



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Departamento de Ciencias Geológicas

**Descripción anatómica y análisis filogenético del
postcráneo de un Crocodylomorpha (Archosauria:
Pseudosuchia) de la Formación Los Colorados (Triásico
Tardío), La Rioja, Argentina.**

Autor: Mamani, Claudio Antonio
Tesis de Licenciatura en Paleontología

Directores:

Dr. Juan Martín Leardi (DBBE-FCEN-UBA-CONICET)

Dra. Julia Brenda Desojo (FCNyM-UNLP-CONICET)

Lugar de trabajo: Laboratorio de Paleontología de Vertebrados,
Instituto de Estudios Andinos del Departamento de Ciencias
Geológicas de la FCEyN, UBA.

Buenos Aires, febrero del 2020

Índice

1. INTRODUCCIÓN	4
1.2 Objetivos	9
1.3 Hipótesis de trabajo.....	10
2. MARCO GEOLÓGICO	11
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	17
4. SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA.....	24
4.1. Descripción anatómica.....	25
4.1.1. Esqueleto axial.....	25
4.1.2 Esqueleto apendicular	42
5. ANÁLISIS FILOGENÉTICO.....	49
5.1 Resultados	51
5.2 Discusión.....	55
6. CONCLUSIONES	62
7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	65
8. ANEXOS.....	81
9. AGRADECIMIENTOS	98

RESUMEN

El clado Crocodylomorpha se conoce desde el Triásico Tardío, llegando a ser un grupo muy abundante y diverso durante el Mesozoico. En la actualidad se encuentran representados por el orden Crocodylia que se compone de 23 especies. En el presente trabajo abordamos el estudio morfológico comparativo y filogenético del espécimen PULR-V126. El ejemplar consiste en algunos pocos restos de postcráneo procedentes de la Formación Los Colorados (Triásico Tardío) de la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión. Los materiales se encontraban depositados en el repositorio del Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de La Rioja sin ningún otro dato de procedencia como tampoco de recolector. Desde entonces han sido ignorados debido a la escasez del material como así también a su pobre estado de preservación. En esta tesis se realizó la primera descripción anatómica detallada reconociéndose sobre sus restos óseos una combinación única de caracteres morfológicos y destacando una autapomorfía: presencia de un proceso transversal con una fuerte orientación dorsolateral en su vértebra dorsal media / posterior. Asimismo, se incorporó por primera vez a PULR-V126 a una matriz de caracteres morfológicos, la cual incluye 41 taxones y 138 caracteres, recuperando a PULR-V126 como un Crocodylomorpha indeterminado sin establecer con precisión su posición filogenética dentro del clado.

1. INTRODUCCIÓN

El período Triásico, el primero de la era Mesozoica, fue un momento clave en la historia evolutiva de La Tierra. La crisis de finales del período Pérmico se destaca por haber sido la que más impacto tuvo sobre la biota ya que produjo la desaparición del 95% de la diversidad marina conocida (Raup, 1972; Sepkoski et al., 1981; Jablonski et al., 2003; Chen y Benton, 2011; Joachimski et al., 2012; Smith y Botha-Brink, 2014). La extinción masiva del Permo-Triásico (hace unos 252 millones de años (Ma)) causó un importante recambio faunístico dado que varios integrantes de los grupos Synapsida y Parareptilia paleozoicos fueron reemplazados por los Archosauromorpha y Eucynodontia (Bakker, 1977; Benton et al., 2004). Desde entonces, la recuperación de la biota en los ambientes continentales fue dada con la aparición de los principales grupos de vertebrados como lagartos, ofidios, tortugas y dinosaurios (Reptilia) y los cinodontes no mamalianos (Synapsida) (Brusatte et al., 2010; Langer et al., 2010; Chen y Benton, 2011). Respecto del clado Archosauria, no fue hasta el Triásico Medio que comenzó a surgir una fauna dominada principalmente por formas depredadoras de pequeño a mediano tamaño, como Gracilisuchidae y Erpetosuchidae, junto a formas de mayor tamaño como los Posauroidea y Loricata basales (Nesbitt et al., 2013). Para el Triásico Tardío se registran cambios en las biotas continentales emergiendo nuevos clados como Ornithosuchidae (von Baczko y Ezcurra, 2013; von Baczko et al. 2020; Muller et al. 2020), Aetosauria, Phytosauria, los primeros Dinosauria (Brusatte et al., 2010; Langer et al., 2010) y los Crocodylomorpha

más antiguos conocidos (Bonaparte, 1971; Irmis, 2013; Desojo y Ezcurra, 2016).

Crocodylomorpha es un grupo de vertebrados cuyos registros más antiguos se conocen de rocas de aproximadamente 230 millones de años de antigüedad, durante el Triásico Tardío (Carniano) (Irmis et al., 2013). En la actualidad el clado Crocodylomorpha se encuentra representado únicamente por el orden Crocodylia (Brochu, 2003). En un principio, Huxley (1875) reconocía tres grandes divisiones en Crocodylia: Protosuchia, Mesosuchia y Eusuchia. Estas categorías fueron establecidas basándose inicialmente en su anatomía palatal y vertebral siendo refinada *a posteriori* por otros autores (Romer, 1972; Buffetaut, 1982; Crush 1984; Benton y Clark, 1988). Posteriormente, se reconocieron una serie de formas del clado Archosauria (“Thecodotia”) más cercanamente relacionados a estos Crocodylia (Walker, 1972), cuyo grupo fuera denominado “Sphenosuchia” (Bonaparte, 1971, 1982). Estudios subsecuentes redefinieron a estos grupos y restringieron Crocodylia solo a las tres familias actuales: Crocodylidae, Alligatoridae y Gavialidae, más el género de afinidad incierta *Tomistoma* (Clark, 1986; Benton y Clark, 1988; Norell et al., 1994; Brochu, 1997).

Walker en 1972 propuso ignorar las clasificaciones previas al establecer formalmente Crocodylomorpha como un grupo que se compone de taxones extintos y modernos. El clado Crocodylomorpha incluye un conjunto de taxones triásicos y jurásicos tradicionalmente conocidos como “Sphenosuchia” (grupo parafilético) más los Crocodyliformes. Estos últimos representan una serie de linajes más cercanamente emparentados al clado Eusuchia (Benton y Clark, 1988). Cabe destacar que el clado Eusuchia incluye al crown group Crocodylia

más algunas especies fósiles de Eusuchia no Crocodylia como *Isisfordia duncani*, *Hylaeochampsa vectiana* entre otros (Salisbury et al., 2006).

Históricamente, una de las principales problemáticas de la filogenia del clado Crocodylomorpha se centra en la falta de consenso en cuanto a las relaciones internas dentro de los Crocodylomorpha no Crocodyliformes (“Sphenosuchia”). El debate comprende dos principales hipótesis: la primera propone que los Crocodylomorpha no Crocodyliformes serían un grupo monofilético que excluye a los Crocodyliformes (Sereno y Wild, 1992; Wu y Chatterjee, 1993; Sues et al., 2003), mientras que la segunda hipótesis reconoce a “Sphenosuchia” como un grupo parafilético con algunos taxones más cercanamente emparentados con el propio origen de los Crocodyliformes (Benton y Clark, 1988; Parrish, 1991; Clark et al., 2001, 2004; Clark y Sues, 2002; Nesbitt, 2011) (Figura 1). Análisis filogenéticos recientes resuelven a “Sphenosuchia” como un grupo parafilético constituido por una serie de linajes independientes, que por sí mismos documentan la aparición gradual de los caracteres apomórficos que definen a los Crocodyliformes (Pol et al., 2013, Leardi et al., 2017).

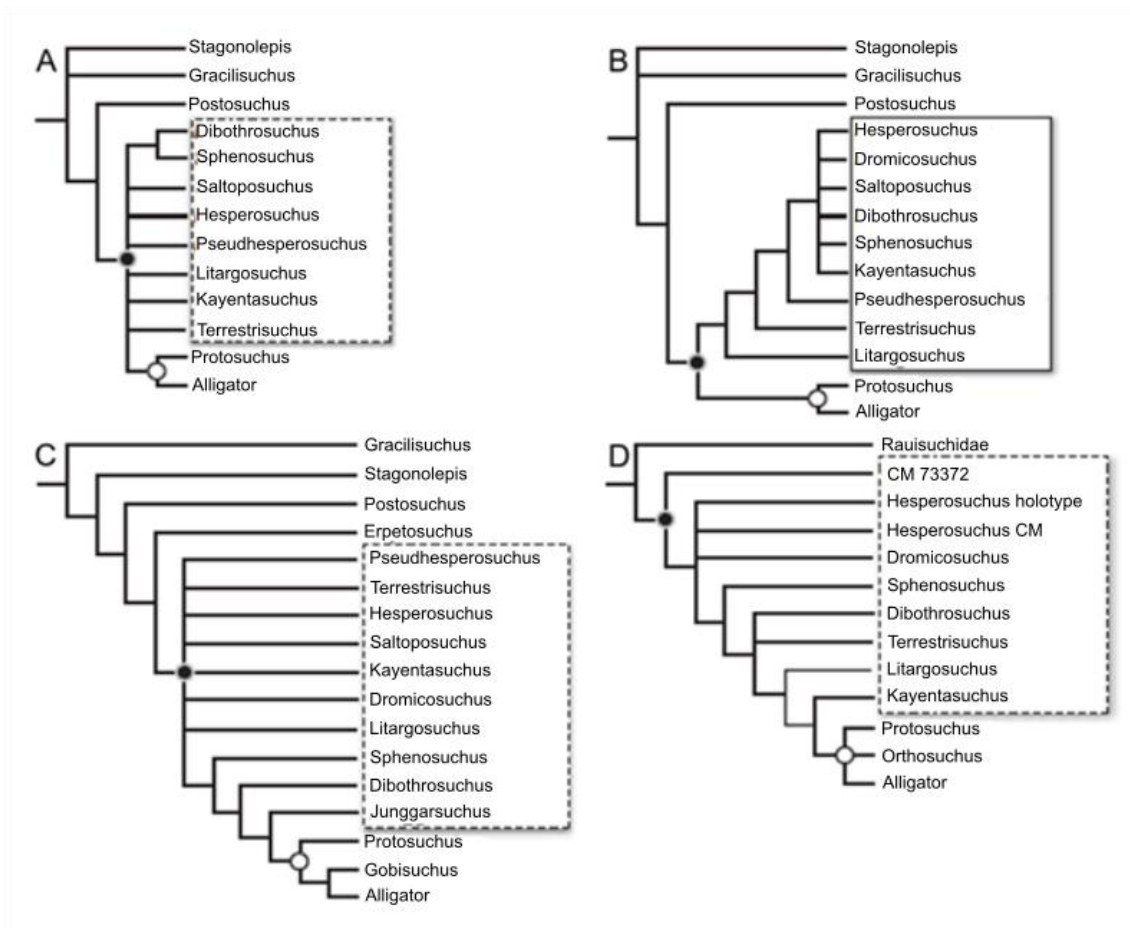


Figura 1. Hipótesis filogenéticas de las relaciones internas de Crocodylomorpha tempranos. Las líneas continuas marcan la condición monofilética de los Sphenosuchia, mientras que las líneas discontinuas indican la condición parafilética de los Sphenosuchia. (A) Clark y Sues (2002); (B) Sues et al. 2003; (C) Clark et al. (2004); (D) Nesbitt (2011). ● Crocodylomorpha, ○ Crocodyliformes. Modificado de Irmis et al. 2013.

El clado Crocodylomorpha experimentó una rápida y exitosa radiación en los principales ecosistemas terrestres del Triásico Tardío (Brusatte et al., 2008; Irmis et al., 2013). A pesar de ser un componente poco común en las faunas triásicas, se transformó en uno de los grupos de tetrápodos más diversos ecológicamente durante el Jurásico y Cretácico (Langston, 1973; Clark et al., 1989; Wu et al., 1995; Buckley et al., 2000; Carvalho et al., 2005; Pol y

Gasparini, 2007, 2009; Sereno y Larsson, 2009; O'Connor et al., 2010; Nesbitt, 2011; Pol y Leardi, 2015).

Los primeros representantes de Crocodylomorpha eran formas de pequeño a mediano tamaño (0,5 a 3 m máximo) contrastando con otros grupos de Archosauria, pseudosuquios contemporáneos tales como "rauisuquios", poposauridos y los avemetatarsianos dinosaurios que alcanzaron mayores tamaños (Nesbitt, 2011; Nesbitt et al., 2013). Los primeros crocodylomorfos tenían una postura erguida (miembros largos y delgados posicionados por debajo del cuerpo) contrastando con la postura semierecta de sus representantes actuales (Wu y Sues 1996a; Russel y Wu, 1997; Krause y Kley 2010). Al igual que en las formas actuales, la mayoría de los linajes más basales de crocodylomorfos tenían una dieta carnívora y eran de hábitos predadores.

El clado Crocodylomorpha está caracterizado por un conjunto de sinapomorfias, que los distinguen sin ambigüedades de otros grupos de Pseudosuchia. En la región craneana se reconocen las siguientes sinapomorfías: huesos postfrontales ausentes, fenestra posttemporal pequeña o ausente (Benton y Clark, 1988; Nesbitt, 2011), cuadrado contactando al proótico (Clark, 1986; Walker, 1990), huesos de la caja craneana extensamente neumatizados (Walker, 1990; Clark et al., 2004), escamosal proyectado cubriendo lateralmente la mayor parte de la porción posterior del cráneo (Clark, 1986; Clark y Sues, 2002). Por otro lado, en la región postcraneana, se han identificado los siguientes caracteres derivados para Crocodylomorpha: carpales proximales (radial y ulnar) alargados, ilion con proceso preacetabular alargado y dígito 4 de la extremidad posterior con cuatro falanges (Clark, 1986; Benton y Clark, 1988; Nesbitt, 2011).

El clado Crocodyliformes está definido por varias sinapomorfias, como son: rostro del basiesfenoides dorsoventralmente expandido, pterigoides dorsalmente extendido para formar el borde ventrolateral del foramen trigémino, fenestra antorbital mucho más pequeña que las órbitas, parietal cubriendo una amplia porción del occipital, dos huesos palpebrales grandes presentes, cabeza dorsal del cuadrado contactando al lateroesfenoides, escápula dorsalmente ancha, entre otras (Benton y Clark, 1988).

En la presente tesis se describe un nuevo material postcraneano correspondiente al espécimen PULR-V126 procedente de la Formación Los Colorados, de la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión, Argentina. El estudio de este ejemplar representa una nueva oportunidad para contribuir no sólo a mejorar el estado actual del conocimiento sobre los Crocodylomorpha registrados en la Fm Los Colorados, sino también al registro de este grupo en el Triásico Tardío de Argentina.

1.2 Objetivos:

_ Contribuir al conocimiento de la fauna de reptiles de ambientes continentales para el Triásico Tardío del noroeste argentino.

_ Ampliar el registro paleontológico de los Crocodylomorpha argentinos y evaluar sus implicancias en el origen del linaje de los Crocodyliformes.

_ Contribuir al conocimiento de los Crocodylomorpha y ampliar su diagnosis mediante la identificación de caracteres postcráneos, mediante la descripción detallada del espécimen PULR-V126 procedente de la Fm Los Colorados de la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión.

1.3 Hipótesis de trabajo:

En este trabajo se pondrán a prueba las siguientes hipótesis:

_ El espécimen PULR-V126 constituye una especie previamente no conocida, representando un Crocodylomorpha distinto a *Pseudhesperosuchus jachaleri* (Crocodylomorpha no Crocodyliformes), *Hemiprotosuchus leali* y *Coloradisuchus abelini* (Crocodyliformes), taxones conocidos actualmente para la Fm Los Colorados de la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión.

_ La descripción anatómica del espécimen PULR-V126 arroja como resultado la identificación de caracteres postcráneos desconocidos hasta el momento y que amplían el conocimiento entre los Crocodylomorpha

_ El espécimen PULR-V126, evaluando sus relaciones de parentesco dentro de un marco filogenético controlado, es recuperado como un Crocodylomorpha no Crocodyliformes contribuyendo al conocimiento de la evolución temprana del clado Crocodylomorpha.

2. MARCO GEOLÓGICO

La Cuenca Ischigualasto-Villa Unión es una depresión elongada que se localiza geográficamente al noreste de la provincia de San Juan y al suroeste de la provincia de La Rioja, en el noroeste argentino (Romer y Jensen, 1966; Stipanovic y Bonaparte, 1972, 1979). Esta cuenca se caracteriza por ser una cuenca de rift de origen extensional vinculada a movimientos tectónicos de gran magnitud que se desarrollaron durante el Mesozoico temprano (Ulina y Biddle, 1988; Ramos y Kay, 1991; López-Gamundi et al., 1994). Es una cuenca de depósitos exclusivamente continentales y con una potencia mayor a los 3.000 metros. Dentro de esta cuenca, distintas unidades se destacan por su contenido fosilífero, entre las más importantes se encuentran las formaciones Tarjados (Triásico Medio), Chañares (Ladiniano-Carniano; Marsicano et al., 2016; Ezcurra et al., 2017), Los Rastros (Carniano; Mancuso et al., 2014), Ischigualasto (Carniano-Noriano; Martínez et al., 2011b) y Los Colorados (Noriano medio; Kent et al., 2014). Los afloramientos más relevantes, por su extensión y potencia, son aquellos que se localizan en el Parque Provincial Ischigualasto (Provincia de San Juan) y el Parque Nacional Talampaya (Provincia de La Rioja), particularmente en la localidad de la Esquina (Figura 2).

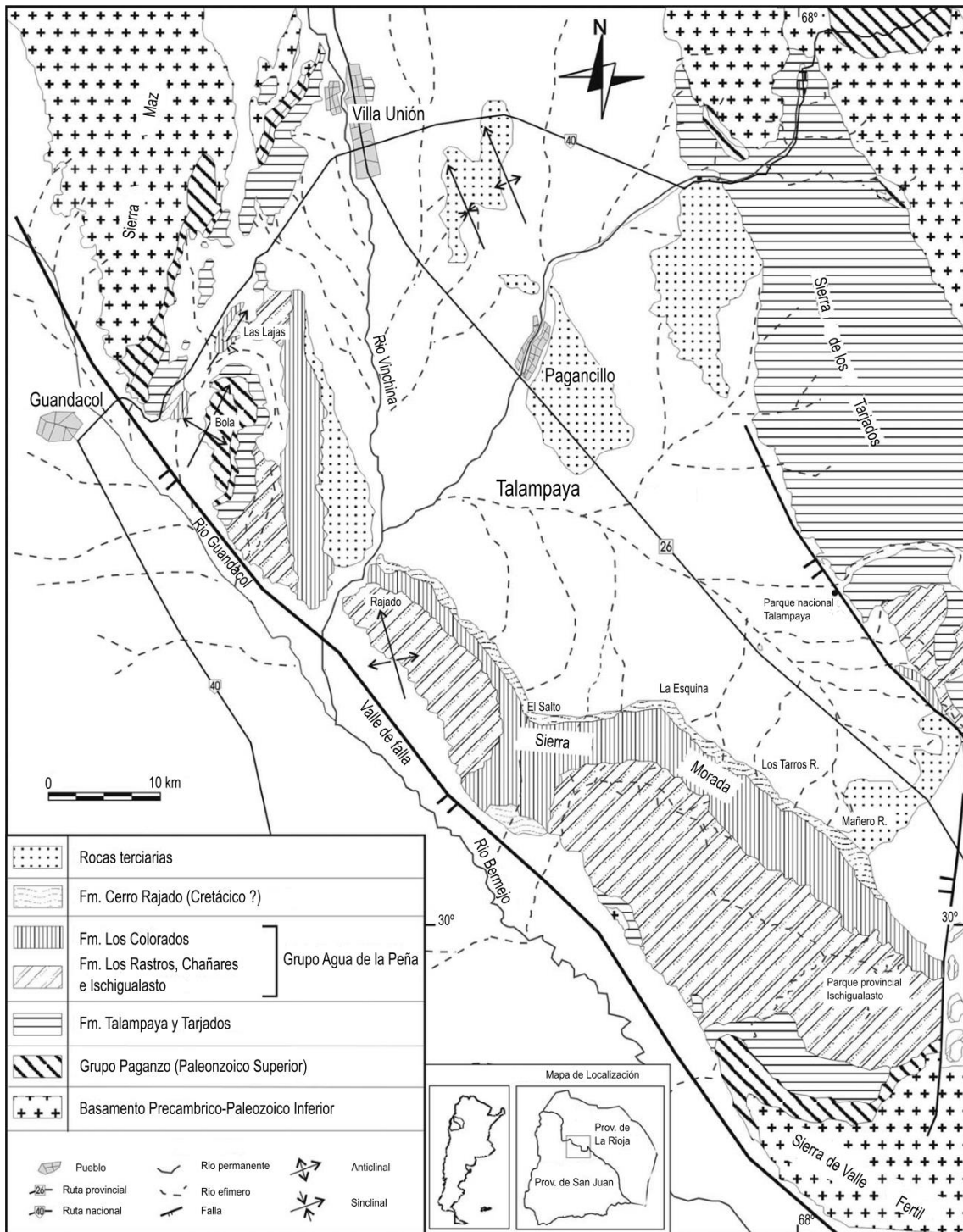


Figura 2. Mapa geológico de la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión. Tomado de Arcucci et al. (2004).

La Formación Los Colorados es una unidad geológica ubicada por encima de la Formación Ischigualasto, llegando a ser el tope de toda la secuencia estratigráfica mesozoica de la cuenca. Su potencia varía de 600 m a 750 m (Bracco et al., 1996; Bossi, 1970; Caselli et al., 2001). Esta unidad geológica, de base a techo, representa toda una serie de ciclos sucesivos de estratos rojos (red beds) que se adelgazan hacia los niveles superiores. Su composición consiste principalmente de areniscas de grano grueso a mediano y areniscas de grano fino que se intercalan con niveles pelíticos los cuales progresivamente comienzan a dominar cerca de la cima (Caselli et al., 2001). Los bancos de arenisca de grano grueso generalmente tienen una geometría lenticular y estratificación entrecruzada en artesa de gran escala. Por otra parte se registran, pero con menor abundancia, bancos de areniscas medianas de geometría tabular y estratificación horizontal. Las limolitas masivas y las de laminación horizontal se intercalan con la laminación ondulada de areniscas de grano fino que forman la porción más alta de los ciclos (Caselli et al., 2001). En la parte superior de la secuencia, tenemos un amplio dominio de bancos de areniscas finas intercaladas con bancos de limolitas. El paleoambiente inferido corresponde a sistemas fluviales medianamente sinuosos y depósitos de planicies aluviales (Caselli et al., 2001). Estudios magnetocronológicos estiman una antigüedad aproximada de entre 227 y 213 Ma, indicando una edad noriana, correspondiente al Triásico Tardío (Kent et al., 2014) (Figura 3).

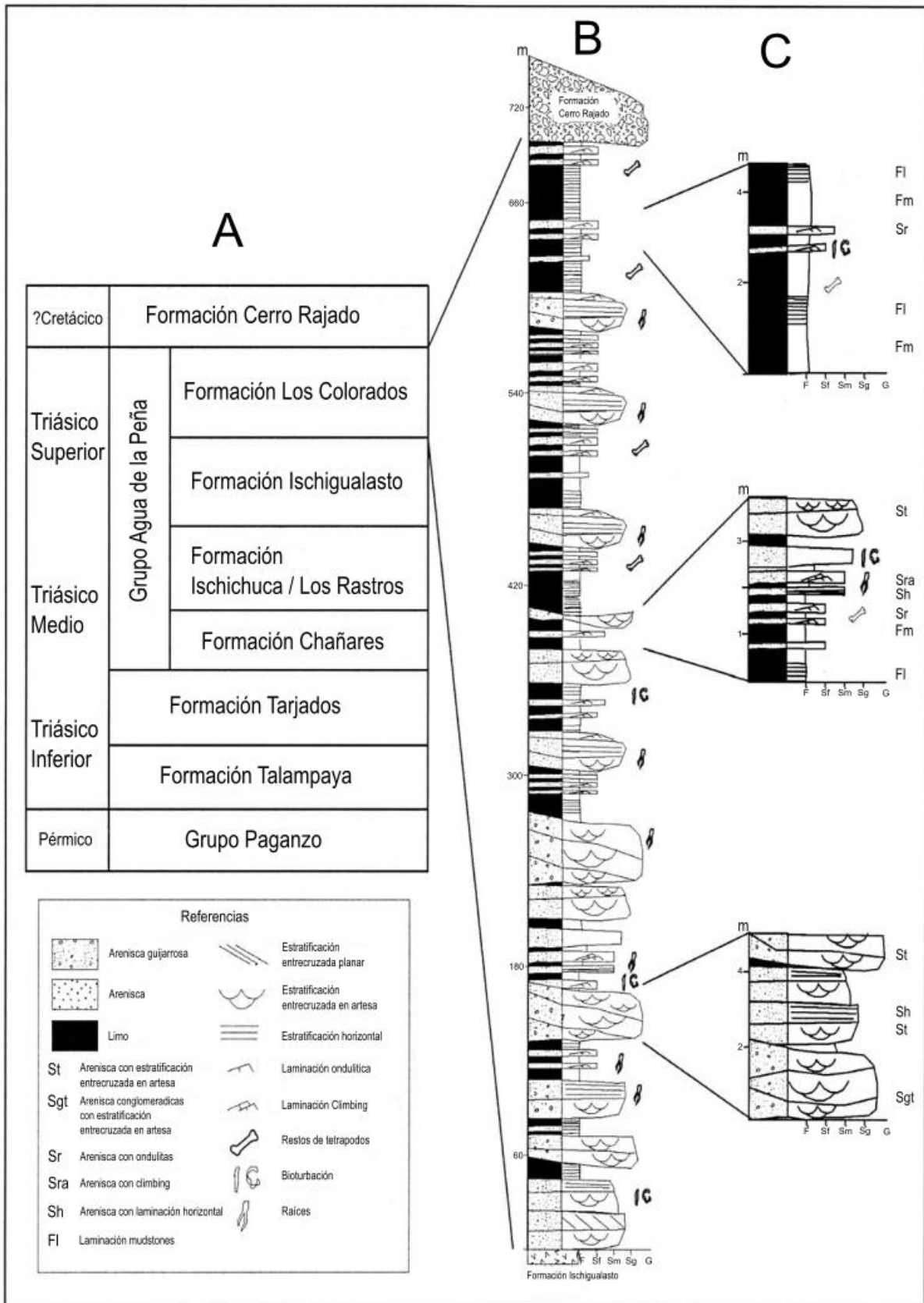


Figura 3. (A) Litoestratigrafía de la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión. (B) Perfil generalizado de la Formación Los Colorados. (C) Detalle de las facies reconocidas en la secuencia. Tomado de Arcucci et al. (2004).

El contenido fosilífero registrado para la Fm Los Colorados proviene principalmente de al menos dos secciones de la misma, una de ellas se ubica cerca de la base donde fue descubierto el dicinodonte *Jachaleria colorata* (Bonaparte, 1960, 1966). Asimismo, se han reportado de estos mismos niveles restos inéditos referidos a arcosaurios y otros dicinodontes (Bonaparte, 1971; Arcucci et al., 2004). El otro nivel se localiza en los niveles superiores de la unidad, de éste se conoce una fauna heterogénea denominada fauna local de La Esquina (Bonaparte, 1969, 1971, 1973; Arcucci et al., 2004). Es una fauna muy diversa dominada principalmente por distintos grupos de arcosaurios, como algunos taxones del clado Dinosauria (*Riojasaurus incertus* Bonaparte, 1971, *Coloradisaurus brevis* Bonaparte, 1978, *Lessemsaurus sauropoides* Pol y Powell 2006, *Zupaysaurus rougieri* Arcucci y Coria, 2003) junto a varios otros taxones del clado Pseudosuchia (*Fasolasuchus tenax* Bonaparte, 1981, *Riojasuchus tenuisiceps* Bonaparte 1971, *Neoaetosauroides engaeus* Bonaparte 1971) (Arcucci et al., 2004; Abdala y Bertelli, 2017). También se registran, en menor abundancia, representantes de otros grupos de amniotas, un Cynodontia (Synapsida) *Chaliminia musteloides* Bonaparte, 1980 y el Testudinata *Paleochoersis talampayensis* Rougier et al., 1995. Dentro del clado Pseudosuchia, tres taxones, *Hemiprotosuchus leali* y *Pseudhesperosuchus jachaleri* (Bonaparte, 1972), y *Coloradisuchus abelini* (Martínez et al., 2018), marcan una diversificación del clado Crocodylomorpha en la unidad que no se registra en la subyacente Formación Ischigualasto (Bonaparte, 1971; Irmis, 2011; Martínez et al., 2018).

Los materiales del espécimen a estudiar en la presente tesis, PULR-V126, provienen de la Fm. Los Colorados según datos obtenidos del repositorio oficial del material (colección del Museo de Ciencias Naturales de la Universi-

dad Nacional de La Rioja, PULR). Sin embargo, se desconoce con exactitud el nivel del cual fueron exhumados ya que el material fue encontrado en 2010 por uno de los directores de esta tesis (JBD) en dicha colección, sin ningún otro dato de su procedencia como tampoco de colector responsable.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

Abreviaturas institucionales

PULR-V, Paleontología de vertebrados, Universidad Nacional de La Rioja, La Rioja, Argentina; **PVL**, Paleontología de Vertebrados, Instituto Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán, Argentina.

Ejemplares analizados:

Para el presente trabajo se estudió el espécimen PULR-V126, alojado en la colección de Paleontología de Vertebrados del Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de La Rioja (PULR). Las primeras etapas de preparación mecánica del material fueron realizadas en el Centro Regional de Investigaciones Científicas y Transferencia Tecnológica de La Rioja (CRILAR, Anillaco, Prov. La Rioja) por el técnico Sergio de la Vega, bajo la dirección del Dr. Fiorelli. Posteriormente los materiales fueron pedidos en préstamo a los curadores del Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de La Rioja, los Drs. Vaccari y Cisterna, por uno de los directores de la presente tesis (JBD). De este modo, fueron llevados al Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN) donde el personal técnico continuó con los trabajos de preparación hasta dejarlos en condiciones óptimas para su estudio. PULR-V126 consiste exclusivamente en restos postcráneos incompletos, fragmentados y con una pobre preservación.

A fines comparativos, el tesista realizó un viaje a la Provincia de Tucumán con el propósito de visitar durante el lapso de cuatro días la colección de Paleontología de Vertebrados del Instituto Miguel Lillo (PVL). En las instalaciones de dicha Institución y con la autorización del curador responsable de la colección (Dr. Ortíz) se observaron los materiales tipo y referidos de tres taxones de Crocodylomorpha depositados allí. Los taxones examinados fueron *Trialetes romeri* (Crocodylomorpha no Crocodyliformes, PVL 2561 y 3889), el que consiste en material craneano y postcraneano procedente de la Fm Ischigualasto; *Pseudhesperosuchus jachaleri* (Crocodylomorpha no Crocodyliformes, PVL 3830), representado por materiales de cráneo y postcráneo; y *Hemiprotosuchus leali* (Crocodyliformes, PVL 3829), representado principalmente por materiales de cráneo junto a un postcráneo muy fragmentario y escaso. Los dos últimos provenientes de la Fm Los Colorados.

Adicionalmente, se contó con material fotográfico proporcionado por los directores de este trabajo (JBD y JML). Se tuvo acceso a la primera descripción original publicada por Reig (1963) y también a la redescrición realizada por Lecuona et al. (2016), de los dos ejemplares asignados a *Trialetes romeri* (PVL 2561 y 3889). Del mismo modo se accedió a la descripción original de los otros dos taxones, *Pseudhesperosuchus jachaleri* (PVL 3830) y *Hemiprotosuchus leali* (PVL 3829) que fueran publicadas en el libro "Tetrápodos del sector superior de la Fm Los Colorados, La Rioja, Argentina" por el Dr. Bonaparte (1971). Para la realización de este trabajo, se restringió el análisis a aquellos individuos con postcráneo preservados para poder hacer las comparaciones pertinentes, ya que PULR-V126 solo se compone de algunos pocos elementos de esa misma región del esqueleto.

A continuación se detallarán los especímenes utilizados en el presente estudio:

PULR-V126: postcráneo incompleto. Este espécimen se compone de 8 vértebras: una dorsal anterior, una dorsal media/posterior, dos dorsales posteriores y cuatro caudales anteriores, húmero derecho e izquierdo incompletos con sólo el extremo proximal en ambos, fémur derecho e izquierdo incompletos con el extremo proximal y distal de ambos, y tres pequeños fragmentos que corresponderían al extremo distal del metatarso.

Trialestes romeri (Reig, 1963)

PVL 2561 (holotipo): cráneo parcial y ambas hemimandíbulas, escápula izquierda, húmero izquierdo, radio y ulna derecha e izquierda, radial completo derecho e izquierdo, ulnar derecho completo y la mitad proximal del izquierdo, carpales distales derechos, mitad proximal de un metacarpo derecho y ambos pubis.

PVL 3889 (material referido): esqueleto postcraneano incompleto, parcialmente articulado. Este espécimen incluye de cuatro a seis vértebras cervicales, varias costillas cervicales (algunas de ellas articuladas con sus respectivas vértebras), ocho a diez vértebras dorsales, fragmentos de cuatro costillas dorsales, dos costillas gastrales, dos vértebras y costillas sacras, dos vértebras caudales, dos fragmentos vertebrales indeterminados, ambas escápulas y coracoides, húmero, ulna y radio probablemente del lado izquierdo, ambos iliones, pubis e isquiones, ambos fémures, tibias y fíbulas, astrágalo y calcáneo derechos, metatarsales derechos I a V y algunos fragmentos de huesos indeterminados.

Pseudhesperosuchus jachaleri Bonaparte, 1971

PVL 3830 (holotipo): cráneo y mandíbulas sin el arco temporal derecho y sin la mayor parte del basicráneo; veintitrés vértebras presacras y dieciocho vértebras caudales. La mayor parte de la cintura pectoral, dos húmeros incompletos, radio y ulna derecha, radial y ulnar. Dos fémures incompletos, tibia y fíbula derecha, tres metacarpales completos y dos metatarsales incompletos.

Hemiprotosuchus leali Bonaparte, 1971

PVL 3829 (holotipo): cráneo y mandíbulas articuladas con una ligera deformación por compresión dorsal, sin la región postorbital izquierda. Dos filas de osteodermos paramediales que originalmente contactaban con la región postero-dorsal del cráneo, otro grupo de osteodermos dorsales y ventrales muy posiblemente de la región caudal, una sola vértebra caudal, extremo distal de la tibia izquierda articulada al astrágalo y calcáneo, astrágalo y calcáneo derechos incompletos.

Método anatómico descriptivo

Se realizó una descripción detallada del espécimen fósil PULR-V126 mediante observación a ojo desnudo y con lupa en los casos que así lo requieran. Para dicha tarea se realizaron esquemas, se tomaron medidas directas haciendo uso de un calibre Mytutoyo 150 mm y se tomaron fotografías digitales con una cámara reflex Nikon D40, por medio de las cuales se confeccionó una biblioteca digital para poder trabajar. Por otra parte, se observó, se fotografió y se tomaron medidas directas del material del postcráneo de *Pseudhesperosuchus jachaleri* y *Trialestes romeri*, ya que son los únicos taxones que preservaron esta parte de su esqueleto, con el objeto de utilizarlos como material comparativo.

La descripción de los restos de postcráneo del espécimen PULR-V126 se realizó siguiendo la terminología osteológica propuesta por Mook (1921), Romer (1956) y Hoffstetter y Gasc (1969). Para la inferencia de la musculatura en los miembros anteriores y posteriores se siguió la nomenclatura aplicada por Romer (1923), Hutchinson (2000, 2001a, 2001b), y Carrano y Hutchinson (2002), cuando fue posible. Contrariamente a la postura semi-erecta conocida para las formas modernas, en los Crocodylomorpha basales se infiere que su postura fue erecta (Parrish, 1986, 1987; Pol, 2005). Para reflejar esta postura, se siguió la orientación de Pol (2005), donde los huesos de los miembros se orientan como si estuviesen en posición vertical.

Métodos Filogenéticos

Para el análisis filogenético se usó la matriz publicada por Leardi et al. (2017). Se seleccionó esta matriz por ser la más inclusiva, comprendiendo a la mayoría de los Crocodylomorpha no Crocodyliformes y presentando un buen muestreo de Crocodyliformes. La matriz original tiene las siguientes dimensiones, incluye a 39 taxones y 138 caracteres morfológicos. Se expandió la matriz agregando a *Coloradisaurus abelini* y al espécimen aquí estudiado PULR-V126 como unidades taxonómicas independientes. Como resultado, la nueva matriz utilizada en este trabajo tiene las siguientes dimensiones 41 taxones y 138 caracteres. Del total de caracteres, 15 son considerados ordenados (caracteres 16, 20, 22, 23, 31, 46, 59, 60, 63, 64, 67, 74, 77, 82, 83 y 87) de acuerdo con Leardi et al. (2017) (Ver Anexos 1 y 2), y todos fueron considerados con pesos iguales para el análisis filogenético.

La información anatómica relevada del taxón PULR-V126 en la presente tesis se utilizó para la codificación de los caracteres y sus estados, la matriz de datos fue compilada en el programa Mesquite 3.51 (Maddison y Maddison, 2018). El análisis filogenético se realizó con el programa TNT versión 1.5 (Goloboff y Catalano, 2016; Goloboff et al., 2008, 2003), bajo el criterio de máxima parsimonia que busca las hipótesis filogenéticas con menor cantidad de pasos, minimizando los caracteres homoplásicos interpretados como convergencia, paralelismo y reversión.

Se realizó una búsqueda heurística tradicional con 1000 réplicas utilizando secuencias de adición al azar (RAS, *random addition sequences*), salvando hasta diez árboles igualmente parsimoniosos por réplica y los árboles encontrados fueron sometidos a una ronda final de TBR (*tree bisection recon-*

nection). Para evaluar el soporte de las ramas se estimaron los índices de Bremer (o índices de decaimiento). Para el cálculo de los porcentajes de frecuencia de nodos recuperados en diferentes pseudorréplicas se utilizó Diferencias de frecuencias y Frecuencias absolutas bajo Bootstrap (Felsenstein, 1985; Efron, 1979) realizando 1000 pseudorréplicas.

4. SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

ARCHOSAURIA Cope, 1869 *sensu* Gauthier y Padian, 1985

PSEUDOSUCHIA von Zittel, 1887–1890 *sensu* Gauthier y
Padian, 1985

SUCHIA Krebs, 1974 *sensu* Sereno, 2005

CROCODYLOMORPHA Hay, 1930 *sensu* Walker, 1970

Espécimen referido: PULR-V126, incluye un esqueleto axial incompleto que se compone de cuatro vértebras dorsales y cuatro caudales. Fragmentos correspondientes a los cuatro miembros: dos extremos proximales de húmero, dos extremos proximales y dos distales de fémur, y varios elementos muy fragmentarios identificados tentativamente como tres extremos distales de metapodiales (probablemente metatarsales).

Localidad, horizonte y edad: el material estudiado proviene de la Formación Los Colorados, pero desafortunadamente no se cuenta con ningún otro dato más específico de su procedencia. La información colectada al momento de su extracción y posterior depósito en la colección probablemente se haya perdido. De modo tal que se desconoce la localidad de procedencia, el nivel exacto de extracción de estos materiales como también el colector responsable. Sin embargo, el autor de la presente tesis no descarta la posibilidad de que estos materiales hayan formado parte de la colecta en alguna de las numerosas campa-

ñas dirigidas por el Dr. Bonaparte. La edad de la formación ha sido datada como Triásico Superior alto (Noriano medio; Kent et al., 2014).

Comentarios: El PULR-V126 es un Crocodylomorpha que se diferencia de los demás taxones de este clado por presentar la siguiente combinación de estados de carácter (asterisco indica autapomorfía): proceso transversal con una fuerte orientación dorsolateral en su vértebra dorsal media / posterior*, lámina postzygodiapofisial de la vértebra dorsal anterior ausente (condición compartida con la mayoría de los Crocodylomorpha a excepción de *Hesperosuchus agilis* y *Trialestes romeri*, pero que también lo separa de otros Pseudosuchia tales como *Postosuchus kirkpatricki* y *Saurosuchus galilei*), cabeza humeral extendida posteriormente en forma de gancho (compartido con la mayoría de los Crocodylomorpha a excepción del clado Mesoeucrocodylia).

4.1. Descripción anatómica

4.1.1. Esqueleto axial

Vértebras

El espécimen PULR-V126 preservó un total de ocho vértebras de su esqueleto axial. En consecuencia, sólo seis resultaron ser informativas por conservar un mayor número de estructuras anatómicas reconocibles. Por otro lado, la caracterización de cada una de ellas permitió ubicarlas en dos de las cuatro regiones en que se divide la columna vertebral (cervical, dorsal, sacra y cau-

dal). La omisión de las dos vértebras restantes se debe principalmente a su mal estado de preservación. Entre las seis vértebras informativas se reconocen, una vértebra dorsal anterior (D1-D5), una vértebra dorsal media / posterior (D6-D10), dos vértebras dorsales posteriores (D11-D15) próximas a la región sacra y por último cuatro vértebras caudales anteriores (C1-C37). A continuación, se describen seis de las ocho vértebras del espécimen.

Vértebras Dorsales

Vértebra dorsal anterior. Es una vértebra anficélica, con superficies articulares subcirculares a ovoides, siendo más altas que anchas. En vista lateral, el cuerpo vertebral es de contorno rectangular, con ambas superficies de articulación ubicadas al mismo nivel y su longitud anteroposterior es aproximadamente el doble de su altura. Además la superficie lateral del centro vertebral carece de una fosa superficial que se encuentra presente en las vértebras dorsales anteriores de *Trialestes romeri* (Lecuona et al., 2016). Ventralmente, el cuerpo vertebral se encuentra moderadamente comprimido lateromedialmente en su parte central adoptando una forma semejante a la de un “reloj de arena”. La superficie ventral del cuerpo vertebral se encuentra arqueada y desprovista de cualquier estructura: quilla o hipapófisis. Dichas proyecciones están presentes en los centros vertebrales de dorsales anteriores de *Trialestes romeri* (Lecuona et al., 2016) y *Junggarsuchus sloani* (Clark et al., 2004). PULR-V126 presenta una pequeña parapófisis que se ubica en una posición anterior y ligeramente dorsal al sitio donde el arco neural se fusiona al cuerpo vertebral, mostrando una leve proyección lateral. Los procesos transversos se localizan en

una posición ligeramente posterior y dorsal respecto a la parapófisis, y sobre ellos se encuentra la diapófisis (Figura 4A: di). Estos se proyectan dorsolateralmente, por lo que el extremo distal libre del proceso transversal supera el nivel de las zigapófisis, lo cual sólo puede observarse del lado izquierdo debido a la pobre preservación del proceso transversal derecho (Figura 4B: prz, di). El proceso transversal izquierdo, mejor preservado que el derecho, presenta bordes anteriores y posteriores rectos y paralelos de forma subrectangular en vista dorsal (Figura 4D: di). Estos procesos difieren de lo observado en las vértebras dorsales anteriores de *Trialestes romeri* (véase Lecuona et al., 2016), ya que aquellos adoptan una forma triangular en vista dorsal y presentan una fosa profunda en su base, sobre la superficie dorsal, ausentes en PULR-V126. Sobre la superficie lateral del arco neural presenta tres láminas que se extienden desde la diapófisis y delimitan una serie de fosas (Figura 4A). Las láminas paradiapofisial y centrodiapofisial posterior que conectan a la diapófisis con la parapófisis y con el extremo posterior del centro vertebral, respectivamente, están presentes en una amplia variedad de Archosauriformes (Ezcurra et al. 2014; Ezcurra, 2016). Entre los Crocodylomorpha no Crocodyliformes, estas láminas se registran en algunos taxones como en *Trialestes romeri* (véase Lecuona et al., 2016), *Terrestriisuchus gracilis* (véase Crush, 1984) y *Hesperosuchus agilis* (véase Colbert, 1952). Sin embargo, estas estructuras laminares resultan difíciles de identificar en Crocodyliformes basales, dado que las descripciones anatómicas relativas al postcráneo no brindan grandes detalles del esqueleto axial. Incluso en la mayoría de los casos el postcráneo está incompleto, mal preservado o es totalmente desconocido. Por otro lado, la diapófisis se conecta también con las prezigapófisis por intermedio de la lámina prezigodiapofisial (Figura 4A y 4B: lprd). No hay lamina postzigodiapofisial en PULR-V126 que conecte

a la diapófisis con la postzigapófisis. Esta lámina postzigodiapofisial se encuentra bien preservada en algunos otros taxones como *Trialestes romeri* (véase Lecuona et al., 2016), *Hesperosuchus agilis* (véase Colbert, 1952) y *Carnufex carolinensis* (véase Drymala y Zanno, 2016). Incluso también se las reconoce en algunos Loricata como *Saurosuchus galilei*, *Fasolasuchus tenax* y *Postosuchus alisonae* (Long y Murry, 1995; Trotteyn et al., 2011). Las láminas presentes en PULRV-126 delimitan dos fosas: una está rodeada por las láminas prezigadiapofisial y paradiapofisial, y la otra fosa por las láminas paradiapofisial y centrodiafofisial posterior. La espina neural se encuentra preservada de forma incompleta dejando como evidencia solo su base, la cual es comprimida lateromedialmente y corta anteroposteriormente, ocupando un 50% del arco neural en vista dorsal (Figura 4D: en). Las prezigapófisis son cortas, su extremo libre está en una posición posterior respecto del borde dorsal de la superficie articular anterior del centro. Esto contrasta con lo observado en *Trialestes romeri* (PVL 3889) dado que el extremo libre de sus prezigapófisis están en una posición anterior respecto del borde dorsal de la superficie articular anterior del centro (Lecuona et al., 2016). Las prezigapófisis de la vértebra dorsal anterior de PULR-V126 están orientadas y proyectadas anterodorsalmente con un ángulo de 45°, aproximadamente. Las postzigapófisis están muy extendidas posteriormente al igual que en *Trialestes romeri* (véase Lecuona et al., 2016), *Hesperosuchus agilis* (véase Colbert, 1952) y *Dibothrosuchus elaphros* (véase Wu y Chatterjee, 1993). Las postzigapófisis se proyectan posterodorsalmente, mostrando un ángulo semejante al de las prezigapófisis, y alcanzan el borde dorsal de la superficie articular posterior del centro vertebral.

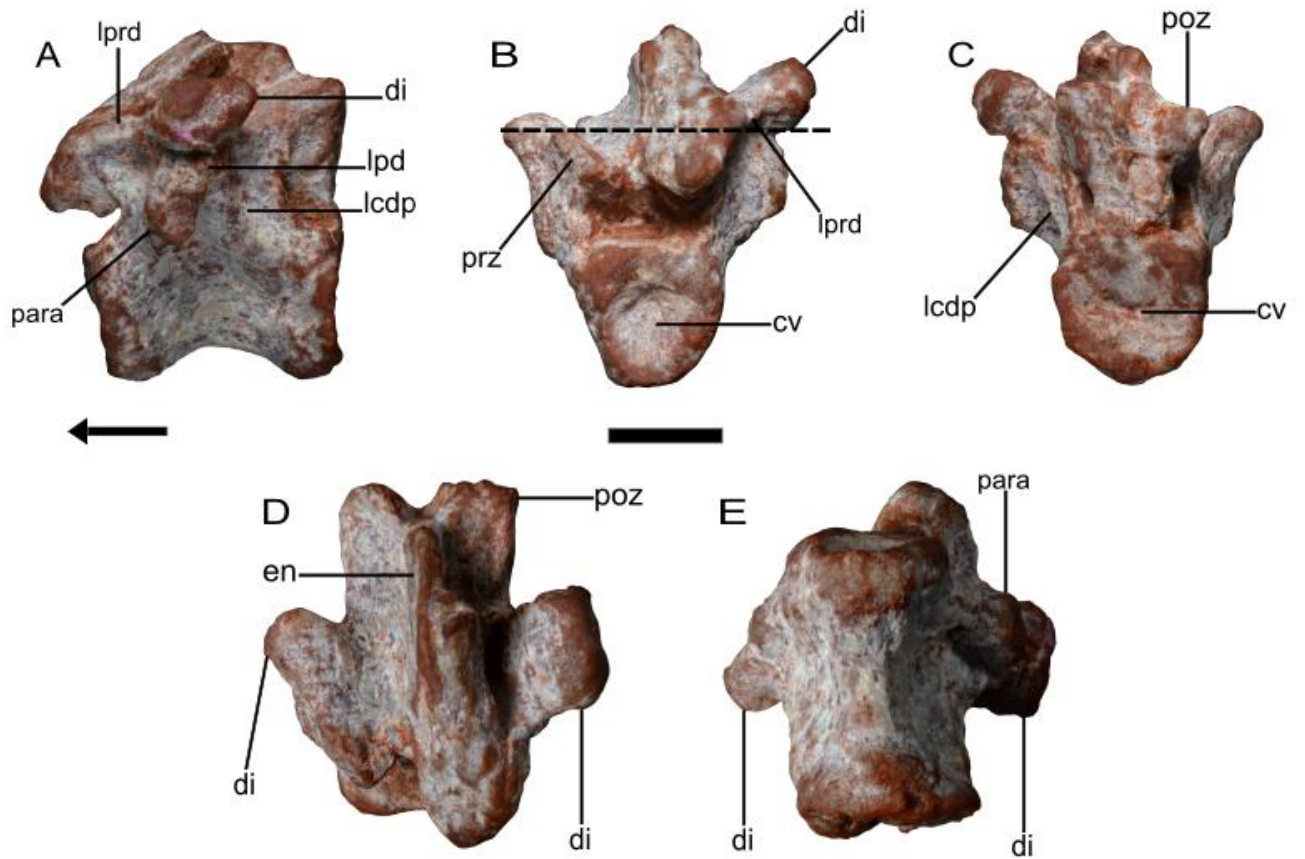


Figura 4. Vértebra dorsal anterior de PULR-V126. A, vista lateral izquierda; B, vista anterior; C, vista posterior; D, vista dorsal; E, vista ventral (anterior hacia arriba). La flecha indica dirección anterior. Abreviaturas: cv, centro vertebral; di, diapófisis; en, espina neural; lcdp, lámina centro-diapofisial posterior; lpd, lámina paradiapofisial; lprd, lámina prezigodiapofisial; para, parapófisis; poz, postzigapófisis; prz, prezigapófisis. Escala = 5 mm.

Vértebra dorsal media / posterior: Es una vértebra morfológicamente transicional entre las dorsales medias y posteriores, con un cuerpo vertebral de tipo anficélico y de proporciones congruentes con la dorsal anterior (D3) (Figura 5). El cuerpo vertebral es más largo que alto, con ambas caras de articulación posicionadas al mismo nivel y de contorno rectangular en vista lateral. De igual modo que en la dorsal anterior, sobre la superficie lateral del centro no hay depresión, como tampoco la hay en las vértebras dorsales del ornithosuquido *Riojasuchus tenuisiceps* (Bonaparte, 1971, von Baczko et al., 2020). Sin embargo, esta misma depresión superficial continua estando presente en *Trialestes romeri* (véase Lecuona et al., 2016) como también en algunos Paracrocodylomorpha como *Postosuchus alisonae* (véase Peyer et al., 2008) y *Arizonasaurus babbitti* (véase Nesbitt, 2005). En vista lateral, sobre el arco neural no hay evidencias de parapófisis ni diapófisis como procesos separados, tal como ocurre en la dorsal anterior, en su lugar hay un proceso transversal que se proyecta dorsolateralmente quedando su extremo lateral en una posición dorsal respecto de la base de la espina neural y de las zigapófisis (Figura 5A y 5C: pt). Este proceso transversal se caracteriza por tener un grosor moderado en ambas direcciones, dorsoventral y anteroposterior, y además por tener una longitud comparable a la del propio centro vertebral. La ausencia de parapófisis individualizadas en esta vértebra dista de lo observado en la dorsal anterior y se interpreta como producto de la migración dorsal de las parapófisis observada en cocodrilos modernos (Hoffsteter y Gasc, 1973). Se observan dos láminas que conectan el proceso transversal con el extremo anterior y posterior del centro vertebral, la lámina centrodiafosal anterior y la lámina centrodiafosal posterior, respectivamente (Figura 5D: lca y lcp). La lámina posterior es más marcada que la anterior. Estas mismas estructuras laminares se encuentran en las

dorsales medias de *Trialestes romeri* (véase Lecuona et al. 2016), así como en otros arcosauriformes (p. ej. *Cuyosuchus huenei*; véase Desojo et al., 2002). La espina neural de la dorsal media solo preservó su base, la cual está comprimida lateromedialmente y se extiende anteroposteriormente algo más que en la dorsal anterior. Las prezigapófisis no están preservadas. Las postzigapófisis se preservaron con una orientación horizontal, sin mostrar señales de deformación aparente *post-mortem*, de igual modo que en *Trialestes romeri* (véase Lecuona et al. 2016) y *Terrestrisuchus gracilis* (véase Crush, 1984). Además están proyectadas posteriormente con su extremo distal quedando posteriormente al extremo posterior del centro vertebral (Figura 5E: poz).

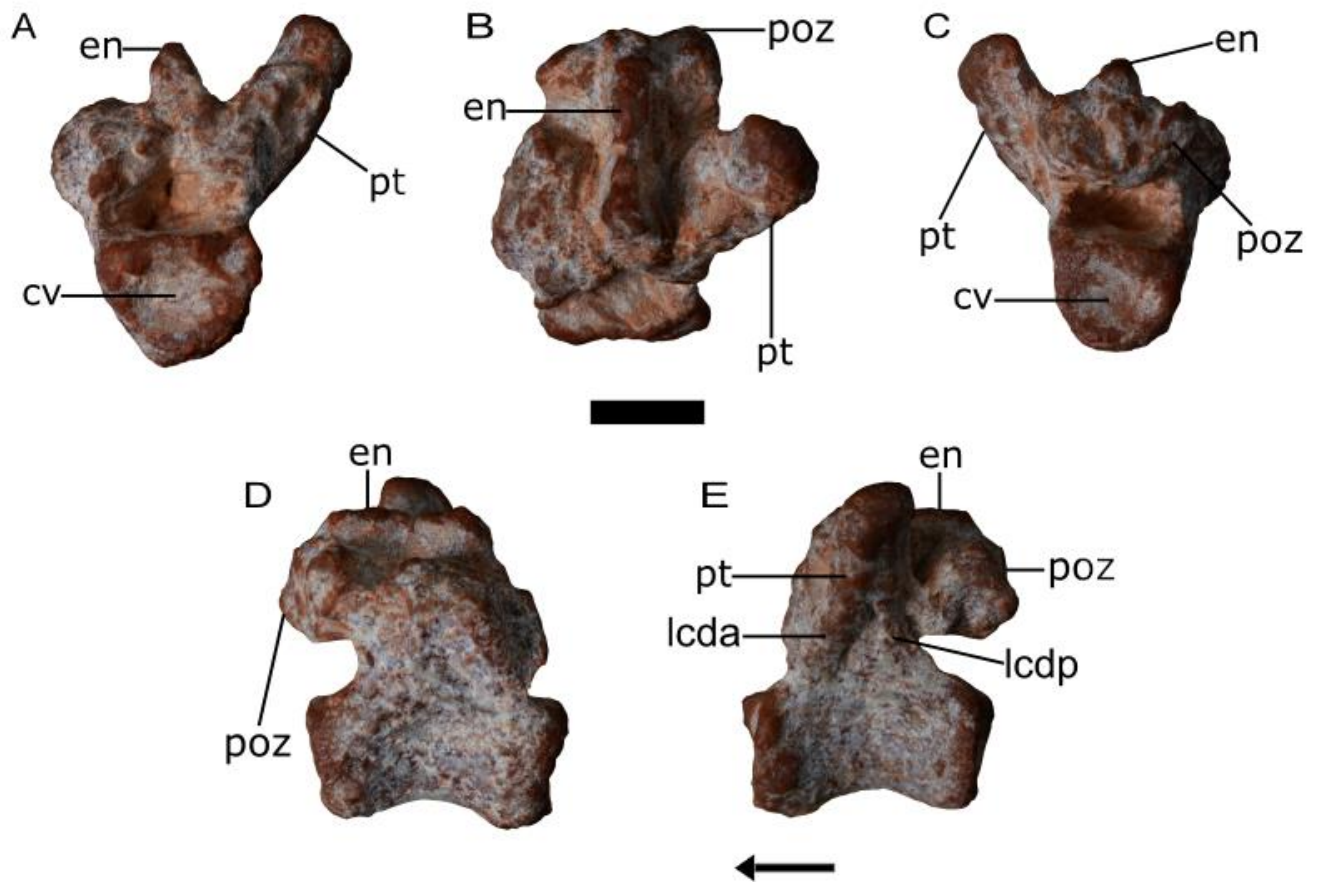


Figura 5. Vértebra dorsal media/posterior de PULR-V126. A, vista anterior; B, vista dorsal; C, vista posterior; D, vista lateral derecha; E, vista lateral izquierda. La flecha indica dirección anterior. Abreviaturas: cv, centro vertebral; en, espina neural; lcda, lámina centrodiapofisial anterior; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; poz, postzigapófisis; pt, proceso transversal. Escala = 5 mm.

Vértebra dorsal posterior: Es una vértebra que se preservó unida a una segunda vértebra dorsal posterior la cual será descrita más adelante. Tiene un cuerpo vertebral anficelico y su longitud anteroposterior es ligeramente mayor respecto de la dorsal media y anterior previamente descritas. El largo de este mismo centro vertebral también es mayor a su propia altura dorsoventral (Ver Anexo 3), al igual que en las vértebras de *Hesperosuchus agilis* (véase Colbert, 1952) y *Pseudhesperosuchus jachaleri* (véase Bonaparte, 1971). Las superficies de articulación, anterior y posterior, se localizan al mismo nivel (Figura 6A). Existe una diferencia de tamaño entre ambas superficies, siendo la superficie posterior de mayor área que la anterior, una condición que difiere respecto de las dorsales descritas con antelación. Esta misma condición se conoce también en dorsales posteriores de *Protosuchus richardsoni*, un Crocodyliformes basal, y varios Pseudosuchia (Colbert y Mook, 1951). En sección transversal, la superficie articular anterior y posterior muestran una morfología circular, contrastando con la forma ovoide de la superficie anterior en la dorsal anterior. Otra distinción encontrada entre ambas superficies radica en su grado de concavidad, siendo la anterior ligeramente más cóncava que la posterior (Figura 6D). En vista ventral, el cuerpo vertebral se halla ligeramente comprimido lateromedialmente en su parte media, del mismo modo que ocurre en las otras vértebras, dorsal anterior y dorsal media. Sobre la línea media de la superficie ventral del centro vertebral no hay desarrollo de una quilla, de igual modo que en *Dromicosuchus grillator* (véase Sues et al., 2003), *Dibothrosuchus elaphros* (véase Wu y Chatterjee, 1993) como así tampoco en algunos Crocodyliformes basales como *Protosuchus richardsoni* (véase Colbert y Mook, 1951) y *Orthosuchus stormbergi* (véase Nash, 1975), y otros pseudosuquios. Lateralmente al canal neural se reconoce un proceso transversal incompleto, preservándose

solo parte de su base. Tomando en cuenta la orientación de la base se puede inferir que el proceso transversal tuvo una proyección dorsolateral, del mismo modo que en la dorsal media. La base del proceso transversal se conecta con la prezigapofisis por intermedio de una incipiente cresta, interpretada aquí como lámina prezigodiapofisial. En vista dorsal, se observa solo la base de la espina neural que es comprimida lateralmente, del mismo modo que en el resto de las vértebras dorsales analizadas. Las zigapofisis del lado izquierdo del arco neural son las únicas relativamente bien preservadas. La prezigapofisis se orienta casi horizontalmente al igual que en las vértebras de *Hesperosuchus agilis* y *Saltoposuchus connectens* (véase Colbert, 1952). Es una prezigapofisis muy corta y que se extiende anteriormente quedando su extremo libre posterior al borde dorsal de la superficie articular anterior del centro. La postzigapofisis izquierda es muy larga, con una orientación horizontal y con su extremo distal libre quedando posterior al borde dorsal de la superficie articular posterior del centro.

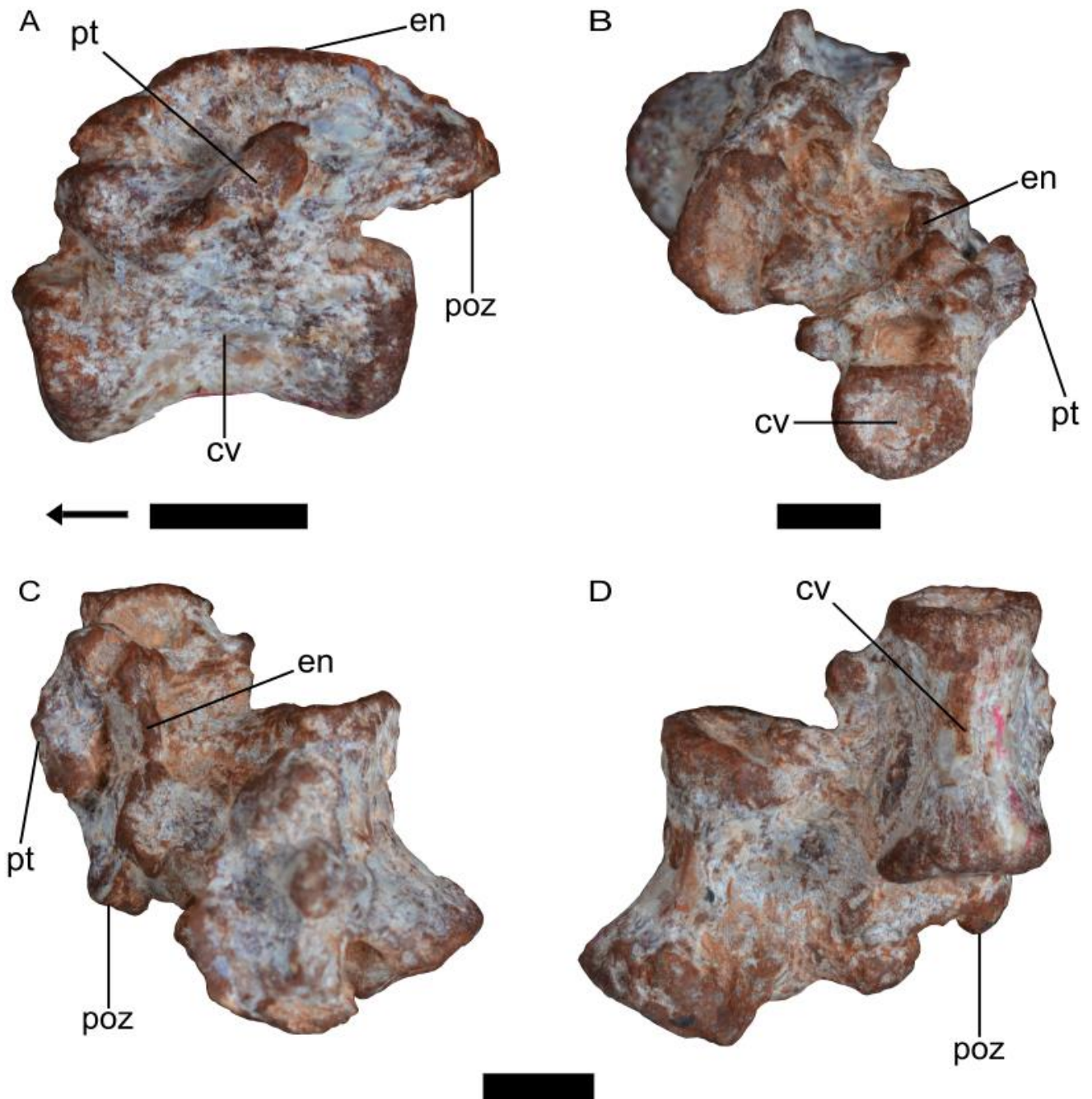


Figura 6. Vértebra dorsal posterior de PULR-V126. A, vista lateral izquierda; B, vista anterior; C, vista dorsal; D, vista ventral. La flecha indica dirección anterior. Abreviaturas: cv, centro vertebral; en, espina neural; poz, postzigapófisis; pt, proceso transversal. Escala = 5 mm.

Vértebra dorsal posterior: Es una vértebra anficélica, cuya morfología se asemeja a la dorsal posterior descrita previamente y a la cual se encuentra unida como se indico oportunamente. Una de sus principales características es la longitud máxima anteroposterior que posee su centro vertebral y que supera considerablemente la longitud alcanzada por el resto de las dorsales preservadas (Ver Anexo 3). Esto, estaría indicando la existencia de una tendencia hacia el aumento en la longitud del centro vertebral hacia posterior en la serie dorsal, como se observa en taxones modernos (Mook, 1921). En vista lateral, la longitud del centro vertebral es mayor que su propia altura y las caras de articulación se ubican al mismo nivel, rasgos morfológicos que se reiteran en el resto de las dorsales descritas. Las superficies de articulación anterior y posterior tienen tamaños relativamente semejantes entre sí, son cóncavas y de forma circular, en sección transversal. Los bordes de ambas superficies muestran un mayor grosor (Figura 7A) respecto a los bordes en la dorsal anterior. En vista ventral, la parte media del cuerpo vertebral se halla ligeramente comprimido lateromedialmente, pero sin presencia de una quilla sobre la línea media (Figura 7B y 7D). Lateralmente al arco neural se observa un proceso transversal de dimensiones semejante al observado en la dorsal media, pero que a diferencia de esta última se proyecta lateralmente (Figura 7A: pt). No hay evidencia de láminas ni fosas sobre el arco neural. La espina neural esta algo más completa que en el resto de las vértebras y se encuentra comprimida lateromedialmente. Su base, que se extiende anteroposteriormente, ocupa aproximadamente las dos terceras partes posteriores del arco neural. No hay prezigapófisis preservadas y las postzigapófisis, que se encuentran parcialmente preservadas, están en muy mal estado de preservación.

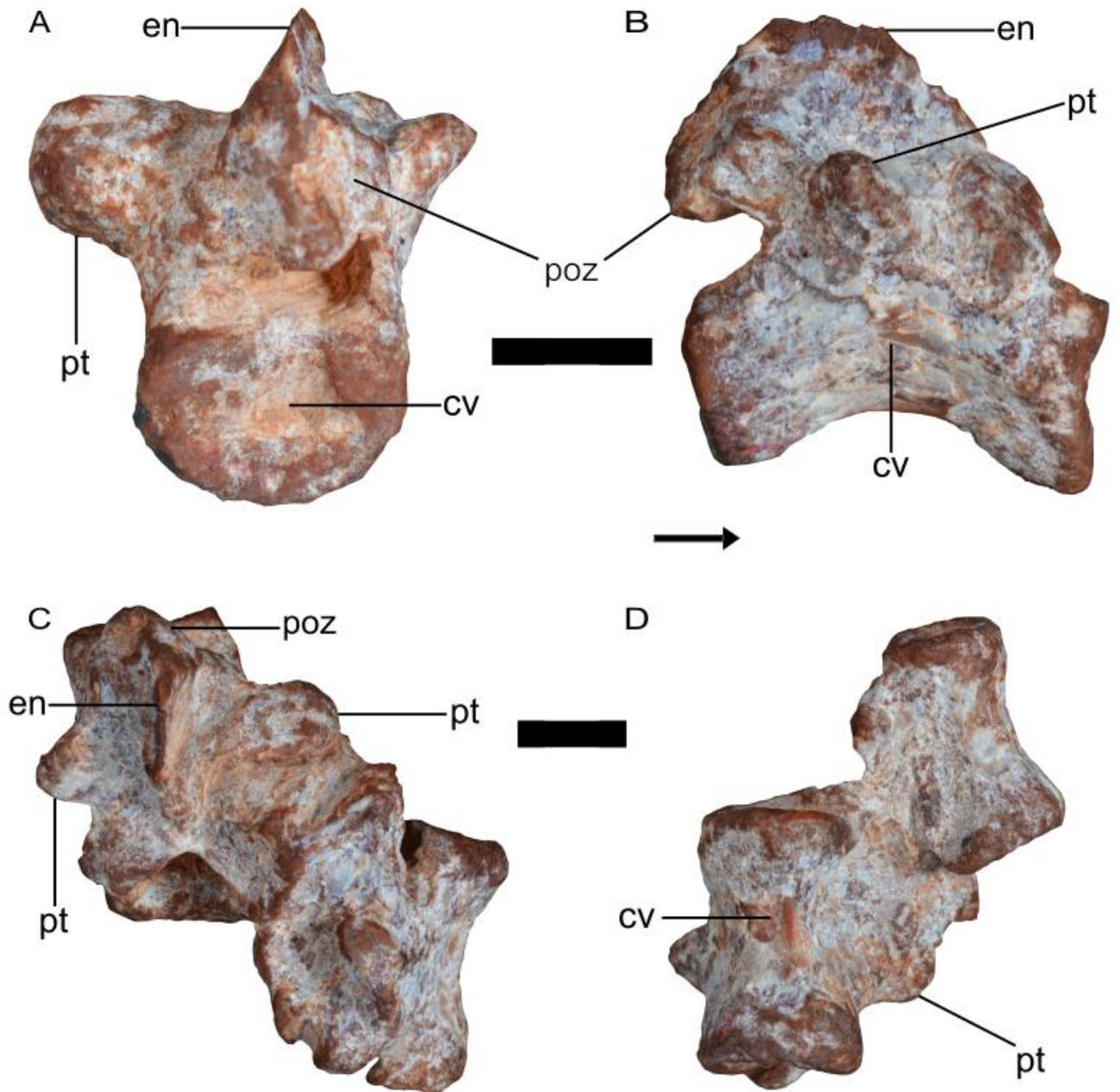


Figura 7. Vértebra dorsal posterior de PULR-V126. A, vista posterior; B, vista lateral derecha; C, vista dorsal; D, vista ventral. La flecha indica dirección anterior. Abreviaturas: cv, centro vertebral; en, espina neural; poz, postzigapófisis; pt, proceso transversal. Escala = 5 mm.

Vértebras Caudales

Se reconocen al menos cuatro vértebras caudales anteriores, próximas a la región sacra. Cabe aclarar que dos de estas vértebras tienen una muy pobre preservación, lo que dificulta la identificación de rasgos anatómicos y la posterior caracterización de estos elementos.

Vértebras caudales anteriores: Son vértebras anficélicas, caracterizadas principalmente por tener facetas de articulación para los chevrones (Figura 8F: ach). Estas facetas se ubican en el borde ventral de ambas superficies de articulación, anterior y posterior, del cuerpo vertebral. La longitud del cuerpo vertebral es mayor a su altura, en vista lateral, de igual modo que en las vértebras caudales de los taxones modernos del grupo (Mook, 1921) y también se ha visto en algunos taxones fósiles como en *Dromicosuchus grillator* (véase Sues, 2003). No obstante, la longitud de los centros vertebrales es menor en comparación a las dorsales posteriores. Las superficies de articulación anterior y posterior del centro se ubican al mismo nivel. Estas superficies son menos cóncavas respecto de las dorsales posteriores, sin embargo contrasta con la condición plana observada en las caudales de *Pseudhesperosuchus jachaleri* (véase Bonaparte, 1971). Es decir, en el esqueleto axial de *Pseudhesperosuchus jachaleri* se produce un cambio en el tipo de vértebra, que se observa en la transición de dorsales posteriores a caudales anteriores, dejando de ser anficélicas para volverse anfiplanas (Bonaparte, 1971). Este cambio en la morfología de la superficie articular del centro vertebral no se advierte en PULR-V126, y además sus bordes son de un grosor semejante al observado en las dorsales posteriores. La morfología en ambas superficies articulares es elíptica ya que resultan

ser más altas que anchas, en sección transversal. Ésta forma ovoide de las superficies de articulación también es conocida para la mayoría de las vértebras del esqueleto axial de *Trialestes romeri* (véase Lecuona et al., 2016). Sin embargo, no se presenta la misma condición en *Pseudhesperosuchus jachaleri* (véase Bonaparte, 1971) dado que tienen una forma circular más definida. En vista ventral, la parte media del cuerpo vertebral se halla fuertemente comprimida lateromedialmente, incluso aún más que en las dorsales (Figura 8F: cv). Producto de esta compresión las superficies ventrolaterales del centro vertebral convergen hacia una cresta longitudinal medial sobre la superficie ventral, del mismo modo que ocurre en *Trialestes romeri* (véase Lecuona et al., 2016). Sin embargo se ha visto en caudales de otros taxones de Crocodylomorpha, como de *Hesperosuchus agilis* (véase Colbert, 1952) y *Dromicosuchus grillator* (véase Sues et al., 2003), que la compresión mediolateral de sus centros resulta menos marcada, no observándose la cresta anteriormente mencionada. En vista lateral, la superficie ventral se encuentra arqueada entre ambas caras de articulación, igual que en las restantes vértebras dorsales. No hay desarrollo de láminas y fosas sobre el arco neural. Desde el arco neural se extiende un reducido proceso transversal que se proyecta ventrolateralmente y que se aplanadorsoventralmente (Figura 8A y 8B: pt) del mismo modo que en otros taxones de Crocodylomorpha como *Pseudhesperosuchus jachaleri* (véase Bonaparte, 1971) y *Dromicosuchus grillator* (véase Sues et al., 2003). Las zigapófisis están inclinadas con distinta orientación, sin embargo su principal diferencia radica en el tamaño. Las prezigapófisis, con una orientación anterodorsal, son cortas en longitud tal que su extremo libre es posterior del borde dorsal de la cara articular anterior. La postzigapófisis, con una orientación posterodorsal, posee una mayor longitud con su extremo libre quedando a posterior del borde dorsal

de la cara articular posterior del centro (Figura 8B). En vista dorsal, se reconoce una espina neural comprimida lateralmente y con una base que debido a su mal estado de preservación es difícil de discernir qué tan extensa era anteroposteriormente.

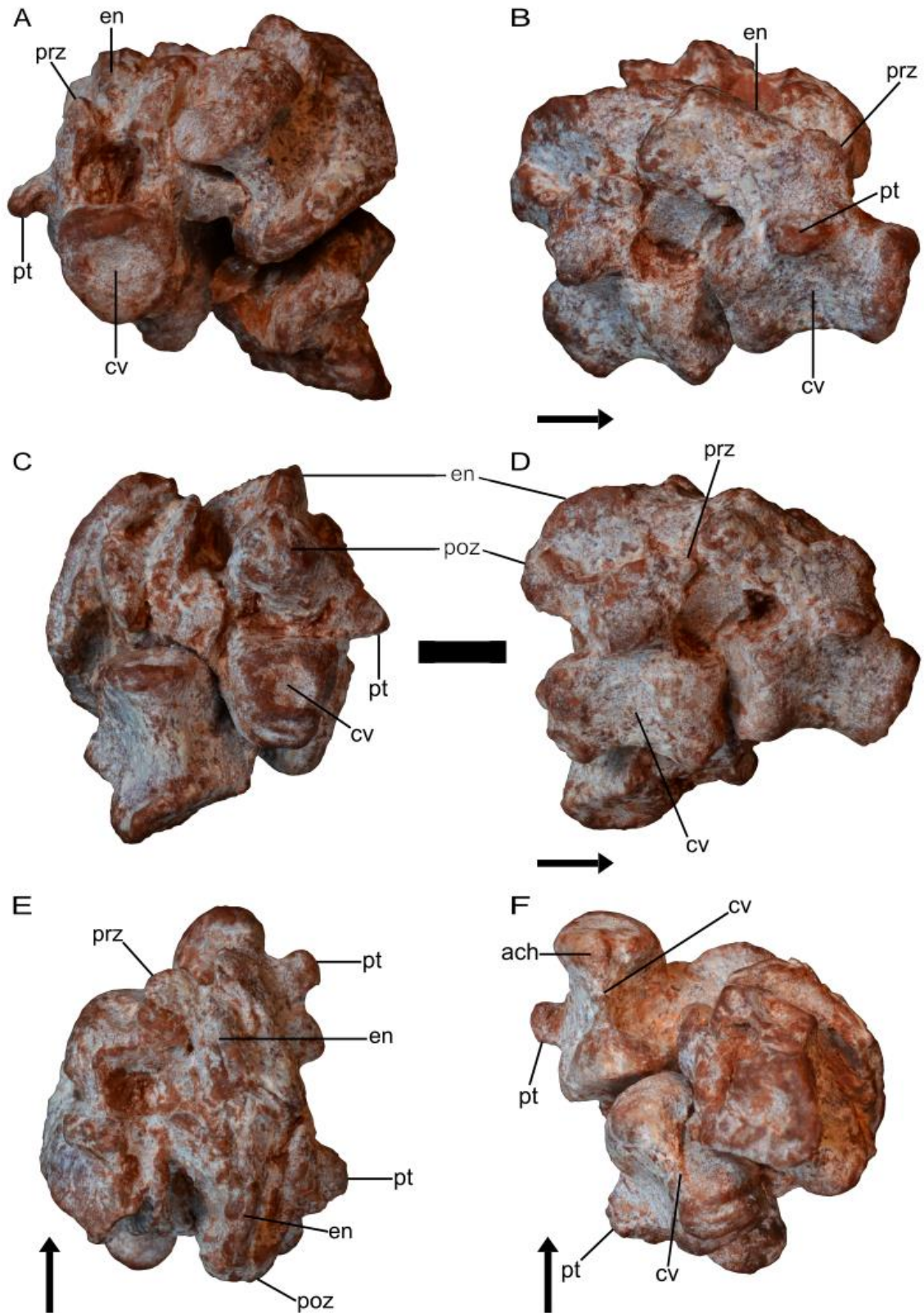


Figura 8. Vértabras caudales anteriores de PULR-V126. A, vista anterior; B y D, vista lateral derecha; C, vista posterior; E, vista dorsal; F, vista ventral. La flecha indica dirección anterior. Abreviaturas: ach, superficie articular para chevron; cv, centro vertebral; en, espina neural; prz, prezigapófisis; poz, postzigapófisis; pt, proceso transverso. Escala = 5 mm.

4.1.2 Esqueleto apendicular

Miembro anterior

Húmero

El húmero de ambos miembros está parcialmente preservado. Solo se dispone del extremo proximal de ambos. Por lo tanto, la longitud total del húmero no se ha podido estimar con exactitud, sin embargo, se han tomado otro tipo de medidas (Ver Anexo 3). En vista anterior y posterior, el extremo proximal del húmero presenta una expansión lateromedial (Figura 9A). La superficie anterior del extremo proximal carece de una fosa ovalada, igual que en el húmero de otros Crocodylomorpha basales tales como *Trialestes romeri* (véase Lecuona et al. 2016) y *Pseudhesperosuchus jachaleri* (véase Bonaparte, 1971). Sin embargo, esta fosa se halla presente en el húmero de *Dibothrosuchus elaphros* (véase Wu y Chatterjee 1993). Sobre este extremo proximal se identifica una cabeza humeral con una ligera forma de “medialuna” y con un fuerte engrosamiento anteroposterior principalmente en su región central en vista proximal. Este engrosamiento del extremo proximal del húmero está fuertemente curvado posteriormente adoptando una morfología de “gancho” muy marcada, en vista medial y lateral, ampliamente observado en Pseudosuchia, Crocodylomorpha y formas cercanamente emparentadas (Nesbitt, 2011). En vista posterior y distalmente a la superficie articular, se distingue una depresión subcircular que está presente en muchos Notosuchia y se la relaciona con el sitio de inserción del músculo *scapulohumeralis caudalis* (Pol et al., 2012; Leardi et al., 2015). Lateral y adyacente a esta concavidad, se presenta una incipiente cresta con

orientación próximo-distal. El alcance distal de la cresta no se observa debido a la ausencia de la diáfisis humeral. Esta cresta se describe en varios taxones como *A. gomesii*, *S. icaeorhinus*, *Simosuchus*, *Mariliasuchus* y *Yacarerani* (Leardi et al., 2015). Sin embargo, la misma resulta difícil de ver en *Crocodylomorpha* basales (ej.: *Terrestrisuchus gracilis*, *Dibothrosuchus elaphros*) y probablemente esto se deba a cuestiones de su preservación. La tuberosidad interna ocupa el extremo próximo-medial y se proyecta medialmente. En vista anterior, la cresta deltopectoral se ubica en el margen lateral del extremo proximal. No hay separación o espacio entre la cabeza humeral y la cresta deltopectoral indicando una discontinuidad entre ellas. La cresta deltopectoral se extiende en sentido longitudinal y se proyecta anteriormente moderadamente. En vista lateral, el borde de la cresta deltopectoral sigue una morfología redondeada distinta a la típica forma triangular vista en otros taxones de *Crocodylomorpha* como *Pseudhesperosuchus jachaleri* (véase Bonaparte, 1971). La diáfisis no está preservada, debido a esto se pudo ver que la sección transversal del extremo proximal del húmero tiene morfología subcircular con un diámetro aproximado de 4.5 mm (Figura 9).

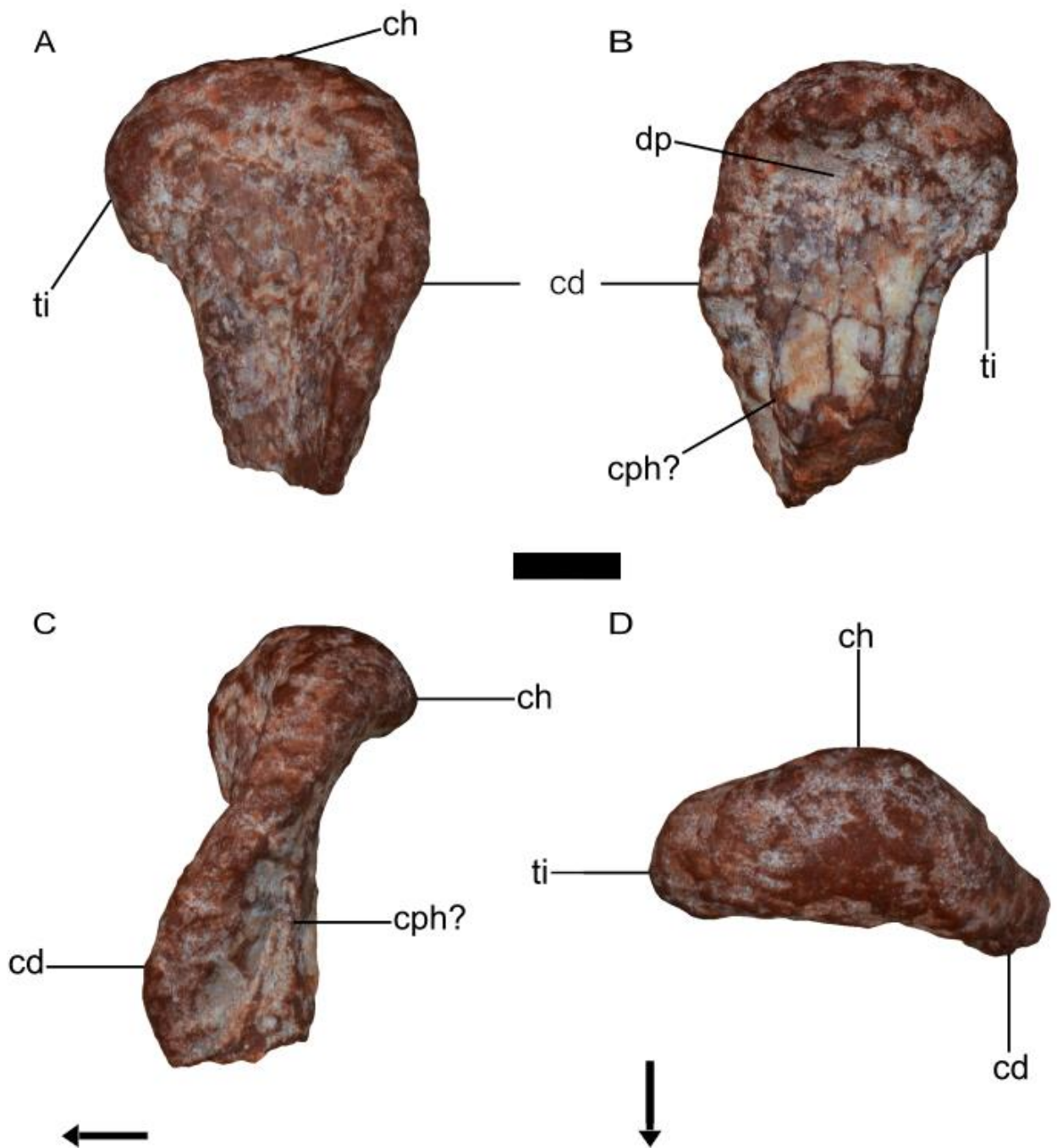


Figura 9. húmero izquierdo de PULR-V126. A, vista anterior; B vista posterior; C, vista lateral; D, vista proximal. La flecha indica dirección anterior. Abreviaturas: ch, cabeza humeral; cd, cresta deltopectoral; cph, cresta sobre la superficie posterior del húmero; dp, depresión profunda; ti, tuberosidad interna. Escala = 5 mm.

Miembro posterior

Fémur

El fémur de ambos miembros está parcialmente preservado, disponiéndose de los extremos proximales de ambos fémures (Figura 10 y 11) y el extremo distal del fémur izquierdo (Figura 10). Del mismo modo que en el húmero, no fue posible tomar medidas de longitud total y tampoco conocer la forma general del hueso. El extremo proximal se encuentra expandido en dirección mediolateral y es aplanado en dirección anteroposterior, en vista proximal. Algunos taxones de *Crocodylomorpha* basales tienen una cabeza femoral que se proyecta anteromedialmente con respecto al eje que forman los cóndilos distales, como por ejemplo *Dromicosuchus gallator* (véase Sues et al. 2003), *Hesperosuchus agilis* (véase Colbert, 1952) y *Terrestrisuchus gracilis* (véase Crush, 1984). En PULR-V126 es muy complicado inferir la orientación de la cabeza femoral debido a que los extremos proximales no se preservan en conexión a los extremos distales. En el extremo proximal del fémur se hallan dos protuberancias bien marcadas, el tubérculo posteromedial y el tubérculo anteromedial (Figura 10C). La morfología y la posición de estas estructuras se asemejan a las presentes en *Dromicosuchus gallator* (véase Sues et al. 2003) y *Hesperosuchus agilis* (véase Colbert, 1952). En la superficie lateral del extremo proximal y al mismo nivel que la cabeza femoral se identifica el trocánter mayor, principal sitio de inserción del músculo *puboischiofemoralis externus* (Romer, 1923; Hutchinson, 2000). Distalmente a la cabeza femoral sobre el borde anteromedial hay una “pliegue proximal” (Figura 11A: ppf; “proximal fold”, Brochu, 1992), un rasgo compartido con otros *Crocodylomorpha* (ej.: *Hespero-*

suchus agilis, *Terrestrisuchus gracilis*, *Protosuchus richardsoni*) y también con Paracrocodylomorpha no Crocodylomorpha (*Postosuchus kirkpatricki* y *Fasolasuchus tenax*; véase Nesbitt, 2011). El trocánter pseudointerno en el borde posterolateral del extremo proximal está presente en los taxones *Kayentasuchus walkeri* (véase Clark y Sues 2002), *Almadasuchus figari* (véase Pol et al. 2013) y *Dromicosuchus grallator* (véase Sues et al. 2003), sin embargo esta condición no es compartida por PULR-V126.

En el extremo distal del fémur izquierdo se observan dos cóndilos que se curvan posteriormente. En la esquina lateral del extremo distal se halla el cóndilo fibular mientras que en la esquina medial se localiza el cóndilo tibial. Estas estructuras difieren no solamente en su tamaño siendo el cóndilo fibular algo más grande que el tibial, sino que además el cóndilo fibular se extiende distalmente más que el tibial en vista anterior o posterior (Figura 10F y 10H). Ambas estructuras están fuertemente separadas por un surco intercondilar. Junto al cóndilo fibular se identifica la crista tibiofibularis, en vista posterior (Figura 10H: ctf). No obstante, no se observa un surco lateromedial entre ambas estructuras como se observa en *Macelognathus vagans* (véase Gohlinch et al. 2005) y en algunos Paracrocodylomorpha (*Poposaurus*, *Fasolasuchus*, *Postosuchus*) (Nesbitt, 2011). Desde el cóndilo fibular se extiende una cresta muy marcada sobre la superficie posterior del extremo distal del fémur. Esta cresta se proyecta hacia el extremo proximal, con un grosor que se reduce paulatinamente y cuyo alcance se desconoce debido a la ausencia de diáfisis preservada del fémur (Figura 10H: cre).

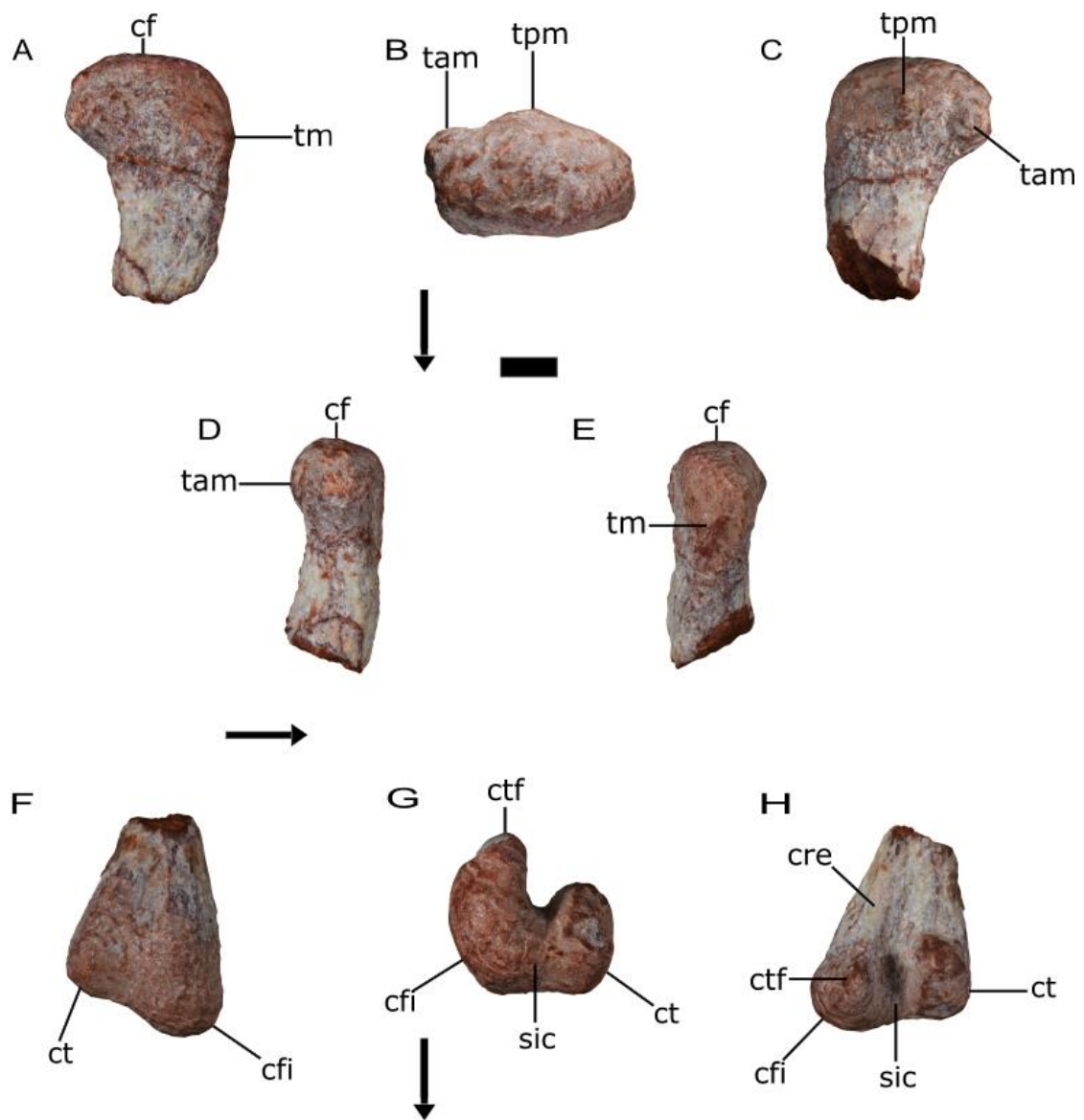


Figura 10. Fémur izquierdo de PULR-V126. A y F vista anterior; B vista proximal; C y H vista posterior; D, vista medial; E, vista lateral; G, vista distal. La flecha indica dirección anterior. Abreviaturas: cf, cabeza femoral; cfi, cóndilo fibular; cre, cresta; ct, cóndilo tibial; ctf, crista tibiofibularis; sic, surco intercondilar; tm, trocánter mayor; tam, tubérculo anteromedial; tpm, tubérculo posteromedial. Escala = 5 mm.

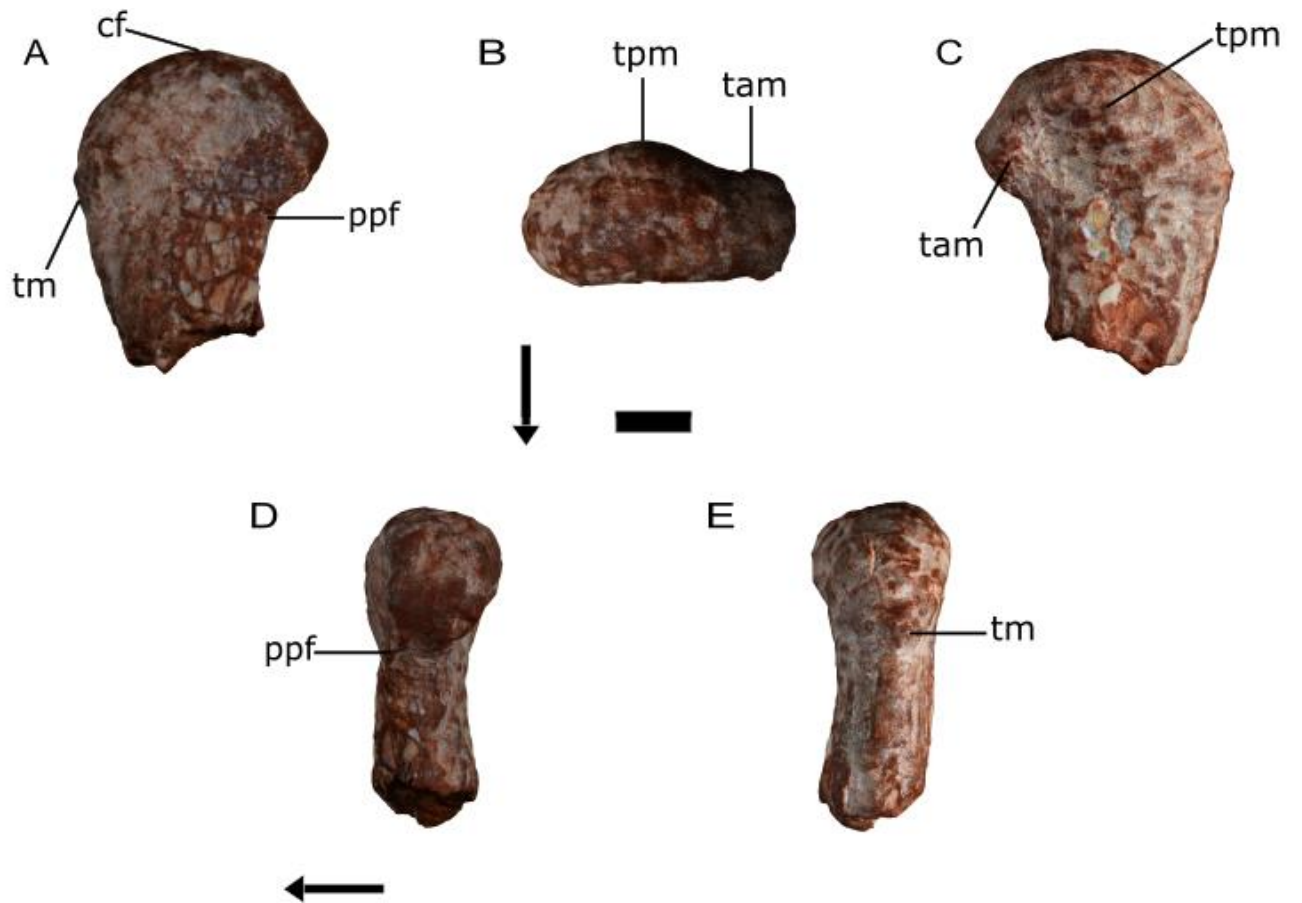


Figura 11. Fémur derecho de PULR-V126. A, vista anterior; B vista proximal; C, vista posterior; D, vista medial; E, vista lateral. La flecha indica dirección anterior. Abreviaturas: cf, cabeza femoral; ppf, cresta proximal femoral; tm, trocánter mayor; tam, tubérculo anteromedial; tpm, tubérculo posteromedial. Escala = 5 mm.

5. ANÁLISIS FILOGENÉTICO

En el presente capítulo se discutirá la posición filogenética del espécimen PULR-V126 dentro del clado Crocodylomorpha. Dichas relaciones serán evaluadas utilizando la matriz de caracteres morfológicos de Leardi et al. (2017), que fuera modificada con la adición del mencionado espécimen (ver Materiales y Métodos). Asimismo, para este análisis se agregó a *Coloradisuchus abelini*, un nuevo crocodiliforme (Protosuchidae) procedente de la Formación Los Colorados (Martínez et al., 2018). La ausencia de este taxón en el trabajo original de Leardi et al. (2017) se debe al hecho de que para ese momento era un taxón inédito y desconocido. Su inclusión en esta contribución radica no solo en el hecho de que aportaría nueva información al clado Crocodylomorpha sino que además no se descarta la posibilidad de algún grado de afinidad filogenética con el espécimen PULR-V126. De la misma formación también se conoce a *Hemiprotosuchus leali* (véase Bonaparte, 1971), otro Protosuchidae que ya se encuentra incluido en la matriz de datos. Ambas especies están representadas por un cráneo relativamente completo y un postcráneo muy reducido. Pese a que no hay superposición de elementos óseos de esas mismas especies con aquellos de PULR-V126, se ha observado que estos muestran tamaños similares. De modo tal que PULR-V126 podría estar representando parte de ese postcráneo desconocido y ausente para *Coloradisuchus abelini* (Martínez et al., 2018) o *Hemiprotosuchus leali* (Bonaparte, 1971)

Un caso particular en la matriz original de Leardi et al. (2017) es *Trialestes romeri* (véase Reig, 1963) de la Formación Ischigualasto.

Actualmente para ese taxón se conoce el material holotipo y referido (PVL 2561 y PVL 3889, respectivamente). Algunos autores plantearon la idea de que el espécimen PVL 3889 representa un taxón de Dinosauria (Clark et al., 2001) o incluso no se descarta la posibilidad de que pudiera corresponder otro Crocodylomorpha (Ezcurra et al., 2008). Otros autores determinaron que ambos ejemplares (PVL 2561, 3889) son asignables a la especie *Trialestes romeri*, dado que han encontrado fuertes similitudes anatómicas en algunos de sus elementos postcráneos (véase Lecuona et al. 2016). Esto último se contrapone a lo considerado por Leardi et al. (2017), dado que ellos no reconocen al espécimen PVL 3889 como asignable con seguridad a un crocodylomorfo siguiendo lo sugerido por Clark et al. (2001). En esta contribución se sigue la propuesta de Lecuona et al. (2016) de modo que esto derivó en una revisión y recodificación de la terminal *Trialestes romeri* en la matriz de caracteres morfológicos utilizada para la presente tesis.

Por lo anteriormente mencionado, la codificación de *Trialestes romeri* (véase Reig, 1963; Lecuona et al., 2016) ha sido modificada, de modo que la nueva codificación incluye un conjunto de caracteres que previamente habían sido interpretados como desconocido en la matriz original de Leardi et al. (2017). Como aquí se optó por seguir la interpretación de Lecuona et al. (2016) los siguientes caracteres han sido modificados en sus respectivos estados de carácter, según corresponda, y estos mismos estados son indicados entre paréntesis: carácter 29 (1); carácter 32 (0); carácter 47 (0); carácter 49 (0); carácter 93 (0); carácter 106 (1); carácter 114 (0); carácter 121 (0); carácter 122 (1); carácter 124 (1); carácter 125 (0) y carácter 130 (1) (Ver anexo 1 para la descripción de cada uno de los caracteres).

Se modificó el carácter número 94 (desarrollo de cóndilos distales), que en su descripción es atribuido al extremo distal de fémur. Originalmente este carácter consistía de tres estados de carácter: cóndilo lateral al mismo nivel que el cóndilo medial (0), cóndilo lateral ligeramente distal respecto del cóndilo medial (1), y cóndilo lateral más distalmente que el cóndilo medial (2). Esta modificación se debe a que no se reconoce discrepancia entre los estados de carácter 1 y 2. Por lo tanto, para el presente análisis filogenético se redujo el número de estados pasando de tres (3) a dos (2). El carácter 94 modificado presenta los siguientes estados de carácter: cóndilo lateral al mismo nivel que el cóndilo medial (0), y cóndilo lateral más distal que el cóndilo medial (1). Como consecuencia de esta modificación se tuvo que recodificar el carácter 94 para las siguientes terminales, *Postosuchus kirkpatricki*, *Macelognathus vagans*, *Hallopus victor*, *Orthosuchus strombergi* y *Notosuchus terrestris*. Los taxones previamente mencionados estaban codificados con el estado de carácter 2 con la excepción de *Hallopus* ya que este presentaba un polimorfismo (estado 1 y 2). Con el nuevo el carácter 94, todos ellos pasaron a tener estado de carácter 1.

5.1 Resultados

Como resultado del análisis filogenético se recuperaron un total de 230 árboles igualmente parsimoniosos de 347 pasos. Los árboles más parsimoniosos almacenados en memoria fueron rearrreglados utilizando TBR ("tree bisection and reconnection") sin obtener ningún cambio en el número de árboles totales como tampoco en el número de pasos previamente informados.

(CI= 0.458 CR= 0.780). A continuación se presenta el consenso estricto de los 230 árboles más parsimoniosos en la Figura 12.

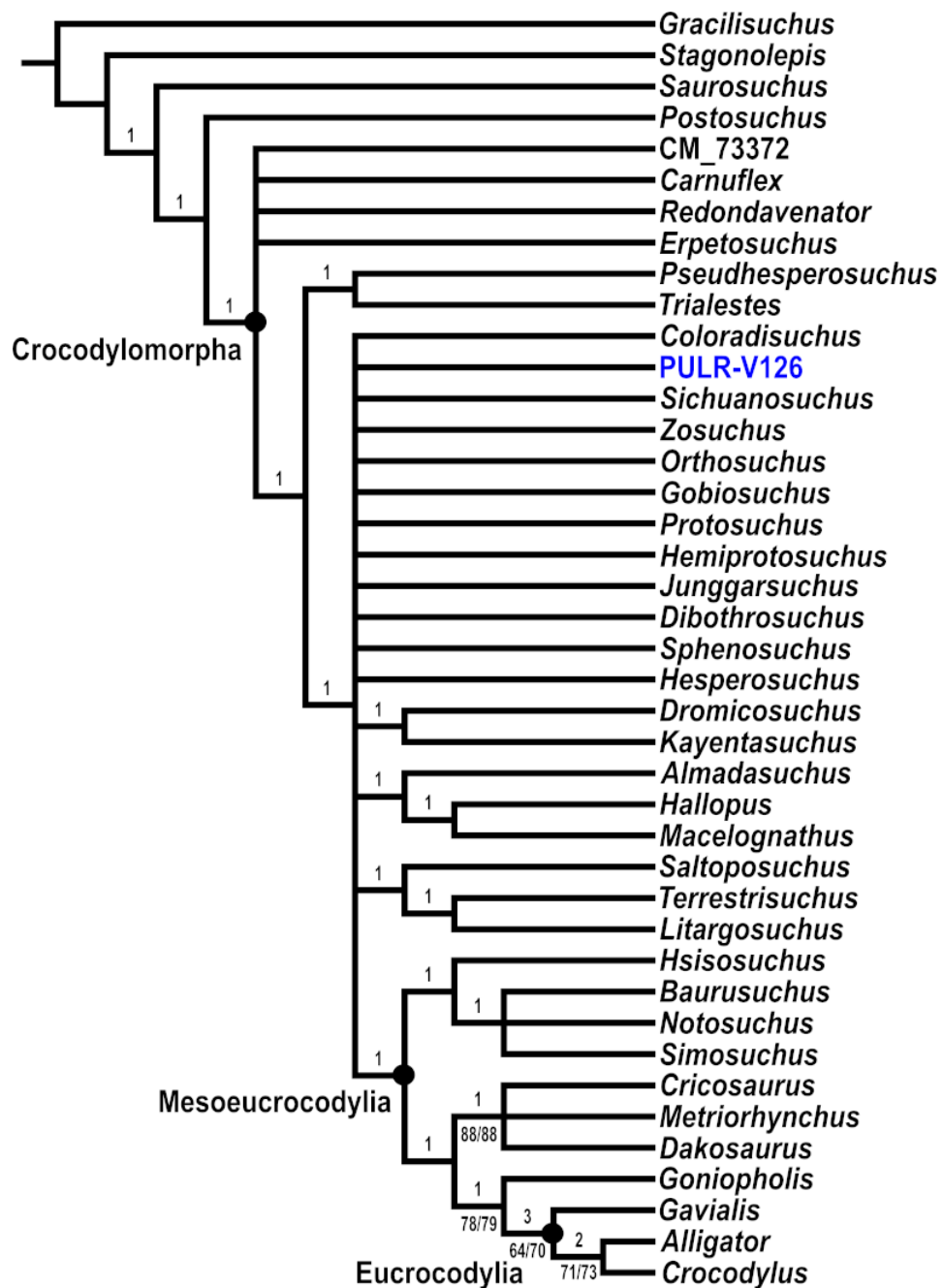


Figura 12. Consenso estricto de los 230 árboles más parsimoniosos de 347 pasos, (CI= 0.460 CR= 0.781). Destacando la posición de PULR-V126 dentro de una gran politomía. Índice de Bremer sobre las ramas y frecuencias de GC/absolutas de Bootstrap debajo de las ramas.

En el árbol consenso estricto se observa que PULR-V126 es recuperado adentro de una gran politomía, del mismo modo que *Coloradisuchus abelini*. Esta politomía además incluye a la mayoría de los Crocodylomorpha no Crocodyliformes como, *Dibothrosuchus*, *Sphenosuchus*, *Hesperosuchus*, al clado *Dromicosuchus* + *Kayentasuchus*, al clado *Terrestrisuchus* + *Litargosuchus* + *Saltoposuchus* y al clado Hallopodidae (*Macelognathus* + *Hallopus* + *Almadasuchus*). Pero también involucra a varios Crocodyliformes como *Hemiprotosuchus*, *Protosuchus*, *Orthosuchus*, *Gobiosuchus*, *Zosuchus*, *Sichuanosuchus* y al clado Mesoeucrocodylia cuyas relaciones internas se encuentran bien definidas (Figura 12).

Los valores de Bremer (Bremer, 1994) obtenidos para las ramas internas son muy bajos, con un valor de 1 para el clado Crocodylomorpha al igual que para la mayoría de sus nodos internos. No obstante, la excepción se observa en el clado Eusuchia y en su único nodo interno (*Alligator* + *Crocodylus*) ya que ambos presentan valores de Bremer de 3 y 2, respectivamente. No hay valores de soporte para el clado Crocodyliformes ya que el mismo no ha sido recuperado en el consenso estricto.

Considerando la hipótesis de que PULR-V126 sería la principal causa de la pobre resolución filogenética obtenida, provocando entre otras cosas la pérdida del nodo Crocodyliformes, con respecto a la topología original recuperada por Leardi et al. (2017). Se decidió explorar la extensa politomía que tiene como uno de sus integrantes al espécimen PULR-V126 con el propósito de identificar aquellas terminales inestables y podarlas, *a posteriori*, sobre el consenso estricto. En consecuencia se genera un pequeño árbol de consenso estricto reducido mostrando la posible resolución de la susodicha politomía (Figura 13).

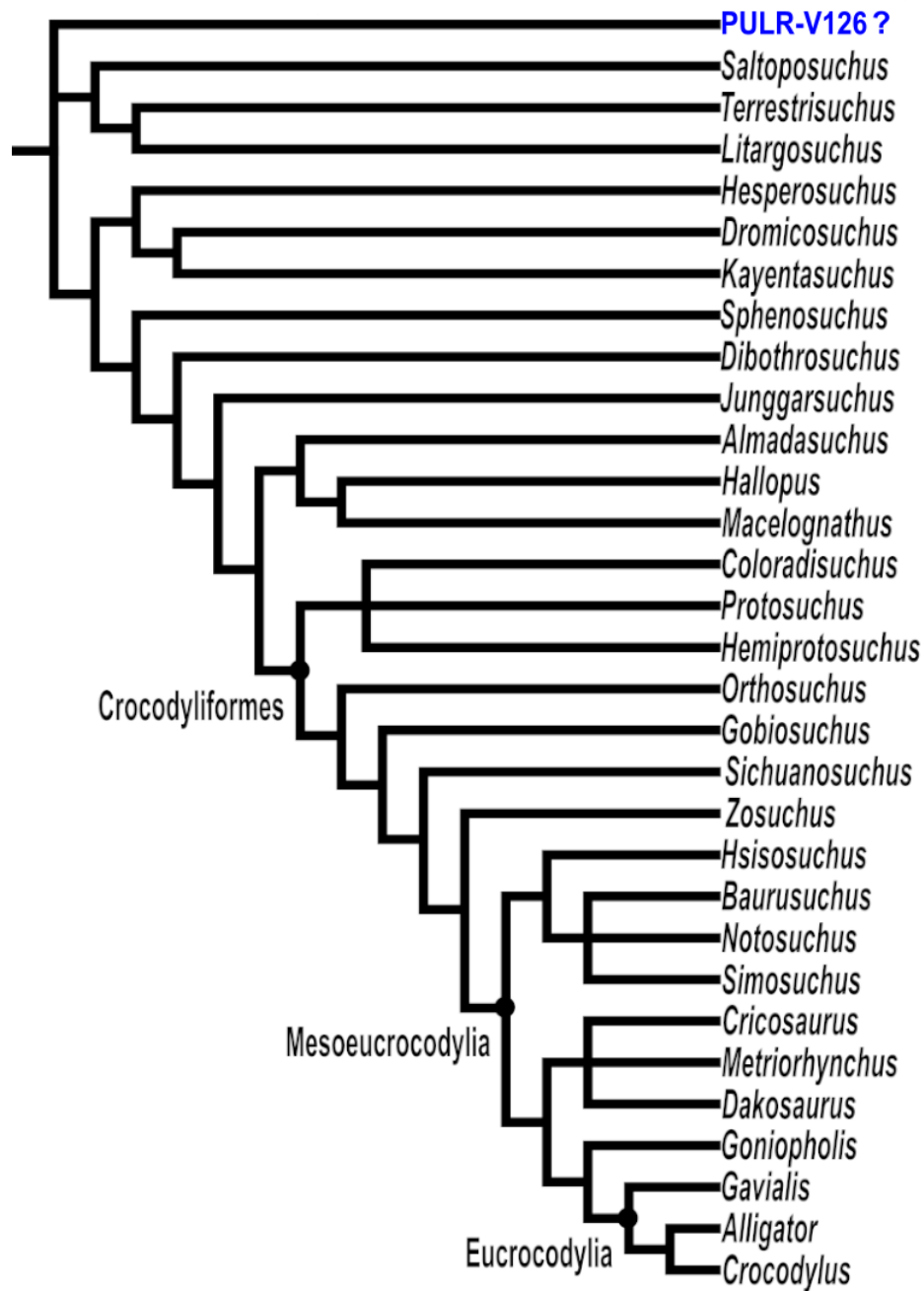


Figura 13. Consenso estricto reducido, mostrando al espécimen PULR-V126 como la terminal inestable (color azul).

Con este nuevo árbol consenso estricto reducido, efectivamente se reconoce al espécimen PULR-V126 como la única terminal inestable de modo que la politomía en cuestión es producto de las múltiples posiciones que toma este espécimen en los distintos arboles igualmente parsimoniosos. Ignorando todas esas posiciones con una poda, *a posteriori*, se produce la resolución de

esa politomía. De esta manera se recupera también al clado Crocodyliformes que incluye como uno de sus integrantes al taxón *Coloradisuchus abelini*. Adicionalmente, esta nueva especie junto a *Protosuchus* y *Hemiprotosuchus* forman un grupo monofilético cuyas relaciones internas no están bien definidas. De todos modos la afinidad filogenética obtenida aquí para *Coloradisuchus abelini* concuerda con lo informado por Martínez et al. (2018), presentando a este taxón como un nuevo Protosuchidae.

5.2 Discusión

El consenso estricto del análisis filogenético muestra una marcada disminución en la resolución de la topología, reconociendo cuatro politomías bien definidas. Cabe aclarar que tres de las esas cuatro politomías se hallan también en el trabajo original de Leardi et al. (2017). Dos de ellas se localizan dentro del clado Mesoeucrocodylia e involucran a los grupos Thalattosuchia (*Cricosaurus* + *Metriorhynchus* + *Dakosaurus*) y Notosuchia (*Baurusuchus* + *Notosuchus* + *Simosuchus*). La tercera politomía se localiza en la base del clado Crocodylomorpha. La cuarta politomía resulta ser clave en el presente estudio ya que la principal razón de su origen es la falta de caracteres filogenéticamente informativos que presenta el espécimen PULR-V126 en esa parte del árbol. Esto último se corrobora con la poda *a posteriori* de PULR-V126 logrando de esta manera una considerable mejora de la topología en aquella parte del árbol resolviendo mayoritariamente sus relaciones internas, como así también aquellas relaciones que refieren a la base del clado Crocodyliformes.

Basándonos en el resultado del análisis filogenético obtenido aquí, PULR-V126 es recuperado dentro de una gran politomía que involucra además a diversos Crocodylomorpha no Crocodyliformes y Crocodyliformes basales (Figura 12). Esta parte sin resolución del árbol consenso es principalmente el resultado de las posiciones alternativas que toma PULR-V126 en los distintos árboles igualmente parsimoniosos confirmando de este modo que su posición filogenética es indefinida dentro de un cierto rango parafilético. Es decir, se ha visto que PULR-V126 es recuperado en algunos árboles como un Crocodylomorpha no Crocodyliformes pero sin mostrar una relación de parentesco cercana con las especies *Trialestes romeri* y *Pseudhesperosuchus jachaleri*. Mientras que en otros árboles se recupera como un Crocodyliforme basal, dentro del clado Protosuchidae junto a los taxones *Hemiprotosuchus leali* y *Coloradisuchus abelini*. El nodo que agrupa a todas las terminales que forman parte de la politomía aquí obtenida se encuentra sostenido por una única sinapomorfia (carácter 106: láminas postzygodiapofisiales en las vértebras cervicales posteriores y dorsales anteriores) (Figura 14). El carácter 106 fue originalmente propuesto y discutido por Leardi et al. (2017). La presencia de una estructura laminar que conecta la diapófisis con la postzigapófisis (carácter 106: 0→1) es poco frecuente entre los Crocodylomorpha siendo observada solamente en *Hesperosuchus agilis* (véase Colbert, 1952) y *Trialestes romeri* (véase Reig, 1963; Lecuona et al., 2016). Este mismo rasgo anatómico también se reconoce en algunos taxones de Loricata (Archosauria) como *Saurosuchus galilei*, *Fasolasuchus tenax* y *Postosuchus kirkpatricki* (véase Long y Murry, 1995). Sin embargo, PULR-V126 muestra la condición opuesta (carácter 106:1→0) y típica para la mayoría de los Crocodylomorpha tal y como se puede ver en la figura 15.

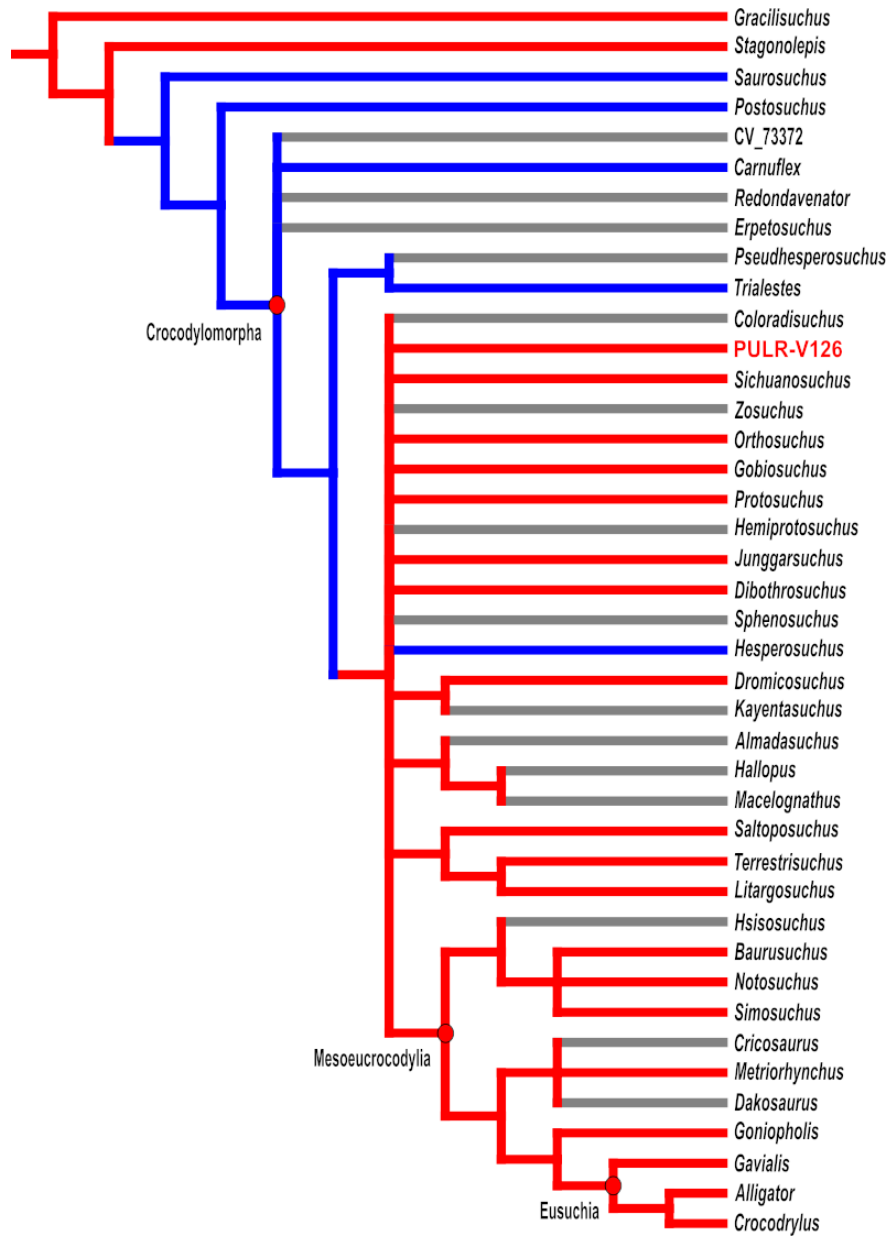


Figura 14. Optimización del carácter 106 (láminas postzygodiapofisiales en las vértebrascervicales posteriores y dorsales anteriores), indicando los estados 0 (ausentes o bajas) en rojo, 1 (presente como lámina aguda que delimita un hoyo posterior a ellos en el arco neural) en azul, o ambiguo en gris, para cada taxón.

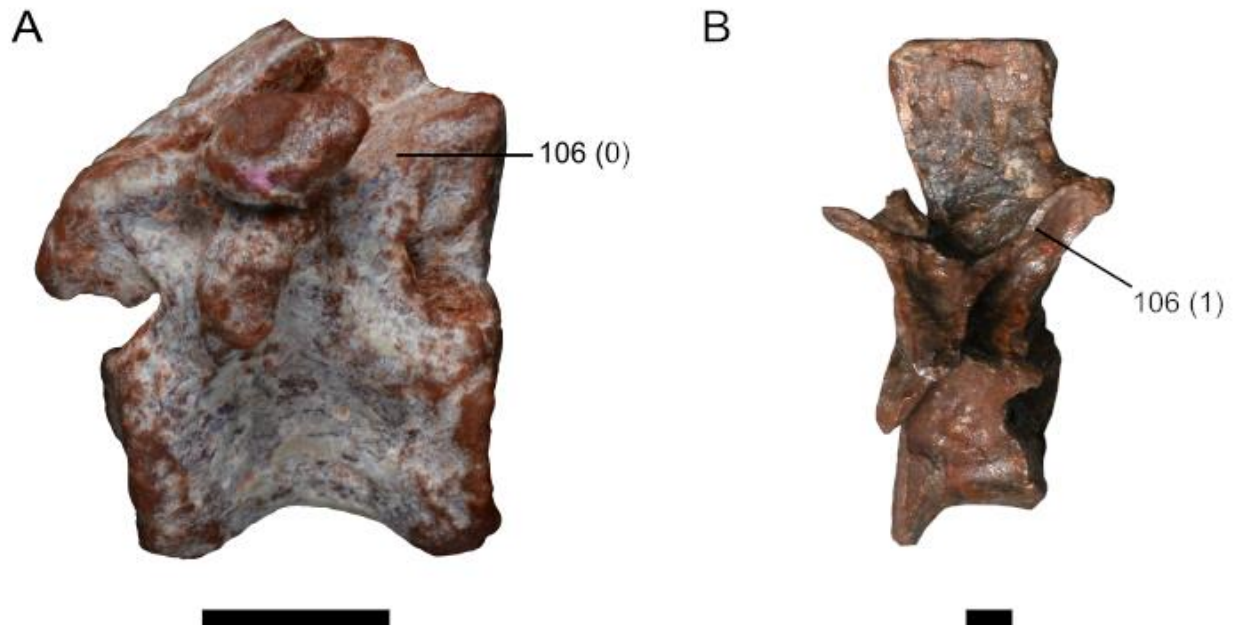


Figura 15. Vértebra dorsal anterior. A y B, vista lateral izquierda. A. PULR-V126, B. *Trialestes romeri* (PVL 3889). Se indica el carácter 106 y entre paréntesis su estado de carácter. Escala = 5 mm

El resultado del estudio anatómico obtenido para cada uno de los elementos óseos preservados de PULR-V126, *a priori* no ofrece ninguna solución frente a la problemática de su afinidad filogenética dentro del clado Crocodylomorpha. A pesar de esto último, una característica interesante a destacar es la presencia de un proceso transversal con una orientación dorsolateral muy marcada en la vértebra dorsal media / posterior de PULR-V126 (Figura 16). Esta orientación muy peculiar no es registrada en ningún otro taxón conocido del clado Crocodylomorpha. En general, la disposición característica de los procesos transversales es lateromedial, como se observa en la mayoría de los Crocodylomorpha con restos postcráneos preservados e incluso también en sus representantes modernos. Esta característica anatómica presente en la vértebra dorsal media / posterior de PULR-V126 representa una autapomorfía para este espécimen. Sin embargo, se considera prudente destacar que su presen-

cia no es suficiente como para abalar la asignación de PULR-V126 como un nuevo taxón. De modo que su asignación taxonómica queda pendiente por lo menos hasta que aparezcan nuevos materiales o un ejemplar algo más completo y mejor preservado. Claro que si en un futuro, con más información, se confirmase que PULR-V126 es un taxón distinto respecto de aquellos conocidos para la Fm. Los Colorados la presencia de dicha característica sería suficiente para diagnosticarlo. No obstante, también podría suceder que este mismo rasgo anatómico represente una autapomorfía adicional para *Hemiprotosuchus leali* o *Coloradisuchus abelini*, en caso de que PULR-V126 sea reconocido como material referido para cualquiera de esas dos especies.

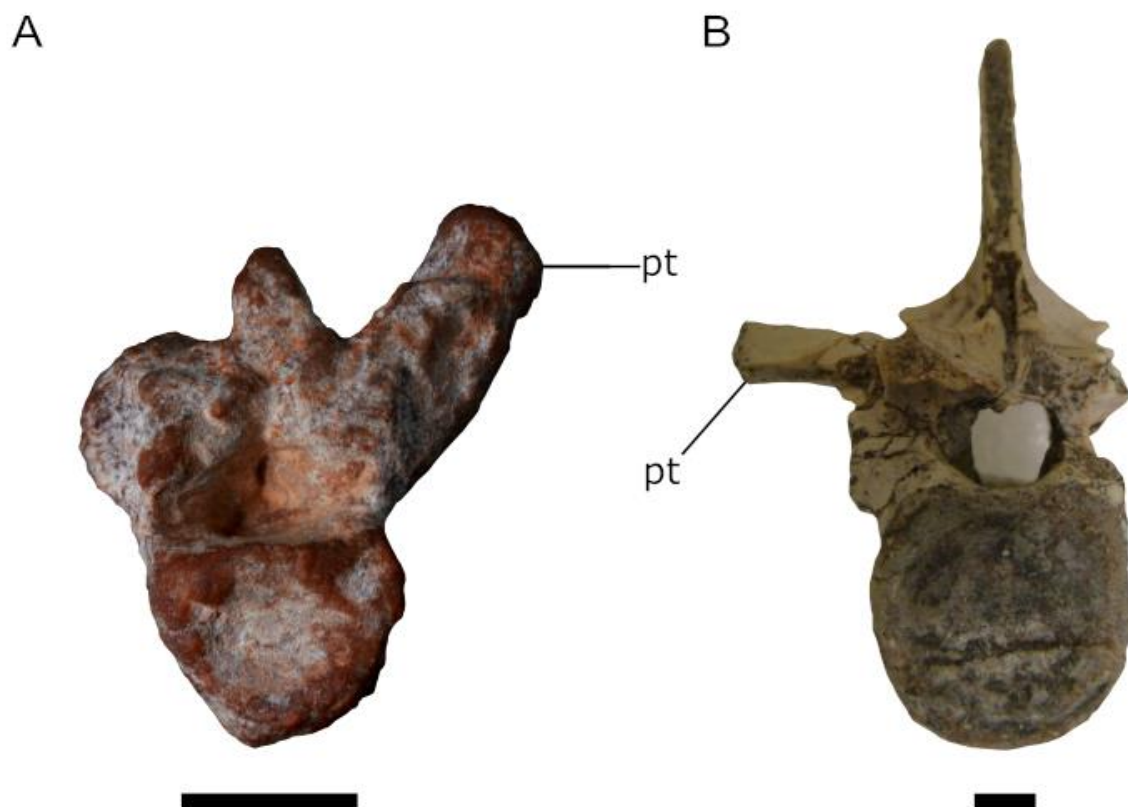


Figura 16. Vértebra dorsal. A y B, vista anterior. A. PULR-V126, B. *Hesperosuchus agilis* (UCMP 129470). Abreviatura: Pt (proceso transverso). Escala = 5 mm.

Con respecto a los valores de los índices de soporte de Bremer (Bremer, 1994) y Bootstrap (Felsenstein, 1985) calculados aquí, estos mismos difieren radicalmente en algunos grupos. El clado Thalattosuchia presenta un valor de Bremer significativamente muy bajo (1) si lo comparamos con su valor de remuestreo (Bootstrap) extremadamente alto (88/88). Esta misma relación de valores dispares también se aprecia en el nodo formado por Goniopholis + Eusuchia con un valor de Bremer de 1 y un valor de remuestreo (Bootstrap) de 78/79. Algo distinto sucede con el clado Eusuchia dado que exhibe un valor de Bremer de 3, llegando a ser el más alto en todo el árbol consenso, y un valor de remuestreo (Bootstrap) de 64/70 ligeramente menor respecto a los anteriores.

Como se menciona en varias ocasiones, distintos taxones han sido recuperados de la Formación Los Colorados pero solo uno de ellos, *Pseudhesperosuchus jachaleri*, preservó, pobremente, gran parte de su postcráneo. Esto permitió realizar las comparaciones pertinentes con PULR-V126, llegando a la conclusión de que morfológicamente no se encuentran mayores diferencias entre sus restos óseos. Sin embargo, no se puede ignorar la disparidad de tamaño que hay entre los elementos del postcráneo de PULR-V126 con los propios de *Pseudhesperosuchus jachaleri* (véase Bonaparte, 1971) por lo que este último sería una especie de mayores dimensiones. Distinto es el caso de los otros dos taxones, *Hemiprotosuchus leali* (véase Bonaparte, 1971) y *Coloradisuchus abelini* (véase Martínez et al., 2018), para los cuales su anatomía postcraneana es relativamente desconocida. Ambos resultan relevantes ya que el cráneo de cada uno de ellos se ubica aproximadamente en el rango de tamaño representado por PULR-V126, basado en las proporciones generales sus restos del postcráneo. Además, si en ambos taxones citados (*Hemiprotosuchus*

jachaleri y *Coloradisuchus abelini*) se agregaran de manera independiente la codificación de los caracteres postcráneos correspondientes a PULR-V126, la posición filogenética de estos nuevos taxones "artificiales" es la misma que la que obtenemos usando solo los caracteres del cráneo de *Hemiprotosuchus jachaleri* (Bonaparte, 1971) como de *Coloradisuchus abelini* (Martínez et al., 2018). Desafortunadamente esta hipótesis no puede confirmarse basada en los datos disponibles, dado que PULR-V126 carece de materiales óseos superponibles con aquellos conocidos para *Hemiprotosuchus jachaleri* (Bonaparte, 1971) o *Coloradisuchus abelini* (Martínez et al., 2018).

6. CONCLUSIONES

La descripción anatómica del espécimen PULR-V126, su comparación con los demás Crocodylomorpha y su análisis filogenético ha permitido obtener las siguientes conclusiones:

1. El postcráneo del espécimen PULR-V126 reúne un conjunto de caracteres anatómicos que permiten vincularlo morfológicamente con algunos taxones del clado Crocodylomorpha pero también distinguirlo de otros.
2. Se reconoce una única autapomorfía para PULR-V126: procesos transversos en la vértebra dorsal media / posterior dirigidos dorsolateralmente superando el límite de la base la espina neural y el de las zigapófisis.
3. Desafortunadamente la falta de caracteres informativos de PULR-V126 impidió determinar con precisión su afinidad filogenética dentro del clado Crocodylomorpha. En virtud de esto el espécimen se define como un Crocodylomorpha indeterminado o incluso como un Crocodylomorpha no Mesoeucrocodylia, hasta la aparición de nuevos datos que puedan afinar su grado de parentesco.

Con base en estas conclusiones podemos evaluar las hipótesis anteriormente establecidas:

Hipótesis 1: “El espécimen PULR-V126 constituye una especie previamente no conocida, representando a un Crocodylomorpha distinto a *Pseudhesperosuchus jachaleri* (Crocodylomorpha no crocodyliformes), *Hemiprotosuchus leali* y *Coloradisuchus abelini* (Crocodyliformes), taxones conocidos actualmente para la Fm Los Colorados de la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión”.

Es rechazada. El postcráneo de *Pseudhesperosuchus jachaleri* es semejante al de PULR-V126, sin embargo la principal diferencia que hay entre ellos radica en el tamaño, siendo los elementos óseos de *Pseudhesperosuchus jachaleri* mucho más grandes. Por el contrario no se puede descartar por tamaño a *Hemiprotosuchus leali* ni a *Coloradisuchus abelini*, y desde un aspecto anatómico tampoco se los puede relacionar con PULR-V126 dado que el postcráneo de ambos es muy limitado y sin elementos superponibles con los de PULR-V126.

Hipótesis 2: “La descripción anatómica del espécimen PULR-V126 arroja como resultado la identificación caracteres de postcráneo desconocidos hasta el momento y que amplían el conocimiento entre los Crocodylomorpha”.

Es aceptada, con base en el estudio anatómico del postcráneo de PULR-V126 dado que se reconoce un proceso transversal dirigido dorsolateralmente como una autapomorfía que lo diferencia de otros taxones dentro del clado Crocodylomorpha. Incluso podría representar una autapomorfía adicional para *Hemiprotosuchus leali* o *Coloradisuchus abelini* en caso de que en futuros estudios propongan a PULR-V126 como espécimen referido de cualquiera de los dos taxones previamente citados.

Hipótesis 3: “El espécimen PULR-V126, evaluando sus relaciones de parentesco dentro de un marco filogenético controlado, es recuperado como un Crocodylomorpha no Crocodyliformes contribuyendo al conocimiento de la evolución temprana del clado Crocodylomorpha”.

Es rechazada. En base al resultado del análisis filogenético, el espécimen PULR-V126 es recuperado simplemente como un Crocodylomorpha indeterminado o a lo sumo como un Crocodylomorpha no Mesoeucrocodylia debido a que la ausencia de caracteres informativos impidió determinar con mayor precisión sus relaciones de parentesco.

7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abdala F. y Bertelli S. 2017. Vertebrados fósiles del Mesozoico del noroeste argentino. En: Muruaga, C.M. y Grosse, P. (Eds.), Ciencias de la Tierra y Recursos Naturales del NOA. Relatorio del XX Congreso Geológico Argentino, San Miguel de Tucumán: 707-729. ISBN 978-987-42-6666-8
- Arcucci A.B., Marsicano C.A. y Caselli A.T. 2004. Tetrapod association and palaeoenvironment of the Los Colorados Formation (Argentina): a significant sample from western Gondwana at the end of the Triassic. *Geobios* 37: 557—568.
- Arcucci A.B. y Coria R.A. 2003. A new Triassic carnivorous dinosaur from Argentina. *Ameghiniana* 40: 217-228.
- Baczko M.B. von, Desojo J.B. y Ponce D. 2020. Postcranial anatomy and osteoderms histology of *Riojasuchus tenuisiceps* and a phylogenetic update on Ornithosuchidae (Archosauria, Pseudosuchia). *Journal of Vertebrate Paleontology*. DOI: 10.1080/02724634.2019.1693396.
- Baczko, M.B. von y Ezcurra. M.D. 2013. Ornithosuchidae: a group of Triassic archosaurs with a unique ankle joint; pp. 187-202. In S.J. Nesbitt, J.B. Desojo, and R.B. Irmis (eds.), *Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and Their Kin*. Special Publications of the Geological Society of London 379.
- Bakker, R. T. 1977. Patterns of Evolution as illustrated by the Fossil Record (ed. Hallan, A.) Elsevier, Amsterdam 439–468.

- Benton M.J. y Clark J.M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Volume 1: Amphibians, Reptiles, Birds, pp. 295—338. Benton M.J. (editor). Oxford: Clarendon Press.
- Benton M. J., Tverdokhlebov V. P. y Surkov M. V. 2004. Ecosystem remodelling among vertebrates at the Permian-Triassic boundary in Russia. Nature 432, 97–100.
- Bonaparte J.F. 1982. Classification of the Thecodontia. Geóbios, Mémoir. Spécial 6: 99—112.
- Bonaparte J.F., 1980. El primer ictidosaurio (Reptilia, Therapsida) de América del Sur, *Chalimonia musteloides*, del Triásico Superior de La Rioja. II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía 1, 123–133.
- Bonaparte J.F., 1978. *Coloradia brevis* n. g. et n. sp. (Surischia Prosauropoda), dinosaurio Plateosauridae de la Formación Los Colorados, Triásico Superior de La Rioja, Argentina. Ameghiniana 15, 327–332.
- Bonaparte J.F., 1973. Edades Reptil para el triásico de Argentina y Brasil. Actas V Congreso Geológico Argentino 3, 93–129.
- Bonaparte J.F. 1971. Los tetrápodos del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triásico Superior). I parte. Opera Lilloana 22: 1—183.
- Bonaparte J.F. 1969. Dos nuevas 'faunas' de reptiles Triásicos de Argentina. En: I International Gondwana Symposium 1967. Mar del Plata, Unesco.
- Bonaparte J.F., 1966. Cronología de algunas formaciones triásicas argentinas. Basada en restos de tetrápodos. Revista de la Asociación Geológica Argentina 21, 20–38.

- Bonaparte J.F., 1960. Noticia sobre la presencia de restos fósiles de tetrápodos triásicos en los Estratos de Los Colorados. *Acta Geológica Lilloana* 3, 181—186.
- Bossi G.E., 1970 Asociaciones mineralógicas de las arcillas en La cuenca de Ischigualasto – Ischichuca. Parte II: perfiles de La Hoyada de Ischigualasto. *Acta Geológica Lilloana*. 11 (4): 75 – 100.
- Bracco A., Sopeña A. y Sanchez-Moya Y. 1996. Sedimentología de La Formación Los Colorados, Triásico superior de San Juan (Argentina) Tomo Extraordinario 125 Aniversario de la Real Sociedad Española de Historia Natural: 286-290.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10(3): 295—304.
- Brochu, C. A. 2003. Phylogenetic approaches toward crocodylian history. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 31:357–397.
- Brochu C.A.1997a. Fossils, morphology, divergence timing, and the phylogenetic relationships of *Gavialis*. *Systematic Biology* 46:479—522.
- Brochu C.A. 1992. Ontogeny of the postcranium in crocodylomorph archosaurs. MA thesis, Geological Sciences, University of Texas at Austin, Texas.
- Bronzatti M., Montefeltro F.C. y Langer M.C. 2012. A species-level supertree of Crocodyliformes. *Historical Biology* 24: 598—606.
- Brusatte S. L. et al. 2010. The origin and early radiation of dinosaurs. *Earth Sci.Rev.* 101, 68–100.
- Brusatte S. L., Benton M. J., Ruta M. y Lloyd G. T. 2008a. Superiority, competition, and opportunism in the evolutionary radiation of dinosaurs. *Science*, 321, 1485—1488.
- Buckley G.A., Brochu C.A., Krause D.W., y Pol D. 2000. A pugnosed crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature* 405: 941—944.

- Butler R.J., Sullivan C., Ezcurra M.D., Liu J., Lecuona A. y Sookias R.B. 2014. New clade of enigmatic early archosaurs yields insights into early pseudosuchian phylogeny and the biogeography of the archosaur radiation. *BMC evolutionary biology* 14(1): 1.
- Buffetaut E. 1982. Radiation évolutive, paléoécologie et biogéographie des crocodiliens méso-suchiens, en *Mémoires de la Société Géologique de France*, N.S. 60 (142): 1—88.
- Carvalho I.S, Campos A.C., y Nobre P.H. 2005. *Baurusuchus salgadoensis*, a new Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Cretaceous), Brazil. *Gondwana Research* 8: 11–30.
- Caselli A.T., Marsicano C.A., y Arcucci A.B. 2001. Sedimentología y paleontología de la Formación Los Colorados, Triásico Superior (provincias de La Rioja y San Juan, Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 56: 171—188.
- Chen Z.-Q. y Benton M. J. 2011. The timing and pattern of biotic recovery following the end-Permian mass extinction. *Nature Geoscience*. 5, 375–383; DOI:10.1038/NGEO1475.
- Clark J.M. y Sues H.D. 2002. Two new basal crocodylomorph archosaurs from the Lower Jurassic and the monophyly of the Sphenosuchia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136: 77—95.
- Clark J.M., Sues H.D. y Berman D.S. 2001. A new specimen of *Hesperosuchus agilis* from the Upper Triassic of New Mexico and the interrelationships of basal crocodylomorph archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 683—704.

- Clark J.M., Xu X., Forster C.A. y Wang Y. 2004. A Middle Jurassic 'sphenosuchian' from China and the origin of the crocodylian skull. *Nature* 430: 1021—1024.
- Clark J.M., Jacobs L. y Downs W. 1989. Mammal-like dentition in a Mesozoic crocodylian. *Science* 244: 1064—1066.
- Clark J.M. 1986. Phylogenetic relationships of the crocodylomorph archosaurs, Ph.D. Dissertation. University of Chicago.
- Colbert E.H. 1952. A pseudosuchian reptile from Arizona. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 99: 564—592.
- Colbert E.H. y Mook C.C. 1951. The ancestral crocodylian *Protosuchus*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 97 (3): 143—182.
- Cope E. D. 1869. Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia and Aves of North America. *Transactions of the American Philosophical Society, New Series*, 14, 1—252.
- Crush P. J. 1984. A late Upper Triassic sphenosuchid crocodylian from Wales. *Palaeontology* 27(1): 131—157.
- Desojo J.B. y Ezcurra M.D. 2016. Triassic pseudosuchian archosaurs of South America. *Historia evolutiva y paleobiogeografía de los vertebrados de América del Sur*. Vol. 6: 57—66.
- Desojo J.B. et al. 2002. Reassessment of *Cuyosuchus huenei*, a middle-late Triassic Archosauriform from The Cuyo Basin, west-central Argentina. *Upper Triassic Stratigraphy and Paleontology*. New Mexico Museum of Natural History and Science. Bulletin N°21. 143-148
- Drymala S.A., Zanno L.E. 2016. Osteology of *Carnufex carolinensis* (Archosauria: Pseudosuchia) from the Pekin Formation of North Carolina and its

- implications for Early Crocodylomorph Evolution. *PLOS ONE* 11(6):e0157528 DOI 10.1371/journal.pone.0157528.
- Efron B. 1979. Bootstrap methods: another look at the jackknife. *Ann. Statist.* 7 1-26.
- Ezcurra M.D., Fiorelli L.F., Martinelli A.G., Rocher S., Von Baczko M.B., Ezpeleta M., Taborda J.R.A., Hechenleitner E.M., Trotteyn M.J. y Desojo J.B. 2017. Deep faunistic turnovers preceded the rise of dinosaurs in southwestern Pangea. *Nature Ecology and Evolution* 1: 1477–1483.
- Ezcurra, M. D. 2016 The phylogenetic relationships of basal archosauromorphs, with an emphasis on the systematics of proterosuchian archosauriforms. *PeerJ* 4, e1778.
- Ezcurra M.D., Trotteyn M.J., Fiorelli L.E.M., Baczko M.B. von, Taborda J.R.A., Iberlucea M. y Desojo J.B. 2014. The oldest rhynchosaur from Argentina: a Middle Triassic rhynchosaurid from the Chañares Formation (Ischigualasto–Villa Unión Basin, La Rioja Province). *Paläontologische Zeitschrift* 88: 453-460.
- Ezcurra M.D., Lecuona A. y Irmis R.B. 2008. A review of the archosaur *Triallestes romeri* (Suchia, Crocodylomorpha) from the Upper Triassic Ischigualasto Formation of Argentina. III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, Libro de Resúmenes: 88.
- Farris J.S., Albert V.A., Källersjö M., Lipscomb D. y Kluge A.G. 1996. Parsimony jackknifing outperforms neighbor-joining. *Cladistics* 12(2): 99—124.
- Farris J.S. 1983. The Logical basis of phylogenetic análisis. En *Advances in Cladistics* pp. 7—36. Platnick N. y Funck V. (editores).
- Felsenstein J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*: 783—791.

- Gauthier J. A. y Padian K. 1985. Phylogenetic, functional, and aerodynamic analyses of the origin of birds and their flight. 185–197. In Hecht M. K., Ostrom J. H., Viohl G. and Wellnhofer P. (eds). *The beginnings of birds*. Freunde des Jura Museum, Eichstatt.
- Gmelin, J. F. 1788. *Systema Naturae de Carolus Linnaeus. Editio decima tertia, aucta, reformata*. Vol. 2. N. P., Leipzig, East Germany, 1661 pp.
- Gohlich U.B., Chiappe L.M., Clark J.M. y Sues H.D. 2005. The systematic position of the Late Jurassic alleged dinosaur *Macelognathus* (Crocodylomorpha: Sphenosuchia). *Canadian Journal of Earth Sciences* 42: 307–321.
- Goloboff P.A. y Catalano S.A. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* 32: 221–238.
- Goloboff P.A., Farris J.S. y Nixon K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774—786.
- Goloboff P.A., Farris J.S., Källersjö M., Oxelman B. y Szumik C.A. 2003. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics* 19(4): 324—332.
- Hay O. P. 1930. *Second bibliography and catalogue of the fossil vertebrata of North America*. Carnegie Institute, Washington, DC, 1074 pp.
- Hoffstetter R. y Gasc, J.P. 1973. Vertebrae and ribs of modern reptiles. In: C. Gans and T. Parsons, (eds.), *Biology of Reptilia* Vol. 1: 201-233.
- Hoffstetter R. y Gasc J.P. 1969 Vertebrae and ribs of modern reptiles; pp. 201-310 in C. Gans (ed) *Biology of the Reptilia, Volume 1, Morphology A*. Academic Press, New York.

- Hutchinson J.R. 2000 The evolution of femoral osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zoological Journal of the Linnean Society* (2001), 131: 169-197
- Hutchinson J.R. 2001a. The evolution of pelvi osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zoological Journal of the Linnean Society* 131:123–168.
- Hutchinson J. R. 2001b. The evolution of femoral osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zoological Journal of the Linnean Society* 131:169–197.
- Huxley T.H. 1875. On *Stagonolepis robertsoni*, and on the evolution of the Crocodylia. *Quart J. Geological Society, London* 31: 423—438.
- Irmis R.B., Nesbitt S.J. y Sues H.D. 2013. Early Crocodylomorpha. En *Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin*. Nesbitt S.J., Desojo J.B. e Irmis R.B. (editores). Geological Society, London, Special Publications, 379.
- Irmis R.B., Parker W.G., Nesbitt S.J. y Liu J. 2007. Early ornithischian dinosaurs: The Triassic record. *Historical Biology* 19: 3—22.
- Jablonski D., Roy K., Valentine J. W., Price R. M. y Anderson P. S. 2003. The impact of the pull of the recent on the history of bivalve diversity. *Science* 300, 1133–1135.
- Joachimski M.M., Lai X., Shen S., Jiang H., Luo G., Chen B., Chen J. y Sun Y. 2012. Climate warming in the latest Permian and the Permian–Triassic mass extinction. *Geology* 40: 195-198.
- Kent D.V., Malnis P.S., Colombi C.E., Alcober O.A. y Martínez R.N. 2014. Age constraints on the dispersal of dinosaurs in the Late Triassic from mag-

- netochronology of the Los Colorados Formation (Argentina). Proceedings of the National Academy of Sciences 111: 7958—7963.
- Krause D.W. y Kley N.J. (eds) 2010. *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. Society of Vertebrate Paleontology Memoir, 10, 1–236.
- Krebs 1974. Die Archosaurier. Die Naturwissenschaften, 61, 17–24.
- Langer, M. C., Ezcurra, M. D., Bittencourt, J. y Novas, F. E. 2010. The origin and early evolution of dinosaurs. Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 85, 55–110.
- Langston W. 1973. The crocodylian skull in historical perspective. In: Gans C, Parsons T, eds. Biology of the Reptilia, vol. 4. London: Academic Press, 263–284.
- Leardi et al. 2017, Detailed anatomy of the braincase of *Macelognathus vagans* Marsh, 1884 (Archosauria, Crocodylomorpha) using high resolution tomography and new insights on basal crocodylomorph phylogeny. PeerJ 5:e2801; DOI 10.7717/peerj.2801.
- Leardi J. M., Pol D., Novas F.E. y Suarez-Riglos M. 2015. The postcranial anatomy of *Yacarerani boliviensis* and the phylogenetic significance of the notosuchian postcranial skeleton. Journal of Vertebrate Paleontology. doi: 10.1080/02724634.2014.995187.
- Lecuona A., Ezcurra M.D., Irmis R.B. 2016. Revision of the early crocodylomorph *Trialestes romeri* (Archosauria, Suchia) from the lower Upper Triassic of Ischigualasto Formation of Argentina: one of the oldest-known crocodylomorphs. Papers in Palaeontology 2(4):585622.
- López Gamundí O.R., Espejo I.S., Conaghan P.J. y Powell C.M. 1994. Southern South America. En: Permian-Triassic Pangean Basins and Foldbelts

- along the Panthalassan Margin of Gondwanaland, pp. 281—329. Veevers J.J. y Powell C.M. (editores). Geological Society of America Memoir 184.
- 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 4:1-254.
- Maddison W. P. y Maddison D. R. 2018. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Versión 3.51
- Mancuso A.C., Gaetano L.C., Leardi J.M., Abdala F. y Arcucci A.B. 2014. The Chañares Formation: a window to a Middle Triassic tetrapod community. Lethaia Vol. 47: 244—265.
- Marsicano C.A., Irmis R.B., Mancuso A.C., Mundile R. y Chemale F. 2016. The precise temporal calibration of dinosaur origins. Proceedings of the National Academy of Science 113: 509—513.
- Martínez R.N., Sereno P.C., Alcober O.A., Colombi C.E., Renne P.R., Montañez I.P. y Currie B.S. 2011b. A basal dinosaur from the dawn of the dinosaur era in southwestern Pangea. Science 331: 206—210.
- Martínez R.N., Alcober O.A. y Pol D. 2018 A new protosuchid crocodyliform (Pseudosuchia, Crocodylomorpha) from the Norian Los Colorados Formation, northwestern Argentina, Journal of Vertebrate Paleontology, 38:4, 1—12.
- Mook CC. 1921. Notes on the postcranial skeleton in the Crocodylia. Bulletin of the American Museum of Natural History 44:69—100.
- Müller R.T., Baczko M.B. von, Desojo J.B., y Nesbitt S.J. 2020. The first ornithosuchid from Brazil and its macroevolutionary and phylogenetic impli-

- cations for Late Triassic faunas in Gondwana. *Acta Palaeontologica Polonica* 65
- Nash, D. 1975. The morphology and relationships of a crocodylian, *Orthosuchus strombergi*, from the Upper Triassic of Lesotho. *Annals of the South African Museum* 67: 227–329.
- Nesbitt S.J., Butler R.J. y Gower. D.J. 2013 A new archosauriform (Reptilia: Diapsida) from the Manda beds (Middle Triassic) of southwestern Tanzania. *PLoS ONE*. 8(9): e72753 doi:10.1371/journal.pone.0072753
- Nesbitt S.J. 2011. The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 352: 1—292.
- Nesbitt S.J., Sidor C.A., Irmis R.B., Angielczyk K.D., Smith R.M.H. y Tsuji L.A. 2010. Ecologically distinct dinosaurian sister group shows early diversification of Ornithodira. *Nature* 464: 95—98.
- Nesbitt S. J. 2005. Osteology of the Middle Triassic pseudosuchian archosaur *Arizonasaurus babbitti*. *Historical Biology*, 17, 19–47.
- Norell M.A., Clark J.M. y Hutchison J.H., 1994. The Late Cretaceous alligatoroid *Brachychampsia montana* (Crocodylia): new material and putative relationships. *American Museum Novitates* 3116:1—26.
- O'Connor P.M., Sertich J.J.W., Stevens N.J., Roberts E.M., Gottfried M.D., Hieronymus T.L., Jinnah Z.A., Ridgley R., Ngasala S.E. y Temba J. 2010. The evolution of mammal-like crocodyliforms in the Cretaceous Period of Gondwana. *Nature* 466: 748–751.
- Parrish J.M. 1991. A new specimen of an early crocodylomorph (cf. *Sphenosuchus* sp.) from the Upper Triassic Chinle Formation of Petrified Forest National Park, Arizona. *Journal of Vertebrate Paleontology* 11: 198—212.

- Parrish J. M. 1987. The origin of crocodylian locomotion. *Paleobiology* 13:396–414.
- Parrish, J. M. 1986. Locomotor adaptations in the hindlimb and pelvis of Thecodontia. *Hunteria* 1:1–35.
- Peyer K., Carter J. G., Sues H.-D., Novak S. E. y Olsen P. E. 2008. A new suchian archosaur from the Upper Triassic of North Carolina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28, 363–381.
- Pol D. y Leardi J.M. (2015). Diversity patterns of Notosuchia (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) during the Cretaceous of Gondwana. In: M. Fernández y Y. Herrera (Eds.) *Reptiles Extintos - Volumen en Homenaje a Zulma Gasparini*. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina 15(1): 172–186.
- Pol D., Rauhut O.W.M., Lecuona A., Leardi J.M., Xu X y Clark J.M. 2013. A new fossil from the Jurassic of Patagonia reveals the early basicranial evolution and the origins of Crocodyliformes. *Biological Reviews* 88: 862—872
- Pol D., Leardi J.M., Lecuona A. y Krause M. 2012. Postcranial anatomy of *Sebecus icaeorhinus* (Crocodyliformes, Sebecidae) from the Eocene of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32:328–354.
- Pol D. y Gasparini Z. 2007. Crocodyliformes. In: Gasparini Z, Salgado L, Coria RA, eds. *Patagonian fossil reptiles*. Bloomington, IN: Indiana University Press, 116–142.
- Pol D. y Powell J.E. 2007. New information on *Lessemisaurus sauropoides* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Upper Triassic of Argentina. En: Barrett, P.M. y Batten, D.J. (Eds.), *Evolution and Palaeobiology of early Sauropodomorph dinosaurs*. *Special Papers in Palaeontology* 77: 223–243.

- Pol D. y Gasparini Z. 2009. Skull anatomy of *Dakosaurus andiniensis* (Thalattosuchia: Crocodylomorpha) and the phylogenetic position of Thalattosuchia. *Journal of Systematic Palaeontology* 7: 163—197.
- Pol D. 2005. Postcranial remains of *Notosuchus terrestris* Woodward (Archosauria: Crocodyliformes) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 42:21–38.
- Ramos V.A. y Kay S.M. 1991. Triassic rifting and associated basalts in the Cuyo basin, central Argentina. In *Andean Magmatism and Its Tectonic Setting*, pp. 79—61. Harmon R.S. y Rapela C.W. (editores). Geological Society of America, Special Paper 265.
- Raup D. M. 1972 Taxonomic diversity during the Phanerozoic. *Science* 177, 1065–1071.
- 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, 3–20.
- Romer, A.S. 1972. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XIV. *Lewisuchus admixtus* a further thecodont from the Chañares bed. *Breviora* 390: 1-13.
- Romer A.S. y Jensen J.A. 1966. The Chañares (Argentina). Triassic reptile fauna II. Sketch of the geology of the Río Chañares-Río Gualo region. *Breviora* 252: 1—20.
- Romer A. S. 1923. Crocodylian pelvic muscles and their avian and reptilian homologues. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 48, 533–551.
- Rougier G., De La Fuente M. y Arcucci A.B., 1995. Late Triassic turtles from South America. *Science* 268, 855–858.

- Russell A.P. y Wu Xiao-Chun. 1997. The crocodylomorpha at and between geological boundaries: the Baden-Powell approach to change?. *Zoology* 100: 164—182.
- Salisbury, S. W.; Molnar, R. E.; Frey, E. y Willis, P. M. A. (2006): The origin of the modern crocodyliforms: new evidence from the Cretaceous of Australia. *Proc. R. Soc. London, (Ser. B)* 273: 2439-2448.
- Sepkoski Jr. J. J., Bambach R. K., Raup D. M. y Valentine J. W. 1981. Phanerozoic marine diversity and the fossil record. *Nature* 293, 435—437.
- Sereno P.C. y Larsson H.C.E. 2009. Cretaceous Crocodyliforms from the Sahara. *ZooKeys* 28: 1—143.
- Sereno 2005. Stem Archosauria—TaxonSearch, v. 1.0. <http://www.taxonsearch.org/Archive/stem-archosauria-1.0.php> [accessed 7 November 2005]
- Sereno P.C. y Wild R. 1992. *Procompsognathus*: theropod, “thecodont” or both? *Journal of Vertebrate Paleontology* 12: 435—458.
- Smith, R.M.H. y Botha-Brink, J. 2014. Anatomy of a mass extinction: Sedimentological and taphonomic.
- Sues H.D., Olsen P.E., Carter J.G. y Scott D.M. 2003. A new crocodylomorph archosaur from the Upper Triassic of North Carolina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 329—343.
- Stipanovic P.N. y Bonaparte J.F. 1972. Cuenca triásica de Ischigualasto-Villa Unión (Provincia de La Rioja y San Juan). in: Leanza, A.F. (Ed.), *Geología Regional Argentina*. Academia Nacional de Ciencias de Córdoba, pp. 507—536.
- Stipanovic P.N. y Bonaparte J.F. 1979. Cuenca triásica de Ischigualasto-Villa Unión (Provincia de La Rioja y San Juan). in: Turner, J.C. (Ed.), *Geología Regional Argentina*. Academia Nacional de Ciencias de Córdoba, pp. 507—536.

- gía Regional Argentina. Academia Nacional de Ciencias de Córdoba, pp. 523—575.
- Trotteyn et al. 2011. Nuevo material postcraneano de *Saurosuchus galilei* Reig (Archosauria: Crurotarsi) del Triásico Superior del centro-oeste de Argentina. *Ameghiniana*, Tomo 48 (1): 605 – 620.
- Uliana M.A. y Biddle K.T. 1988. Mesozoic-Cenozoic paleogeographic and geodynamic evolution of southern South America. *Revista Brasileira de Geociências* 18: 172—190.
- Walker, A. D. 1961. Triassic reptiles from the Elgin area: *Stagonolepis*, *Dasygnathus* and their allies. *Phil. Trans. Roy. Soc. London (B)* 244(709):103-204.
- Walker A.D. 1970. A revision of the Jurassic reptile *Hallopus victor* (Marsh), with remarks on the classification of crocodiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 257: 323—372.
- Walker A.D. 1972. New light on the origin of birds and crocodiles. *Nature* 237: 257—263.
- Walker A.D. 1990. A revision of *Sphenosuchus acutus* Haughton, a crocodylomorph reptile from the Elliot Formation (late Triassic or early Jurassic) of South Africa. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* 330: 1—120.
- Wu X.-C., y Sues H.-D. 1996. Anatomy and phylogenetic relationships of *Chimaeresuchus paradoxus*, an unusual crocodyliform reptile from the Lower Cretaceous of Hubei, China. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 688–702.
- Wu, X.-C., Sues, H.-D., y Sun, A. 1995. A plant-eating crocodyliform reptile from the Cretaceous of China. *Nature* 376: 678–680.

Wu X.C. y Chatterjee S. 1993. *Dibothrosuchus elaphros*, a crocodylomorph from the Lower Jurassic of China and the phylogeny of the Sphenosuchia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 58—89.

Zittel K. A. von 1887–1890. *Handbuch der Palaeontologie*. 1. Abteilung Palaeozoologie, 3. R. Oldenbourg, Munich & Leipzig, 900 pp.

8. ANEXOS

Anexo 1

Caracteres publicados por Leardi et al. (2017) y utilizados en el presente trabajo.

- Character 1. Posterodorsal process of the premaxilla overlaps anterodorsal surface of the maxilla (0) or dorsal process of premaxilla vertical, strongly sutured to maxilla (1).
- Character 2. Facial portion of maxilla anterior to anterior edge of antorbital fenestra equal in length or longer than portion posterior to anterior edge of fenestra (0) or shorter than posterior portion (1).
- Character 3. Maxillae do not meet on palate (0) or meet on palate to form secondary bony palate anterior to choana (1).
- Character 4. Jugal participates in posterior margin of antorbital fenestra (0) or is excluded by lacrimal or maxilla (1).
- Character 5. Descending process of prefrontal absent (0) or present (1).
- Character 6. Descending process of prefrontal does not contact palate (0) or contacts palate (1).
- Character 7. Prefrontal not underlying anterolateral edge of frontal to a significant degree (0) or with distinct posterior process underlying frontal dorsal to orbit (1).
- Character 8. Postfrontal present (0) or absent (1).
- Character 9. Dorsal surface of frontal flat (0) or with longitudinal median ridge (1).
- Character 10. Squamosal not significantly overhanging lateral temporal region (0) or with broad lateral expansion overhanging lateral temporal region (1).
- Character 11. Descending process of squamosal anterior to quadrate present (0) or absent (1).
- Character 12. Squamosal without ridge on dorsal surface along edge of supratemporal fossa (0) or with ridge (1).
- Character 13. Lateral edge of squamosal without (0) or with longitudinal groove (1).
- Character 14. Quadratojugal extending anterodorsally to contact postorbital (0) or not contacting postorbital (1).
- Character 15. Quadrate not in contact with prootic (0) or contacting prootic (1).
- Character 16. In presumed adults, parietals separate (0), interparietal suture partially obliterated (1), or interparietal suture absent (2). (Ordered).
- Character 17. Posteroventral edge of parietals extending more than half the width of the occiput (0) or less than half the width of the occiput (1).

- Character 18. Medial margins of supratemporal fossae on lateral surfaces of parietals separated on midline by broad, flat area (0) or by sagittal crest (which may be divided by median sulcus) (1).
- Character 19. Occipital margin of parietals V-shaped in dorsal view (0) or straight (1).
- Character 20. Exoccipitals broadly separated dorsal to foramen magnum (0), approaching midline without contacting (1), or contacting below supraoccipital (2). (Ordered).
- Character 21. Prootic broadly contacting anterior surface of paroccipital process (0) or not in broad contact (1).
- Character 22. Depression for mastoid antrum: absent (0), present on lateral surface of prootic dorsal to otic capsule (1), or entering deeply into prootic or connecting with each other through supraoccipital (2). (Ordered).
- Character 23. Depression for posterior tympanic recess: absent (0), depression posterior to fenestra ovalis on anterior surface of paroccipital process (1), or penetrating prootic and paroccipital process (2). (Ordered).
- Character 24. Paroccipital process dorsoventrally tall and distinctly expanded distally (0) or process narrower dorsoventrally, distal end only slightly expanded (1).
- Character 25. Basispterygoid processes of basisphenoid present (0) or absent (1).
- Character 26. Basispterygoid processes simple, without large cavity (0) or greatly expanded, with large cavity (1).
- Character 27.** Articular without dorsomedial projection posterior to glenoid fossa (0) or with dorsomedial projection (1).
- Character 28. Posterior edge of maxillary and more posterior dentary teeth concave or straight (0) or distinctly convex (1).
- Character 29. Coracoid subcircular in lateral view (0), with elongate, tapering postglenoidal process posteromedially (1), with extremely elongate posteromedial process (2) or with elongate ventromedial process expanded ventrally (3).
- Character 30. Proximal ends of metacarpals overlap (0) or abut one another without overlapping (1).
- Character 31. Proximal head of femur confluent with shaft (0), or with distinct, medially directed head set off from shaft, representing less than 55% the total width (1), or medially directed head and projected more than 55% the total width (2). (Ordered). [Modified from Clark *et al.* (2004) adding character state 2].
- Character 32. Tibia/femur length ratio: less than 1 (0), greater than 1 (1).
- Character 33. Anterior edge of paramedian dorsal osteoderms straight (0) or with anterior process (1).
- Character 34. Paramedian dorsal osteoderms flat (0) or with distinct longitudinal bend near lateral edge (1).
- Character 35. Basisphenoid body similar in size to basioccipital (0) or greatly expanded with pneumatic cavities (1).
- Character 36. Exoccipital does not contact distal end of quadrate (0) or contacts quadrate, enclosing internal carotid artery (1).

- Character 37. Jugal straight below infratemporal fenestra (0) or strongly arched dorsally (1).
- Character 38. Ventral edge of jugal flat or convex (0) or with longitudinal concavity (1).
- Character 39. Lateral end of paroccipital process convex (0) or concave (1).
- Character 40. Supratemporal portion of postorbital forms squared-off anterolateral corner to rectangular skull roof (0) or postorbital with oblique, anterolaterally facing edge so that skull roof and supratemporal fenestra narrow anteriorly (1).
- Character 41. Horizontal shelf in posterior part of supratemporal fenestra poorly developed or absent (0) or well developed, flooring posterior 1/3 of supratemporal fossa (1).
- Character 42. Occipital portion of parietal narrow (0) or broad (1).
- Character 43. Surangular foramen absent (0) or present (1).
- Character 44. *M. pterygoideus posterior* insertion area on angular does not extend onto lateral surface (0) or extends well onto lateral surface (1).
- Character 45. Anterior maxillary teeth similar in size to posterior teeth (0) or much larger than posterior teeth (1).
- Character 46. Quadrate fenestra: absent (0); present but small (1); or present but large (2). (Ordered). [Modified from Clark *et al.* (2004) adding character state 2].
- Character 47. Vertebral centra shallow amphicoelous (0) or procoelous (1).
- Character 48. Well-developed hypapophyses absent on cervical vertebrae (0) or present (1).
- Character 49. Zygapophyses of anterior dorsal vertebrae sub-vertically oriented (0) or horizontal (1).
- Character 50. Osteoderms present (0) or absent (1).
- Character 51. Anterior and posterior borders of scapula similar, blade relatively narrow (0) or anterior edge more strongly concave than posterior, blade much broader (1).
- Character 52. Glenoid fossa on scapula ventrally or posteroventrally oriented (0) or posterolaterally oriented (1).
- Character 53. On distal end of ulna, medial articulation with elongate radiale not confluent with distal articulation with ulnare (0) or articulations confluent, distal end broadly arched (1).
- Character 54. First manus digit faces ventrally (0) or faces laterally, flexing towards digit II (1).
- Character 55. First metacarpal similar in thickness to second metacarpal or thicker (0) or more slender (1).
- Character 56. (Pol *et al.*, 2009: Character 125). Posterodorsal process of premaxilla: absent (0), or present extending posteriorly wedging between maxilla and nasals (1).
- Character 57. (Clark, 1994: Character 13). Nasal contribution to narial border: yes (0), or no (1).
- Character 58. (Clark, 1994: Character 66). External nares: divided by a septum (0), or confluent (1).
- Character 59. (modified from Clark, 1994: Character 6). External nares facing anterolaterally or anteriorly (0), dorsally not separated by premaxillary bar from anterior edge of rostrum (1), or dorsally separated by premaxillary bar (2). (Ordered).

- Character 60 (modified from Clark, 1994: Character 3). Rostrum proportions: narrow oreinrostral (0), broad oreinrostral (1), nearly tubular (2), or platyrostral (3). (Ordered).
- Character 61 (modified from Clark, 1994: Character 79). Maxillary tooth size variation: absent or single wave of size variation (0), or enlarged maxillary teeth curved in two waves (festooned) (1).
- Character 62 (Pol *et al.*, 2009: Character 139). External surface of maxilla and premaxilla: with a single plane facing laterally (0), or with ventral region facing laterally and dorsal region facing dorsolaterally (1).
- Character 63 (Clark, 1994: Character 67). Antorbital fenestra: as large as orbit (0), about half the diameter of the orbit (1), much smaller than the orbit (2), or absent (3). (Ordered).
- Character 64 (modified from Clark, 1994: Character 1). External surface of dorsal cranial bones: smooth (0), slightly grooved (1) and heavily ornamented with deep pits and grooves (2). (Ordered).
- Character 65 (Clark, 1994: Character 21). Frontals: paired (0), unpaired (1).
- Character 66 (Clark, 1994: Character 24). Supratemporal roof dorsal surface: complex (0), or dorsally flat 'skull table' developed, with postorbital and squamosal with flat shelves extending laterally beyond quadrate contact (1).
- Character 67 (Clark, 1994: Character 37). Palatines: do not meet on palate below the narial passage (0), form palatal shelves that do not meet (1), or meet ventrally to the narial passage, forming part of secondary palate (2). (Ordered).
- Character 68 (modified from Clark, 1994: Character 39). Choanal opening: continuous with pterygoid ventral surface except for anterior and anterolateral borders (0), or opens into palate through a deep midline depression (choanal groove) (1).
- Character 69 (modified from Clark, 1994: Character 42 by Ortega *et al.*, 2000: Character 139). Depression on primary pterygoidean palate posterior to choana: absent or moderate in size being narrower than palatine bar (0), or wider than palatine bar (1).
- Character 70 (Clark, 1994: Character 38). Pterygoid: restricted to palate and suspensorium, joints with quadrate and basisphenoid overlapping (0), or pterygoid extends dorsally to contact laterosphenoid and form ventrolateral edge of the trigeminal foramen, strongly sutured to quadrate and laterosphenoid (1).
- Character 71 (Clark, 1994: Character 43). Pterygoids: form posterior half of the choanal opening (0), or completely enclose choana (1).
- Character 72 (Clark, 1994: Character 41). Pterygoids posterior to choanae: separated (0), or fused (1).
- Character 73 (Pol *et al.*, 2009: Character 133). Acute anterior process of ectopterygoid projecting along medial surface of jugal: developed (0), or reduced or absent (1).
- Character 74 (Pol *et al.*, 2013). Post-temporal fenestra: large and enclosed by parietal, squamosal, and exoccipital, well separated from the supraoccipital (0), or large and enclosed by the

- squamosal and exoccipital, with its medial end located close to the lateral edge of the supraoccipital (1), or small and with supraoccipital participating from its medial margin (2). (Ordered).
- Character 75 (Pol et al., 2013). Subtriangular concavity located on the posterolateral surface of the squamosal, located posteriorly to theotic shelf recess and anterolaterally from the paroccipital process: absent (0), or present (1).
- Character 76 (Pol et al., 2013). Squamosal contact with the posterodorsal surface of the quadrate closing posteriorly the otic recess: absent (0), or present (1).
- Character 77 (Clark, 1994: Character 49). Quadrate, squamosal, and otoccipital: do not meet to enclose cranioquadrate passage (0), enclose passage near lateral edge of skull (1), or meet broadly lateral to the passage (2). (Ordered).
- Character 78 (Pol et al., 2013). Lateral margin of squamosal-postorbital along the upper temporal bar, convex or straight (0), or laterally concave (1).
- Character 79 (Ortega *et al.*, 2000: Character 75). Anterior opening of temporo-orbital in dorsal view exposed (0), or hidden in dorsal view and overlapped by squamosal rim of supratemporal fossa (1).
- Character 80 (Clark, 1994: Character 52). Eustachian tubes: not enclosed between basioccipital and basisphenoid (0), or entirely enclosed (1).
- Character 81 (Clark, 1994: Character 56). Basisphenoid: exposed on ventral surface of braincase (0), or virtually excluded from ventral surface by pterygoid and basioccipital (1).
- Character 82 (modified from Wu & Sues, 1996: Character 24 and Wu *et al.*, 1997: Character 124). Jaw joint: placed at level with basioccipital condyle (0), below basioccipital condyle about level of lower toothrow (1), or below level of toothrow (2). (Ordered).
- Character 83 (modified from Clark, 1994: Character 77). Splenial involvement in symphysis in ventral view: not involved (0), involved slightly in symphysis (1), or extensively involved (2). (Ordered).
- Character 84 (Ortega *et al.*, 1996: Character 9). Ventral exposure of splenials: absent (0), or present (1).
- Character 85 (modified from Clark, 1994: Character 71). Retroarticular process: very short and robust projecting ventrally (0), with an extensive rounded, wide, and flat (or slightly concave) surface projected posteroventrally and facing dorsomedially (1), posteriorly elongated, triangular-shaped and facing dorsally (2).
- Character 86 (modified from Clark, 1994: Character 83 by Ortega *et al.*, 2000: Character 121). Coracoid length: up to two-thirds of the scapular length (0), or subequal in length to scapula (1).
- Character 87 (modified from Benton & Clark, 1988: Character e) Radiale: not elongated (0); elongated (1); or greatly elongated, being

- at least 30% the length of the humerus or femur (2). (Ordered).
- Character 88 (modified from Clark, 1994: Character 85). Pubis distal expansion: absent (0), or present, markedly expanded distal end (1).
- Character 89 (Clark, 1994: Character 86). Pubis: forms anterior half of ventral edge of acetabulum (0), or pubis partially or completely excluded from the acetabulum by the anterior process of the ischium (1).
- Character 90 (Pol et al., 2013). Long axis of the femoral head and axis that joins the fibular and medial condyles at the distal femoral end: forming an angle of 10 degree or more(0), or parallel to each other (1).
- Character 91 (Pol et al., 2013). Lesser trochanter (trochanteric crest) in the anterolateral proximal femur: present as a long ridge (0), trochanter absent with/without a distinct scar for muscular attachment (1).
- Character 92 (Pol et al., 2013). Pseudointernal trochanter (sensu 36) in the posterolateral proximal femur for insertion of the *M. pubo-ischio-femoralis externus* (PIFE) muscle: absent (0), present (1).
- Character 93 (Pol et al., 2013). Development of the fourth trochanter, as a wide knob (0), as a sharp ridge (1).
- Character 94 (Pol et al., 2013). Development of distal condyles: fibular condyle at the same level as the medial condyle (0), or fibular condyle further distally than the medial condyle (1). (Modified)**
- Character 95 (modified from Clark, 1994: Character 97 by Ortega *et al.*, 2000: chars. 107 and 108). Rows of dorsal osteoderms: two parallel rows (0), more than two rows (1).
- Character 96 (Pol et al., 2013). Basisphenoid-exoccipital suture: absent (0), or interdigitated suture lateral to the lateral Eustachian foramina.
- Character 97. (NEW) Supraoccipital: fused with the exoccipital (0); or, as a separate ossification (1).
- Character 98. (NEW) Supraoccipital shape: narrow, being dorsoventrally taller than lateromedially wide (0); or, wide, being lateromedially wider than dorsoventrally high (1).
- Character 99. (modified from Clark, 1986) Quadrate-Laterosphenoid contact: absent (0); or, present (1).
- Character 100. (NEW) Basioccipital recesses: absent (0); or, present as paired foramina located in a median deep depression on the ventral surface of the bone (1).
- Character 101. (NEW) Length of the posterodorsal process of the postorbital: short, not reaching the midlength of the supratemporal fenestra (0); or, long, exceeding the midlength of the supratemporal fenestra (1).
- Character 102. (NEW) Quadrate fenestra: with participation of the quadratojugal (0); or, exclusively bounded by the quadrate (1).
- Character 103. (Clark, 1994) Number of quadrate fenestrae: one (0), or more

- than one (1).
- Character 104. (NEW) Prootic: exposed in dorsal view, on the supratemporal fossa (0); or not exposed in dorsal view (1).
- Character 105. (NEW) Exit of the cranial nerves IX-XI: exit the braincase ventromedially (0); or, through a common foramen on the ventromedial region of the paroccipital process (vagus foramen) (1).
- Character 106. (NEW) Postzygodiapophyseal laminae on the posterior cervical and anterior dorsal vertebrae: absent or low (0); or, present as sharp lamina delimiting a pit posterior to them on the neural arch (1).
- Character 107. (NEW) Length of the radius: shorter than the humerus (0); or, longer than the humerus (1).
- Character 108. (NEW) Proximomedial process of the radiale: absent (0); or, present (1)
- Character 109. (modified from Clark, 1986; Sereno & Wild, 1992; Nesbitt, 2011) Anterior process of the squamosal: elongated, less than one third of the lateromedial width of the supratemporal fossa (0); transversely broad, more than one third the width of the supratemporal fossa (1); or, very broad, as wide as the width of the supratemporal fossa.
- Character 110. (modified from Nesbitt, 2011) Lateral extent of the paroccipital processes: ends lateral to the lateral border of the supratemporal fenestra (including the fossa) (0); or, ends medial to or at the margin of the border of the supratemporal fenestra (1).
- Character 111. (modified from Nesbitt, 2011) Anterior end of the dentaries: tapering to a point (0); or, dorsally expanded, forming a distinct step (1).
- Character 112. (Parrish, 1994) Anterior part of the dentary: bears teeth (0); or, edentulous (1).
- Character 113. (modified from Nesbitt, 2011) Acromial process of scapula: in the same plane of the proximal surface of the scapula (0); or, distinctly raised, forming an abrupt step between the scapular blade and the proximal end of the scapula (1).
- Character 114. (Nesbitt, 2011) Coracoid posteroventral edge: smooth (0); or, with a groove (1).
- Character 115. (NEW) Scapular contribution to the glenoid: lesser than the coracoid contribution (0); or, equal or greater than the coracoid contribution (1).
- Character 116. (Nesbitt, 2011) Humeral proximal head: confined to the proximal surface (0); or, posteriorly expanded and hooked (1).
- Character 117. (modified from Wu, Sues & Dong, 1997) Olecranon process on the ulna: present (0); or, absent or very low (1).
- Character 118. (NEW) Proximolateral process of the ulna: located at the midpoint of the proximolateral surface of the ulna (0); or, anteriorly displaced, at the level of the anterior process of the ulna (1).
- Character 119. (Nesbitt, 2011) Distal end of the ulna: anteroposteriorly compressed or rounded (0); or, with anterior expansion (1).

- Character 120. (modified from Clark, Sues & Berman, 2000) Metacarpals II-V configuration: spreading (0); or, compact (1).
- Character 121. (modified from Nesbitt, 2011) Dorsoventrally oriented crest dorsal to the supraacetabular crest: absent (0), or, present (1).
- Character 122. (modified from Galton, 1976; Clark, 1986; among others) Preacetabular process of the ilium: short and does not extend anteriorly to the acetabulum (0); or, elongated, but shorter than the postacetabular process (1).
- Character 123. (Benton & Clark, 1988) Ilium orientation: mainly vertical orientation (0°-20°) (0); or, ventrolaterally deflected about 45° (1).
- Character 124. (modified from Nesbitt, 2011) Ventral margin of the acetabulum: convex (0); or, concave (1).
- Character 125. (Nesbitt, 2011) Ilium dorsal margin dorsal to the supraacetabular rim: rounded or sharp (0); or, flat (1).
- Character 126. (modified from Sereno & Wild, 1992) Obturator foramen on the pubis: present (0); or, absent (1).
- Character 127. (modified from Nesbitt, 2011) Ischium medial contact with its antimeres: all along its medial margin, but excluding the proximal end (0); or, restricted to the medial edge of the distal part (1).
- Character 128. (Nesbitt, 2011) Ischium, distal end: plate-like (0); or, rounded (1).
- Character 129. (Nesbitt, 2011) Femur, proximal condylar fold: absent (0); or, present (1).
- Character 130. (Nesbitt, 2011) Fibula, proximal end: rounded or elliptical (0); or, mediolaterally compressed (1).
- Character 131. (Parrish, 1993) Pedal digit IV, number of phalanges: five (0); or, four (1).
- Character 132. (modified from Gauthier, 1986; Parrish, 1993) Pedal digit V, number of phalanges: one or more (0); or, none (1).
- Character 133. (modified from Clark, 1994) Ventrally opened notch on ventral edge of rostrum at premaxilla-maxilla contact: absent (0), present as a notch (1), or present as a large notch (2), or present as a notch that is closed ventrally (or largely constrained at its ventral edge) (3).
- Character 134. (Nesbitt, 2011) Nasals-frontals contact: transverse (0); or, frontals taper to a point (1).
- Character 135. (Weinbaum & Hugerbühler, 2007) Ectopterygoid: single head (0); or, double headed (1).
- Character 136. (Benton & Clark, 1988) Ectepicondylar groove: present (0); or, absent (1) (Benton & Clark, 1988). This character has been used in several archosaur studies.
- Character 137.** (modified from Dyrnala & Zanno, 2016) Antorbital fossa: (0) well defined anterodorsally, yet not well defined along entire length of posterior process of maxilla; (1) well defined, forming complete circumference within the antorbital fenestra.
- Character 138. (modified from Dyrnala & Zanno, 2016) Radius, proximal end, medial process: (0) absent, giving the radius a

symmetrical aspect in anterior view; (1) present, giving the radius an asymmetrical aspect in anterior view.

Litargosuchus

00?1???1101?00???1100?????0??013?????????000??0????????????10?000?0
000?????????00??????0?0?????????????1?0?0??000112100?0?1??????????
10?1?1?1?100

Pseudhesperosuchus

01???11?101110??0?10????0000?1?10??0?0?0001?0??000?000?0?0?00000
?00?????0?00?0?????????1???1001??100????00??111001111111??????
?????????1?1?0

Hesperosuchus

00?1???11111101?0?10????00111112?1100000001000000?0000?0100000?0
000??0?????00?00????00?1???10010??0011??001[01]11110011101111??
10??11?0311111

Saltoposuchus

00?1???1101110??0?10?????????????12011??00?00100000??0????01???000?
?0??????0?00?????????1???1??01010?????0?0????00?1?????????1???1?????
?011???1?00

Terrestrisuchus

?111???1101100??0?0011??0??011?21???000000100020000000?0?0?00000
0000000001?0000??0101?01?0??1?00?1001000000?120001111011?110110
001110?1?100

Kayentasuchus

0010?????11111?1?100111?????????1?11?0??0?01?0?0??0?????10?0000?
0000?????????????0?????1???1??0011???100?????0?????[12]000?????????????1?
?????1???3???1?

Dromicosuchus

00?1???111110??0?10????0??111?1011??00000??00000?000???10000000
000?????0?00?00????0001??011110??0?[01]?000111000?1?10?1?1110
1?????1???1?110

Sphenosuchus

00111011111101121111111001012?????00000001000000?000???10?00?00
000000000100000?00?0???1?????????010?11??00???1000111101?????????
?????????1110?

Dibothrosuchus

00111101111?011211111100011121???0000000111000[12]000000000100000
0000000000100000000100001?0?????0010010?0000111000101101110101
1?????????31?100

Junggarsuchus

00?110?111110?121112????00?0121?????11110111111111011001110?00000
000000??0?11???0?0100002?????????0100011100001100010111111??????
?????????01?100

Almadasuchus

0?????10111011201111??01?0???2?1?11?0111??2??0?????????
2010?????11121000????2??10101?011111001??110?????????
??1?????????

Macelognathus

?1????010?????1??1??112????1??21??1?????????11000?????????
00??????????2??001??????10111??11?1??00??????01??????0??11?
??11?????????

Hallopus

????????????????????????????121??????????????0??0??0?????
????????????????????20?10111??????????01?????1??0?11?1???
?011?1???????

Hemiprotosuchus

11111??101101012101????11?1??????1110100??0001??0????00000001
201??100?0000??01000?????????0?1?10011?????2?00?????????
??????3??0?

Protosuchus

111110?101101012101212211?113?101111010010000100?010?000000001
201000100?20000?1010000100?1001011110011110012000101?1110010111
101111311100

Gobiosuchus

111111?1011?1012101212011?013?1100110000?0000100?0????00001011
1010001000?0?20?1010000?1?01????111110011110?1??00??1?????????
??????10??0?

Orthosuchus

10111??1011010121012??11??30101111000010?00100?01????00001001
201000?00120000?1020??0101?10010111100??11001[12]00010111??00101
111011?1311110

Zosuchus

11111??101101012?012??11?0??????110000100?[01]1????????101010
112112101011?01?0110100??1????????1111001111????1?0?????????
????????2?????

Sichuanosuchus

10111??1011010?21012??11?013?????11000?1000010??01????10?01011[
12]?1110?01?201?0010100??11?????01?1100??11001100010??1??0?????
??????21??0?

Hsisosuchus

10111??1011010?21012??11?0?????0001000110001100?01?????0??10?1
201210?01020120010111001??????01111001?11?011??01010111?????
????????1?10?

Simosuchus

1111110111101012101212011?013???0001000110010000001???010003011
1112101011201200102111[01]11?0?0???1111100???11001110010101110????
?11?11?100?100

Notosuchus

1011110111101012101212011?013?100001000110010100001???010101011
1112111010201200102111[01]11100001011110011110012000?01011100???1
0???1???01?110

Baurusuchus

1?1?11?1011010121012?2011?00301000010001100111000?1???010100013
1112111010201200102111[01]1110001?01111001?110011100?01011???00?1
0110111131?10?

Dakosaurus

111011?1001000?21012????11?00????????1000000000000???1?????11121012
010210101???0100???1?1???1????????????1?01???1???1100?????????????
??????01?1??

Metriorhynchus

101011?100100012?01????11?00???????01000000000000?1?????111[12]20
12010210101?200100101212?111????????11001???0100?1100???01????001
?1??????0??1??

Cricosaurus

101011?1001000121112????11?00???0???01000000000000?1?????11022012
010210101?200100?01212?1????????????1001???01???1100???01?????????
??????01?1?0

Goniopholis

1?1?1101011010?2101212011?013?10110100001000000???01?????11123113
2112101010201201110[12]12?1???0?0???0111100???110011000101011?????
?????????11?????

Gavialis

1?1?110101101012101212011?0030100001000010010011100100?11123013
21121011102012011102?211110?0???1111100???110011000101011???0???1
???1???01?1?0

Crocodylus

1?1?110101101012101212011?0130100001000010011011100100?1[01]1231
13211210111020120111001211110?0???1111100???110011000101011?0?001
01???1???11?1?0

Alligator

1?1?110101101012101212011?0130100001000010011011100100?10023113
21121011102012011100?211110?0111111100???11001200010101110000101
10111101?1?0

Anexo 3

Tabla de medidas

Humero izquierdo	mm
Ancho transversal del extremo proximal	14,9
Profundidad anteroposterior del extremo proximal	7,1
Ancho transversal del extremo distal	--
Profundidad anteroposterior del extremo distal	--
Longitud	19,2*

Humero derecho	mm
Ancho transversal del extremo proximal	14,4
Profundidad anteroposterior del extremo proximal	7,4
Ancho transversal del extremo distal	--
Profundidad anteroposterior del extremo distal	--
Longitud	22,5*

Fémur izquierdo	mm
Ancho transversal del extremo proximal	15
Profundidad anteroposterior del extremo proximal	9
Ancho transversal del extremo distal	16
Profundidad anteroposterior del extremo distal	15
Longitud	22,9*

Fémur derecho	mm
Ancho transversal del extremo proximal	17,3
Profundidad anteroposterior del extremo proximal	9
Ancho transversal del extremo distal	--
Profundidad anteroposterior del extremo distal	--
Longitud	22,6*

Vértebras

Vertebra dorsal anterior	mm
Largo entre las zigapofisis	13,56
Largo del centro vertebral	11,84
Alto	15,74

Vertebra dorsal media / posterior	mm
Largo entre las zigapofisis	11,65
Largo del centro vertebral	11,61
Alto	14,10

Vertebra dorsal posterior (1)	mm
Largo entre las zigapofisis	14,40
Largo del centro vertebral	12,70
Alto	14,42

Vertebra dorsal posterior (2)	mm
Largo entre las zigapofisis	11,88*
Largo del centro vertebral	13,42
Alto	15,27

Vertebra caudal (1)	mm
---------------------	----

Largo entre las zigapofisis	12,00
Largo del centro vertebral	11,94
Alto	15,55

Vertebra caudal (2)	mm
Largo entre las zigapofisis	11,28
Largo del centro vertebral	11,11
Alto	17,38

*Fragmentos incompletos

-- Datos no posibles de tomar debido a la mala preservación y/o ausencia del material

9. AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a mi familia, en especial a mi mamá y a mi papá que siempre me apoyaron y alentaron con mi carrera a pesar de mi particular elección y por estar presentes en toda mi vida, sin ellos seguramente no habría llegado a donde estoy. Quiero también extender este saludo a mis hermanos, mis sobrinas, mis tíos, mis primos y mis abuelos que también fueron importantes y me acompañaron en este extenso pero disfrutable camino que fue la facultad. A todos mis amigos y compañeros con los cuales compartí materias, horas de estudios, viajes de campo, reuniones, etc. y que hicieron de mis años en la UBA una experiencia tan inolvidable. A la educación pública gratuita y de calidad, de la cual goza nuestro país y debemos defender ante cualquier atropello, y que hizo posible que pudiera acceder a la educación superior. A mis directores Julia y Juan Martín, que me guiaron y ayudaron durante este último tramo de mi carrera. Al Dr. Ortiz, curador del Instituto Miguel Lillo, por permitirme visitar la colección de paleontología de vertebrados y a toda la gente que trabaja en dicho Instituto que me hizo sentir súper cómodo durante mi estadía en la Provincia de Tucumán. Espero volver pronto en un futuro próximo. Y por último también quisiera agradecer a los curadores los Dres. Vaccari y Cisterna, del Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de La Rioja, que tan amablemente prestaron estos materiales para que sean estudiados por el autor de esta tesis y también agradecer al técnico Sergio Vega, del Crilar (Anillaco, La Rioja), que fue el responsable en la preparación de estos mismos materiales.