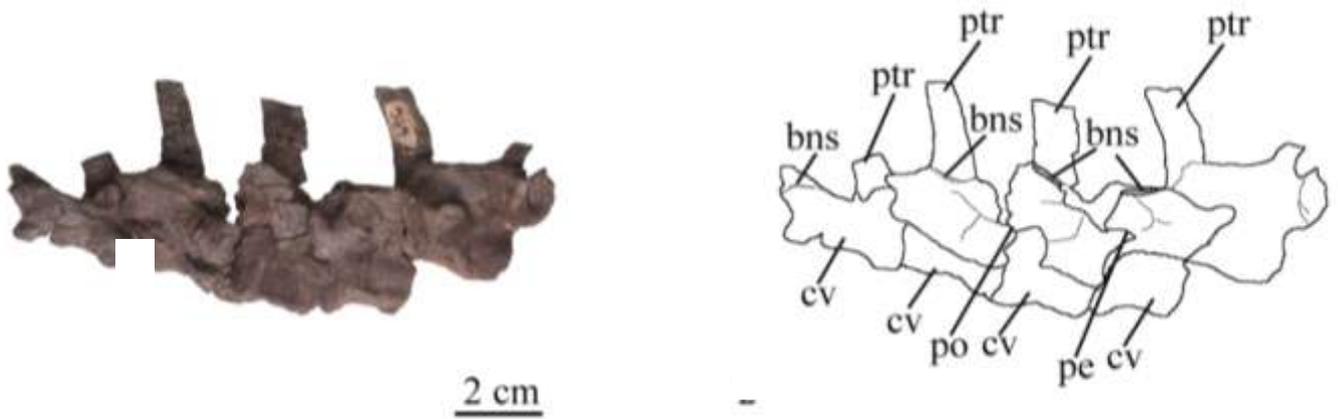


Figura 23. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606) fotografía y esquema de las vértebras caudales de PVSJ 606 en vista lateral. Referencias: bns, base de la espina neural; ptr, proceso transversal; cv, cuerpo vertebral; pe, prezigapófisis; po, postzigapófisis.

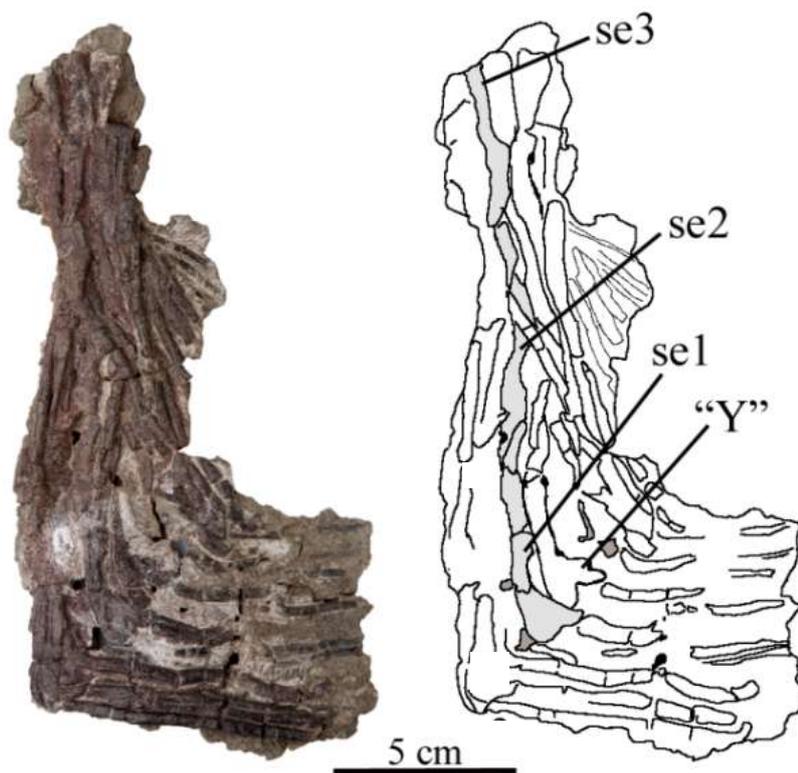


Figura 24. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606) fotografía y esquema de las costillas gastrales de *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606) en vista ventral. Referencias: en gris se muestra una serie de fragmentos correspondientes a una misma costilla; se#, segmentos de cada costilla gastral; "Y", extremo en forma de "Y".

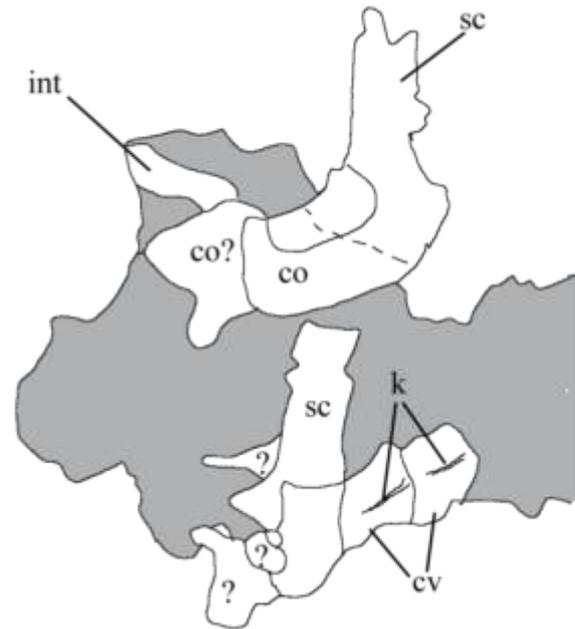


Figura 25. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606) fotografía y esquema de la escápula y coracoides derechos y escápula izquierda del ejemplar PVSJ 606 en vista ventral. Referencias: en gris restos de sedimento; co, coracoides; cv, cuerpos vertebrales de vértebras dorsales; int, interclavícula; sc, escápula; ¿, hueso indeterminado

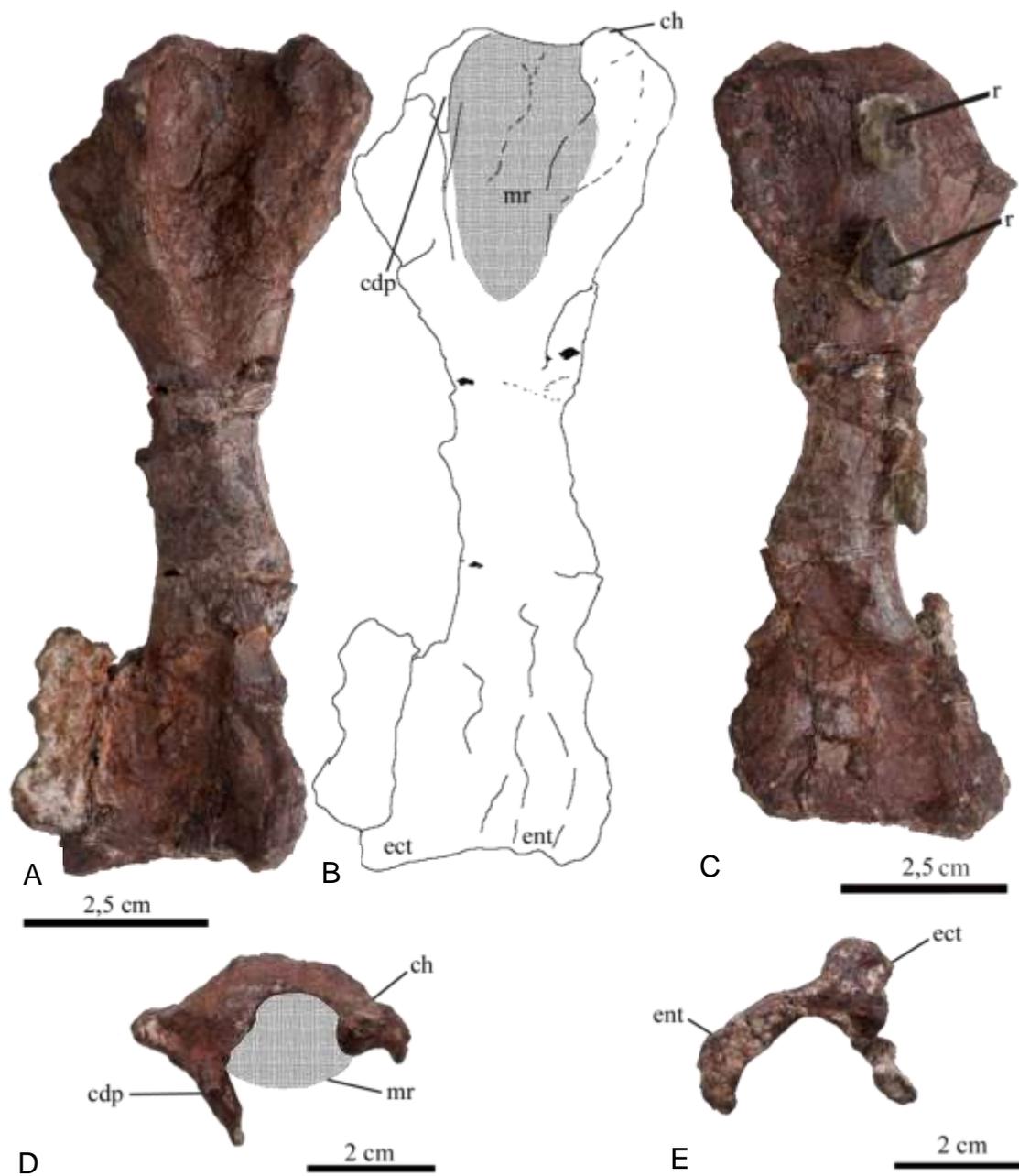


Figura 26. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606) fotografías y esquemas del húmero derecho. A. vista ventral. B. esquema; C. vista dorsal; D. extremo proximal; E. extremo distal. Referencias: en gris la región donde se ubicaban las costillas que deformaron del extremo proximal del húmero; cdp, cresta deltopectoral; ch, cabeza humeral; ect, ectepicóndilo; ent, entepicóndilo; mr, región en la que se encuentran las costillas; r, costillas.

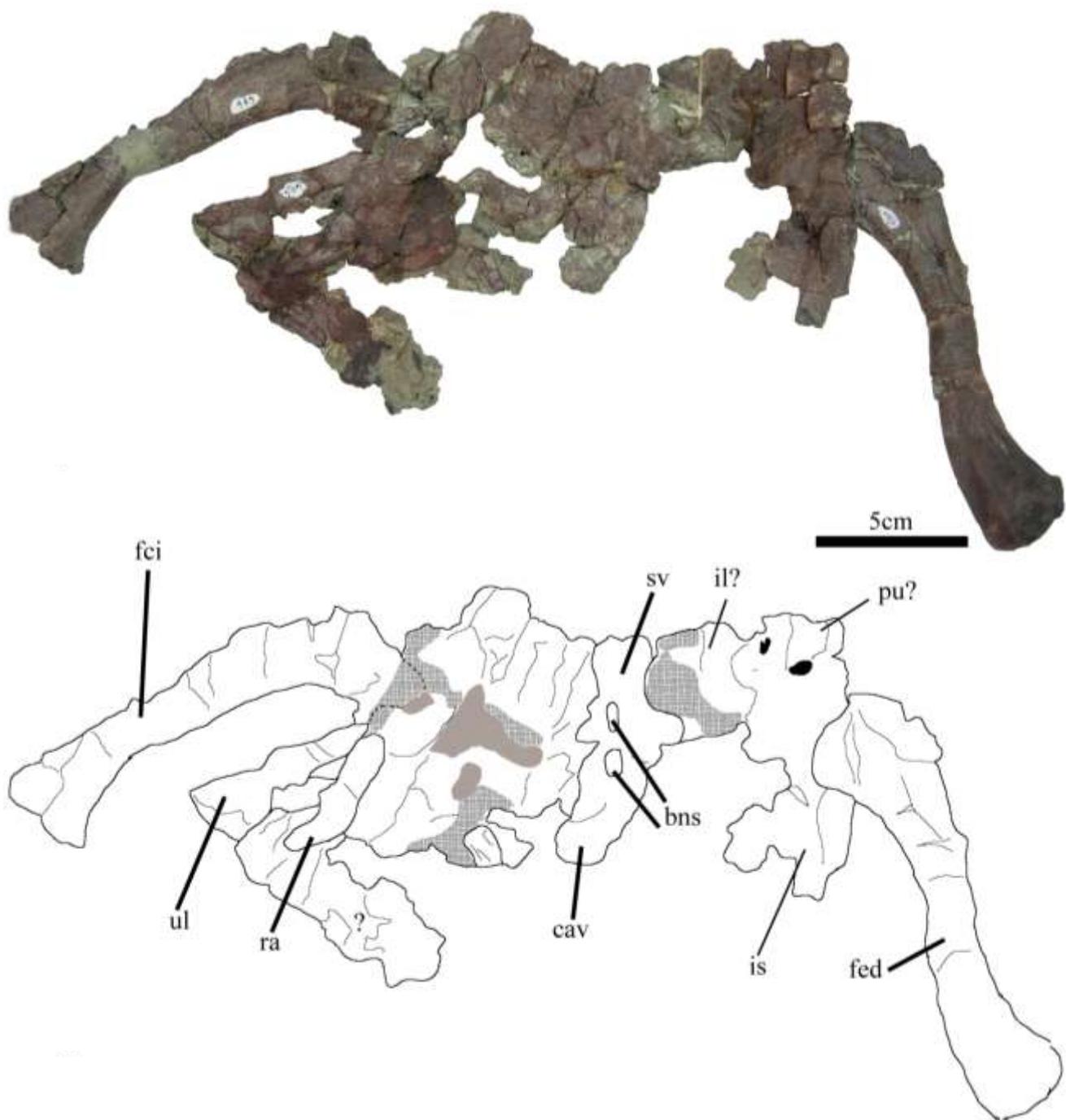


Figura 27. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606) fotografía y esquema de la cintura pélvica y fémures articulados en vista dorsal. Referencias: en gris restos de sedimento, el entramado regiones fracturadas; bns, base de las espinas neurales de las vértebras sacras; cav, vértebras caudales; fed, fémur derecho; fei, fémur izquierdo; il, ilion; is, isquion; pu, pubis; ra, radio, sv, vértebras sacras; ul, ulna; ¿, hueso indeterminado

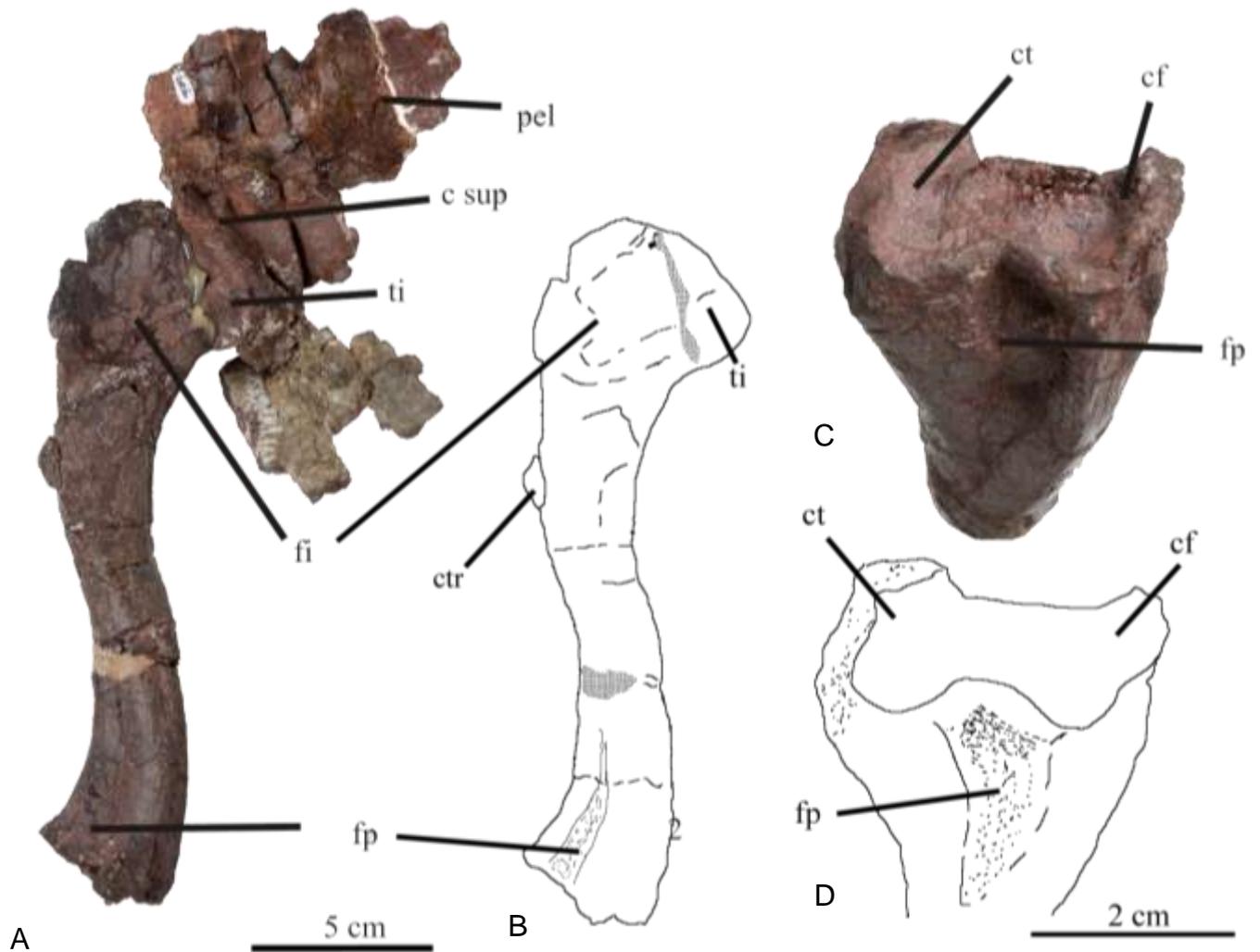


Figura 28. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606) fotografía (A) y esquema (B) del fémur derecho en vista anterior. C, extremo distal. D, esquema del extremo distal. Referencias: en gris regiones que se encuentran fracturadas; cf, cóndilo fibular; ct, cóndilo tibial; ctr, cuarto trocanter; c sup, cresta supracetabular; fi, fosa intertrocantérica; fp, fosa poplítea; pel, pelvis; ti, trocanter interno

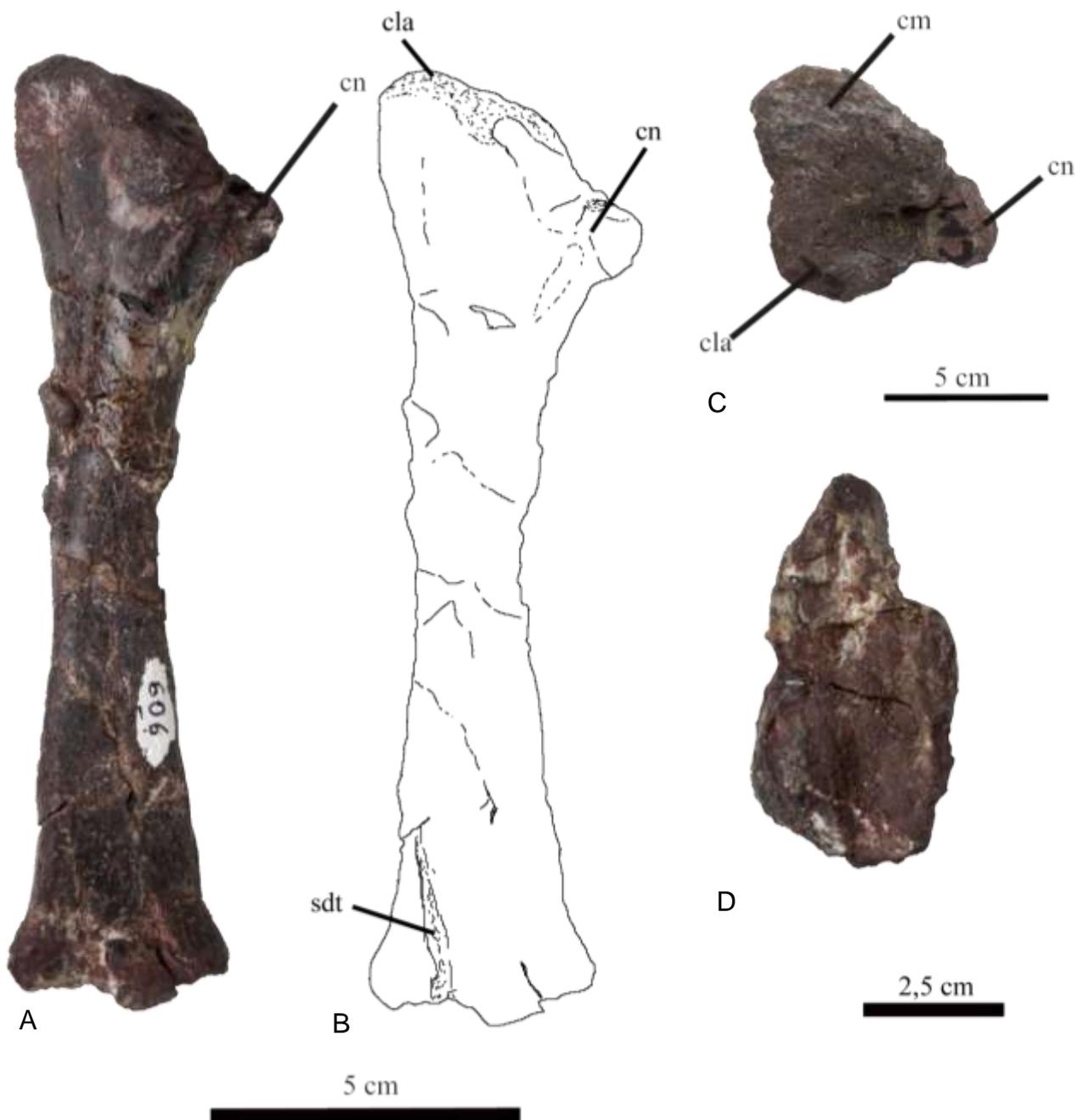


Figura 29. *Proterochoampsia barrionuevoi* (PVSJ 606) fotografía (A) y esquema (B) de la tibia izquierda en vista posterior. C, extremo proximal. D, extremo distal. Referencias: cla, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial; cn, cresta cnemial; sdt, surco distal de la tibia

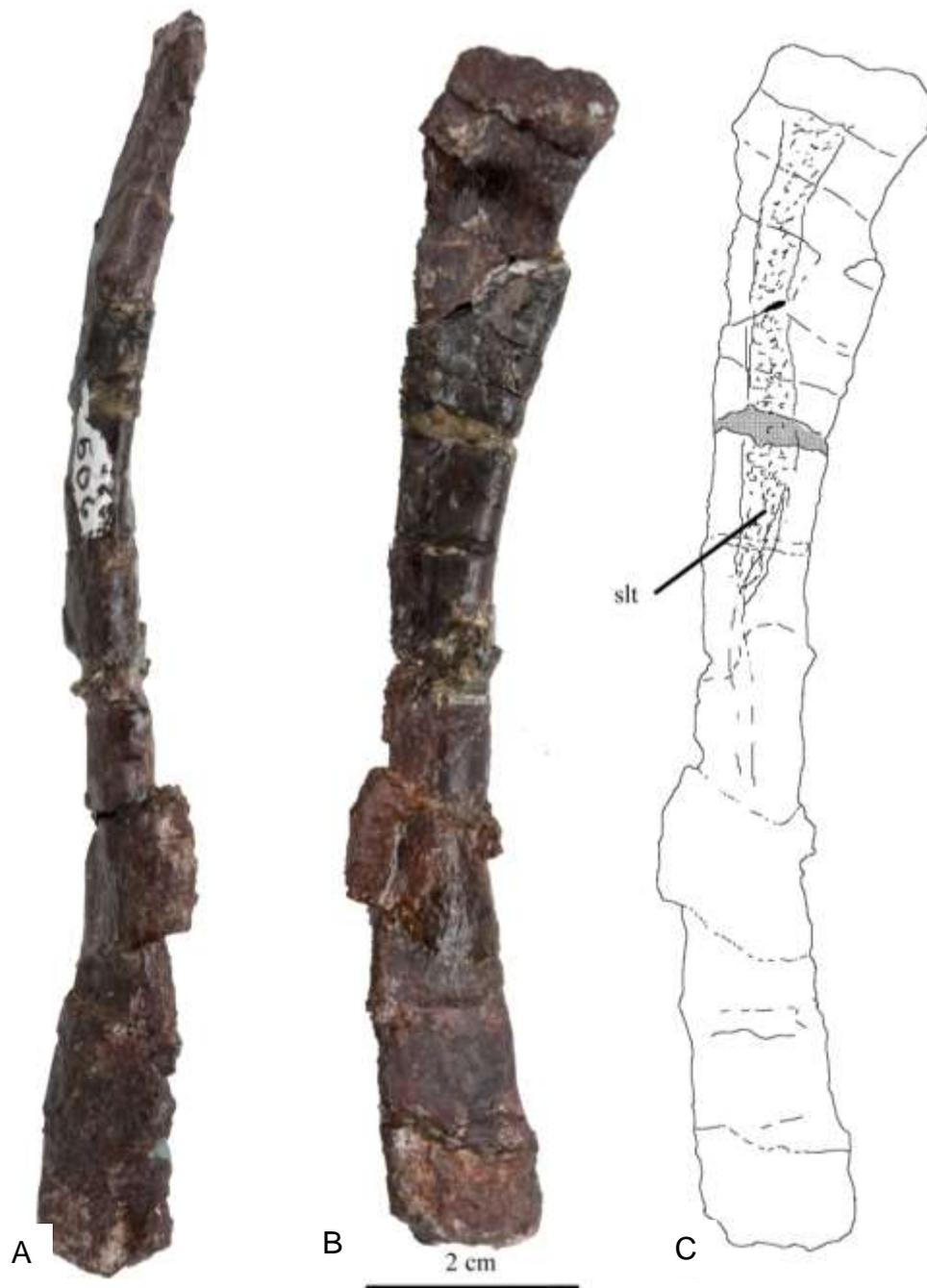


Figura 30. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606). A. fotografía de la fíbula izquierda en vista anterior. B. fotografía de la fíbula izquierda en vista medial. C, esquema de la fíbula del ejemplar PVSJ 606 en vista medial. Referencias: slt, surco lateral de la fíbula.

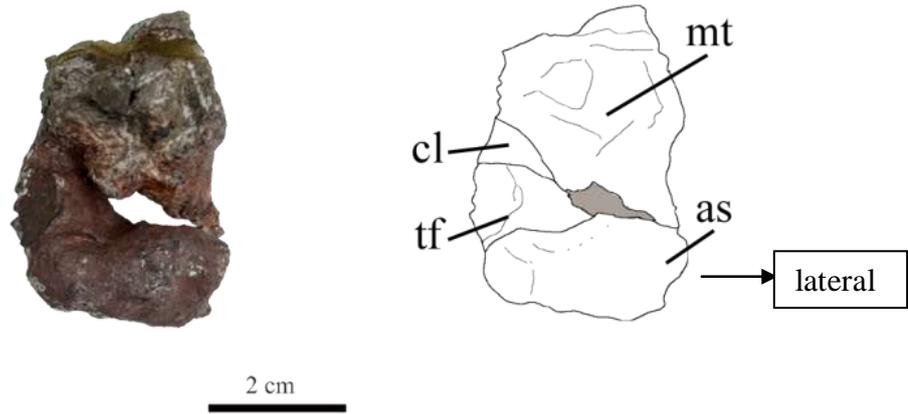


Figura 31. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606) fotografía y esquema del astrágalo derecho en vista anterior. Referencias: as, astrágalo; cl, calcáneo; mt, metatarsales, tf, faceta tibial.

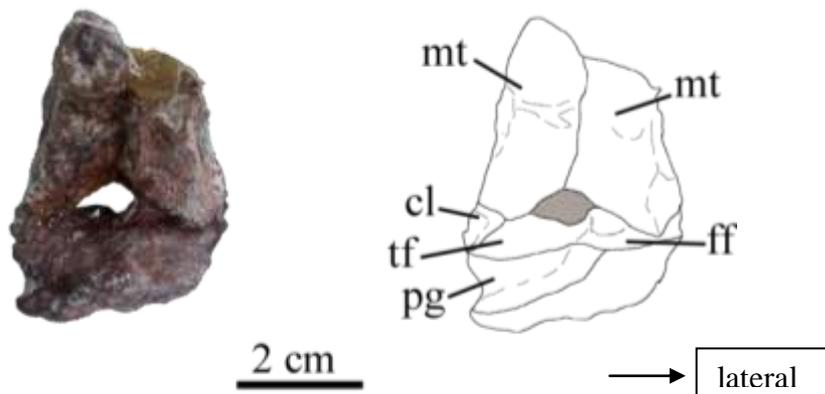


Figura 32. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606) fotografía y esquema del astrágalo derecho en vista posterior. Referencias: cl, calcáneo; ff, faceta fibular; mt, metatarsal; pg, surco posterior; tf, faceta tibial.

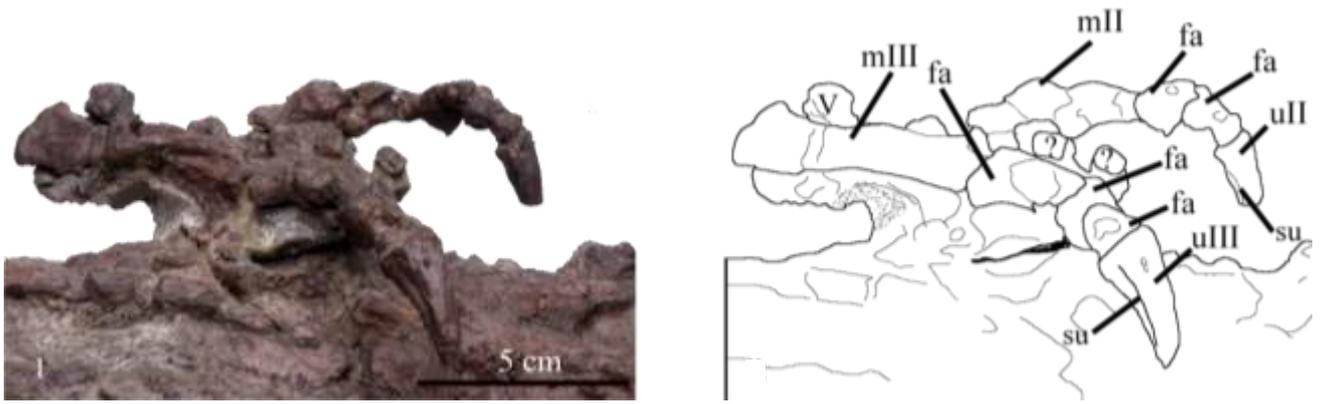


Figura 33. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606) fotografía y esquema del pie derecho en vista lateral. Referencias: fa, falanges; m#, metatarsales; su, surco lateral de las falanges ungueales; u#, ungueales; V, metatarsal V.

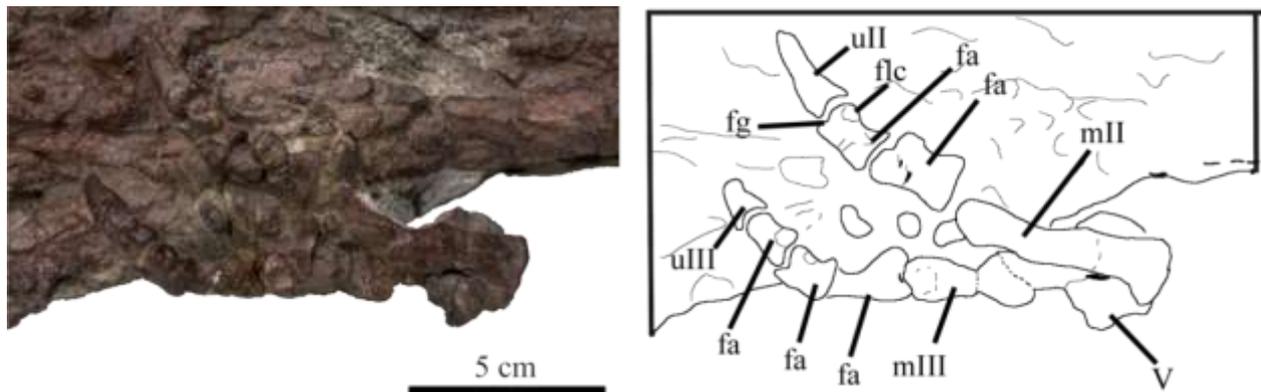


Figura 34. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606) fotografía y esquema del pie derecho en vista dorsal. Referencias: fa, falange; fg, faceta gnynglitmoidal; flc, fosa para ligamentos colaterales; m#, metatarsales; u#, ungueales.

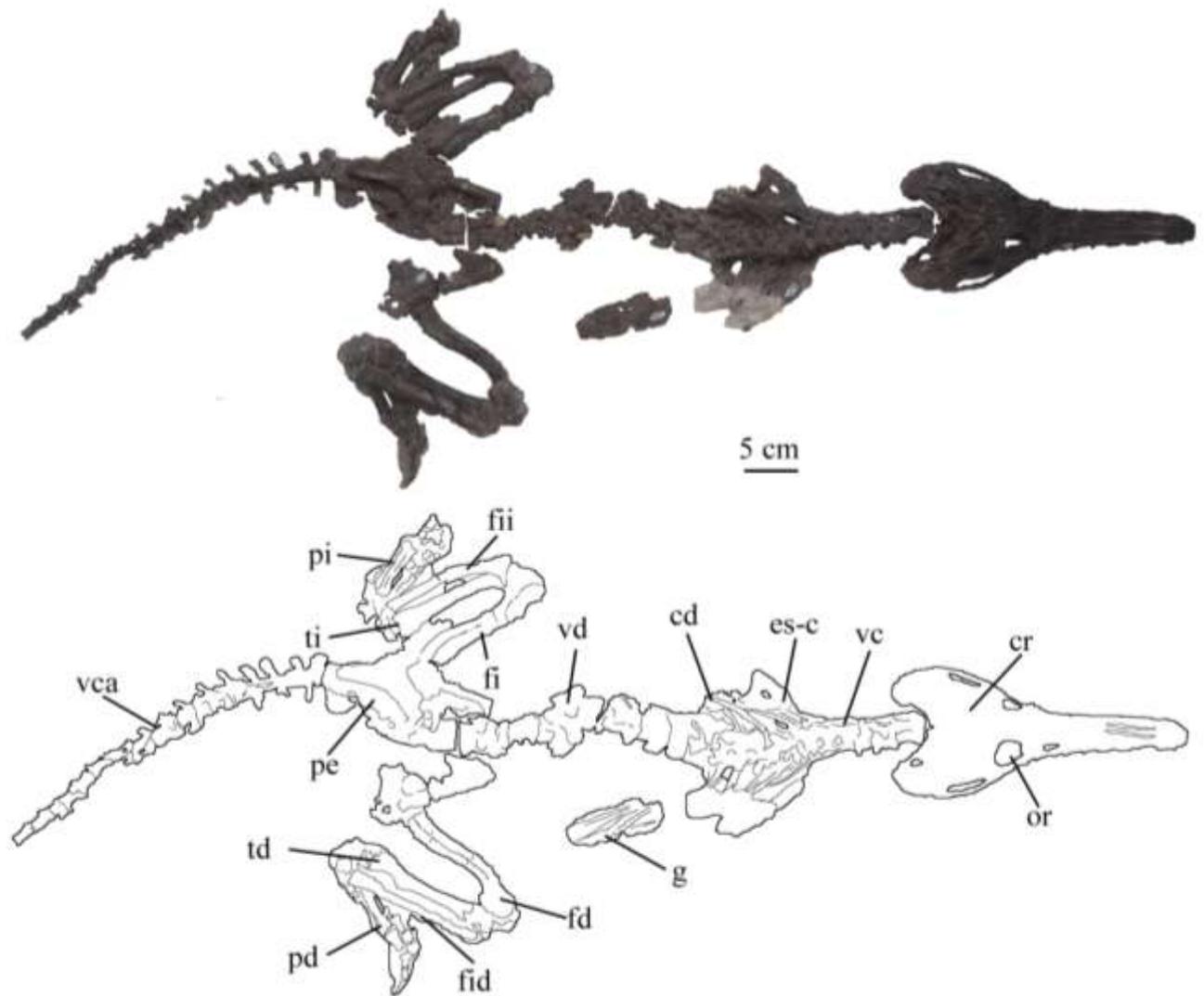


Figura 35. *Chanaresuchus sp. nov.* (PVSJ 567), fotografía y esquema del esqueleto completo en la posición del hallazgo en vista dorsal. Referencias: cd, costillas dorsales; cr, cráneo; es-c, escápula y coracoides; fd, fémur derecho; fi, fémur izquierdo; fid, fíbula derecha; fii, fíbula izquierda; g, gastralia; or, órbita; pd, pie derecho; pe, pelvis; pi, pie izquierdo; td, tibia derecha; ti, tibia izquierda; vc, vértebras cervicales; vca, vértebras caudales; vd, vértebras dorsales

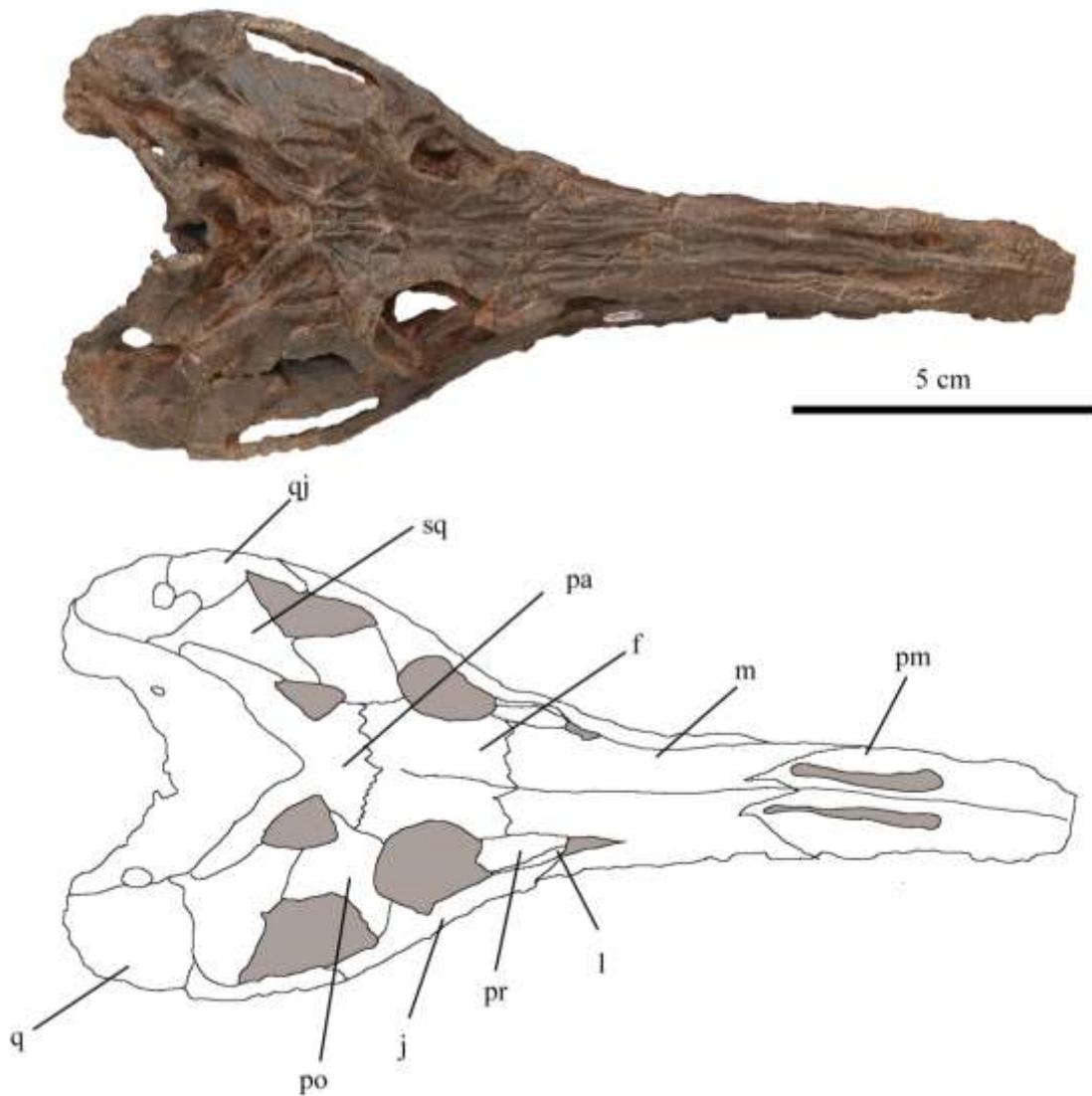


Figura 36. *Chanaresuchus sp. nov.* (PVSJ 567), fotografía y esquema del cráneo en vista dorsal. Referencias: en gris aberturas craneanas; f, frontal; j, yugal; l, lacrimal; m, maxilar; pa, parietal; pm, premaxilar; po, postorbital; pr, prefrontal; q, cuadrado; qj, cuadradoyugal; sq, escamoso.

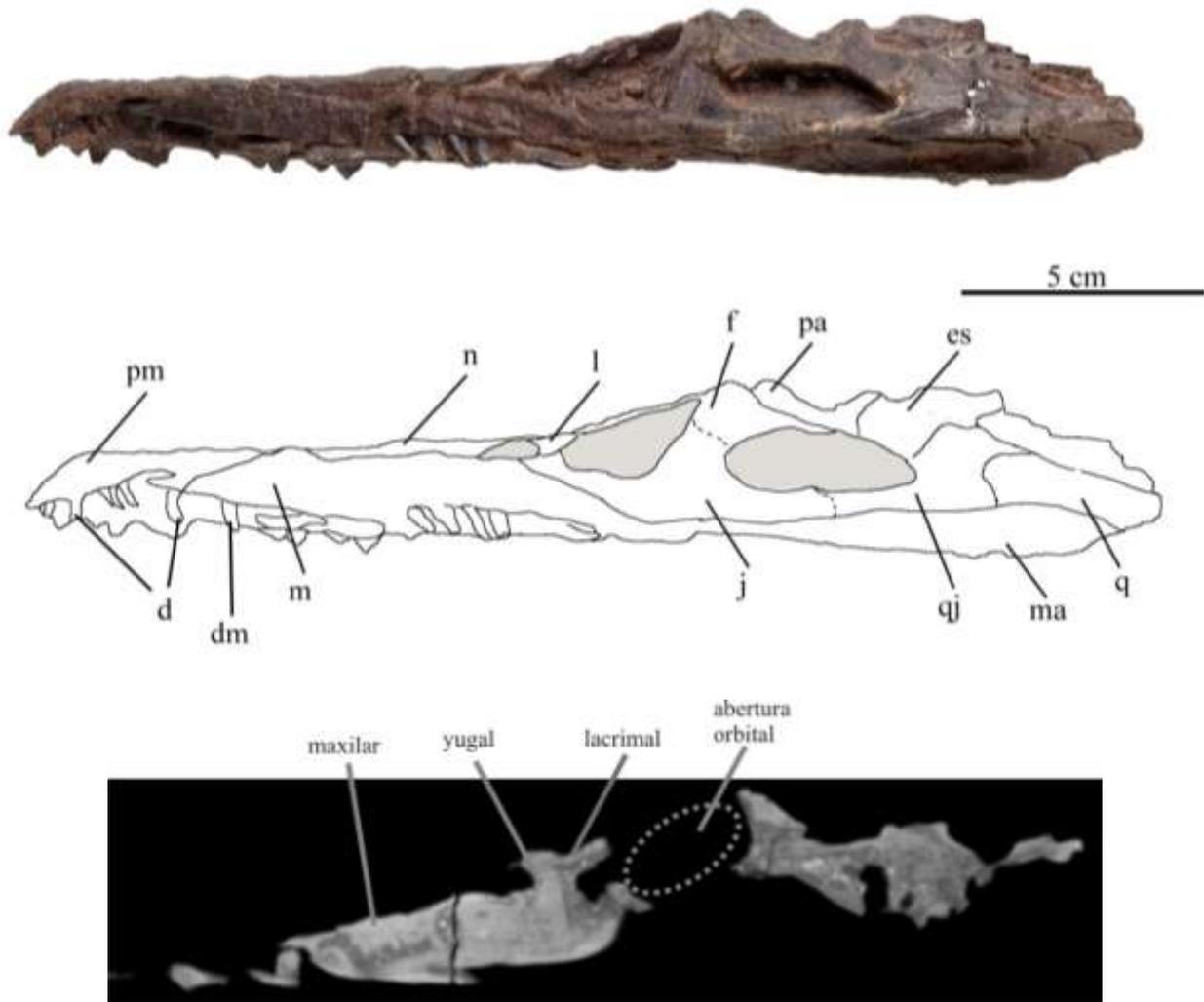


Figura 37. *Chanaresuchus sp. nov.* (PVSJ 567), fotografía y esquema del cráneo en vista lateral izquierda acompañadas por una imagen obtenida por tomografía computada del cráneo del ejemplar PVSJ 567 en vista medial que muestra la ubicación y forma del lacrimal. Referencias: en gris las aberturas craneanas; es, escamoso; f, frontal; j, yugal; l, lacrimal; m, maxilar ma, rama mandibular; n, nasal; pa, parietal; pm, premaxilar; q, cuadrado; qi, cuadradoyugal

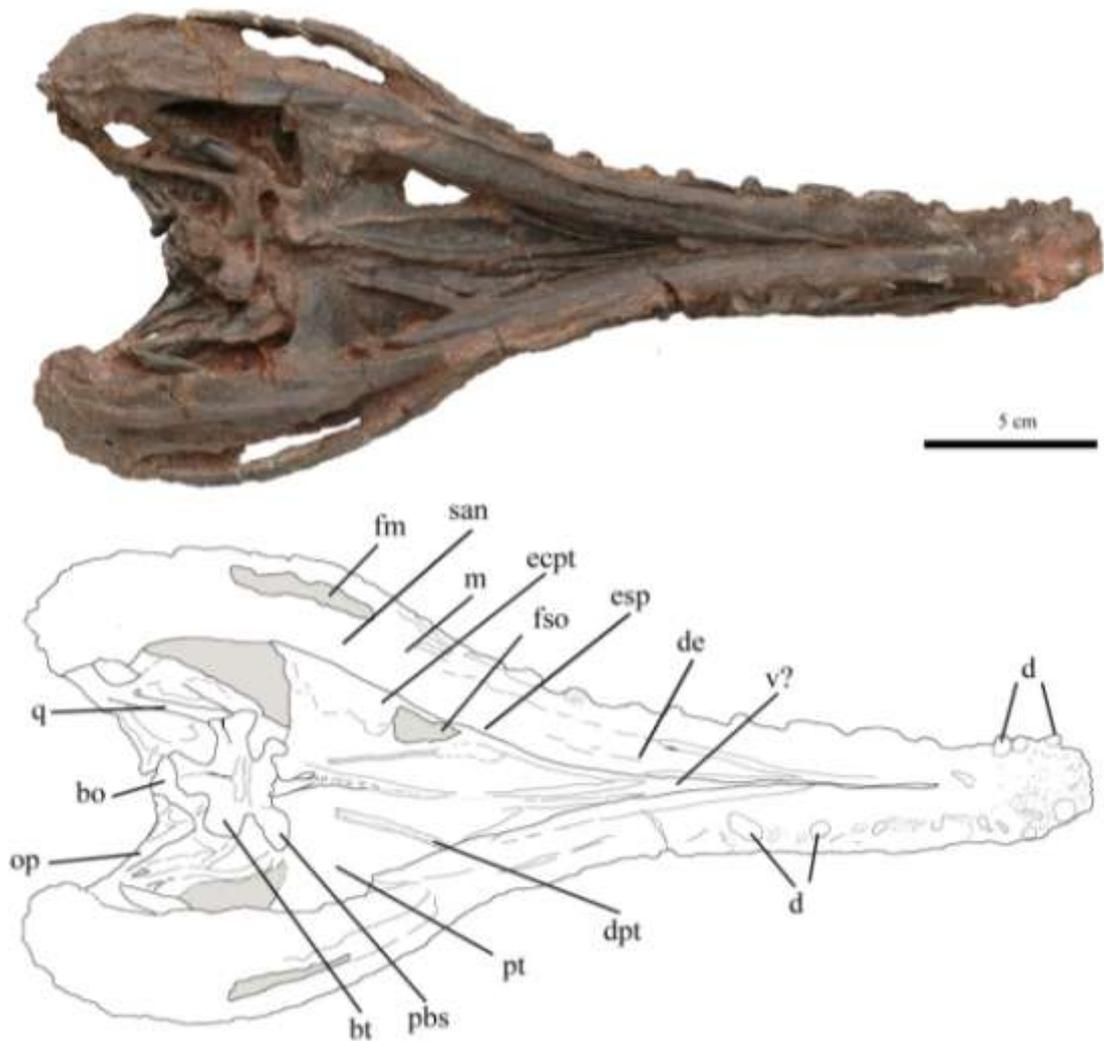


Figura 38. *Chanaresuchus* sp. nov. (PVSJ 567), fotografía y esquema del cráneo en vista ventral. Referencias: en gris aberturas craneanas y mandibulares; bo, basioccipital; bt, tuberosidad basal; d, dientes; de, dentario; dpt, dientes pterigoideos; ecpt, ectopterigoides; esp, esplenial; fm, fenestra mandibular; fso, fenestra suborbitaria; m, maxilar; op, opistótico; pbs, proceso basipterigoideo; pt, pterigoides; q, cuadrado; san, subangular; v?, vómer.

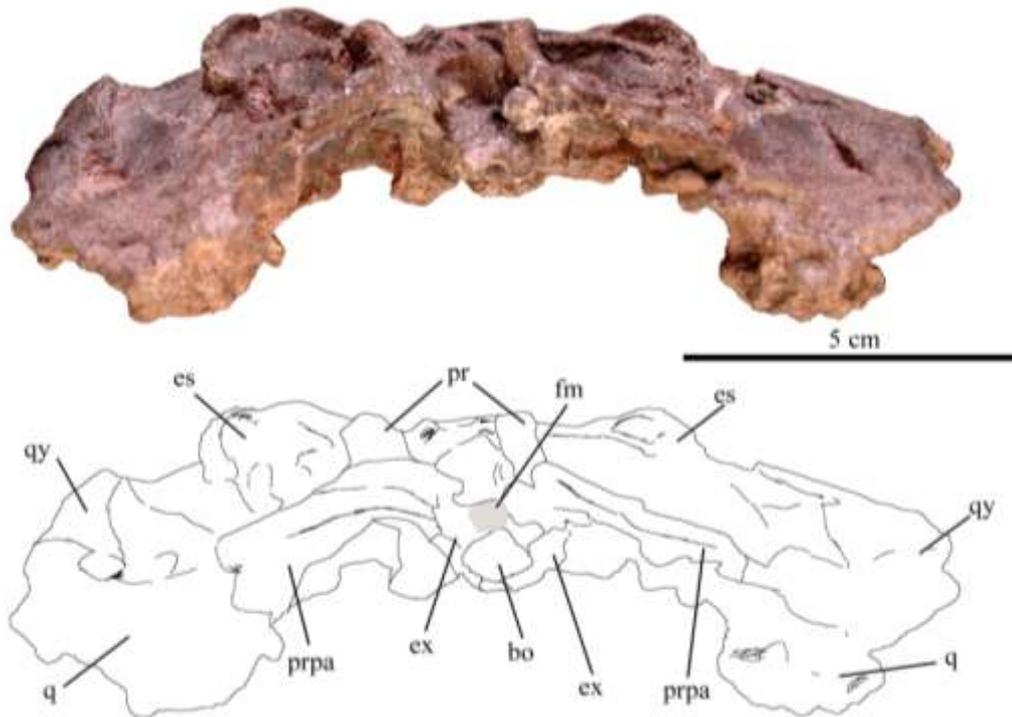


Figura 39. *Chanaresuchus sp. nov.* (PVSJ 567), fotografía y esquema del cráneo en vista occipital. Referencias: en gris la abertura del foramen magnum; bo, basioccipital; es, escamoso; ex, exoccipital; fm, foramen magnum; pr, proótico; prpa, proceso paraoccipital; q, cuadrado; qy, cuadradoyugal.

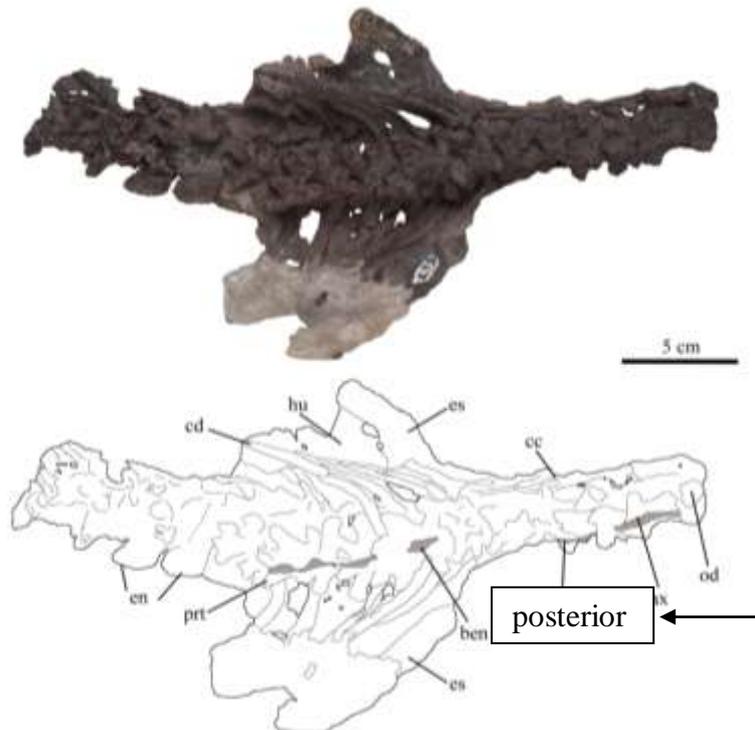


Figura 40. *Chanaresuchus sp. nov.* (PVSJ 567), fotografía y esquema de la serie cervical, cintura escapular, humero y primeras vertebrae dorsales en vista dorsal. Referencias: ax, axis; ben, base de la espina neural; cc, costilla cervical; cd, costilla dorsal; en, espina neural; es, escápula; hu, húmero; od, odontoides; prt, proceso transversal.

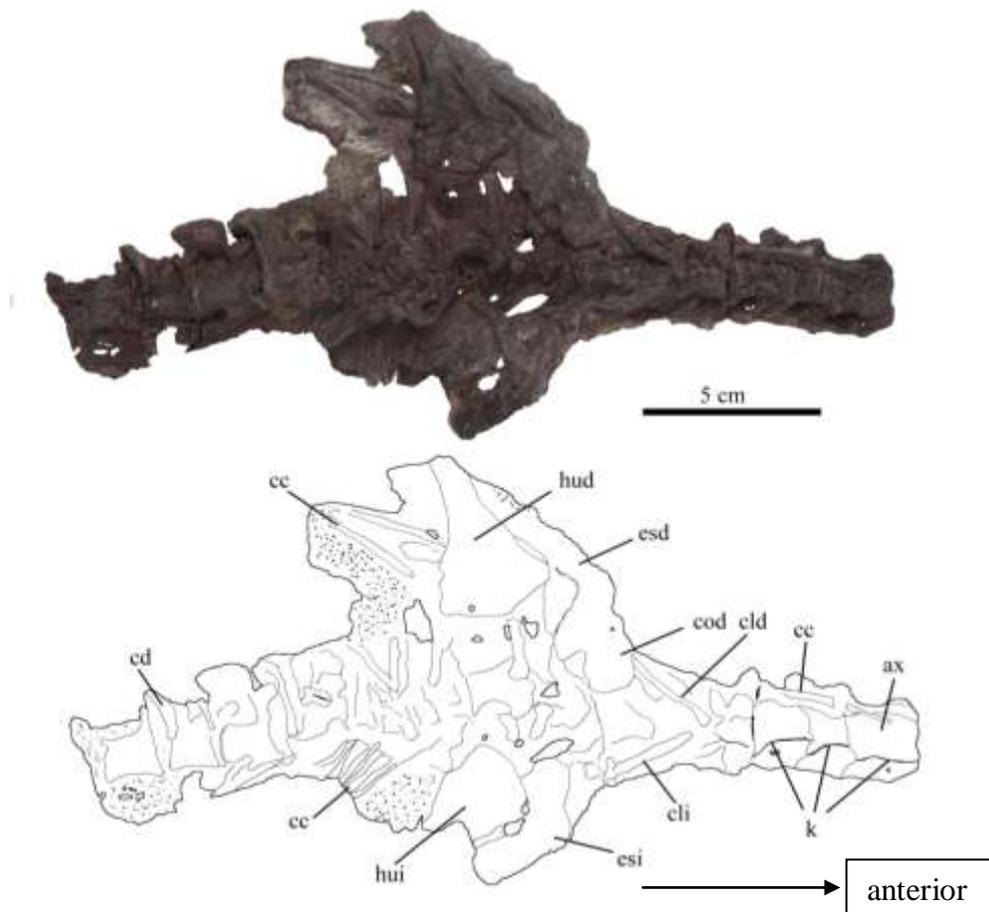


Figura 41. *Chanaresuchus sp. nov.* (PVSJ 567), fotografía y esquema de la serie cervical, cintura escapular, humero y primeras vertebrae dorsales en vista ventral. Referencias: ax, axis; cc, costilla cervical; cd, costillas dorsales; cld, clavícula derecha; cli, clavícula izquierda; cod, coracoides derecho; esd, escápula derecha; esi, escápula izquierda; hud, húmero derecho; hui, húmero izquierdo; k, quilla ventral de las vertebrae cervicales.

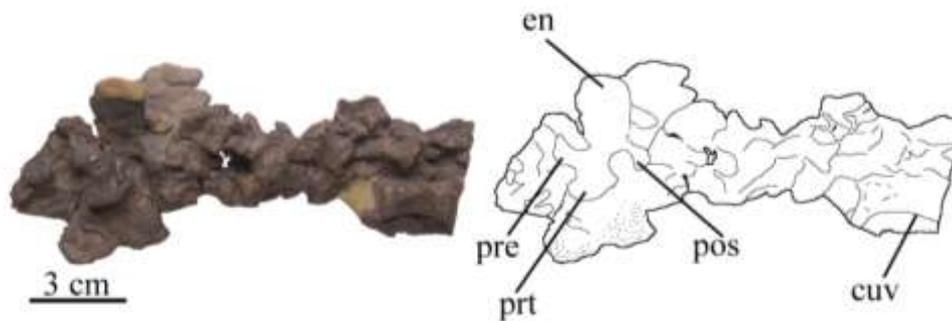


Figura 42. *Chanaresuchus sp. nov.* (PVSJ 567), fotografía y esquema de las vertebrae dorsales en vista dorsolateral izquierda. Referencias: cuv, cuerpo vertebral; en, espina neural; pos, postzigapófisis; pre, prezigapófisis; prt, proceso transversal.

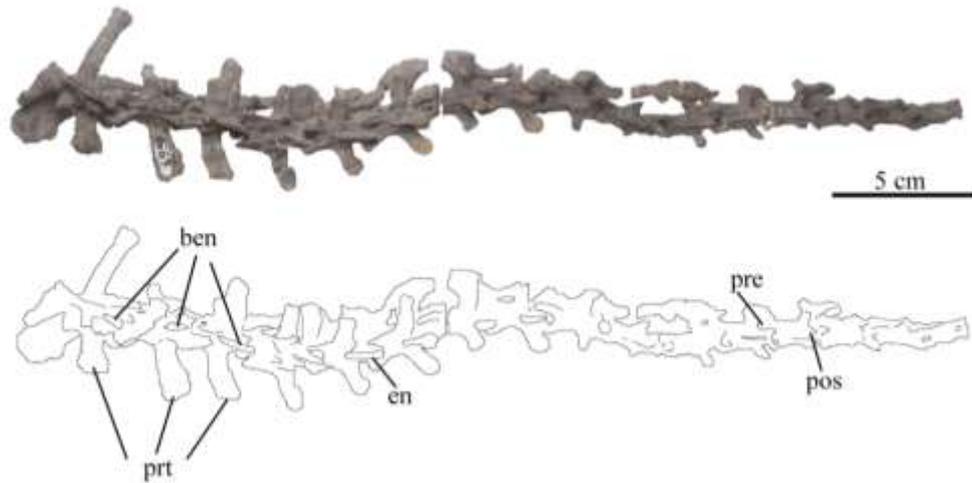


Figura 43. *Chanaresuchus sp. nov.* (PVSJ 567), fotografía y esquema de las vertebrae caudales en vista dorsal. Referencias: ben, base de espina neural; en, espina neural; pre, prezigapófisis; pos, postzigapófisis; prt, proceso transverso.

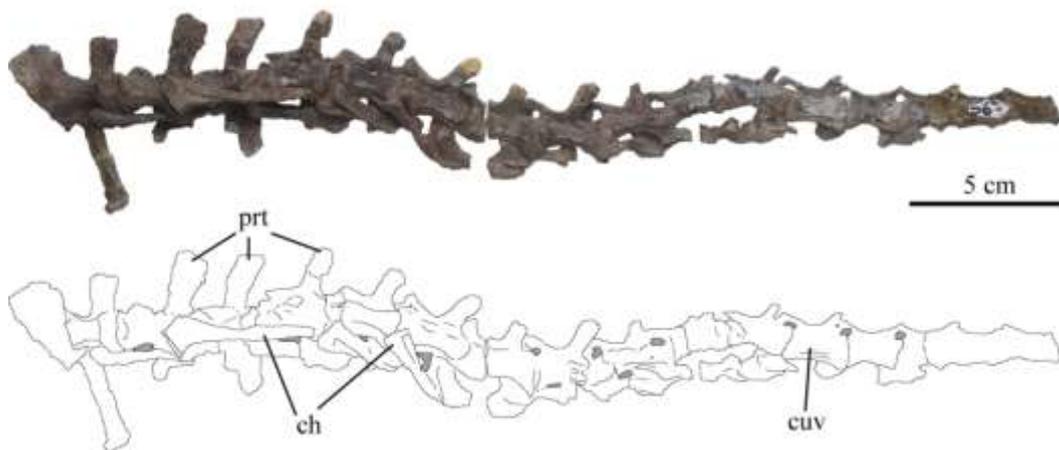


Figura 44. *Chanaresuchus sp. nov.* (PVSJ 567), fotografía y esquema de las vértebras caudales en vista ventral. Referencias: ch, chevron; cuv, cuerpo vertebral; prt, proceso transverso.



Figura 45. *Chanaresuchus sp. nov.* (PVSJ 567), fotografía de la gastralia. Referencias: las flechas indican segmentos de diferentes costillas gastrales.

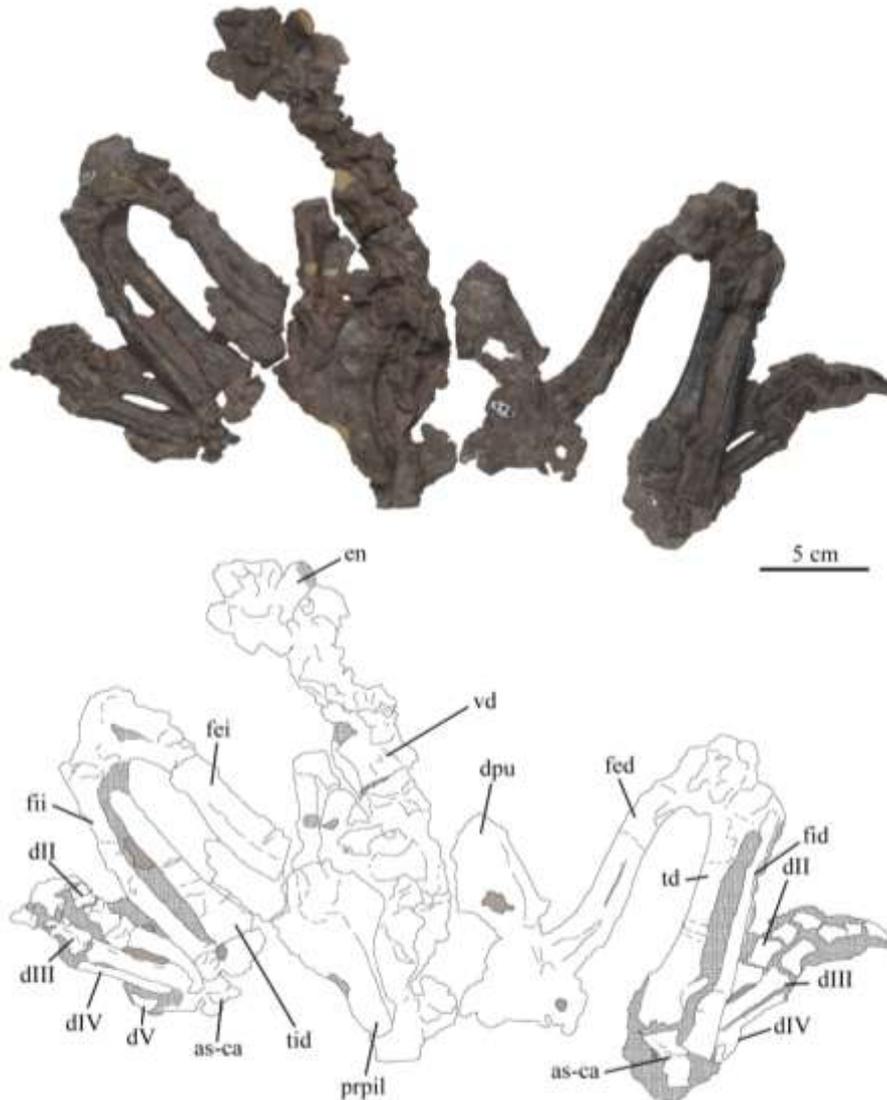


Figura 46. *Chanaresuchus sp. nov.* (PVSJ 567), fotografía y esquema de la cintura pélvica en vista dorsal. Referencias: en gris regiones que se presentan fracturadas; con superficies punteadas restos de sedimentos; as-ca, astrágalo-calcáneo; dII, dígito II; dIII, dígito III; dIV, dígito IV; dpu, delantal púbico; dV, dígito V; en, espina neural; fed, fémur derecho; fei, fémur izquierdo; fid, fíbula derecha; fii, fíbula izquierda; prpil, proceso posterior del ilion; td, tibia derecha; tid, tibia derecha; vd, vértebra dorsal

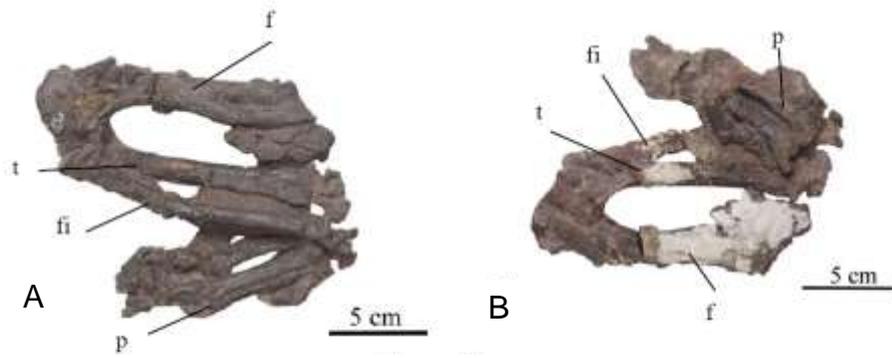


Figura 47. *Chanaresuchus* sp. nov. (PVSJ 567), fotografía y esquema del pie derecho. A en vista anterior. B en vista posterior. Referencias: f, fémur; fi, fíbula; p, pie; t, tibia.

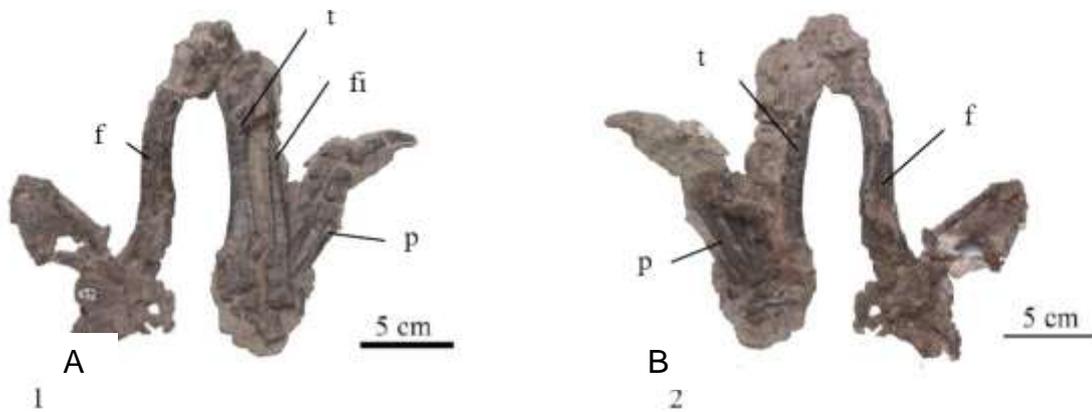


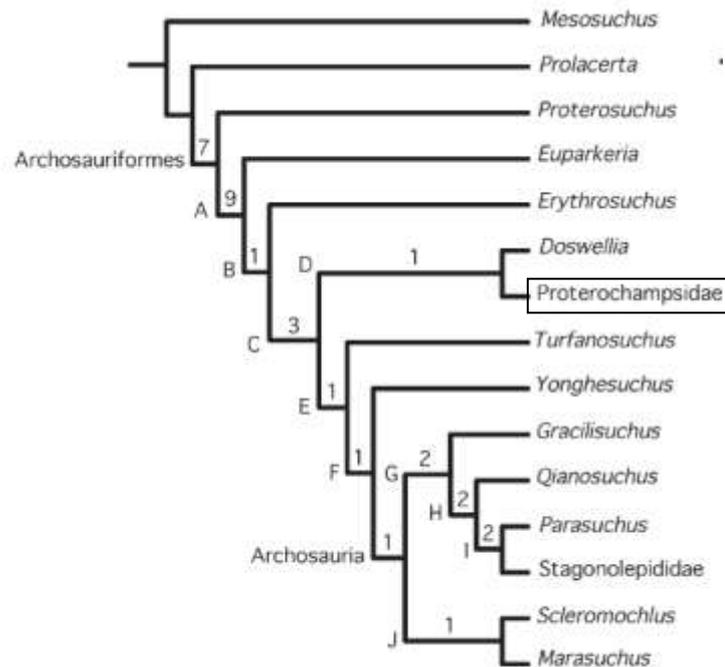
Figura 48. *Chanaresuchus* sp. nov. (PVSJ 567), fotografía y esquema del pie izquierdo. A en vista anterior. B en vista posterior. Referencias: f, fémur; fi, fíbula; p, pie; t, tibia.



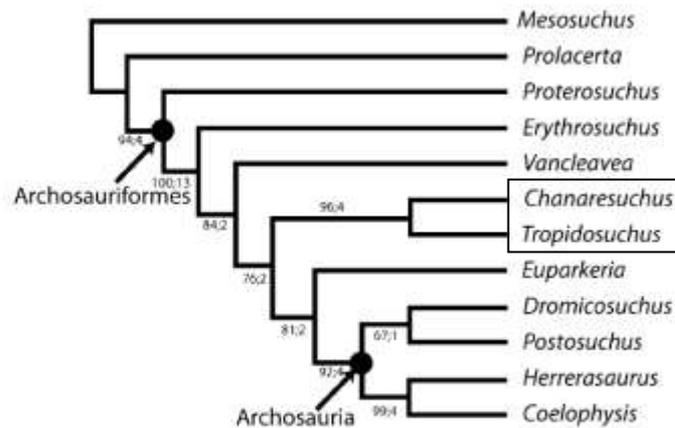
Figura 49. *Chanaresuchus* sp. nov. (PVSJ 567), fotografía de los osteodermos de las vertebrae dorsales. Referencias: la flecha indica la orientación anteroposterior de los osteodermos.

Figura 50

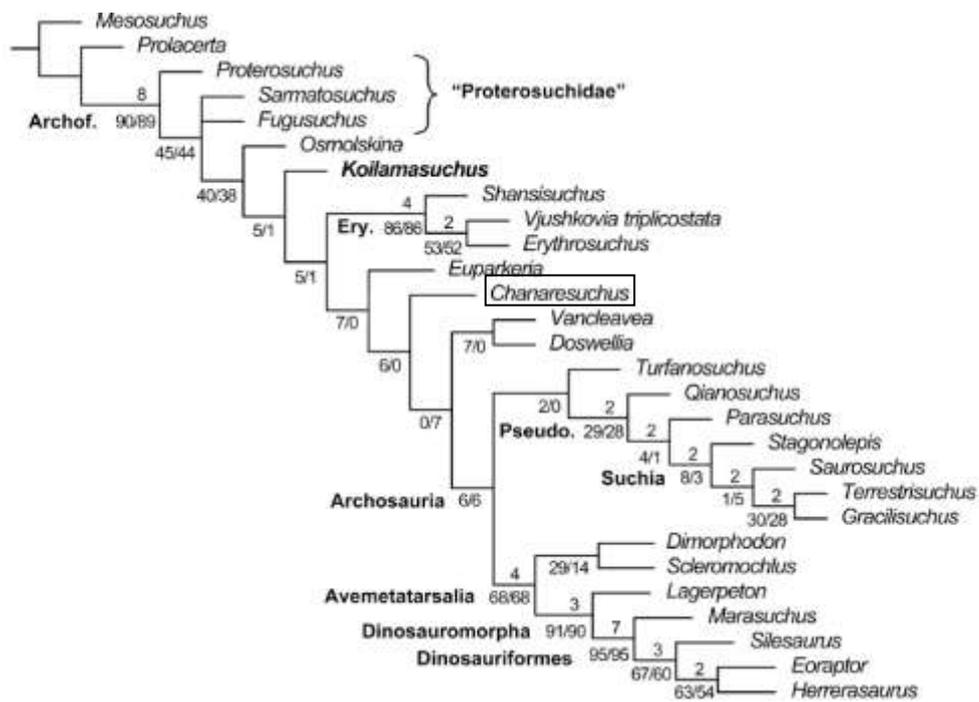
Hipótesis filogenéticas de trabajos anteriores



Resultado del análisis filogenético de Dilkes y Sues (2009). El número en cada nodo representa los valores de soporte de Bremer. Modificado de Dilkes y Sues (2009).



Resultado obtenido en el análisis filogenético de Nesbitt *et al* (2009). Los números de la derecha en cada nodo representan los valores de bootstrap y a los de la izquierda los valores de soporte de Bremer. Modificado de Nesbitt *et al* (2009)



Hipótesis filogenética obtenida en el análisis de Ezcurra *et al* (2010). Árbol de consenso estricto que muestra las relaciones de *Koilamasuchus gonzalezdiaz* y otros arcosauriformes basales. Los números ubicados encima de los nodos muestran los valores de los índices y los inferiores las frecuencias absolutas (izquierda) y GC (derecha) obtenidas con jackknife. Abreviaturas: Archof, Archosauriformes; Ery, Erythrosuchidae; Pseudo, Pseudosuchia. Modificado de Ezcurra *et al*, 2010.

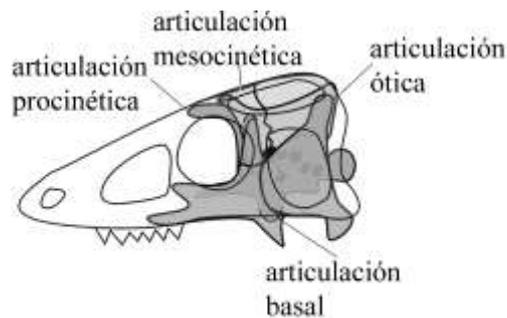


Figura 51. Diferentes tipos de cinesis craneana y articulaciones (basal y ótica) en un diápsido. Modificado de Holliday y Witmer (2008)

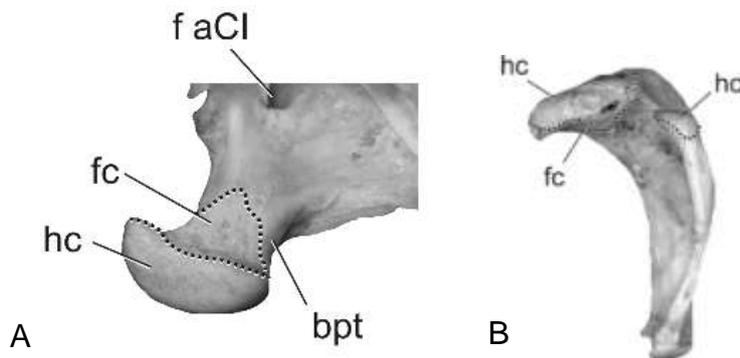


Figura 52. Articulaciones craneanas de *Iguana iguana*. A, articulación basal, con detalle de los procesos basipterigoideos. B, articulación ótica, mostrando en detalle el cuadrado izquierdo en vista lateral. Referencias: bpt, tuberosidad basal; faCl, foramen para la carótida interna; fc, cápsula fibrosa de articulación; hc, cartílago hialino. Modificado de Holliday y Witmer (2008).

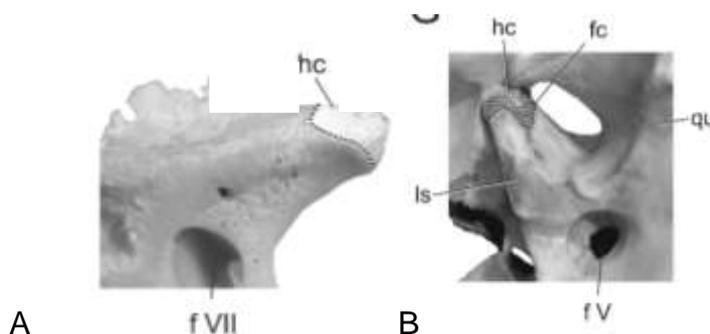


Figura 53. Articulaciones craneanas de *Alligator mississippiensis*. 1. se muestra la articulación ótica, con detalle del cuadrado. 2. se presenta la articulación basal, mostrando en detalle la articulación de los procesos pterigoideos con el pterigoideo. Referencias: bpt, tuberosidad basal; faCl, foramen para la carótida interna; fc, cápsula fibrosa de articulación; hc, cartílago hialino. Modificado de Holliday y Witmer (2008).

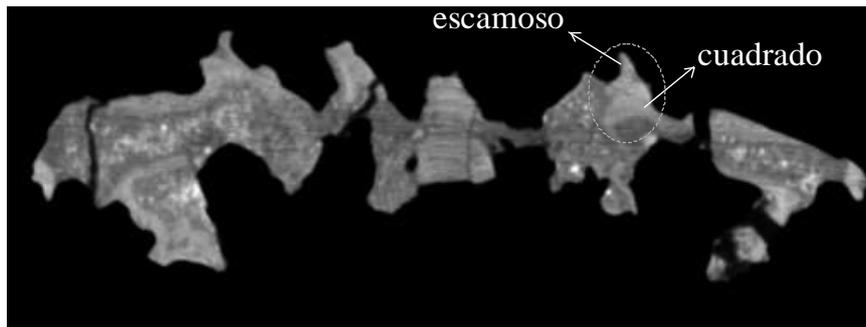


Figura 54. *Chanaresuchus sp. nov.* (PVSJ 567), corte tomográfico a lo largo del eje axial de mostrando la región de la articulación ótica.

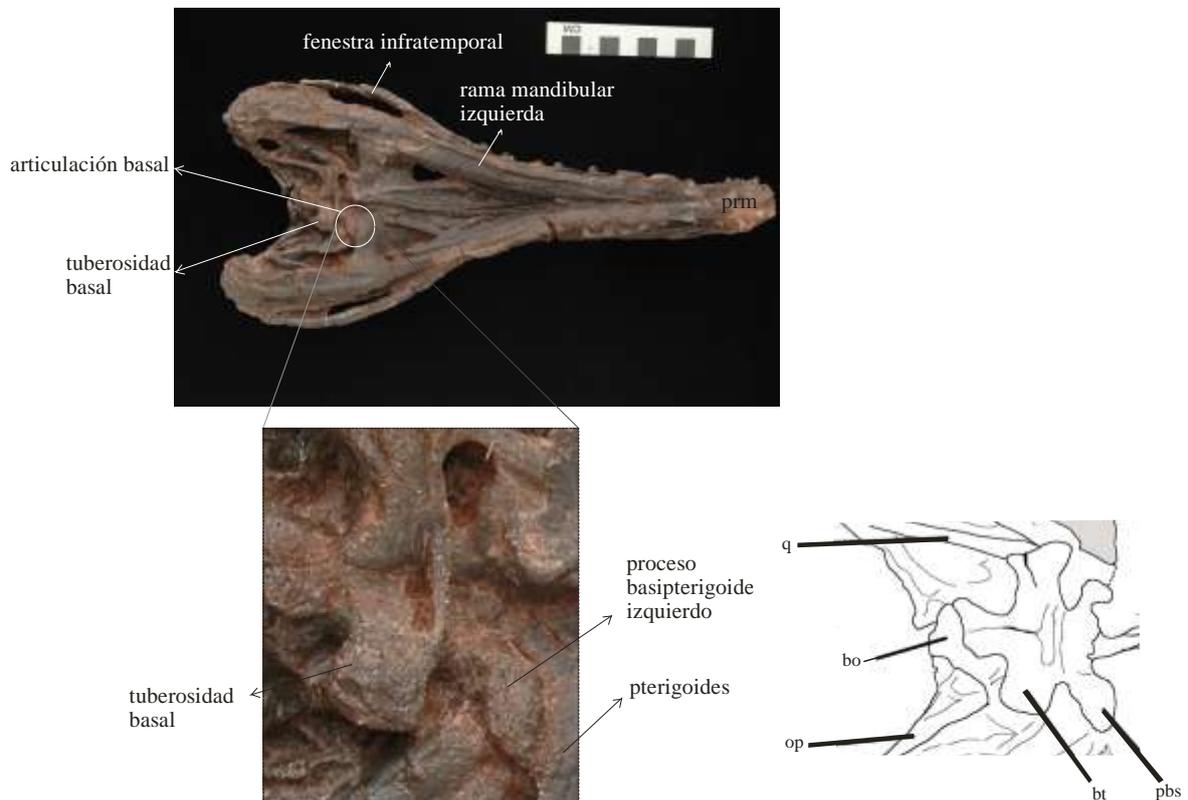


Figura 55. *Chanaresuchus sp. nov.* (PVSJ 567) fotografía de la vista ventral del cráneo de con detalle en la articulación basal. Referencias: bo, basioccipital; bt, tuberosidad basal; op, opistótico; q, cuadrado; pbs, proceso basipterigoideo.

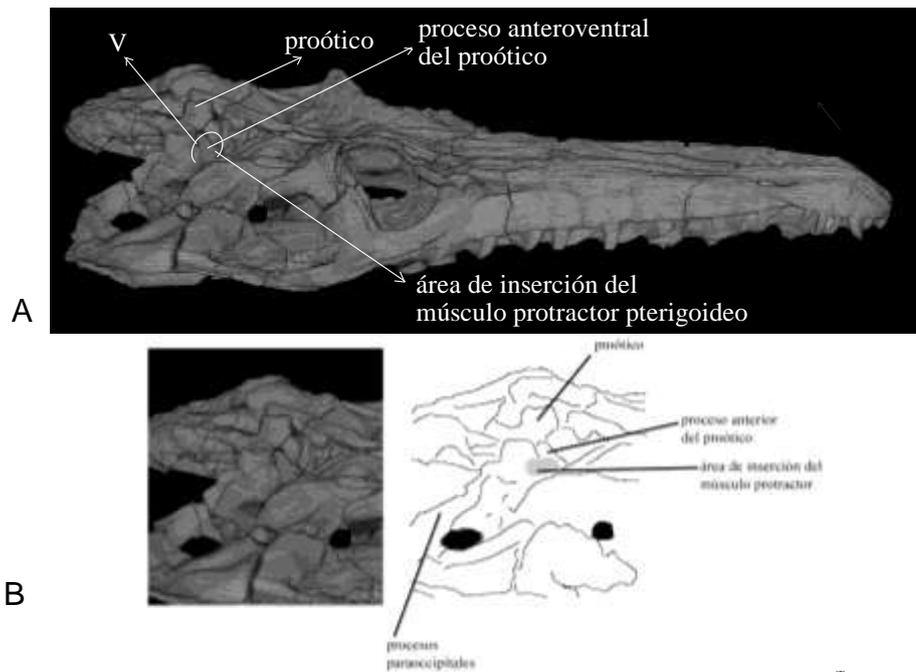


Figura 56. *Chanaresuchus sp. nov.* (PVSJ 567), fotografía y esquema del cráneo. A, vista dorsolateral del cráneo de *Chanaresuchus sp. nov.* (PVSJ 567) mostrando la inserción del músculo protractor pterigoideo. B, detalle y esquema del cráneo. Referencias: V, escotadura para el nervio V.

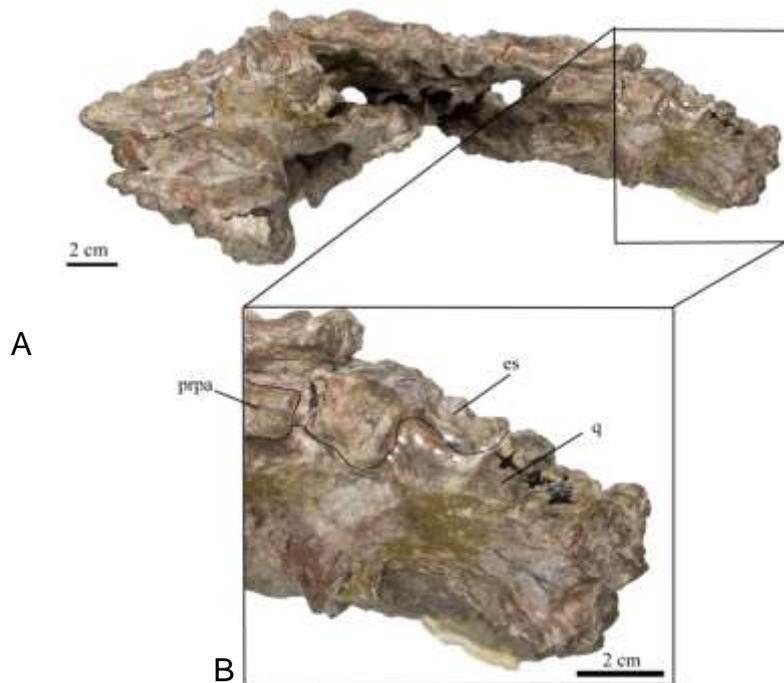
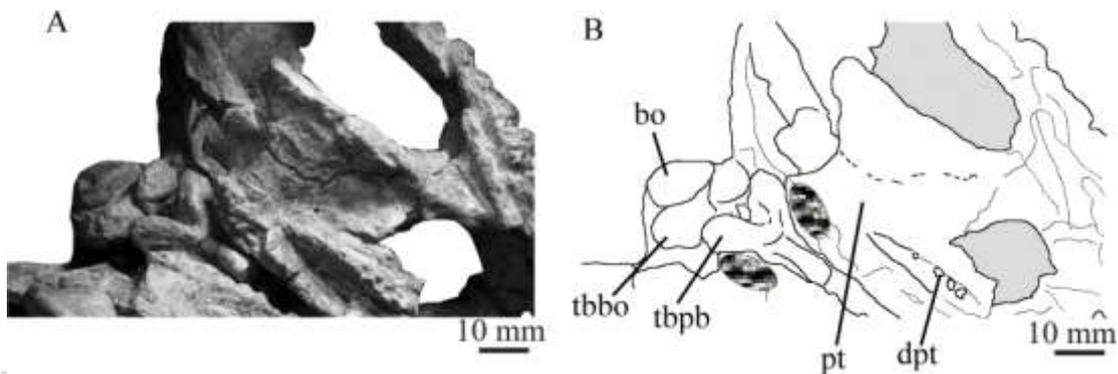


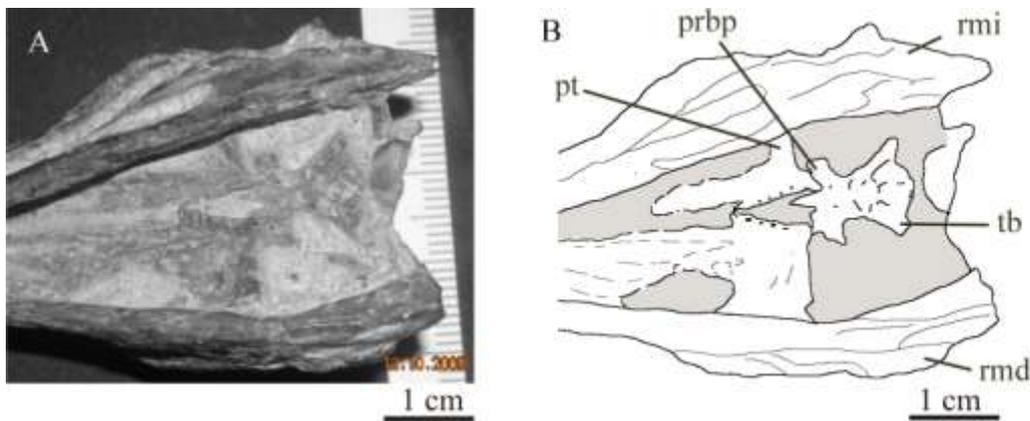
Figura 57. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 77). A, vista occipital del cráneo. B, detalle de la articulación ótica sinovial. Referencias: es, escamoso; prpa, proceso paraoccipital; q, cuadrado

Figuras de los caracteres filogenéticos nuevos



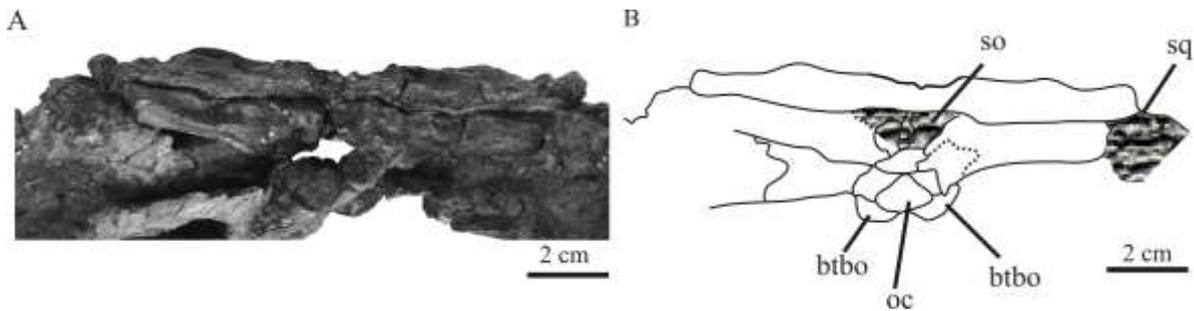
Estado del caracter 86 (0) presente en *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 77).

A: fotografía del cráneo del ejemplar PVSJ 77 en vista lateroventral, B: esquema que muestra los diferentes huesos representados en la fotografía. En este esquema no se muestran los procesos basipterigoideos ya que el pterigoides los envuelve completamente y no permite su exposición en vista ventral. Referencias: en gris punteado la región que ocupan los procesos basipterigoideos cubiertos por el pterigoides; bo, basioccipital, dpt, dientes pterigoideos; pt, pterigoides; tbbo, tuberosidad basal del basioccipital; tbpb, tuberosidad basal del parabasiésfenoides.



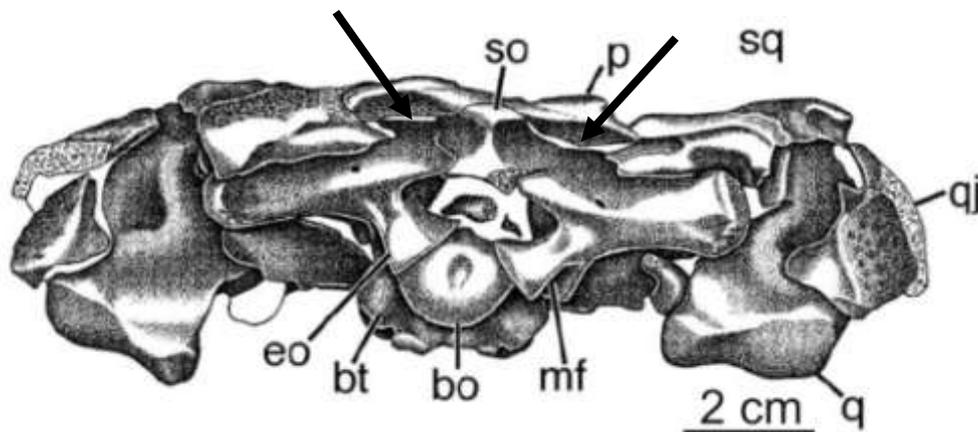
Estado del caracter 86 (1) presente en *Tropidosuchus romeri* (PVL 4601).

A: fotografía del cráneo del ejemplar PVL 4601 en vista ventral donde pueden apreciarse los procesos basipterigoideos expuestos en vista ventral, B: esquema que muestra los diferentes huesos representados en la fotografía. Referencias: **prbp**, proceso basipterigoideo; **pt**, pterigoides; **rmd**, rama mandibular derecha; **rmi**, rama mandibular izquierda; **tb**, tuberosidad basal.



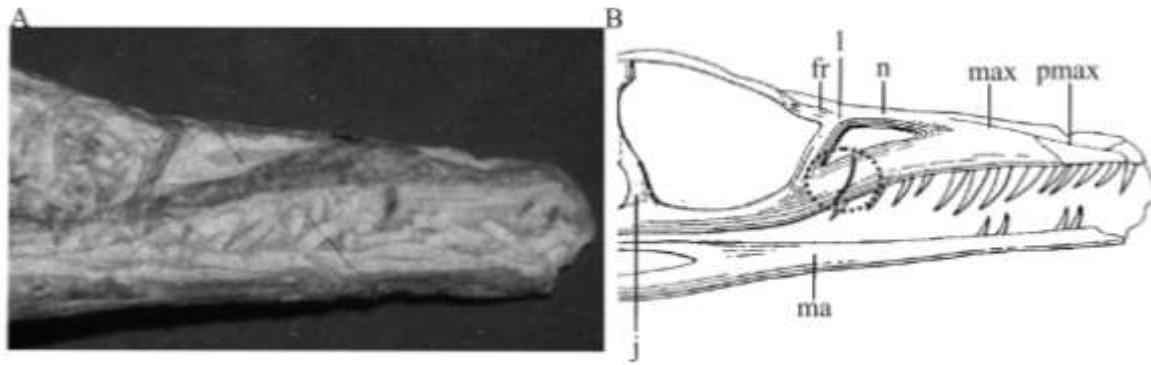
Estado del caracter 87 (1) observado en *Proterochampsa barrionuevoi* (PVSJ 77).

A: fotografía del cráneo del ejemplar PVSJ 77 en vista occipital, B: esquema que muestra los diferentes huesos representados en la fotografía. Referencias: en gris punteado se marcan los dos huesos en cuestión, mostrando que no hay articulación entre ellos; **btbo**, tuberosidad basal del basioccipital; **oc**, cóndilo occipital; **so**, supraoccipital; **sq**, escamoso.



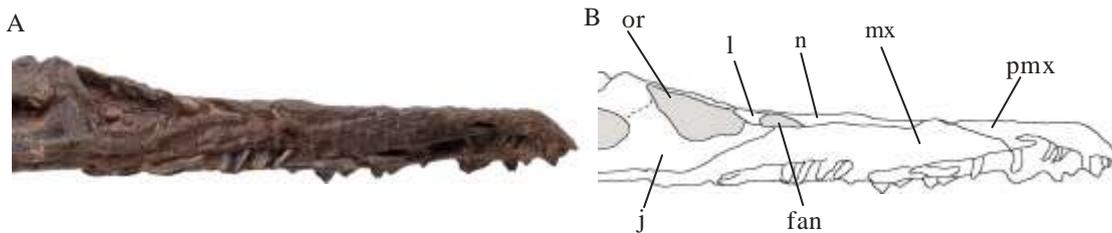
Estado del caracter 87 (0) observado en *Doswellia kaltenbachi* (USNM 214823).

Tomado de Dilkes y Sues (2009) Referencias: **bo**, basioccipital; **bt**, tuberosidad basal; **eo**, exoccipital; **mf**, foramen metótico; **p**, parietal; **q**, cuadrado; **qj**, cuadradoyugal; **so**, supraoccipital; **sq**, escamoso, las flechas indican los prominentes procesos laterales del supraoccipital que hacen contacto con el escamoso.



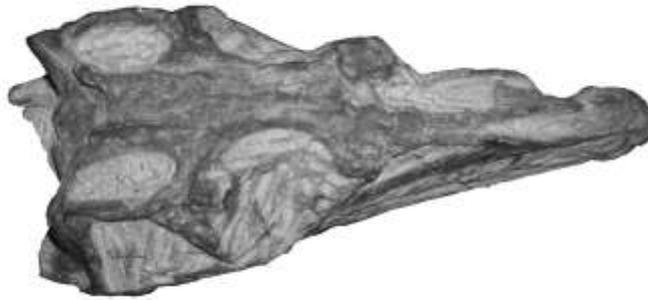
Estado del caracter 88 (0) observado en *Tropidosuchus romeri* (PVL 4601).

A, fotografía del cráneo del ejemplar en vista lateral; B, esquema que representa los huesos presentes en la fotografía. Modificado de Arcucci (1990). Referencias: dentro del círculo con línea de puntos se marca el contacto lacrimal-maxilar; **fan**, fenestra anterorbitaria; **l**, lacrimal; **mx**, maxilar; **or**, órbita; **pmx**, premaxilar.



Estado del caracter 88 (1) observado en *Chanaresuchus sp. nov.* (PVSJ 567).

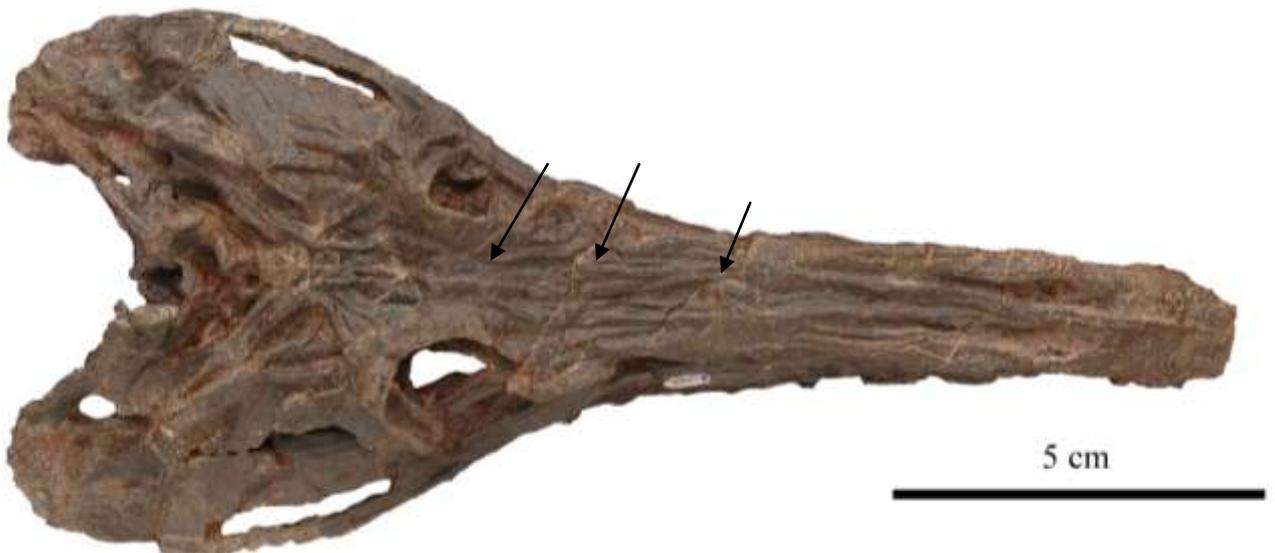
A, fotografía del cráneo del ejemplar en vista lateral; B, esquema que representa los huesos presentes en la fotografía. Referencias: **fan**, fenestra anterorbitaria; **j**, yugal; **l**, lacrimal; **mx**, maxilar; **n**, nasal; **or**, órbita; **pmx**, premaxilar.



Estado del carácter 89 (0) observado en *Tropidosuchus romeri*



Estado del carácter 89 (1) observado en *Proterochampsia barrionuevoi*



Estado del carácter 89 (2) observado en *Chanaresuchus sp. nov.* y *Chanaresuchus bonapartei*. Las flechas indican algunas crestas que conforman la ornamentación sobre el cráneo

ANEXO 2
Matriz de datos y árboles utilizados en la filogenia

Matriz de datos

Chanaresuchus sp. nov. (PVSJ 567)

1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	?	?
0	1	?	1	?	1	0	?	0	0	?	?	0	1	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	?	0	?	?	0	0	?	1
1	1	?	1	1	0	1	1	0	0	?	0	0	0	0	0	?	1	0	0
0	1	0	1	0	1	?	1	2											

C. bonapartei (URL 07)

1	?	1	1	0	1	1	?	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	?	?
0	1	?	?	?	?	0	?	0	0	?	?	0	1	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	?	?	?	0	0	?	1
1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
0	1	0	1	0	1	?	1	2											

P. barrionuevoi (PVSJ 77)

1	0	1	1	0	1	1	?	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	?
?	1	0	?	?	1	0	?	1	0	1	?	0	1	0	0	1	0	0	0
0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	?	?	?	0	?	?
?	?	?	1	1	0	1	0	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?
?	1	?	0	0	1	1	1	1											

T. romeri

1	0	1	1	0	0	1	?	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	?	1
0	1	?	?	?	?	?	0	0	?	?	?	0	1	1	?	?	?	?	?
1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	?	?	?	?	?	0	0	?	1
1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	?	0	0	0	0	0	1	1	0	0
0	1	0	1	0	0	1	0	0											

Proterochampsa nodosa

1	?	1	1	0	1	1	?	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	?	?
?	1	?	?	?	?	0	?	?	?	1	?	0	1	0	0	?	?	?	?
0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	1	1	1											

Gualosuchus romeri

M. J. Trotteyn

1	1	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	?	?	0	1	1	?	0
?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	0	0	0	0	?	?	?	?
?	1	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	0											

Cerritosaurus binsfeldi

1	1	1	0	?	?	?	?	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	?	1
?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	1	?	0	0	0	?	?	?	?	?
?	1	0	0	1	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	1	0	0											

Saurosuchus

1	0	1	1	0	0	1	?	1	0	1	1	1	1	0	0	0	?	1	1
1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	?	1	?	1	1	1	1	1
1	?	?	?	1	1	0	1	1	1	?	?	1	?	?	?	?	?	?	1
1	?	?	1	?	?	?	?	?	?	1	?	1	?	?	?	?	1	?	?
?	?	?	1	0	1	1	1	0											

Arizonasaurus

1	1	1	1	1	0	1	?	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	?
0	1	0	1	1	?	0	1	0	1	?	1	1	1	0	?	?	1	1	1
1	1	?	?	1	1	0	1	0	1	?	2	0	?	?	?	0	0	?	1
1	1	?	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	0	0	?	?	1	0											

Vancleavea

1	0	0	1	0	?	1	?	1	1	1	?	1	?	0	?	1	1	?	?
?	?	1	?	1	?	?	?	?	1	0	1	1	1	1	?	?	?	?	?
?	1	?	?	1	1	0	1	0	0	?	1	?	?	?	?	?	0	?	?
1	?	?	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
?	?	?	1	0	?	1	?	0											

Prolacerta

0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0

M. J. Trotteyn

1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	1	1	1	0											

Mesosuchus

0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	?	0	0	0	0	0	0
0	0	0	?	?	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	1	1	?	0											

Proterosuchus

1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1
0	0	?	0	0	1	0	0	0	0	1	?	1	1	1	1	0	0	0	0
1	1	1	1	0	0	?	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
?	0	0	0	0	1	1	1	0											

Euparkeria

1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1
0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0
0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1
0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
1	0	0	1	0	1	1	?	0											

Doswellia

2	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	?	0	?	?	1	0	0
0	1	1	1	?	?	1	0	1	1	1	0	?	1	0	?	?	?	0	1
?	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	?	?	?	0
1	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	1	0	1	0	?	0											

Erythrosuchus

1	1	1	1	1	0	1	?	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1
0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	?	1	1	1
1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	?	?	?	0	1	0	1
1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0

M. J. Trotteyn

	1	0	?	1	0	1	1	1	0											
<i>Parasuchus</i>																				
	1	1	1	1	2	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1
	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
	1	0	0	1	1	1	1	1	0											
<i>Stagonolepididae</i>																				
	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	?	0
	1	1	0	1	?	1	2	1	1	1	0	?	1	0	1	0	1	1	1	1
	0	1	0	0	1	1	0	?	?	?	1	?	1	1	1	1	1	1	0	1
	1	1	1	1	1	0	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
	1	0	1	1	1	1	1	1	0											
<i>Gracilisuchus</i>																				
	1	1	1	1	1	0	1	?	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
	?	?	?	?	?	?	1	0	1	?	0	?	1	1	1	1	?	?	1	1
	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	?	1	?	?	?	1	1	0	1
	1	?	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
	?	1	1	1	0	1	1	?	0											
<i>Scleromochlus</i>																				
	1	1	1	1	1	0	?	?	?	0	?	?	?	1	0	?	?	?	?	0
	?	?	?	?	?	?	2	0	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	1	1
	1	1	0	0	1	1	0	?	?	?	1	?	1	?	?	?	0	1	1	1
	1	1	?	1	1	1	0	?	?	1	?	?	0	0	0	?	1	1	1	1
	0	1	?	0	0	?	?	?	0											
<i>Turfanosuchus</i>																				
	1	1	1	1	1	0	1	?	1	0	1	?	?	1	0	1	1	1	0	1
	0	1	0	1	1	?	0	0	1	1	?	?	1	1	1	?	?	1	0	1
	?	1	0	0	?	?	?	1	1	1	?	?	1	?	?	?	?	?	?	1
	1	1	?	1	1	?	?	1	1	1	1	1	0	0	0	?	?	?	?	?
	?	?	?	1	?	1	?	1	0											

Yonghesuchus

1	1	1	1	1	?	?	0	?	?	?	?	?	1	?	?	1	1	?	?
1	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	?	?	?	0	1
?	1	0	0	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	1	0											

Marasuchus

?	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
1	1	0	1	?	1	?	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	1	1	1	1	0	0	?	1	1	?	?	?	?	1	1	1
1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	?	1	1	1	1
1	1	?	0	?	?	?	?	0											

Qianosuchus

1	1	1	1	1	0	1	?	1	0	1	?	1	1	0	0	1	1	?	?
0	?	?	?	?	1	?	1	1	?	?	?	1	1	1	1	?	1	1	1
?	1	?	?	1	1	1	?	0	0	1	?	?	1	?	?	1	0	?	1
1	1	1	1	?	0	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
?	?	?	1	0	?	?	?	0											

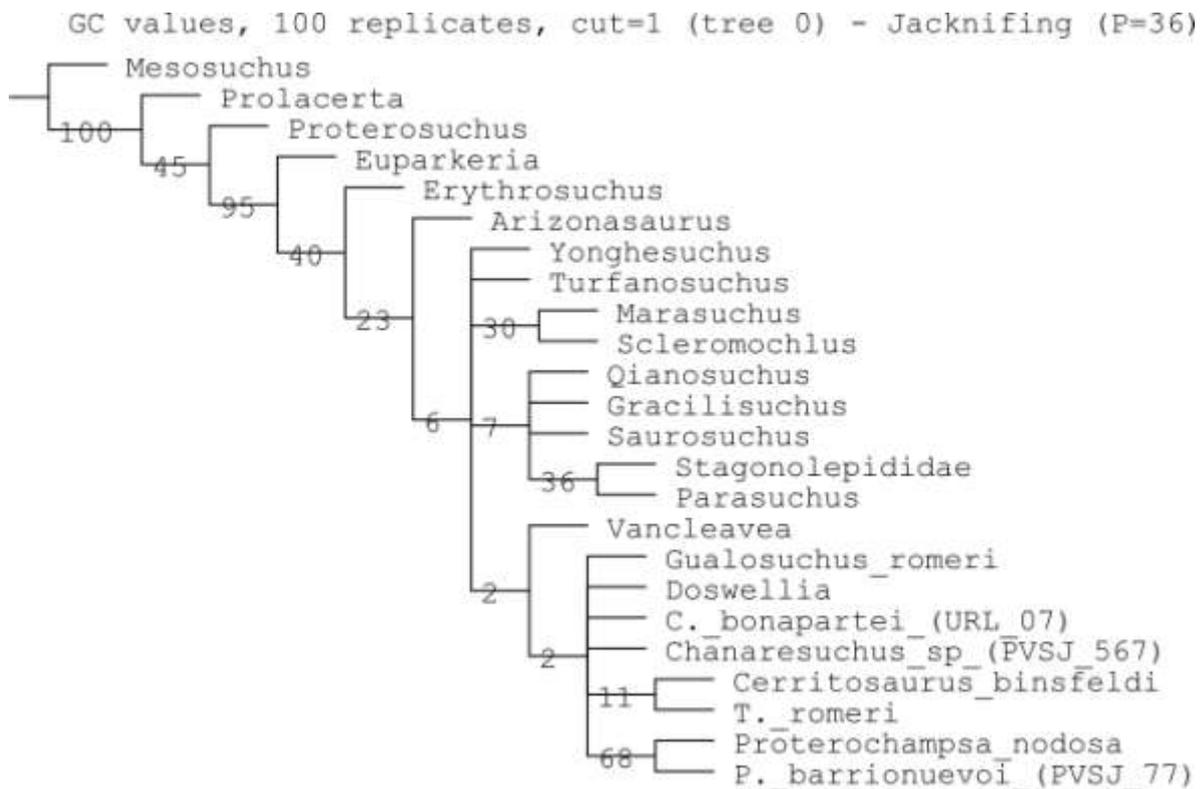


Figura E. Análisis de Jacknife utilizando GC. Los números indican los valores obtenidos por este método.

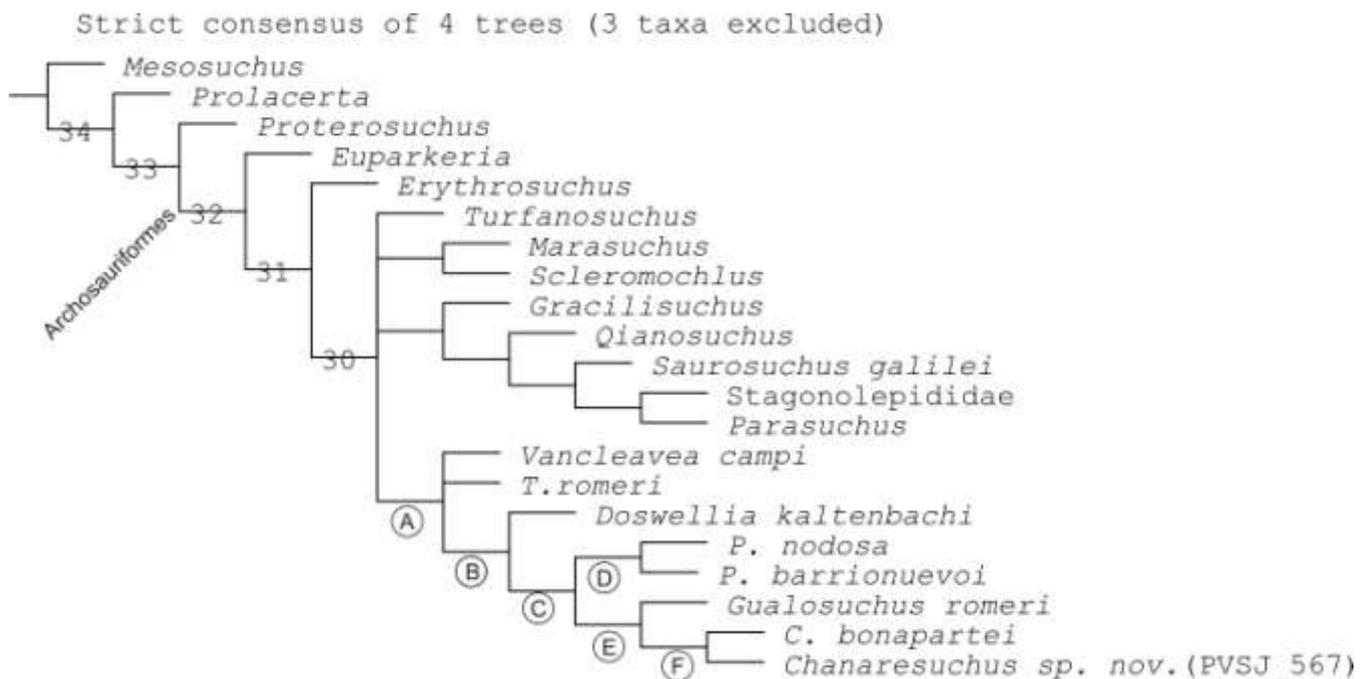


Figura F. Árbol de consenso obtenido mediante el podado de las especies *Yonghesuchus*, *Arizonasaurus* y *Cerritosaurus*. Los números indican la denominación de cada nodo. Referencias: A. Proterochampsoidea, B. taxón que incluye a Doswellidae y Proterochampsidae, C. Proterochampsidae, D. taxón conformado por el género *Proterochampsia*, E. taxón que incluye al género *Chanaresuchus* y *Gualosuchus reigi*, F. argupación que se conforma por el género *Chanaresuchus*.

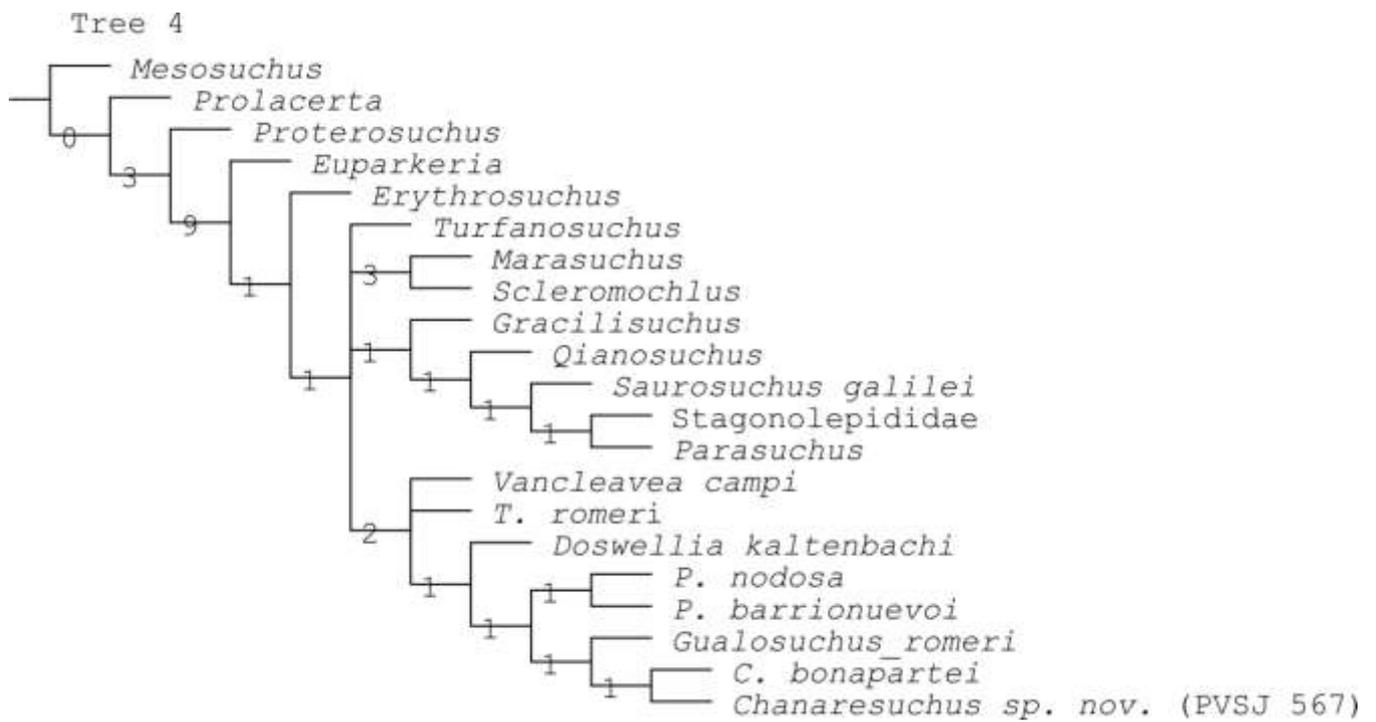


Figura G. Soporte de Bremer realizado con el podado de las tres especies *Yonghesuchus*, *Arizonasaurus* y *Cerritosaurus*. Los números indican el valor obtenido mediante este método para cada nodo.

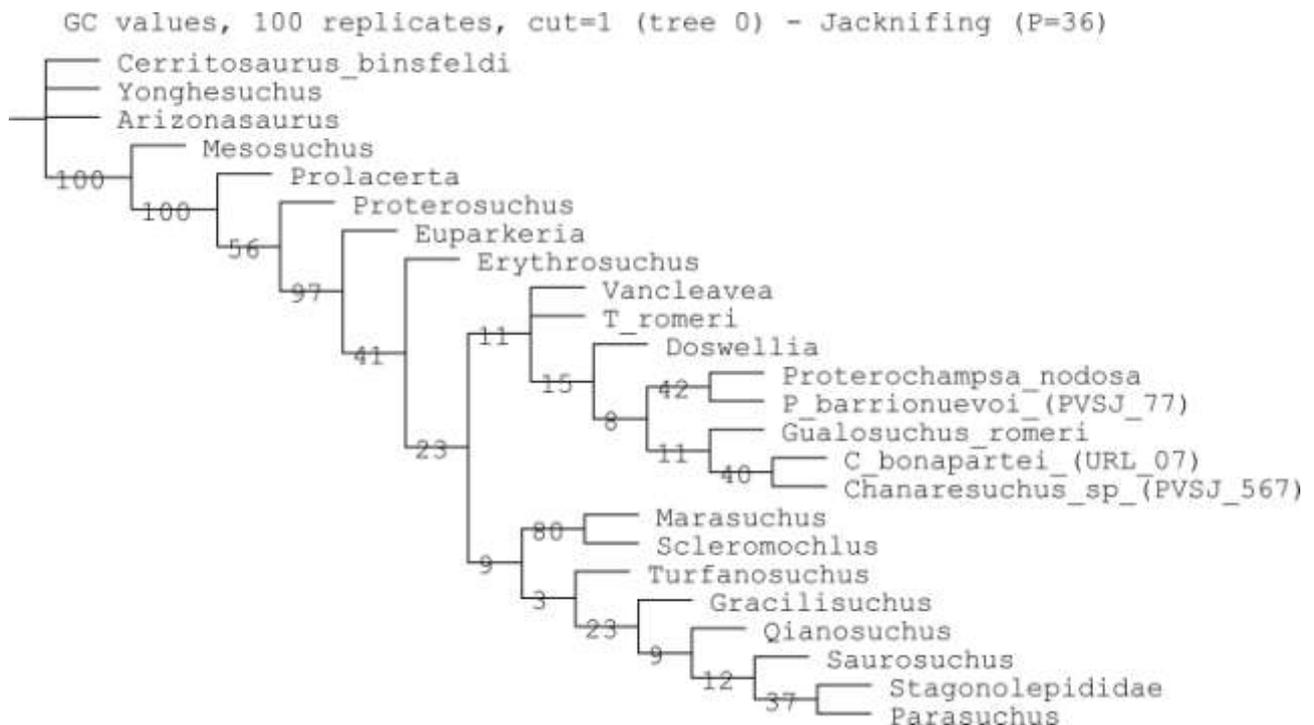


Figura H. Jacknife (GC) realizado en la hipótesis con las especies *Yonghesuchus*, *Arizonasaurus* y *Cerritosaurus* podadas. Los números indican el valor correspondiente para cada nodo.

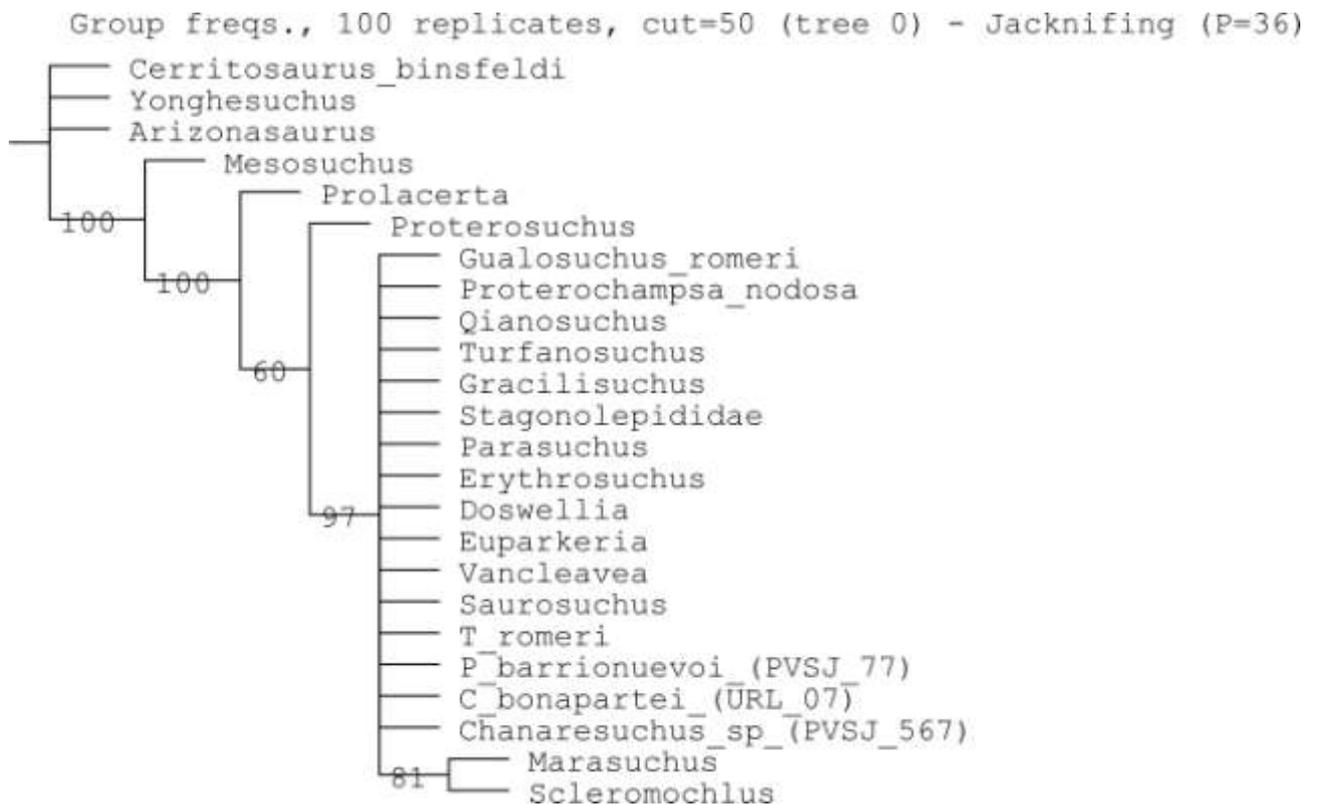


Figura I. Jackknife (Frecuencias Absolutas) realizado en la hipótesis con las especies *Yonghesuchus*, *Arizonasaurus* y *Cerritosaurus* podadas. Los números indican el valor correspondiente para cada nodo.

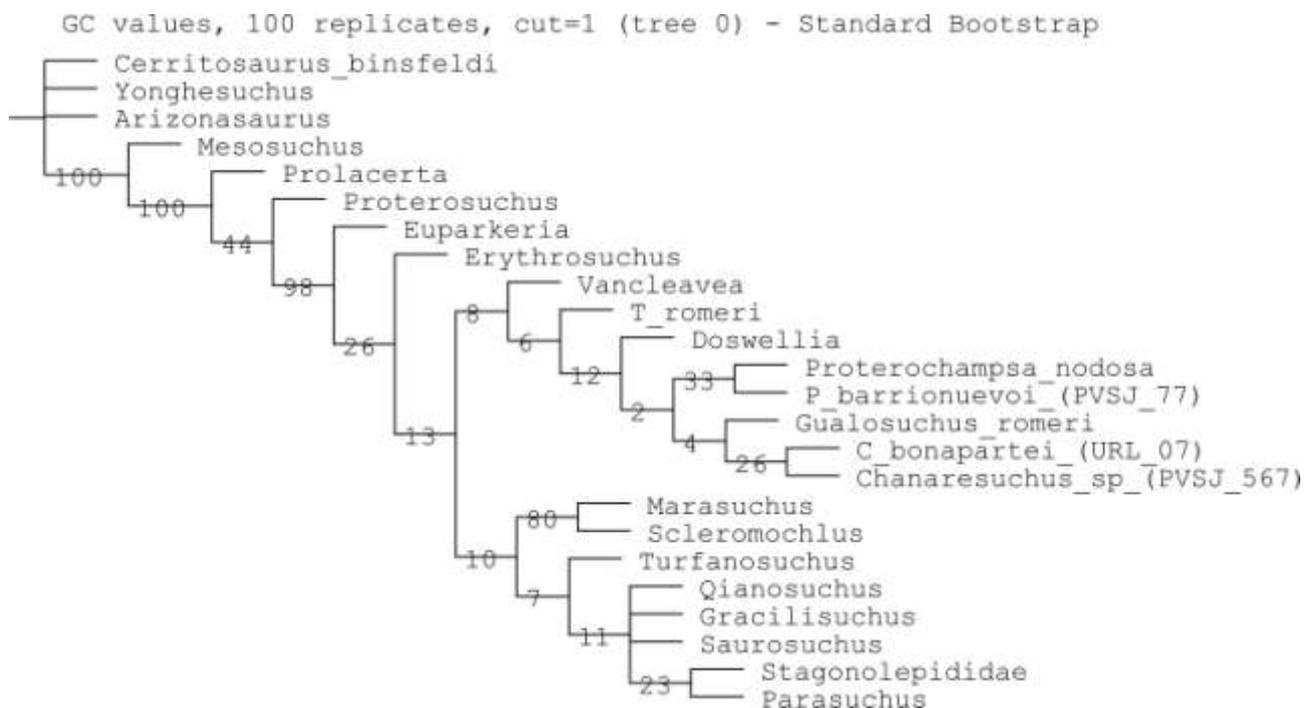


Figura J. Bootstrap realizado en la hipótesis con las especies *Yonghesuchus*, *Arizonasaurus* y *Cerritosaurus* podadas. Los números indican el valor correspondiente para cada nodo.

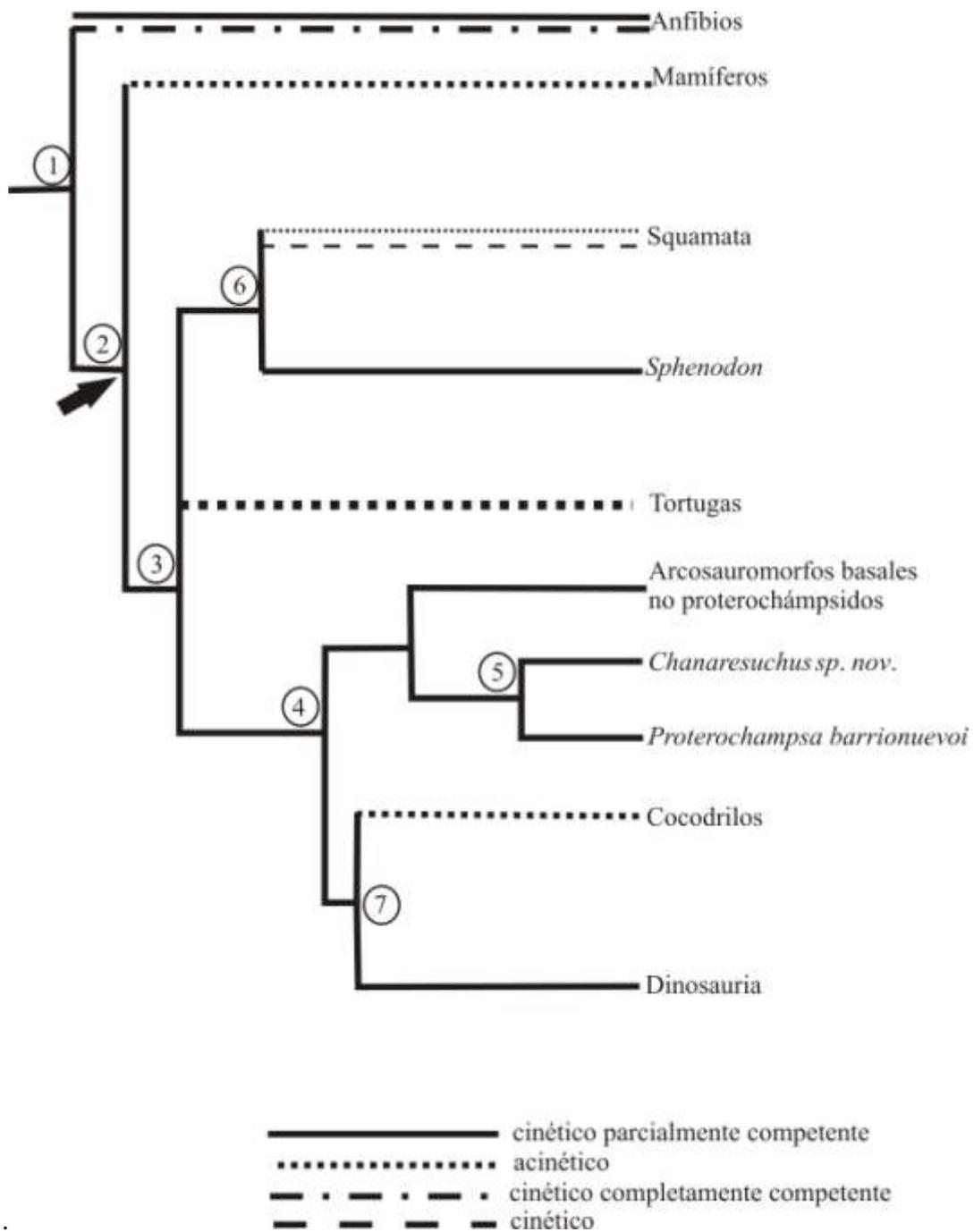


Figura K. Hipótesis filogenética que muestra la evolución de la cinesis craneana. Referencias: 1. Tetrápoda, 2. Amniota, 3. Sauropsida, 4. Archosauromorfa, 5. Proterochampsidae, 6. Lepidosauria; 7, Archosauria. Modificado de Holliday y Witmer (2008)

ANEXO 3

GLOSARIO DE TÉRMINOS DE CINESIS CRANEANA

Anficinesis: es la combinación de meso y metacinesis (Franzzetta, 1962)

Cinesis craneana: presencia de movimiento relativo de diferentes regiones del cráneo, dada a través de articulaciones intracraneas (Holliday y Witmer, 2008)

Estreptostilia: movimiento intracraneano dado por la movilidad del cuadrado (Versluys, 1910).

Mesocinesis propiamente dicha: es una de las dos subdivisiones que Hofer (1949) propone para la mesocinesis. Esta subdivisión es aquella que se presenta en el neurocráneo, a través de la articulación del frontal y el parietal.

Mesocinesis: presencia de movimiento intracraneano en la unicidad palato-maxilar, dado por la articulación entre el parietal y el frontal (Versluys, 1910).

Metacinesis: presencia de movimiento intracraneano en el neurocráneo dado por la articulación entre el dermatocráneo y el segmento occipital Versluys (1910, 1912, 1936)

Neurocinesis: es el movimiento presente entre el neurocráneo y el paladar a través de la articulación del pterigoides con la basipterigoides.

Procinesis: es una de las dos subdivisiones que Hofer (1949) propone para la mesocinesis. Esta subdivisión es la que ocurre entre el neurocráneo y el esqueleto facial, a través de la articulación del nasal con el frontal.

ANEXO 4

TABLAS Y FIGURAS DE ANTECEDENTES PALEONTOLÓGICOS

Tablas de clasificaciones pre-cladísticas

Huene (1938)		
Orden Pseudosuchia	Familia Stagonolepidae	<i>Rhadinosuchus gracilis</i>
	Familia Rausuchidae	<i>Rausuchus tiradentes</i> <i>Prestosuchus chiniquensis</i> <i>Prestosuchus loricatus</i>

Tabla 1. Esquema clasificatorio adoptado por Huene (1938) en la nominación de *Rhadinosuchus gracilis*

Price (1946)		
Orden Pseudosuchia	Familia Stagonolepidae	<i>Hoplitosuchus raii</i>
	Familia Rausuchidae	<i>Rausuchus tiradentes</i> <i>Prestosuchus chiniquensis</i> <i>Prestosuchus loricatus</i> <i>Rhadinosuchus gracilis</i>
	Familia?	<i>Procerosuchus celer</i>
	Familia?	<i>Cerritosaurus binsfeldi</i>

Tabla 2. Esquema de clasificación propuesto por Price (1946) en la descripción de *Cerritosaurus binsfeldi*. Modificado de Raugust (2009).

Hoffstetter (1955)			
Orden Thecodontia	Suborden Pseudosuchia	Superfamilia Proterosuchoidea	Familia Proterosuchidae Familia Erythrosuchidae
		Superfamilia Elachistosuchoidea	Familia Elachistosuchidae Familia Aerosauridae (Baur, 1887) Familia Stagonolepidae (Huene, 1911) Familia Desmatosuchidae Familia Rausuchidae (Huene, 1942)
		Superfamilia Stagonolepoidea	Familia Euparkeriidae (Huene, 1920) Familia Ornithosuchidae Familia Scleromochilidae Familia Stegomosuchidae?
		Superfamilia Ornithosuchoidea	Familia Rhadinosuchidae fam.nov.
		Superfamilia Sphenosuchoidea	<i>R. gracilis</i> <i>C. binsfeldi</i>
	Superfamilia Sphenosuchoidea	Familia Sphenosuchidae Familia Pedeticosauridae	
Suborden Phytosauria		Familia Phytosauridae (Jaeger, 1828)	

Tabla 3. Esquema clasificatorio de Hoffstetter (1955) al momento de erigir la familia Rhadinosuchidae. Modificado de Raugust (2009)

Romer (1956)

M. J. Trotteyn

Revisión osteológica, análisis filogenético y paleoecología de Proterochampsidae (Reptilia - Archosauriformes)

Orden Thecodontia	Suborden Proterosuchia	Familia Erythrosuchidae	
	Suborden Pseudosuchia	Familia Stagonolepidae	
		Familia Euparkeriidae	
		Familia Ornithosuchiade	<i>Cerritosaurus binsfeldi</i> <i>Rhadinosuchus gracilis?</i>
		Familia Sphenosuchidae	
		Familia Scleromochilidae	
	Familia Aetosauridae		
Suborden Parasuchia	Familia Phytosauridae		

Tabla 4. Propuesta clasificatoria de Romer (1956) en la cual coloca a *Cerritosaurus* y *Rhadinosuchus* en la familia Ornithosuchidae. Modificado de Raugust (2009).

Reig (1961)		
Orden Thecodontia	Suborden Proterosuchia	Familia Proterosuchidae (Huene, 1908) Familia Erythrosuchidae Familia Garjainiidae (Ochev, 1958) Familia Vjuskoviidae (Huene, 1960)
	Suborden Ornithosuchia	Familia Euparkeriidae (Huene, 1920) Familia Ornithosuchidae (Huene, 1908) Familia Erpetosuchidae (Huene, 1914) Familia Rhadinosuchidae (Hoffstetter, 1955) Familia Rausuchidae (Huene, 1942) Familia Stegomosuchidae (Huene, 1922) Familia Scleromochilidae (Huene, 1914) Familia Sphenosuchidae (Huene, 1922) Familia Pedeticodauridae (Hoepen, 1915) Familia Elachistosuchidae (Huene, 1956)
	Suborden Desmotosuchia	Familia Aetosauridae (Baur, 1887) Familia Stagonolepidae (Agassiz, 1843)
	Suborden Parasuchia	Familia Phytosauridae (Lydekker, 1888)

Tabla 5. Clasificación de Reig (1961) en la descripción de *Proterochampsia barrionuevoi*. Modificado de Raugust (2009).

Romer (1966)			
Orden Thecodontia	Suborden Pseudosuchia	Familia Euparkeriidae	
		Familia Erpetosuchidae	<i>Cerritosaurus</i> <i>Rhadinosuchus?</i>
		Familia Teleodratidae	
		Familia Elachistosuchidae	
		Familia Prestosuchidae	
	Suborden Aetosauria	Familia Aetosauridae	
Suborden Phytosauria	Familia Phytosauridae		

Tabla 6. Clasificación propuesta por Romer (1966) en la que incluye a *Cerritosaurus* y *Rhadinosuchus* en la familia Erpetosuchidae. Modificado de Raugust (2009).

Sill (1967)			
Orden Crocodylia	Suborden Protosuchia	Familia Protosuchidae (Brown, 1933)	<i>Protosuchus</i>
		Familia Sphenosuchidae (Haughton, 1924)	<i>Sphenosuchus</i>
	Suborden Archeosuchia	Familia Notochampsidae (Haughton, 1924)	<i>Notochampsia</i> <i>Erythrochampsia</i>
		Familia Proterochampsidae fam.nov	<i>Proterochampsia</i> <i>barrionuevoi</i>

Tabla 7. Clasificación erigida por Sill (1967) cuando describe detalladamente los restos de *Proterochampsia barrionuevoi*.

Romer (1971)					
Orden Thecodontia	Suborden Proterosuchia		Familia Proterosuchidae		
			Familia Erythrosuchidae		
	Suborden Pseudosuchia	Infraorden Ornithosuchia		Familia Scleromochilidae? Familia Teleocrateridae? Familia Pallisteriidae? Familia Rauisuchidae? Familia Ornithosuchidae Familia Eupariidae	
			Infraorden Sphenosuchia	Familia Sphenosuchidae Familia Triasolestidae	
			Infraorden Proterochampsia	Familia Proterochampsidae	<i>P. barrionuevoi</i>
				Familia Cerritosauridae	<i>C. binsfeldi</i>
	Suborden Aetosauria		Familia Stagonolepidae		
	Suborden Parasuchia		Familia Phytosauridae		

Tabla 8. Esquema de clasificación propuesto por Romer (1971) en el cual erige el infraorden Proterochampsia y la familia Cerritosauridae. Modificado de Raugust (2009)

Bonaparte (1978)					
Orden Thecodontia	Suborden Proterosuchia		Familia Proterosuchidae		
			Familia Erythrosuchidae		
	Suborden Pseudosuchia	Infraorden Ornithosuchia	Familia Scleromochilidae?		
			Familia Teleocrateridae?		
			Familia Pallisteriidae?		
			Familia Rauisuchidae?		
			Familia Ornithosuchidae		
			Familia Eupariidae		
		Infraorden Sphenosuchia	Familia Sphenosuchidae		
			Familia Triasolestidae		
	Infraorden Proterochampsia	Familia Proterochampsidae		<i>P. barrionuevoi</i>	
Familia Cerritosauridae			<i>C. binsfeldi</i> <i>Ch. bonapartei</i> <i>G. reigi</i>		
	Suborden Aetosauria		Familia Stagonolepidae		
	Suborden Parasuchia		Familia Phytosauridae		

Tabla 9. Esquema de clasificación de Bonaparte (1978) en la cual propone una nueva conformación de la familia Cerritosauridae.

Barberena (1982)					
Orden Thecodontia	Suborden Proterosuchia		Familia Proterosuchidae		
			Familia Eryhtrosuchidae		
	Suborden Pseudosuchia	Infraorden Ornithosuchia		Familia Scleromochilidae? Familia Teleocrateridae? Familia Pallisteriidae? Familia Rausuchidae? Familia Ornithosuchidae Familia Eupariidae	
			Infraorden Sphenosuchia	Familia Sphenosuchidae Familia Triasolestidae	
		Infraorden Proterochampsia		Familia Proterochampsidae	<i>P. barrionuevoi</i> Ch. bonapartei G. reigi
				Familia Cerritosauridae	C. binsfeldi
	Suborden Aetosauria		Familia Stagonolepidae		
	Suborden Parasuchia		Familia Phytosauridae		

Tabla 10. Esquema clasificatorio propuesto por Barberena (1982) en donde indica una nueva conformación de las familias Cerritosauridae y Proterochampsidae.

Bonaparte (1982)			
Orden Thecodontia	Suborden Proterosuchia	Infraorden Proterochampsia	Familia Proterochampsidae Familia Cerritosauridae Familia Proterosuchidae
		Infraorden Rausuchia	Familia Eryhtrosuchidae Familia Rausuchidae
	Suborden Pseudosuchia		Familia Scleromochilidae Familia Lagosuchidae Familia Ornithosuchidae Familia Euparkeriidae
	Suborden Sphenosuchia		Familia Erpetosuchidae Familia Sphenosuchidae Familia Trialestidae
	Suborden Aetosauria		Familia Doswelliidae Familia Stagonolepidae
	Suborden Phytosauria		Familia Phytosauridae

Tabla 11. Clasificación propuesta por Bonaparte (1982), trabajo en el que modifica la composición del infraorden Proterochampsia. Modificado de Raugust (2009)

Bonaparte (1984)

Orden Thecodontia	Suborden Proterosuchia		Familia Proterosuchidae
	Suborden Erythrosuchia	Infraorden Rausuchia	Familia Erythrosuchidae Familia Rausuchidae
		Infraorden Proterochampsia	Familia Proterochampsidae Familia Cerritosauridae

Tabla 12. Clasificación propuesta por Bonaparte (1984) en la cual reubica al infraorden Proterochampsia. Modificado de Rúaugst (2009)

Figuras de hipótesis cladísticas

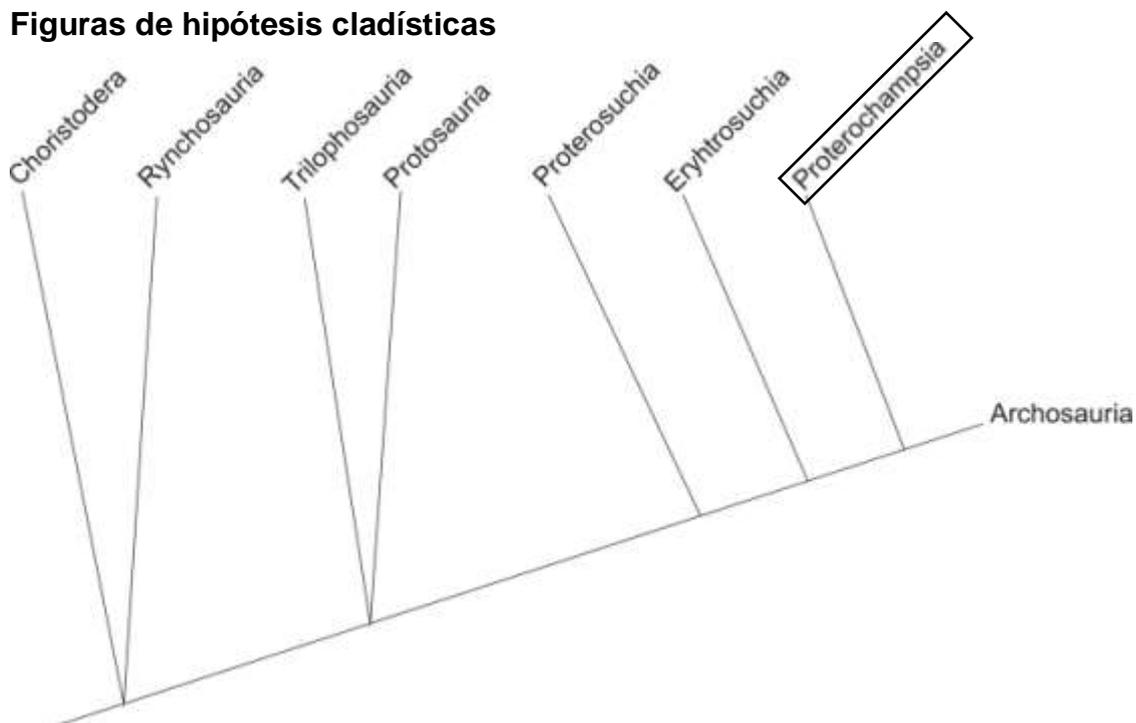


Figura 1. Hipótesis filogenética propuesta por Gauthier (1984).

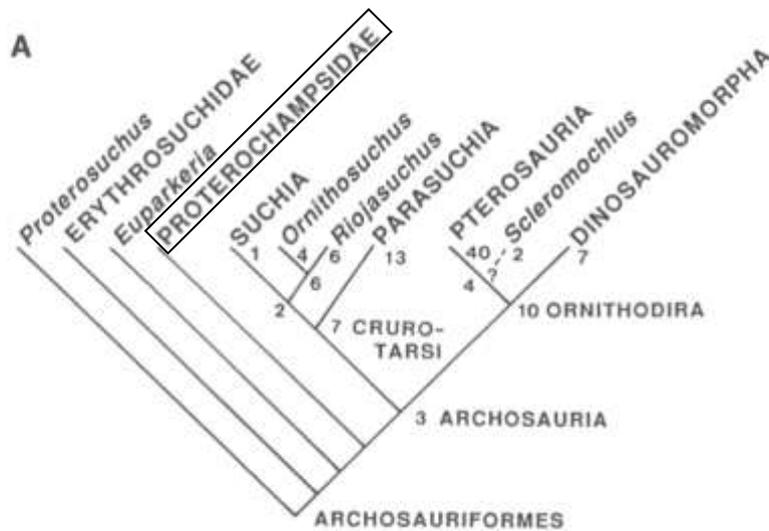


Figura 4. Árbol propuesto por Sereno (1991) con la resolución del clado Crurotarsi, anteriormente irresuelto.

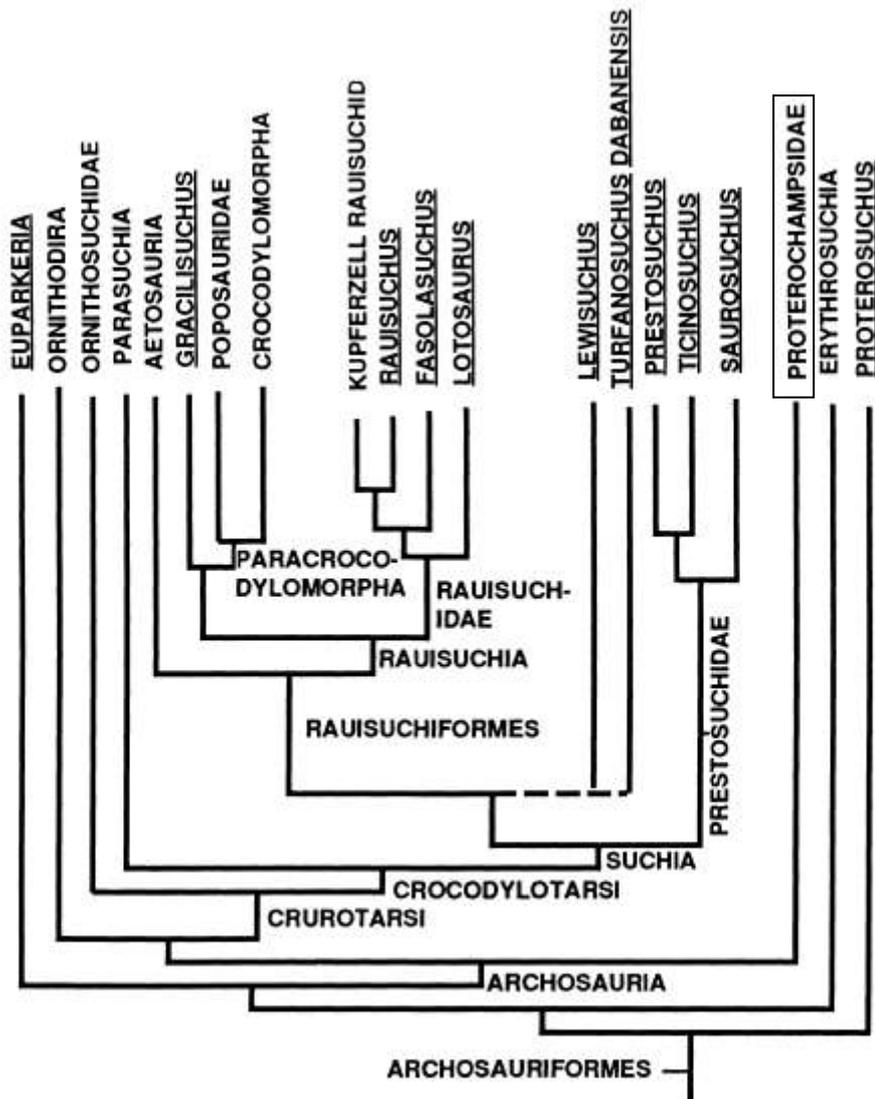


Figura 5. Hipótesis filogenética obtenida en el análisis de Parrish (1993)

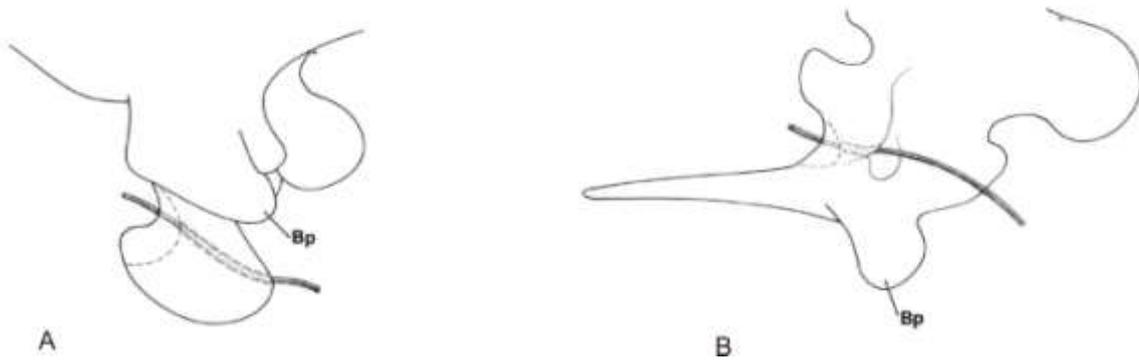


Figura 6. Diferentes posiciones de la entrada de la arteria carótida interna interpretadas por Parrish (1993). A, condición plesiomórfica de Archosauriformes en la que la mencionada entrada se encuentra orientada ventrolateralmente. B, condición derivada presente en Proterochampsidae y Archosauria, en la cual la entrada de la arteria carótida interna es dorsolateral.

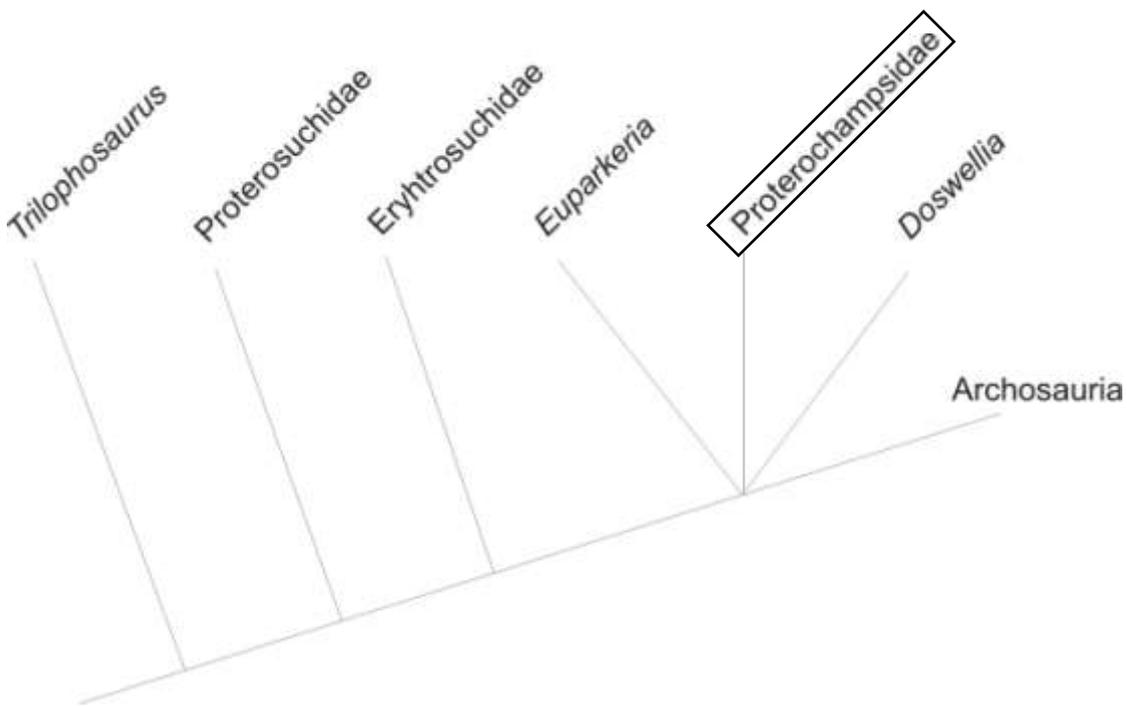


Figura 7. Hipótesis filogenéticas de los arcosauriformes obtenidas por Gauthier (1994).

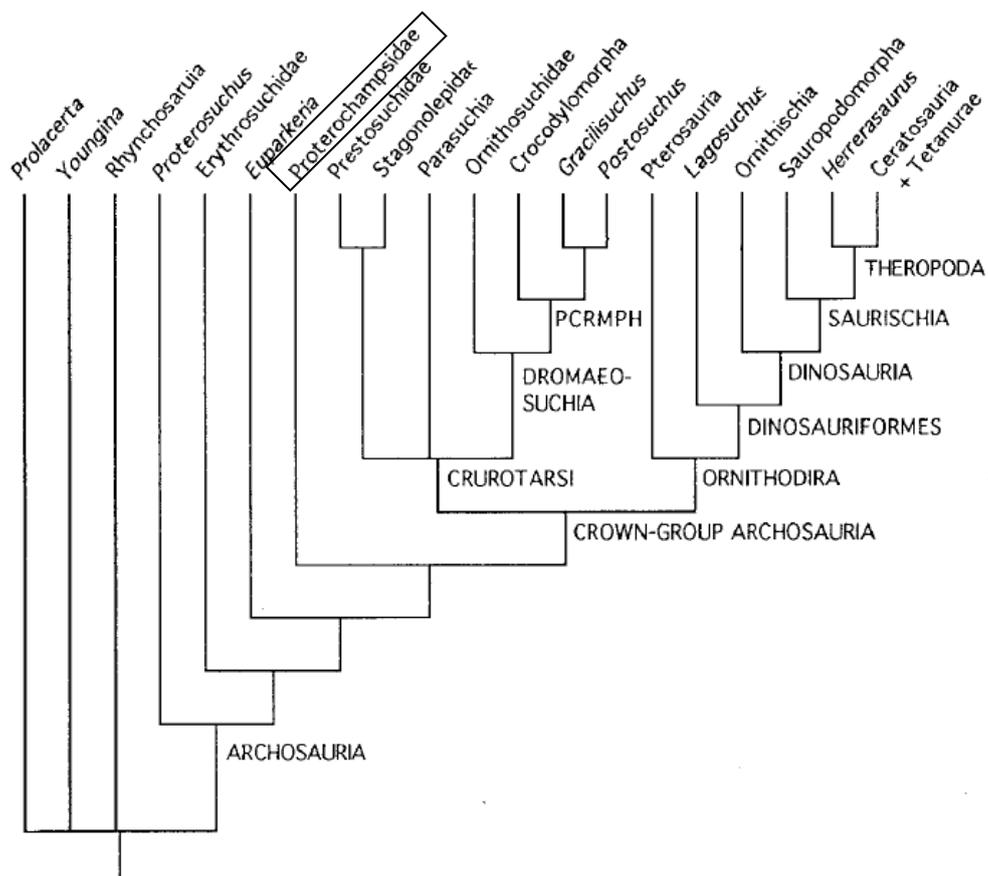


Figura 8. Relaciones filogenéticas hipotetizadas en el análisis de Juul (1994) en el cual se presenta Proterochampsidae como grupo hermano de Archosauria.

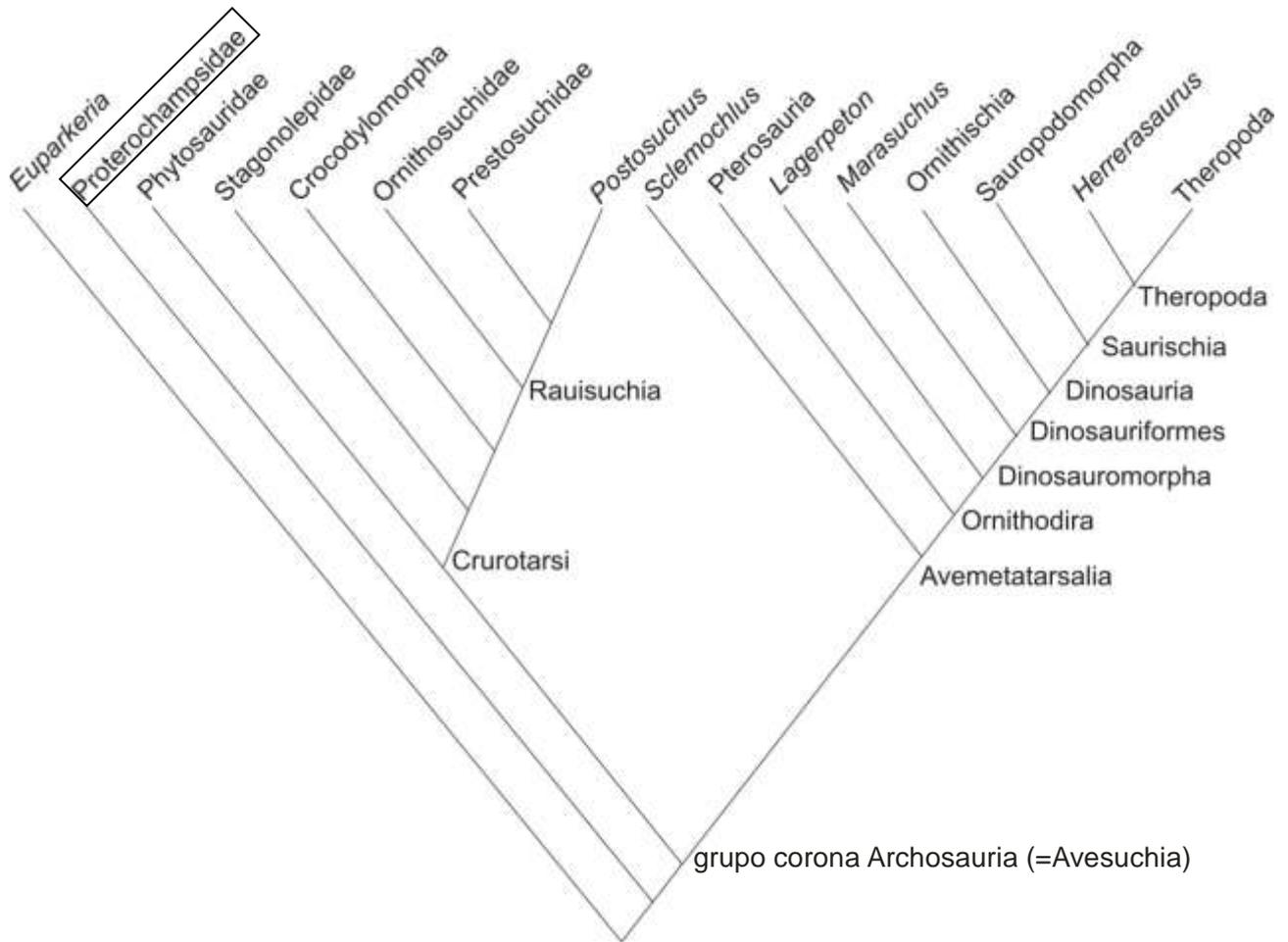


Figura 9. Propuesta filogenética obtenida por Benton (1999) con la nominación Avermetarsalia y Avesuchia.

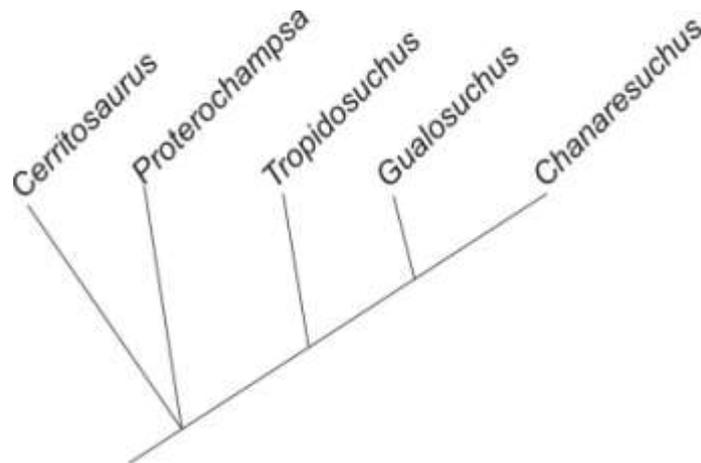


Figura 10. Hipótesis filogenética que muestra las relaciones internas de los proterochámpsidos presentada por Kischlat (2000), basándose en la propuesta de Arcucci (1999).

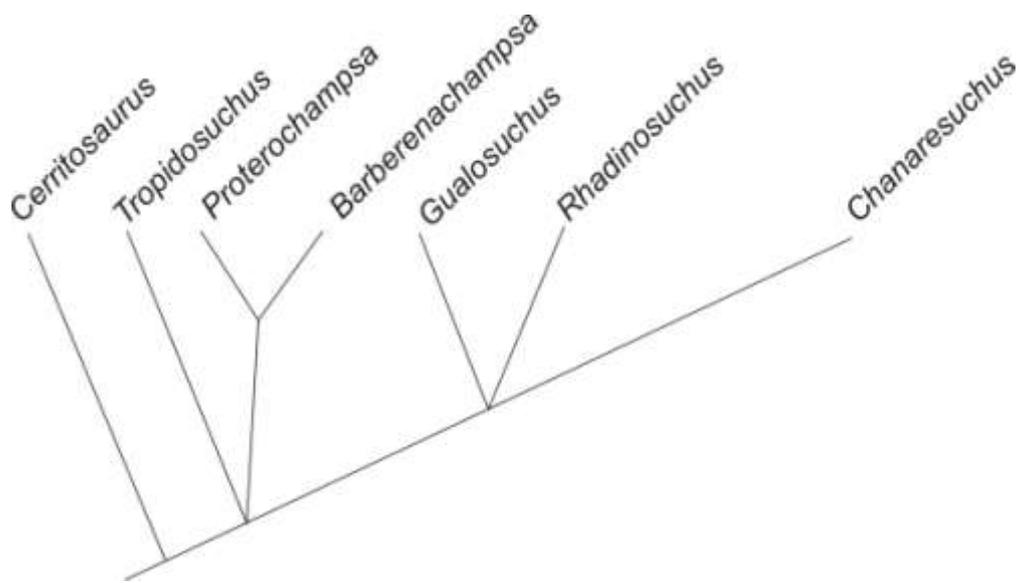


Figura 11. Propuesta filogenética obtenida por Kischlat (2000) en la cual se incluye a *Rhadinosuchus*.

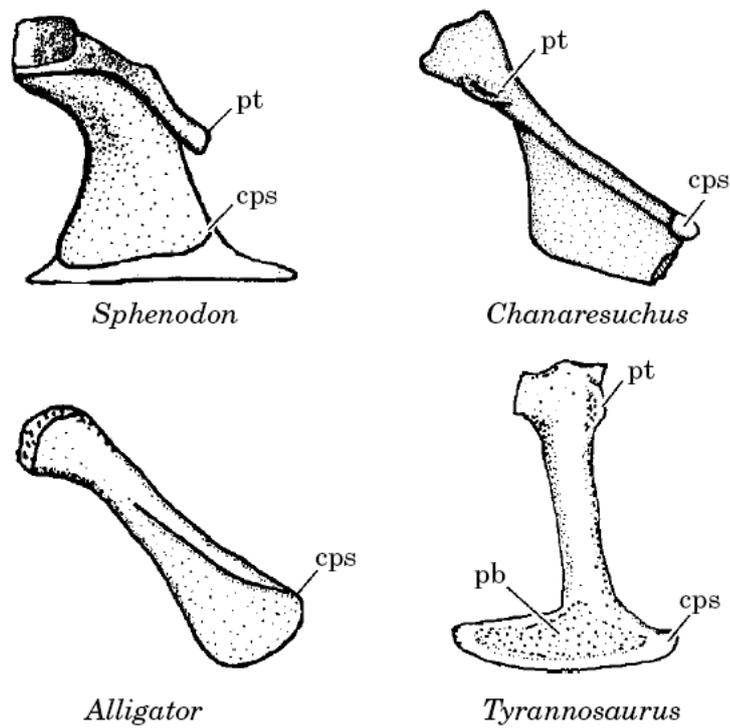


Figura 12. Diferentes morfologías del tubérculo púbico (pt) propuestas por Hutchinson (2001).

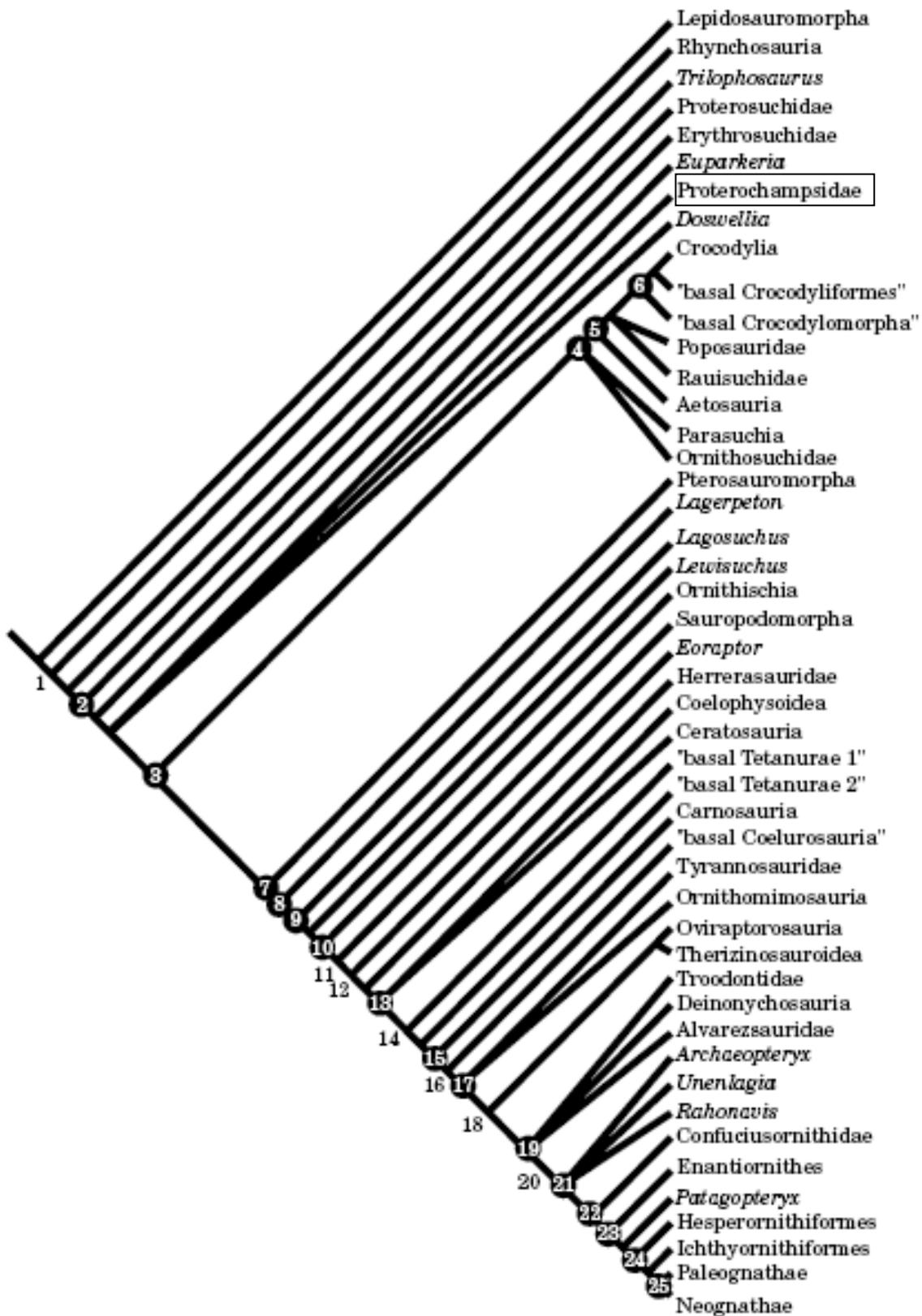


Figura 13. Relaciones filogenéticas propuestas por Hutchinson (2001) en la cual se presenta una politomía entre *Doswellia* y *Proterochampsidae*.

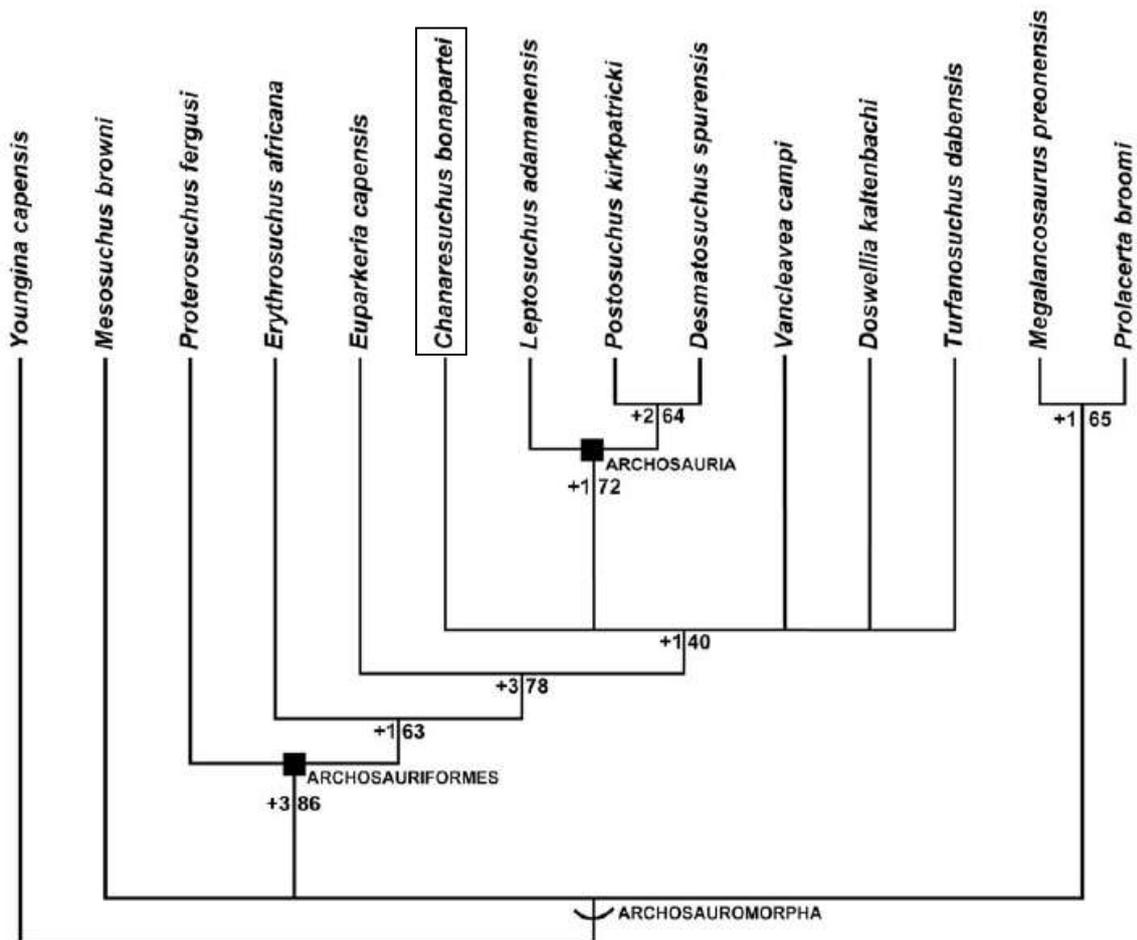


Figura 14. Hipótesis filogenética obtenida por Parker y Barton (2008) que muestra las relaciones entre los arcosaurios basales.

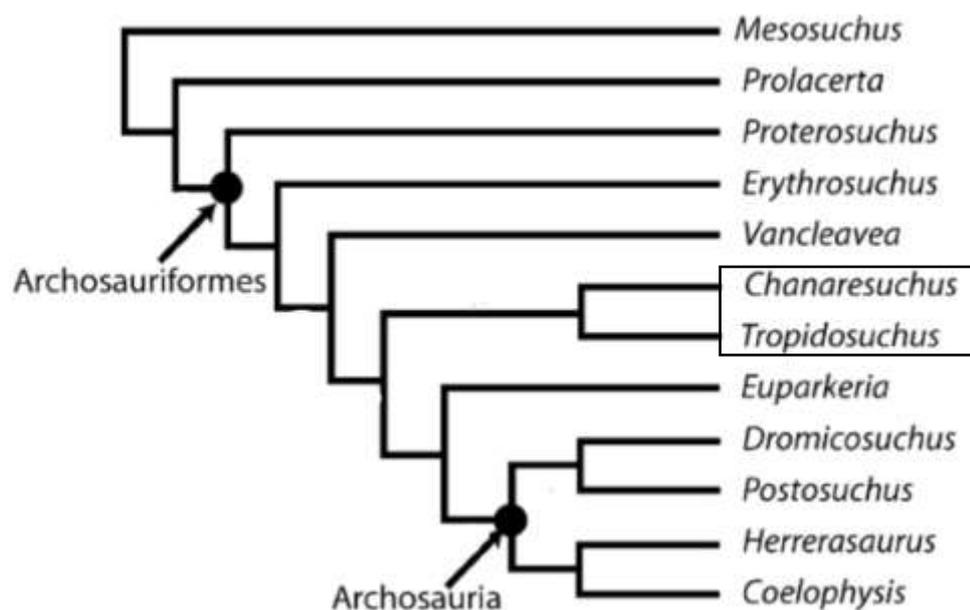


Figura 15. Propuesta filogenética de Nesbitt (2009) en la cual se prueba preliminarmente la monofilia de Proterochampsidae, con dos especies incluidas: *Chanaresuchus bonapartei* y *Tropidosuchus romeri*.

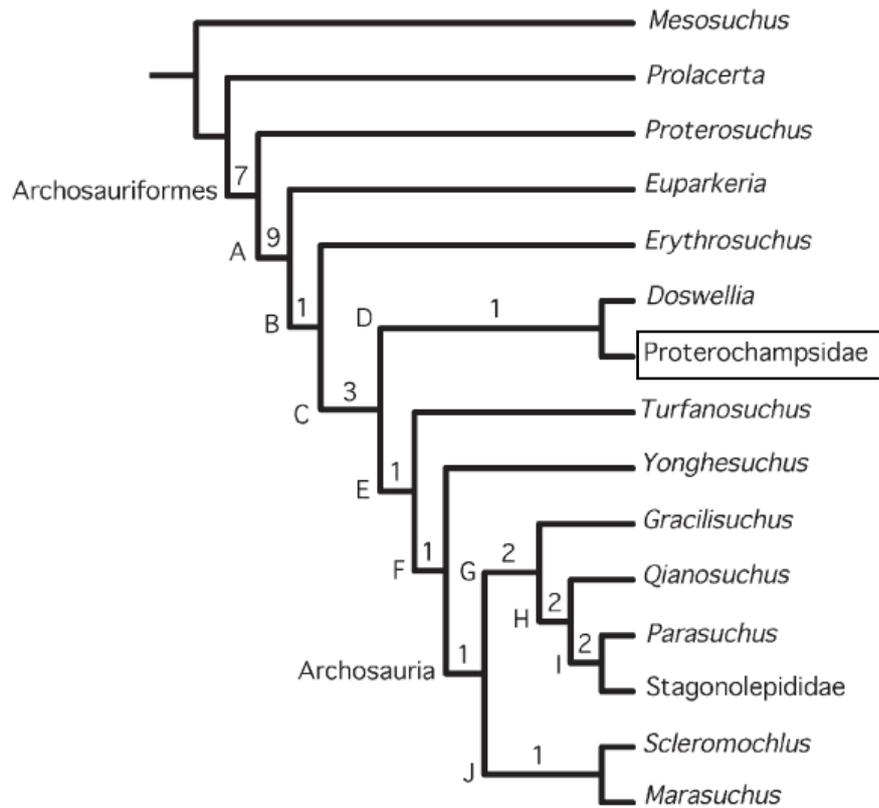


Figura 16. Hipótesis filogenética propuesta por Dilkes y Sues (2009) en el que se encuentra a *Doswellia kaltenbachi* como el grupo hermano de los proterochámpsidos y en el cual se incluyeron *Proterochampsia barrionuevoi* y *Chanaresuchus bonapartei* unidos como familia.

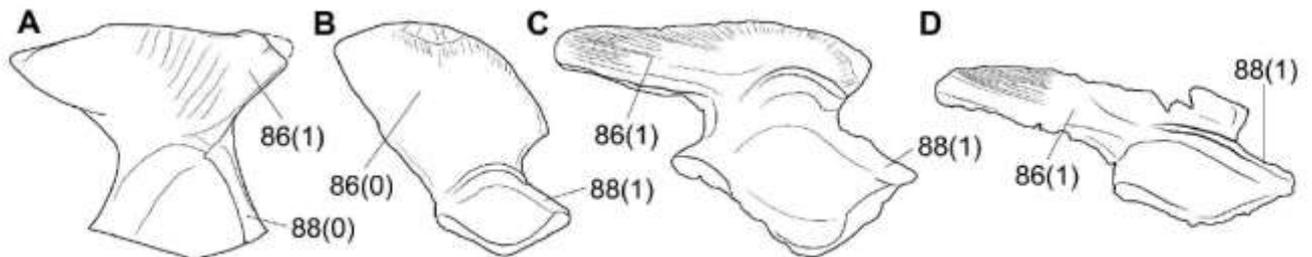


Figura 17. Diferentes estados de carácter referidos al ilion de las especies utilizadas en el trabajo de Desojo *et al* (en prensa). Referencias: A. *Hyperodapedon gordonii*, B. *Doswellia*, C. *Erythrosuchus*, D. *Chanaresuchus* (PVL 6244). El carácter 86 hace referencia al largo máximo de la hoja iliaca: menor (0), mayor que tres veces su alto máximo (1). El carácter 88 se remite al margen dorsal del pedúnculo púbico formando un ángulo menor que 45° con el eje longitudinal del hueso: ausente (0), presente (1).

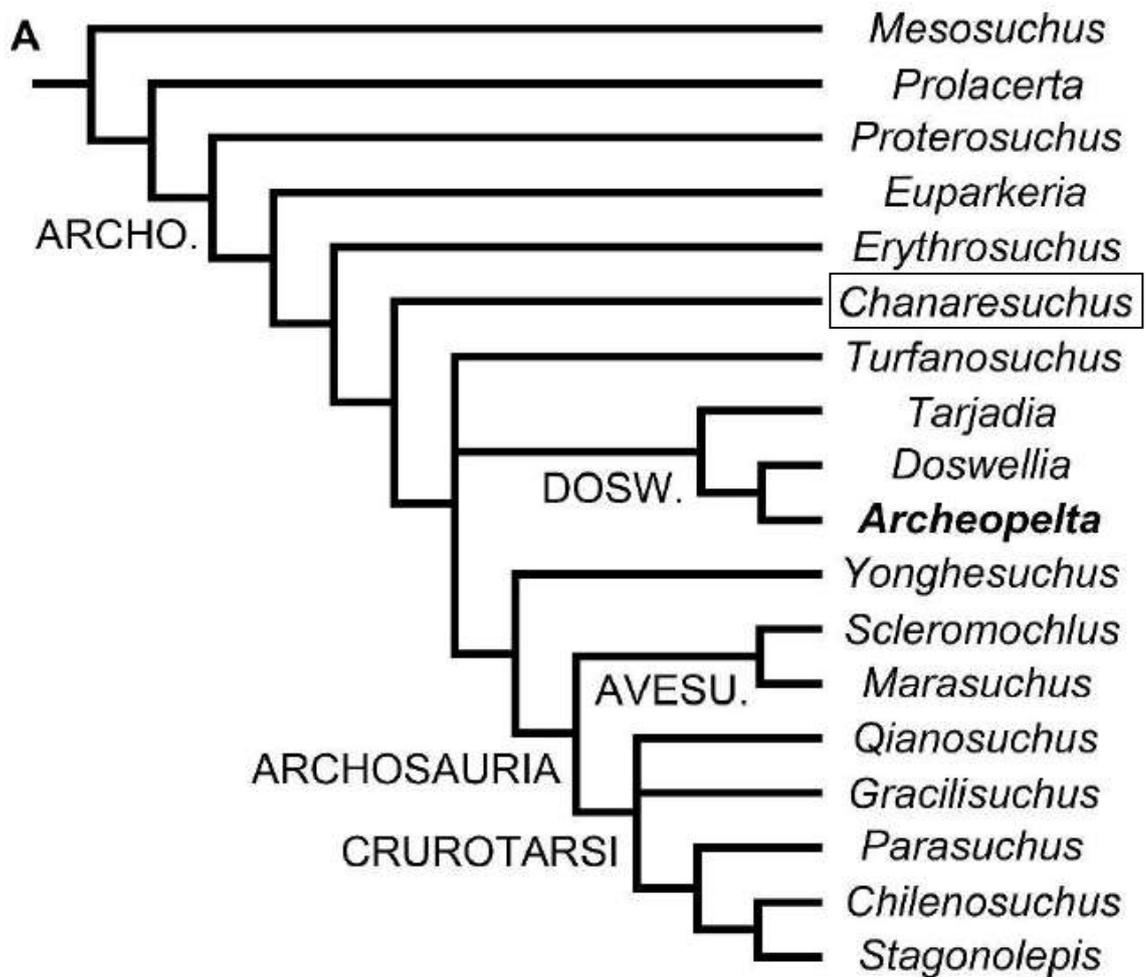


Figura 18. Hipotesis obtenida por Desojo *et al* (en prensa) en la cual se utilizó solamente la especie de proterochámpsido *Chanaresuchus bonapartei* y se propone una nueva conformación de la familia Doswelliidae. Referencias: ARCHO, Archosauriformes; DOSW, Doswelliidae; AVESU, Avesuchia.

TABLAS DE MEDIDAS

Tabla 1. Medidas de los elementos apendiculares de *Chanaresuchus sp. nov.* PVSJ 567 (tomadas en cm).

Los extremos distales y proximales de los elementos de los miembros de *Chanaresuchus sp. nov.* se encuentran comprimidos, por lo cual no se consideraron las medidas de los diámetros de dichos huesos.

Elemento	longitud
fémur	15,1
tibia	13,6
metatarsal I	6,01
metatarsal II	5,59
metatarsal III	5,99
metatarsal IV	5,89
dígito V	2,45

Tabla 2. Medidas de los elementos apendiculares de *Proterochampsia barrionuevoi* PVSJ 606 (tomadas en cm)

Elemento	longitud	diámetro extremo distal	diámetro extremo proximal
húmero	10,70	3,81	4,36
radio	8,09	-	3,06
ulna	7,98	-	2,73
fémur	17,9	3,15	-
tibia	12,51	10,61	7,71
fíbula	11,47	1,69	1,64
metatarso II	6,30	-	1,66
metatarso III	5,21	-	-

Tabla 3. Inferencia de cinesis craneana en diferentes diápsidos basada en criterios morfológicos y funcionales. Modificada de Holliday y Witmer, 2008.

Criterios necesarios pero no suficientes si están aislados para inferir cinesis craneana

1. Articulación basal sinovial (basipterigoides-pterigoides)
2. Articulación ótica sinovial (cuadrado-escamoso)
3. Musculatura protractora
4. Contactos cinemáticamente permisivos

Estado cinético inferido	Descripción	Ejemplos
Competente Parcialmente cinético	algunos o todos los criterios 1-3, pero sin el criterio 4 ni validación <i>in vivo</i>	terópodos no avianos, saurópodos, ornitópodos, ceratópsidos
Competente Completamente cinético	cumple con los criterios 1-4 pero sin validación <i>in vivo</i>	<i>Sphenodon</i> , <i>Uromastix</i> , <i>Heloderma</i>
Cinético	cumple con los criterios 1-4 y con la validación <i>in vivo</i>	serpientes, gekos, algunos varánidos, la mayoría de neoaves

Tabla 4. Medidas de las circunferencias de húmero y fémur de las especies de proterochámpsidos analizados (tomadas en milímetros) y masa corporal (obtenida en gramos).

Ejemplar	Húmero	Fémur	masa corporal
<i>Tropidosuchus romeri</i> PVL 4601	12,9	20,6	1.136,46
<i>Chanaresuchus bonapartei</i> PVL 4575	19,5	28,4	3.015,85
<i>Chanaresuchus bonapartei</i> UNLR 07	19,8	28,9	3.155,35
<i>Chanaresuchus sp.nov.</i> PVSJ 567	34,3	51,2	14.667,70
<i>Proterochampsa barrionuevoi</i> PVSJ 606	47,9	61,1	28.462,821

Tabla 5. Clase tafonómica B de la Formación Ischigualasto (modificado de Colombi, 2006).

Datos del grupo

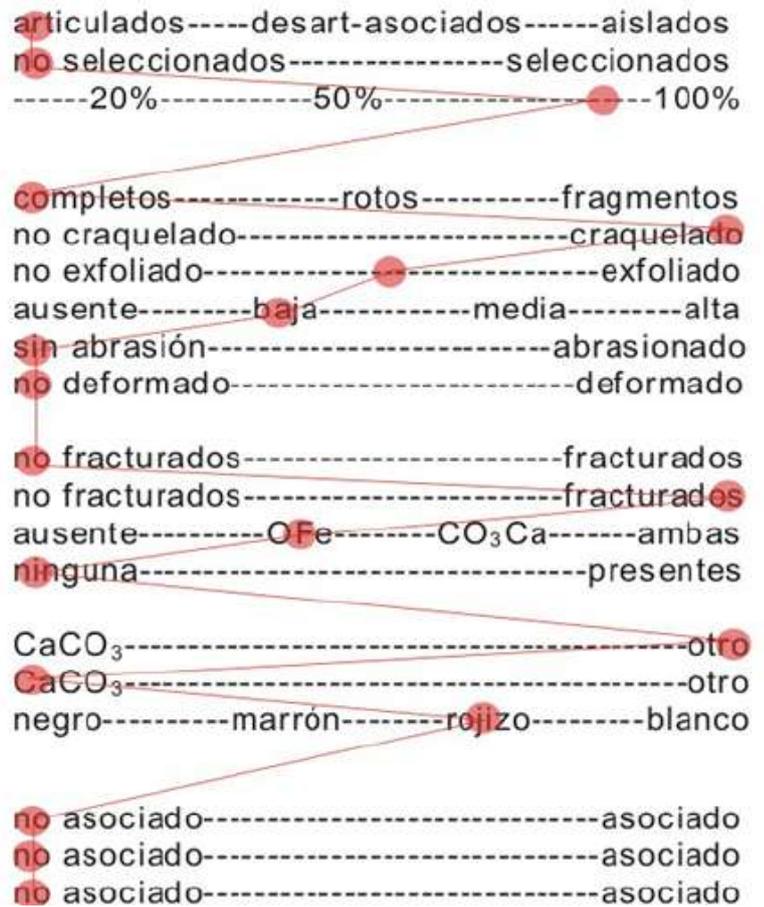
Grado de articulación
 Selección
 Piezas óseas mayoritarias
 Porcentaje preservado

Datos de modificaciones

Ruptura
 Craquelado
 Exfoliación
 Meteorización
 Abrasión
 Deformación
 Fracturación
 -longitudinales
 -irregulares
 Encostramiento
 Marcas en la superficie
 Permineralización
 -superficie
 -poros internos
 Color

Asociación con otras estructuras

Paleoflora
 Coprolitos
 Bioturbación



Agradecimientos

Debo decir que la palabra “GRACIAS” me resulta insuficiente, pero no encontré otra mejor por eso la usaré aunque quede pequeña, sin embargo ella sale de mí con total sinceridad.

A mis Padres, por acompañarme incondicionalmente en todos mis emprendimientos, por brindarme su incondicional ayuda absolutamente en todo. Por enseñarme el valor del trabajo y el esfuerzo...y por ser los mejores padres del mundo.

A mis Hijos (Agustín y Constanza) y a mi compañero de vida (Guillermo) por tantas ausencias llevadas en silencio y otras tantas presencias distraídas.....por eso esta tesis es un logro **nuestro**, aunque por motivos académicos tenga una sola autora. A mis hijos por ser el “motorcito” que día a día me impulsa para seguir adelante. A Guillermo por ser el pilar en el que me dejé caer cada vez que aflojaba...y me soportó (en todos los sentidos de la palabra).

A toda mi amadísima familia, por ayudarnos a cuidar a nuestros hijos, por tantos almuerzos y cenas compartidas, por el apoyo y entusiasmo permanente que mostraron para este proyecto que nos involucró a todos.

Agradezco **muy especialmente** la Doctora Julia Desojo, por tomar la difícil tarea que le propuse hace cuatro años: dirigirme. Por sus incontables aportes a mis conocimientos de anatomía, filogenia y paleobiología. Por su dedicación incansable para enseñarme la ardua tarea de “manejarme políticamente correcta” en el ambiente profesional. Y por estar siempre, siempre, siempre, por más inclemencias personales o profesionales que haya tenido....Julia no me fallaste nunca!!!!.

A mi entrañable compañero Augusto Haro, por sus valiosos y desinteresados aportes en las discusiones anatómicas y filogenéticas a lo largo de toda mi carrera doctoral. Por la lectura crítica del manuscrito de esta tesis.

A mi compañera Cecilia Apaldetti, por incontables momentos de confesiones y tardes de mates interminables y por hacer de los viajes una instancia que hoy recuerdo con cariño. Por la revisión de la bibliografía de esta tesis, por la invaluable tarde del 19 de noviembre y por la lectura crítica del manuscrito de esta tesis.

A Martín Ezcurra, por sus aportes, lecturas y opiniones de los tantos manuscritos observados de mi autoría, por su apoyo permanente y desinteresado. Por sus invalorable aportes en la capítulo de filogenia para este manuscrito.

A Diego Pol, por su infaltable aporte en la filogenia y su invaluable seguimiento durante su ejercicio en mi Comité Tutorial.

A los señores jurados de esta tesis Dra. Esperanza Cerdeño, Dr. Leonardo Salgado y Dra. Marta Fernández por sus valiosos aportes en las correcciones de esta tesis.

Al señor Daniel “Oso” Santos por sus incontables soportes (y auxilios) técnicos informáticos, los cuales fueron siempre a tiempo....aunque lo llamara a cualquier hora.

A mis colegas del MACN: Micho, Chorno y Lau por su aguante en mis visitas al Museo Bernardino Rivadavia y por brindarme siempre un lugar cálido y agradable para pasar mis días en Buenos Aires.

A mis compañeras del Instituto Dra. Carmen Peñaloza (INES), por colaborar intercambiando tareas cada vez que tuve que ausentarme y por brindarme siempre un ambiente amable para desarrollar mis tareas docentes al tiempo que desarrollaba esta tesis.

A mi amiga del alma, Belén, por estar siempre dándome una palabra de aliento y acompañándome en todo momento.

Al Doctor Jaime Powel, por permitirme el acceso al material depositado en el Instituto Miguel Lillo.

Al Doctor Emilio Vaccari, por permitirme el acceso al material depositado en la colección de la Universidad Nacional de La Rioja.

A Alejandro Kramars, por permitirme el acceso al material depositado en la colección de vertebrados del MACN.

A Diego Abelín, por la ardua preparación del material fósil usado en esta tesis.

A Ivan Sabrodsky, por las excelentes fotografías del material presentado.

A Víctor Contreras por proporcionarme datos sobre el hallazgo del ejemplar PVSJ 567 aquí descripto.

A Ricardo Martínez y Oscar Alcober (Instituto y Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de San Juan) por la propuesta del tema de tesis y por el préstamo del material utilizado.

Al Probiol, a su director Dr. Piezzi por permitirme desarrollar esta tesis dentro del programa de Doctorado en Biología, y **muy especialmente** a la señora Elisa Moyano quien atendió mis incansables consultas en tiempo y forma...y siempre muy amablemente.

A CONICET y a la educación pública argentina, por ser las instituciones que me formaron y que hicieron posible la realización de esta tesis.

INDICE

RESUMEN	I
CAPÍTULO 1. Introducción	1
1.1. Objetivos Generales	4
1.2. Objetivos Específicos	5
1.3. Hipótesis	6
CAPÍTULO 2. Antecedentes paleontológicos	7
2.1. Etapa pre-cladística	7
2.2. Etapa cladística	12
CAPÍTULO 3. Contexto geológico y paleontológico	21
3.1. Sitio de procedencia del material objeto de estudio	21
3.1.1. Ubicación geográfica de la Formación Ischigualasto	21
3.1.2. Características geológicas de la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión	21
3.1.3. Características geológicas de la Formación Ischigualasto	22
3.2. Características paleontológicas de la Formación Ischigualasto	22
3.2.1. Componentes paleofaunísticos	23
3.2.2. Componentes paleoflorísticos	24
3.2.3. Tipos de preservación presentes en los fósiles de vertebrados de la Formación Ischigualasto	25

CAPÍTULO 4. Material y métodos	27
4.1. Material objeto de estudio: <i>Proterochampsa barrionuevoi</i> y <i>Chanaresuchus sp. nov.</i>	27
4.2. Especies utilizadas en las comparaciones	29
4.3. Aspectos preservacionales del material estudiado	31
4.4 Abreviaturas institucionales	32
4.5. Metodología cladística	32
4.6. Metodología del análisis paleobiológico	35
4.6.1. Metodología de la evaluación de cinesis craneana	35
4.6.2. Estimación del tamaño corporal	37
CAPÍTULO 5. Sistemática Paleontológica	38
5.1. Descripción de <i>Proterochampsa barrionuevoi</i> (PVSJ 77, PVSJ 606)	40
5.2. Descripción del material de <i>Chanaresuchus sp. nov.</i> (PVSJ 567)	75
CAPÍTULO 6. Comparaciones osteológicas	106
6.1. <i>Proterochampsa barrionuevoi</i>	106
6.1.1. Cráneo	106
6.1.2. Poscráneo	116
6.2. <i>Chanaresuchus sp. nov.</i>	125
6.2.1. Cráneo	125
6.2.2. Poscráneo	129
CAPÍTULO 7. Análisis filogenético	140

7.1. Elección del grupo interno (<i>in group</i>)	140
7.2. Elección del grupo externo (<i>out group</i>)	141
7.3. Elección de los caracteres utilizados en el análisis filogenético	141
7.3.1. Descripción de los caracteres y sus estados	142
7.3.2. Caracteres agregados en esta tesis a la matriz de Dilkes y Sues (2009)	178
7.4. Resultados	182
7.5. Análisis y discusión de los resultados	187
7.6. Conclusiones	196
CAPÍTULO 8. Análisis paleobiológico	198
8.1. Cinesis craneana. Marco teórico	199
8.1.1. Correlatos osteológicos de las articulaciones sinoviales	201
8.1.2. Musculatura protractora	203
8.2. Resultados obtenidos de la inferencia de cinesis craneana	204
8.2.1. <i>Chanaresuchus sp. nov</i> (PVSJ 567)	204
8.2.2. <i>Proterochampsa barrionuevoi</i> (PVSJ 77)	205
8.3. Estimación de masa corporal. Marco teórico	206
8.4. Resultados obtenidos de la estimación de masa corporal	208
8.5. Breve reseña de los aspectos tafonómicos y sedimentológicos	209
8.6. Análisis de caracteres referidos a la paleobiología	210
8.7. Conclusiones	212
CAPÍTULO 9. Bibliografía	216

ANEXOS	235
Anexo 1. Figuras	236
Figura N°1	236
Figura N°2	237
Figura N°3	237
Figura N°4	238
Figura N°5	238
Figura N°6	239
Figura N°7	240
Figura N°8	241
Figura N°9	242
Figura N°10	243
Figura N°11	244
Figura N°12	245
Figura N°13	245
Figura N°14	246
Figura N°15	246
Figura N°16	247
Figura N°17	248
Figura N°18	249
Figura N°19	249
Figura N°20	250
Figura N°21	251
Figura N°22	251

Figura N°23	252
Figura N°24	252
Figura N°25	253
Figura N°26	254
Figura N°27	255
Figura N°28	256
Figura N°29	257
Figura N°30	258
Figura N°31	259
Figura N°32	259
Figura N°33	260
Figura N°34	260
Figura N°35	261
Figura N°36	262
Figura N°37	263
Figura N°38	264
Figura N°39	265
Figura N°40	265
Figura N°41	266
Figura N°42	266
Figura N°43	267
Figura N°44	267
Figura N°45	268
Figura N°46	268

Figura N°47	269
Figura N°48	269
Figura N°49	269
Figura N°50	270
Figura N°51	272
Figura N°52	272
Figura N°53	272
Figura N°54	273
Figura N°55	273
Figura N°56	274
Figura N°57	274
Anexo 2	279
Matriz de datos filogenéticos	280
Árboles obtenidos	285
Figura A	285
Figura B	285
Figura C	286
Figura D	286
Figura E	287
Figura F	287
Figura G	288
Figura H	288
Figura I	289

Figura J	289
Figura K	290
Anexo 3. Glosario de términos de cinesis craneana	291
Anexo 4.	292
Tablas y figuras de antecedentes paleontológicos	292
Figura 1	297
Figura 2	297
Figura 3	298
Figura 4	298
Figura 5	299
Figura 6	299
Figura 7	300
Figura 8	300
Figura 9	301
Figura 10	301
Figura 11	302
Figura 12	302
Figura 13	303
Figura 14	304
Figura 15	304
Figura 16	305
Figura 17	305

Figura 18	306
Figura 19	306
Tablas de medidas	307
Agradecimientos	309