

## Tesis de Posgrado

# Revisión de los anfibios chigutisauridos ("temnospondyli") del triásico de Argentina : Relaciones evolutivas y aspectos paleobiogeográficos

Marsicano, Claudia Alicia

1993

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias  
Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

**Cita tipo APA:**

Marsicano, Claudia Alicia. (1993). Revisión de los anfibios chigutisauridos ("temnospondyli") del triásico de Argentina : Relaciones evolutivas y aspectos paleobiogeográficos. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

[http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis\\_2606\\_Marsicano.pdf](http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2606_Marsicano.pdf)

**Cita tipo Chicago:**

Marsicano, Claudia Alicia. "Revisión de los anfibios chigutisauridos ("temnospondyli") del triásico de Argentina : Relaciones evolutivas y aspectos paleobiogeográficos". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1993.

[http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis\\_2606\\_Marsicano.pdf](http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2606_Marsicano.pdf)

**EXACTAS** UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



**UBA**

Universidad de Buenos Aires

**UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES  
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES**

**REVISION DE LOS ANFIBIOS CHIGUTISAURIDOS  
("TEMNOSPONDYL") DEL TRIASICO DE ARGENTINA.  
RELACIONES EVOLUTIVAS Y ASPECTOS  
PALEOBIOGEOGRAFICOS.**

**CLAUDIA A. MARSICANO**

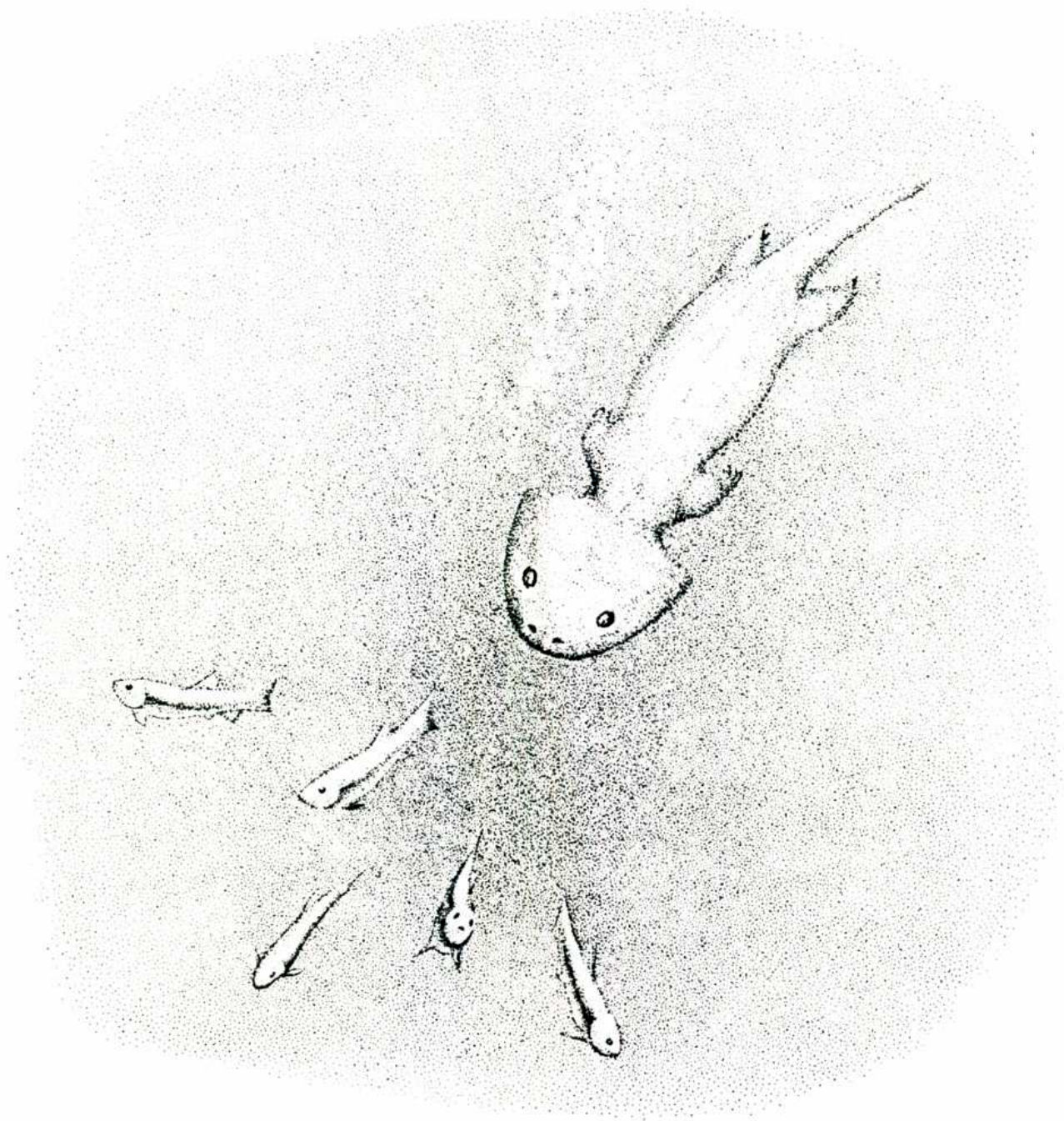
**Director: ANA MARIA BAEZ**

**TESIS PARA OPTAR AL TITULO DE DOCTOR EN  
CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**BUENOS AIRES**

**1993**

→  
Kerip  
Nº - 2006  
Hj 2  
pta 1



*a Pablo*

## AGRADECIMIENTOS

Son muchas las personas que de un modo u otro han contribuido a la realización de este trabajo de tesis. Para todos ellos mis más sincero agradecimiento y mil disculpas para con aquél que por olvido omita.

Agradezco en primer lugar a mi directora, la Dra. Ana María Báez, quien durante todos estos años, no sólo me brindó su permanente estímulo y ayuda, sino que además me ha guiado mi formación profesional. También quiero agradecer expresamente al Dr. R. Pascual (Museo Cs. Naturales de La Plata), al Prof. B. Bianchi (Museo Cs. Naturales y Antropológicas, Mendoza) y al Dr. Jaime Powell (Inst. Miguel Lillo, Tucumán) no sólo por facilitarme los materiales para su estudio, sino también por brindarme un lugar donde trabajar a gusto en las instituciones a su cargo.

Quiero agradecer especialmente a la Dra. Anne Warren (La Trobe University, Australia), al Dr. Andrew Milner (Birckbek College, Londres), al Dr. Mihail Shishkin (Academia de Ciencias de Moscú) y al Dr. D. Sengupta (University of Calcutta, India) por haberme brindado invaluable información para el presente trabajo de tesis.

También quiero expresar mi agradecimiento al Dr. Miguel Uliana, por su generosa ayuda y sugerencias en el capítulo de Geología, y al Dr. Haroldo Vizán, por brindarme información inédita y leer críticamente el capítulo de Paleobiogeografía.

Finalmente quiero agradecer a mis amigos del Departamento de Cs. Geológicas por haber estado a mi lado durante todos estos años: Lic. Graciela Parma, Lic. Ana Vrba, Lic. Susana Adamonis, Dra. Beatriz Aguirre Urreta, Dr. Guillermo Ottone, Lic. Francisco Mussel (a quien también agradezco el tiempo dedicado al primer borrador del capítulo de Geología), Lic. Alejandro Monti, Lic. Cecilia Laprida, y a todos aquellos que olvidé incluir. Agradezco a mis amigos Félix Chapur y Miriam Carro por su infinita ayuda en el armado y formato final del manuscrito. Los dibujos de la tesis fueron realizados por el señor Sebastián Cerruti.

Este trabajo se lo dedico a mi familia, particularmente a mi esposo, a quienes debo todo.

Esta investigación se financió parcialmente con el subsidio PID-BID CONICET N° 1435/91, cuyo titular es la Dra. Ana María Báez.

# INDICE

1-INTRODUCCION .....	6
----------------------	---

## 2-ANTECEDENTES

I) CRONOLOGIA DE LOS ESTUDIOS EN ARGENTINA.....	9
II) LISTA DE MATERIALES DE TEMNOSPONDILOS DE ARGENTINA CITADOS EN LA BIBLIOGRAFIA .....	12

## 3-GEOLOGIA DE LAS AREAS DE PROCEDENCIA

I)MARCO GEOLOGICO REGIONAL. CUENCA CUYANA.....	18
1. SUBCUENCA DE CACHEUTA .....	20

## 4-METODOLOGIA

I) PREPARACION DE LOS MATERIALES .....	23
II)MARCO TEORICO DEL ANALISIS .....	24

## 5-DESCRIPCION DE LOS MATERIALES

I)1- <u>PELOROCEPHALUS MENDOZENSIS CABRERA, 1944</u>	
a) Tabla craneana .....	26
b) Región occipital.....	26
c) Región palatina .....	27
d) Dentición craneana .....	27
e) Mandíbula .....	28
f) Dentición mandibular .....	28

2-DISCUSSION	
a) Región occipital.....	31
b) Región palatina.....	31
II) <u>OTUMINISAURUS LIMENSIS RUSCONI, 1948a</u> .....	32
III)1.1- <u>CHIGUTISAURUS TUNUYANENSIS RUSCONI, 1948b</u>	
a) Tabla craneana .....	33
b) Región occipital.....	34
c) Región palatina .....	36
d) Dentición craneana .....	37
e) Mandíbula .....	39
f) Dentición mandibular .....	40
1.2-MATERIAL PARATIPO .....	42
2-DISCUSSION	
a) Tabla craneana .....	43
b) Región occipital.....	44
c) Región palatina .....	44
d) Dentición craneana .....	45
e) Mandíbula .....	46
IV)1- <u>CHIGUTISAURUS TENAX RUSCONI, 1949a</u>	
a) Tabla craneana .....	48
b) Región occipital.....	53
c) Región palatina .....	54
d) Dentición craneana .....	55
e) Mandíbula .....	60
f) Dentición mandibular .....	61
2-DISCUSSION	
a) Tabla craneana .....	63
b) Región palatina.....	65
c) Región occipital .....	66
d) Dentición craneana .....	66
e) Mandíbula .....	68

V) <u>ICANOSAURUS RECTIFRONS RUSCONI, 1951</u>	
1-MATERIAL TIPO MCNA 2661 .....	70
2-MATERIAL PARATIPO MCNA 2927 .....	71
3-MATERIAL PARATIPO MCNA 2666 .....	72
4-MATERIAL PARATIPO MCNA 2770 .....	72
VI)1.1- <u>CHIGUTISAURUS CACHEUTENSIS RUSCONI, 1955</u>	
a) Tabla craneana .....	74
b) Región occipital.....	75
c) Región palatina .....	76
d) Dentición craneana .....	77
e) Húmero.....	79
1.2-MATERIAL PARATIPO .....	80
2-DISCUSSION	
a) Tabla craneana .....	83
b) Región palatina.....	83
c) Región occipital .....	84
d) Dentición craneana .....	84
e) Húmero.....	85
f) Mandíbula.....	86
g) Dentición mandibular .....	86
VII)1- <u>PELOROCEPHALUS ISCHIGUALASTENSIS BONAPARTE, 1975</u>	
a) Tabla craneana .....	88
b) Región occipital.....	89
c) Interclavícula .....	91
2-DISCUSSION.....	92

## 6-ENTIDADES ESPECIFICAS REPRESENTADAS Y VALIDEZ DE LAS ESPECIES NOMINALES

I) " <u>Otuminisaurus limensis</u> " .....	93
II) " <u>Icanosaurus rectifrons</u> " .....	94
III) " <u>Chigutisaurus tunuyanensis</u> " .....	96



IV) " <u>Pelorocephalus ischigualastensis</u> " .....	96
V) <u>Pelorocephalus mendozensis</u> .....	97
VI) " <u>Chigutisaurus tenax</u> " .....	97
VII) " <u>Chigutisaurus cacheutensis</u> " .....	98

## 7-ANALISIS FILOGENETICO

I) CONSIDERACIONES PRELIMINARES. ELECCION DE LOS "OUTGROUP" .....	99
II) ANALISIS DE CARACTERES .....	106
III) OTUS UTILIZADAS .....	120
IV) CLADOGRAMAS RESULTANTES .....	122
V) CONCLUSIONES TAXONOMICAS .....	126

8-ESCENARIO PALEOBIOGEOGRAFICO .....	128
--------------------------------------	-----

9-BIBLIOGRAFIA .....	132
----------------------	-----

APENDICE 1- MATRICES 1 Y 2 .....	146
----------------------------------	-----

## APENDICE 2- MATERIALES INEDITOS:

### 1-PVL 3531

a) tabla craneana .....	148
b) region occipital .....	148
c) region palatina .....	150

### 2-PVL 3468

a) columna vertebral y costillas .....	151
b) cintura pectoral .....	153
c) cintura pelvica .....	153
d) miembro posterior .....	153

3-PVL 3462

a) columna vertebral y costillas .....	154
b) cintura pectoral .....	155
c) miembro anterior .....	156
d) cintura pelvica .....	156
e) miembro posterior.....	157

LAMINAS Y FIGURAS..... Tomo II

# INTRODUCCION

El concepto de Labyrinthodontia, término acuñado por Owen a mediados del siglo pasado, es conocido en su sentido corriente desde que Watson lo utilizara en una clasificación de los "tetrápodos prejurásicos" (Watson, 1917). Los laberintodontes son definidos usualmente por la presencia de dientes "laberínticos" (más precisamente con estructura poliplocodonta de Schultze, 1970), un patrón característico de los huesos dérmicos craneanos y vértebras con centros múltiples (uno o dos pleurocentros y un intercentro). Los laberintodontes ("estegocéfalos") ya habían sido reconocidos como una "agrupación natural" desde el siglo pasado (Nicholson y Lydekker, 1889), pensamiento que fuera reforzado posteriormente por los trabajos de Watson (e.g. 1917; 1919; 1962) y Romer (e.g. 1947; 1966). Los estudios de Watson sobre las tendencias evolutivas en la estructura craneana de los laberintodontes raquítomos y estereospóndilos entre el Pérmico Temprano y el Triásico Tardío, y la demostración de que la vértebra estereospóndila derivaba de la condición raquítona, contribuyeron a la aceptación de los laberintodontes en general como un grupo "natural" (Watson, 1919). Sin embargo, nuevos enfoques metodológicos y la aparición de información adicional pusieron de manifiesto la debilidad de tales aseveraciones. Así se planteó que los caracteres definitorios antes señalados son o bien primitivos para todos los tetrápodos o han surgido independientemente más de una vez dentro del grupo (ver Panchen, 1977, 1980; Milner, 1980; Gardiner, 1982, 1983; Carroll, 1982; Smithson, 1985). De esta manera, los laberintodontes constituirían una agrupación parafilética en el sentido de la sistemática filogenética (sensu Hennig, 1966).

Los "laberintodontes" fueron divididos en tres "grados": Embolomeri, **Rachitomi (Rhachitomi)** y Stereospondyli por Watson (1919). Posteriormente, Romer (1947) realizó una exhaustiva revisión de este grupo, proponiendo como resultado una nueva clasificación que involucraba reagrupamientos de diversa jerarquía. Este autor (Romer, op.cit.), retomó el viejo término Temnospondyli (de Zittel, 1895) y agrupó bajo el mismo a Rhachitomi y Stereospondyli conjuntamente con Ichthyostegalia y Trematosauria, dando a estas

agrupaciones valor taxonómico. Los dos últimos taxones fueron posteriormente removidos de *Temnospondyli* por el mismo autor (Romer, 1966) quien además en ese mismo trabajo consideró a los plagiosaurios como temnospóndilos.

Los *Temnospondyli* (sensu Romer, 1966 excluyendo *Loxommatidae*) han sido considerados una agrupación monofilética (e.g. Smithson, 1982, 1985; Gardiner, 1982, 1983; Panchen y Smithson, 1988), aunque trabajos recientes destacan su condición parafilética con respecto a los anfibios vivientes ya que constituyen su "stem-group" (Milner, 1988, 1990, 1993; Gauthier et al., 1988; Cannatella & de Queiroz, 1989). Más aún, las relaciones filogenéticas entre la mayoría de los subgrupos de temnospóndilos y su estricta monofilia aún no han sido demostradas (v. Panchen, 1977; Warren y Hutchinson, 1983; De Faw, 1989). A pesar de esto, recientemente se han realizado trabajos tratando de esclarecer las relaciones filogenéticas entre dichos subgrupos (e.g. Milner 1989, 1990, 1991, 1993; Warren y Black, 1985; Trueb y Cloutier, 1991). De esta forma, teniendo en cuenta lo sugerido por Miner (1993), se hará referencia a los temnospóndilos de manera informal pues no constituirían un clado.

La presencia de anfibios temnospóndilos ha sido registrada en nuestro país desde la década del '40 (Cabrera, 1944). Varios ejemplares a ellos referidos han sido exhumados en depósitos triásicos de las provincias de Mendoza y San Juan. La validez de los diferentes taxones descriptos (Rusconi, 1948 a y b, 1949a, 1951, 1955; Bonaparte, 1963, 1975) fue objeto de largas discusiones (ver e.g. Reig, 1961, 1962; Welles y Estes, 1969; Bonaparte, 1978). Dos familias estarían representadas: *Chigutisauridae* (Rusconi, 1951), a la se refieren la mayoría de los restos, y *Capitosauridae*, ampliamente reconocida en todo el Gondwana (e.g. Welles y Cosgriff, 1965; Warren y Hutchinson, 1988), a la que se refiere un sólo ejemplar (Bonaparte, 1963).

En los últimos años, materiales coleccionados en otras partes del mundo han sido asignados a la familia *Chigutisauridae*, hasta ese momento restringida a nuestro territorio. Estos ejemplares proceden del Triásico Inferior y Jurásico Inferior de Australia (Warren, 1981; Warren y Hutchinson, 1983) y del Triásico Medio de la India (Sengupta, 1991). Sin embargo, aunque es probable que todas estas formas efectivamente representen una familia propia, las hipótesis de relaciones cladísticas sobre la familia *Chigutisauridae* y otras cercanamente relacionadas, choca con la falta de conocimiento de las formas sudamericanas (Warren y Black, 1985; Milner, 1990). De allí la importancia de

la revisión del material argentino.

El estudio realizado en la presente tesis se ha basado, en primer lugar, en la revisión de todos los materiales argentinos éditos e inéditos incluidos en la familia Chigutisauridae (Cabrera, 1944; Rusconi, 1948 a y b, 1949a, 1951, 1955; Bonaparte, 1973). El análisis de los mismos ha permitido establecer el estatus taxonómico de las entidades presentes en nuestro territorio. Así mismo, utilizando la metodología propuesta por la escuela sistemática filogenética (Hennig, 1966; Wiley, 1981) se ha planteado una hipótesis de relaciones no sólo de todas las especies conocidas de esta familia sino también de aquéllas referidas a linajes cercanamente relacionados.

# ANTECEDENTES

## I) CRONOLOGÍA DE LOS ESTUDIOS EN ARGENTINA

El primer hallazgo de anfibios temnospóndilos fue realizado por Frenguelli en el Valle de Potrerillos, en la provincia de Mendoza. El único ejemplar, estudiado por Cabrera (1944), fue asignado a un nuevo género y especie: Pelorocephalus mendozensis, e incluido en la familia Brachyopidae. Esta familia tiene una distribución principalmente gondwánica, su biocrón se extiende desde el Pérmico al Jurásico y ha sido reconocida desde el siglo pasado (e.g. Watson, 1956; Welles y Estes, 1969; Cosgriff, 1974; Dong, 1985). Posteriormente, Rusconi describió un nuevo taxón, Otuminisaurus limensis (Rusconi, 1948a), basado en un ejemplar muy mal preservado, que incluyó inicialmente con dudas en la familia Archegosauridae, conocida del Pérmico de Europa y Asia (e.g. Watson, 1919; Milner, 1989). Sin embargo, en un trabajo posterior Rusconi (1951) reubicó al nuevo taxón en otra familia muy conocida del Triásico Inferior de Gondwana: Lydekkerinidae (v. Watson, 1919; Parrington, 1948). El mismo año en que dió a conocer a O. limensis, Rusconi erigió un nuevo género y especie para otro ejemplar de "laberintodonte" de Mendoza, Chigutisaurus tunuyanensis (Rusconi, 1948b), aunque no lo incluyó dentro de ninguna familia. Al año siguiente, Rusconi erigió una nueva especie del género Chigutisaurus, Ch. tenax (Rusconi, 1949a). En ese trabajo por primera vez ese autor reconoció implícitamente la peculiaridad de estas especies al asignarlas a una nueva familia que llamó Chigutisauridae (Rusconi, op.cit.). En un trabajo sobre los hallazgos de "laberintodontes" en Mendoza (Rusconi, 1950), el mismo autor hizo mención de un nuevo género y especie, Icanosaurus rectifrons, que asignó una serie de materiales entre los cuales se encontraban restos postcraneanos que había adjudicado previamente a Ch. tunuyanensis. Siguiendo con su trabajo sobre anfibios "laberintodontes", Rusconi publicó un amplio trabajo donde proveyó descripciones detalladas e ilustraciones de todos los materiales exhumados por él hasta ese momento (Rusconi, 1951). Incluyó,

asimismo, una diagnosis del género Chigutisaurus. Es importante destacar que, dado el criterio de disponibilidad de un nombre según las normas de Código de Nomenclatura Zoológica (1985), la fecha correcta para L. rectifrons es 1951. Posteriormente, dió a conocer otra nueva especie del género Chigutisaurus, Ch. cacheutensis (Rusconi, 1953), aunque no es sino hasta unos años más tarde que provee una diagnosis del nueva especie (Rusconi, 1955). Con este taxón ocurre algo similar a lo antes mencionado para L. rectifrons, la fecha correcta en que el nombre pasa a ser disponible es 1955 y no 1953.

Hacia fines de la década del cincuenta, Minoprio (1948) publicó un trabajo sobre la ubicación geográfica y estratigráfica de todos los materiales de "laberintodontes" exhumados en Mendoza. Dicho autor mencionó y proveyó fotografías de un par de cráneos inéditos (Minoprio, op.cit, fotografías 1 y 2) los que asignó tentativamente a P. mendozensis Cabrera y Ch. cacheutensis Rusconi. Ninguno de estos dos cráneos han podido ser localizados por la autora, de los cuales no se conoce referencia a colección alguna.

En 1960, luego de una campaña realizada en diversas localidades de Mendoza, Romer publicó un trabajo sobre vertebrados del Triásico continental de Mendoza, señalando además la ubicación geográfica y estratigráfica de los mismos (Romer, 1960). Es importante destacar que en un párrafo de dicho trabajo Romer comenta que la expedición colectó cerca de una tonelada de concreciones conteniendo restos de anfibios (Romer, op.cit. pág. 1288). Dichos materiales inéditos se encuentran actualmente en el Museum of Comparative Zoology de la Universidad de Harvard, y no han sido vistos por la autora.

En 1961 Reig reconoció como errónea la asignación hecha por Rusconi del esqueleto postcraniano casi completo MCNA N°2669 a Ch. tunuyanensis (Rusconi, 1951). Para ese autor, el esqueleto representaba un nuevo género y especie de "reptil tecodonte" al que denominó Cuyosuchus hueni (Reig, 1961). En el mismo trabajo Reig (op.cit.) propuso la sinonimia de Ch. tunuyanensis y P. mendozensis Cabrera, e incluyó a todos los "laberintodontes" de Mendoza dentro de la familia Brachyopidae, ya que no reconoció la validez de Chigutisauridae. Al año siguiente dicho autor incluyó en la sinonimia de P. mendozensis Cabrera también a Ch. tenax y Ch. cacheutensis sin ofrecer ningún justificativo (Reig, 1962). Bonaparte (1966), de acuerdo con Reig (1962), reconoció como única familia de "laberintodontes" representada por los materiales de Mendoza a la familia Brachyopidae, aunque mantuvo la opinión

de considerar a Chigutisaurus y Pelorocephalus como dos géneros válidos. Welles y Estes (1969) en un trabajo de revisión sobre la familia Brachyopidae reconocieron como única especie válida a P. mendozensis, de acuerdo con Reig (1961) (en realidad la fecha de la cita correcta de Reig es 1962). Sin embargo, excluyeron a la especie de Mendoza de la familia Brachyopidae por no presentar ninguno de los caracteres considerados por estos autores como diagnósticos de ese grupo. Posteriormente, Bonaparte (1970) volvió sobre el tema y aceptó que los materiales de Mendoza representaban una familia propia, a la que correspondía la denominación de Chigutisauridae como sugiriera Rusconi (1951), sinonimizando Chigutisaurus Rusconi con Pelorocephalus Cabrera. En 1973 Bonaparte amplió la sinonimia de Pelorocephalus, incluyendo a Otuminisaurus e Icanosaurus (Rusconi, 1948a; 1951). Dos años más tarde, Bonaparte (1975) dió a conocer una nueva especie de chigutisáurido, la primera fuera del ámbito de la cuenca cuyana. El material, proveniente de sedimentitas triásicas de San Juan, fue asignado a una nueva especie del género Pelorocephalus, Pelorocephalus ischigualastensis. En un amplio trabajo sobre los tetrápodos mesozoicos de América del Sur, Bonaparte reiteró y amplió su justificación de la sinonimia presentada en su trabajo de 1973, además de dar una más desarrollada caracterización del género Pelorocephalus.

Hasta ese momento sólo se habían registrado materiales referibles a la familia Chigutisauridae en el ámbito del territorio argentino. En 1981 Warren publica el primer trabajo sobre un nuevo taxón de chigutisáurido fuera de Argentina, Keratobrachyops australis del Triásico Inferior de Australia. Warren, además, brinda una nueva diagnosis para la familia Chigutisauridae a la cual incluye en la superfamilia Brachyopoidea. Esta misma autora en un trabajo posterior (Warren & Hutchinson, 1983) da a conocer un nuevo género y especie de chigutisáurido (Siderops kehli) del Jurásico Inferior de Australia, y propone una hipótesis de relaciones entre los distintos géneros de braquiopoideos (Brachyopidae + Chigutisauridae). En trabajos siguientes, Warren no sólo caracteriza la mandíbula de los chigutisáuridos (Jupp y Warren, 1986), sino que además realiza un análisis filogenético de las familias de temnospóndilos triásicos donde se incluye a Chigutisauridae (Warren y Black, 1985). Por último, se han dado a conocer recientemente dos nuevos géneros de la familia Chigutisauridae del Triásico Medio de India (Sengupta, 1991).



## II) LISTA DE MATERIALES DE TEMNOSPONDILOS DE ARGENTINA CITADOS EN LA BIBLIOGRAFIA

Esta lista comprende todos los materiales éditos e inéditos coleccionados en la Argentina. No todos ellos han podido ser revisados, ya que como se consigna en la parte descriptiva, muchos ejemplares se hallan perdidos. Se ha tomado la asignación taxonómica realizada por el primer autor, cuando se trata de materiales éditos. En el caso de los inéditos depositados en colecciones se ha tomado la referencia de la ficha correspondiente. Además, se consigna la ubicación geográfica aproximada tomada de los trabajos originales como así también la ubicación estratigráfica, integrando la información original con los estudios más recientes (ver Kokogian y Mancilla, 1989). El orden del listado sigue la cronología de las citas bibliográficas.

Siglas de las instituciones mencionadas: MLP, Museo de Cs. Naturales de La Plata; MCNA, Museo de Cs. Naturales y Antropológicas de Mendoza; PVL, Paleontología de Vertebrados, Instituto M. Lillo de Tucumán; MCZ, Museum of Comparative Zoology de la Universidad de Harvard, Mass. U.S.A..

Familia Brachyopidae Broom, 1915

Pelorocephalus mendozensis Cabrera, 1944

**MATERIAL:** Material tipo MLP 44-VII-5-1; parte de un cráneo con mandíbula, y algunos elementos postcraneanos muy mal conservados.

**PROCEDENCIA:** Qda. de La Mina, Potrerillos; Fm. Cacheuta, Triásico Tardío.

**REFERENCIAS:** Cabrera, 1944; Minoprio, 1958.

Familia Lydekkerinidae Watson, 1919

Otuminisaurus limensis Rusconi, 1948a

**MATERIAL:** Material tipo MCNA 2500; parte de un cráneo con mandíbula muy

mal preservados.

PROCEDENCIA: NO del Cerro Bayo, 20 Km. al O de la Ciudad de Mendoza; Fm. Cacheuta, Triásico Tardío.

REFERENCIAS: Rusconi, 1948a; 1951; Romer, 1960.

Familia Chigutisauridae Rusconi, 1951

Chigutisaurus tunuyanensis Rusconi, 1948b

MATERIAL: Material tipo MCNA 2660; cráneo, fragmento de mandíbula y atlas (MCNA 2658).

PROCEDENCIA: Qda. Bajada de la Obligación, N del Cerro Bayo, O de la Ciudad de Mendoza; Fm. Cacheuta, Triásico Tardío.

REFERENCIAS: Rusconi, 1948b, 1951; Minoprio, 1958; Romer, 1960.

MATERIAL: Material paratipo MCNA 2669; esqueleto postcraneano.

PROCEDENCIA: Qda. Bajada de la Obligación, N del Cerro Bayo, O de la Ciudad de Mendoza; Fm. Cacheuta, Triásico Tardío.

REFERENCIAS: Rusconi, 1951; Reig, 1961.

NOTA: este material es el que fuera asignado por Reig (1961) a un nuevo género y especie de "reptil tecodonte", Cuyosuchus hueni.

MATERIAL: Material paratipo MCNA 2677 y 2675; restos craneanos muy fragmentarios de juveniles?.

PROCEDENCIA: Qda. Bajada de la Obligación, N del Cerro Bayo, O de la Ciudad de Mendoza; Fm. Cacheuta, Triásico Tardío.

REFERENCIAS: Rusconi, 1951; Minoprio, 1958; Romer, 1960.

Chigutisaurus tenax Rusconi, 1949a

MATERIAL: Material tipo MCNA 2752; cráneo con mandíbula y atlas.

PROCEDENCIA: Qda. Bajada de la Obligación, N del Cerro Bayo, O de la Ciudad de Mendoza; Fm. Cacheuta, Triásico Tardío.

REFERENCIAS: Rusconi, 1949a, 1951; Minoprio, 1958; Romer, 1960.

Familia Trematosauridae Watson, 1919

Icanosaurus rectifrons Rusconi, 1951

**MATERIAL:** Material tipo MCNA 2661; fragmento craneano?, diversos elementos del esqueleto postcraneano.

**PROCEDENCIA:** Qda. Bajada de la Obligación, N del Cerro Bayo, O de la Ciudad de Mendoza; Fm. Cacheuta, Triásico Tardío.

**REFERENCIAS:** Rusconi, 1950, 1951; Minoprio, 1958; Romer, 1960.

**MATERIAL:** Material paratipo MCNA 2927; elementos postcraneanos.

**PROCEDENCIA:** Cerro Cacheuta, Cacheuta; Fm. Cacheuta, Triásico Tardío.

**REFERENCIAS:** Rusconi, 1951; Romer, 1960.

**MATERIAL:** Material paratipo MCNA 2666; interclavícula.

**PROCEDENCIA:** Qda. Bajada de la Obligación, N del Cerro Bayo, O de la Ciudad de Mendoza; Fm. Cacheuta, Triásico Tardío.

**REFERENCIAS:** Rusconi, 1951; Romer, 1960.

**MATERIAL:** Material paratipo MCNA 2770; elementos postcraneanos.

**PROCEDENCIA:** Cerro Cacheuta, Cacheuta; Fm. Cacheuta, Triásico Tardío.

**REFERENCIAS:** Rusconi, 1951; Romer, 1960.

Restos indeterminados

**MATERIAL:** Material MCNA 2936: restos óseos muy incompletos (sic).

**PROCEDENCIA:** Qda. de Los Leones, El Challao y Cerro Las Leñas, Salagasta; Fm. Cacheuta, Triásico Tardío.

**REFERENCIAS:** Rusconi, 1951.

**NOTA:** los materiales no fueron ni descritos ni figurados por Rusconi, como así tampoco pudieron ser ubicados por la autora.

Familia Chigutisauridae Rusconi, 1951

Chigutisaurus cacheutensis Rusconi, 1955

**MATERIAL:** Material tipo MCNA 2966; cráneo y húmero.

**PROCEDENCIA:** Cerro Cacheuta, Cacheuta. Fm. Cacheuta, Triásico Tardío.

**REFERENCIAS:** Rusconi, 1953; 1955; Minoprio, 1958; Romer, 1960.

**MATERIAL:** Material paratipo MCNA 2968; mandíbula y resto craneano.

**PROCEDENCIA:** varios kilómetros al sur del Cerro Cacheuta (sic), Cacheuta; Fm. Cacheuta, Triásico Tardío.

**REFERENCIAS:** Rusconi, 1955.

**NOTA:** el material craneano no es descripto ni figurado por Rusconi, como así tampoco pudo ser ubicado por la autora.

**MATERIAL:** Material paratipo MCNA 2967; un cráneo.

**PROCEDENCIA:** varios kilómetros al sur del Cerro Cacheuta (sic), Cacheuta; Fm. Cacheuta, Triásico Tardío.

**REFERENCIAS:** Rusconi, 1955.

**NOTA:** el material craneano no es descripto ni figurado por Rusconi, como así tampoco pudo ser ubicado por la autora.

Familia Brachyopidae

Pelorocephalus mendozensis

**MATERIAL:** un cráneo.

**PROCEDENCIA:** Mina Atala, 8 km. al O de la Ciudad de Mendoza; Fm. Cacheuta, Triásico Tardío.

**REFERENCIAS:** Minoprio, 1958.

**NOTA:** no se conoce referencia del material a ninguna colección como así tampoco su ubicación.

Familia Chigutisauridae

Chigutisaurus cacheutensis

**MATERIAL:** un cráneo.

**PROCEDENCIA:** Cerro Cacheuta, Cacheuta; Fm. Cacheuta, Triásico Tardío.

**REFERENCIAS:** Minoprio, 1958.

**NOTA:** no se conoce referencia del material a ninguna colección como así tampoco su ubicación.

Familia Capitosauridae Watson, 1919

Promastodonsaurus bellmanni Bonaparte, 1963

**MATERIAL:** material tipo PVL 2092; fragmento craneano y parte de clavícula e interclavícula.

**PROCEDENCIA:** Hoyada de Ischigualasto, San Juan; Fm. Ischigualasto, Triásico Tardío.

**REFERENCIAS:** Bonaparte, 1963; 1978.

Chigutisaurus sp.?

**MATERIAL:** PVL 3462 y 3468; esqueletos postcraneanos.

**PROCEDENCIA:** Cerro Cacheuta, Cacheuta; Fm. Cacheuta, Triásico Tardío.

**REFERENCIAS:** Bonaparte, 1978; Marsicano, en prensa.

Chigutisaurus sp.?

**MATERIAL:** PVL 3463; cráneo con mandíbula y fragmento de clavícula.

**UBICACION:** Cerro Cacheuta, Cacheuta; Fm. Cacheuta, Triásico tardío.

**REFERENCIAS:** Inédito. Col. Bonaparte.

Familia Brachyopidae

**MATERIAL:** PVL 3531; fragmento craneano y resto clavicular?.

**PROCEDENCIA:** San Isidro; Fm. Cacheuta, Triásico Tardío.

**REFERENCIAS:** Inédito. Col. Bonaparte.

**MATERIAL:** PVL 3708; fragmento craneano?.

**PROCEDENCIA:** San Isidro; Fm. Cacheuta, Triásico Tardío.

**REFERENCIAS:** Inédito. Col. Bonaparte.

**MATERIAL:** PVL 3706; fragmento craneano?.

**PROCEDENCIA:** San Isidro; Fm. Cacheuta, Triásico Tardío.

**REFERENCIAS:** Inédito. Col. Bonaparte.

**MATERIAL:** PVL 3707; fragmento craneano?.

**PROCEDENCIA:** Cerro Cacheuta, Cacheuta; Fm. Cacheuta, Triásico Tardío.

**REFERENCIAS:** Inédito. Col. Bonaparte.

Familia Brachyopidae

**Pelorocephalus ischigualastensis** Bonaparte, 1973

**MATERIAL:** Material tipo MCZ 4299; parte de un cráneo con mandíbula muy mal preservado.

**PROCEDENCIA:** Agua de La Peña, Valle Fértil, San Juan; Fm. Ischigualasto, Triásico Tardío.

**REFERENCIAS:** Bonaparte, 1973; 1978.

# **GEOLOGIA DE LAS AREAS DE PROCEDENCIA**

## **I) MARCO GEOLOGICO REGIONAL. CUENCA CUYANA**

La Cuenca Cuyana (en el sentido de Kokogian y Mancilla, 1989) está ubicada en el oeste de Argentina, abarca gran parte de la Provincia de Mendoza y el sur de la Provincia de San Juan (Fig. A), y se extiende en dirección NO-SE entre los 31 15' y 36 de latitud sur. Dentro de la Cuenca Cuyana se han reconocido distintas subcuencas (Rolleri y Criado Roque, 1968) las cuales habrían estado conectadas en distintos tiempos geológicos. En razón de su contenido paleontológico de anfibios fósiles, la denominada Subcuenca de Cacheuta (Rolleri y Fernández Garrasino, 1979; Kokogian y Mancilla, 1989) es la que reviste interés para el presente trabajo de tesis.

En general se acepta un origen tafrogénico para la Cuenca Cuyana (Kokogian y Mancilla, 1989), tal vez vinculado al desmembramiento temprano de Gondwana (Rolleri y Fernández Garrasino, 1979), o más probablemente ligado al colapso del orógeno Neopaleozoico (Vicente, 1974; Legarreta et al., 1992).

La cuenca se desarrolla sobre un basamento heterogéneo en el que participan rocas precámbricas (metamorfitas de las Sierras Pampeanas) y paleozoicas (lutitas y areniscas de la F. Villavicencio). La serie de vulcanitas y piroclastitas del Permico y Triásico Temprano (Grupo Choiyoi) ha sido considerada ya sea como parte constituyente del basamento (Kokogian y Mancilla, op.cit) o bien como una unidad independiente (Stipanovic, 1983).

El relleno de la cuenca está compuesto principalmente por una potente sucesión detrítica y parcialmente volcánicla de carácter no marino de edad triásica. Kokogian y Mancilla (1989) reconoce dentro de este conjunto a dos complejos que denomina Supersecuencia Inferior (Scytiano-Ladiniano) y Supersecuencia Superior (Ladiniano-Noriano). Por encima y en relación de discordancia se encuentran sedimentitas continentales jurásicas las que son cubiertas, localmente en relación de discordancia, por mantos lávicos

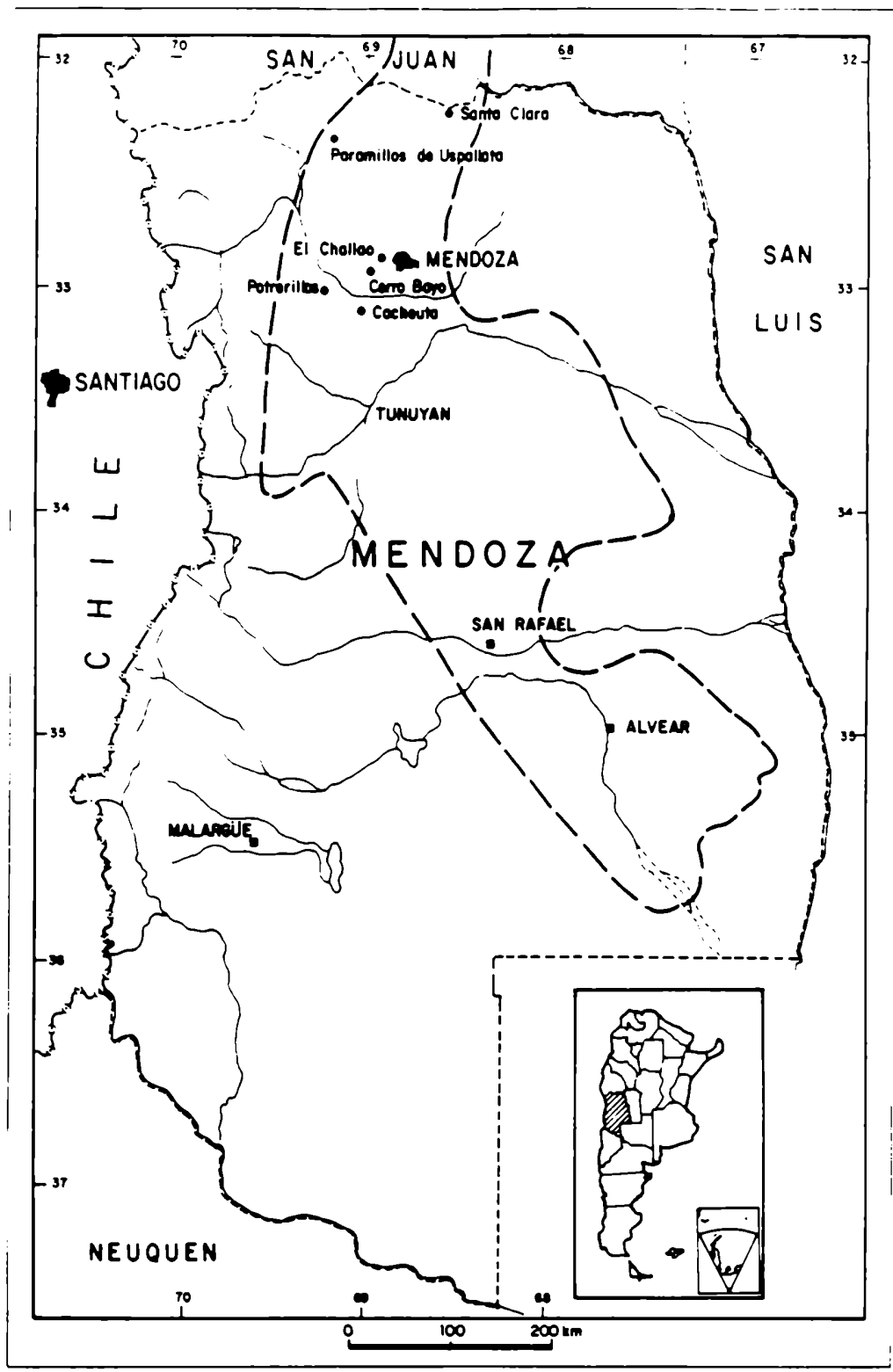


FIG. A. Mapa de ubicación de la Cuenca Cuyana. Modificado de Kokogian y Mancilla (1989).



correspondientes a eventos efusivos del Jurásico Tardío-Cretácico Temprano. El relleno final de la cuenca está representado por acumulaciones clásticas continentales del Eoceno Superior. El relleno supratriásico ha sido agrupado bajo la denominación conjunta de Secuencias Supratriásicas (Kokogian y Mancilla, op.cit.).

## **SUBCUENCA DE CACHEUTA**

La Subcuenca de Cacheuta se extiende al oeste de la Ciudad de Mendoza desde la localidad de Santa Clara, al norte, hasta el Cerro Cacheuta, al sur (Fig.A). Desde el punto de vista litoestratigráfico la sucesión triásica ha sido dividida en las Formaciones Río Mendoza, Las Cabras, Potrerillos, Cacheuta y Río Blanco (Fig.B). Estas son, a su vez, agrupadas dentro del denominado Grupo Uspallata (Stipanovic, 1979). Por otra parte, desde el punto de vista estratigráfico secuencial, la sucesión triásica ha sido dividida en dos Supersecuencias deposicionales (Fig.B). La Supersecuencia Inferior (Scytiano-Ladiniano) que representa al relleno inicial de la cuenca con espesores de metros, está caracterizada por facies aluviales y de barreales. Físicamente corresponde a las capas de las Formaciones Río Mendoza y Las Cabras de la subdivisión litoestratigráfica tradicional. La Supersecuencia Superior (Ladiniano-Noriano), que apoya discordantemente sobre la Inferior y que tiene un desarrollo del orden de los metros, está dominada por depósitos de sistemas fluviales de ríos con baja sinuosidad y con gran desarrollo de planicies de inundación, y por la presencia de depósitos de cuerpos lacustres que con el tiempo adquirieron una mayor preeminencia. Hacia arriba, las acumulaciones de ambiente fluvial vuelven a incrementar su importancia hasta dominar en el desarrollo estratigráfico. Desde el punto de vista litoestratigráfico la Supersecuencia Inferior está físicamente representada en capas de las Formaciones Potrerillos, Cacheuta y Río Blanco.

La edad de las sedimentitas triásicas ha sido tratada por diversos autores (e.g. Yrigoyen y Stover, 1969; Stipanovic y Bonaparte, 1972; Bonaparte, 1973, 1978; Stipanovic, 1983; Kokogian y Mancilla, 1989). Existe una coincidencia general entre los distintos autores en atribuir una edad Ladiniano Tardío a Noriano Tardío a la Supersecuencia Superior (Potrerillos, Cacheuta y

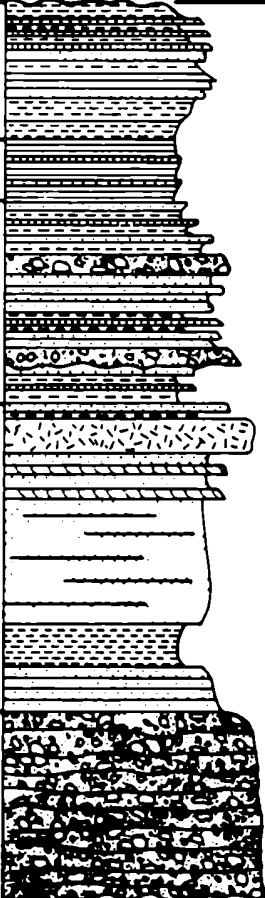

EDAD	SEC DEPOS		UNIDADES LITOEESTRAT.	SECCION COLUMNAR	FOSILES ANFIBIOS	DATOS COMPLEMENTARIOS	
	GRUPO	FORMACION	LITOLOGIA				
TRIASICO	SUPERIOR	SUPERIOR	USPALLATA	RIO BLANCO			Areniscas y limolitas que pasan hacia arriba a conglomerados de grano fino a medio, espesor 700 metros
				CACHEUTA			Lutitas finamente laminadas, espesor no supera los 200 metros
	POTRERILLOS	Conglomerados medianos, areniscas y limolitas que pasan hacia arriba a lutitas, areniscas y conglomerados finos, espesor hasta 700 metros					
	MEDIO	SUPERIOR		LAS CABRAS			Areniscas y limolitas con alto contenido de niveles tobáceos y bentoníticas, espesor hasta 500 metros
				INFERIOR			RIO MENDOZA

FIG. B. Modificado de Rolleri y Criado Roque, 1968 y Kokogian y Mancilla, 1989 .

Río Blanco). Por su parte, a la Supersecuencia Inferior (Río Mendoza y Las Cabras) tanto se la ha asignado exclusivamente al Ladiniano (Stipanovic, 1983) como al lapso que media entre el Scytiano y el Ladiniano Temprano (Bonaparte, 1978; Kokogian y Mancilla, 1989).

El contenido paleontológico de la sucesión triásica es particularmente abundante en lo que respecta a micro y macroflora, esta última constituida por articuladas, pteridofitas y abundantes pteridospermas (v. Stipanovic, 1983; Zavattieri, 1987; 1991). En cambio, los invertebrados se restringen a la presencia de conchostracos (Cyzicus (Euestheria)) (v. Gallego, 1992).

Restos correspondientes a vertebrados han sido exhumados en todas las unidades del Grupo Uspallata. En la Formación Río Mendoza los vertebrados están representados por restos de reptiles mamiferoides cinodontes de los géneros Andescynodon, Rusconiodon y Cromptodon, y dicinodontes atribuidos al género Vinceria (Bonaparte, 1970; 1978; Romer, 1960). De la Formación Las Cabras sólo se conocen peces actinopterigios (v. Bordas, 1944; Báez et al., 1993). Los vertebrados conocidos de la Formación Potrerillos incluyen numerosas especies nominales de peces actinopterigios (v. Rusconi, 1946a y b; Báez et al, op.cit. ), Colbertosaurus un cinodonte carnívoro (Minoprio, 1954), y un reptil aetosaurio (Romer, 1960). La fauna de vertebrados contenida en capas de la Formación Cacheuta incluye peces actinopterigios (Rusconi, 1947; 1948; 1949b y c; Báez et al, op.cit.), anfibios temnospóndilos (estudiados en el presente trabajo de Tesis) y un reptil arcosauromorfo de género Cuyosuchus (Reig, 1961). No se conocen registros de vertebrados en capas de la Formación Río Blanco. Sin embargo, recientemente, Toledo (1987) consideró que un ejemplar de anfibio temnospóndilo exhumado por Rusconi, y que constituye el ejemplar tipo de Chigutisaurus tenax (Rusconi, 1951), proviene de las sedimentitas por él referidas a la Formación Río Blanco.

# METODOLOGIA

## I) PREPARACION DE LOS MATERIALES

Los materiales utilizados en el presente trabajo de tesis habían sido previamente preparados aunque algunos muy parcialmente. Debido a esto, y dada la necesidad de realizar un análisis más detallado de los ejemplares, fue necesario no sólo repararlos mecánicamente sino que además se recurrió a técnicas alternativas. Para esto último se puso a punto una de las técnicas de preparación con ácido, suministrada a la autora por el Sr. Omar Molina, Jefe de Técnicos de Preparación de la División Paleontología de Vertebrados del Museo de Ciencias Naturales de La Plata.

El uso de métodos químicos en la preparación de fósiles está ampliamente difundida, pero es necesaria una cuidadosa regulación del método (concentraciones de ácido y tiempo de exposición al mismo) para cada matrix en particular.

El ácido utilizado en este caso fue el ácido tioglicólico, dado el carácter ferruginoso de la matrix. El mismo se utiliza en una solución al 5% en agua deionizada y 0.9 % de ortofosfato de calcio. El ph de la solución oscila entre 2.2 y 3. La pieza a preparar fue sumergida en baños en la solución ácida de 3 a 4 horas con posteriores lavados en agua corriente de 24 horas. Posteriormente, se procedió al secado del material al aire por espacio de 36 horas. Luego que el material estuvo seco se procedió a remover la capa de sedimento atacada por el ácido. Para ello se utilizó un método mecánico que actúa con polvo abrasivo (en este caso óxido de aluminio) vehiculizado por aire a presión. Durante cada ciclo se desprendieron del fósil entre 1 a 2 mm de sedimento. A medida que el hueso fósil fue quedando al descubierto, se lo protegió con laca acrílica y cera siliconada para evitar la agresión de la solución ácida en los baños posteriores.

## II) MARCO TEORICO DEL ANALISIS

El presente trabajo se enmarca en la metodología sistemática conocida como Sistemática Filogenética. La Sistemática Filogenética trata de establecer las relaciones filogenéticas (genealógicas) entre grupos de organismos y producir una clasificación que refleje dichas interrelaciones (v. Hennig, 1966; Wiley, 1981). Dicha metodología, también conocida como cladismo, opera basándose en el principio de reconocer grupos estrictamente monofiléticos usualmente conocidos como clados (Schoch, 1986). Un grupo de organismos es monofilético si incluye sólo y a todos los descendientes de un único ancestro común y a este último (Farris, 1974). Esta premisa básica permite diferenciar a un grupo monofilético de aquéllos parafiléticos (grupo que no incluye a todos los descendientes de un ancestro común) y polifiléticos (grupo que incluye una serie de miembros que no comparten un único ancestro común) (Schoch, 1986).

En un análisis cladístico, los grupos monofiléticos son reconocidos por la posesión de novedades evolutivas o caracteres derivados compartidos (sinapomorfías). Aquellas características que son compartidas por miembros fuera del grupo, de forma tal que definen un grupo monofilético a un nivel más inclusivo, se denominan simplesiomorfías (caracteres primitivos compartidos) (Schoch, op.cit.). De esta forma es evidente que dependiendo del nivel de análisis en que se esté trabajando, un determinado carácter podrá ser una sinapomorfía o bien una simplesiomorfía. En general, el término apomorfía se refiere a un carácter derivado y plesiomorfía a un carácter primitivo de un determinado organismo. A su vez, el término sinapomorfía y simplesiomorfía se refieren a caracteres derivados o primitivos compartidos por dos o más organismos, respectivamente.

Uno de los mayores problemas para los filogenetistas es el distinguir los estados del carácter primitivos de los derivados a un determinados nivel de relaciones, de forma tal de obtener un morfocloro de dos o más estados para un carácter. Las metodologías más usadas son: el principio de comparación del grupo interno (ingroup), comparación con el grupo externo (outgroup), el uso de secuencias ontogenéticas ("método ontogenético") y el método paleontológico (Schoch, 1986). En el presente trabajo se ha utilizado el criterio del grupo externo (outgroup) para identificar sinapomorfías (v. Wiley, 1987). Este criterio

establece que dado un determinado carácter con dos estados, dentro de un grupo monofilético, la condición que se registra en el grupo externo es la primitiva, mientras que la que ocurre únicamente dentro del grupo interno (grupo bajo análisis) es la condición derivada (Wiley, 1981). La principal objeción a esta metodología es su dependencia de una o varias hipótesis de agrupamiento preexistentes (Panchen, 1992).

La hipótesis de relaciones filogenética preferida, frente a otras alternativas, es aquella que está basada en la distribución congruente del mayor número de caracteres independientes, y que al mismo tiempo requiere el menor número ad hoc de hipótesis de homoplasia (reversiones y convergencias), es decir la más parsimoniosa (sensu el principio de parsimonia, v. Popper, 1985). De acuerdo a Wiley (1987), el árbol preferido, frente a otros alternativos, es aquél que es globalmente más parsimonioso (v. Maddison et al., 1984).

En el presente trabajo de Tesis se ha trabajado con el programa de computación "Hennig86" (versión 1.5) para el análisis filogenético y las hipótesis de relaciones son presentadas en diagramas ramificados dicotómicos (cladogramas). Los caracteres, tratados como independientes, no fueron pesados y fueron codificados como binarios.

# DESCRIPCION DE LOS MATERIALES

## I)1. PELOROCEPHALUS MENDOZENSIS CABRERA, 1944

(FIGURAS 1-3)

El ejemplar tipo (MLP 44-VII-5-1) está constituido por parte del cráneo, la mandíbula y algunos fragmentos de elementos postcraneanos (parte del húmero derecho, trozos de vértebras y costillas). El material, en general, se encuentra muy mal conservado ya que del cráneo sólo se ha preservado la región palatina, en vista dorsal, y prácticamente no es posible distinguir suturas entre los huesos tanto del cráneo como de la mandíbula (Fig. 1).

### **TABLA CRANEANA**

Dado el proceso erosivo sufrido por el ejemplar, la tabla craneana prácticamente se ha perdido en su totalidad. Aparentemente, algún elemento ha quedado superpuesto a los huesos del paladar, pero no ha sido posible identificarlo. Restos de los márgenes posterolaterales (cuadradoyugales y cuadrados?) de la tabla se han preservado parcialmente lo que permiten delinear la forma general del cráneo, ancho y parabólico.

### **REGION OCCIPITAL**

De los elementos correspondientes a la región occipital, sólo se conservan parcialmente los exoccipitales, incluyendo a los cóndilos. Los cóndilos son pequeños, redondeados y están relativamente juntos. La porción subótica del exoccipital es elongada anteroposteriormente, de forma tal que los cóndilos se encuentran proyectados posteriormente (Fig. 2).

## REGION PALATINA

En líneas generales, las vacuidades interpterigoideas son amplias y cuadrangulares, mientras que las fosas subtemporales poseen la característica forma de gota (Fig. 2). Es posible observar la presencia de una única abertura palatal anterior, de forma arriñonada, donde los premaxilares forman una corta proyección posterior al interior de la abertura. Las aberturas nasales internas son pequeñas y de contorno triangular. El paraesfenoides, de cuerpo aparentemente hexagonal, presenta una apófisis cultriforme delgada de bordes paralelos. Al encontrarse la misma rota en algunos tramos es posible ver en el sedimento subyacente la marca de una carena longitudinal que la recorre medialmente. Dicha carena se hace menos marcada anteriormente. A pesar de que no son visibles las suturas entre los distintos huesos, por la presencia de fracturas o desniveles entre los mismos, es posible estimar el recorrido de algunas suturas. El contacto entre la apófisis cultriforme y los vómeres se produce a la altura del borde anterior de las vacuidades y la apófisis encaja dentro de una foseta formada entre los vómeres. El otro contacto que es posible delinear es aquél entre el cuerpo del paraesfenoides y los exoccipitales, y entre éstos últimos y los pterigoides entre los cuales existe un amplio contacto. Las ramas palatinas de los pterigoides son convexas de forma tal que en vista ventral presentarían su superficie cóncava, con el borde externo más proyectado ventralmente que el interno. Las ramas del pterigoides que se dirigen al cuadrado, aunque sólo se ha conservado la porción más proximal de ambas, se puede observar que las mismas presentan una fuerte torsión ventral.

## DENTACION

Es posible observar los dientes que forman parte de la hilera marginal que se dispone sobre maxilares y premaxilares. Los dientes son estriados y se disponen irregularmente. El tamaño de los dientes oscila entre los 5 mm y 6.5 mm de longitud disminuyendo de tamaño hacia la parte más posterior de la serie. El número aproximado de dientes es de 80. No es posible constatar la presencia de elementos de la hilera palatina, dada la forma de preservación del ejemplar.



## **MANDIBULA**

A pesar de encontrarse en mejores condiciones que el cráneo, no es posible reconocer suturas. La mandíbula, de contorno elíptico al igual que el cráneo, se encuentra comprimida lateralmente haciéndose más espesa posteriormente, hacia la región de la fosa aductora, y anteriormente, en la zona de la sínfisis mandibular (Fig. 3). En la superficie lingual de la hemimandíbula izquierda es posible observar restos del foramen meckeliano posterior. El mismo se ubica al nivel del borde anterior de la fosa aductora. No es posible observar la presencia del foramen meckeliano anterior como así tampoco de foramen cordatimpánico. En ambas hemimandíbulas, en especial del lado derecho, el área postglenoidea tiene buen desarrollo, aunque se encuentra muy deteriorada de forma tal que no se puede determinar los huesos que la conforman.

## **DENTICION**

De la mayoría de los dientes sólo se conservan sus bases. Los dientes se disponen formando una hilera marginal (de aproximadamente 40 dientes por hemimandíbula) sobre el dentario y dos cortas hileras sobre el espesamiento de la sínfisis. Dichas hileras sinfisiarias están formadas: (de adelante hacia atrás) la primera por cuatro dientes algo más robustos que los de la hilera marginal, y la segunda (la más interna) por seis dientes de sección similar a los de la hilera marginal.

TABLA 1  
MEDIDAS Y PROPORCIONES DEL CRANEO.

Welles y Estes (1969) en su revisión de los braquiópodos, presentaron una tabla de medidas y proporciones del cráneo de dichos temnospóndilos. Con un propósito comparativo, se efectuaron las mismas mediciones y se calcularon los mismos índices para cada ejemplar estudiado en la presente tesis. Es importante aclarar, que para cada caso las mediciones son aproximadas y se proporcionan aquéllas que pudieron ser tomadas dado el estado de preservación de cada ejemplar.

**A)MEDIDAS (en mm)**

-Ancho del cráneo a través del los cuadradoyugales (B)	240
-Largo de los vómeres (E)	30
-Largo del cuerpo del pterigoides (Q)	45
-Ancho del paladar a través del cuerpo de los pterigoides (R)	160
-Largo de las vacuidades interpterigoideas (Y)	115
-Ancho de las vacuidades interpterigoideas (Z)	47

**B)PROPORCIONES**

Q/R= 28    Z/Y= 41

TABLA 2  
MEDIDAS Y PROPORCIONES DE LA MANDIBULA

La medidas y proporciones de la mandíbula que se presentan para cada uno de los ejemplares estudiados en la presente tesis, fueron tomados teniendo en cuenta el modelo propuesto por Jupp y Warren (1986)

1) Forma de la sección de la sínfisis:

p= 24mm      p:o= 2  
o= 12mm

2) Forma de la sección de la mandíbula entre el punto medio entre la sínfisis y el borde anterior de la fosa aductora:

q= 16 mm      q:r = 1,4  
r= 11mm

3) Longitud del foramen meckeliano posterior en relación a la longitud de la fosa aductora:

f= 14mm      f:e = 0.22  
e= 65mm

## 1)2. DISCUSION

En esta sección se destacan las diferencias más significativas entre la descripción original y la nueva descripción antes expuesta.

### **REGION OCCIPITAL**

Cabrera (1944) compara al nuevo género y especie con el género de braquiopoideo sudafricano Batrachosuchus (Broom, 1913), notando, entre otras cosas, una semejanza entre ambos en cuanto a la "parte posterior" del cráneo. Esta semejanza es la que se reconoce en la redesccripción como la elongación anteroposterior de los procesos subóticos de los exoccipitales. Este alargamiento produce la proyección posterior de los cóndilos occipitales, característico de los braquiopoideos (v. Watson, 1956; Cosgriff, 1974; Warren, 1981).

### **REGION PALATINA**

En el trabajo original (Cabrera, 1944) no se reconoce la presencia de una carena media ventral en la apófisis cultriforme del paraesfenoides, a pesar de encontrarse parcialmente delineada en la figura 2 del trabajo de Cabrera (op.cit.). En la misma figura y descripción, se menciona la presencia de un par de forámenes en vómeres y otro en el palatino izquierdo (junto a la abertura nasal), que, según Cabrera, representarían zonas ocupadas por las bases de colmillos. Al preparar el material, se pudo constatar que dichos forámenes formaban parte de zonas del paladar donde no hay hueso preservado.

## II) OTUMINISAURUS LIMENSIS RUSCONI, 1948a

El ejemplar tipo de Otuminisaurus limensis (MCNA N° 2500) se encuentra perdido, por lo cual la revisión del taxón se ha basado en la información bibliográfica existente (Rusconi, 1948a; 1951).

Dado que ambas descripciones son bastante limitadas lo mismo que la única ilustración disponible (Rusconi, op.cit.) pocas observaciones pueden hacerse del material. La forma triangular del cráneo (comprimida y alta), mencionada por Rusconi (1951) como un carácter de este taxón, presenta ciertas dudas. En su trabajo anterior (1948a) el mismo autor menciona el importante aplastamiento lateral que presenta el cráneo, por lo que no es posible saber si la forma craneana aludida es producto de la deformación post mortem o en realidad es una característica propia del ejemplar. La ornamentación, pobremente preservada, estaba formada por crestas alargadas que radiaban desde el centro de osificación del hueso. La órbita, aparentemente bastante pequeña con respecto a la longitud craneana (18 mm de diámetro), era circular y ubicada lateralmente en el punto medio de la tabla. El patrón de ornamentación que presenta el ejemplar sugeriría que puede tratarse de un individuo juvenil (e.g. Shishkin, 1987; Warren y Hutchinson, 1988). Sin embargo, aunque el aparentemente pequeño tamaño relativo de las órbitas no permite ser más taxativo con dicha afirmación, dado que los estadios inmaduros se caracterizan por una gran amplitud relativa de las órbitas. La dentición conservada estaba formada por dientes estriados de aproximadamente 5 mm de longitud. La mandíbula, ornamentada en su cara labial, conservaba 18 dientes estriados, comprimidos lateralmente y bastante separados entre ellos.

### III)1.1 CHIGUTISAURUS TUNUYANENSIS RUSCONI 1948a

(FIGURAS 4-13)

El material tipo (MCNA N° 2660) consistía en un cráneo bastante completo y un fragmento de mandíbula correspondiente a la mitad posterior de la hemimandíbula izquierda. Así mismo el autor, en su publicación de 1951, asignó al mismo taxón un resto de atlas (MCNA N° 2678), gran parte de un esqueleto postcraneano (MCNA N° 2669) y dos cráneos muy incompletos pertenecientes a individuos "juveniles" (MCNA N° 2675 y 2677). El material postcraneano (MCNA N° 2669) fue estudiado posteriormente por Reig (1961) quien lo asigna a un reptil tecodonte. Sobre los ejemplares "juveniles" (el N° 2677 se encuentra perdido), dado su estado de conservación, no es posible emitir juicio. El ejemplar tipo sufrió desde su descripción (Rusconi, 1948a; 1951) un notable deterioro. El material se encuentra actualmente destruido y aunque en el curso del presente trabajo se intentó una restauración, gran parte de la región anterior del cráneo y la región de la mejilla izquierda (cuadrado, cuadrado yugal, pterigoides) se han perdido (Fig. 4, 5 y 6). Por otra parte, no se distinguen suturas y en muchas partes no se conserva el hueso, quedando sólo un molde del mismo en el sedimento.

#### **TABLA CRANEANA**

De la tabla craneana sólo se conservan restos casi completos del tabular derecho, parte del supratemporal y escamosal del mismo lado, la porción más posterior de los posparietales y el extremo distal del tabular izquierdo (Fig. 4). Existe una porción grande de sedimento que conserva la impresión de algunos huesos de la tabla craneana. Estas impresiones permiten observar el molde de la ornamentación de los huesos que ocuparían, en parte, la línea media de la tabla (nasales, frontales y parietales). De acuerdo a lo que se observa, la ornamentación está formada por crestas anastomosadas que delimitan oquedades. Dichas oquedades son redondas en la zona central de cada hueso (centro de osificación), alargándose el dibujo radialmente hacia la periferia. No

es posible constatar la presencia de surcos sensoriales.

Se puede observar parte del borde posterior y medial de la órbita izquierda. La forma del mismo indica que las órbitas eran levemente ovals y pequeñas con respecto al tamaño de la tabla (ver Tabla 1 índice U:L). De posición dorsolateral, se ubicaban en la mitad anterior de la tabla. No se conservan restos de las aberturas nasales externas, como así tampoco del foramen pineal.

El borde posterior de la tabla es cóncavo (posparietales y tabulares) (Fig. 9). Los tabulares forman dos proyecciones caudales de contorno triangular denominadas cuernos tabulares. Los posparietales acompañan a los tabulares en la formación de dichas proyecciones en su margen interno. En vista dorsal, mientras que el borde medial de cada cuerno tabular presenta una pendiente suave, por el contrario el borde externo del tabular es prácticamente perpendicular al borde posterior de la tabla. Este borde externo del cuerno tabular junto con el extremo posterior del escamosal delimitan la muesca ótica. Esta muesca es amplia y poco profunda en sentido anteroposterior. En el borde interno de la muesca ótica puede observarse, del lado izquierdo, vestigios de proceso postescamosal del escamoso.

## **REGION OCCIPITAL**

Ambos exoccipitales están prácticamente completos (Fig. 10). Desarrollan cada uno un cóndilo pequeño, redondeado y bastante próximo a su homólogo. Los cóndilos se proyectan posteriormente, lo cual sumado a la forma del exoccipital produce que el occiput presente, en vista lateral, pendiente posterior. Del cuerpo de cada exoccipital se desarrollan tres procesos: el proceso lamelar, el proceso vertical y el proceso paraoccipital. Ambos procesos lamelares, dirigidos posteromedialmente, se encuentran rotos muy cerca de sus bases, las cuales son de contorno triangular. De acuerdo al tamaño de la misma se puede determinar que dichos procesos estaban bien desarrollados, y que entre ambos limitaban ventralmente una amplia fosa supraoccipital, elongada en sentido horizontal. Por debajo de esta fosa y confluyendo con la misma se encuentra el foramen magnum. El proceso vertical, en parte superpuesto dorsalmente al cóndilo, contacta dorsalmente con la porción descendente del proceso vertical del posparietal. El proceso vertical es muy corto, ancho y está dirigido hacia

adelante. El proceso paraoccipital es robusto, cilíndrico, y se ubica externamente al proceso vertical formando con éste un ángulo casi recto. La porción exoccipital del proceso paraoccipital se dirige posterolateralmente y contacta dorsalmente con la porción tabular descendente de dicho proceso. Esta última se origina casi en la base del cuerno tabular de forma tal que el extremo distal del cuerno se encuentra libre. Entre los procesos vertical y paraoccipital se ubica la fosa postemporal. La misma es oval con su eje mayor prácticamente horizontal. Sólo se puede observar un foramen sobre cada exoccipital, externamente a la base del cóndilo, que correspondería al par craneano X. Este foramen es grande y oval (aproximadamente 9 mm de longitud).

Gran parte de los pterigoides se ha perdido, especialmente el del lado derecho donde sólo se conserva parte del cuerpo de dicho hueso y su rama ascendente en forma de molde en el sedimento. Del lado izquierdo se conserva el cuerpo del pterigoides y un fragmento de la rama que se dirige al cuadrado (=rama cuadrada). Debido a una amplia fractura del cráneo, es posible observar la estructura de la rama ascendente. El cuerpo del pterigoides forma el piso de la fosa estapedial (sensu Colbert & Cosgriff, 1974; =fosa pteroccipital de Cosgriff, 1974) mientras que su rama ascendente la rodea anterolateralmente. A pesar de estar muy mal conservada es posible observar restos de la cresta subestapedial (sensu Warren & Hutchinson, 1983). La misma se interna dentro de la fosa estapedial, mide aproximadamente 5 mm de espesor y disminuye de altura al internarse dentro de la fosa estapedial. La cresta estapedial divide a la fosa estapedial en dos: la fosa estapedial propiamente dicha, externamente a la cresta, y la fosa subestapedial (sensu Warren & Hutchinson, op. cit.) internamente a la misma. Como antes se mencionó, la rama ascendente rodea lateroanteriormente a esta fosa. Se trata de una delgada lámina de hueso, que se espesa cerca del final de su recorrido para luego adelgazarse nuevamente. Desde su contacto con la porción descendente del escamosal, la rama ascendente se abre en forma de abanico delineando, en vista dorsal, una curva abierta que finaliza aproximadamente al mismo nivel y por delante de la cresta subestapedial. Se puede observar que el extremo medial de la lámina se encuentra apoyado sobre un corto fragmento cilíndrico que correspondería a parte del stapes. Dicho fragmento está ubicado casi perpendicular al plano sagital del cráneo, y aparentemente se encuentra in situ. En cuanto a la rama del pterigoides que se dirige al cuadrado (=rama cuadrada) se conserva un



fragmento que se encuentra yuxtapuesto a una extensión dorsal del cuadrado. La forma del fragmento de la rama cuadrada permite inferir la fuerte torsión ventral que presentaba dicha porción del pterigoides. Las porciones occipitales del escamosal, cuadrado yugal y cuadrado no se han conservado del lado derecho del cráneo, mientras que del lado izquierdo sólo se conservan restos muy fragmentarios y en algunos casos únicamente moldes de los mismos. A pesar de lo antes mencionado, se puede constatar la ausencia de fisura palatocuadrada y la presencia de concavidad escamoso-cuadradoyugal.

## **REGION PALATINA**

Su conservación es muy fragmentaria y como en el resto de los huesos del cráneo no se distinguen suturas (Fig. 11). Las vacuidades interpterigoideas son más o menos cuadrangulares, con el extremo anterior más expandido que el posterior. La fosa subtemporal, sólo preservada parcialmente del lado izquierdo, es amplia y de forma oval. El paraesfenoides ocupa la zona central posterior del paladar. Su cuerpo, de forma hexagonal, presenta un reborde en forma de arco que lo recorre de lado a lado y que se continúa aparentemente hacia ambos lados en el cuerpo de los pterigoides. En dicho reborde el paladar presenta un fuerte cambio de pendiente que representaría una zona de inserción muscular. De la apófisis cultriforme del paraesfenoides sólo se ha preservado un pequeño fragmento de su región media (Fig. 7). Dicha apófisis sería relativamente ancha, chata y presenta rastros de haber poseído una carena media ventral que la recorría longitudinalmente. Debido a la forma que presentan los exoccipitales, la sutura entre estos huesos y el cuerpo del paraesfenoides sería visible en vista palatina. Como antes se mencionó, el cuerpo de los pterigoides presentaría al igual que el paraesfenoides, un marcado reborde de inserción muscular, aunque es muy difícil delinear con certeza su recorrido ya que los pterigoides se encuentran muy fracturados. La rama palatina del pterigoides se ha conservado sólo fragmentariamente del lado izquierdo, y en gran parte como un molde. Su superficie es cóncava, con su borde externo más proyectado ventralmente que el interno. Del borde anterolateral del paladar se ha preservado un fragmento que correspondería a parte del ectopterigoides, palatino, vómer y maxilar izquierdos, aunque no se observan suturas y parte de los huesos sólo han quedado como

moldes moldes · Fig. 7). En dicho fragmento se puede observar la abertura nasal interna, de forma oval (aproximadamente 20 mm de longitud), la cual estaría rodeada por el vómer anteriormente, el palatino posteriormente y, supuestamente, por el maxilar por fuera. Por detrás de dicha abertura se han conservado dos hileras paralelas de dientes que corresponden a parte de la hilera marginal (sobre el maxilar) y parte de la hilera palatina (aparentemente sobre palatino y parte del ectopterigoides).

## **DENTACION**

Los dientes que se han conservado, muy fragmentarios, corresponden a un corto fragmento de la hilera marginal y de la hilera palatina. Los dientes son estriados, comprimidos lateralmente y curvados levemente hacia el interior de la boca. En ambas hileras el tamaño de los dientes es muy similar (aproximadamente unos 7 mm de altura y entre 2 o 3 mm de sección basal máxima). En la hilera palatina se observa la presencia de un colmillo (de aproximadamente 7 mm de sección basal máxima). Dada su ubicación, el mismo correspondería a uno de los elementos del palatino.

TABLA 1  
MEDIDAS Y PROPORCIONES DEL CRANEO

**A)MEDIDAS (en mm)**

-Ancho del cráneo a través del los cuadradoyugales (B)	340
-Largo de la mitad del cráneo por detrás de la órbita (D)	110
-Altura del cráneo a nivel del paraesfenoides (H)	40
-Largo de la tabla craneana (L)	250
-Largo del cuerpo del peterigoides (Q)	40
-Largo de la órbita (U)	50
-Ancho de las vacuidades interpterigoideas (Z)	75

**B)PROPORCIONES**

B/L= 136   D/L= 44   H/B= 11   U/L= 20

## MANDIBULA

El fragmento conservado corresponde a la la porción medio-posterior de la hemimandíbula izquierda (Fig. 8). La mayor parte de las suturas no se distinguen.

En líneas generales, la mandíbula es comprimida lateralmente haciéndose más robusta hacia la región glenoidea y vuelve a angostarse en la zona postglenoidea (Fig. 12 y 13).

La zona labial se encuentra fuertemente ornamentada aunque por encima del canal oral el dentario no se encuentra ornamentado. Dicho canal oral corre por debajo de la hilera dentaria, sobre el hueso dentario, extendiéndose posteriormente hasta el área postglenoidea. Es importante destacar el gran desarrollo que presenta el canal oral el que forma directamente un escalón por debajo de la hilera dentaria. No se han conservado rastros del canal mandibular. En vista lingual se puede distinguir la presencia de un surco que corre longitudinalmente a la base de los coronoides. También lingualmente y por debajo de la zona articular se ubica el foramen cordatimpánico, por donde llega desde la zona ventral, una sutura que podría, o bien corresponder a la sutura articular-angular, o a la angular-prearticular. De acuerdo con esto último, no es posible afirmar si la cara lingual del área posglenoidea está formada por el articular o bien por una extensión posterior del prearticular. El angular se extiende posteriormente en la parte ventral del área postglenoidea, mientras que el surangular ocuparía la porción labial-dorsal del área. Aproximadamente en la línea media de la superficie dorsal del área postglenoidea se observa una delgada carena longitudinal que, aparentemente, corre sobre una sutura. Dicha sutura podría corresponder a la aquélla entre el articular y el surangular, o bien, si es el prearticular el que forma la cara lingual del área postglenoidea, dicha sutura sería entre los huesos prearticular y surangular.

El foramen meckeliano posterior, de forma oval y de aproximadamente 25 mm de longitud, se ubica cerca del borde ventral de la rama a la altura del extremo anterior de la fosa aductora. La fosa aductora, también de forma oval, presenta su pared labial notoriamente más elevada que su pared lingual.

## DENTICION

Se han preservado alrededor de 20 dientes sobre el fragmento, de manera tal que la mandíbula completa portaría aproximadamente unos 80 dientes. Los mismos, de aspecto similar a los que se encuentran sobre el fragmento de maxilar, son de pequeño tamaño (aproximadamente 8 mm de altura) y se encuentran bastante juntos. No se observan dientes sobre los huesos coronoides, aunque el coronoide posterior se encuentra bastante deteriorado.

TABLA 2  
MEDIDAS Y PROPORCIONES DE LA MANDIBULA

1) Forma de la sección de la mandíbula entre el punto medio entre la sínfisis y el borde anterior de la fosa aductora:

$$q = 24 \text{ mm} \quad q:r = 1,2$$

$$r = 20 \text{ mm}$$

2) Forma de la sección del área postglenoidea justo por detrás del borde posterior del área glenoidea:

$$t = 26 \text{ mm} \quad t:s = 1,1$$

$$s = 23 \text{ mm}$$

3) Alturas de de las paredes labial y lingual en el punto medio de la fosa aductora:

$$n = 20 \text{ mm} \quad m:n = 0.5$$

$$m = 42 \text{ mm}$$

4) Longitud del foramen meckeliano posterior en relación a la longitud de la fosa aductora:

$$f = 26 \text{ mm} \quad f:e = 0.28$$

$$e = 90 \text{ mm}$$

### III)1.2 MATERIAL PARATIPO

El material (MCNA 2658) consistía en un fragmento de atlas que hasta ahora no ha sido localizado. El mismo estaba representado por la mitad derecha del cuerpo del atlas y la respectiva base del arco neural. Teniendo en cuenta que Rusconi menciona que el material fue exhumado en el mismo yacimiento que el holotipo (MCNA N° 2660) y que las proporciones de las carillas articulares coinciden con el tamaño de los cóndilos, esto sugeriría que puede tratarse del atlas del mismo ejemplar. De acuerdo a la figura presentada por Rusconi en su descripción (1951, pag.89 fig.8), la carilla articular para el cóndilo era cóncava, oval con su eje mayor de posición dorsoventral. También podía observarse que el cuerpo vertebral, a pesar de que se encontraba posteriormente deteriorado según Rusconi, era bastante corto anteroposteriormente. El fragmento de la base del arco neural que se conservaba presentaba una sección notoriamente comprimida lateralmente. Rusconi señaló, entre otras cosas, que el borde posteroventral del cuerpo vertebral se proyectaba más ventralmente que el borde ánteroventral.

Rusconi presentó con la descripción una tabla de medidas del fragmento que son las siguientes:

- a) "Altura de la cavidad glenoides anterior = 33mm."
- b) "Altura total sobre el borde posterior = 38mm."
- c) "Diámetro antpóst. máximo del cuerpo (abajo) = 23mm."
- d) "Diámetro transv. máximo probable del atlas, medido entre los bordes laterales de la cara anterior = 60mm."

## III)2. DISCUSION

En esta sección se destacan las diferencias más significativas entre la descripción original de Rusconi (1951) y la realizada en el presente trabajo. Estas diferencias se refieren a no sólo a una distinta interpretación de estructuras, sino también a la cantidad de información. Sin embargo, el deterioro sufrido por el material ha impedido corroborar o discutir muchos de los caracteres señalados originalmente por Rusconi, ya que las partes correspondientes no existen en la actualidad.

### **TABLA CRANEANA**

De acuerdo a las observaciones realizadas por la autora, la ornamentación de los huesos de la tabla craneana no difiere del patrón de crestas y oquedades observado en otros temnospóndilos mesozoicos. Sin embargo, Rusconi la describió como "pozuelos de diferentes tamaños" y la figuró prácticamente uniforme en toda la tabla. Dicho autor pudo observar la abertura nasal externa izquierda, no conservada actualmente, destacando la elevación del borde posterior de la misma. Por detrás y lateralmente a dicha abertura Rusconi figuró restos del surco sensorial supraorbital, confundido en el texto con el suborbital (1951, pag. 76). Dicho autor destacó como una característica del ejemplar, la presencia de una marcada depresión triangular en la zona ocupada por los parietales y postparietales. Al reestudiarse el material, se pudo constatar que en realidad la zona se encuentra rota y hundida, lo cual deforma notoriamente a la tabla en su zona medio-posterior. Los cuernos tabulares fueron interpretados como angostas proyecciones laterales. En realidad, el borde externo y medial de cada cuerno se encuentra roto al igual que el borde posterior de los posparietales. Todo esto lleva a interpretar erróneamente la forma de los cuernos que son mucho más anchos y triangulares que lo supuesto originalmente. Por otra parte, Rusconi mencionó la presencia de proceso postcuadradoyugal (= proceso postcuadratum de Rusconi) en el cuadradoyugal el cual se encuentra actualmente roto.



## **REGION PALATINA**

De acuerdo al trabajo de Rusconi, tanto la región anterior del paladar (premaxilares, maxilares y vómeres) como la zona correspondiente a la mejilla izquierda (cuadrado, cuadradoyugal, y parte del pterigoides) estaban preservadas en el holotipo. Actualmente tales regiones del cráneo no están conservadas en el ejemplar.

Las diferencias de interpretación más importantes en esta región craneana radican en la conformación de los cuernos tabulares, del paraesfenoides y del cuerpo del pterigoides. Los cuernos tabulares se encuentran en realidad más separados entre sí y con su extremo distal libre, en lugar de estar totalmente sostenidos por los procesos paraoccipitales. En cuanto al paraesfenoides, se descarta la presencia de "relieves" sobre su cuerpo y el fragmento conservado de la apófisis cultriforme presenta un importante aplastamiento por lo que la misma sería notoriamente más angosta que lo figurado en la descripción original. Asimismo no fue señalada la carena media ventral que puede observarse sobre el fragmento de apófisis. En lo que respecta al cuerpo del pterigoides, Rusconi reconoció la presencia de una lámina que curvaba ventralmente denominada por él como "lámina entopterigoidea lateralis" y a su proyección ventral como "proceso entopterigoideus lateralis". El autor destaca que dicha estructura sería un rasgo natural y no el resultado de una fractura. Sin embargo, más adelante en el texto reconoció que por la ausencia de dicha estructura en otros "laberintodontes" observados por él, se trataría de un "caso accidental". El reestudio del material, ha permitido constatar que esa zona se encuentra particularmente fracturada y deformada, de forma tal que existen desplazamientos dorsoventrales entre distintos fragmentos del pterigoides. Por lo que se concluye que en realidad la estructura mencionada por Rusconi no refleja una característica natural del ejemplar.

## **REGION OCCIPITAL**

En la figura de la región occipital presentada por Rusconi (pag.81, fig.6) los cóndilos occipitales tienen la cara articular proporcionalmente más pequeña y redondeada de lo que puede observarse en el ejemplar. En la misma

figura, el proceso paraoccipital es notoriamente más robusto de lo que en realidad es, y el proceso vertical presenta un "foramen supracondyloideus" que no se observa en el ejemplar. En cuanto al proceso lamelar, no es mencionado ni figurado por Rusconi quien, en cambio, destaca que el foramen magnum posee un "contorno complicado", ya que lo integra a la fosa supraoccipital. El "foramen postentopterygoideus" de la descripción original corresponde al foramen para el par craneal X. La fosa posttemporal (= fenestra pterygoidea interna de Rusconi) es en realidad bastante más amplia que lo figurado en el trabajo original debido, como anteriormente se mencionara, a la mayor delgadez del proceso paraoccipital. La fosa estapedial (=fenestra entopterygoidea externa de Rusconi) es también mucho más amplia a lo figurado (Rusconi, op.cit.). La misma se encuentra rodeada por los huesos pterigoides y exoccipital y no por el pterigoides y cuadrado como se menciona en el texto original. Por otra parte, Rusconi (1951) no menciona ni figura la cresta subestapedial, la fosa subestapedial, la rama ascendente del pterigoides y la concavidad escamoso-cuadradoyugal.

## DENTICION

Rusconi (1951) mencionó la presencia de tres series dentales diferentes, ya que separa a los colmillos en una serie diferente a la de la palatal. Debido a que la redesccripción del ejemplar se ve limitada por pérdida de elementos craneanos, lo que se ha conservado de la dentición craneana al menos no difiere de lo descrito por Rusconi.

En la redesccripción del holotipo presentada en este trabajo se tomaron mediciones del ejemplar. Las mismas no son comparables a aquellas presentadas por Rusconi (1951, pag.115). No obstante, se han revisado las mediciones tomadas por dicho autor en los casos que el estado del material lo ha permitido y teniendo en cuenta su deformación.

Vista palatina:

"Longitud craneana (desde el premaxilar a la parte posterior de los cóndilos occipitales)= 300 mm". La misma es en realidad de 280 mm.

"Diámetro transversal máximo= 360 mm aproximadamente". Tomando en cuenta que en realidad se trata el ancho máximo del cráneo a través de los

cuadrado yugales, la medida es de 340 mm.

Vista dorsal:

"Distancia del borde posterior de la órbita al borde posterior del cóndilo occipital (línea oblicua)= 185 mm aproximadamente". La misma sería de 165 mm.

## **MANDIBULA**

La mayor parte de las suturas que describe y figura Rusconi (1951, pags. 82-89, fig. 7) no han podido ser reconocidas, siendo algunas dudosas ya que tienen una posición que no es concordante con lo observado en otros temnospóndilos mesozoicos (ver Jupp y Warren, 1986).

Rusconi, describió y figuró en vista labial un foramen por debajo del borde posterior de la fosa glenoidea, denominado por él "infraglenoideus externus" y al que "otros autores denominaron chorda timpánico externo" (sic). No se observa la presencia de dicho foramen, el cual además no se conoce en otros temnospóndilos mesozoicos. En vista lingual se observa el foramen corda timpánico que se ubica sobre la sutura entre el hueso angular y el articular (= retroarticular de Rusconi). Es importante señalar que el hueso que Rusconi nombró como "intercoracoideus" se trata del intercoronoideo, siendo el mismo hueso que previamente denominó erróneamente como "interpterigoides". El área postglenoidea (= proceso retroarticular de Rusconi) según Rusconi estaba constituida por el hueso "retroglenoideo", aparentemente en posición labiodorsal, y el hueso "retroarticular", en posición lingual. Estos elementos en realidad no existen como huesos individuales en ninguna mandíbula conocida de temnospóndilo. Cuando existe un área postglenoidea desarrollada, el área puede estar formada por la prolongación posterior del articular y el surangular, y en algunos casos incluso por el angular y el prearticular (ver Jupp y Warren, op.cit.). En este caso en particular el área está formada por el surangular, articular y angular.

Rusconi presentó la una tabla de medidas del fragmento mandibular, las cuales fueron cotejadas con el material y se presenta el resultado de dicho análisis:

- "Altura de la rama detrás del último diente = 43 mm". Esta medida

estaría tomada en el punto de mayor altura de la rama.

- "Diámetro transversal al mismo nivel = 25 mm". Esta medida sería el ancho de la rama en el mismo punto que la anterior.

- "Ancho de la rama en la parte anterior de la rotura = 28 mm". La forma de medición no es clara, ya que si se toma el extremo anterior de la rama ésta estaría tomada en un punto que en realidad no existe. La otra opción es que se refiera a la rotura posterior de la rama en el área postglenoidea. En ambos casos no es coherente la medida con la tomada en el punto c) debido a que esta última no puede ser menor que cualquiera de los extremos de la mandíbula.

#### IV)1. CHIGUTISAURUS TENAX RUSCONI, 1949a

(FIGURAS 14-23)

La nueva especie del género fue dada a conocer por Rusconi en un trabajo publicado en 1949 (Rusconi, 1949a) donde el autor provee una serie de diferencias entre la nueva especie y Chigutisaurus tunnuyanensis. En un trabajo posterior (Rusconi, 1951) el autor brinda por primera vez una descripción detallada del ejemplar.

El material tipo (MCNA N° 2752) estaba compuesto por un cráneo completo con mandíbula articulada muy bien conservado, un atlas, un axis, dos arcos neurales fusionados a fragmentos del centro vertebral y una costilla cervical (Rusconi, 1951). Todos los elementos postcraneanos se encuentran perdidos. Por las figuras presentadas en el trabajo original (Rusconi, op.cit.) los elementos vertebrales presentan características que ponen en duda su correcta asignación. El atlas presenta una separación entre las carillas articulares y una forma elongada dorsoventralmente que no coinciden con la forma y tamaño de los cóndilos occipitales del holotipo. Por otra parte, el atlas fue figurado con diapófisis, estructura no observada en ningún atlas de temnospóndilo conocido. En cuanto al axis y las vértebras cervicales, dadas sus características, aparentemente no corresponderían a un anfibio temnospóndilo sino a un reptil.

#### **TABLA CRANEANA**

Todos los huesos que la componen presentan ornamentación formada por crestas anastomosadas que delimitan oquedades redondeadas de diverso tamaño (Fig. 14). El dibujo anastomosado con oquedades redondeadas, caracteriza la zona del centro de osificación de cada hueso. El diámetro promedio de dichas oquedades es de 3 mm. Al alejarse de la zona del centro de osificación, el dibujo se alarga y las oquedades se transforman en surcos. Esto se observa principalmente en aquellos huesos de la tabla craneana que ocupan la zona media -frontales y parietales- y especialmente la zona de las mejillas -maxilares, yugales y cuadradoyugales- (Fig. 15). En la zona más posterior de yugales y cuadradoyugales es donde se encuentran las crestas más altas que, en

consecuencia, definen los surcos de mayor tamaño. Sin embargo, no se observan zonas de crecimiento intensivo caracterizadas por el desarrollo de largos surcos. Surcos anchos, de aproximadamente 5 mm de espesor, correspondientes a los canales sensoriales recorren al cráneo en forma longitudinal. Utilizando la nomenclatura de Cosgriff (1974) para los distintos surcos sensoriales se observan: el surco infraorbitario, el surco yugal, el surco supraorbitario y el surco temporal. El surco infraorbitario corre longitudinalmente desde el premaxilar, por debajo de las aberturas nasales externas y la órbita, hasta el hueso yugal, presentando una flexión bien marcada por delante de la órbita. Por detrás de la sutura maxilar-yugal se desarrolla el surco yugal, que termina en el borde posterior del escamoso. El surco supraorbitario bordea interna y posteriormente a las aberturas nasales externas y a la órbita, recorriendo los huesos premaxilares, nasales, prefrontales y postfrontales. En la sutura postfrontal-supratemporal, comienza el surco temporal, que recorre en su longitud al hueso supratemporal y aparentemente finaliza en el límite posterior de dicho hueso. El surco supraorbitario, en especial la parte que rodea a las aberturas nasales, en lugar de ser un surco continuo está formado por grandes hoyos de 5 a 6 mm de diámetro. Parte de los surcos se encuentran interrumpidos, o bien no se observan, como es el caso del surco que une al supraorbitario y al infraorbitario por detrás de la órbita. Esto se puede deber o bien a que algunos huesos de la tabla presenta su superficie algo deteriorada o a que en realidad los surcos no son continuos.

El cráneo es de contorno parabólico (Fig. 18). Las órbitas son relativamente pequeñas, con respecto a la longitud total de la tabla craneana (ver tabla 1 índice U:L) y de forma ligeramente oval. Son de posición dorsolateral ubicándose en la mitad anterior de la tabla craneana. Las aberturas nasales externas son ovaladas, se ubican en el borde anterior de la tabla, y están rodeadas por un reborde bastante prominente formado principalmente por los huesos nasales. No se observa hueso septomaxilar, por lo cual el piso de las aberturas estaría formado por los premaxilares o vómeres.

Los premaxilares son robustos, más o menos cuadrangulares y se angostan dorsoventralmente al alejarse de la línea media del cráneo. Rodean a las aberturas nasales en su borde inferior e interno. Es en este último donde forman un engrosamiento alrededor de la abertura nasal que se hace notorio en el borde superior de las mismas, donde dicho engrosamiento está formado por

los huesos nasales. Los premaxilares se ponen en contacto posteriormente con los maxilares y en su borde dorso medial con los nasales.

Los maxilares son los huesos que portan la hilera marginal de dientes junto con los premaxilares. Son alargados y se ubican en el borde ventral del cráneo. Cada maxilar se extiende desde su sutura con el premaxilar, en el borde posterior de la abertura nasal, hasta su contacto con el yugal. Este último punto se ubica por detrás de la zona de las órbitas y está casi a la misma altura del contacto entre postfrontal y supratemporal. Los maxilares forman el borde más posterior y parte de la base de la abertura nasal correspondiente. Cada maxilar sutura anteriormente con el premaxilar, dorsalmente con el prefrontal y posterodorsalmente con el yugal. El maxilar presenta cambios regionales en su escultura que no se observan en otros huesos de la tabla craneana. En la porción preorbitaria e infraorbitaria hay crestas y oquedades redondeadas, mientras que por detrás de la órbita estas últimas se transforman en surcos grandes. En la porción infra y postorbitaria, por debajo del surco yugal no existe ornamentación, la superficie del maxilar es lisa.

Los nasales son de forma romboidal. Cada nasal sutura anteriormente con premaxilar y maxilar y posteriormente con frontal y prefrontal. Como antes se mencionó, conforman el borde dorsal y parte del piso de las aberturas nasales externas.

Los huesos frontales son de forma rectangular y se ubican longitudinalmente a ambos lados de la línea media del cráneo a la altura de las órbitas. Suturen anteriormente con los nasales, anterolateralmente con los prefrontales, posterolateralmente con los postfrontales y posteriormente con los parietales.

Los parietales se ubican inmediatamente por detrás de los frontales, son más cuadrangulares, siendo algo más anchos y aproximadamente un 30% más cortos que los frontales. Entre ambos parietales y en el punto medio de su contacto se ubica el orificio pineal, que es redondeado y de unos 5 mm de diámetro. Los parietales suturen de adelante hacia atrás con los frontales, postfrontales, supratemporales, y postparietales. El último par de huesos que se ubica a ambos lados de la línea media del cráneo son los postparietales. Son cuadrangulares, algo más anchos que los parietales, pero aproximadamente la mitad de largos. Suturen por delante con los parietales y externamente con los supratemporales y tabulares. El borde posterior de los postparietales, que

constituye además el borde de la tabla craneana, es cóncavo de tal forma que en la línea media los postparietales son más cortos que en su extremo más externo. Esto se debe a que los postparietales participan en cierto grado de la formación de las proyecciones lateroposteriores de la tabla craneana (cuernos tabulares), que generalmente están limitadas a los tabulares. En vista occipital, cada parietal posee en su zona media un grueso proceso corto y vertical que va a suturar ventralmente con el exoccipital correspondiente. Ambos postparietales, en vista occipital, forman el techo de la fosa supraoccipital que se ubica encima del foramen magnum. Por otra parte, cada postparietal, junto con el tabular correspondiente, forman el techo de la fosa posttemporal.

Los tabulares son huesos de tamaño similar al de los postparietales y de forma romboidal. Cada tabular se pone en contacto anteriormente con el escamoso y el supratemporal, y medialmente con el postparietal. Su borde posterior forma el límite de la tabla craneana y es en este borde posterior donde cada tabular se proyecta posterolateralmente (cuerno tabular). En vista dorsal, el borde medial de cada cuerno presenta una pendiente suave, algo cóncava, que termina en la línea media del cráneo. Contrariamente, el borde externo del cuerno es recto, perpendicular al borde posterior del cráneo. Este borde externo, junto con el borde posterior del hueso escamoso, forma la muesca ótica. Esta muesca es ancha y poco profunda. En vista occipital, cada hueso tabular desarrolla un proceso descendente de base ancha, que deja el extremodistal del cuerno libre. Este proceso se une a otro similar ascendente del hueso exoccipital, para formar juntos el denominado proceso paraoccipital.

Los huesos supratemporales son robustos y de similar tamaño al de los parietales. Se ubican inmediatamente por delante de los tabulares. Anteriormente, suturan con los postfrontales y postorbitales, medialmente con los parietales y los postparietales, y externamente con los escamosos. Por delante de los supratemporales se ubican los postfrontales. Son ovals y de tamaño similar al de los postparietales. Forman el borde posterior de la órbita, y se ubican entre los supratemporales, parietales, frontales y prefrontales, y por detrás de la órbita se ponen en contacto con los postorbitales. El borde anterior de la órbita está formado por los prefrontales. Su tamaño y forma es similar al de los postfrontales. Con estos últimos contactan posteriormente, con los frontales interiormente y anteriormente están separados de las aberturas nasales externas por la sutura entre nasales y maxilares. Es con este último



hueso con el que limitan externamente; posterolateralmente poseen un contacto corto con los yugales. No se observa la presencia de huesos lacrimales, aunque el surco sensorial infraorbitario presenta una marcada inflexión. La presencia de lacrimales está caracterizada por la presencia de inflexión en el suco infraorbitario, aunque lo contrario no siempre se cumple como es este el caso (ver Warren & Black, 1985). Los yugales son huesos elongados que se extienden desde el borde anterior de la órbita, constituyendo el borde antero-externo de las mismas, hasta su contacto con los cuadradoyugales, prácticamente a la altura del orificio pineal. Cada yugal contacta anteriormente con prefrontal y maxilar. Con este último hueso tiene una sutura larga que se extiende por casi todo el borde ventral (=externo) del yugal. Medialmente cada hueso yugal contacta con el postorbital y posteriormente con el cuadradoyugal y escamoso. Los yugales forman parte del margen ventral del cráneo (Fig. 19).

Los huesos escamosos son grandes y cuadrangulares. Suturan anteriormente con los yugales y postorbitales; externamente con los cuadradoyugales y medialmente con los tabulares y supratemporales. Su límite posterior forma parte del borde de la tabla craneana. Ambos escamosos presentan en dicho borde posterior un corto proceso postescamosal (de aproximadamente 10 mm de longitud). En vista occipital, el escamoso se pone en contacto ventralmente con el cuadradoyugal y el cuadrado, y medialmente con la rama ascendente del pterigoides. El escamoso, junto con el cuadradoyugal y el cuadrado, forman en vista occipital una concavidad alargada en sentido dorsoventral. El borde medial de dicha concavidad, formado por el escamoso y el pterigoides es más pronunciado que el externo. El cuadrado yugal posee forma trapezoidal. En vista lateral limita anteriormente con el yugal y dorsalmente con el escamoso. Los cuadradoyugales forman la porción posterior de los márgenes ventrolaterales del cráneo (Fig. 19). En dichos extremos cada cuadradoyugal desarrolla un proceso posterior, de aproximadamente 20 mm de largo, denominado proceso postcuadradoyugal. Es característico en estos huesos la escultura en forma de crestas longitudinales, que son las de mayor tamaño de todos los elementos craneanos y que se continúan en el proceso postcuadradoyugal. En vista occipital, cada cuadradoyugal forma parte de la zona central-externa de la concavidad escamoso-cuadradoyugal antes mencionada. Cerca de la base de cada proceso postcuadradoyugal y aproximadamente en el punto medio del cuadrado yugal se encuentra el foramen

paracuadrado, de aproximadamente 4 mm de diámetro.

## **REGION OCCIPITAL**

Los exoccipitales conforman la zona central de la región occipital (Figs. 16 y 20). Los cóndilos son pequeños y están relativamente próximos. Sus caras articulares son cuadrangulares e inclinan levemente hacia afuera. Cada exoccipital desarrolla tres procesos que salen de su cuerpo. Uno de ellos es el proceso lamelar que forma una expansión triangular, orientada verticalmente, y que limita ventralmente con su homóloga del otro exoccipital a la fosa supraoccipital. Esta fosa se ubica dorsalmente al foramen magnum, confluye con él, y es estrecha y alargada en sentido transversal al plano sagital del cráneo. Otro proceso que desarrolla el exoccipital es el proceso vertical que se dirige dorsalmente a contactar con la porción descendente del posparietal. El proceso vertical es corto y relativamente angosto, y se ubica dorsalmente y por fuera del cóndilo. Por último, el tercer proceso que desarrolla el exoccipital es la porción ventral del proceso paraoccipital. De forma cilíndrica, se contacta dorsalmente con la porción descendente del tabular (ver Tabla Craneana). El proceso paraoccipital se dirige posterolateralmente, formando un ángulo casi recto con el proceso vertical. Entre estos dos procesos, vertical y paraoccipital, se ubica la fosa posttemporal. Dicha fosa es en forma de gota, con su eje mayor casi horizontal. La porción palatal de cada exoccipital sutura con el cuerpo del pterigoides y este contacto es visible tanto en vista occipital como palatal. El único foramen que se observa en el exoccipital es el correspondiente al par craneal X. Este foramen es oval (de aproximadamente 7 mm de longitud) y se ubica entre el cóndilo y la base del proceso paraoccipital.

Otro hueso importante que se observa en vista occipital es el pterigoides. Su cuerpo forma el piso de la fosa estapedial (sensu Colbert & Cosgriff, 1974; = fosa pteroccipital, Cosgriff, 1974), cuyo borde dorsal está formado por el proceso paraoccipital. El cuerpo del pterigoides desarrolla una cresta robusta, de aproximadamente 8 mm de espesor, que se interna dentro de la fosa estapedial, paralela al plano sagital del cráneo. Esta es la cresta subestapedial (sensu Warren y Hutchinson, 1983) que separa medialmente la fosa estapedial propiamente dicha, de la fosa subestapedial (sensu Warren &

Hutchinson, op. cit.). La rama ascendente del pterigoides sólo se puede observar parcialmente debido a que el interior del cráneo se encuentra lleno de sedimento imposible de remover sin poner en peligro la integridad del material fósil. El borde posterior de la rama ascendente sutura con la porción descendente del escamoso, formando el borde externo de la fosa estapedial. La rama del pterigoides que se dirige al cuadrado (= rama cuadrada) constituye una lámina ancha que se yuxtapone al hueso cuadrado.

El hueso cuadrado tiene una amplia exposición en vista occipital. Forma parte de la región ventral de la concavidad escamoso-cuadradoyugal. La porción más ventral del cuadrado no es visible, ya que la mandíbula del ejemplar se encuentra articulada al cráneo (Fig. 16 y 20). En el cráneo no se observa fisura palatocuadrada, ya que la misma se encuentra rellena por una proyección dorsal del palatocuadrado (Warren y Black, 1985). Como antes se mencionó, internamente a cada proceso postcuadrado yugal y aproximadamente en la zona central de cada cuadradoyugal, se encuentra el foramen paracuadrado al que confluye una corta canaleta que se desarrolla también sobre el mismo hueso.

## **REGION PALATINA**

Los huesos que forman el borde anterolateral del paladar se encuentran algo deteriorados. Si a esto se suma que están cubiertos en parte por la mandíbula (Fig. 17), la descripción de esta región del paladar se ha visto bastante limitada.

La vacuidades interpterigoideas son cuadrangulares de bordes subparalelos, con el extremo anterior más ancho que el posterior (Fig. 21). No es posible observar la presencia de abertura palatal anterior. La abertura nasal interna derecha se encuentra en parte cubierta, pero fue posible delinear su forma general por la hilera palatal de dientes que la rodea medialmente. Su forma es subtriangular, con su eje mayor paralelo al borde del cráneo, y es algo más pequeña que la abertura nasal externa. Cada fosa subtemporal es oval, con el extremo anterior más estrecho que el posterior. Está rodeada internamente por el pterigoides, posteriormente por el cuadrado y anteriormente por el ectopterigoides. Externamente no es posible decir con exactitud los huesos que la rodean, pero es muy probable que sean el cuadradoyugal, el yugal y tal vez el

maxilar, como ocurre en otros temnospóndilos.

El paraesfenoides presenta un cuerpo hexagonal que sutura posteriormente con los exoccipitales y lateralmente con los pterigoides. Su superficie es levemente cóncava y presenta dos finos rebordes en el borde de las vacuidades interpterigoideas que probablemente indiquen zonas de inserción muscular. La apófisis cultriforme del paraesfenoides es larga, delgada y de bordes casi paralelos, salvo en su tercio más anterior, donde divergen. La apófisis presenta una carena medial que la recorre ventralmente y que se observa con mayor nitidez en su tercio medio por hallarse ahí mejor conservada. El extremo anterior de la apófisis cultriforme es aguzado, de tal forma que encaja entre ambos vómeres, determinando una sutura en forma de V invertida. La sutura comienza por detrás del borde anterior de las vacuidades interpterigoideas. El límite posterolateral de las vacuidades interpterigoideas está formado por los pterigoides. Sus ramas palatinas rodean dichas vacuidades externamente, hasta su contacto anterior con los ectopterigoides. Las ramas palatinas de los pterigoides presentan su superficie cóncava, con el borde externo más proyectado ventralmente que el interno. Este último posee un reborde o engrosamiento que se ensancha posteriormente. La rama cuadrada del pterigoides presenta una torsión ventral abrupta que le da al paladar una forma de U invertida.

## **DENTICION**

La dentición está formada por dientes típicamente estriados comprimidos lateralmente y levemente curvados hacia el interior de la boca. Sobre maxilares y premaxilares se desarrolla una hilera marginal de dientes pequeños de 4 a 6 mm de alto (Fig. 21). El tamaño de los dientes de dicha hilera marginal disminuye posteriormente, al mismo tiempo que los dientes se disponen más próximos entre sí. El número total aproximado de dientes en la hilera marginal es de 140. Internamente a esta hilera, se desarrolla una hilera palatal continua que se ubica sobre los vómeres, palatinos y ectopterigoides (Fig. 21). El número de dientes que la conforman es menor al de la marginal en más de un 50%. A diferencia de la hilera marginal en la que los dientes disminuyen de tamaño en forma progresiva hacia atrás, la hilera palatal presenta una

alternancia de dientes de tamaños muy disímiles. Esta variabilidad de tamaños puede dividirse en tres grupos. Un conjunto reúne a los notoriamente mayores, aún más grandes que los de la hilera marginal, que son los denominados colmillos. Estos se ubican de a pares sobre vómeres, palatinos y ectopterigoides. El par que se ubica sobre cada vómer es el de mayor tamaño (aproximadamente 20 mm de alto), mientras que los pares correspondientes a palatinos y ectopterigoides son más pequeños (aproximadamente 13 mm de alto). Un segundo conjunto está formado por dientes que varían entre 7 y 10 mm de altura y son los que componen la mayor parte de la hilera palatal. Al igual que ocurre en la hilera marginal, el tamaño decrece en sentido posterior. Por último, se encuentra el tercer conjunto de dientes, formado por el tamaño más pequeño (3 mm de altura aproximadamente) y que se ubican en forma alternada entre los otros dientes de la hilera palatal y aún algo más linguales. Todos estos dientes, al igual que los de la hilera marginal, son típicamente estriados. Además de los dientes estriados antes descriptos, se han podido observar sobre algunos huesos del paladar (vómer, ectopterigoides y apófisis cultriforme del paraesfenoides) pequeños dentículos no estriados de aproximadamente 0,06 cm de sección. Dichos dentículos son de ápice redondeado y se disponen en forma irregular. Al verse en sección se observa en su interior la cavidad pulpar. Es interesante destacar que sólo se han preservado en zonas de paladar donde se observa una delgada película de sedimento sobre el hueso que los ha preservado en su posición original. Por el contrario, en huesos que están limpios de sedimento, los dentículos no se observan y no existen rastros o marcas sobre el hueso que permitan establecer si en algún momento se hallaban sobre el mismo. Tal es el caso de los huesos vómeres, donde se observan los dentículos sobre el izquierdo mientras que en el derecho, limpio de sedimento, no se han conservado. Por todo esto, se deduce que los dentículos, en vida del animal, estarían inmersos en la dermis cubriendo todo el paladar, sin relación directa con los huesos que los subyacen. Este tipo de implantación es similar a las de las escamas placoides de los peces condriictios. Asimismo, es este tipo de implantación la que los diferencia de lo que ocurre en otros temnospóndilos, por ejemplo la familia Rhytidosteidae ( e.g. Cosgriff, 1974; Warren & Black, 1985). En esta familia existen sobre los huesos del paladar pequeños dentículos denominados en conjunto "shagreen". Estos últimos se encuentran inmersos en el hueso que los subyace estableciendo una relación de continuidad física en la que las cavidades pulpares se comunican

con los sistemas de Havers del hueso (Bystrow, 1938).

TABLA 1  
MEDIDAS Y PROPORCIONES DEL CRANEO

<b>A) MEDIDAS (en mm)</b>	
Ancho interorbital (A)	110
Ancho del cráneo a través de los cuadradoyugales (B)	360
Largo de la mitad del cráneo por detrás de la órbita (D)	115
Largo de los vómeres (E)	30
Distancia entre el borde posterior de las aberturas nasales y el borde anterior de las órbitas (F)	60
Ancho de los vómeres (G)	80
Altura del cráneo a nivel del paraesfenoides (H)	50
Ancho internarial (J)	45
Largo de la tabla craneana (L)	250
Largo de la región preorbitaria (O)	85
Distancia entre las órbitas y el orificio pineal (P)	50
Largo del cuerpo del pterigoides (Q)	44
Ancho del paladar a través del cuerpo de los prerigoides (R)	210
Distancia entre el orificio pineal y el borde posterior de la tabla craneana (T)	60
Largo de la órbita (U)	50
Largo de las vacuidades interpterigoideas (Y)	167
Ancho de las vacuidades interpterigoideas (Z)	68

## B) PROPORCIONES

$$B/L = 144$$

$$T/A = 54$$

$$O/L = 34$$

$$P/A = 45$$

$$Q/R = 21$$

$$J/L = 18$$

$$U/L = 20$$

$$H/B = 14$$

$$Y/L = 67$$

$$A/L = 44$$

$$D/L = 46$$

$$G/E = 270$$

$$Z/Y = 41$$



## MANDIBULA

La descripción de la mandíbula se ve seriamente afectada por dos razones: la primera es que al encontrarse la mandíbula articulada al cráneo, no es posible observar su superficie dorsal; la segunda, dado el estado de preservación del material, no es posible distinguir gran parte de las suturas entre los distintos elementos que la conforman.

Las mandíbulas de los temnospóndilos son altamente conservadoras en cuanto a número y disposición general de los huesos (Romer, 1947). Por lo tanto, cada hemimandíbula está conformada por nueve huesos dérmicos (dentario, dos espléniales, angular, surangular, prearticular y tres coronoides) y un hueso de reemplazo (el articular).

En líneas generales, la mandíbula tiene contorno elíptico, siguiendo el contorno craneal, y se encuentra comprimida lateralmente haciéndose más robusta posteriormente (Figs. 22 y 23). La zona sinfisiaria también se halla engrosada, pero particularmente en sentido anteroposterior. Al igual que la tabla craneana, la superficie labial se encuentra fuertemente ornamentada, especialmente los huesos angulares, surangulares, se continúa sobre la zona de los espléniales y sobre los dentarios, e incluso sobre la porción más anterior de estos últimos. Sobre la superficie labial es posible distinguir claramente el canal sensorial oral. Este canal corre a lo largo del dentario desde la zona adyacente a la región sinfisiaria, ventralmente a la línea de dientes, hasta la parte posterior del surangular. El canal oral forma un importante escalón, especialmente en su recorrido por el hueso dentario. El canal sensorial mandibular se observa en vista ventral pero se encuentra bastante deteriorado y no es posible marcar con exactitud su recorrido. En vista lingual, cada hemimandíbula presenta un delgado surco que corre longitudinalmente aparentemente a la base de los coronoides.

En la región articular y en vista lingual se observa el proceso prearticular (Jupp & Warren, 1986) relativamente bien desarrollado. El foramen meckeliano posterior se ubica ventrolingualmente al nivel del borde anterior de la fosa aductora. Es ovalado, con el eje mayor (de aproximadamente 20 mm de longitud) paralelo al borde de la mandíbula. Dicho foramen estaría ubicado entre los huesos angular, postesplénial y prearticular. El foramen meckeliano anterior, que también se ubica lingualmente algo más dorsal que el

meckeliano posterior, se ubicaría en el punto de contacto entre el esplenial y postesplenial. El foramen es de forma oval, con su eje mayor (de aproximadamente 12 mm de longitud) paralelo al borde de la mandíbula. Debido al estado de conservación de los huesos de la mandíbula, no es posible constatar la presencia de foramen cordatimpánico. En la superficie dorsal del área postglenoidea es posible observar una delgada carena que la recorre longitudinalmente. Aparentemente, dicha carena correría sobre la sutura surangular-prearticular, de forma tal que la cara lingual del área estaría formada por el prearticular

## **DENTICION**

Sobre los huesos dentarios se desarrolla una hilera de pequeños dientes estriados, de tamaño y forma equivalente a aquéllos de la hilera marginal que se sitúa sobre maxilares y premaxilares. No es posible observar la presencia o no de colmillos o hileras adicionales de dientes en la sínfisis mandibular. Se pueden observar dientes sobre los huesos coronoides, al menos en el coronoides y en el intercoronoides.

**TABLA 2**  
**DE MEDIDAS Y PROPORCIONES DE LA MANDIBULA**

1) Forma de la sección de la sínfisis:

$$p = 23\text{mm} \quad o = 18\text{mm} \quad p:o = 1.3$$

2) Forma de la sección de la mandíbula en el punto medio entre la sínfisis y el borde anterior de la fosa aductora:

$$q = 35\text{mm} \quad r = 23\text{mm} \quad q:r = 1.5$$

3) Forma de la sección del área postglenoidea justo por detrás del borde posterior del área glenoidea:

$$t = 23\text{mm} \quad s = 20\text{mm} \quad t:s = 1.1$$

4) Longitud del foramen meckeliano posterior en relación a la longitud de la fosa aductora:

$$f = 20\text{mm} \quad e = 80\text{mm} \quad f:e = 0.25$$

5) Longitud del foramen meckeliano anterior en relación a la longitud de la fosa aductora:(menor que 0.1 a mayor que 0.15)

0.1

## IV)2. DISCUSSION

En esta sección se destacan los resultados más significativos del análisis del ejemplar tipo, señalándose las diferencias más importantes con respecto a la descripción original de Rusconi (1951). Estas diferencias se refieren no sólo a una distinta interpretación de estructuras, sino también a una ampliación de la información permitida por una exhaustiva preparación del holotipo.

Con la nueva preparación del material se pudieron delinear con exactitud gran parte de las suturas entre los distintos huesos, por lo que ambas descripciones difieren notablemente, por ejemplo en cuanto a la disposición y relaciones entre los huesos, en particular aquéllos de la tabla craneana.

### TABLA CRANEANA

La ornamentación de la tabla craneana, según Rusconi, estaba constituida en su totalidad por oquedades redondeadas. Esto difiere significativamente de lo que se observa en el ejemplar luego de su reпреparación. El diseño de oquedades redondeadas solo se desarrolla en la zona del centro de osificación de cada hueso, mientras que el resto de su superficie presenta surcos y crestas alargados. En cuanto a los surcos sensoriales, parte de los recorridos descriptos y figurados por Rusconi (Rusconi, 1951, pag.38 fig.66; pag. 39 y 40) no han podido ser corroborados. No se observan en ningún punto de su recorrido a las líneas "central" y "postorbital" mencionadas por el autor (Rusconi, op.cit.). Tampoco se observa la "línea preopercular" (= surco yugal en la nueva descripción) del lado izquierdo del cráneo. Los surcos restantes presentan recorridos más o menos equivalentes. Con respecto a los huesos que conforman la tabla craneana existen marcadas diferencias entre ambas descripciones no sólo en cuanto a la disposición de los diferentes huesos, sino también al número de los mismos. En líneas generales, las principales diferencias son:

A) Premaxilares: no se observa en el ejemplar el frente abultado y con crestas prominentes.

B) Maxilares: no poseen ningún contacto en la región posterior con el cuadrado yugal como lo describe y figura Rusconi (Rusconi, 1951).

C) Nasaes: no poseen forma cuadrangular sino romboidal, formando una sutura en V invertida con los premaxilares. Su longitud es aproximadamente un 30 % mayor a lo observado y mencionado en la descripción original.

D) Frontales: en la descripción original no se conoce con exactitud el límite posterior de los mismos, por lo cual se lo ubica aproximadamente entre el borde posterior de la órbita y el orificio pineal. Además, sus bordes anteriores se los figura rectos, siendo en realidad que los frontales forman una sutura en V invertida entre los nasaes. Por otra parte, son más grandes a lo figurado y descrito por Rusconi.

E) Parietales: al igual que el orificio pineal, los parietales en realidad se ubican más posteriormente.

F) Postparietales: al ubicarse los parietales más posteriormente, como antes se señaló, la longitud de los postparietales en sentido anteroposterior es aproximadamente un 50% menor que lo figurado por Rusconi. Por otra parte, la superficie de los postparietales se encuentra excavada debido a la deformación que presenta el cráneo y por lo tanto no es una característica original del ejemplar, como fuera sugerido por Rusconi (Rusconi, op.cit.).

G) Lacrimales: dichos huesos fueron figurados y mencionados por Rusconi en su descripción del ejemplar, aunque no se observan en el ejemplar.

H) Postfrontales: en la figura original, a diferencia de lo que se observa en el ejemplar, la longitud anteroposterior de los postfrontales es aproximadamente el doble. Por otra parte, en dicha figura original se insinúa un contacto entre cada postfrontal y el tabular correspondiente, contacto que no se observa en ningún temnospóndilo conocido.

I) Postorbitales: son en realidad de mayor tamaño a lo figurado en la descripción original, además de poseer un contacto posterior con el supratemporal y escamosal. En su descripción Rusconi dibujó un contacto entre el yugal y el supratemporal que impide el contacto entre el postorbital y el escamosal.

J) Tabulares: como ocurre con los postparietales son aproximadamente un 50% más cortos anteroposteriormente que lo figurado por Rusconi.

K) Cuadradoyugales: cada cuadradoyugal forma parte del límite posterolateral de la tabla craneana y a su vez desarrolla una proyección posterior (proceso postcuadradoyugal). En la figura 66 (pag. 138) del trabajo original

(Rusconi, 1951), se ubica erróneamente al escamosal en dicho punto y por lo tanto formando el proceso postcuadradoyugal. Lo mismo se observa en el dibujo que el autor realizó de una vista lateral del ejemplar (fig. 69, Rusconi, op.cit.). Por el contrario en la página 141 del mismo trabajo, donde el autor describe los huesos de la región palatina, se describe y se figura (fig. 67) al cuadradoyugal formando, correctamente, el ángulo posterolateral de la tabla craneana y desarrollando el proceso postcuadradoyugal (=proceso postcuadratum de Rusconi). En la misma descripción y figura, Rusconi ubica al cuadradoyugal extendiéndose anteriormente formando el borde externo de la fosa subtemporal (=fosa adductora en Rusconi) lugar que en realidad es ocupado por el hueso yugal.

## **REGION PALATINA**

En su descripción Rusconi (1951) señala como característica de los ectopterigoides la forma excavada de su superficie lo cual, en realidad, se debe solamente a un problema de preservación del ejemplar como es el caso de las "rugosidades" y "vacuidades muy pequeñas y alargadas" de los palatinos. Las vacuidades interpterigoideas (= fosa interna de Rusconi) son en realidad cuadrangulares. Una diferencia importante entre ambas descripciones radica en la forma de contacto entre la apófisis cultriforme del paraesfenoides y los vómeres. Rusconi figuró esta sutura (fig. 67, Rusconi, op.cit) bastante por detrás del borde anterior de las vacuidades interpterigoideas y en forma de V donde los vómeres encajan dentro de una foseta de la apófisis cultriforme. Por el contrario, la sutura no sólo se ubica más anteriormente (a nivel del borde anterior de las vacuidades) sino que además la sutura es en forma de V invertida, donde la apófisis es la que encaja dentro de una foseta formada entre ambos vómeres. También con respecto a la apófisis cultriforme, no es señalada por Rusconi la presencia de la carena que corre longitudinalmente en su cara ventral. Tampoco fueron mencionados ni figurados los contactos entre los exoccipitales y el cuerpo del paraesfenoides que se observan en vista palatina del ejemplar. Los pterigoides fueron omitidos en la descripción original de la región palatina aunque sí fueron figurados (fig. 67). En dicha figura se señala la sutura entre los pterigoides y el respectivo ectopterigoides, no existiendo en realidad

evidencias claras con respecto a la posición exacta de dicha sutura. Además, se representó erróneamente una sutura entre el cuerpo de cada pterigoides y su respectiva rama cuadrada (=lámina ascendente de Rusconi). De los forámenes figurados sobre los exoccipitales (fig. 67 en Rusconi, 1951), aquéllos ubicados al nivel de la sutura con el cuerpo del paraesfenoides no se observan en el ejemplar, mientras que los denominados como "postentopterigoideus" corresponderían al par craneal X.

## **REGION OCCIPITAL**

La misma es descrita por Rusconi sólo brevemente, limitándose a comparar el tamaño y forma de las aberturas con aquéllas de Chigutisaurus tunnuyanensis (Rusconi, 1951); en cambio, presenta una buena ilustración de la región (fig. 68 Rusconi, op.cit.). Comparando dicha figura con lo observado en el ejemplar, se destacan como principales diferencias la falta de suturas entre los distintos huesos y de identificación de algunas estructuras en la figura original (Rusconi, op.cit.). No fueron identificados el foramen paracuadrado y la cresta subestapedial. En la fosa estapedial (= fenestra entopterigoidea externa de Rusconi) no se reconoce a la fosa subestapedial. La fosa supraoccipital, tampoco identificada, presenta una forma mucho más elongada horizontalmente. Esto último debido a la posición de los procesos verticales de los exoccipitales por fuera del nivel de los cóndilos, y no sobre ellos como fue figurado por Rusconi. En cuanto a los procesos paraoccipitales, fueron figurados proporcionalmente más largos y robustos, con lo cual las fosas postemporales (= fenestra pterigoidea interna de Rusconi) son más largas en sentido transversal de lo que se observa en el ejemplar. La torción ventral que fue figurada para el extremo distal de los cuernos tabulares no se observa en el ejemplar.

## **DENTICION**

Rusconi (1951) divide a los dientes en cuatro series dentales. En la 1ª serie incluye a la serie externa, que se dispone sobre maxilares y premaxilares, señalando que en dicha serie los dientes poseen una altura de 10 mm, siendo en

el ejemplar la altura de los dientes de la serie externa un 30% menor. Dentro de la 2ª serie Rusconi incluye los dientes de la hilera palatal (excluyendo a los colmillos) que se dispone sobre vómeres y ectopterigoides, omitiendo que también se desarrolla sobre los palatinos. Por otra parte, el autor señala que los dientes de esta serie "acusan un tamaño levemente mayor". Suponiendo que es con respecto a los de la 1ª serie, en realidad los componentes de la hilera palatal (=2ª serie de Rusconi), excluyendo a los colmillos, presentan tamaños diversos desde el doble de tamaño, similares e incluso un 40% más pequeños que los de la serie externa. La 3ª serie es donde Rusconi incluye a los colmillos (en la presente redescrición no se los discrimina de la hilera palatal). El autor nombra un primer par sobre los vómeres seguido por un diente mucho más robusto. En realidad, ese primer par son dientes de la hilera palatal (su 2ª serie) y el "más robusto" corresponde al colmillo vomeriano. La descripción continúa mencionando que por detrás de este diente hipertrofiado "aparecen tres dientes grandes situados más atrás". Estos tres dientes corresponden, el primero al par palatino (la base rota del segundo componente del par palatino se encuentra por delante de éste) y los otros dos al par de colmillos ectopterigoideos. En la tabla de medidas presentada por Rusconi de los diámetros de los "caniniformes" (pág. 142, Rusconi, 1951), en general los valores presentados son en realidad menores a lo que se observa en el ejemplar, y el 4º "caniniforme" es de mayor tamaño que el 5º y el 6º, contrariamente a lo que se lee en la tabla. Por último, la 4ª serie de Rusconi se refiere a los denominados por el autor como "dientes epidermales". Dichos dentículos dérmicos se conservan no sólo sobre el vómer, como menciona Rusconi, sino también sobre la apófisis cultriforme del paraesfenoides. Rusconi compara a los elementos de esta serie al "shagreen" que se observa en otros temnospóndilos. En la redescrición (pág.56) se diferencia a los dentículos hallados en el ejemplar del denominado "shagreen" por su distinto tipo de implantación.

En la página 145 del trabajo original (Rusconi, 1951), el autor presenta una tabla de "magnitudes craneanas". Dichas magnitudes prácticamente no son comparables con las utilizadas en la presente redescrición (extraídas del modelo de Welles y Estes, 1969). Por lo tanto, se ha analizado directamente la tabla presentada en el trabajo original marcando los casos en que las magnitudes difieren a lo observado en el holotipo.



a) Medidas de la "vista palatina":

- "Diámetro transverso máximo = 305 mm". Esta magnitud, tomando a "diámetro transverso" como ancho del cráneo, es en realidad de 360 mm.

- "Diámetro mínimo del paraesfenoides = 18 mm". La medida corresponde al ancho mínimo de la apófisis cultriforme del paraesfenoides.

- "Distancia desde el fondo posterior de la ventana interpterigoidea hasta la parte posterior del cóndilo occipital = 65 mm". Esta medida es en realidad de 60 mm.

b) Medidas de la "vista dorsal":

- "Distancia entre ambas fosas (borde interno) = 40 mm". Suponiendo que se trata de las aberturas nasales externas, la distancia es en realidad de 45 mm.

- "Diámetro ant-post. orbital = 40 mm". La distancia anteroposterior de la órbita es de 55 mm.

- "Distancia entre ambas órbitas (borde interno) = 102 mm". Esta medida es en realidad de 112 mm.

- "Distancia del borde posterior de la órbita al borde posterior del cóndilo occipital (línea oblicua) = 165 mm". Esta medida es en realidad de 150 mm.

## **MANDIBULA**

En la nueva descripción presentada, uno de los puntos en los que se hace hincapié sobre la mandíbula del ejemplar es el hecho de no poder delinear las suturas entre los distintos huesos. Por ello se disiente con la descripción original, ya que Rusconi (1951) no sólo figuró (figs. 69 y 70-71) sino que además describió (pags. 145 y 146) gran parte de los huesos que componen la mandíbula.

En cuanto a las proporciones y forma general de la mandíbula, las dos convexidades mencionadas por Rusconi en el borde ventral de cada hemimandíbula (a nivel de cada foramen meckeliano) sólo representan puntos de fractura. En vista ventral, a diferencia de lo descrito y figurado por Rusconi, existe un importante ensanchamiento anteroposterior de la región sinfisiaria. También existen diferencias entre ambas descripciones en lo que respecta al recorrido y número de surcos sensoriales. En la descripción original se menciona

que el surco oral comienza "cerca de la cavidad glenoides", además de describirse la presencia de dos surcos accesorios por debajo de su porción anterior. En realidad, el surco oral se inicia más posteriormente, en la región posterior del surangular, y los dos surcos accesorios son sólo parte de la ornamentación, no formando canales continuos. La posición de la fenestra meckeliana posterior es algo más ventral y más posterior de lo figurado en la descripción original (fig 70-71 de Rusconi, 1951). La fosa aductora es más larga anteroposteriormente a lo figurado por Rusconi (op.cit.). Ese autor menciona la presencia de dos procesos en la región glenoidea, el "proceso precondyloideus" anterior a la fosa glenoidea, y el "proceso postcondyloideus" posterior a la misma, y "homólogo" (sic) al anterior. En el ejemplar se observa el primero (= proceso prearticular) mientras que no hay evidencias de la existencia del segundo proceso. El proceso retromandibular de Rusconi corresponde a área postglenoidea (= PGA en la nueva descripción).

Al igual que para el cráneo, en la página 167 de la descripción original, existe una tabla de medidas de la mandíbula no comparable a la utilizada en la redescrición. Sin embargo, se ha realizado un análisis de los datos presentados en la misma, especialmente de aquéllos en los que los valores no coinciden con lo observado en el ejemplar:

- "Altura máxima en el medio = 39 mm". Suponiendo que se trata en el punto medio de la hemimandíbula, esta magnitud es de 34 mm.

- "Ancho máximo a este nivel = 52 mm". Refiriéndose en el mismo punto de la medición anterior, el valor es de 45 mm.

- "Diámetro anteroposterior de uno de ellos = 1.0 mm". Si esta medida se refiere al espesor anteroposterior de uno de los dientes, es decir paralelo al borde de la mandíbula, este valor oscila entre 2 y 3 mm.

- "Abertura máxima de ambas mandíbulas desde la cara externa = 330 mm". Esta medida fue tomada sin tener en cuenta la deformación que presenta la mandíbula, en especial la hemimandíbula izquierda que se encuentra quebrada y desplazada de su posición original. Si se tiene en cuenta esto, la medida aproximadamente es de 360 mm.

## V) ICANOSAURUS RECTIFRONS RUSCONI, 1951.

(FIGURAS 24-29)

El nuevo género y especie Icanosaurus rectifrons fue mencionado por primera vez en 1950 (Rusconi, 1950). En dicho trabajo el autor sólo menciona el nuevo taxón y presenta una figura de un fragmento craneano del ejemplar tipo. Es recién un año después (Rusconi, 1951) que Rusconi da una diagnosis del nuevo taxón y figura al ejemplar tipo (MCNA N° 2661), con lo cual es en 1951 cuando el nombre pasa a ser disponible (según el Código de Nomenclatura Zoológica). En el mismo trabajo (Rusconi, op.cit.) el autor describe una serie de conjuntos de restos postcraneanos de diferentes localidades que reconoce como pertenecientes al nuevo taxón, con lo cual pasan a tener categoría de paratipos (MCNA N° 2666, 2770 y 2927).

De todos los materiales antes mencionados, sólo parte de los paratipos han podido ser revisados directamente por la autora. El material tipo y los restantes materiales paratipo se encuentran perdidos, por cual su análisis se ha basado en la bibliografía disponible (Rusconi, 1951).

1. MATERIAL TIPO (MCNA N° 2661): un fragmento ?craneano; un húmero izquierdo; un escapulocoracoides izquierdo; fragmentos de dos costillas ?dorsales; el proceso dorsal de la clavícula izquierda; un ?cleitro; un arco neural y un intercentro.

De acuerdo con Rusconi (1950, fig. 1; 1951, pags. 122-128 figs. 47-56) el material tipo consistía en: un fragmento craneano (que incluiría parte de la maxila y ectopterigoides izquierdos); un húmero derecho; un costilla robusta; dos costillas; parte de la clavícula izquierda; un arco neural; un intercentro y un cleitro?. Al revisar las descripciones con las figuras del trabajo (Rusconi, 1951) se hace evidente que varias piezas fueron identificadas erróneamente. De esta forma, el húmero es izquierdo, y la costilla robusta es un fragmento distal del escapulocoracoides del mismo lado. En cuanto al posible cleitro, el mismo se encuentra muy mal figurado y descrito, con lo cual no es posible corroborar su identificación.

El fragmento craneano es muy difícil de identificar. Si se tiene en cuenta la nomenclatura propuesta por Rusconi para los elementos que lo

constituyen (Rusconi, 1951) varias incongruencias surgen. No se conoce ningún taxón de "laberintodonte" donde los dientes de la hilera maxilar decrezcan en tamaño hacia adelante, como así tampoco los dientes de la hilera palatina continúen más atrás que los de la hilera maxilar. Además, el hueso palatino fue identificado erróneamente como ectopterigoides, ya que como el autor menciona, el hueso en cuestión "linda el vómer" por lo tanto tiene que ser el hueso palatino. Cambiando la posición del fragmento de forma tal que corresponda en realidad al lado derecho del paladar, la identificación de los elementos es todavía dudosa. La falta de dientes en la parte más anterior de la hilera maxilar, como la supuesta forma y posición del ectopterigoides y pterigoides con relación al fragmento presentan serios problemas. Otro carácter particularmente inusual e independiente de la orientación del fragmento, es la extremada estrechez de la placa formada por el palatino y maxilar de forma tal que la hilera palatina de dientes se encuentra muy cercana al borde de la vacuidad interpterigoidea. Otra posibilidad es que el fragmento corresponda a un fragmento mandibular, pero la particular disposición de los dientes no permite ser taxativo con esta alternativa. Debido a lo antes mencionado existen serias dudas acerca de la descripción y figuras originales (Rusconi, 1950; 1951) de forma tal que no permiten identificar correctamente al fragmento "craneano".

2.MATERIAL PARATIPO (MCNA N° 2927): un arco neural; un intercentro; el fragmento de un escapulocoracoides izquierdo y una ?costilla.

Rusconi (1951, pags. 132-136, figs. 59-64) listó varios elementos encontrados por él en una concreción. Los mismos consistían en: seis intercentros; dos arcos neurales; varios pleurocentros; algunas costillas; un fragmento craneano y "algunos fragmentos de huesos" (sic). La mayoría de estos materiales se encuentran perdidos. Aquéllos que sí pudieron ser revisados (ver más adelante) demuestran que al menos un fragmento de escapulocoracoides había sido mal identificado como una porción de costilla. El fragmento craneano así como los "fragmentos de huesos" no fueron ni descriptos ni figurados por Rusconi, y desafortunadamente no han podido ser localizados.

Arco neural (Fig. 24): el material consiste en parte de un arco neural del que se conserva la espina neural y el proceso transversal izquierdo. El arco correspondería a una vértebra de la región dorsal anterior debido a la

pronunciada inclinación anterior que presenta el proceso transversal. La espina neural es alta, a pesar de encontrarse roto su extremo distal, y está comprimida lateralmente. La cara anterior de la espina posee un par de carenas paralelas que la recorren longitudinalmente, no visibles en la cara posterior ya que la misma se encuentra muy mal conservada. En vista anterior, los procesos transversales se ubican a un ángulo algo mayor de 90 grados con respecto a la espina neural. En vista lateral la espina se ubica prácticamente en un mismo plano que las apófisis transversales. No se han conservado ni las pre ni las poszigapófisis.

Intercentro (Fig. 25): el material consiste en un intercentro muy deteriorado. El mismo correspondería a un elemento de la región dorsal posterior de la columna debido a la poca curvatura que presenta. En vista lateral se observa que el borde ventral anterior se encuentra más proyectado ventralmente que el posterior. La porción central del intercentro es más espesa que los extremos. El intercentro no presenta parapófisis definidas.

Escapulocoracoides (Fig. 26): Sólo se ha preservado la hoja escapular y la zona más dorsal de la porción coracoidea de un escapulocoracoides izquierdo. Además sus bordes anterior y dorsal se encuentran parcialmente rotos.

### 3.MATERIAL PARATIPO (MCNA N° 2666): una interclavícula.

Rusconi (1951, pags. 128-130, lám. VI fig. 2) mencionó la presencia de restos " de otros huesos" junto con la interclavícula. Dichos restos no fueron ni figurados ni descriptos por Rusconi, y no pudieron ser hallados por la autora.

Interclavícula (Fig. 27): Sólo se ha preservado la cara ventral de la interclavícula, reducida a la zona central y a la proyección anterior de la misma. El patrón de ornamentación consiste en una serie de crestas que radian desde el centro de osificación. Dichas crestas, algo anastomosadas, presentan pequeños tubérculos de distribución irregular. Los mismos se encuentran particularmente visibles en la zona del centro de osificación, el que se ubica en la línea de ancho máximo del hueso.

### 4.MATERIAL PARATIPO (MCNA N° 2770): fragmento de húmero derecho; un escapulocoracoides derecho.

El material fue originalmente mal identificado como un húmero

izquierdo y un fragmento de costilla (Rusconi, 1951, pags. 130-132 figs. 57-58).

Húmero (Fig. 28): se ha conservado la porción medio-distal de un húmero derecho. En líneas generales es un hueso de forma grácil, cuya epífisis no presenta zonas articulares definidas. La superficie dorsal presenta una leve concavidad en forma triangular entre el entepicóndilo y el ectepicóndilo. La cresta supinadora está bien desarrollada.

Escapulocoracoides (Fig. 29): El material corresponde a la porción medio-distal de un escapulocoracoides derecho. De la porción escapular se ha preservado la hoja escapular, la cual se adelgaza notoriamente hacia adelante. La porción coracoidea del hueso forma con el "supraglenoid buttress" un canal, el foramen supraglenoideo, que corre casi dorsoventralmente. A pesar que tanto el extremo ventral del "supraglenoid buttress" como la porción coracoidea se encuentran rotos, el foramen supraglenoideo estaría cerrado ventralmente por cartílago y no por hueso.

## VI)1.1 CHIGUTISAURUS CACHEUTENSIS RUSCONI, 1955

(FIGURAS 30-35)

La nueva especie del género fue mencionada por primera vez en una nota previa por Rusconi (1953). En dicha nota se ilustra esquemáticamente al ejemplar en vista dorsal y occipital, y se proporciona una serie de medidas del cráneo. Debido a que no es sino hasta 1955 (Rusconi, 1955) que ese autor provee de una descripción detallada del ejemplar tipo y lo diferencia de las otras especies del género, es en 1955 en que el nombre pasa a ser disponible (según el International Code of Zoological Nomenclature, third edition, 1985).

El ejemplar tipo (MCNA N°2966) consistía en un cráneo parcialmente preservado, la mandíbula y un húmero derecho (Rusconi, 1955). La mandíbula, sólo mencionada en el trabajo original, no ha podido ser localizada. En el trabajo de 1955, (Rusconi, op.cit.) se menciona la exhumación de otros dos ejemplares (MCNA N°2968 y 2967) "a varios kilómetros al sur del Cerro Cacheuta" (sic), de los cuales sólo se describe la mandíbula de uno de ellos (MCNA N°2968). Dicha mandíbula es asignada por Rusconi (op.cit.) a la nueva especie, con lo cual dicho fragmento pasa a tener categoría de paratipo, y es el único de los dos ejemplares antes mencionados (MCNA N°2968 y 2967) que se ha podido localizar.

### **TABLA CRANEANA**

La mayor parte de los huesos de la tabla craneana se han conservado en forma de moldes internos o bien se encuentran reducidos a su capa más interna, por lo que no es posible observar suturas entre los huesos (Fig. 30). La ornamentación se encuentra pobremente preservada. La misma está formada por crestas anastomosadas que delimitan oquedades, patrón que no difiere del observado en otros temnospóndilos. No es posible constatar la presencia de surcos sensoriales dado el estado de conservación del material.

El contorno general del cráneo es parabólico (Fig. 33). Las aberturas nasales externas se ubican en el borde anterior de la tabla, son ovales de aproximadamente 40 mm de longitud. Las aberturas presentan un fuerte reborde posterior formado por los nasales, huesos que además presentan una

ornamentación particularmente marcada, en forma de grandes oquedades. Las órbitas, ovaladas y pequeñas con respecto a la longitud craneal (ver índice U:L en la tabla 1), se ubican dorsolateralmente en la mitad anterior de la tabla craneana. El margen posterior de la tabla es cóncavo (postparietales y tabulares), donde se proyectan los tabulares formando los denominados cuernos tabulares. Estos últimos son de forma triangular y están dirigidos posterolateralmente. El borde medial de cada cuerno forma una suave pendiente que se continúa en el borde posterior del postparietal, mientras que el borde externo de cada cuerno es perpendicular al borde posterior de la tabla. Cada cuerno tabular junto con el borde posterior del escamosal correspondiente delimitan la muesca ótica, amplia y poco profunda, y donde se proyecta un corto proceso postescamosal (de aproximadamente 25 mm de longitud). No se han preservado los márgenes posterolaterales de la tabla (cuadradoyugales, cuadrados y parte ventral del escamosal derecho). En la zona correspondiente a los frontales y parietales, dado que los mismos no se han conservado, es posible observar parte del esfenotmoides. El mismo se ha preservado parcialmente, en forma de un canal, de aproximadamente 23 mm de ancho y 170 mm de largo, en cuyas paredes se observan restos del esfenotmoides.

## **REGION OCCIPITAL**

Los exoccipitales conforman la región central del occiput y en ninguno de ellos se ha conservado el cóndilo correspondiente (Figs. 31 y 34). En cada exoccipital se desarrolla un corto proceso vertical dirigido dorsalmente y que se conecta con la porción descendente del postparietal. El proceso vertical es particularmente ancho y se ubica aproximadamente por encima y lateralmente al correspondiente cóndilo. Medialmente al proceso vertical se desarrolla sobre cada exoccipital el proceso lamelar, que se proyecta posteromedialmente. Aunque sólo se ha preservado su base de ambos lados, es posible estimar que dichos procesos eran muy robustos. Los procesos lamelares separan dorsalmente al foramen magnum de la fosa supraoccipital, la cual es elongada horizontalmente. Por fuera de los procesos verticales, y formando un ángulo abierto con los mismos, se desarrollan los procesos paraoccipitales. Cada proceso paraoccipital, dirigido posterolateralmente, se conecta dorsalmente con la



porción descendente del tabular. Dicha porción descendente del proceso paraoccipital nace cerca de la base del cuerno tabular, de forma tal que el extremo del cuerno se encuentra libre. La base del proceso paraoccipital es muy ancha y forma conjuntamente con la base del proceso vertical una amplia superficie laminar levemente cóncava. Es sobre esta superficie y cerca de la base del proceso paraoccipital que se ubica un amplio foramen (de aproximadamente 6 mm de diámetro) que probablemente corresponda al par craneal X. Entre los procesos vertical y paraoccipital se ubica la fosa posttemporal, oval y muy elongada horizontalmente. Ventralmente al proceso paraoccipital se desarrolla la fosa estapedial (sensu Colbert & Cosgriff, 1974; = fosa pteroccipital, Cosgriff, 1974), cuyo piso está formado por el cuerpo del pterigoides. Dicho hueso forma una cresta robusta (cresta estapedial, sensu Warren & Hutchinson, 1983), de sección triangular (aproximadamente 30 mm de espesor en la base), que corre paralela al plano sagital del cráneo internándose dentro de la fosa estapedial. Esa cresta separa a la fosa estapedial propiamente dicha, de la fosa subestapedial (sensu Warren & Hutchinson, op.cit.).

Los pterigoides se encuentran muy deteriorados. Se han conservado el cuerpo de cada uno de ellos y de la rama que se dirige al hueso cuadrado sólo la base de la rama izquierda, la que muestra una fuerte torción ventral. De las porciones occipitales del escamosal, yugal y cuadradoyugal sólo se han conservado parte de los escamosales de cada lado. Se puede observar la presencia de la concavidad escamoso-cuadradoyugal en la mejilla, como así también la ausencia de fisura palatocuadrada entre pterigoides y escamosal.

## **REGION PALATINA**

Al igual que en los restantes huesos del cráneo, los de la región palatina se encuentran bastante deteriorados y no se observan las suturas entre ellos (Fig. 32 y 35). El cuerpo del paraesfenoides es hexagonal, articularía posteriormente con los exoccipitales y lateralmente con los pterigoides y presenta su superficie levemente cóncava. No se ha preservado la apófisis cultriforme. Las ramas palatinas de los pterigoides, de superficie cóncava, rodean externamente a las vacuidades interpterigoideas. Dichas vacuidades son amplias y cuadrangulares. Las fosas subtemporales poseen la forma

característica de gota. aunque el borde externo de ambas está muy pobremente conservado. Del margen anterior del paladar sólo se ha preservado parte del margen anterolateral derecho, donde se observan parcialmente el ectopterigoides, palatino y, cubiertos por el sedimento, el maxilar y premaxilar. La coana derecha es de forma oval y se ubicaría entre el palatino y vómer, aunque su ubicación y forma se deducen de la hilera palatal de dientes que la rodea medialmente. Aparentemente, existen restos de los vómeres, ya que es posible observar las cúspides de la hilera dentaria que se dispone sobre los mismos. No se ha removido el sedimento que los cubre, al igual que en el maxilar y premaxilar, debido a la fragilidad de el hueso y por lo tanto no poner en peligro su integridad.

## **DENTICION**

En el margen anterior y derecho del paladar es posible observar restos de la hilera marginal (Fig. 35). Los dientes de la hilera se disponen más espaciados anteriormente, al mismo tiempo que son algo mayores que los más posteriores de la serie. Los dientes son estriados, (aunque las estrías no se observan en las cúspides) se encuentran curvados hacia adentro y comprimidos lateralmente. Además los dientes presentan una carena que los bordea mesialmente dándole, especialmente al extremo distal, un aspecto lanceolado (= xifodontia, de Warren y Davey, 1992). La altura promedio de los dientes de la hilera marginal es de 15 mm, y la cantidad de dientes total de la hilera es de aproximadamente 100. La hilera palatal, también parcialmente visible en la zona anterior y derecha del paladar, formaría una hilera continua sobre los ectopterigoides, palatinos y vómeres. Los dientes que la conforman son de las mismas características de los de la hilera marginal aunque de tamaño algo menor (aproximadamente 10 mm de altura promedio). Entre los mismos se pueden observar colmillos (también xifodontes) en los vómeres (de unos 35 mm de altura), palatinos (de unos 27 mm de altura) y en los ectopterigoides (de unos 25 mm de altura).

TABLA 1  
MEDIDAS Y PROPORCIONES DEL CRANEO

**A)MEDIDAS (en mm)**

-Ancho interorbital (A)	210
-Ancho del cráneo a través del los cuadradoyugales (B)	460
-Largo de la mitad del cráneo por detrás de la órbita (D)	250
-Distancia entre el borde posterior de las aberturas nasales y el borde anterior de las órbitas (F)	110
-Altura del cráneo a nivel del paraesfenoides (H)	65
-Ancho internarial (J)	90
-Largo de la tabla craneana (L)	465
-Largo de la región preorbitaria (O)	150
-Largo del cuerpo del pterigoides (Q)	70
-Ancho del paladar a través del cuerpo de los pterigoides (R)	320
-Largo de la órbita (U)	65
-Largo de las vacuidades interpterigoideas (Y)	275
-Ancho de las vacuidades interpterigoideas (Z)	120

**B)PROPORCIONES**

B/L= 95   O/L= 32   Q/R= 22   J/L= 19   U/L= 13   Y/L= 54  
A/L= 44   D/L= 54   Z/Y= 54   H/B= 14

## HUMERO

(FIGURA 36)

Se trata de una pieza casi completa correspondiente al húmero derecho. El húmero (de aproximadamente 180 mm de longitud) posee, como se observa en otros temnospóndilos, su extremo proximal rotado casi 90 grados con respecto al extremo distal. Es un levemente robusto, de superficies suaves. En vista anterior el proceso supinador se continúa en el ectepicóndilo. La cresta deltoidea está bien desarrollada y ventralmente a misma se observa una importante zona de inserción muscular, probablemente correspondiente a los músculos pectorales.

## VI.1.2 MATERIAL PARATIPO (MCNA N° 2968)

(FIGURAS 37-39)

El material consiste en una mandíbula bastante completa, aunque el extremo más posterior del lado derecho no se ha preservado como así tampoco los huesos que forman la parte dorsal del área postglenoidea izquierda. En líneas generales la mandíbula presenta un contorno elíptico; es comprimida lateralmente y está particularmente ensanchada anteroposteriormente en la zona sinfisiaria. Dado el estado de preservación del huesos, no es posible observar suturas. En la cara labial se observa el canal oral, que forma un fuerte escalón en el dentario por debajo de la hilera de dientes. Al igual que la tabla craneana la superficie labial de la mandíbula se encuentra ornamentada. La misma cubre la zona que acuparían los angulares, surangulares, espleniales y dentario por debajo del canal oral. En la cara lingual se observa el foramen meckeliano posterior, de forma oval (de aproximadamente 40 mm de longitud) y que se ubica muy cerca del borde ventral de la mandíbula a la altura del borde anterior de la fosa aductora. No se observan restos del foramen meckeliano anterior como así tampoco del foramen cordatimpánico. La zona sinfisiaria, además de encontrarse particularmente ensanchada anteroposteriormente, como antes se mencionara, presenta un importante abultamiento dorsal entre los colmillos sinfisiarios. Dichos colmillos, debido al mencionado abultamiento se encuentran particularmente separados. Es posible observar la presencia de proceso prearticular en la zona articular.

### **DENTICION**

Los dientes son estriados, curvados hacia adentro y comprimidos lateralmente. Tienen entre 20 a 25 mm de altura. Su forma general es xifodonte (ver Warren y Davey, 1992) como los de la hilera maxilar. Se disponen formando una hilera marginal (de aproximadamente 100 dientes en total) sobre el dentario e irregularmente en forma de "patch" sobre los coronoides e intercoronoides. Sobre el precoronoides los dientes forman una hilera, estando bastante espaciados entre sí. Es interesante destacar que la inserción de los

dientes de la hilera marginal es de tipo pleurodonte, como se observa en otros temnospondilos (v. Warren & Davey, 1992), pero con una importante diferencia. de aproximadamente 15 mm, entre el borde labial y lingual del dentario. En la zona sinfisiaria, como antes se mencionara, se desarrollan un par de colmillos sinfisiarios, particularmente separados entre sí, de aproximadamente 27 mm de altura.

**TABLA 2**  
**MEDIDAS Y PROPORCIONES DE LA MANDIBULA**

1) Forma de la sección de la sínfisis:

$$p = 45 \text{ mm} \quad o = 44\text{mm} \quad p:o = 1$$

2) Forma de la sección de la mandíbula entre el punto medio entre la sínfisis y el borde anterior de la fosa aductora:

$$q = 55 \text{ mm} \quad r = 33\text{mm} \quad q:r = 1.6$$

3) Longitud del foramen meckeliano posterior en relación a la longitud de la fosa aductora:

$$f = 40 \text{ mm} \quad e = 160\text{mm} \quad f:e = 0.25$$

## VI)2. DISCUSION

En esta sección se destacan las diferencias más significativas entre la descripción original de la nueva especie de Rusconi (1955) y la presente redesccripción.

### **TABLA CRANEANA**

En la descripción del holotipo (1955) Rusconi destaca la presencia de una depresión triangular en la zona medio-posterior de la tabla, así también como el importante achatamiento que presenta la misma. Ambas características de la tabla han sido provocadas por un aplastamiento sufrido por el ejemplar post mortem denotado por la presencia de fracturas longitudinales en el cráneo. En cuanto a los cuernos tabulares los mismos fueron figurados (Rusconi, op.cit. fig.1) bastante más pequeños y alargados de lo que se observa en el ejemplar. No se menciona ni se figura la presencia de proceso postescamosal en el trabajo original (Rusconi,1955).

### **REGION PALATINA**

En la figura 2 de la descripción original (Rusconi, 1955) los cóndilos occipitales son figurados extremadamente pequeños. Al parecer el autor confunde a los cóndilos completos con la base de los mismos, que es en realidad lo que se conserva en el ejemplar. En la misma figura, la apófisis cultriforme es figurada ancha y lisa, y se encuentra completa. Al preparar el ejemplar se pudo comprobar que la apófisis estaba reconstituída en yeso y de la misma sólo se conserva parte de su base. Las ramas palatinas de los pterigoides son figuradas por Rusconi (Rusconi, 1955 fig. 2) con el borde medial "festoneado" y el externo con un reborde saliente hacia la fosa subtemporal (similar al "pterygoid flange" observado en algunos temnospóndilos paleozoicos, ver Watson, 1962). En el ejemplar se puede comprobar la ausencia de estas estructuras en los bordes de las ramas palatinas, las cuales sí se encuentran rotas en varios puntos de sus bordes lo cual les da un aspecto "sinuoso". En la misma figura (Rusconi, op.cit.)



Rusconi dibujó las hileras dentarias (marginal y palatina) sobre una superficie algo más ventral que el resto de los huesos del paladar. De esta forma se observa un desnivel en forma de escalón en los ectpterigoides, palatinos y vómeres. Al preparar el ejemplar se pudo observar la ausencia de dicha superficie con lo cual la disposición de las hileras y los huesos del paladar no difieren de los observado en los otros ejemplares descritos por Rusconi (v. Rusconi, 1951).

## **REGION OCCIPITAL**

Lo observado en el material difiere de la interpretación de esta región hecha por Rusconi, especialmente si se toma en cuenta su figura 3 (Rusconi, 1955). La fosa supraoccipital no se encuentra diferenciada, con lo cual los procesos verticales son figurados extremadamente anchos y se juntan por encima del foramen magnum. Además, los procesos paraoccipitales presentan un surco longitudinal que no se observa en el ejemplar. Rusconi (op.cit.) no figura ni describe la cresta subestapedial que divide a la fosa estapedial (= fenestra entopterygoidea externa de Rusconi) de la fosa subestapedial, tampoco mencionada por dicho autor. Ese autor dibuja un par de forámenes sobre cada exoccipital, el "foramen post entopterygoideus" (probablemente correspondiente al par craneal X) y el "foramen supraoccipitale" no observado en el ejemplar. Como antes se mencionara, los cóndilos occipitales que se observan en su figura, son en realidad los restos de sus bases.

## **DENTICION**

Rusconi (1955) menciona la presencia de colmillos en la hilera marginal de aproximadamente 15 mm de longitud. Dichos dientes por su tamaño deben ser considerados simplemente dientes de la hilera marginal; los mismos, en general, tienen una altura promedio de 15 mm. Por otra parte, describe un par de colmillos, uno "a cada lado del premaxilar", que en realidad corresponden al par que se encuentra sobre cada vómer. En general las medidas proporcionadas por Rusconi del tamaño de los dientes son algo menores a las constatadas por la autora en el ejemplar.

Rusconi presentó una serie de medidas de cráneo del holotipo en su trabajo de 1955 (Rusconi, 1955) modificando y completando algunas de las anteriormente presentadas en la primera mención del nuevo taxón (Rusconi, 1953). Se han tomado dichas mediciones y se las ha cotejado con el ejemplar, marcando las diferencias encontradas. Las magnitudes son en milímetros.

- "Alto del cráneo en la línea media = 70"

Esta medición es poco precisa, ya que no especifica en qué punto de la línea media del cráneo. Igualmente, el espesor del cráneo en la línea media no supera los 65 mm ( ver H en Tabla 1 de Medidas del cráneo en la redescrición del holotipo).

- "Distancia entre los bordes externos de los huesos tabulares = 340

Esta magnitud corresponde a la separación existente entre los extremos de los cuernos tabulares, no teniendo en cuenta la deformación que presenta el material.

En su trabajo de 1955, Rusconi menciona la presencia de fragmentos de hueso (de aproximadamente 6 mm de espesor) en la zona del paladar durante la preparación del ejemplar. Dichos huesos fueron interpretados por Rusconi como restos de arcos branquiales. Debido a que los mismos no pudieron ser recuperados, como menciona el autor, no es posible corroborar la interpretación dada por Rusconi.

## **HUMERO**

El húmero descrito (Rusconi, 1955) como izquierdo, en realidad corresponde al lado derecho.

## **MATERIAL PARATIPO (MCNA Nº 2968)**

Una de las características destacadas para la mandíbula (Rusconi, 1955) es el gran ancho y achatamiento que presenta desde la mitad posterior de la fosa aductora hasta su extremo distal. En el material se puede observar que esta forma se debe a que la zona se encuentra aplastada y faltan los huesos que conforman la cara dorsal del área postglenoidea. En la descripción original (Rusconi, op.cit.) no se menciona el canal oral, además de darse una longitud sensiblemente menor para el foramen meckeliano posterior. Además se señala y figura la presencia de un surco que corre lingualmente a la hilera dentaria, no visible como tal en el ejemplar.

### **DENTICION**

Los dientes descritos por Rusconi (1955) para la hilera marginal poseían una altura de 5 a 7 mm, mientras que en la redescrición se ha calculado que la altura promedio de los dientes completos serían de 25 mm. Así mismo Rusconi (op.cit.) calcula un número de 27 dientes, probablemente por hemimandíbula, mientras que en el ejemplar se contaron aproximadamente 50 dientes por hemimandíbula. La presencia de dientes en los coronoides no fué advertida anteriormente. Las medidas del diámetro de los dientes, que se da en la descripción original, corresponden al ancho lateral no habiéndose tenido en cuenta que los dientes son comprimidos lateralmente y que el largo anteroposterior es algo más del doble del ancho.

Al igual que para el cráneo, Rusconi presentó en su trabajo una serie de medidas de la mandíbula, las cuales fueron cotejadas por la autora con el material correspondiente. Las magnitudes son en milímetros.

- "Longitud de una rama en línea curva = 580"

Esta medida se tomó teniendo en cuenta la curvatura de la hemimandíbula y dió, en cambio, 610 mm.

- "Diámetro transversal en el extremo post. del arco mandibular = 600.

Suponiendo que esta medida corresponde a la distancia entre los extremos posteriores de las hemimandíbulas, la medida tomada fue de 520 mm.

- "Diámetro sinfisiano vertical = 64"

La altura de la sínfisis varía sensiblemente si se toma del lado labial (30 mm) o del lado lingual (45 mm), igualmente ninguna de las dos medidas coincide con la dada por Rusconi.

## VII)1. PELOROCEPHALUS ISCHIGUALASTENSIS BONAPARTE, 1975

(FIGURAS 40-41)

La nueva especie fue erigida por Bonaparte (1975) para un único ejemplar de temnospóndilo colectado en la Hoyada de Ischigualasto, provincia de San Juan. El holotipo (MCZ 4299) se encuentra en las colecciones del Museum of Comparative Zoology de la Universidad de Harvard, por lo tanto la redescipción del ejemplar se ha basado en un molde parcial del mismo, perteneciente a la Cátedra de Paleontología del Dto. de Cs. Geológicas de la U.B.A., y en la descripción original (Bonaparte, op.cit.).

En el trabajo original se menciona que el ejemplar está compuesto por un cráneo con la hemimandíbula izquierda articulada y la interclavícula. La rama mandibular, la interclavícula y la región palatina del cráneo no se encuentran representadas en el molde a disposición de la autora. Lamentablemente, ninguna de las tres estructuras fueron figuradas por Bonaparte. En el caso de ser descripta (como la interclavícula), la descripción ofrecida por ese autor es demasiado sucinta, impidiendo su discusión.

### **TABLA CRANEANA**

El fósil, en general, se encuentra pobremente conservado y bastante deformado lo cual impide no sólo observar la ornamentación sino también las suturas entre los huesos (Fig. 40 y 41). En líneas generales, el cráneo es de contorno parabólico con las órbitas ubicadas dorsolateralmente en la mitad anterior de la tabla. Las órbitas son de contorno oval y relativamente pequeñas (ver Tabla 1, índice U:L). Las aberturas nasales externas, de contorno oval, se ubican sobre el margen anterior de la tabla. El borde posterior de la tabla es cóncavo, y en él se proyectan lateroposteriormente los cuernos tabulares. Los cuernos son de contorno triangular, con el borde medial con una suave pendiente hacia la línea media del cráneo y el borde externo es perpendicular al borde posterior de la tabla. El borde externo de cada cuerno junto con el borde posterior de los escamosales limitan la muesca ótica, amplia y poco profunda. Dentro de

la muesca ótica se proyecta un corto proceso postescamosal (de aproximadamente 10 a 12 mm de longitud).

## **REGION OCCIPITAL**

La region occipital se encuentra sólo representada en su porción más dorsal en el molde disponible. Además, debido a que la descripción original no aporta detalles de la misma como así tampoco un esquema (Bonaparte, 1975), el análisis de la porción occipital del cráneo se ha visto bastante limitada.

Las fosas que se observan (postemporales y supraoccipital + foramen magnum) se encuentran obliteradas dado el importante aplastamiento que presenta el ejemplar. Es posible observar que las fosas postemporales eran elongadas lateralmente. De los exoccipitales se observa parcialmente el derecho, cuyo cóndilo estaba, aparentemente, proyectado posteriormente. Los procesos paraoccipitales, dirigidos posterolateralmente, son delgados y cilíndricos, y dejan el extremo del cuerno tabular libre. Las porciones occipitales de ambas mejillas están parcialmente conservadas, y se puede observar la presencia de la concavidad escamoso-cuadradoyugal. Del lado izquierdo, se observa parte del contacto pterigoides-escamoso lo cual indicaría la ausencia de fisura palatocuadrada.

TABLA 1  
MEDIDAS Y PROPORCIONES DEL CRANEO.

**A) MEDIDAS (en mm)**

-Ancho interorbital (A)	60
-Ancho del cráneo a través del los cuadradoyugales (B)	200
-Largo de la mitad del cráneo por detrás de la órbita (D)	95
-Distancia entre el borde posterior de las aberturas nasales y el borde anterior de las órbitas (F)	110
-Ancho internarial (J)	35
-Largo de la tabla craneana (L)	195
-Largo de la región preorbitaria (O)	65
-Largo de la órbita (U)	35

**B) PROPORCIONES**

B/L= 102   O/L= 33   J/L= 18  
A/L= 31   D/L= 49   U/L= 18

## **INTERCLAVICULA**

Según Bonaparte (1975) la interclavícula mide 12 cm de largo y 9 cm de ancho. Además menciona la presencia de una proyección anterior y de dos escotaduras laterales en la región posterior.



## VII)2. DISCUSION

La poca elocuencia del molde y la falta de detalles en la descripción y figuras originales (Bonaparte, 1975), limitan la discusión de este taxón. Sin embargo, es posible señalar algunas diferencias. La depresión triangular de la tabla craneana mencionada como carácter del nuevo taxón, también compartido con los restantes chigutisáuridos de Mendoza, se produce frecuentemente al estar el cráneo aplastado. Uno de los puntos de debilidad del cráneo se halla en su línea sagital, por lo que prácticamente todos los cráneos con aplastamiento presentan la zona de los postparietales e incluso parietales hundida con respecto a los tabulares y postfrontales. Por otra parte, en la figura 2 (Bonaparte, 1975): la orientación de la concavidad escamoso-cuadradoyugal es paralela a la tabla craneana, cuando en realidad dicha concavidad corre dorsoventralmente. En la misma figura se delinea el borde posterior de la tabla, entre los cuernos tabulares, recto. En el ejemplar dicho borde es marcadamente cóncavo, debido a que los postparietales se insinúan en la base de los cuernos.

# ENTIDADES ESPECIFICAS REPRESENTADAS Y VALIDEZ DE LAS ESPECIES NOMINALES

El estudio de los diferentes materiales de temnospóndilos procedentes de Argentina, descritos en la sección anterior (capítulo 5), ha permitido replantear el status taxonómico de algunas de las especies originalmente erigidas (Rusconi, 1948a, 1948b, 1951; Bonaparte, 1975). En esta sección (capítulo 6) se discute la validez de las distintas entidades representadas en las unidades triásicas de Mendoza y San Juan. En primer término se consideran aquéllos taxones que la autora considera como carentes de validez: "Otuminisaurus limensis", "Icanosaurus rectifrons", "Chigutisaurus tunuyanensis" y "Pelorocephalus ischigualastensis". A continuación sigue la justificación de Pelorocephalus mendozensis, Chigutisaurus tenax y Chigutisaurus cacheutensis como, al menos, especies válidas. Estas últimas son las que se incluyen en el análisis filogenético que se desarrolla en la siguiente sección (capítulo 7).

## I) "Otuminisaurus limensis"

Este género y especie fue dado a conocer por primera vez por Rusconi en 1948 (Rusconi, 1948a). El nuevo taxón está basado en un único ejemplar muy pobremente conservado que se encuentra actualmente perdido. Dicho taxón fue asignado por Rusconi (op.cit.) a la familia Archegosauridae sin justificar dicha asignación. Posteriormente ese autor volvió a presentar una descripción del ejemplar tipo (Rusconi, 1951) muy similar a la anterior, pero refiriendo el género y especie a la familia Lydekkerinidae. Esta relación fue justificada por Rusconi (op.cit.) sobre la base de la forma triangular del cráneo y el bajo número de dientes en la hilera marginal. Estos mismos caracteres (i.e. proporciones del cráneo y número dentario) fueron utilizados por ese autor para considerar que el material representaba un taxón distinto de Chigutisaurus (Rusconi, 1948).

Estudios recientes sobre los lidekerínidos (Milner, 1990; 1991) han sugerido que esta agrupación constituye un grupo parafilético, ya que representarían el "stem-group" de los ritidosteidos. Si bien las proporciones craneanas (largo de la tabla craneana similar al ancho máximo de la misma) han sido utilizadas como una de las sinapomorfías del clado [Lydekkerinidae + Rhytidosteidae], el dibujo esquemático del material tipo de Otuminisaurus y su acentuada deformación (fide Rusconi, 1948a) no permiten abrir juicio sobre su pertenencia al mencionado clado. Más aún, no es posible distinguir, en base a la información proporcionada por Rusconi (1948a; 1951) sobre el material, ningún carácter diagnóstico que permita reconocerlo como un nuevo taxón ni asignarlo a ninguna familia de temnospóndilos. Por lo antes mencionado, y según el Código de Nomenclatura Zoológica (1985), Otuminisaurus limensis es considerado un nomen dubium y el ejemplar como un "Temnospondyli" sensu lato.

## II) "Icanosaurus rectifrons"

El taxón Icanosaurus rectifrons fue erigido por Rusconi (1951) en base a un material compuesto por un presunto fragmento craneano y varias piezas de esqueleto postcraneano. Los caracteres utilizados por el autor para reconocer el taxón como un nuevo género y especie, no referible a Chigutisaurus, fueron la condición raquítooma de las vértebras y la presencia de dientes más robustos y cercanos entre sí que en Chigutisaurus tunuyanensis Rusconi (1948b) de igual procedencia geográfica y estratigráfica. Cabe señalar, que el carácter raquítooma de las vértebras lo llevó a incluirlo dentro de una familia diferente a Chigutisauridae: la familia Trematosauridae. Es interesante señalar que dicha asignación se debió a que Rusconi refirió erróneamente un esqueleto postcraneano de un "tecodonte", con vértebras monospondílicas, a la especie Chigutisaurus tunuyanensis. Por lo tanto todos los restos postcraneanos que describió posteriormente con centros múltiples los incluyó no sólo dentro de una nueva especie (Icanosaurus rectifrons) sino que además, en una familia diferente de Chigutisauridae.

El fragmento reconocido por Rusconi (1951) como parte del maxilar y ectopterigoides izquierdo, al menos de acuerdo con la figura, presenta características que ponen en duda dicha identificación. La forma de los huesos

y la disposición de las series dentarias ilustrados no son comparables con la de ningún temnospóndilo con doble hilera dentaria con los que fue confrontado. Por otra parte, la condición raquí toma de las vértebras es un carácter primitivo para todo el grupo de los "laberintodontes", lo cual no permite justificar un nuevo taxón ni su inclusión dentro de Trematosauridae. Por lo antes mencionado, y sumado a que el material tipo se encuentra perdido se considera, de acuerdo al Código de Nomenclatura Zoológica (1985), que Icanosaurus rectifrons es nomen vanum.

Además del material tipo antes mencionado, fueron incluidos posteriormente por Rusconi (1951), en el mismo taxón, diversos conjuntos de materiales postcraneos con vértebras raquí tomas de varias localidades, incluyendo la misma de donde procede el material tipo. Esos materiales paratipo provenían de los mismos niveles en que fueran hallados los otros ejemplares de chigutisáuridos (Rusconi, op.cit.). Esta acción resultó en una mezcla de materiales postcraneos de distinta procedencia no asociados in situ e imposibles de hacer corresponder con los restos craneanos.

De la comparación de esos restos postcraneos asignados a "L. rectifrons" con aquéllos descritos por la autora (Marsicano, en prensa) se pueden establecer algunas conclusiones. Primero, existen en los arcos neurales sinapomorfías compartidas por todos los materiales que no se observan en otros chigutisáuridos extrasudamericanos (Marsicano, op.cit.). Esto implicaría que estaría representado al menos un taxón de categoría infrafamiliar endémico de América del Sur. Segundo, entre los materiales paratipo de "L. rectifrons" se encuentra una interclavícula que presenta un patrón de ornamentación diferente a la descrita por Marsicano entre los materiales postcraneos asignados a Chigutisauridae (Marsicano, en prensa). Teniendo en cuenta que la interclavícula asignada a "L. rectifrons" es notoriamente menor que la descrita por Marsicano (op.cit.), la diferente ornamentación podría deberse a diferencias ontogenéticas. Sin embargo, no es descartable que esta diferencia de ornamentación se deba a que representan dos taxones diferentes. La falta de información sobre series ontogenéticas en "laberintodontes" no permiten por el momento decidir entre ambas hipótesis.

### III) "Chigutisaurus tunuyanensis"

En el holotipo del chigutisáurido Chigutisaurus tunuyanensis Rusconi 1948, se pudo constatar la presencia de algunos caracteres, presumiblemente derivados, que también se observan en el holotipo de Pelorocephalus mendozensis Cabrera, 1944. Tales caracteres serían: la posición de los cóndilos occipitales muy por detrás de los cuadrados, y la presencia de una cresta de inserción muscular en la cara ventral del cuerpo del paraesfenoides. A pesar de presentar Ch. tunuyanensis y P. mendozensis una significativa diferencia de tamaño y aparentemente ser individuos adultos, esos caracteres son sólo compartidos por dichas entidades. Las evidencias disponibles sugieren entonces que esos materiales representan una única especie, P. mendozensis por prioridad.

El material inédito PVL 3531, descrito en el presente trabajo de tesis (ver Apéndice 2), es asignado a la especie P. mendozensis, dada la forma de los cóndilos occipitales y la presencia de una cresta de inserción muscular en la cara ventral del cuerpo del paraesfenoides. No se observan en el ejemplar otros caracteres derivados que permitan diferenciarlo de P. mendozensis.

### IV) "Pelorocephalus ischigualastensis"

La nueva especie fue incluida por Bonaparte (1975) en el género Pelorocephalus de Cabrera (1944). Los caracteres utilizados para justificar dicha inclusión fueron: las proporciones generales del cráneo, la forma del borde posterior de la tabla, la estructura de la porción occipital del escamoso y cuadrado yugal (= presencia de concavidad escamoso-cuadradoyugal en la redescrición), posición de las aberturas nasales, la forma general del cráneo en vista lateral, y la presencia de una depresión triangular en la zona medio posterior de la tabla. Por otra parte, Bonaparte (op.cit.) reconoció que el nuevo material pertenecía a una especie diferente a la especie tipo del género en base a que presentaba el "hocico" menos redondo y las órbitas más juntas. Es importante recordar que Bonaparte incluía dentro de la especie P. mendozensis a todos los ejemplares de Mendoza. Los dos caracteres específicos antes señalados se han basado en una errónea interpretación del material, que se

encuentra bastante deformado. Al realizar una reconstrucción del ejemplar, teniendo en cuenta la deformación que presenta, no existen diferencias de proporciones con P. mendozensis. Si bien no se han encontrado diferencias con esta última especie, como no se ha podido examinar el material original y existe material adicional de la misma procedencia en las colecciones de la Universidad de Harvard, se considera a P. ischigualastensis como nomem dubium.

Los taxones que se discuten a continuación representarían especies válidas a juicio de la autora, pero su estatus taxonómico definitivo (i.e. si representan más de un género o no) se considera después del análisis filogenético y, como resultado del mismo, en la sección de las conclusiones taxonómicas (capítulo 7).

#### V) Pelorocephalus mendozensis

Pelorocephalus mendozensis Cabrera, 1944 (= Chigutisaurus tunuyanensis Rusconi, 1948). A esta especie se asigna el ejemplar inédito PVL 3531. Este taxón se considera válido debido a que el material que lo representa exhibe: una cresta de inserción muscular que recorre transversalmente el cuerpo del paraesfenoides, la presencia de cóndilos occipitales proyectados posteriormente y la ausencia de colmillos sinfisarios. Estos caracteres son únicos para el taxón.

#### VI) \*Chigutisaurus\* tenax

El taxón "Chigutisaurus\*tenax" Rusconi 1949a, es considerado, al menos, como especie válida. Esto está justificado por la presencia en el ejemplar de: un proceso vertical del exoccipital notoriamente angosto y ubicado externamente al cóndilo, de forma tal que la fosa supraoccipital es extremadamente elongada transversalmente; y los cóndilos occipitales en una misma línea con los cóndilos cuadrados. Estos caracteres no se encuentran presentes en los otros materiales estudiados.

## VII) "Chigutisaurus" cacheutensis

El taxón "Chigutisaurus" cacheutensis Rusconi, 1955 es considerado al menos una especie válida. El material que representa el taxón no presenta una escotadura ("notch") entre los procesos paraoccipital y vertical del exoccipital, como se observa en los otros materiales, de forma tal que la fosa posttemporal es particularmente angosta en su porción medial.

# ANALISIS FILOGENETICO

## I) CONSIDERACIONES PRELIMINARES. ELECCION DE LOS "OUTGROUP"

En el presente trabajo se ha realizado un análisis filogenético de los taxones incluidos dentro de la familia Chigutisauridae, procedentes tanto del territorio argentino como de otras localidades extrasudamericanas (Warren, 1981; Warren y Hutchinson, 1983; Sengupta, 1991). Para la polarización de los estados de los caracteres fue necesario recurrir a hipótesis de relaciones más inclusivas, ya que se utilizó el método del extragrupo. Dichos trabajos se pueden sintetizar en dos propuestas principales, aquélla de Warren y Black (1985) sobre las relaciones de los temnospóndilos triásicos, y la de Milner (1990) sobre la filogenia de los temnospóndilos y su relación con los lisanfibios. Esta última propuesta fue modificada parcialmente por ese autor en un trabajo posterior (Milner, 1991), y así mismo fue presentada en una forma simplificada recientemente (Milner, 1993), pero no difiere de aquélla de 1990.

Dado que ambos esquemas difieren básicamente en cuáles son los grupos hermanos sucesivos de los chigutisáuridos se ha realizado un análisis exhaustivo de ambas propuestas tendiente a establecer la elección de los "outgroups". Es importante destacar, además, que ambos esquemas difieren en la naturaleza de grupos más basales con respecto a Chigutisauridae. Estas diferencias son: el status de la familia Lydekkerinidae como grupo monofilético y su relación con los Rhytidosteidae, y la posición filogenética de los trematosaurios. Sin embargo, con respecto a esta última, Warren (com. epist., 1993) ha manifestado recientemente dudas acerca de su posición en el esquema por ella propuesto (Warren y Black, 1985).

El primer trabajo analizado es el de Warren y Black (op.cit.). El mismo presenta un análisis cladístico de las familias de temnospóndilos triásicos. En el mismo se excluye a la familia triásica Plagiosauridae sin que los autores



justifiquen dicha exclusión. El análisis se basa en la distribución del estado de trece caracteres craneanos, tomando en consideración a los temnospóndilos en general (Fig. A). El esquema filogenético resultante muestra dos grupos

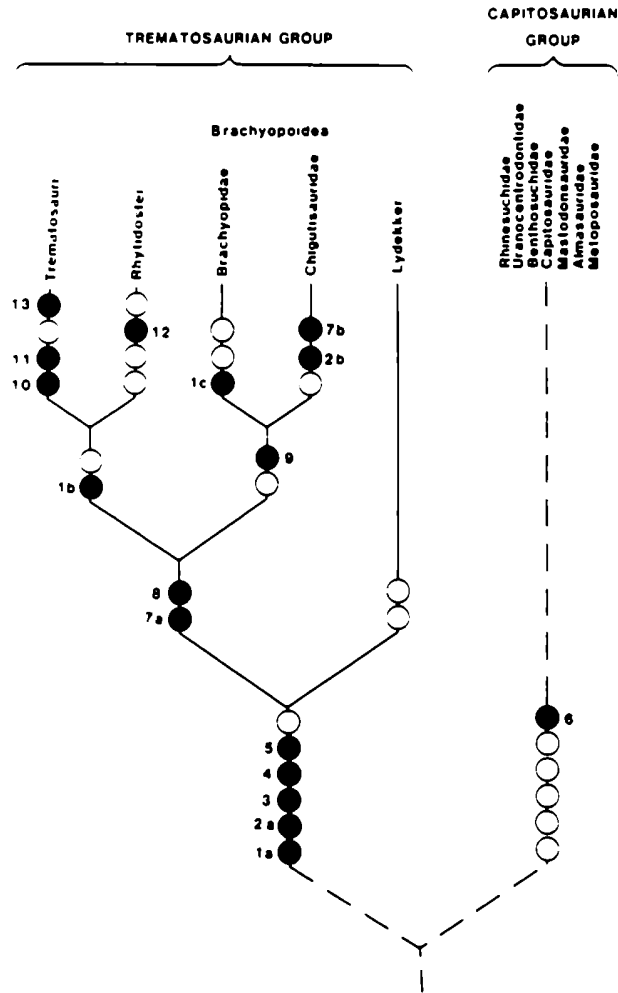


Fig.A. Cladograma de Warren y Black, 1985.

informalmente designados por los autores como el "Trematosaurian Group" y el "Capitosaurian Group". Dentro del primero se incluyen dos clados, la superfamilia Trematosauroidae (Trematosauridae + Rhytidosteidae) y la superfamilia Brachyopoidea (Brachyopidae + Chigutisauridae), y como grupo hermano plesiomorfo de [Trematosauroidae + Brachyopoidea] a la familia Lydekkerinidae. La posición de esta última familia está ya planteada con ciertas

dudas en el trabajo original (Warren y Black, 1985), y actualmente Warren se inclina por su inclusión dentro del "Capitosaurian Group" (Warren, com epist. 1993). Por otra parte, la posición de los trematosaurios como grupo hermano de los ritidosteidos también ha sido puesta en duda por Warren quien, debido a una serie de caracteres no especificados que los relaciona estrechamente con los bentosúquidos, incluiría tentativamente a los trematosaurios dentro del "Capitosaurian Group". Por lo tanto, como resultado final de este cladograma el clado [Chigutisauridae + Brachyopidae] tendría como grupo hermano a la familia Rhytidosteidae y el grupo hermano de este conjunto sería un gran clado, cuyas relaciones no estarían resueltas, que es el "Capitosaurian Group".

Dado que las modificaciones al trabajo de Warren y Black (op. cit.) son aún inéditas, se tomó el esquema original. Se confeccionó una matriz de datos, ya que la misma no fue incluida por los autores en el análisis, y se agregaron, no sólo la familia Plagiosauridae, sino también una serie de familias más plesiomórficas y monofiléticas, de acuerdo a otras hipótesis (e.g. Milner, 1990). La inclusión de las familias pérmicas Dendrerpetontidae, Archegosauridae y Dvinosauridae, y la triásica Tupilakosauridae, se debió a las dudas que presentaba la polaridad de los caracteres utilizados por Warren y Black (op. cit.) al estar su esquema de relaciones acotado temporalmente. El análisis hecho por la autora del presente trabajo no presentó diferencias significativas con respecto al de Warren y Black (1985). La polaridad de los caracteres utilizados no cambió con el agregado de grupos reconocidos como más plesiomorfos (v. Milner, 1990). Los plagiosauridos resultaron el grupo hermano del clado [(Chigutisauridae + Brachyopidae) + (Rhytidosteidae + Trematosauridae)] y los lydekerínidos como el grupo hermano plesiomorfo de Plagiosauridae.

El esquema propuesto por Milner (1990) (Fig. B y C) analiza cuarenta familias de temnospóndilos en relación con Lissamphibia. En dicho esquema, los temnospóndilos resultan un grado de organización entre los tetrápodos primitivos y los lissamphibia (sensu Milner, 1990, 1993). De esta forma los temnospóndilos son el "stemgroup" de Lissamphibia (el "crown group") y por lo tanto parafiletico, situación también sugerida por otros autores (e.g. Cannatella y de Queiroz, 1989; Trueb y Cloutier, 1991). En lo que respecta a la familia Chigutisauridae, la misma es incluida por Milner dentro de un clado denominado por él Stereospondyli (Fig. C). Dentro de dicho clado, el grupo hermano de Chigutisauridae es una familia sin nombre (unnamed family = UF)

que incluye cuatro géneros de temnospóndilos australianos (Acerastea sp., Arcadia sp., Derwentia sp. y Rewana sp.) que habían sido reconocidos previamente como ritidosteidos (v. Warren y Black, 1985). Como grupo hermano plesiomorfo del clado (Chigutisauridae + UF) se encuentra el clado

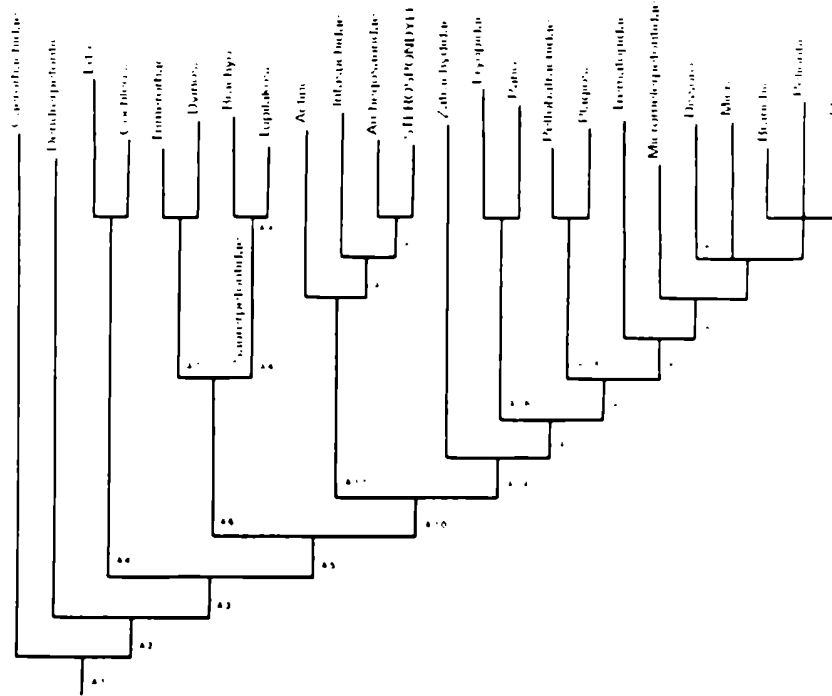


Fig.B. Cladograma de Milner, 1990.

(Lydekkerinidae + Rhytidosteiidae). La familia Lydekkerinidae es considerada por Milner como el "stemgroup" de Rhytidosteiidae (v. Milner, 1991). Las restantes familias incluídas dentro de Stereospondyli, todas mesozoicas, forman un clado en el que algunas de ellas son parafiléticas. Es importante señalar que este clado es equivalente al "Capitosaurian Group" de Warren y Black (1985).

En cuanto a la posición de la familia Brachyopidae es un punto básico de diferencia entre los dos cladogramas que se analizan (compárese Fig. A y B). La misma se ubica en un grupo mucho más basal con respecto a Stereospondyli en el cladograma de Milner (1990). La familia Brachyopidae estaría más estrechamente relacionada con las familias pérmicas Trimerorhachidae y Dvinosauridae, y la triásica Tupilakosauridae.

El análisis crítico del esquema presentado por Milner (1990, 1991, 1993) se vió dificultado por que ese autor, al igual que Warren (op.cit.), no presentó una matriz de datos. Por lo tanto fué necesario confeccionar una, pero la dificultad para reconocer las condiciones consideradas plesiomórficas y para comprender el enunciado de algunos caracteres impidió que se pudiera correr la

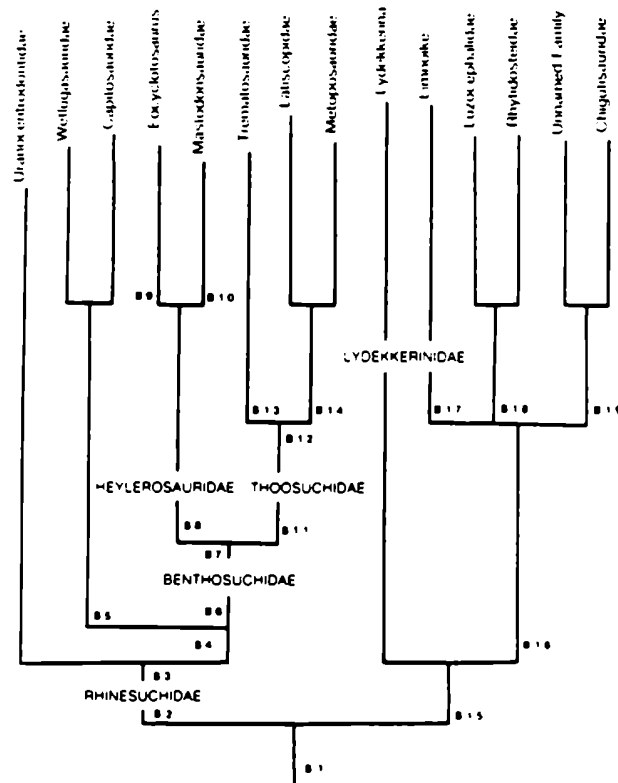


Fig.C. Cladograma de Stereospondyli de la Fig.B, de Milner 1990.

matriz con un programa adecuado. La matriz de datos, de 53 caracteres en total, comprendió todos aquellos nodos que incluían desde Brachyopidae hasta Chigutisauridae. De esta forma se analizaron 10 nodos y 20 otus. Del trabajo resultante se analizó en particular la distribución de los caracteres, utilizando bibliografía propia, para corroborar si la posición de Brachyopidae con respecto

a Chigutisauridae propuesta por Milner es la hipótesis más parsimoniosa. En líneas generales, dado que se selecciona el esquema de relaciones más parsimonioso, es destacable que en el cladograma presentado por Milner prácticamente no existen caracteres únicos y la mayoría de los caracteres que justifican los nodos presentan reversiones o convergencias. Además del alto número de convergencias, el esquema se ve también afectado por la elección de una serie de caracteres que presentan una alta correlación con el habitat, como es el caso del grado de osificación del los huesos (v. DeFaw, 1989). En cuanto a la posición de la familia Brachyopidae con respecto a Chigutisauridae, el nodo que la relaciona con Trimerorhachidae, Dvinosauridae y Tupilakosauridae (A6) de los 7 caracteres incluidos en el mismo uno solo es una sinapomorfía exclusiva del clado, mientras que los restantes o son convergentes con los Stereospondyli o bien poseen una distribución muy variable dentro de los temnospóndilos. El carácter único que justifica el nodo ("muesca ótica poco profunda o ausente") está presente en los estadios juveniles de otros temnospóndilos y alteraciones de la ontogenia podrían producir este rasgo convergentemente. En cuanto al nodo menos inclusivo (A9), que define al clado (Brachyopidae + Tupilakosauridae), de los tres caracteres presentes en el mismo dos de ellos son convergentes con el clado Stereospondyli y el restante con el clado (Chigutisauridae + UF). En este último caso se trata de la pérdida de lacrimales.

Si por otro lado se analiza que ocurre con las sinapomorfías del clado Stereospondyli, e incluso las de aquellos clados menos inclusivos (que incluyen a Chigutisauridae), nuevamente aparecen convergentemente en el clado (Brachyopidae + Tupilakosauridae). Además, algunos de los caracteres que no son convergentes presentan una distribución cuya variación hace dudosa su utilización como sinapomorfías de clados tan generales. Tal es el caso del número y distribución de las series dentarias palatinas.

Al analizar, por otra parte, las sinapomorfías de los nodos sucesivos del "stemgroup" de los Stereospondyli, nuevamente se observan convergencias con el clado (Brachyopidae + Tupilakosauridae) de forma tal que es tan parsimoniosa una posición más basal de Brachyopidae con respecto al "stemgroup" como una dentro del "crowngroup".

De la discusión y análisis de las propuestas cladísticas antes mencionadas (Warren y Black, 1985; Milner, 1990, 1991, 1993), surge la

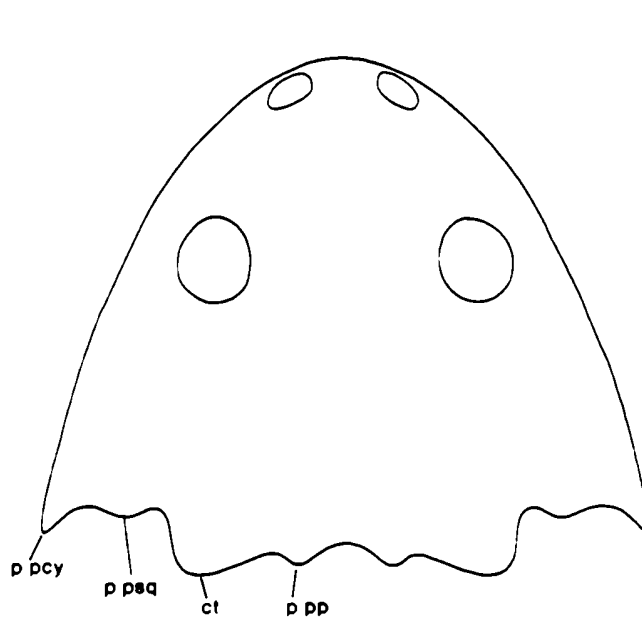
dificultad de elegir un "outgroup", cuya monofilia esté bien corroborada, entre los grupos más basales con respecto al "ingroup". De esta forma, por ejemplo, los "lydekkerínidos", que para Warren y Black (op.cit.) constituyen una agrupación natural, para Milner (ops.cits.) constituirían una agrupación parafilética con respecto a los ritidosteidos. Por lo tanto, se han realizado dos matrices diferentes. En la primera de ellas (MATRIZ 1), teniendo en cuenta el trabajo de Milner (1991), se tomó como "outgroup" al clado (Rhytidosteidae + Lydekkerinidae). Así mismo se amplió el "ingroup" debido a las divergencias que presentan las hipótesis antes mencionadas con respecto a los grupos hermanos de los chigutisáuridos. De esta forma se incluyeron como otus a analizar a: dos géneros de la "unnamed family" de Milner (Arcadia sp. (Warren y Black, 1985) y Derwentia sp. (Cosgriff, 1974)) basados en los ejemplares más completos, y la familia Brachyopidae. En la segunda matriz (MATRIZ 2) se utilizaron directamente los géneros de "lydekkerínidos", de los cuales se tiene la seguridad que se trata de otus monofiléticas, reservando el rol de "outgroup" al género Lydekkerina sp.. Como grupo externo de control se utilizó al "Capitosaurian Group" de Warren y Black (op.cit.), grupo equivalente al clado que Milner postula como grupo hermano plesiomorfo del clado que incluye a Chigutisauridae. Al igual que en la primera matriz, se amplió el "ingroup" incluyendo además en este caso a los ritidosteidos como una otu del mismo. En esta segunda matriz se incluyeron 7 caracteres más (número 22 al 28) que permitieran de algún modo resolver las relaciones entre los géneros de "lydekkerínidos", ritidostéidos y los géneros de la "unnamed family". Los datos de ambas matrices fueron procesados utilizando el programa Hennig86 (versión 1.5).

## II) ANALISIS DE CARACTERES

0-Cuernos tabulares (**ct** en FIG. I). Se denominan "cuernos tabulares" a las proyecciones caudales de los tabulares en el borde posterior de la tabla craneana. La presencia de cuernos tabulares bien desarrollados es una condición que se observa en los "outgroups" y por lo tanto, plesiomórfica.

-presencia= 0

-ausencia= 1



1-Proceso postescamosal (**p psq** en FIG I) y Proceso postcuadradoyugal (**p pcy** en FIG. I). El proceso postescamosal y el proceso postcuadradoyugal son cortas proyecciones caudales que desarrollan los escamosales y cuadradoyugales, respectivamente, en el borde posterior de la tabla. Su

presencia no ha sido mencionada en ninguna otra familia de temnospóndilos mesozoicos, fuera de Chigutisauridae. El único grupo donde se han descrito estructuras similares es en la familia pérmica Zatrachydidae (v. Paton, 1975). Dadas las relaciones filogenéticas planteadas entre la familia Zatrachydidae y el grupo bajo análisis (Milner, 1989; 1990), se considera la presencia de dichos procesos en ambos grupos como una convergencia.

-ausencia= 0

-presencia=1

2-Proceso postparietal (**p pp** en FIG. I). Se trata de un corto proceso caudal de los huesos postparietales que se forma en el borde posterior de la tabla. El mismo está ausente en los "outgroups" y por lo tanto su presencia es considerada derivada, aunque se ha descrito una estructura semejante en la familia Zatrachydidae (ver discusión carácter 1).

-ausencia= 0

-presencia= 1

3-Cóndilos occipitales. Los exoccipitales pueden presentar el proceso subótico elongado anteroposteriormente, de forma tal que los cóndilos quedan proyectados posteriormente del cuerpo del exoccipital correspondiente (FIG. II, B). Ligado a esta proyección de los cóndilos, el borde posterior de pterigoides-exoccipital presenta, en vista ventral, una marcada concavidad. Este es el caso de los braquiópodos, en los que la presencia de cóndilos proyectados posteriormente ha sido utilizada como uno de los caracteres diagnósticos del grupo (e.g. Watson, 1956; Warren, 1981). La presencia de cóndilos proyectados también ha sido mencionada en las familias paleozoicas Dvinosauridae y Saurerpetontidae y en el género Kouerpeton de edad desconocida (v. Coldiron, 1978). Por el contrario, cuando los cóndilos no se encuentran proyectados el occiput es vertical, como ocurre en los "outgroups" (FIG. II, A).

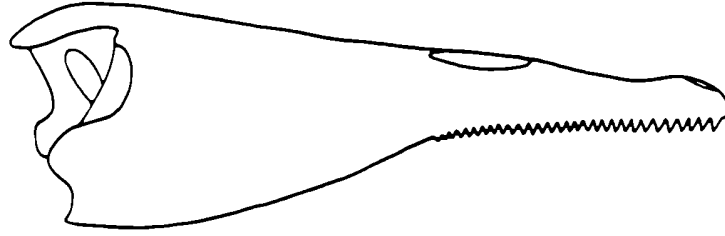
-no proyectados posteriormente= 0

-proyectados posteriormente= 1

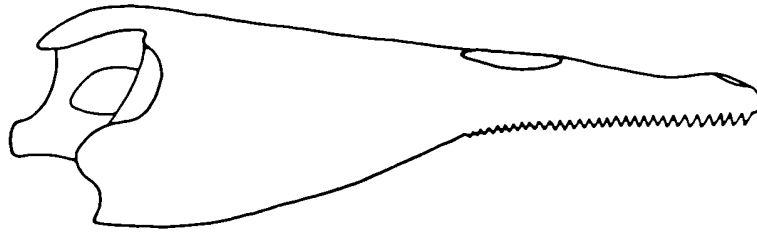


II

A



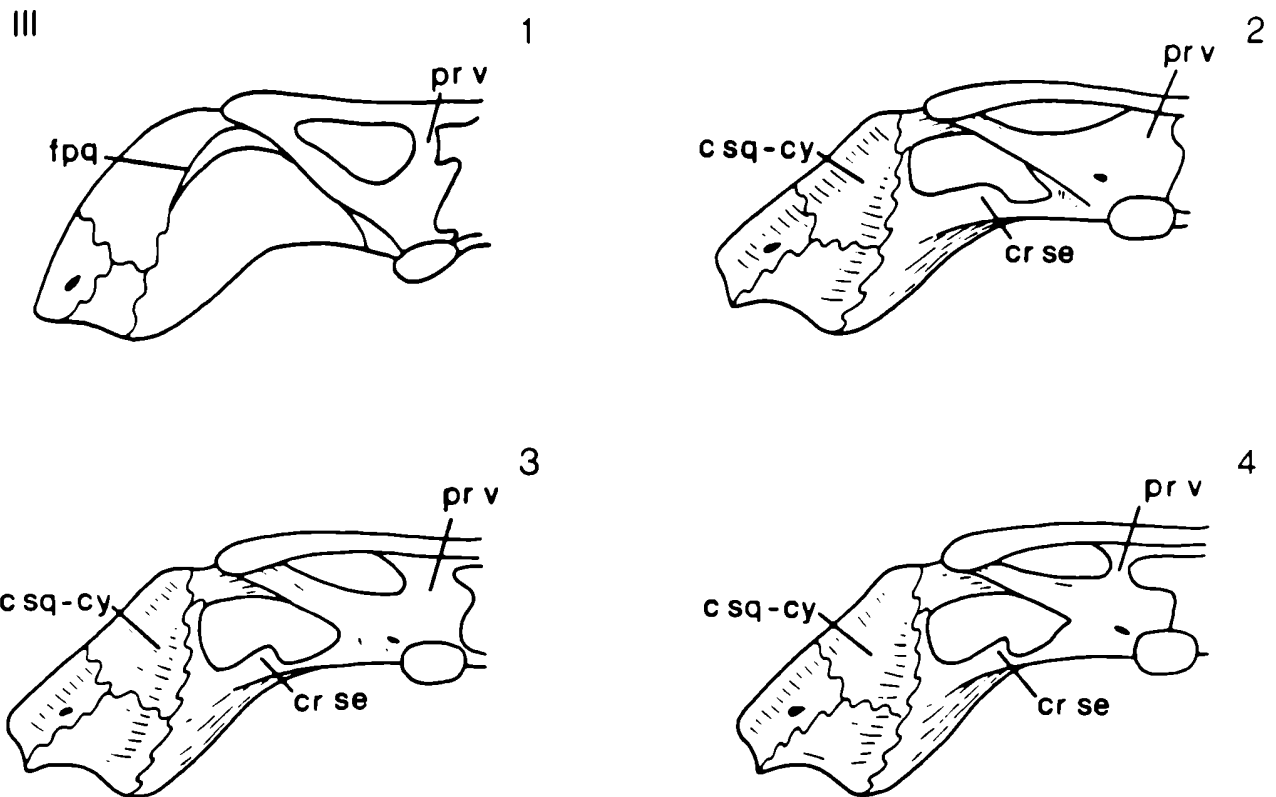
B



4-Ubicación del proceso vertical del exoccipital (**pr v** en FIG. III, 4). El proceso vertical es un corto proceso del exoccipital que contacta dorsalmente con el proceso descendente del postparietal. Se ubica dorsalmente al cóndilo respectivo total o parcialmente sobre él. La presencia de un proceso vertical particularmente delgado y ubicado dorsalmente al cóndilo pero totalmente lateral al mismo, es considerada la condición derivada. Una condición similar se observa en el "ritidostéido" Acerastea wadeae del Triásico Temprano de Australia (Warren y Hutchinson, 1987).

-ubicado total o parcialmente sobre el cóndilo= 0

-ubicado lateralmente al cóndilo= 1



5-Forma del proceso vertical. El proceso vertical del exoccipital está formado por una corta columna de hueso, comprimida anteroposteriormente. Dicho proceso vertical forma un ángulo de agudo a recto con la barra del proceso paraoccipital, existiendo entre ambos una hendidura ("notch"). La ausencia de hendidura es considerada una condición derivada (**pr v** en FIG. III, 2). Su ausencia no ha sido constatada no sólo en el "outgroup" sino incluso en grupos aún más plesiomórficos de temnospóndilos (**pr v** en FIG. III, 1, 3 y 4).

-presencia de hendidura= 0

-ausencia de hendidura= 1

6-Cresta subestapedia (**cr se** en FIG. III, 2-4). La cresta subestapedia (sensu Warren y Hutchinson, 1983) es una estructura del cuerpo del pterigoides

a nivel de la fosa estapedial. Dicha cresta se interna dentro de la fosa, paralelamente al plano sagital del cráneo. La presencia de cresta es considerada la condición derivada, no observada en los "outgroups".

-ausencia= 0

-presencia= 1

7-Número de crestas subestapediales. La cresta subestapedial puede estar formada por una única cresta o bien, como se observa en el chigutisáurido Siderops kehli del Jurásico Temprano de Australia (Warren y Hutchinson, 1983), la misma está subdividida en dos cresta que corren paralelas entre sí. Debido a que este último estado presenta una distribución restringida a un sólo taxón, mientras que la presencia de una sola cresta se ha observado en taxones tanto australianos como sudamericanos, es que se ha considerado la presencia de dos crestas subestapediales como la condición derivada .

-una cresta= 0

-dos crestas= 1

8-Fisura palatocuadrada (**f pq** en FIG. III, 1). La fisura palatocuadrada, visible en vista occipital, es una fisura vertical que se ubica entre la rama ascendente del pterigoides y el escamosal e incluso escamosal y cuadradoyugal. La presencia de fisura, condición observada en juveniles de varios grupos de temnospóndilos mesozoicos, puede retenerse en los adultos tal como ocurre en los trematosaurios (Warren, com. pers. 1993). En los braquiópodos existe una condición diferente, donde la fisura puede extenderse ventralmente entre la rama del pterigoides que se dirige al cuadrado y los huesos de la mejilla. La fisura palatocuadrada puede presentarse en los adultos rellena secundariamente por una osificación dorsal del hueso cuadrado de forma tal que se observa una sutura entre el pterigoides y el escamosal (v. Warren y Black, 1985). Esta última condición es considerada derivada.

-ausencia= 0

-presencia= 1

9-Rama del pterigoides que se dirige al cuadrado. La rama del pterigoides que se dirige al hueso cuadrado está generalmente orientada posteriormente o postero-ventralmente en los "outgroup". La presencia de una rama cuadrada dirigida abruptamente en dirección ventral es considerada derivada, condición ya señalada como carácter diagnóstico de la familia Brachyopidae (v. Watson, 1956; Warren, 1981).

-no dirigida abruptamente hacia la región ventral= 0

-dirigida abruptamente hacia la región ventral= 1

10-Rama ascendente del pterigoides. La rama ascendente del pterigoides puede estar constituida por una extensión dorsal de la rama cuadrada y que sutura dorsalmente con los huesos de la tabla (e.g. Capitosauridae), o bien ser una estructura laminar que se eleva sobre la porción más medial de la rama cuadrada del pterigoides y que puede o no alcanzar a suturar dorsalmente con la tabla (e.g. ritidosteidos, *Lydekkerina* sp., braquiópodos) (ver Warren y Black, 1985). Este último tipo de rama ascendente, que se dirige anteromedialmente

IV

A



B



C



D



hasta la sutura pterigoides-paraesfenoides, puede presentar un recorrido (en vista dorsal) recto o con un quiebre en forma de L (v. Warren y Black, op.cit.) (FIG. IV, A y B). La condición considerada derivada es aquella en la cual la rama ascendente se encuentra recurvada medialmente, formando una curva que cierra hasta la sutura pterigoides-paraesfenoides (FIG. IV, C y D).

-recta o en forma de L= 0

-recurvada= 1

11-Porción terminal de la rama ascendente del pterigoides. En el caso en que la rama ascendente del pterigoides se encuentra recurvada internamente, su extremo medial puede presentar una estructura en forma de columna (= "ascending column" de Warren y Hutchinson, 1983) en su extremo medial (FIG. IV, C). La presencia de una columna terminal en el borde medial de la rama ascendente es considerada derivada.

-sin columna= 0

-con columna= 1

12-Vómer-Apófisis cultriforme del paraesfenoides. El contacto entre la apófisis cultriforme del paraesfenoides y los vómeres se produce de forma tal que la apófisis encaja dentro de una "foseta" entre los vómeres. Los vómeres pueden proyectarse posteriormente ("procesos vomerinos") y cubrir el tercio anterior de la apófisis con lo cual el contacto se produce por detrás del borde anterior de las vacuidades interpterigoideas (FIG. V, B). Esta última condición, considerada derivada, sólo fue mencionada para Luzocephalus sp. (Shishkin, 1980).

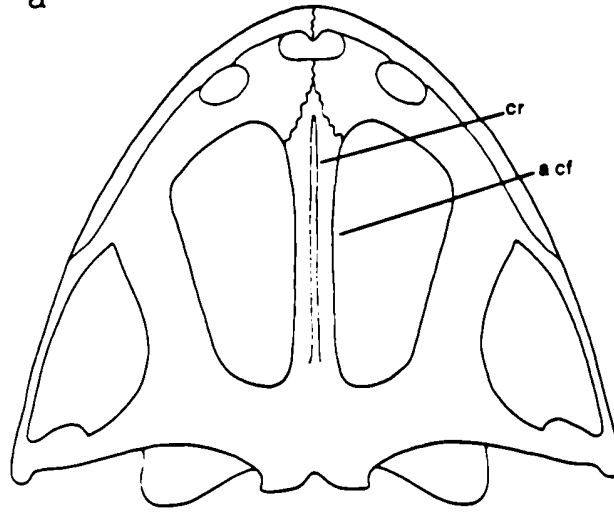
-no cubre tercio anterior de la apófisis= 0

-cubre tercio anterior de la apófisis= 1

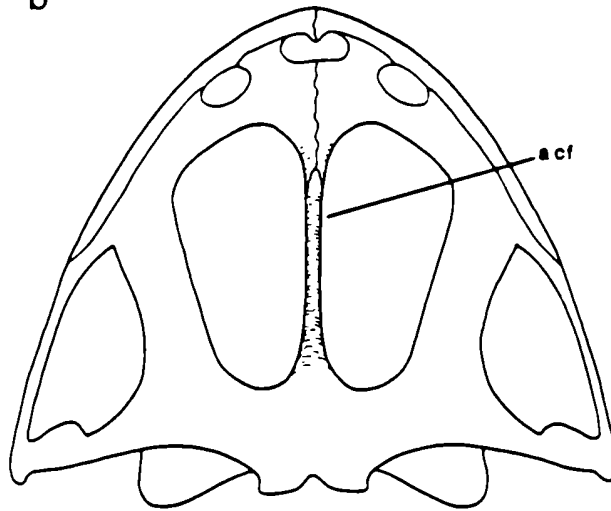
13-Apófisis cultriforme. La apófisis cultriforme del paraesfenoides es una estructura de bordes subparalelos que presenta su superficie ventral plana o suavemente convexa. Sin embargo se han descrito ejemplares en los cuales la apófisis es extremadamente angosta y su superficie ventral es marcadamente convexa e incluso en forma de cuña. Esta última condición se observa en la

V

a



b



familia Trematosauridae (Save-Soderbergh, 1936; Warren y Black, 1985). La presencia de una apófisis delgada, donde su superficie ventral es marcadamente convexa es considerada derivada ya que la misma no se observa en los "outgroups" (a cf en FIG. V, B).

- plana a levemente convexa= 0
- marcadamente convexa= 1

14-Carena medial. La presencia de una carena medial que recorre ventralmente en casi toda su longitud a la apófisis cultriforme es considerada un condición derivada ya que se encuentra ausente en los "outgroups" (cr en FIG. V, A). Los únicos temnospóndilos en los que se ha descrito dicha estructura es en los chigutisáuridos sudamericanos. Una estructura similar se observa en el braquiópido Sinobrachyops placenticephalus del Jurásico de China (Dong, 1985).

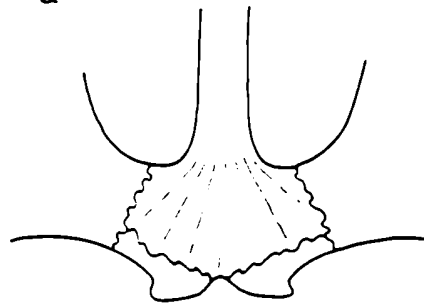
- ausencia= 0
- presencia= 1

15-Cuerpo del paraesfenoides. El cuerpo del paraesfenoides presenta su superficie ventral más o menos cóncava (FIG. VI, A), aunque la misma puede presentar en algunos casos crestas que constituyen zonas de inserción muscular. Tal es el caso, por ejemplo, de los capitosaurios donde existe una cresta (crista muscularis) que forma dos concavidades, muy cecanas a la sutura con los exoccipitales, para la inserción del músculo rectus capiti (Shishikin, com. pers.; Watson, 1962; Welles y Cosgriff, 1965). La presencia de una larga cresta que recorre transversalmente el cuerpo del paraesfenoides de forma tal que existe un cambio de pendiente abrupta en su superficie, es considerada derivada ya que dicha condición es diferente a la observada en capitosaurios (FIG. VI, B). Una cresta transversal al cuerpo del paraesfenoides pero poco conspicua ha sido descrita en el braquiópido Hadrokkosaurus bradyi, del Trásico Medio de U.S.A. (Welles y Estes, 1969).

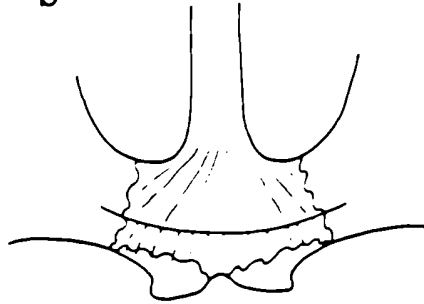
- ausencia= 0
- presencia= 1

VI

a



b



16-Dientes palatales. Los dientes palatales son aquéllos que se desarrollan sobre vómeres, palatinos y ectopterigoides. La presencia de una hilera continua de dientes sobre esos tres huesos, incluso medialmente a la coana, es una condición plesiomórfica incluso para los temnospóndilos (Milner, 1990; Warren y Davey, 1992). Su retención dentro del "ingroup" es considerada una condición derivada ya que la misma no se observa en los "outgroups".

-ausencia= 0

-presencia= 1



17-Dientes xifodontes. Los dientes xifodontes son aquéllos en que el extremo distal del diente se encuentra recurvado internamente además de poseer una carena mesial que les da un aspecto lanceolado. La presencia de xifodoncia es característica de formas altamente carnívoras como crosopterigios, algunos cocodrilos (e.g. sebecosuquios), terápsidos y anfibios antracosaurios (Warren y Davey, 1992). La presencia de xifodoncia en el grupo bajo análisis es considerada derivada.

-ausencia= 0

-presencia= 1

18-Foramen meckeliano posterior. El foramen meckeliano posterior se ubica en la cara lingual de la mandíbula a nivel del borde anterior de la fosa aductora. Dorsoventralmente, este foramen se ubica en el punto medio de la rama mandibular o bien puede estar desplazado ventralmente de forma tal de ubicarse muy cerca del borde ventral de la rama. Se considera la condición primitiva que el foramen se ubique aproximadamente en el punto medio de la rama mandibular, ya que ocurre en los "outgroups" (v. Jupp y Warren, 1987).

-en el punto medio de la rama mandibular= 0

-en la zona ventral de la rama mandibular= 1

19-Proceso coronoideo. El proceso coronoideo de la mandíbula es la extensión dorsal del coronoide por encima del borde anterolabial de la fosa aductora (**pr c** en FIG. VIII) (v. Warren y Hutchinson, 1983). Su presencia es considerada una condición derivada, ya que no se presenta en los "outgroup".

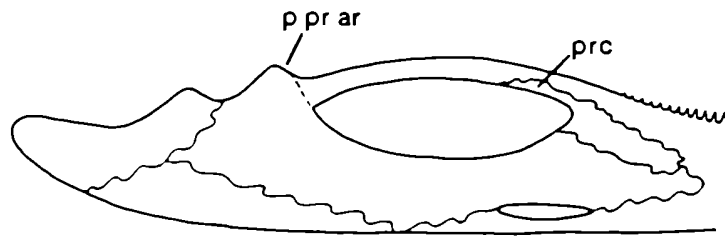
-ausencia= 0

-presencia= 1

20-Proceso prearticular. El proceso prearticular de la mandíbula es un proceso dorsal del hueso prearticular por encima del nivel del surangular y de la fosa glenoidea (**p pr** en FIG. VIII). Su presencia ha sido mencionada en los Rhytidosteidae y Rhinesuchidae (Jupp y Warren, 1986), grupos con los cuales se considera que la presencia de proceso es convergente.

- ausencia= 0
- presencia= 1

VII



21-Dentición sinfisiaria. La presencia de colmillos sinfisiarios, por detrás de la hilera marginal de dientes en la mandíbula, es una condición plesiomórfica incluso para todos los temnospóndilos (Jupp y Warren, 1986; Warren y Davey, 1992).

- presencia= 0
- ausencia= 1

22-Concavidad escamoso-cuadradoyugal. Esta concavidad, en forma de una amplia canaleta, corre dorsoventralmente sobre la superficie occipital de la mejilla, sobre los huesos escamosal y cuadradoyugal (**c sq-cy** en FIG. III). La presencia de dicha concavidad es considerada una condición derivada para el grupo bajo análisis, no presente en capitosaurios como así tampoco en grupos pérmicos (v. Warren y Black, 1985).

- ausencia= 0
- presencia= 1

23-Premaxilares. Los premaxilares pueden presentar una corta proyección posterior dentro de la abertura palatal anterior de forma tal de darle a la misma un aspecto "arriñonado". En caso contrario la abertura es de contorno circular. Es condición primitiva la forma "arriñonada" presente en Lydekkerina y en los capitosaurios (v. Welles y Cosgriff, 1965).

-premaxilares proyectados= 0

-premaxilares no proyectados= 1

24-Forámenes nerviosos del exoccipital. Los forámenes nerviosos observados sobre el hueso exoccipital son los correspondientes a los pares IX, X, XI y XII. Los pares IX, X y XI (glossofaríngeo, vago y accesorio) pueden salir por un solo orificio cerca de la base del proceso paraoccipital (foramen X) o bien en dos forámenes separados (X y IX). El correspondiente al par craneal XII (hipogloso) sale del exoccipital a través de un pequeño foramen cerca de la base del cóndilo (Save-Soderbergh, 1936). Aparentemente, existe una reducción de la cantidad de forámenes en el exoccipital, de forma tal que la condición más derivada es la de presentar un único foramen (X).

-pares craneales X y XII= 0

-par craneal X= 1

25-Septomaxilar. El hueso septomaxilar, a veces expuesto superficialmente en el borde medial o posterior de la abertura nasal externa, puede encontrarse no expuesto y si formando parte del piso de la abertura. La no exposición superficial del hueso e inclusive su reducción es considerada derivada, ya que su presencia y buen desarrollo se observa en Capitosaurios.

-visible superficialmente= 0

-no visible superficialmente a ausente= 1

26-Lacrimal. La presencia de hueso lacrimal en la tabla craneana es una característica primitiva incluso para los temnospódilos (v. Warren y Black, 1985; Milner, 1990).

-presencia= 0

-ausencia= 1

27-Muesca ótica. La muesca ótica se ubica en el borde posterior de la tabla usualmente rodeada por el hueso escamosal y el cuerno tabular, pero en algunos casos puede incluso llegar a formar parte de su borde más anterior el hueso supratemporal. Este último es el caso de algunos capitosaurios y uranocentrodóntidos (v. Watson, 1962). La presencia de una muesca ótica incisa y angosta es considerada plesiomórfica ya que no sólo está presente en el "outgroup" sino también en grupos más plesiomorfos (e.g. Uranocentrodontidae y Capitosauridae).

-muesca ótica incisa= 0

-muesca ótica amplia y poco profunda= 1

28-Sutura exoccipital-pterigoides. El contacto entre los huesos pterigoides con el respectivo exoccipital puede no ser visible en vista ventral debido a que el cuerpo del paraesfenoides se ubica entre ambos. Esta condición es diferente a la observada en "Lydekkerínidos" donde la sutura no es visible debido a que el cuerpo del paraesfenoides forma una placa que cubre a la sutura exoccipital-pterigoides ventralmente (v. Cosgriff, 1974). La presencia de un amplio contacto entre los pterigoides y exoccipitales es considerada una condición derivada convergente con algunos capitosaurios (v. Welles y Cosgriff, 1965).

-contacto pterigoides-exoccipitales no visible en vista ventral= 0

-contacto pterigoides-exoccipitales amplio, visible en vista ventral= 1

### III) OTUs UTILIZADAS

#### MATRIZ 1

1) "out-group"= LYDRHY. Este clado corresponde al [Lydekkerinidae + Rhytidosteidae] sensu Milner (1991).

2) ARCAD. Corresponde a la especie Arcadia myriadens (Warren y Black, 1985) la cual es considerada por algunos autores como un ritidostéido (e.g. Warren y Black, op.cit.), y por Milner (1990) como perteneciente a una familia, aún sin nombre, que sería el grupo hermano más cercano a Chigutisauridae.

3) DERW. Corresponde a la especie Derwentia warreni Cosgriff, 1974) la cual es considerada por algunos autores como un ritidostéido (e.g. Warren y Black, 1985), y por Milner (1990) como perteneciente a una familia, aún sin nombre, que sería el grupo hermano más cercano a Chigutisauridae.

4) BRACH. Corresponde a la familia Brachyopidae (e.g. Watson, 1956; Welles y Estes, 1969), considerada por algunos autores como el grupo hermano de los chigutisáuridos (e.g. Warren y Hutchinson, 1983; Warren y Black, 1985) contra Milner (1990).

5) SIDER. Corresponde a la especie de chigutisáurido australiano Siderops kehli (Warren y Hutchinson, 1983).

6) KERAT. Corresponde a la especie de chigutisáurido australiano Keratobrachyops australis (Warren, 1981).

7) GENU. Corresponde a la especie de chigutisáurido de la India Compsocerops cosgriffi (Sengupta, 1991).

8) GENUD. Corresponde a la especie de chigutisáurido de la India

Kuttycephalus triangularis (Sengupta, 1991).

9) PELOM. Corresponde a "Pelorocephalus mendozensis".

10) CHITE. Corresponde a "Chigutisaurus tenax".

11) CHICA. Corresponde a "Chigutisaurus cacheutensis".

## MATRIZ 2

1) "outgroup": LYDEK. Corresponde a la especie de "lidekerínido" de Sud Africa Lydekkerina huxleyi (Watson, 1962; Parrington, 1948)

Se agregan a las otus de la matriz anterior:

12) LIMNO. Corresponde a la especie de "lidekerínido" de Sud Africa Limnoiketes paludinatus (Parrington, 1948).

13) CHOM. Corresponde a la especie de "lidekerínido" de Tasmania Chomatobrachus halei (Cosgriff, 1974).

14) LUZOC. Corresponde a la especie de "lidekerínido" de Rusia Luzocephalus blomi (Shishkin, 1980).

15) RHYTI. Corresponde a la familia Rhytidosteidae (sensu Milner, 1990).

## IV) CLADOGRAMAS RESULTANTES

El primer análisis realizado (MATRIZ 1), con 22 caracteres craneanos y tomando como "outgroup" al clado (Lydekkerinidae + Rhytidosteidae), dió como resultado 6 árboles igualmente parsimoniosos con un índice de consistencia de 80 y de retención de 85. Se analizaron dichos árboles con el propósito de establecer que relaciones se mantenían constantes entre los mismos. Para esto se realizó un árbol de consenso (Nelsen) en el cual se pudo constatar que los nodos no resueltos consisten en la presencia de policotomías en dos puntos: en las relaciones entre los taxones sudamericanos y en las relaciones entre los géneros de la "unnamed family" con respecto al resto del "ingroup". En cuanto a los puntos consistentes dentro del esquema de relaciones, es importante destacar la estabilidad observada en las relaciones entre los taxones incluidos en la familia Chigutisauridae. Los géneros hindúes aparecen como el grupo hermano plesiomórfico del clado formado por los géneros australianos y sudamericanos. Dentro de este último clado, los dos géneros australianos no forman un clado sino que constituirían una policotomía con el clado formado por los taxones sudamericanos. Por otra parte, la familia Brachyopidae también presenta una posición consistente, ubicándose como el grupo hermano plesiomorfo de los chigutisáuridos.

Además de corroborar las interrelaciones entre los chigutisáuridos, debido a la incierta posición de los grupos más basales del "ingroup" se realizó un segundo análisis (MATRIZ 2). La nueva matriz, de 29 caracteres craneanos y 15 otus, dió como resultado más de 100 árboles igualmente parsimoniosos con un índice de consistencia de 69 y de retención de 80. El alto número de árboles se debió principalmente a la presencia de policotomías entre los géneros de "lydekkerínidos" y su relación con los ritidostéidos. Para poder analizar las relaciones entre los grupos incluidos se realizó un árbol de consenso (Nelsen). Es importante destacar que entre ambos análisis (el primero con el "outgroup" no desglosado (MATRIZ 1) y el segundo con el "outgroup" desglosado (MATRIZ 2) no existieron diferencias en cuanto a las relaciones filogenéticas de la familia Chigutisauridae y a la posición de su grupo hermano plesiomorfo, la familia Brachyopidae. Por esto mismo es que se ha tomado como cladograma resultante del presente trabajo de tesis al elaborado sobre la base de la segunda matriz, ya

que permite además proponer hipótesis acerca de los taxones ubicados en una posición más basal con respecto a los braquiópodos. No se han analizado los nodos más plesiomorfos ya que el análisis de los mismos escapan al objetivo del presente estudio. .

### **Nelsen (MATRIZ 2)**

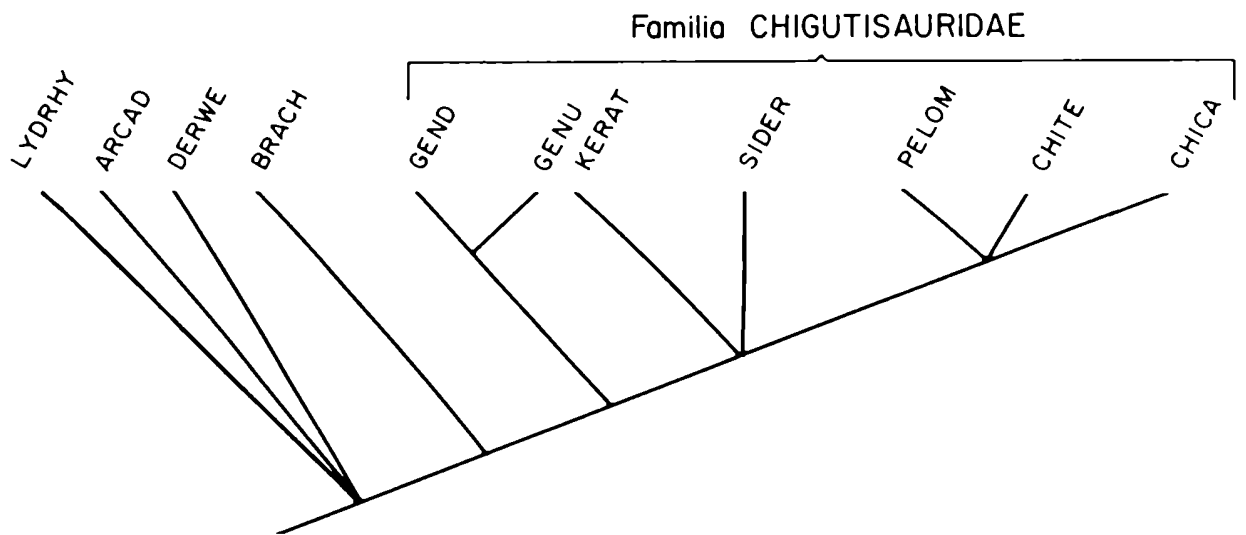
Nodo 20: Este nodo presenta una policotomía entre los rhytidosteidos, los dos géneros de la "unnamed family" (Arcadia y Derwentia) y el clado (Brachyopidae + Chigutisauridae). La falta de resolución de las relaciones entre los grupos, expresada en una policotomía, se debe a la falta de mayor cantidad de caracteres en el análisis que permitan resolver las interrelaciones de estos grupos. Dado que no es propósito del presente trabajo de tesis resolver las relaciones de los grupos fuera de la familia Chigutisauridae, no se ha aumentado el número de caracteres para ello.

Los caracteres que justifican el nodo 20 son: la ausencia de hueso lacrimal (26) y la presencia de una muesca ótica amplia no incisa (27). Dichos caracteres son sinapomorfías únicas que corroboran relaciones estrechas entre los grupos mencionados, como ya fuera sugerido por otros autores (v. Warren y Black, 1985; Milner, 1990).

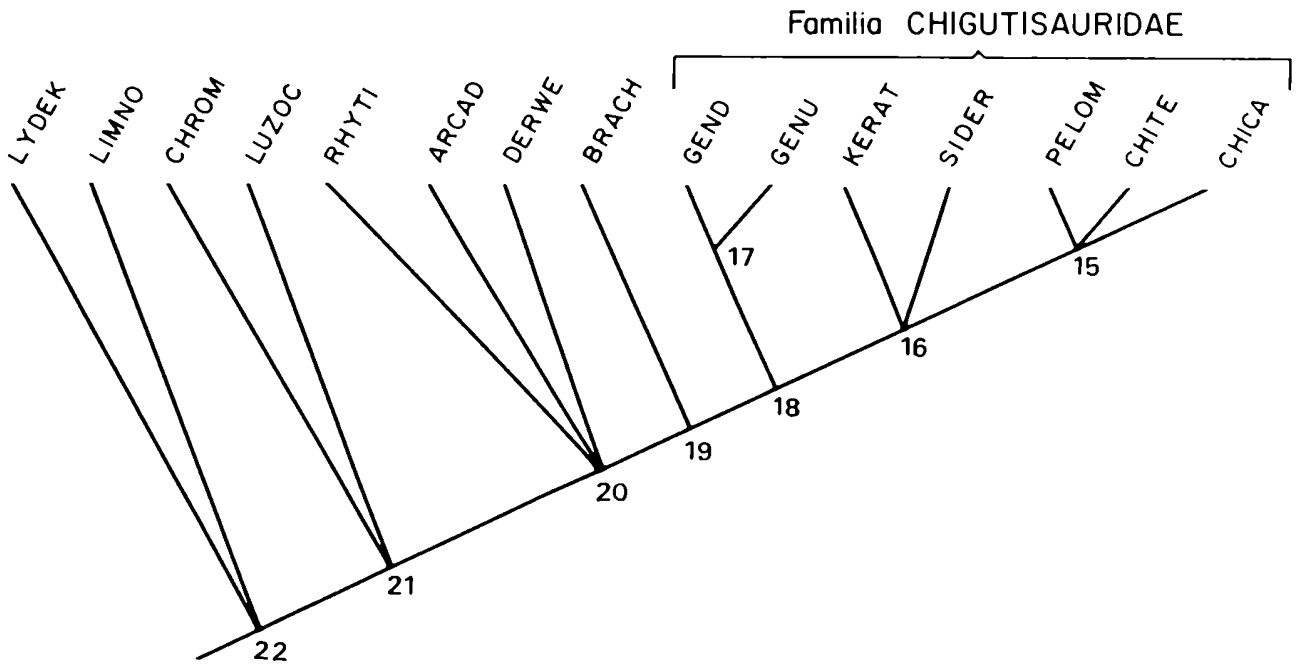
Nodo 19: (Brachyopidae + Chigutisauridae). Este nodo está justificado por los caracteres 9, 17, 18 y 28. Los estados derivados de los caracteres 17 (xifodancia) y 18 (foramen meckeliano posterior cerca del borde ventral de la rama mandibular) son sinapomorfías del nodo, no presentes en otros temnospóndilos. El estado derivado del carácter 9 (rama cuadrada del pterigoideo "downturned") sólo ha sido mencionado en el género Pérmico Dvinosaurus sp. (Bystrow, 1938), con el cual se considera convergente dada su posición en otros análisis filogenéticos (Milner, 1990, 1993). La presencia de una amplia sutura entre exoccipital y pterigoideo visible en vista ventral (28), es convergente con algunos capitosáurios (v. Welles y Cosgriff, 1965).

Nodo 18: [(Género 1 + Género 2) + Keratobrachyops + Siderops + (Pelorocephalus + C.tenax + C.cacheutensis)]. Este clado incluye a todos los géneros usualmente asignados a la familia Chigutisauridae, siendo los





2



caracteres que lo justifican: 1, 8, 10 y 19. El estado derivado del carácter 1 (presencia de proceso postescamosal y postcuadradoyugal) sólo ha sido mencionado para la familia pérmica Zatrachydidae (Paton, 1965) pero en estos últimos acompañados con una serie de procesos y denticulaciones en otros huesos de la tabla no presentes en los chigutisáuridos y que constituirían autapomorfías de ese grupo. Este último revierte en el género australiano *Keratobrachyops*, el cual no posee dichos procesos en el borde posterior de la tabla. El estado derivado del carácter 8 (fisura palatocuadrada ausente) es una autapomorfía del clado. Por otra parte, el carácter 10 (rama ascendente del pterigoides recurvada internamente), no presente en ningún otro grupo más plesiomorfo, lamentablemente no se conoce su estado en los géneros de la India (Género 1 y Género 2) ni en los sudamericanos *C. tenax* y *C. cacheutensis* dado el estado y forma de preservación de los ejemplares conocidos que los representan. La falta de conocimiento antes mencionada impide determinar si el carácter 10 podría ser una autapomorfía de la familia o bien del nodo 16 que incluye a las formas australianas y sudamericanas.

Nodo 16: [*Keratobrachyops* + *Siderops* + (*Pelorocephalus* + *C. tenax* + *C. cacheutensis*)]. Este nodo está justificado por la presencia de cresta subestapedia (6), no presente en otros grupos más plesiomórficos como así tampoco en los chigutisáuridos de la India (Sengupta, com. pers., 1993); y la presencia de proceso prearticular en la mandíbula (20).

Nodo 17: (Genu + Gend). La sinapomorfía que justifica este nodo es la presencia de procesos postparietales bien desarrollados (2), ausentes en otros chigutisáuridos

Nodo 15: (*Pelorocephalus* + *C. tenax* + *C. cacheutensis*). Las sinapomorfías que justifican este nodo son: la presencia de carena ventral en la apófisis cultriforme del paraesfenoides (14), y la presencia de un sólo foramen nervioso en el exoccipital (24). El estado derivado del carácter 14 no está presente en ningún otro chigutisáurido.

## V) CONCLUSIONES TAXONOMICAS

El análisis realizado corrobora la monofilia de la familia Chigutisauridae. Esta monofilia está sustentada por las siguientes sinapomorfías: la presencia de procesos postescamosal y postcuadradoyugal, la presencia de fisura palatocuadrada rellena por una osificación del palatocuartado y la presencia de proceso coronoide en la mandíbula. La presencia de proceso postcuadradoyugal ya había sido reconocida por Rusconi (1951) como un carácter diagnóstico para el género Chigutisaurus, y por lo tanto para la familia por él propuesta. Trabajos posteriores (Warren, 1981; Warren y Hutchinson, 1983 y Warren y Black, 1985) tendieron desde un punto de vista meramente comparativo (Warren, op. cit.) o bien a través de un análisis cladístico (Warren y Hutchinson, 1983; Warren y Black, 1985) a tratar de diagnosticar a la familia Chigutisauridae. Estos intentos, de los cuales el más sólido es aquél de Warren y Black (op.cit.), chocaban con la falta de conocimiento de las formas sudamericanas según destacan los propios autores. En el esquema de Warren y Black se reconocen dos sinapomorfías para la familia Chigutisauridae, la presencia de fisura palatocuadrada rellena por una osificación del palatocuartado (sinapomorfía confirmada en el presente análisis) y la presencia de una columna terminal en la rama ascendente del pterigoides (=dorsal column). La presencia de columna no ha podido ser constatada en las formas de la India. Entre las especies sudamericanas, sólo en algunos ejemplares que las representan, se ha conservado la rama ascendente del pterigoides. En tales casos se ha observado la presencia de un engrosamiento no terminal y que no forma una columna como ha sido descrita para los materiales australianos (Warren, 1981; Warren y Hutchinson, 1983). Muy probablemente sea necesario realizar una investigación más profunda para establecer cómo es la estructura en detalle y así establecer cuáles son los estados del carácter. Por lo tanto, se descarta la presencia de columna en la rama ascendente del pterigoides como sinapomorfía de la familia. La presencia de una rama ascendente del pterigoides recurvada internamente (carácter 10) queda pendiente como sinapomorfía de la familia ya que no se ha podido constatar la presencia de dicha estructura en las formas de la India por su pobre preservación. De la misma forma, la presencia de proceso coronoideo en la mandíbula (19), no se ha podido verificar en las

formas sudamericanas

Dentro de la familia Chigutisauridae, es consistente en los dos análisis realizados la falta de resolución de las interrelaciones entre las formas sudamericanas. Los tres taxones utilizados como terminales son las especies Pelorocephalus mendozensis, "Chigutisaurus"tenax y "Chigutisaurus"cacheutensis, estas dos últimas especies ya tomadas con reservas cuando se discutieron las otus a utilizar en el cladograma. Los materiales que representan esos tres taxones presentan autapomorfías que los permiten reconocer, al menos, como buenas especies. En Pelorocephalus mendozensis serían la ausencia de colmillos sinfisiarios (21), la presencia de una cresta de inserción muscular que recorre transversalmente el cuerpo del paraesfenoides e incluso se insinúa en el cuerpo de los pterigoides (15), y la presencia de cóndilos occipitales proyectados posteriormente (3). En "Chigutisaurus"tenax la autapomorfía sería la ubicación del proceso vertical de exoccipital, particularmente delgado, por fuera de la altura del cóndilo de forma tal que la fosa supraoccipital se encuentra particularmente expandida lateralmente (4). Por otra parte, "Chigutisaurus"cacheutensis se caracteriza por la ausencia de hendidura ("notch") entre los procesos vertical y paraoccipital del exoccipital (5). De esta forma queda por resolver qué categoría taxonómica supraespecífica les correspondería. Como anteriormente se discutiera, existen por lo menos dos sinapomorfías en el nodo 15 que los relaciona más estrechamente entre sí que con los otros taxones de la familia. Debido a esto y al carácter fragmentario de los materiales que no permite análisis más detallados entre los mismos es que se decide tomar como hipótesis más parsimoniosa la de considerar a las tres especies como pertenecientes al mismo género. Esto último se acepta, al menos tentativamente, ya que no se ha reconocido ninguna sinapomorfía entre dos de los taxones que permita justificar la erección de otro género. Es importante señalar que, el análisis de ejemplares más completos que permitan no sólo ampliar el conocimiento de la anatomía craneana sino también la inclusión al análisis de caracteres postcraneanos, tal vez conlleven a una conclusión taxonómica diferente. Por lo tanto, teniendo en cuenta el Código de Nomenclatura y aplicando el criterio de prioridad de los nombres, los ejemplares de chigutisáuridos de nuestro territorio estarían representados por un género, Pelorocephalus, con tres especies: P. mendozensis, P. tenax y P. cacheutensis.

# ESCENARIO PALEOBIOGEOGRAFICO

Para poder plantear una hipótesis paleobiogeográfica sobre los temnospóndilos, en particular aquellos taxones involucrados en el presente trabajo de tesis, es imprescindible tener en cuenta el modelo paleogeográfico para el período de tiempo en que se registran los mismos.

Durante el Paleozoico superior e incluso todo el Triásico, todas las áreas continentales se encontraban formando el gran continente de Pangea (v. Smith et al., 1991). Esta Pangea se habría formado por la colisión de los supercontinentes de Gondwana y Laurasia hacia fines del Carbónico (v. Scotese y Mckerrow, 1990) y habría comenzado a desmembrarse durante el Jurásico (Smith et al., op.cit). El supercontinente de Gondwana, en particular, estaba constituido por las placas de Africa, Madagascar, Arabia, India, Australia, Antártida y una serie de bloques corticales menores, algunos de los cuales conforman actualmente la China (Burret et al., 1990).

Las áreas donde se registran temnospóndilos del Carbónico-Pérmico Inferior (Viseano-Ulfiano) ocupan una franja en el supercontinente de Laurasia que acompaña la posición del paleoecuador para ese tiempo (DeFaw, 1989; Milner, 1990). La falta de registro de ese grupo en las áreas gondwánicas, en sedimentitas de esa antigüedad, podría estar relacionada con la inferida presencia de grandes masas glaciares afectando principalmente el sur de América del Sur, Africa, Antártida, India y Australia, por lo menos hasta el Carbónico Tardío (Scotese y Mackerrow, 1990). La mayoría de los temnospóndilos gondwánicos del Pérmico más Tardío muestran afinidades con grupos laurásicos, lo cual sería consistente con una radiación en el Pérmico Temprano a Medio de las formas laurásicas hacia Gondwana, siguiendo la contracción de la glaciación gondwánica (Milner, 1990). Es importante destacar que los temnospóndilos gondwánicos del Pérmico Superior muestran una serie de caracteres derivados propios (autapomorfías) que sugieren que representan clados (familias) diferentes a los laurásicos. De esta forma se ha postulado un origen gondwánico para los temnospóndilos mesozoicos de las áreas australes y sus descendientes (Milner, op.cit.).

Si se toma en cuenta el esquema de relaciones obtenido en este trabajo y se reemplaza los taxones terminales por sus áreas de distribución se obtiene un cladograma de áreas (v. Nelson y Platnick, 1981; Wiley, 1987). Los cladogramas de áreas dan el patrón biogeográfico de la vicariancia, donde los nodos representan una secuencia de eventos vicariantes producidos por la tectónica de placas, orogenias, cambios en el nivel del mar, etc. (Panchen, 1992). Dicho cladograma de áreas muestra que los grupos más basales ("Lydekkerinidae" y Rhytidosteidae + UF) se encuentran en el Pérmico Tardío y el Triásico más Temprano ampliamente distribuidas en prácticamente todo el Gondwana, tanto el oriental (India, Australia y Antártida) como el occidental (Africa y América del Sur). Esta amplia distribución sería coincidente con una ausencia de barreras significativas entre las masas continentales citadas. Sin embargo, existen unos pocos registros triásico-tempranos de presuntos lidekkerínidos y ritidosteidos en Laurasia (Groenladia y los Urales)(v. Cosgriff, 1984). La relación de estas formas con los taxones gondwánicos no se halla resuelta y por consiguiente, no es posible evaluar estos registros desde un punto de vista biogeográfico.

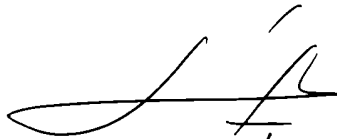
Los braquiópodos se encuentran también ampliamente distribuidos en todo el Gondwana, con su registro más antiguo en el Pérmico Superior de Australia. Este grupo también se ha registrado en el Triásico Medio de América del Norte y de los Urales (v. Welles y Estes, 1969; Oschev y Shishkin, 1989). Es sugerente, sin embargo, que estas últimas formas presentan una serie de autapomorfias con un marcado endemismo. Este endemismo sería resultado de su prolongado aislamiento a partir de eventos migratorios dentro de la Pangea del Paleozoico Superior-Triásico más que de la fragmentación de una antigua y continua distribución, según las evidencias disponibles. Es importante destacar que el registro más moderno de braquiópodos proviene del Jurásico Medio de China (Dong, 1985). Sin embargo, como antes se mencionara, el sur de China estuvo localizado próximo a Australia durante la mayor parte del Paleozoico. Más aún, ese bloque continental estuvo aislado de Laurasia hasta el Triásico-Jurásico, cuando se produjo su colisión con Asia. Precisamente es en Australia donde se registra la más diversa y abundante fauna de braquiópodos (Warren, 1991).

En contraste con las familias de temnospóndilos antes mencionadas, la familia Chigutisauridae presenta una distribución mucho más restringida,

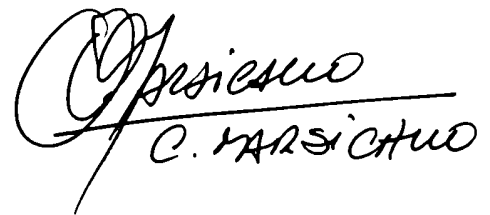
habiéndose registrado hasta ahora sólo en las cuencas triásicas del australiano, India y oeste de Argentina. Este patrón paleobiogeográfico evidencia que los chigutisáuridos se han distribuido sólo en ciertas áreas gondwánicas. En efecto, llama la atención particularmente que no se haya registrado su presencia en regiones en las que, en cambio, se han documentado otros grupos de tetrápodos permo-triásicos. Tal es el caso del sureste de Brasil (Cuenca de Paraná) y sureste de Africa (Cuenca del Karroo), áreas que, por otra parte, presentan entre sí una muy alta similitud faunística (v. Barberena y Araújo-Barberena, 1991). Una explicación plausible sería la existencia de una barrera física entre el Gondwana occidental (Africa y América del Sur) y oriental (Antártida, India y Australia) incluyendo en este último a la región sur de Argentina (Cuencas del oeste argentino + Patagonia). Es importante destacar, que dicha barrera se habría comportado, al menos en sus inicios, selectivamente con respecto a la naturaleza de los grupos ya que, en el Triásico Inferior, se han registrado géneros de reptiles terrestres en común entre las cuencas del oeste de Argentina y el Karroo (v. Bonaparte, 1967, 1979, 1981). Vizán et al (1993), han analizado la falta de concordancia entre los polos paleomagnéticos del Gondwana oriental con respecto al occidental, empleando una reconstrucción tradicional del Gondwana (e.g. por ajuste de costas). Estos autores plantean la existencia de movimientos intragondwánicos para el límite permo-triásico entre dichas masas continentales. Dichos movimientos, de tipo transpresivos y que podrían asociarse a la orogenia Hercínica, habrían afectado el borde sureste de Africa y el centro-este de Argentina (incluyendo el Sistema de Sierra de La Ventana). De esta forma el área sur y centro-oeste de Argentina podría haberse desconectado del resto de América del Sur y Africa. Es importante de señalar que, movimientos con las características antes mencionadas, habrían propiciado la formación de un cordón orogénico que modificaría la red de drenaje y de esta forma podrían haber afectado directamente la dispersión de la fauna de anfibios, de hábitos marcadamente acuáticos. En este contexto es interesante señalar que otros autores, utilizando datos de flora y fauna (particularmente de insectos) actuales, han planteado que habría existido una más estrecha relación entre la zona sur de América del Sur y el Gondwana oriental (en particular Australia), que con el norte de América del Sur o el sur de Africa (Crisci et al, 1991).

El cladograma de áreas predice que el aislamiento de la India se habría producido más tempranamente con respecto a las otras áreas del Gondwana

oriental. Por el contrario, las cuencas del oeste de Argentina y Australia habrán permanecido conectadas entre sí durante más tiempo, a través de Antártida. A pesar de que no se han registrado chigutisáuridos en esta última área, sus registros triásicos son lo suficientemente fragmentarios como para postular que dicha ausencia se debe simplemente a un problema de registro. El aislamiento más temprano de India está de acuerdo con la hipótesis planteada, por otros autores, de acuerdo a otras evidencias. Wopfner (1991) ha postulado la existencia, ya para el límite permo-triásico, de cuencas de tipo "rift" a ambos lados de la India, con la evidencia de faunas marinas del Tethys en Madagascar, el sureste de Africa y oeste de Australia.



A.M. BAEZ



C. MARSICANO



## BIBLIOGRAFIA

- BAEZ, A.M.; MARSICANO, C.A. y CIONE, A. 1993. Vertebrados mesozoicos de Mendoza. Relatorio del XII Congreso Argentino de Geología. (en prensa).
- BARBERENA, M. y ARAUJO-BARBERENA, D., 1991. The evidence for close paleofaunistic affinity between South America and Africa, as indicated by late Permian and early Triassic tetrapods. En: Gondwana-Seven Proceedings, Ulbrich y Rocha Campos (eds.), 7 International Gondwana Symposium, Instituto de Geociências, USP, Sao Paulo, 456-467.
- BHALLA, S.N., 1983. India. En: The Phanerozoic Geology of the World. The Mesozoic B, M. Moullade and A.E.M. Nairn (eds.), Amsterdam, 305-351.
- BONAPARTE, J.F., 1963. Promastodonsaurus bellmani, capitosáurido del Triásico medio de Argentina. Ameghiniana, Buenos Aires, 3(3):67-78
- 1966. Cronología de algunas formaciones triásicas argentinas. Basada en restos de tetrápodos. Revista de la Asociación Geológica Argentina, Buenos Aires, 21(1): 20-38.
- 1970. Annotated list of South American Triassic terapods. Proceedings of the II Gondwana Symposium, South Africa, Pretoria, 665-682.
- 1973. Edades reptil para el Triásico de Argentina y Brasil. Actas del V Congreso Geológico Argentino, Tucumán, III: 93-129.
- 1975. Sobre la presencia del laberintodonte Pelorocephalus en la Formación de Ischigualasto y su significado estratigráfico. Actas I Congreso Argentino de Paleontología y Estratigrafía, Tucumán, 1: 537-544.

- 1978. El Mesozoico de América del Sur y sus tetrápodos. Opera Lilloana, 26. Tucumán, 596 pp.
- 1979. Faunas y paleobiogeografía de los tetrápodos mesozoicos de América del Sur. Ameghiniana, Buenos Aires, 16 (3-4): 217-238.
- 1982. Faunal replacement in the Triassic of South America. Journal of Vertebrate Paleontology, Lawrence, 2(3): 362-371.
- BORDAS, A. 1944. Peces triásicos de la Quebrada de Santa Clara (Mendoza y San Juan). Physis, Buenos Aires, 19: 23-40.
- BROOM, R., 1913. Studies on the Permian temnospondylous stegocephalians of North America. Bulletin of the American Museum of Natural History. New York, 32: 563-596.
- 1915. On a new South African Stegocephalian (Phrynosuchus whaitsi). Annals of the South African Museum, Cape-Town, 12: 6-7.
- BYSTROW, A.P., 1935. Morphologische untersuchungen der Deckknochen des schädels der Wirbutiere. Acta Zoologica, Stockholm, 16(1-2): 65-141.
- 1938. Dynosaurus als Neotenische form der Stegocephalen. Acta Zoologica, Stockholm, 19(1-2): 209-295.
- CABRERA, A. 1944. Sobre un estegocéfalo de la provincia de Mendoza. Notas Museo Universidad Nacional de La Plata, La Plata, IX: 421-429.
- CANNATELLA, D.C., & de QUEIROZ, K., 1989. Tetrapod phylogeny and the origin of modern amphibians. Abstracts First World Congress of Herpetology, University of Kent, Canterbury, Great Britain, S 15.
- CARROLL, R., 1988. Vertebrate Paleontology and Evolution. W.H. Freeman, New York, 698pp.

- CHATTERJEE, S. & ROY-CHOWDHURY, T., 1974. Gondwana  
 reptiles from India. Indian Journal of Earth Sciences, Calcutta, 11:  
 96-112.
- CHERNIN, S., 1977. A new brachyopid, Batrachosuchus concordi sp. nov., from  
 the upper Luangwa Valley, Zambia with a redescription of  
Batrachosuchus browni, Broom 1903. Palaeontologia Africana,  
 Johannesburg, 20: 87-109.
- COLDIRON, R.N., 1978. Acropylous vorax Hotton (Amphibia, Saurerpetontidae)  
 restudied in light of new material. American Museum Novitates, New  
 York, 2662: 1-27.
- COSGRIFF, J.W., 1974. Lower Triassic Temnospondyli of Tasmania. Geological  
 Society of America, Special Papers, Boulder, 149: 1-134.
- & ZAWISKIE, J. M., 1979. A new species of the rhytidosteidae from the  
Lystrosaurus Zone and a review of the Rhytidostoidea. Palaeontologia  
 Africana, Johannesburg, 22: 1-27.
- COX, C.B., 1973. Triassic tetrapods. En: Atlas of Palaeobiogeography, A. Hallam  
 (ed.), Elsevier, Amsterdam, 213-223.
- CRISCI, J.; CIGLIANO, M.; MORRONE, J. y ROIG-JUENT, S. 1991. Historical  
 biogeography of southern South America. Systematic Zoology, Lawrence,  
 40(2): 152-171
- DEFAW, S., 1989. Temnospondyl amphibians: a new perspective on the last  
 phases in the evolution of the Labyrinthodontia. Michigan Academician,  
 Ann Arbor, MI, XXI: 7-32.
- DINGLE, R. 1983. South Africa. En: The Phanerozoic Geology of the World II,  
 The Mesozoic A, M.Moullade y A.E. Nairn (eds.), Amsterdam, 401-434.

- DONG, Z., 1985. A middle Jurassic labyrinthodont (Sinobrachyops placenticephalus gen. et sp. nov.) from Dashapu, Zigong, Schuan province. Vertebrata Palasiatica, Beijing, 23(4): 301-305. (En chino).
- DUTUIT, J.M., 1976. Introduction à l'étude paléontologique du Trias continental Marocain. Description des premiers stégocephales recueillis dans le couloir d' Argana (Atlas Occidental). Memoires du Museum National d' Histoire Naturelle (Serie C), Paris, 36: 1-253.
- FARRIS, J.S., 1974. Formal definitions of parapyly and polyphyly. Systematic Zoology, Lawrence, 23: 548-554.
- GALLEGO, O.F., 1992. Conchostracos triásicos de Mendoza y San Juan, Argentina. Ameghiniana, Buenos Aires, 29(2): 159-175.
- GARDINER, B.G., 1982. Tetrapod classification. Zoological Journal of the Linnean Society, London, 74: 207-232.
- 1983. Gnathostome vertebrae and the classification of the Amphibia. Zoological Journal of the Linnean Society, London, 79: 1-59.
- GAUTHIER, J., KLUGE, A.G. & ROWE, T., 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. Cladistics, London, 4: 105-209.
- HENNIG, W., 1966. Phylogenetics systematics. Urbana: University of Illinois Press.
- HOWIE, A.A., 1970. A new capitosaurid labyrinthodont from East Africa. Palaeontology, London, 13: 210-253.
- 1972. A brachyopid labyrinthodont from the lower Trias of Queensland. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales, Sydney, 96: 268-277.

- JUPP, R. & WARREN, A.A., 1986. The mandibles of the Triassic temnospondyl amphibians. Alcheringa, Sydney, 10: 99-124.
- KITCHING, J.W., 1978. The stratigraphic distribution of South African fossil amphibia in Beaufordt beds. Palaeontologia Africana, Johannesburg, 21:101-112.
- KOKOGLIAN, D.A. y MANCILLA, O., 1989. Análisis estratigráfico secuencial de la Cuenca Cuyana. En: Cuencas Sedimentarias Argentinas. Serie Correlación Geológica N6, Chebli, G. & Spalletti, L. (eds.). Instituto Superior de Correlación Geológica, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, Argentina, 169-201.
- LEGARRETA, L.; KOKOGLIAN, D. y DELLAPE, D. 1992. Estructuración terciaria de la Cuenca Cuyana: Cuánto de inversión tectónica? Revista de la Asociación Geológica Argentina, Buenos Aires, 47(1): 83-86.
- MARSICANO, C.A., 1993. Postcranial skeleton of a brachyopoid (Amphibia, Temnospondyli) from the Triassic of Mendoza (Argentina). Alcheringa, Sydney, (en prensa)
- MILNER, A.R., 1988. The relationships and origin of living amphibians. The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Benton, M.J. (ed.), vol. 1: Amphibians, Reptiles and Birds, Systematics Association Special Papers, vol. 35a. Clarendon Press, Oxford, pp. 59-102.
- 1989. The relationships of the eryopoid-grade temnospondyl amphibians from the Permian of Europe. Acta Musei Reginaehradecensis Serie: A. Scientiae Naturales, Checoslovaquia, 22:131-137.
- 1990. The radiations of temnospondyl amphibians. In Major Evolutionary Radiations, P.D. Taylor & G.P. Larwood (eds.), Systematics Association Special Volume 42, Clarendon Press, Oxford, pp. 321-349.

- 1991. Lydekkerinid temnospondyls. Relationship and "extinction". V Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota. Extended Abstracts, Z. Kielan-Jaworowska, N. Heintz & H. Nakrem (eds.), Contribution from the Palaeontological Museum, University of Oslo, 364: 49-50.
- 1993. The Paleozoic relatives of lissamphibians. Herpetological Monographs, Austin, 7: 8-27.
- MINOPRIO, J.L., 1954. "Theriodonte" en el Triásico de Mendoza. Anales de la Sociedad Científica Argentina, Buenos Aires, 157: 31-37.
- 1958. Posición estratigráfica de los estegocéfalos de Mendoza y principales fósiles correlacionados en terrenos circunvecinos. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, 40: 293-319.
- NELSON, G. & PLATNICK, N., 1981. Systematics and biogeography. Cladistics and Vicariance. Columbia University Press, New York, 567 pp.
- NICHOLSON, H.A. & LYDEKKER, R., 1889. "A manual of Palaeontology", 3rd. edition, vol II, Blackwood, London.
- NORTON, I.O. & SCLATER, J.G., 1979. A model for the evolution of the Indian ocean and the fragmentation of Gondwanaland. Journal of Geophysical Research, Chicago, 84: 6803-6830.
- OLSON, E.C. & LAMMERS, G.E., 1976. A new brachyopoid amphibian. En Essays on Palaeontology in Honour of Loris Shano Russell, C.S. Churcher (ed.), Royal Ontario Museum Life Sciences Miscellaneous Publications, University of Toronto Press, Toronto, 45-57.
- OSCHEV, V.G. & SHISHKIN, M.A., 1989. On the principles of global correlation of the continental Triassic on the tetrapods. Acta Paleontologica Polonica, Warsaw, 34(2): 149-173.

- OVIEDO, E y VILAS, J., 1984. Movimientos recurrentes en el Pérmico-Triásico entre Gondwana occidental y el oriental. Noveno Congreso Geológico Argentino, Bariloche, III: 97-114.
- PANCHEN, A.L., 1977. The origin and early evolution of tetrapod vertebrae. In: Problems in Vertebrae Evolution, S.M. Andrews, R.S. Miles & A.D. Walker (eds.), Academy Press, London.
- 1980. The origin and relationships of the anthracosaur amphibia from the later Paleozoic. In The terrestrial environment and the origin of the land vertebrates, A. Panchen (ed.), Academy Press, London, 319-350.
- 1992. Classification, Evolution and the Nature of Biology. Cambridge University Press, Cambridge, 403 pp.
- & SMITHSON, T.R., 1987. Character diagnosis, fossils and the origin of tetrapods. Biological Review, Cambridge, 62: 341-438.
- PARRINGTON, F.R., 1948. Labyrinthodonts from South Africa. Proceedings of the Zoological Society, London, 118(2): 426-445.
- PATON, R., 1975. A lower permian temnospondylous amphibian from the English Midlands. Palaeontology, London, 18(4): 831-845.
- POPPER, K.R., 1985. La lógica de la investigación científica. Editorial REI Argentina, Buenos Aires.
- REIG, O.A., 1961. Acerca de la posición sistemática de la familia Rauisuchidae y del género Saurosuchus (Reptilia, Thecodontia). Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradición, Mar del Plata, 1(3): 73-114.
- 1962. Nuevos datos y nuevas hipótesis sobre la cenogénesis de los tetrápodos sudamericanos. Physis, Buenos Aires, 23(65): 157-162.

- RIDE, W.D.; SABROSKY, C.W.; BERNARDI, G. & MELVILLE, R.V., 1985. International Code of Zoological Nomenclature. Adopted by the XX General Assembly of International Union of Biological Sciences, International Trust for Zoological Nomenclature, London, 338pp.
- ROLLERI, E.O. y CRIADO ROQUE, P., 1968. La cuenca triásica del norte de Mendoza. Actas Terceras Jornadas Geológicas Argentinas, Buenos Aires, 1: 1-76.
- y FERNANDEZ GARRASINO, C.S., 1979. Comarca septentrional de Mendoza. Segundo Simposio de Geología Regional Argentina, Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, I, 771-809.
- ROMER, A.S., 1947. Review of the Labyrinthodontia. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts, 99: 1-368.
- 1960. Vertebrate-bearing continental Triassic strata in Mendoza region, Argentina. Bulletin of the Geological Society of America, Boulder, 71: 1279-1294.
- 1966. Vertebrate Paleontology. 3rd. Edition, The University of Chicago Press, Chicago-London, 468pp.
- 1970. Tetrapod vertebrates and Gondwanaland. Proceedings of the II Gondwana Symposium, South Africa, Pretoria, 115-124.
- RUSCONI, C., 1946a. Peces triásicos de Mendoza. Anales Sociedad Científica Argentina, Buenos Aires, 141: 148-153.
- 1946b. Nuevos peces triásicos de Uspallata. Anales Sociedad Científica Argentina, Buenos Aires, 141: 185-190.
- 1947. Más peces triásicos de Mendoza. Anales Sociedad Científica Argentina, Buenos Aires, 143: 21-24.



- 1948a. Nuevo reptil estegocéfalo del triásico de Mendoza. Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza, Mendoza, II: 203-206.
- 1948b. Nuevos laberintodontes del triásico de Mendoza. Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza, Mendoza, II: 225-229.
- 1948c. Dos nuevas especies de peces triásicos del Cerro Bayo. Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza, Mendoza, II: 241-244.
- 1949a. Otra especie de laberintodonte del triásico de Mendoza. Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza, Mendoza, III: 93-94.
- 1949b. Sobre un pez pérmico de Mendoza. Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza, Mendoza, III: 221-230.
- 1949c. Acerca del pez pérmico Neochallaia minor y otras especies. Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza, Mendoza, III: 231-236.
- 1950. Presencia de laberintodontes en varias regiones de Mendoza. Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza, Mendoza, IV: 3-8.
- 1951. Laberintodontes triásicos y pérmicos de Mendoza. Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza, Mendoza, V (1-4): 33-158.
- 1953. Nuevo laberintodonte de Mendoza. Nota previa. Boletín Paleontológico de Buenos Aires, Buenos Aires, 26: 1.
- 1955. Acerca de los grandes laberintodontes de Cacheuta. Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza, Mendoza, VIII: 85-101.
- SäVE- SÖDERBERG, G., 1936. On the morphology of triassic stegocephalians from Spitzbergen and the interpretation of the endocranium in the labyrinthodontia. Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Stockholm, 16(1): 1-169.

- SCHOCH, R.M., 1986. Phylogenetic reconstruction in Paleontology. Boston University Press, New York, 351 pp.
- SCHULTZE, H.P., 1970. Folded teeth and the monophyletic origin of tetrapods. American Museum Novitates, New York, 2408: 1-10.
- SCOTESE, C.R. & BARRET, S.F., 1990. Gondwana's movement over the South Pole during the Palaeozoic: evidence from lithological indicators of climate. En: Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography, Mckerrow W.S. & Scotese C.R. (eds.), Memoir N°12 Geological Society of London, London, 75-85.
- & MCKERROW, W.S., 1990. Revised world maps and introduction. En: Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography, Mckerrow, W. & Scotese C.R. (eds.), Memoir N°12 Geological Society of London, London, 1-21.
- SENGUPTA, D.P., 1991. New amphibians (Labyrinthodontia: Temnospondily) from the Maleri Formation of Deccan, India; their significance in geology and palaeontology. Unpublished Ph.D. Thesis, University of Calcutta.
- SHISHKIN, M.A., 1961. New data on Tupilakosaurus. Doklady Akaddemii Nauk SSSR, Moscow, 136(1):938-941. (En ruso).
- 1980. The Luzocephalidae, a new Triassic labyrinthodont family. Paleontological Journal, New York, 1980 (1): 88-101.
- 1987. The evolution of early amphibians. Trudy Paleontologicheskogo Instituta, Akademii Nauk SSSR, Moscow, 225: 3-142. (En ruso).
- 1989. The axial skeleton of early amphibians and the origin of resegmentation in tetrapod vertebrae. In Trends in Vertebrae Morphology, Progress in Zoology vol. 35, Splechtna/Hilgers (eds.), Stuttgart-New York, 180-195.

- SMITH, A.G., & LIVERMORE, R.A., 1991. Pangea in Permian to Jurassic times. Tectonophysics, Amsterdam, 187: 135-179.
- SMITHSON, T.R., 1982. The cranial morphology of Greererpeton burkermorani Romer (Amphibia, Temnospondyli). Zoological Journal of the Linnean Society, London, 76: 29-90.
- 1985. The morphology and relationships of the carboniferous amphibian Eoherpeton watsoni Panchen. Zoological Journal of the Linnean Society, London, 85(4):317-410.
- STIPANICIC, P., 1979. El Triásico del valle del río De Los Patos (Provincia de San Juan). Segundo Simposio de Geología Regional Argentina, Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, I, 695-744.
- 1983. The Triassic of Argentina and Chile. En: The Phanerozoic Geology of the World, The Mesozoic B, M. Moullade and A.E.M. Nairn (eds.), Amsterdam, 181-199.
- y BONAPARTE, J., 1979. Cuenca triásica de Ischigualasto-Villa Unión (Provincias de La Rioja y San Juan). Segundo Simposio de Geología Regional Argentina, Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, I, 523-575.
- TOLEDO, M.J., 1987. Análisis de facies e interpretación paleoambiental de las sedimentitas triásicas del área Co. Bayo-Co. Melocotón, Departamento de La Heras, Provincia de Mendoza. Trabajo Final de Licenciatura de la Carrera en Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, 108pp.
- TRUEB, L. & CLOUTIER, R., 1991. A phylogenetic investigation of the inter- and intrarelationships of the Lissamphibia (Amphibia: Temnospondyli). En Origins of the Higher Groups of Tetrapods: Controversy and Consensus, Schutze, H.P. and Trueb L. (eds.), Cornell University Press, New York, 223-313.

- VICENTE, J.C., 1974. Essai d'organization paléogéographique structurale du Paléozoïque des Andes Meridionales. Geologische Rundschau, 64: 343-394.
- VIZAN, H., RAPALLINI, A. y VILAS, J., 1993. Paleomagnetismo del Permo-Triásico de América del Sur. (inédito).
- WARREN A.A., 1981. A horned member of the labyrinthodont superfamily Brachyopoidea from the early Triassic of Queensland. Alcheringa, Sydney, 5: 273-288.
- 1991. Australian fossil amphibians. En: Vertebrate Paleontology of Australasia, P. Vickers- Rich, I.M. Monaghan, R.F. Baird and T. Rich (eds.), Pioneer Desing Studio Pty. LTD, Lilydale, Victoria, 570-590.
- & BLACK, T., 1985. A new Rhytidosteid (Amphibia, Labyrinthodontia) from the early Triassic Arcadia Formation of Queensland, Australia, and the relationships of Triassic temnospondyls. Journal of Vertebrate Paleontology, Lawrence, 5(4): 303-327.
- & HUTCHINSON, M., 1983. The last labyrinthodont? A new Brachyopoid (Amphibia, Temnospondyli) from the early Jurassic Evergreen Formation of Queensland, Australia. Philosophical Transactions of the Linnean Society, Series B, London, 303: 1-62.
- & ----- 1987. The skeleton of a new hornless rhytidosteid (Amphibia, Temnospondyli). Alcheringa, Sydney, 11: 291-302.
- & ----- 1988. The morphology and relationships of a new capitosaurid (Amphibia, Temnospondyli) from the Early Trassic of Queensland, with notes on the ontogeny of capitosaurid skull. Palaeontology, Cambridge, 31: 857-876.
- & DAVEY, L., 1992. Folded teeth in temnospondyls - a preliminary study. Alcheringa, Sydney, 16: 107-132.

- WATSON D.M., 1917. A sketch classification of the pre-Jurassic tetrapod vertebrates. Proceedings of the Zoological Society, London, 1917: 167-186.
- 1919. The structure, evolution and origin of Amphibia. The "Orders" Rachitomi and Stereospondyli. Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B, London, 209: 1-73.
- 1956. The Brachyopid labyrinthodonts. Bulletin of the British Museum of Natural History, (Geology), London, 2: 315-392.
- 1962. The evolution of the Labyrinthodonts. Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B, London, 245: 219-265.
- WELLES, S.P. & COSGRIFF, J., 1965. A revision of the labyrinthodont family Capitosauridae and a description of Parotosaurus peabodyi, n. sp. from the Wupatki Member of the Moenkopi Formation of Northern Arizona. University of California Publications in Geological Sciences, Berkeley, 54: 1-147.
- & ESTES, R., 1969. Haddockosaurus bradyi from the upper Moenkopi Formation of Arizona, with a review of the Brachyopid labyrinthodonts. University of California Publications in Geological Sciences, Berkeley, 84: 1-56.
- WILEY, E.O., 1981. Phylogenetics: the theory and practice in systematics. J. Wiley & sons (eds.), New York, 419pp.
- 1987. Approaches to outgroup comparison. En: Systematics and Evolution: a matter of diversity, P. Hovenkamp et al. (eds.), Utrecht University, 341pp.
- WOPFNER, H., 1991. Permo-Triassic sedimentary basins in Australia and East Africa and their relationship to gondwanic stress pattern. En: Gondwana-Seven Proceedings, Ulbrich y Rocha Campos (eds.), 7

International Gondwana Symposium. Instituto de Geociências. USP. Sao Paulo. 133-146.

YRIGOYEN, M.R. y STOVER, L.E., 1969. La palinología como elemento de correlación del Triásico de la Cuenca Cuyana. Actas de las Cuartas Jornadas Geológicas Argentinas, Buenos Aires, III: 427-447.

ZAVATTIERI, A.M., 1987. Estudio palinológico de la Formación Potrerillos (Triásico) en su localidad tipo, Cuenca Cuyana (Provincia de Mendoza, Argentina). Parte II. Granos de Polen. Aspectos estadísticos. Correlación palinoestratigráfica. Revista Española de Micropaleontología, Madrid, 19(2): 173-213.

-----1991. Granos de polen de la Formación Las Cabras (Triásico) en su localidad tipo, Provincia de Mendoza, Argentina. Parte 2. Ameghiniana. Buenos Aires, 28(3-4): 205-224.

von ZITTEL, K., 1895. Grundzuge der Palaeontologie (Palaeozoologie). Munchen & Leipzig: Oldenbourg.

## **APENDICE 1. MATRICES 1 Y 2**

I

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
LYDRHY	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ARCAD	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
DERWE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
BRACH	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
SIDER	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0
KERAT	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0
GENU	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0
GEND	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PELOM	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1
CHITE	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0
CHICA	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0

II

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
LYDEK	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
LIMNO	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
CHOM	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	
LUZOC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	
RHYTI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	
ARCAD	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	
DERWE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	
BRACH	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	
SIDER	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	
KERAT	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	
GENU	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	
GEND	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	
PELOM	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	
CHITE	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	
CHICA	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	



## **APENDICE 2. MATERIALES INEDITOS:**

### **1) PVL 3531**

(FIG. 42-47)

El material está constituido por gran parte de la mitad posterior del cráneo. El mismo se encuentra bastante deteriorado, especialmente en lo que respecta a la tabla craneana y a la zona ventral de ambas mejillas.

### **TABLA CRANEANA**

La mayoría de los huesos conservados están reducidos a la capa más interna de hueso y en los casos en que se ha preservado la ornamentación, ésta se encuentra prácticamente destruída. Debido a esto es prácticamente imposible diferenciar las suturas entre los huesos (Fig. 42 y 45).

En líneas generales, el borde posterior de la tabla es cóncavo, desde donde los tabulares se proyectan caudalmente (cuernos tabulares). Aparentemente los posparietales se insinúan en la base de cada cuerno. Dicha base es ancha, con su borde medial formando una suave pendiente, mientras que el borde externo es prácticamente paralelo al plano sagital del cráneo. El borde externo de cada cuerno tabular junto con el margen posterior del escamosal limitan la muesca ótica, poco profunda y amplia. El escamosal que se ha preservado presenta un corto proceso postescamosal, aunque está roto muy cerca de su base.

### **REGION OCCIPITAL**

Los exoccipitales ocupan la zona central de la región occipital. Los cóndilos se encuentran proyectados posteriormente, son pequeños y

relativamente separados (Fig. 44 y 46). La forma general de los exoccipitales junto con la proyección posterior de los cóndilos produce que en vista lateral el occiput, en general, se encuentre inclinado posteriormente.

Cada hueso exoccipital desarrolla tres procesos que emergen de su cuerpo: el proceso vertical, relativamente corto y dirigido anteriormente; el proceso paraoccipital, que forma un ángulo muy abierto con el proceso vertical; y el proceso lamelar, roto en ambos exoccipitales en el ejemplar. Los procesos lamelares limitarían ventralmente a la fosa supraoccipital, ovalada, y que no habría tenido mucho desarrollo lateral debido a que los procesos verticales se ubican en una misma línea con los cóndilos. Entre los procesos vertical y paraoccipital se desarrolla la fosa posttemporal, oval y prácticamente horizontal. Externamente a cada cóndilo y cerca de la base del proceso paraoccipital se encuentra un foramen alargado y relativamente grande (aproximadamente 5 mm de largo) que correspondería al par craneal X.

El cuerpo del pterigoides limita ventralmente a la fosa estapedial. Dicho cuerpo del pterigoides desarrolla una cresta ancha (=cresta subestapedial sensu Warren y Hutchinson, 1983) que se interna dentro de la fosa estapedial, paralelamente al plano sagital del cráneo, dividiendo a la fosa en dos cavidades: la estapedial propiamente dicha (externamente) y la subestapedial (internamente). La fosa estapedial se encuentra rodeada lateroanteriormente por la rama ascendente del pterigoides. Dicha rama se puede observar, en vista occipital, en su contacto con el escamoso, y en vista dorsal (del lado izquierdo el cráneo) debido al deterioro de los huesos de la tabla que permiten observar la parte interna del cráneo. La rama ascendente del pterigoides está formada por una delgada lámina de hueso que se abre en forma de abanico, desde su contacto con el escamoso, formando una curva abierta hacia adelante hasta finalizar al nivel de la cresta subestapedial. La rama del pterigoides que se dirige al cuadrado (=rama cuadrada), sólo conservada parcialmente del lado izquierdo, forma un ángulo casi recto con el cuerpo del pterigoides. La rama cuadrada se encuentra yuxtapuesta al hueso cuadrado de manera tal que no existe fisura palatocuadrada.

De los huesos que conforman las mejillas sólo se conservan la parte mediodorsal de la mejilla izquierda, donde es posible observar la presencia de concavidad escamoso-cuadradoyugal.

## REGION PALATINA

El cuerpo del paraesfenoides es de forma hexagonal y se pueden observar sus suturas, lateralmente, con los pterigoides y, lateroposteriormente, con los exoccipitales (Fig. 43 y 47). Su superficie es levemente cóncava y se encuentra recorrida por un reborde en forma de arco que se continúa lateralmente aparentemente en el cuerpo de los pterigoides. Dicho reborde forma una línea donde la pendiente de la superficie posterior del paladar cambia abruptamente, e indicaría una zona de inserción muscular. La apófisis cultriforme es de base ancha y se afina paulatinamente hasta que sus bordes se hacen paralelos. La misma se encuentra recorrida longitudinalmente por una carena medial. Los pterigoides están bastante incompletos, especialmente el derecho. La rama palatina es fuertemente cóncava, con su borde externo proyectado más ventralmente que el interno. Las aberturas interpterigoideas son cuadrangulares haciéndose más anchas en dirección anterior.

2) PVL 3468

(FIG. 48-60)

Los restos postcraneos casi completos aquí descritos (PVL 3462 y PVL 3468), fueron exhumados por Bonaparte en las sedimentitas triásicas correspondientes a la Formación Cacheuta. Dicho autor hace una ligera mención de dichos restos en 1978 (Bonaparte, 1978).

Los esqueletos fueron encontrados desarticulados, en dos concreciones una de las cuales incluía un fragmento de occiput (Bonaparte, com. pers.). Este fragmento craneano no ha podido ser ubicado por la autora. La única diferencia apreciable entre ambos conjuntos de huesos es el tamaño.

**MATERIAL:** PVL 3468. Parte de un esqueleto postcraneano.

**LOCALIDAD:** Ladera sur del Cerro Cacheuta, Cacheuta.

**HORIZONTE:** Formación Cacheuta, Carniano-Noriano.

### **a) COLUMNA VERTEBRAL Y COSTILLAS**

Arcos neurales (Fig. 48): El material que se describe corresponde a la mitad anterior de la región presacra, según la inclinación de las apófisis transversas (v. Warren y Hutchinson, 1983). En líneas generales, los procesos transversos de los arcos neurales forman aproximadamente un ángulo de 90° con el cuerpo del arco, y se encuentran inclinados hacia adelante, aunque el grado de inclinación varía a lo largo de la columna. La cara dorsoanterior de cada proceso es plana y la ventroposterior cóncava. Es sobre esta cara ventroposterior donde articulan los pleurocentros. Las diapófisis, aunque en su mayoría se encuentran rotas, estuvieron cubiertas por cartílago en vida del animal. La espina neural es bastante alta, con una altura aproximada algo más del 50% de la altura total del arco neural. Está comprimida lateralmente, con su extremo distal trunco, lo cual indicaría que el mismo se encontraba cubierto por cartílago. La espina neural se encuentra prácticamente en el mismo plano que las apófisis transversas. Las prezigapofisis, bien desarrolladas, se continúan cada una dorsalmente en una delgada cresta que corre longitudinalmente sobre la espina. El canal neural, en corte transversal, posee lateroventralmente un

reborde a cada lado, que lo recorren longitudinalmente cerrándolo paravemente en su cara ventral.

**Intercentros (Fig. 49):** El material consta de diez intercentros que varían en forma y tamaño. Cuando se comparan intercentros de igual forma, se los puede separar por su tamaño en dos grupos, A y B, siendo los integrantes del grupo B de menor tamaño que los del grupo A. Para ambos grupos, se observa que, en líneas generales, varían desde una forma de media luna más o menos cerrada dorsalmente a una bastante más alargada y abierta. Este cambio en su aspecto general es igual al observado en otros temnospóndilos triásicos, donde está variación se debe a su posición en la columna. Todos los intercentros presentan una zona ventrolateral cóncava, cuya concavidad es más pronunciada en la zona media, de este modo queda definido un reborde o carena anteroventral y otra posteroventral. La superficie dorsal es suavemente cóncava, lo cual hace que el intercentro sea más espeso en su parte media. Todas las superficies, salvo la ventrolateral, estaban recubiertas por cartílago. En el grupo A, las parapófisis son indistinguibles, sólo se observan como zonas algo deprimidas. Por el contrario, en el grupo B, los intercentros presentan las parapófisis delimitadas por una carena ventrolateral.

**Pleurocentros (Fig. 49):** Bajo el número de colección 3468, sólo se registran dos pequeños pleurocentros en muy mal estado de preservación. Es importante destacar su buena osificación. El material consta de varias costillas incompletas, pertenecientes a la zona presacra de la columna vertebral. Son costillas con una sola cabeza en forma expandida, en la que se distinguen dos áreas: una dorsal tubercular, y otra ventral capitular. Probablemente estas zonas estuvieran cubiertas por cartílagos, y este formara las dos cabezas de la costilla, como ha sido señalado para otros temnospóndilos (Howie, 1970). A partir de este ensanchamiento proximal, se desarrolla el proceso uncinado, en forma de lámina que corre dorsoposteriormente por el cuerpo de la costilla. El proceso termina en forma abrupta en el punto en que la costilla rota en sentido ventroposterior. El extremo distal se encuentra roto en todos los materiales. En general, si se observa lo que ocurre en otros temnospóndilos, el extremo de las costillas puede presentar una expansión oval, que probablemente se conectaba a través de cartílago con el esternon (Howie, op. cit.).

## **b) CINTURA PECTORAL**

Interclavícula (Fig. 52): se ha preservado de la misma su cara dorsal, aunque parcialmente, de forma tal que es posible observar parte de la cara ventral en forma de molde en el sedimento. La interclavícula presenta la forma típica de diamante observada en los temnospóndilos triásicos pero con la mitad anterior del diamante algo más pequeña que la mitad posterior. Las proyecciones anterior y laterales son romas. La posterior, o esternal, es de forma cuadrangular y posee su cara dorsal ornamentada con gruesas costillas paralelas. La cara ventral de la interclavícula está ornamentada con surcos y costillas que se disponen en forma radial desde el centro de osificación, donde la ornamentación constituye depresiones concéntricas. El centro de osificación se ubica algo por detrás de la línea de ancho máximo de la interclavícula. La superficie dorsal de la interclavícula se encuentra cubierta por finas estrías que la recorren radialmente.

## **c) CINTURA PELVICA**

Iliones (Fig. 57): El material consiste en ambos iliones, bastante bien conservados. Los mismos son elongados y de constitución poco robusta. La porción basal es relativamente ancha, expandida en sentido anteroposterior. Posteriormente forma una escotadura pronunciada con la hoja ilíaca. Las dos caras de la porción basal, que articulan con el isquion y el pubis respectivamente, tienen una concavidad que permite identificarlas claramente. El acetábulo está bien preservado, especialmente en el ilion izquierdo. Está rodeado dorsolateralmente por un reborde muy pronunciado, más acentuado en la parte dorsal, que hace que la cara articular esté orientada ventralmente. Este reborde forma posteriormente una depresión contra el margen posterior de la porción basal. La cara externa de la hoja ilíaca presenta una carena que la recorre diagonalmente y que posiblemente corresponda a una zona de inserción muscular.

Fíbula (Fig. 60): El material consta de dos fíbulas, una derecha y otra izquierda. Ambos materiales, mal conservados, no presentan diferencias significativas de forma con aquéllos descritos como PVL 3262 (ver más adelante), siendo estos últimos algo mayores.

3: PVL 3462

(FIG. 48-60)

**MATERIAL:** PVL 3462. Esqueleto postcraneano casi completo.

**LOCALIDAD:** ladera sur del Cerro Cacheuta, Cacheuta, Mendoza.

**HORIZONTE:** Formación Cacheuta, Carniano-Noriano.

### **a) COLUMNA VERTEBRAL Y COSTILLAS**

Atlas (Fig. 50): Se trata de una pieza muy deteriorada, sobre todo en lo que respecta a su parte posterior. El atlas es achatado dorsoventralmente, con las carillas articulares y dirigidas anterolateralmente. Ambas caras se encuentran separadas por una depresión en la línea media. El arco neural está fusionado al centro. La espina neural es de sección rectangular. El canal neural es grande y circular.

Arcos neurales: Todo el material examinado pertenece a la zona presacra de la columna vertebral. Su estructura es muy similar a la descrita para el material PVL 3468. A diferencia de éste, aquí sí se conservan las pre y postzigapófisis.

Las prezigapófisis están bien desarrolladas, son alargadas y se continúan en un par de carenas longitudinales, que corren paralelas en la cara anterior de la espina neural. Las postzigapófisis forman dos protuberancias ubicadas en la base de la espina neural. En todos los arcos la espina neural se ubica más o menos en el mismo plano que las apófisis transversas.

Intercentros: La descripción coincide con la dada para aquéllos descritos como pertenecientes al grupo A del material PVL 3468.

Pleurocentros (Fig. 49): Son elementos bien osificados que varían, no sólo en tamaño, sino también en su forma. Su aspecto general es oval, con el extremo proximal algo más aguzado. En líneas generales pueden distinguirse tres áreas: una faceta dorsoanterior que articula con el arco neural, una cara anterior y un área ventroposterior. Sólo la faceta que articula con el arco neural estaba cubierta por cartílago. Dicha faceta es algo cóncava, triangular, y se extiende de un extremo a otro del pleurocentro. La cara anterior es plana algo convexa. El área ventroposterior es convexa. La variación de tamaño va

acompañada por una variación en la forma. A medida que los pleurocentros hacen más pequeños varía el tamaño de la cara articular y disminuye la definición de la cara anterior. De esta forma, los pleurocentros menores son más redondeados, y sólo se distingue la cara que articula con el arco neural. Es importante destacar que es la primera vez que se describe detalladamente los pleurocentros de un temnospóndilo mesozoico, ya que el grado de osificación de los mismos en otros temnospóndilos de la misma antigüedad, es en general bastante pobre.

**Costillas (Fig. 51):** Aunque existe mucha variación individual en lo que respecta las costillas, en el material pueden distinguirse tres tipos básicos: costillas presacras, anteriores a la cintura pectoral; costillas presacras, posteriores a la cintura pectoral; y costillas postsacras. Dentro del primer tipo se incluyen costillas de forma ancha y aplanada. Su extremo proximal está expandido, formando una sola cabeza, donde se identifican un área tubercular y otra capitular, bien definidas. En la cara dorsoanterior de la costilla se desarrolla el proceso uncinado, que es robusto y se pierde paulatinamente en el extremo distal de la misma. Este extremo distal se encuentra algo expandido. Es interesante destacar la presencia de un foramen en el punto de origen del proceso uncinado. Un foramen semejante pero en diferente posición, ha sido descrito para costillas sacras (?) de un ritidosteido (Howie, 1972). Las costillas presacras posteriores a la cintura pectoral son alargadas, delgadas y presentan su extremo distal algo expandido. Al igual que en el grupo anterior, la cabeza de la costilla es única, con las dos áreas de articulación bien definidas. Presentan el proceso uncinado desarrollado, que se interrumpe abruptamente en el punto en que la costilla rota en sentido ventroposterior. Las costillas postsacras son las más pequeñas y delgadas. Son las únicas claramente bicapitales. Su extremo proximal está expandido y cada cabeza articular es de contorno aplanado. El proceso uncinado está reducido a una pequeña carena delgada que se pierde gradualmente en el extremo distal de la costilla. Dicho extremo no está expandido.

## **b) CINTURA PECTORAL**

**Clavícula (Fig. 53):** sólo se conservan ambos procesos dorsales. Dichos procesos, en vista lateral, se curvan suavemente hacia atrás de tal forma que su



extremo distal se encuentra desplazado con respecto a la base. En vista anterior, los procesos forman un ángulo aproximado de 90° con la placa de la clavícula. En vista posterior, cada proceso posee un surco, donde articularía el cleitro, cuyo borde externo se proyecta más posteriormente que el interno.

Escapulocoracoides (Fig. 54): el material incluye de ambos escapulocoracoides. Ventralmente, el proceso supraglenoideo no contacta con la porción coracoidea y por lo tanto, el foramen supraglenoideo se encuentra abierto ventralmente. En vista lateral, la placa coracoidea es vertical, mientras que el borde posterior del escapulocoracoides se curva suavemente hacia atrás. La forma general del hueso es alargada y chata, en especial la placa coracoidea.

### **c)MIEMBRO ANTERIOR**

Húmero (Fig. 55): Es muy semejante al de otros "laberintodontes", con los extremos distal y proximal rotados uno con respecto al otro, alrededor de 90°. En vista anterior se observa el proceso supinador que emerge desde el entepicóndilo. El proceso deltoideo está bien desarrollado y se continúa hacia el extremo proximal en la cresta deltoidea. En vista ventral, en la zona proximal existe una depresión bien definida, limitada anteriormente por la cresta deltoidea. Esta depresión correspondería al punto de inserción del músculo "grand pectoral" señalado por Dutuit (1976, pag. 140-141) para Metoposaurus ouazzoui

Radio (Fig. 56): En líneas generales, es un hueso de aspecto grácil, con su extremo proximal cuadrangular, tornándose más achatado dorsoventralmente hacia el extremo distal. La cara interna es algo cóncava, y la externa, aplanada. En vista posterior se observa una carena longitudinal.

### **d)CINTURA PELVICA**

Ilion: El mismo no difiere del material descrito previamente como PVL 3468.

Isquion (Fig. 58): Se trata de ambos isquiones, los cuales se encuentran bastante deteriorados no conservándose los bordes anterior y posterior de los mismos. El espesor del hueso se hace menor en sentido posterior. En vista lateral cada placa tuerce hacia afuera y arriba, de forma bien definida, hacia el punto

de articulación con el ilion. Esta característica lo diferencia de los isquiotes observados en otros temnospóndilos (Watson, 1958; Howie, 1970; Dutuit, 1976; Warren y Hutchinson, 1983).

### **e)MIEMBRO POSTERIOR**

Fémur (Fig. 59): Dorsalmente posee en su extremo distal una carena bien pronunciada que define anteriormente una concavidad, similar al "Gouttière dorsale externe" que define Dutuit para M. ouazzoui (1976, pag. 156). En vista ventral, se observan el trocánter interno y el trocánter cuarto; la carena aductora está muy poco desarrollada, con lo cual la forma general del fémur es grácil si se lo observa en vista anterior y/o posterior. Su extremo proximal es de sección cuadrangular, mientras que distalmente es rectangular.

Tibia (Fig. 60): La tibia no presenta crestas o surcos definidos, con lo cual su superficie es bastante uniforme. En las epífisis no se encuentran bien desarrolladas las caras articulares, lo cual sugiere que estaban cubiertas por cartílago. El extremo distal es más expandido que el proximal; su cara ventral es cóncava, mientras que la dorsales levemente convexa. En vista dorsal, el borde posterior es más cóncavo que el anterior.

Fíbula (Fig. 60): Su aspecto es similar al de otros temnospóndilos, con el extremo distal más expandido que el proximal. Dicho extremo distal tuerce anteriormente hacia la zona ventral, de tal forma que define una depresión ventralmente.

## LAMINAS Y FIGURAS

Tesu

M-2606

h' 2  
p' 2

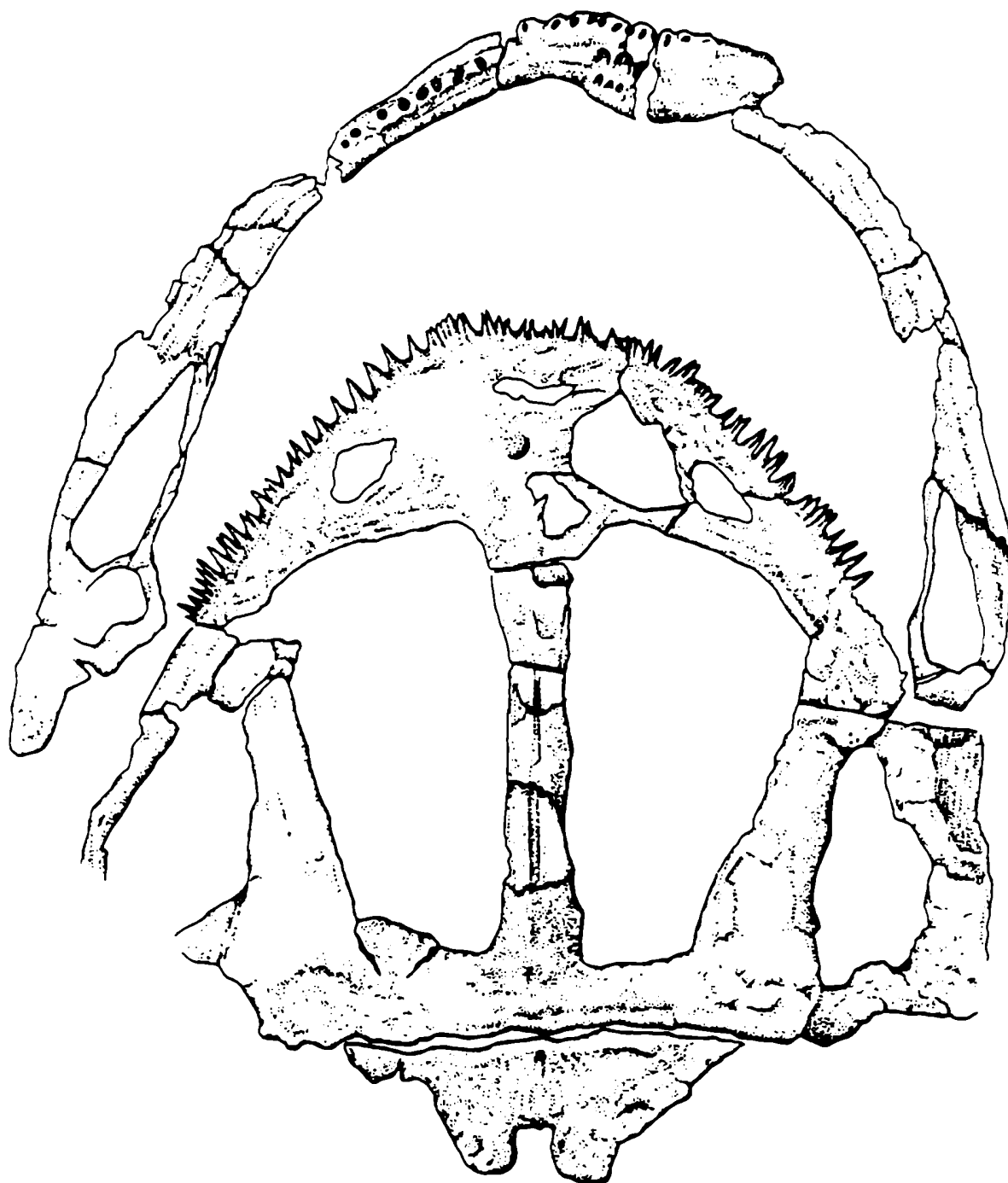
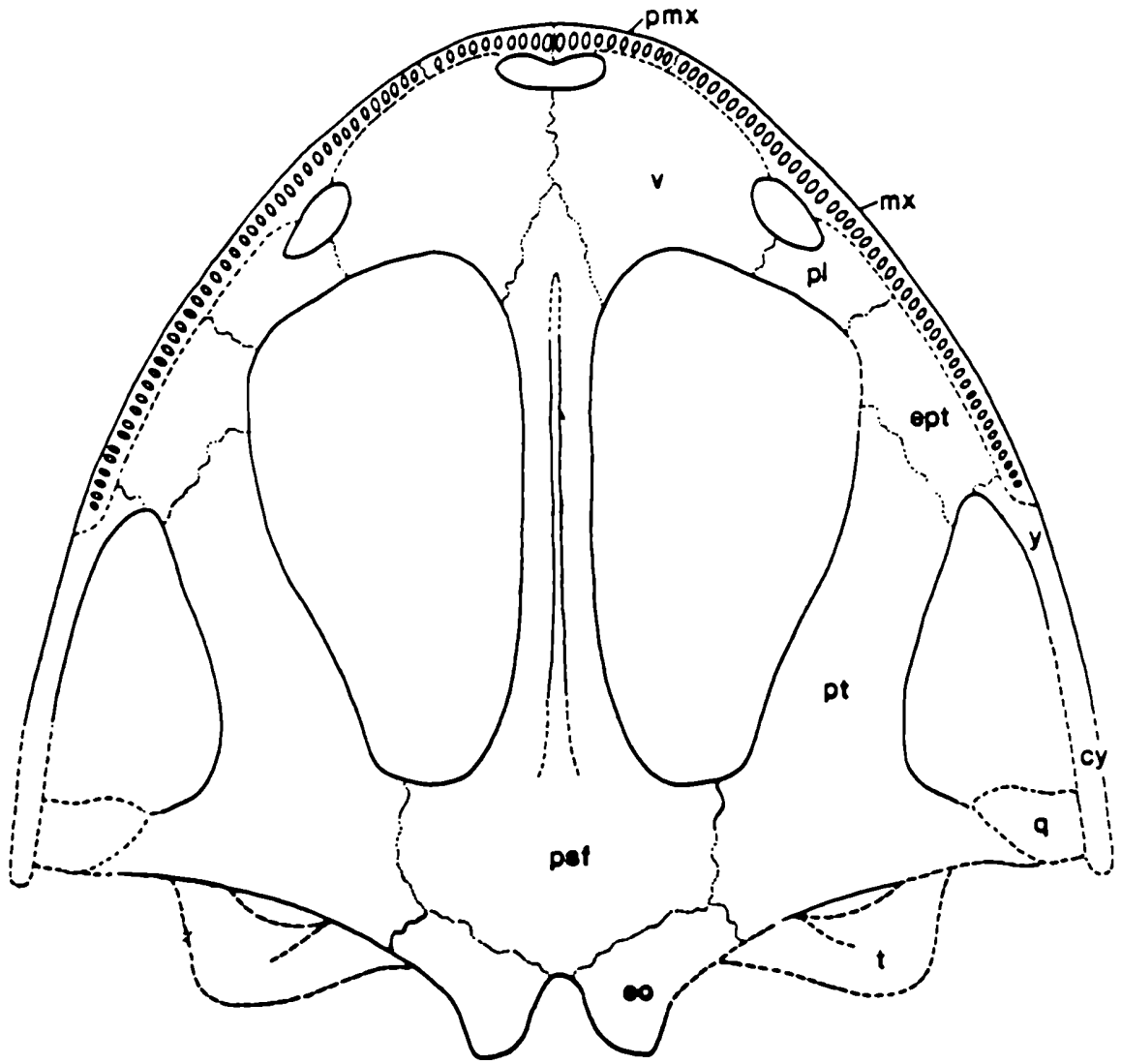


FIG. 1. Vista general del holotipo de *Pelorocephalus mendozensis* (MLP 44-VII-5-1). Escala=5 cm.



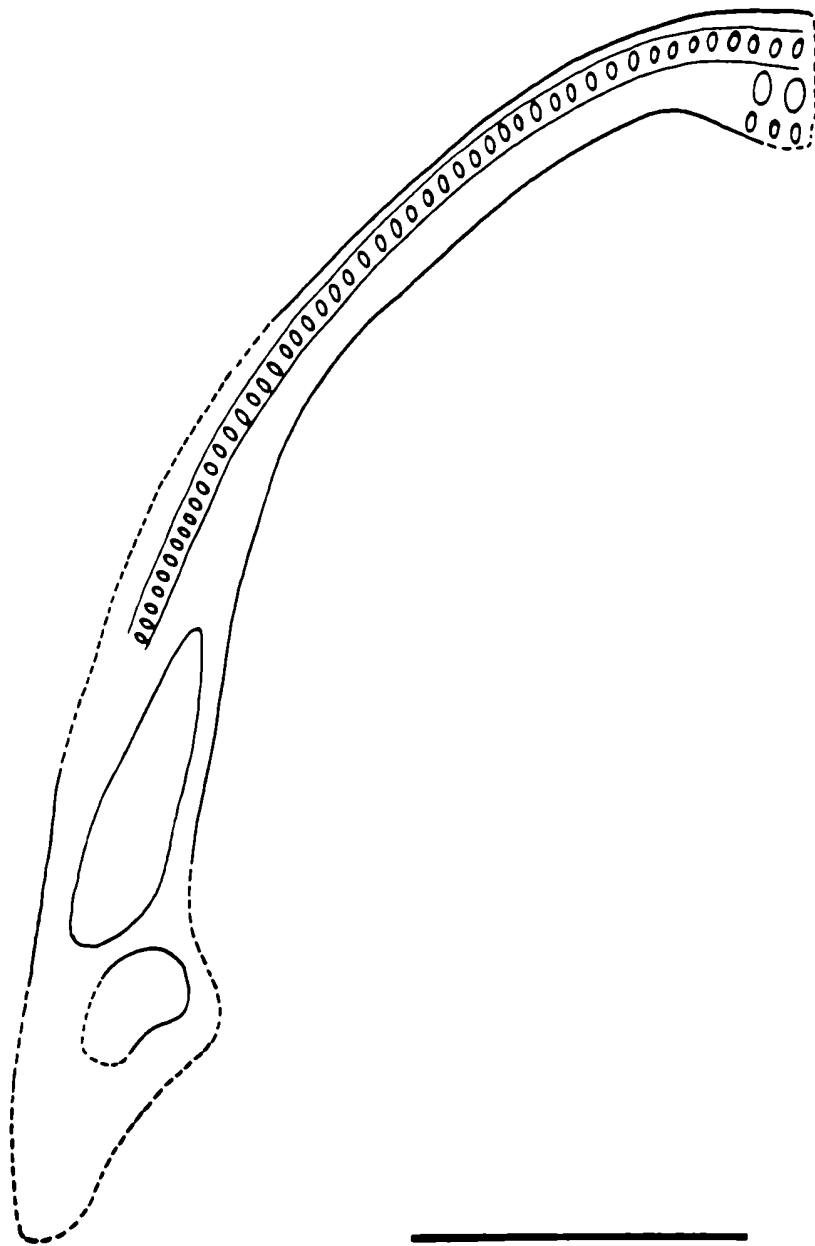


FIG. 3. Reconstrucción de la vista oclusal de la mandíbula del holotipo de Pelorocephalus mendozensis.  
Escala= 5cm.

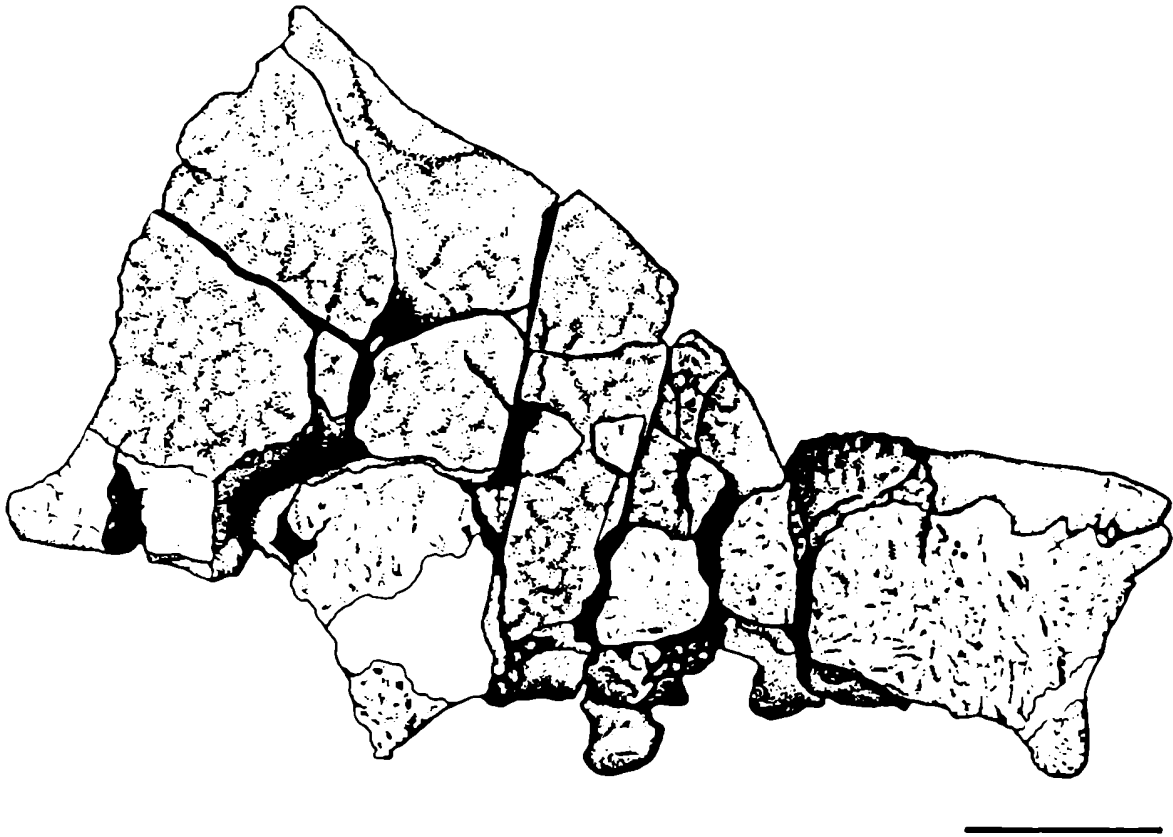


FIG. 4. Vista dorsal del cráneo del holotipo de *Chigutisaurus tunuyanensis* (MCNA 2660). Escala= 5cm.



FIG. 5. Vista occipital del cráneo del holotipo de *Chigutisaurus tunuyanensis*. Escala= 5cm.



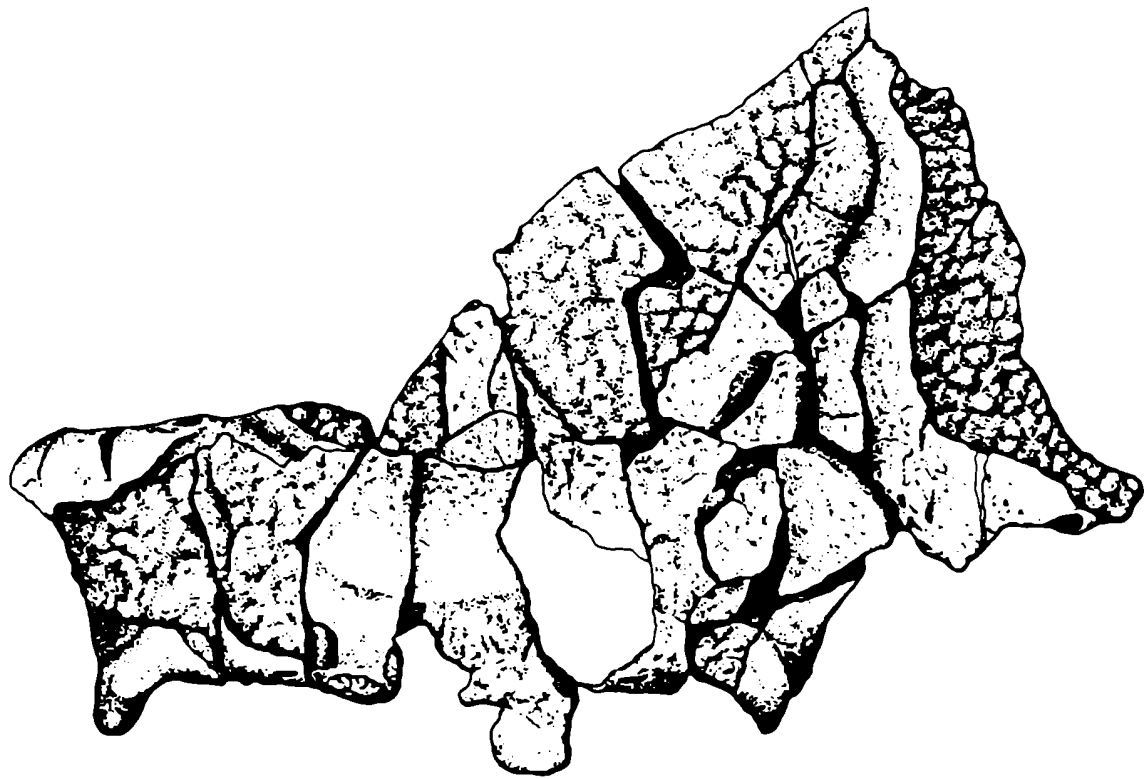


FIG. 6. Vista palatal del cráneo del holotipo de "*Chigutisaurus tunuyanensis*". Escala= 5cm.

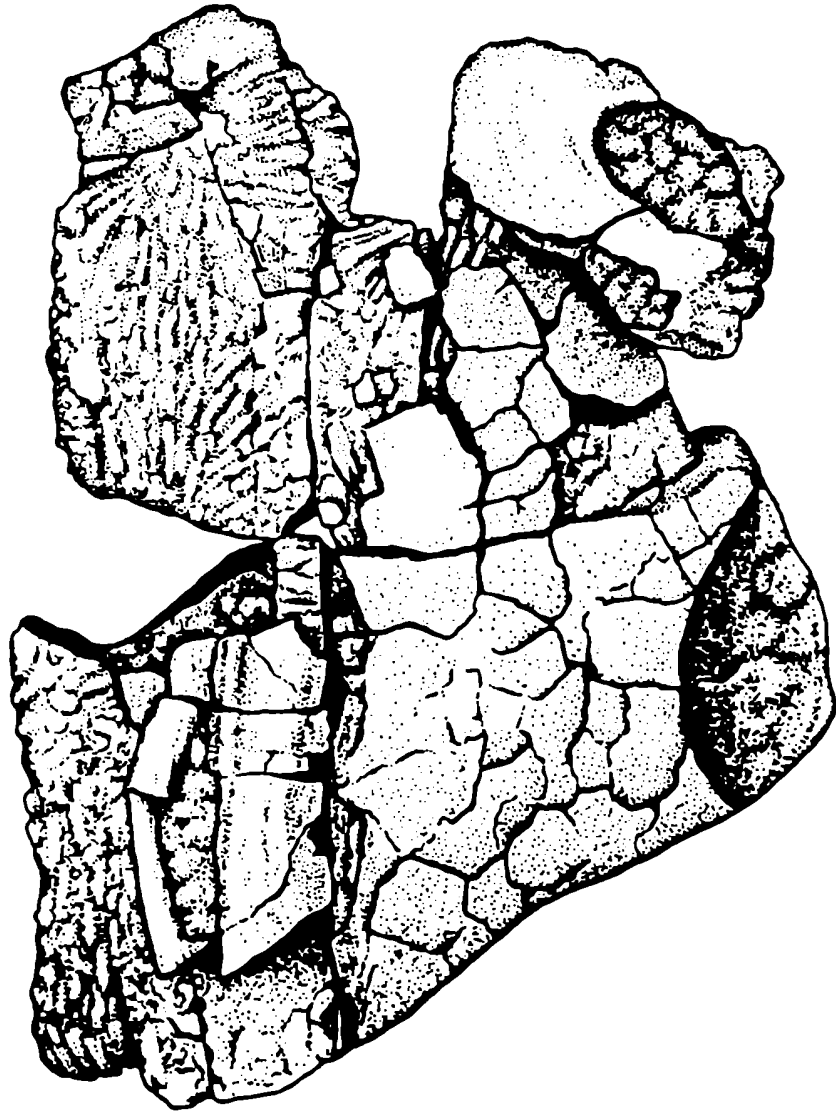


FIG. 7. Vista ventral del fragmento medial izquierdo del cráneo del holotipo de "Chigutisaurus tunuyanensis". Escala= 5cm.

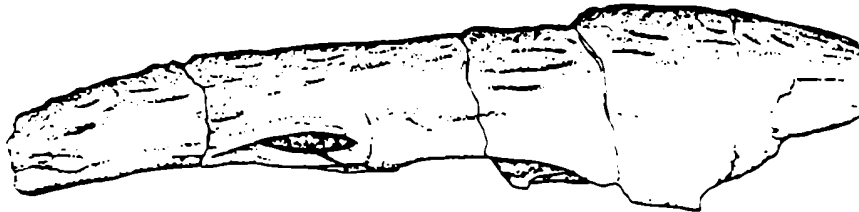
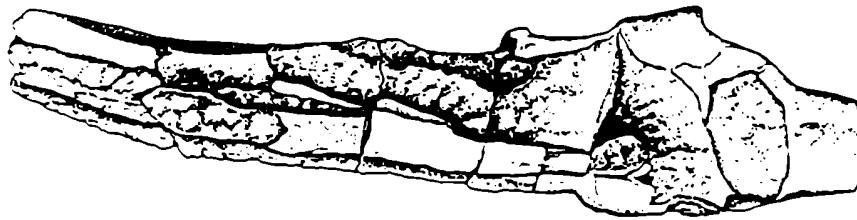
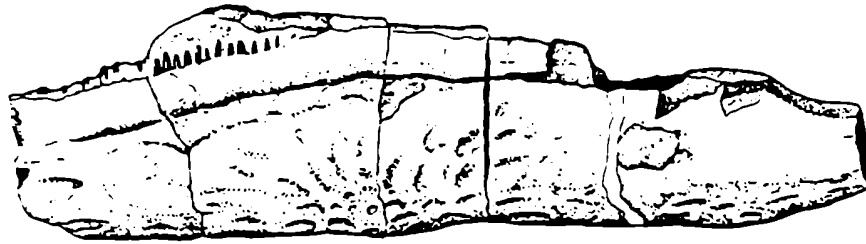
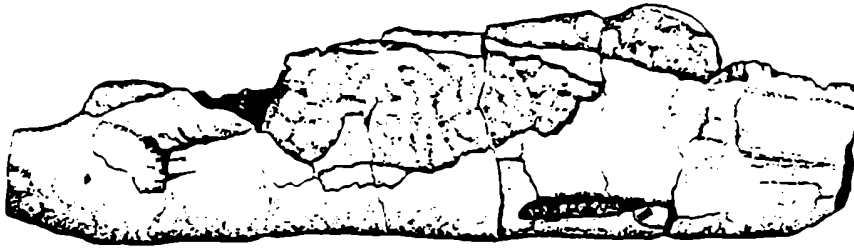


FIG. 8. Vistas labial, lingual, oclusal y ventral de la mandíbula del holotipo de "*Chigutisaurus tunuyanensis*".  
Escala= 5cm.

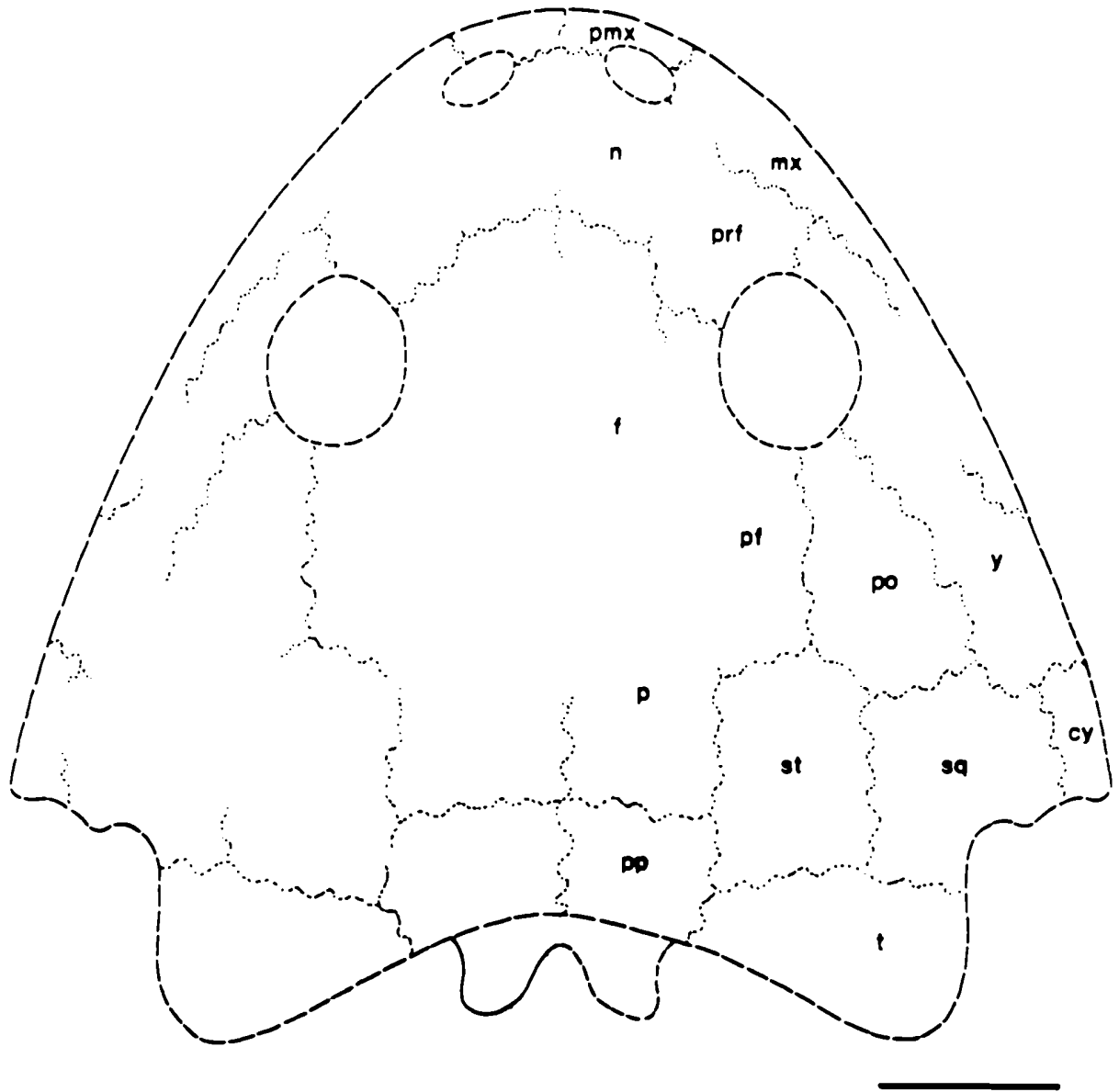
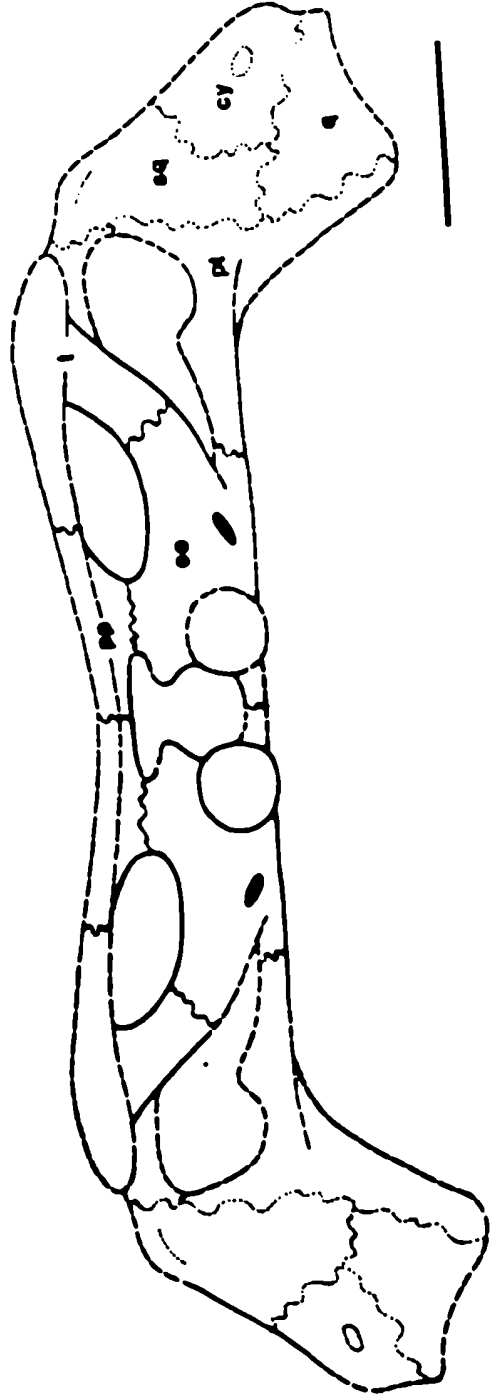


FIG. 9. Reconstrucción de la vista dorsal del cráneo del holotipo de "Chigutisaurus tunuyanensis". Escala= 5cm.



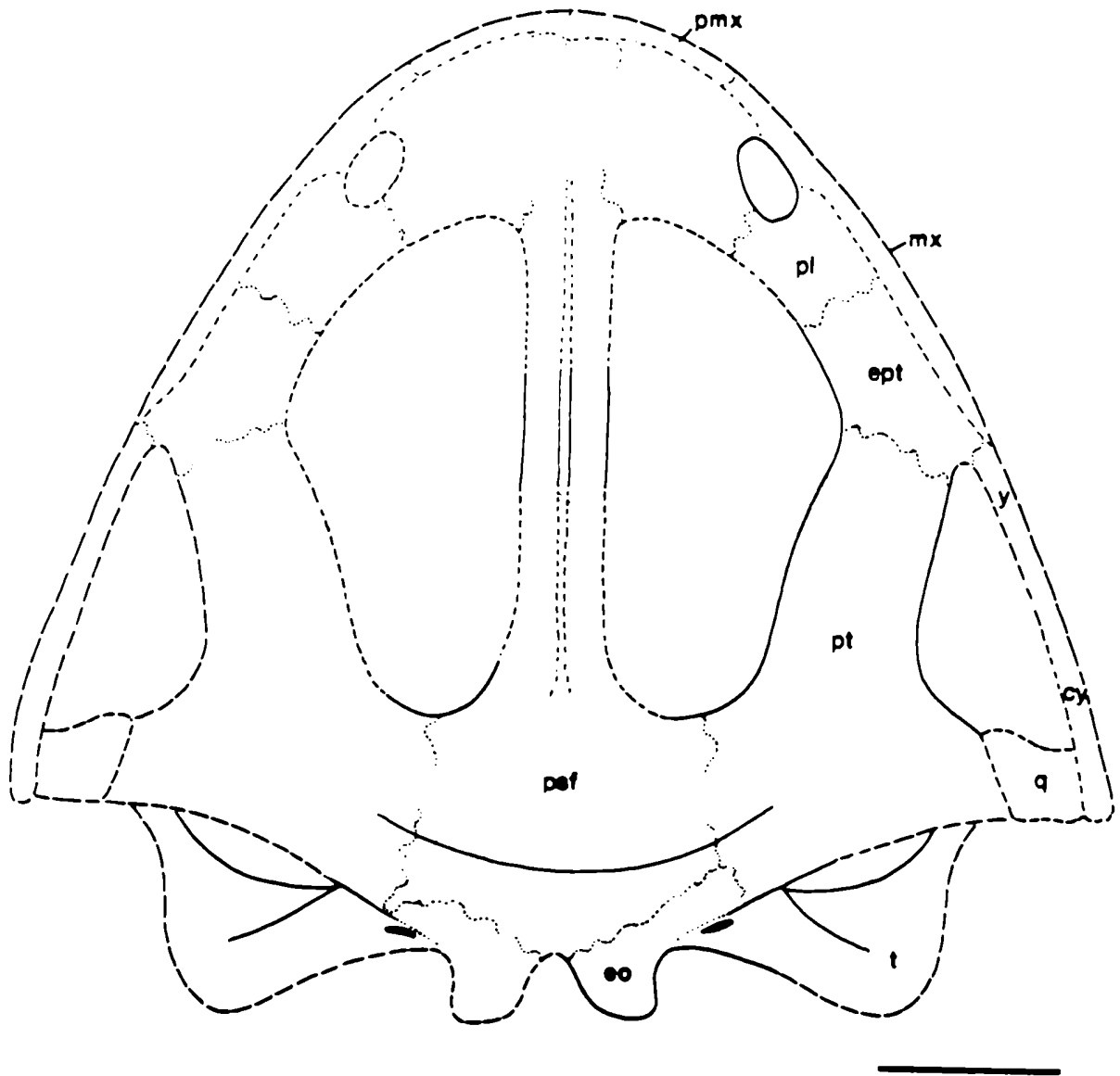


FIG. 11. Reconstrucción de la vista palatal del cráneo del holotipo de "*Chigutisaurus tunuyanensis*".  
Escala= 5cm.

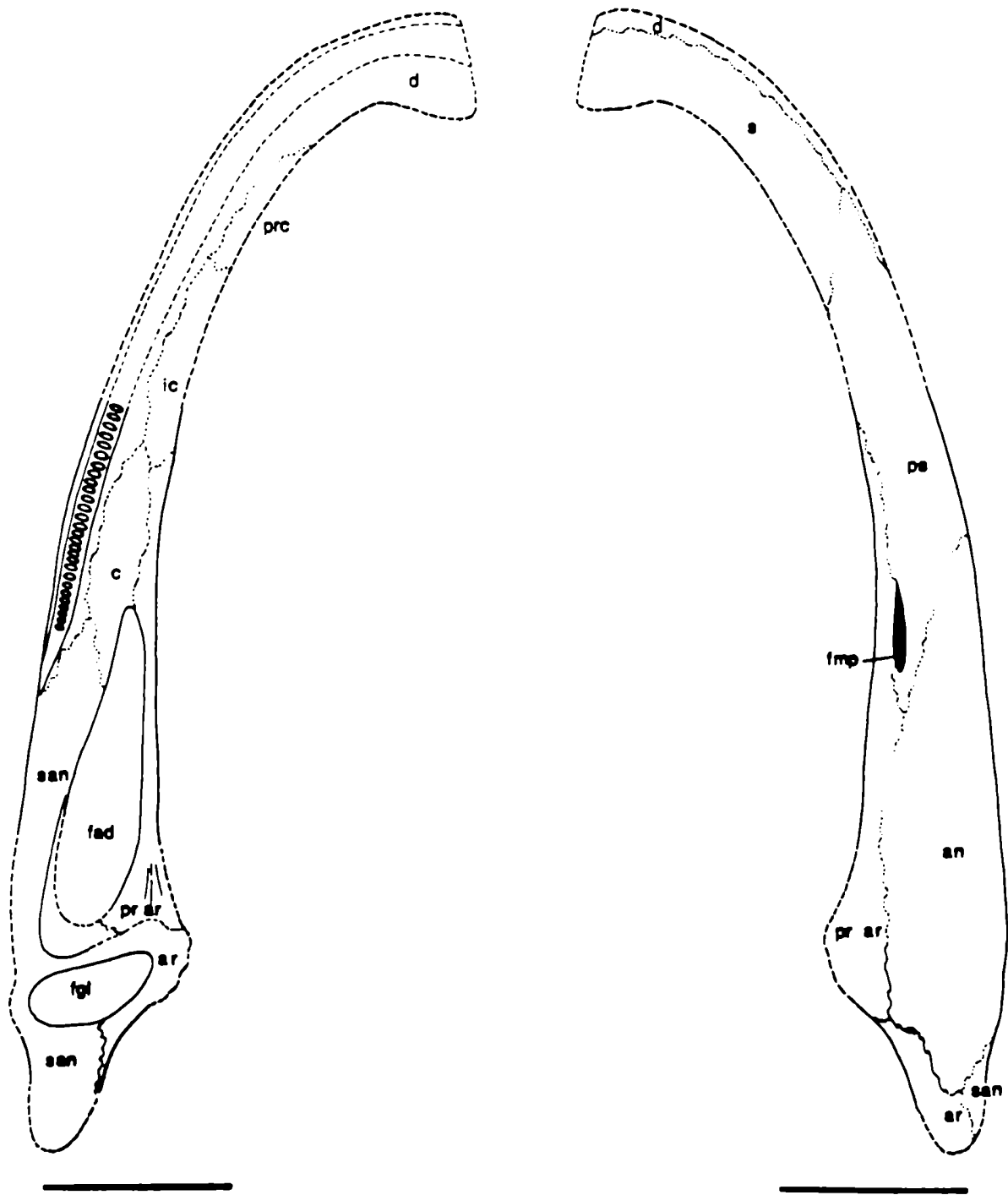


FIG. 12. Reconstrucción de las vistas oclusal y ventral de la mandíbula del holotipo de "*Chigutisaurus tunuyanensis*". Escala= 5cm.

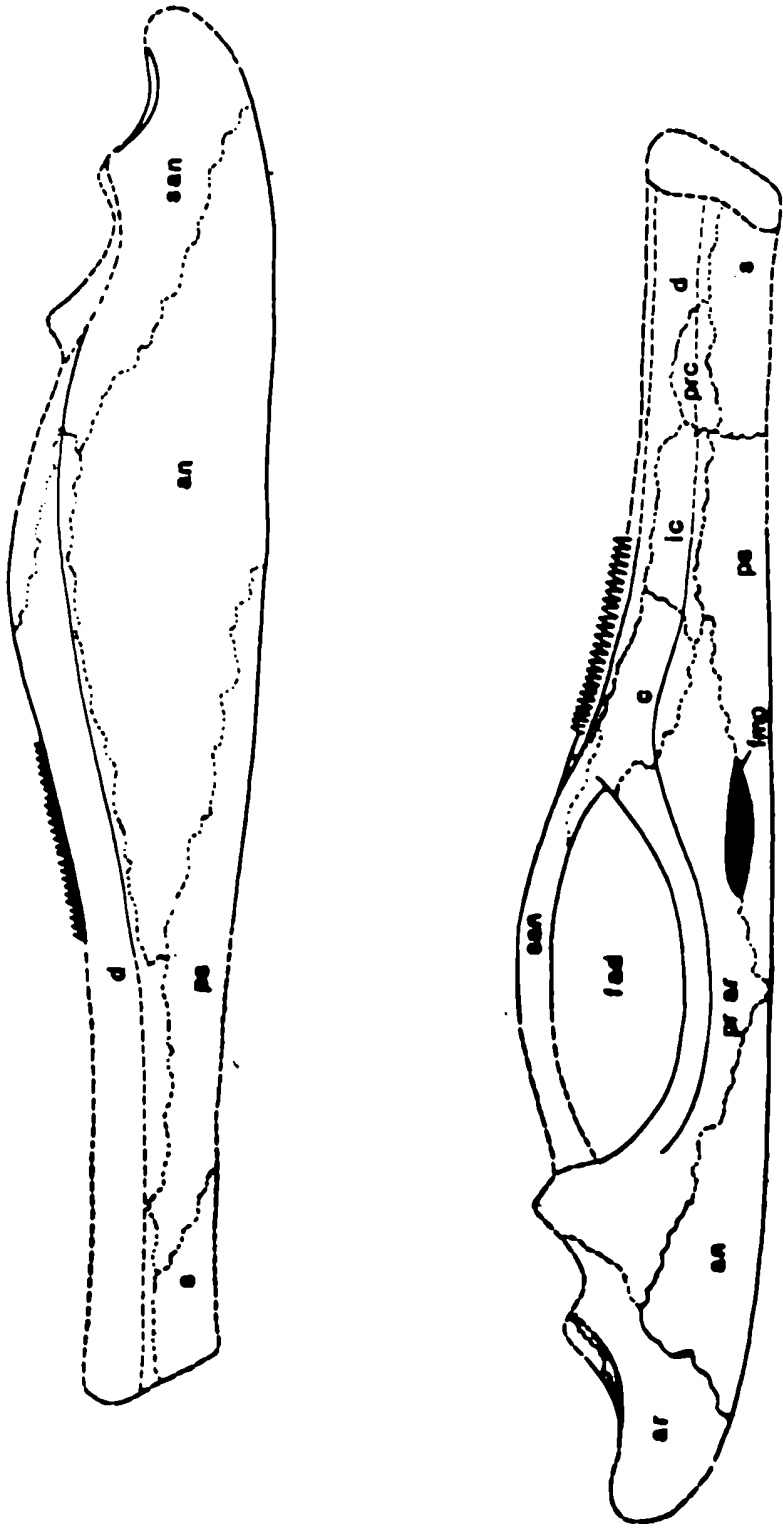


FIG. 13. Reconstrucción de las vistas labial y lingual de la mandíbula del holotipo de "*Chiquitisaurus tunuyanensis*". Escala= 5cm.



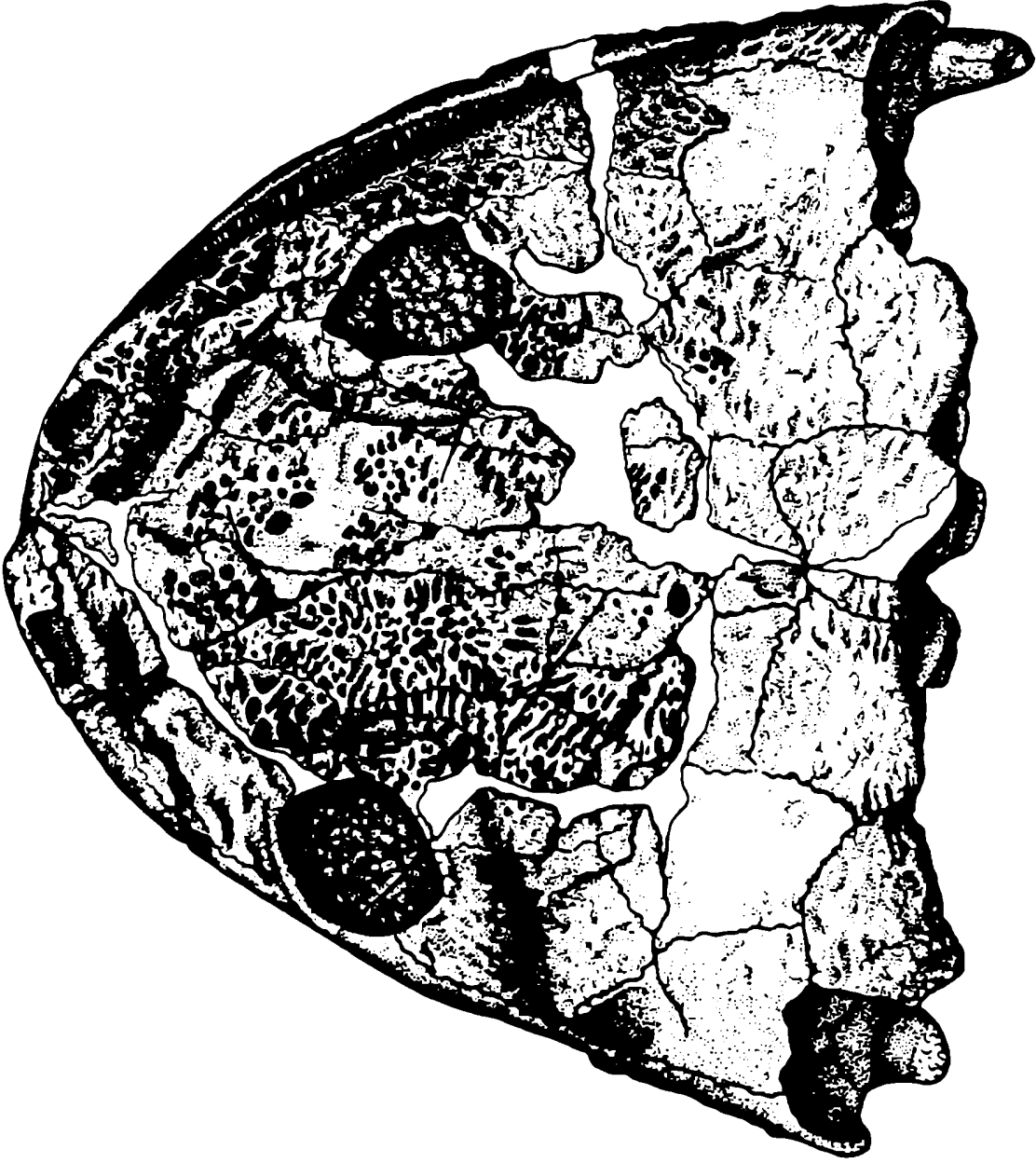


FIG. 14. Vista dorsal del cráneo del holotipo de "Chigufisaurus tenax" (MCNA 2752). Escala= 5cm.

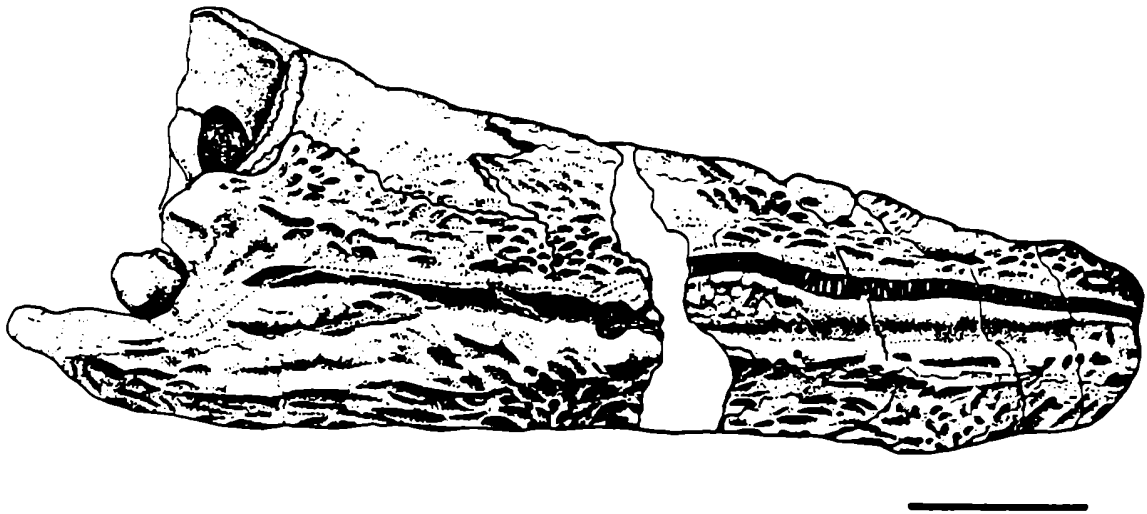
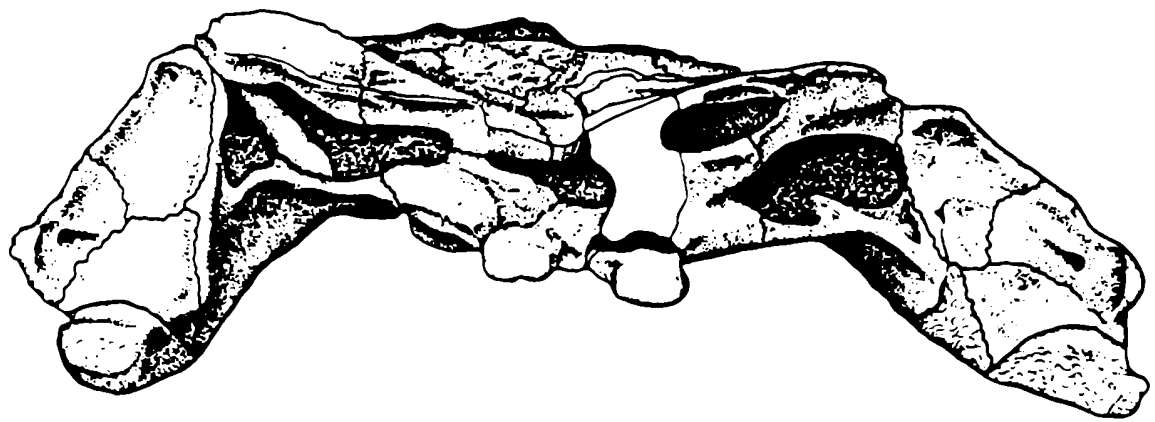


FIG. 15. Vista lateral del cráneo del holotipo de "Chigutisaurus tenax". Escala= 5cm.



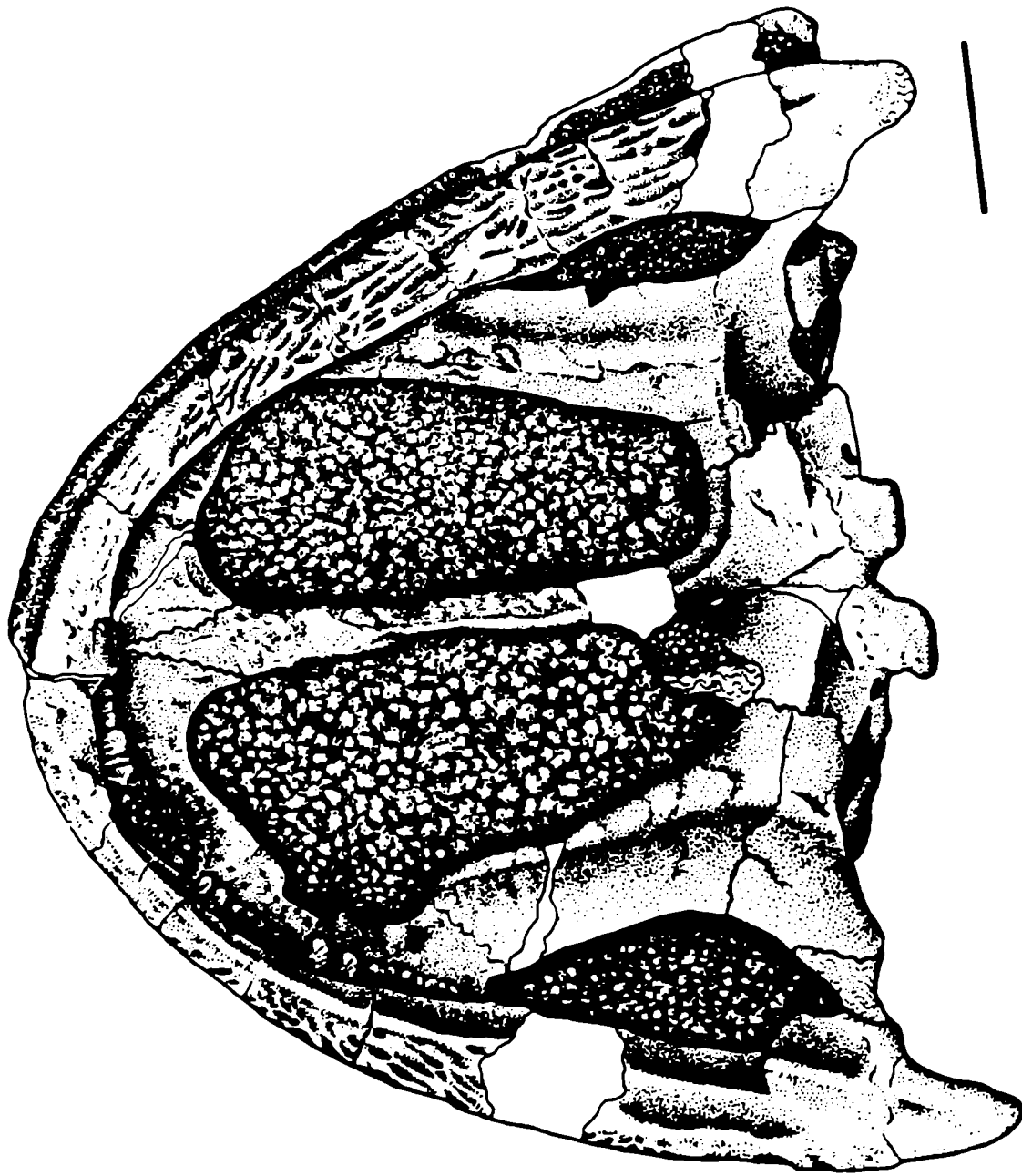


FIG. 17. Vista palatal del cráneo del holotipo de "*Chigutisaurus tenax*". Escala = 5cm.

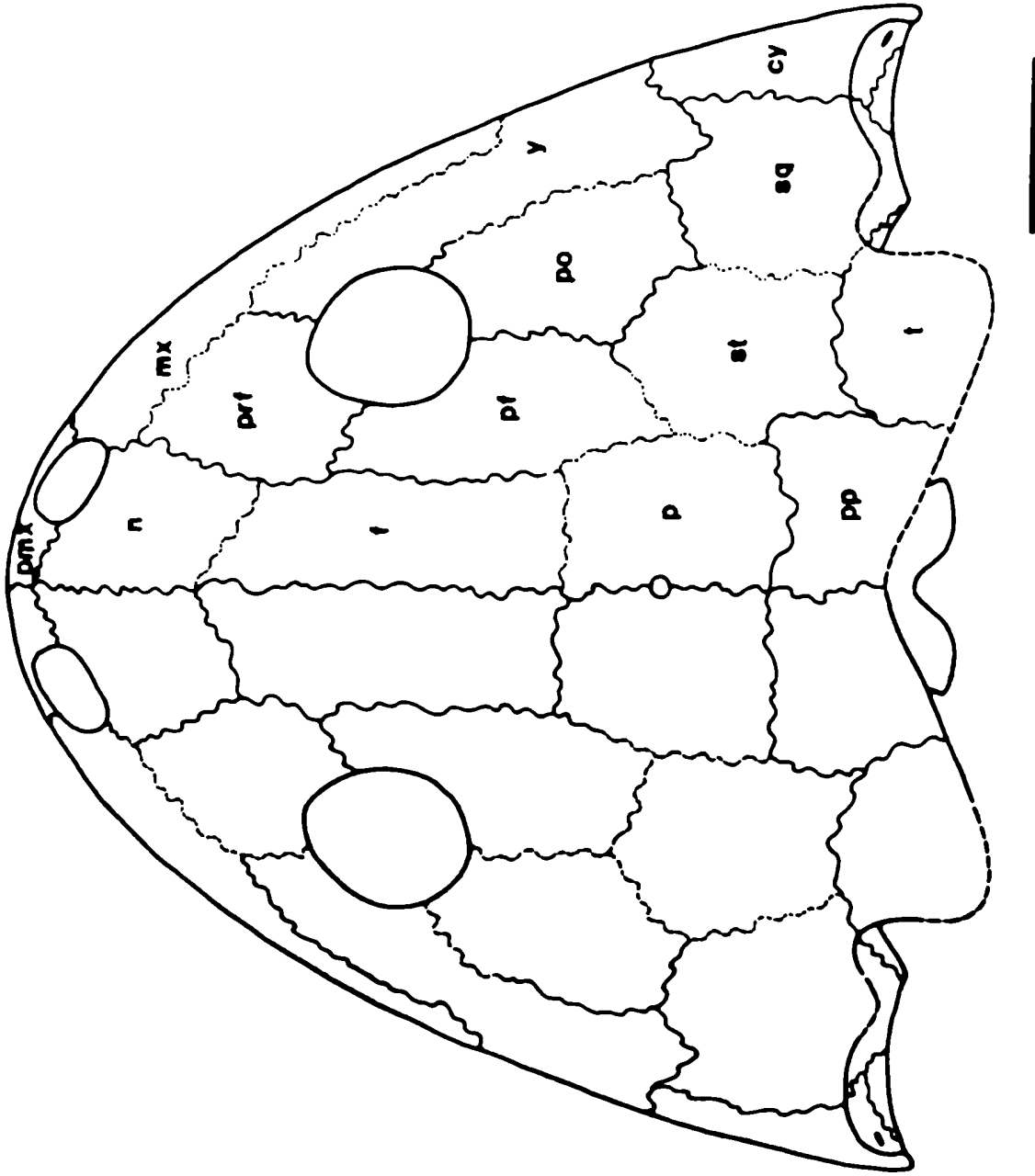
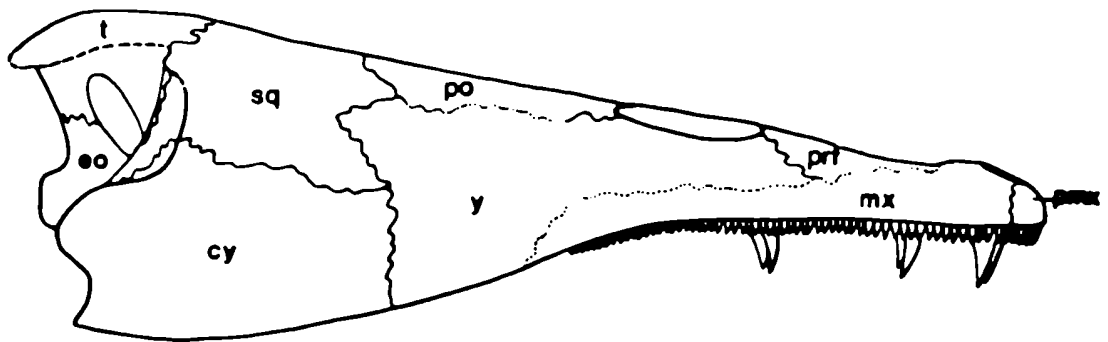
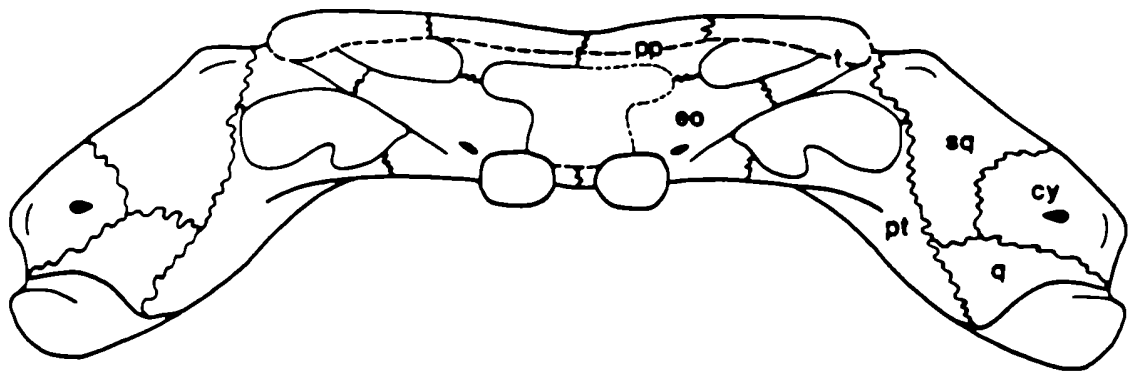
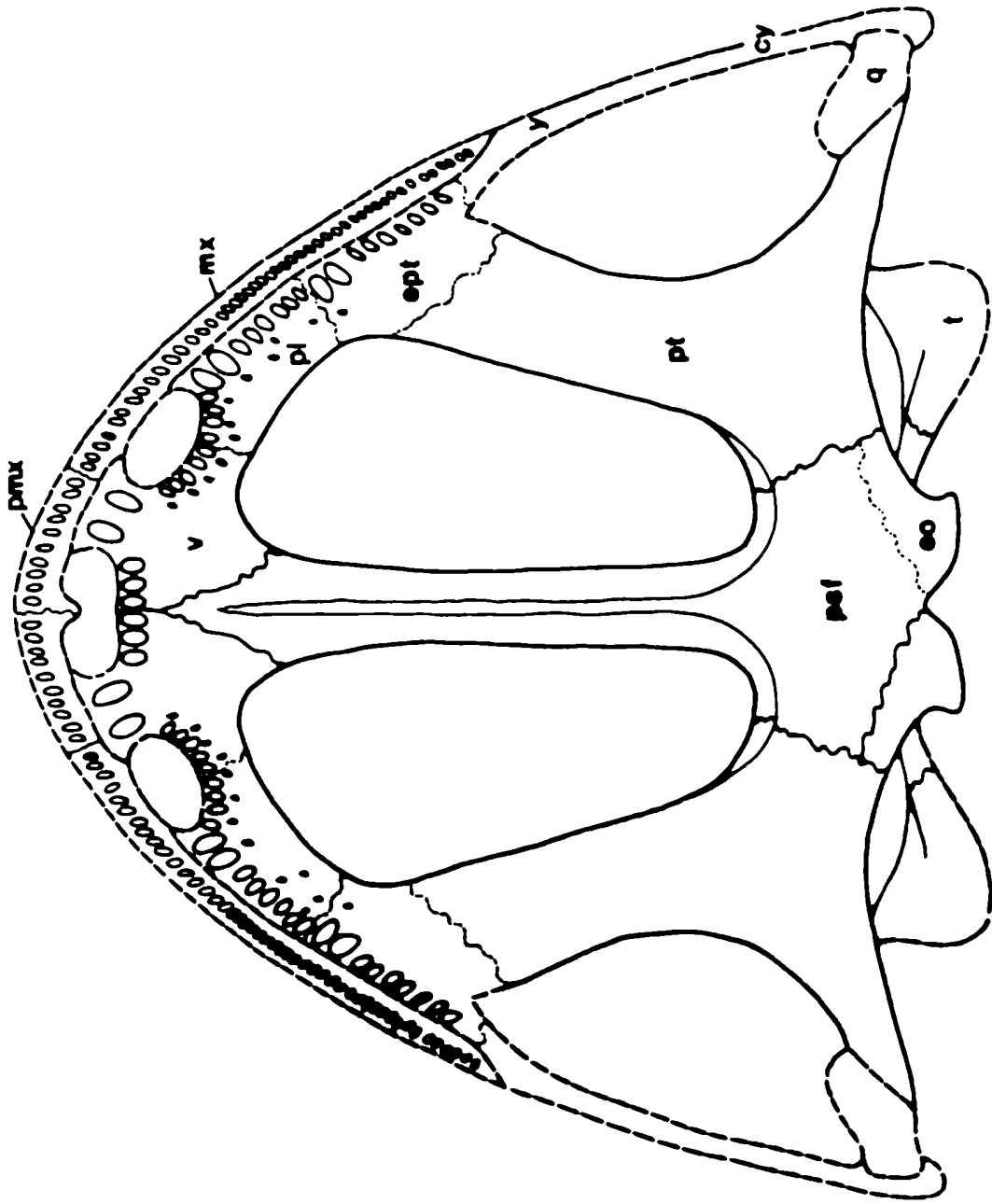


FIG. 18. Reconstrucción de la vista dorsal del cráneo del holotipo de "Chigutisaurus tenax". Escala= 5cm.









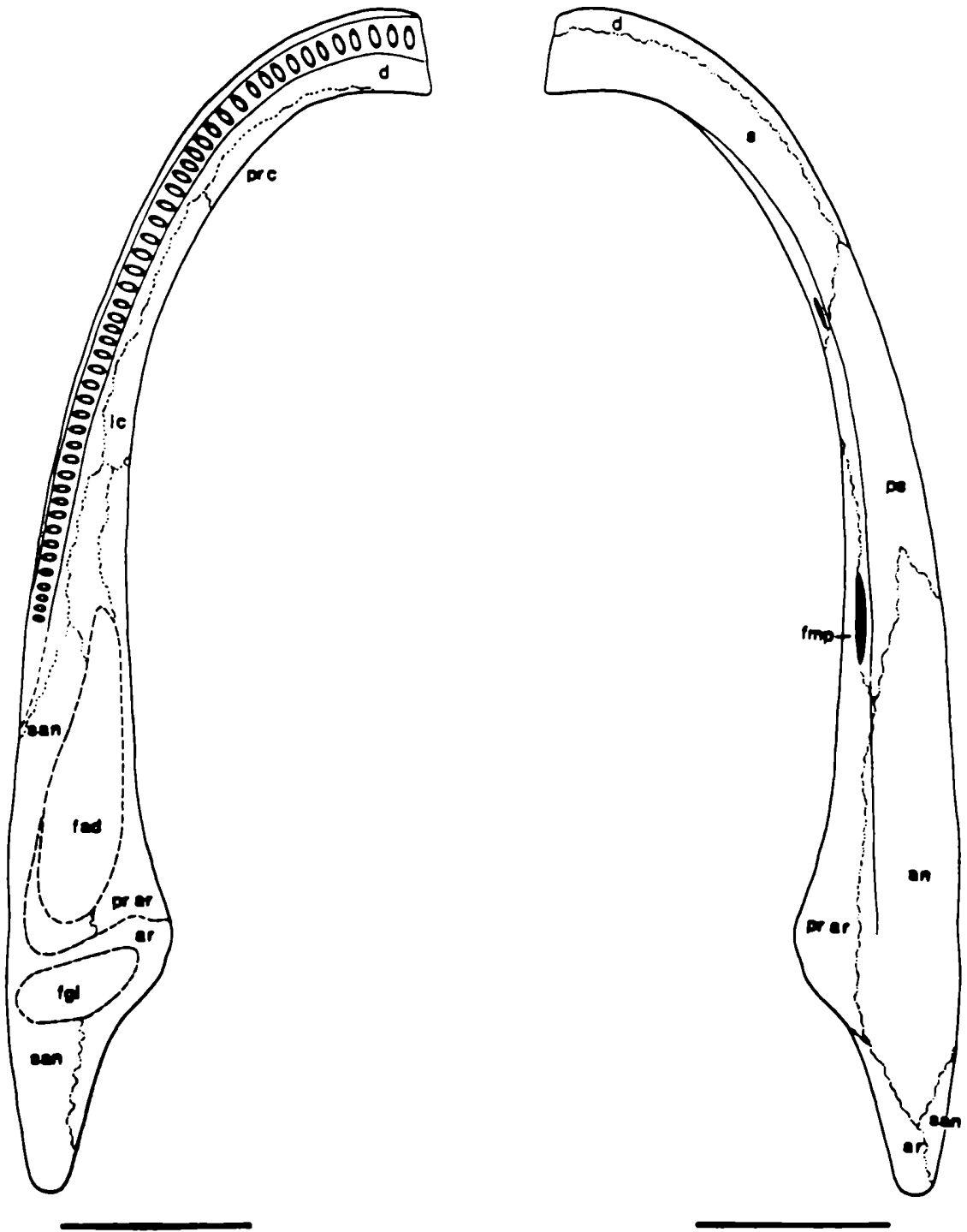


FIG. 22. Reconstrucció de las vistas ventral y oclusal de la mandíbula del holotipo de "Chigutisaurus tenax". Escala= 5cm.

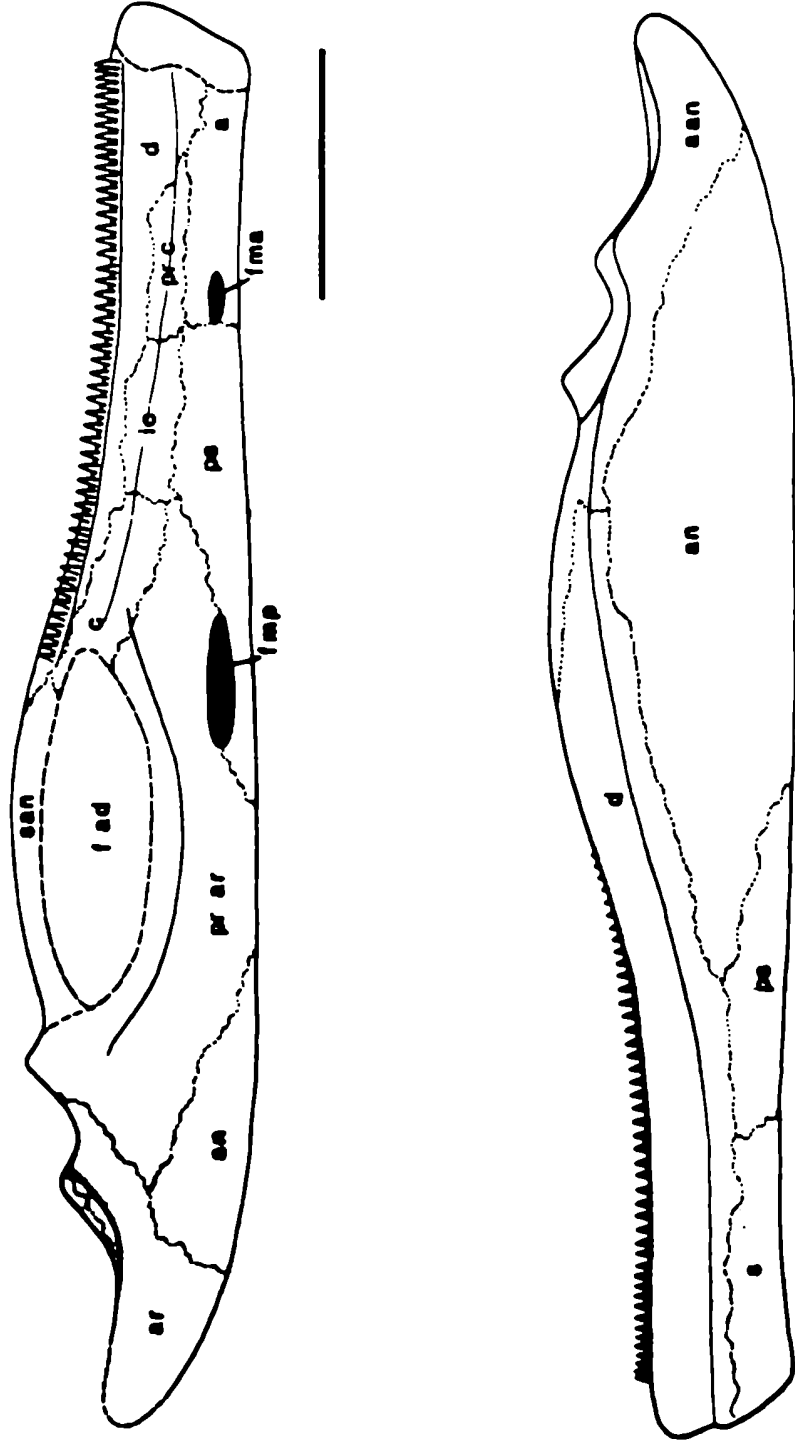


FIG. 23. Reconstrucción de las vistas lingual y labial de la mandíbula de holotipo de "*Chigutisaurus tenax*". Escala= 5cm.

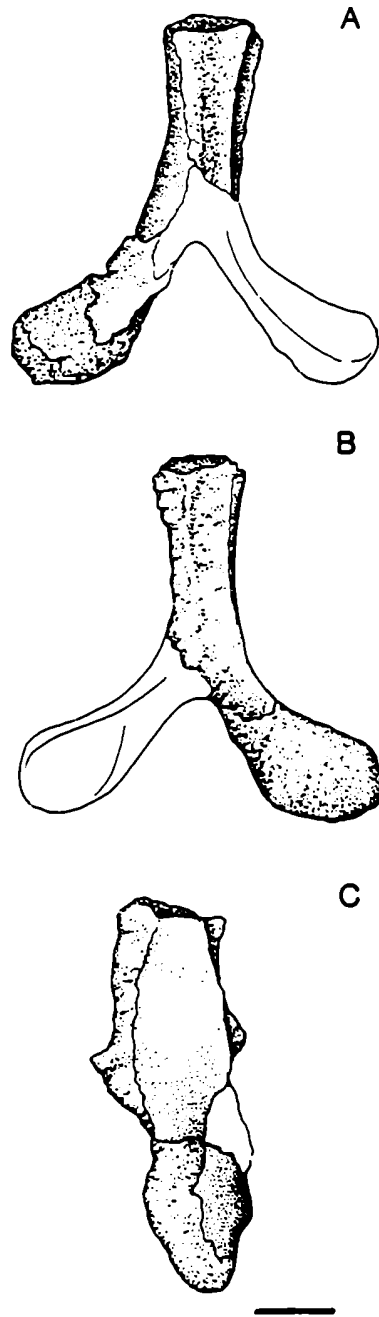


FIG. 24. Material paratipo de "Icanosaurus rectifrons" (MCNA 2927). Arco neural en vistas A, anterior; B, posterior y C, lateral derecha. Escala= 1 cm.

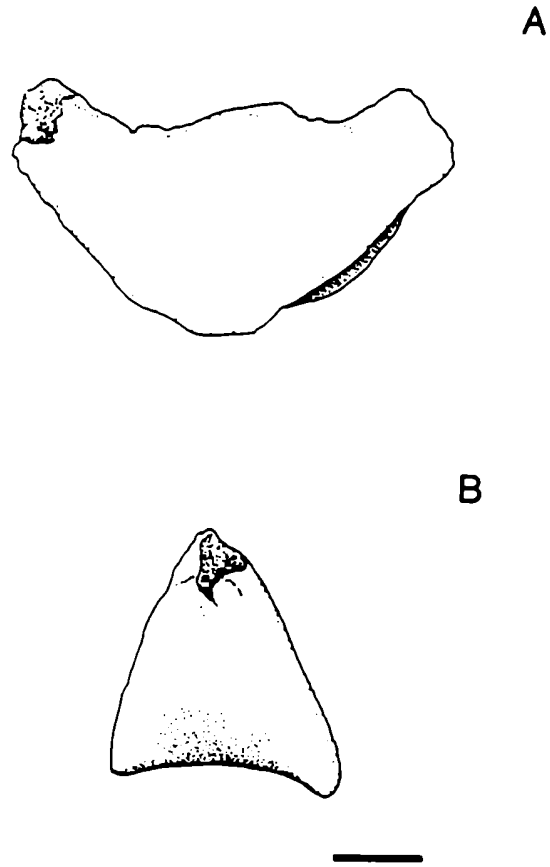


FIG. 25. Material paratipo de "Icanosaurus rectifrons" (MCNA). Intercentro en vistas A, anterior y B, lateral. Escala= 1cm.

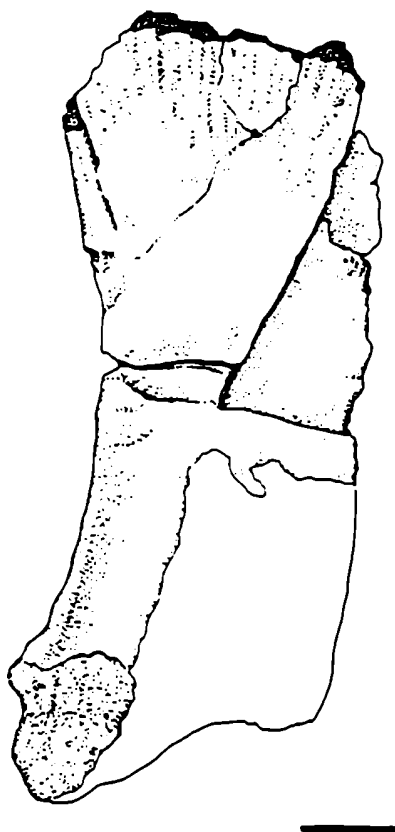


FIG. 26. Material paratipo de "Icanosaurus rectifrons" (MCNA 2927). Escapulocoracoides izquierdo en vista interna. Escala= 1cm.

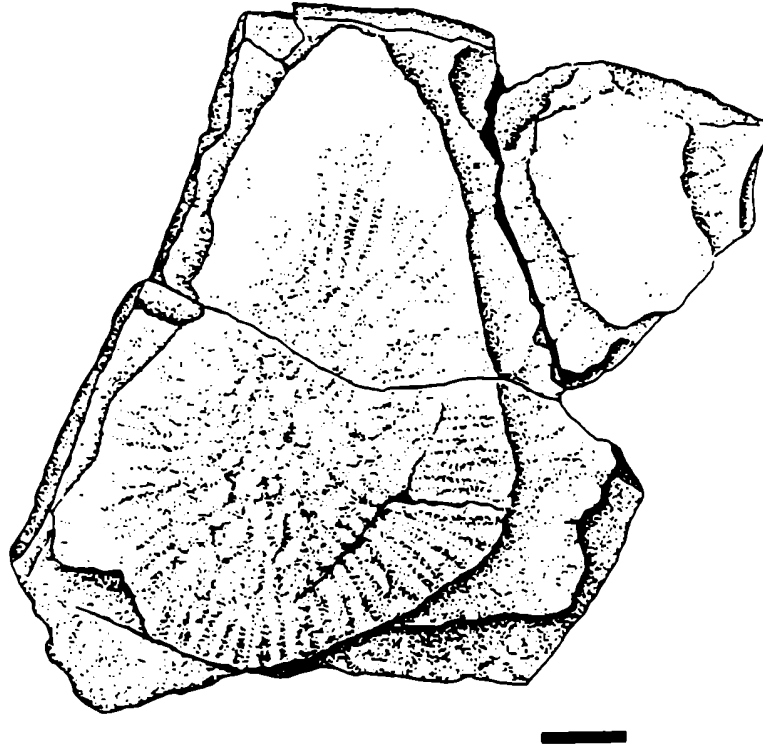
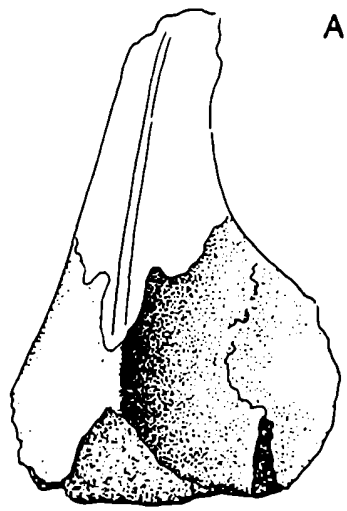
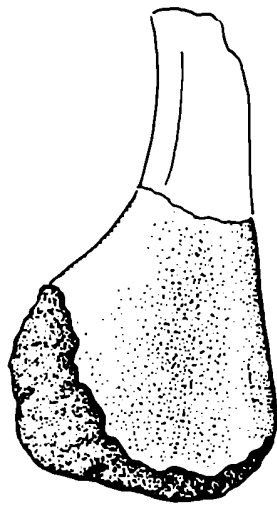


FIG. 27. Material paratipo de "Icanosaurus rectifrons" (MCNA 2666). Interclavícula en vista ventral. Escala= 1cm.



A



B



FIG. 28. Material paratipo de "Icanosaurus rectifrons" (MCNA 2770). Húmero derecho en vistas A, anterior y B, posterior. Escala= 1cm

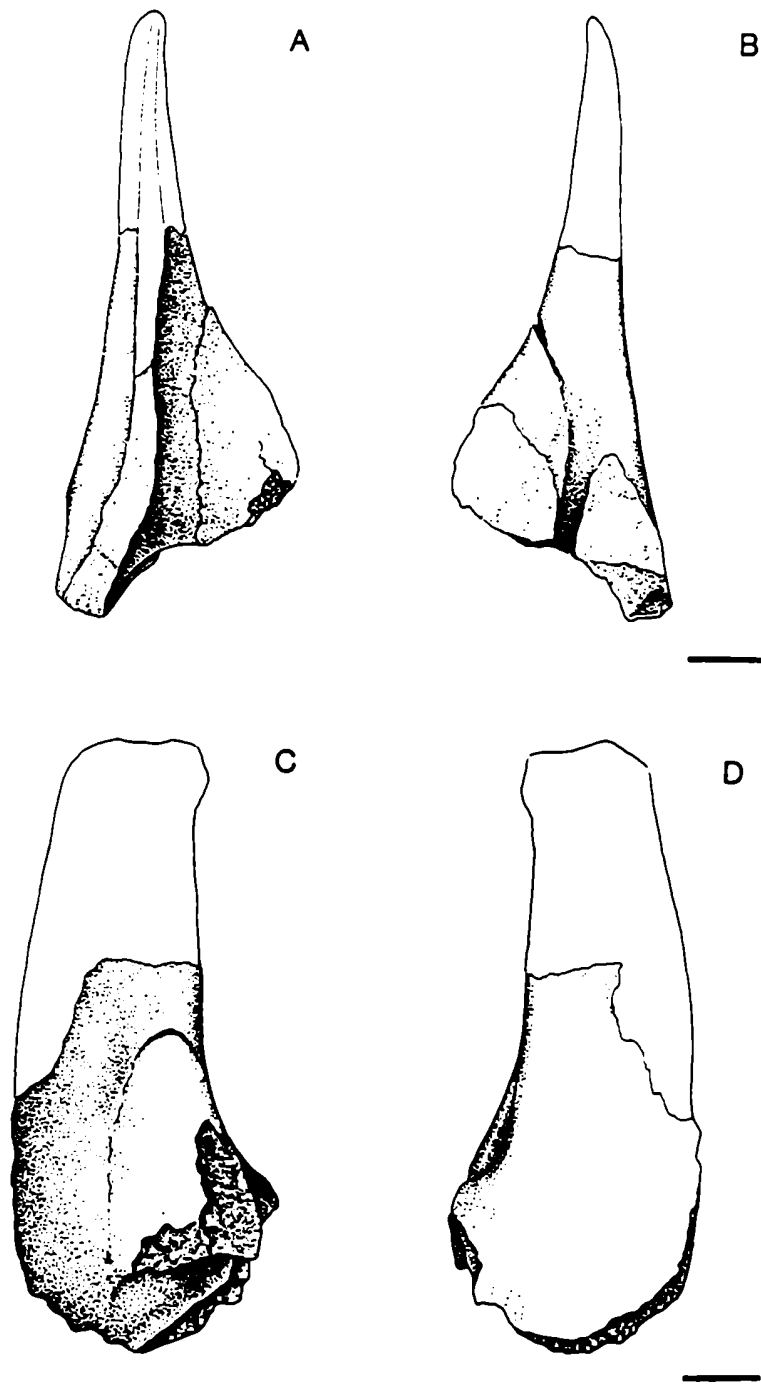
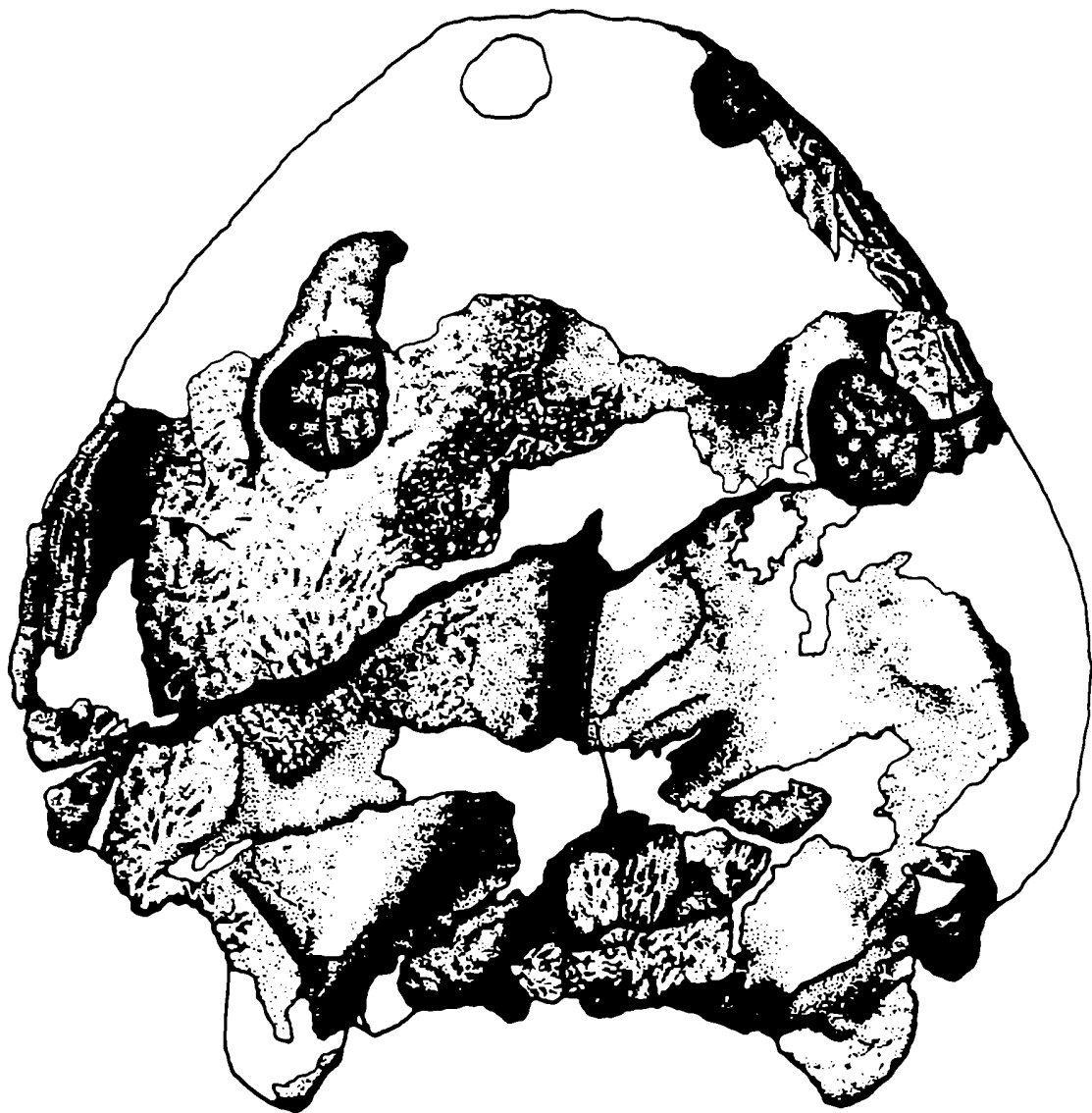
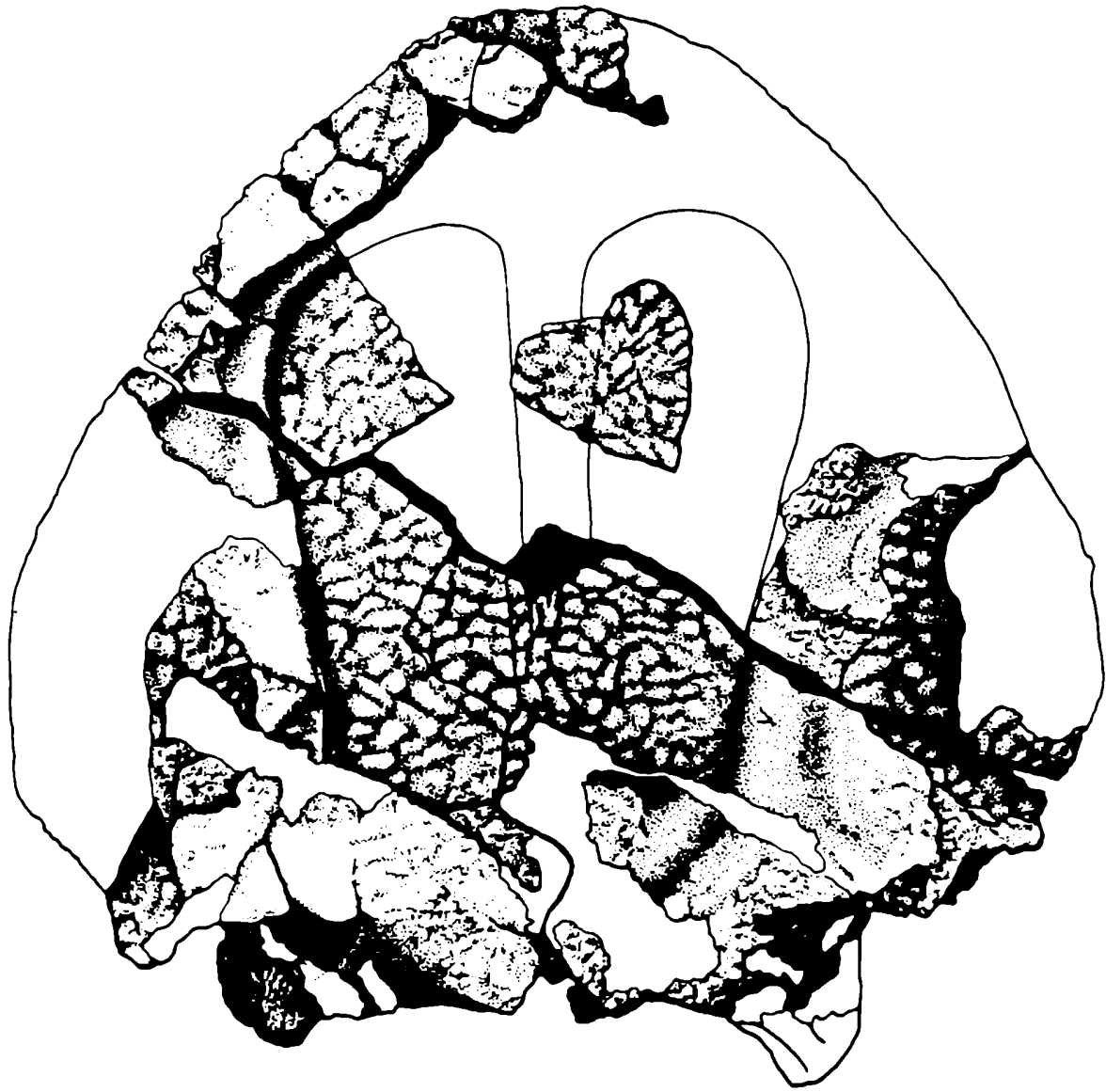


FIG. 29. Material paratipo de "*Icanosaurus rectifrons*" (MCNA 2770). Escapulocoracoides derecho en vistas A, anterior; B, posterior; C, interna y D, externa. Escala= 1cm.









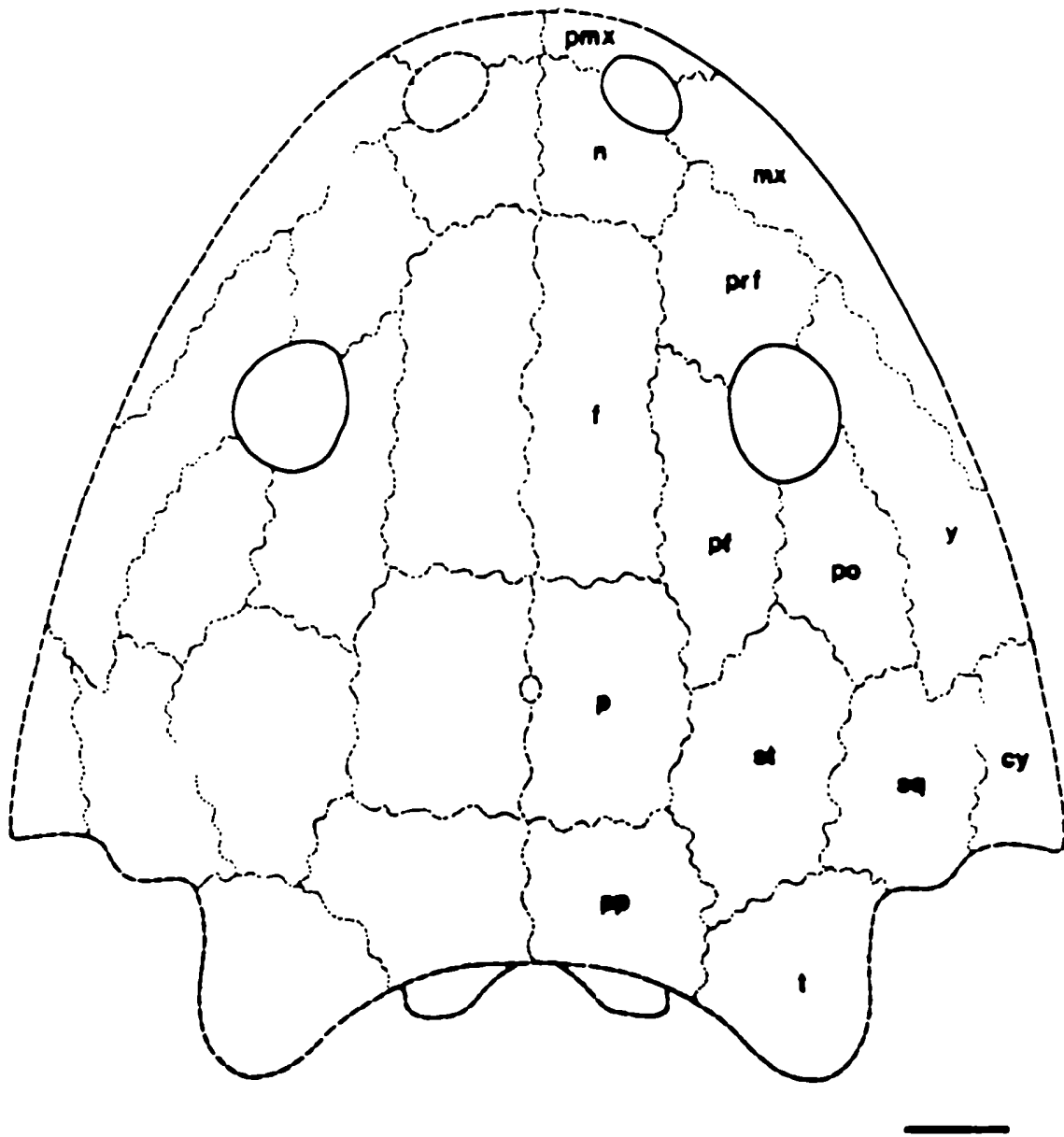
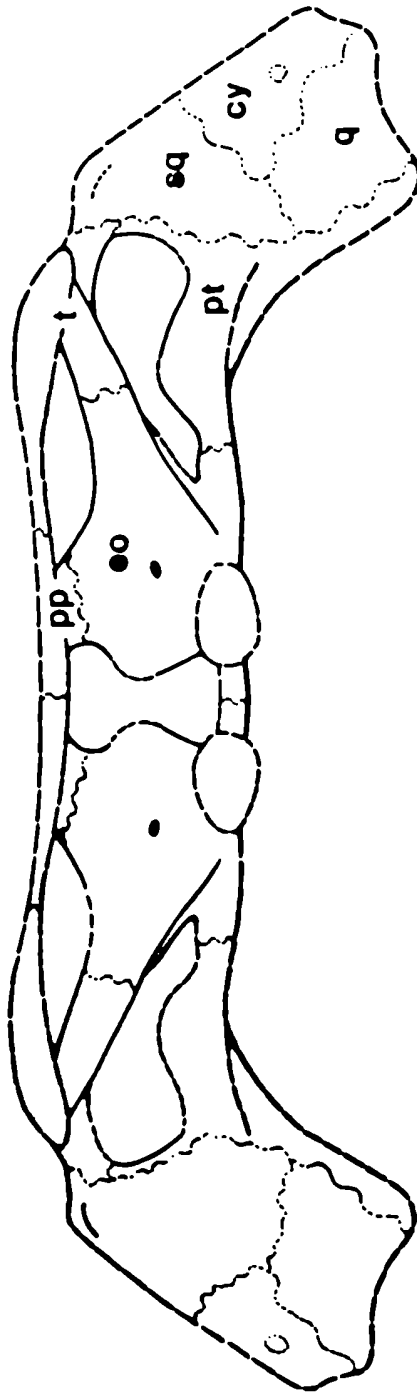
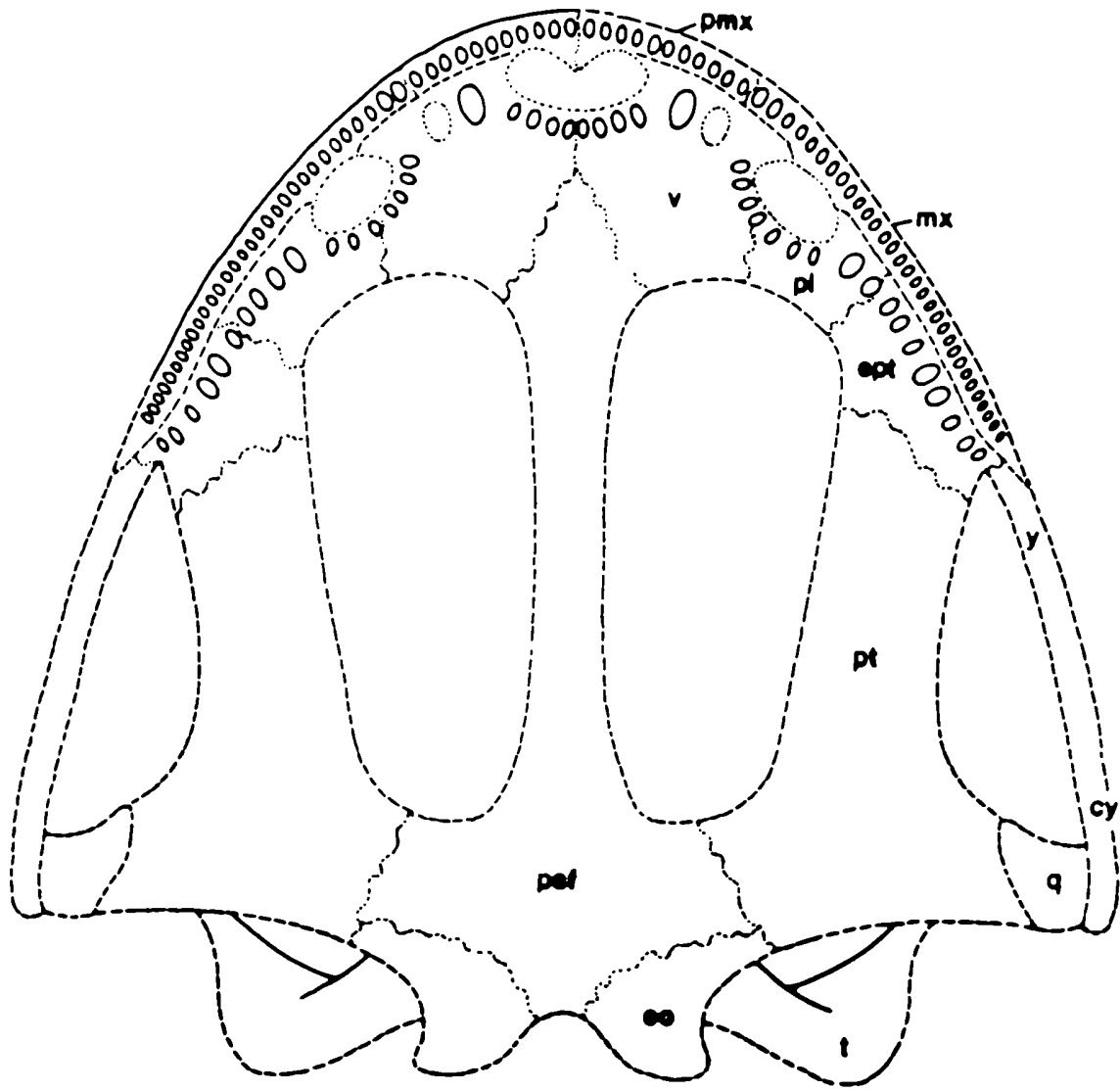


FIG. 33. Reconstrucción de la vista dorsal del cráneo del holotipo de "Chigutisaurus cacheutensis".  
Escala= 5cm.





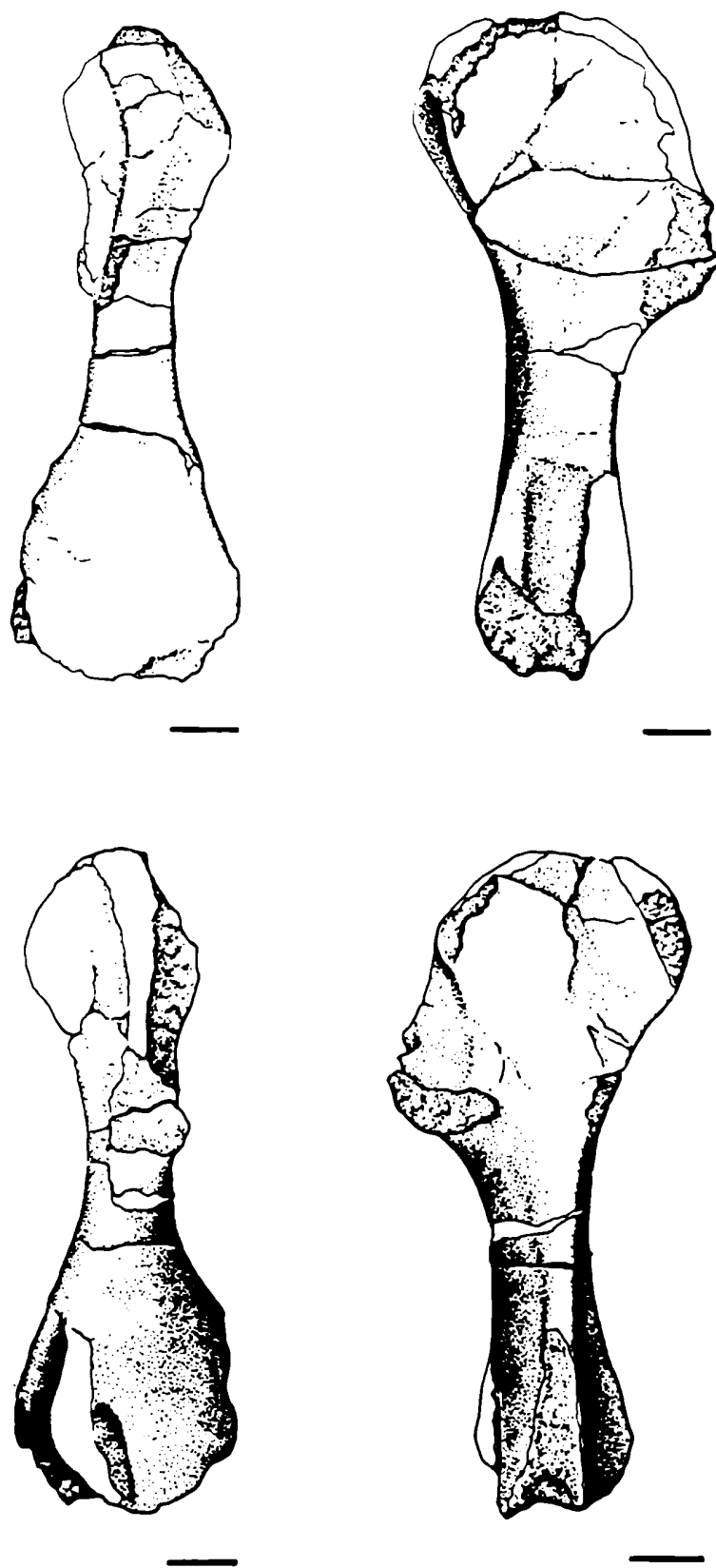


FIG. 36. Material tipo de "Chigutisaurus cacheutensis". Húmero en vistas A, dorsal; B, anterior; C, ventral y D, posterior. Escala= 2cm.

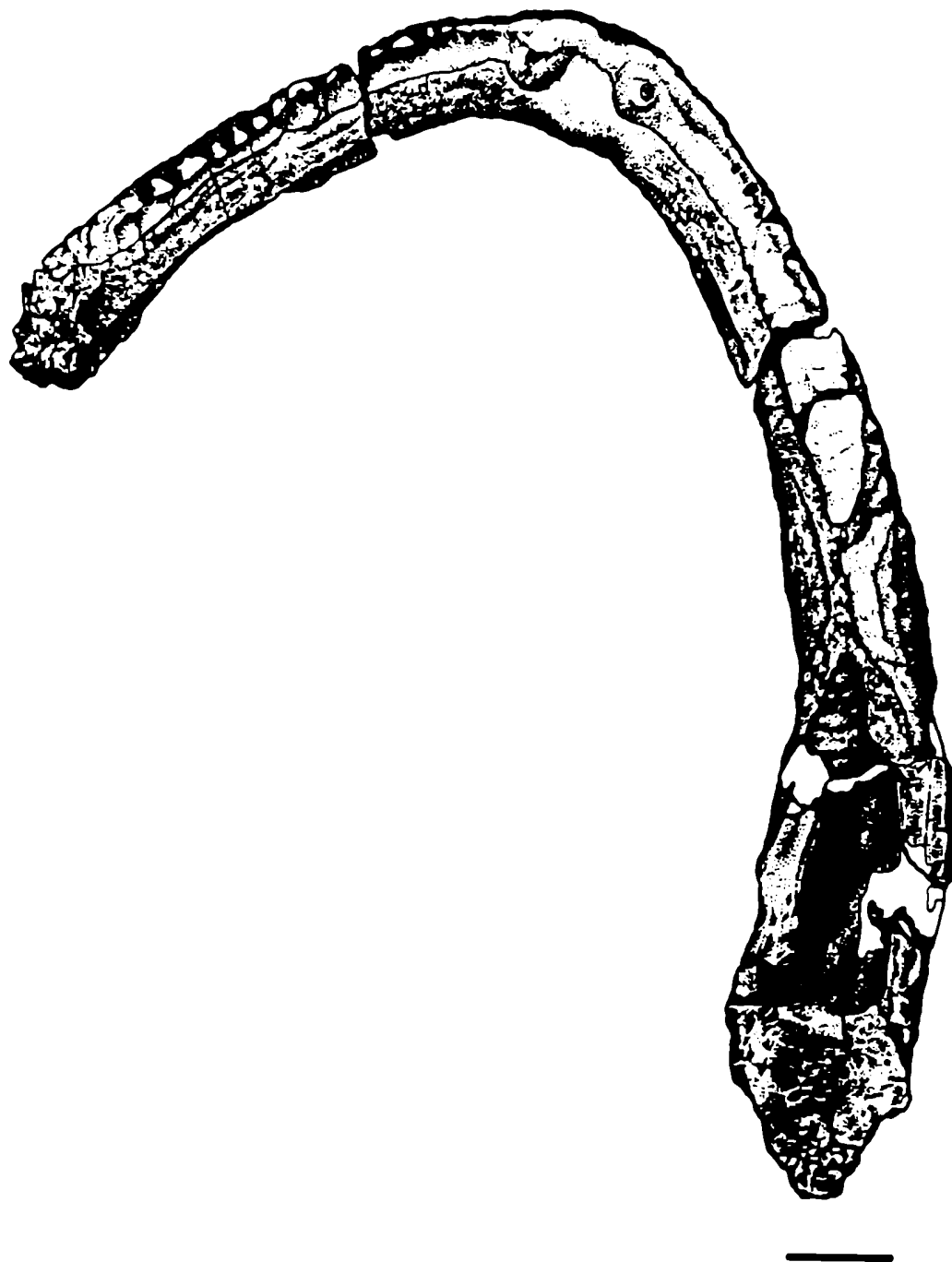


FIG. 37. Vista oclusal de la mandíbula del material paratipo de "Chigutisaurus cacheutensis" (MCNA 2968).  
Escala= 5cm.



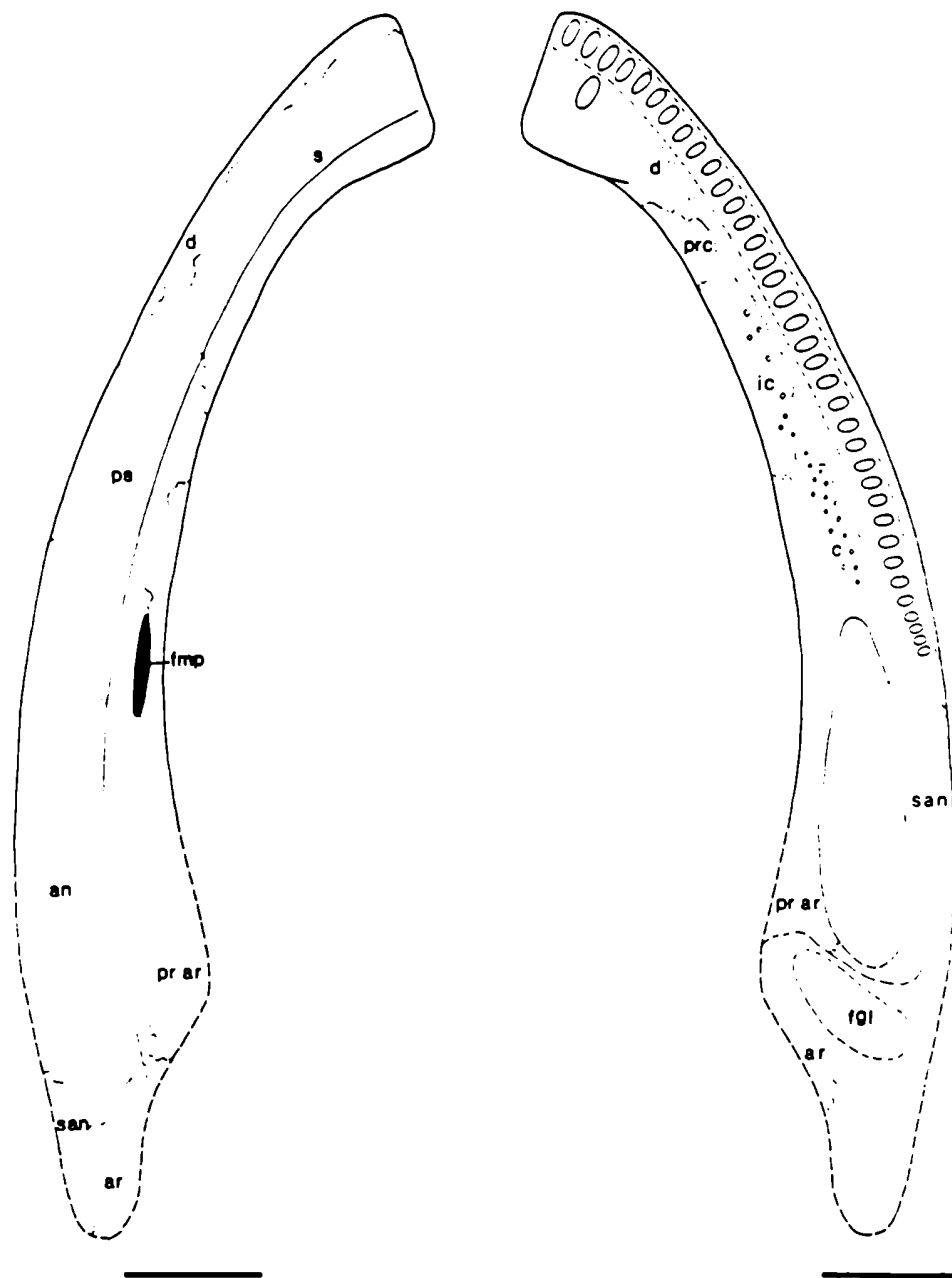
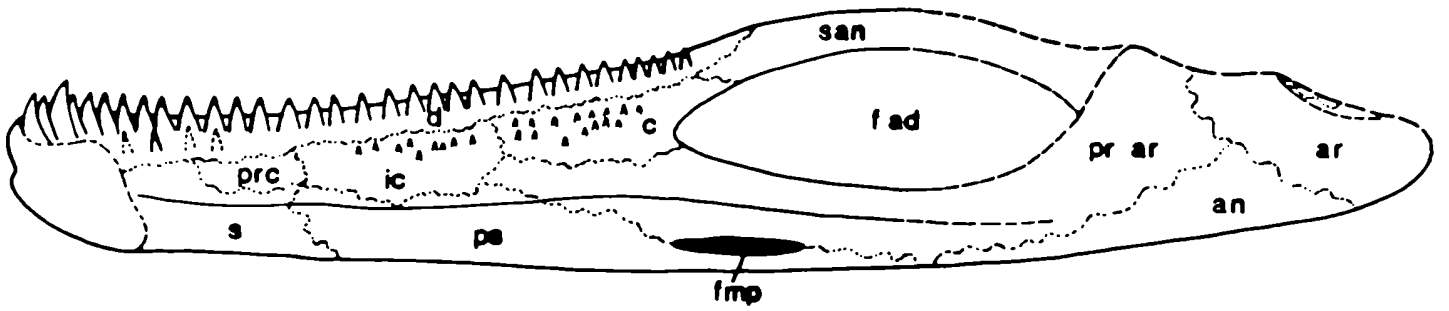
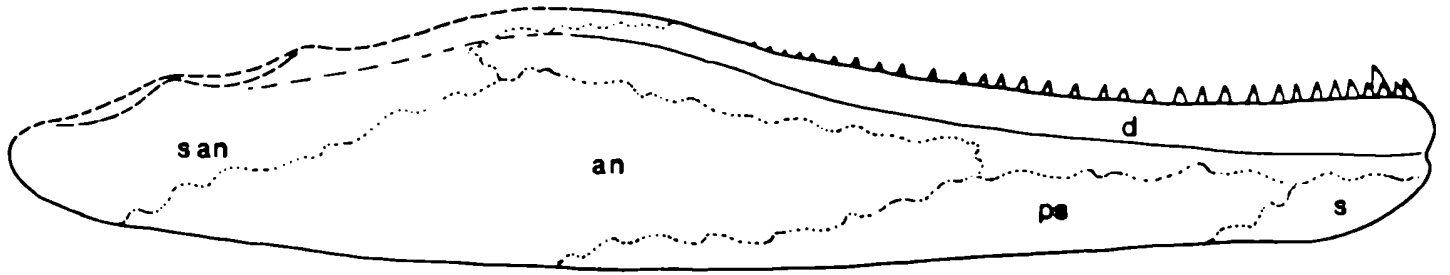


FIG. 38. Reconstrucción de las vistas ventral y oclusal de la mandíbula del material paratipo de "*Chigutisaurus cacheutensis*". Escala= 5cm.



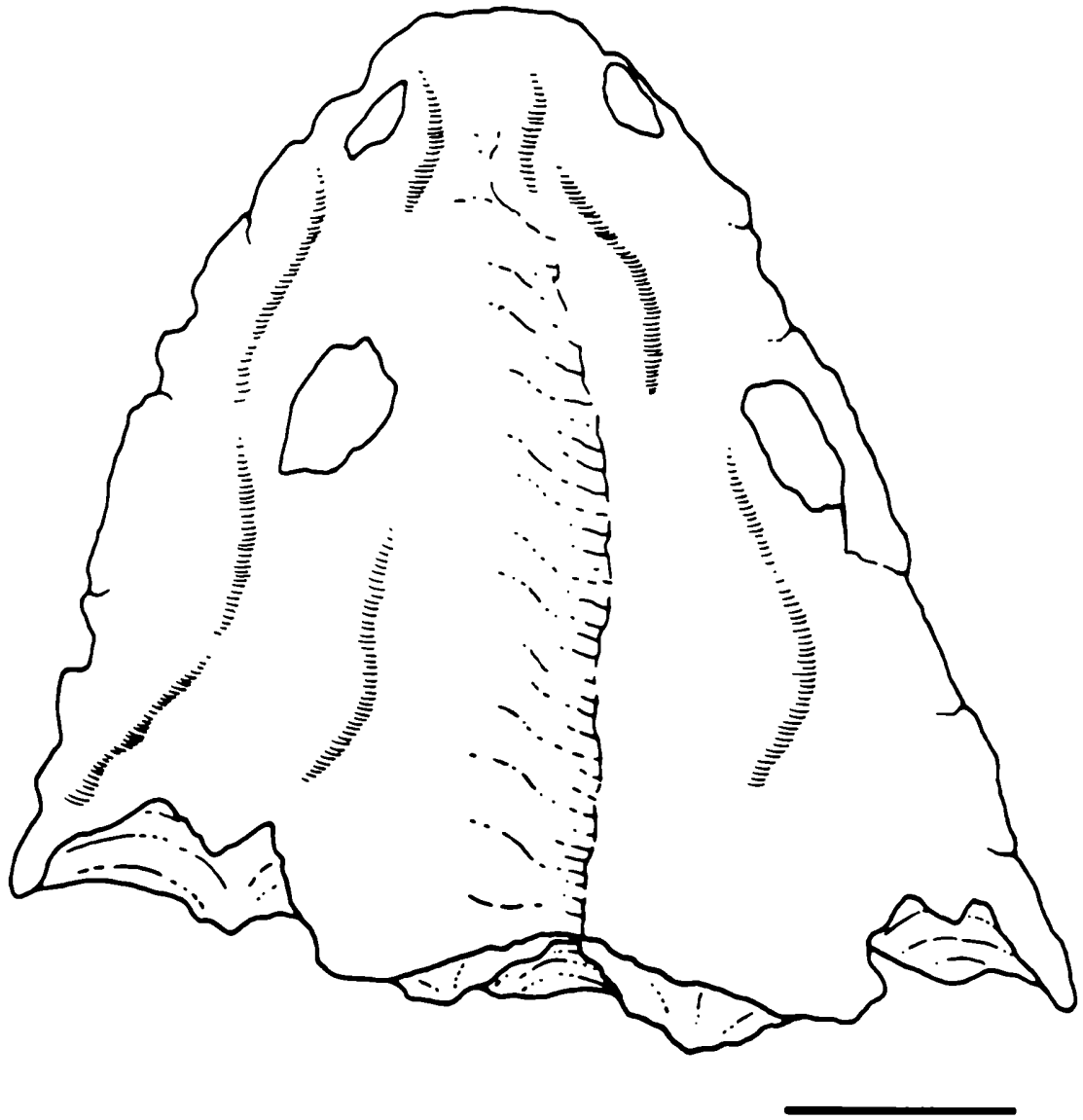


FIG. 40. Vista dorsal del holotipo de "Pelorocephalus ischigualastensis" (MCZ 4299). Escala= 5cm.

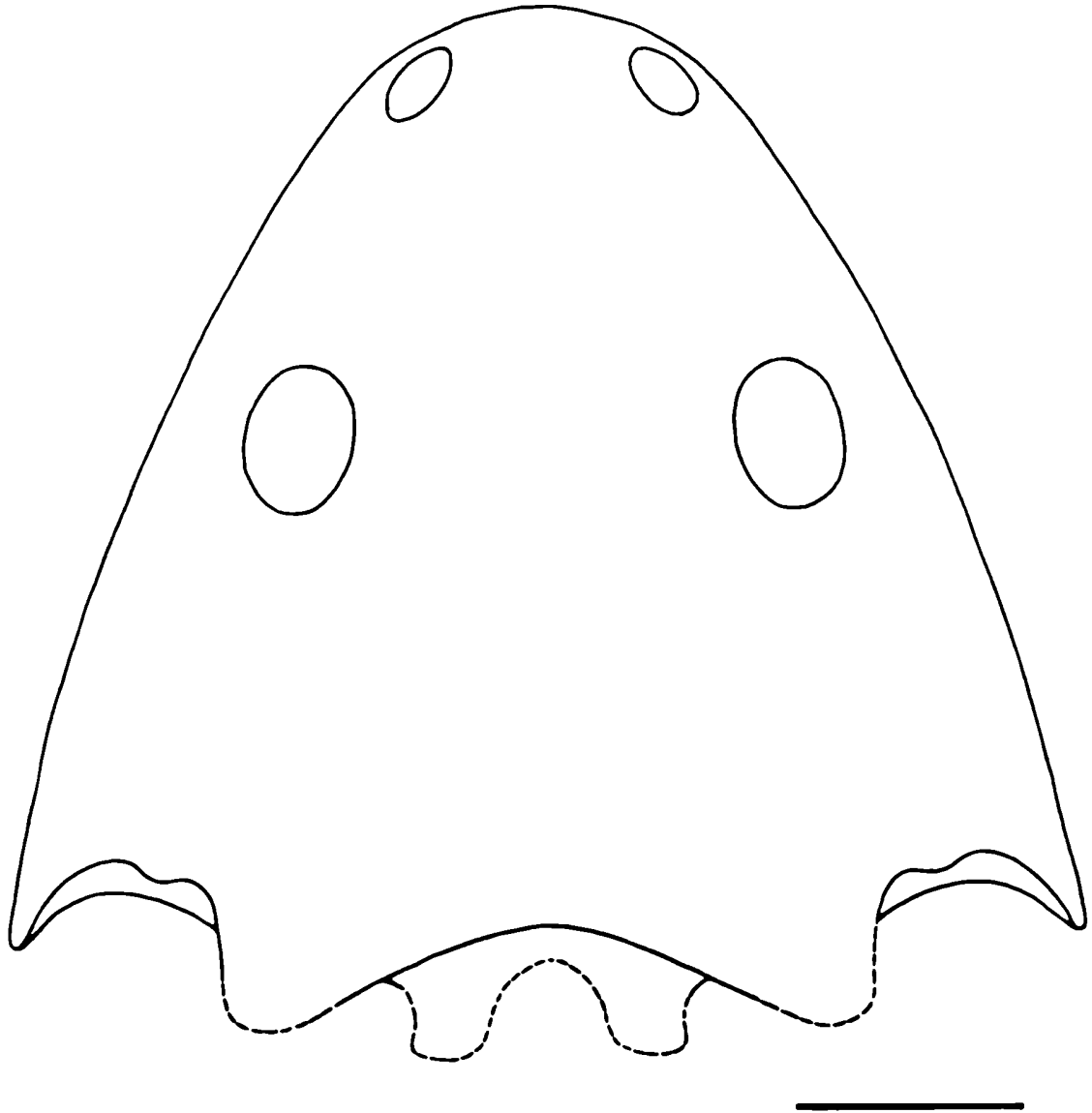


FIG. 41. Reconstrucción de la vista dorsal del holotipo de "*Pelorocephalus ischigualastensis*". Escala= 5cm.

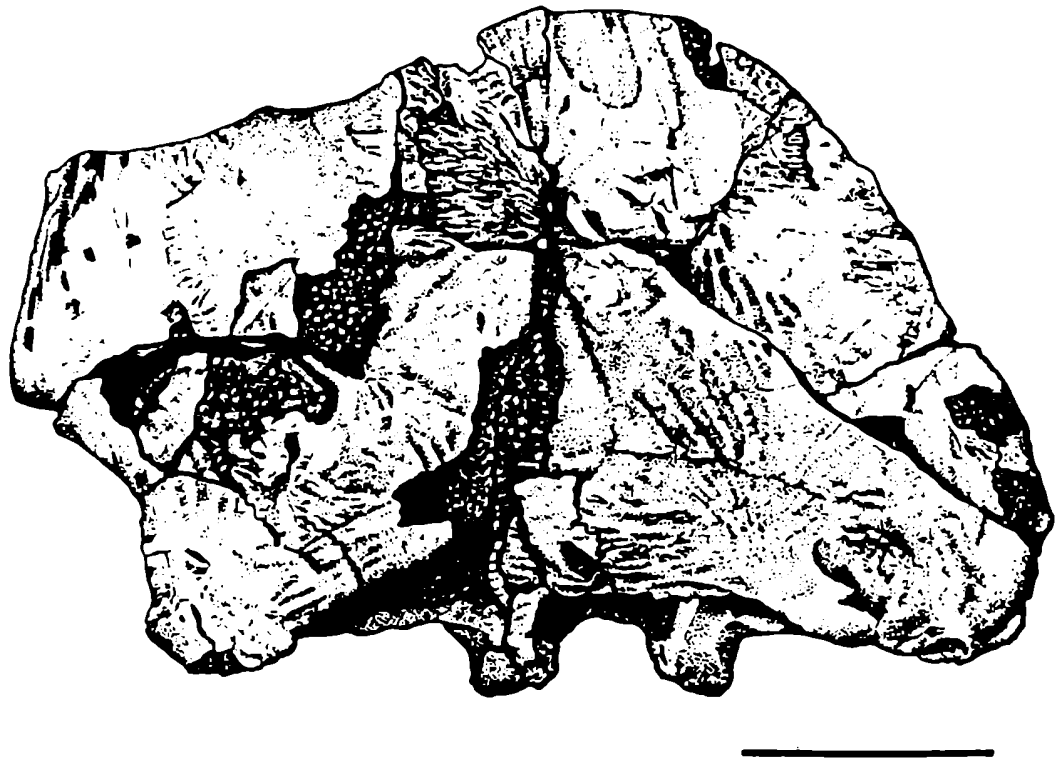


FIG. 42. Vista dorsal del cráneo del ejemplar PVL 3531. Escala= 5cm.

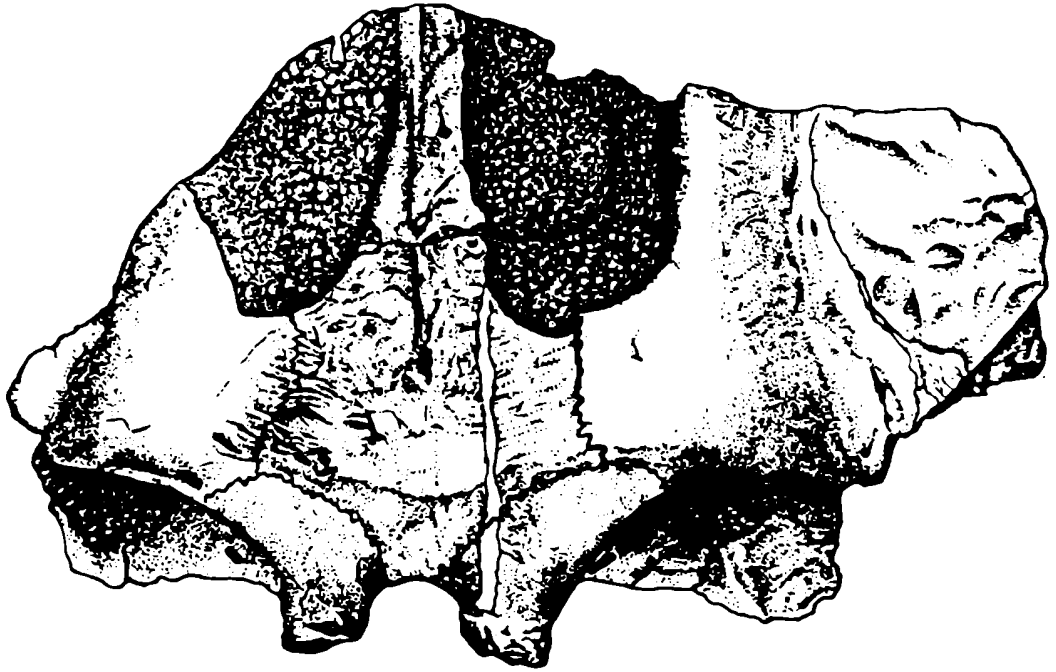


FIG. 43. Vista occipital del cráneo del ejemplar PVL 3531. Escala= 5cm.

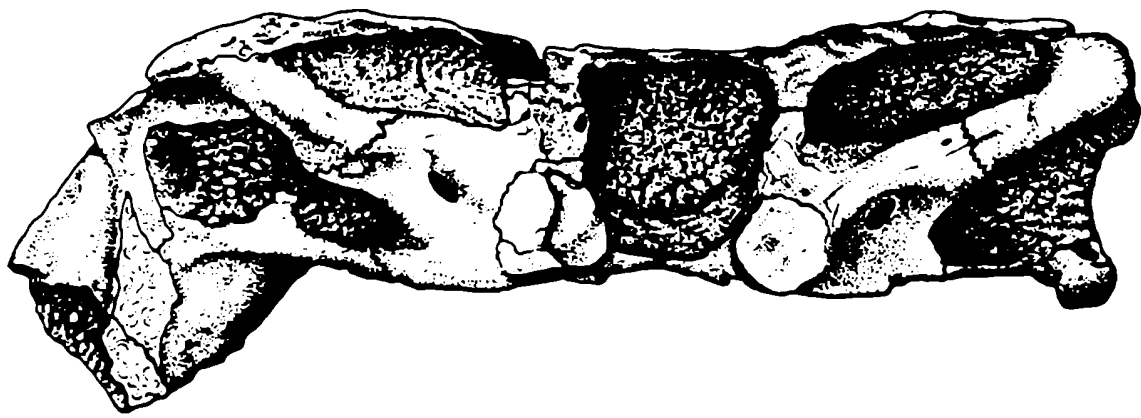


FIG. 44. Vista palatal del cráneo del ejemplar PVL 3531. Escala= 5cm.

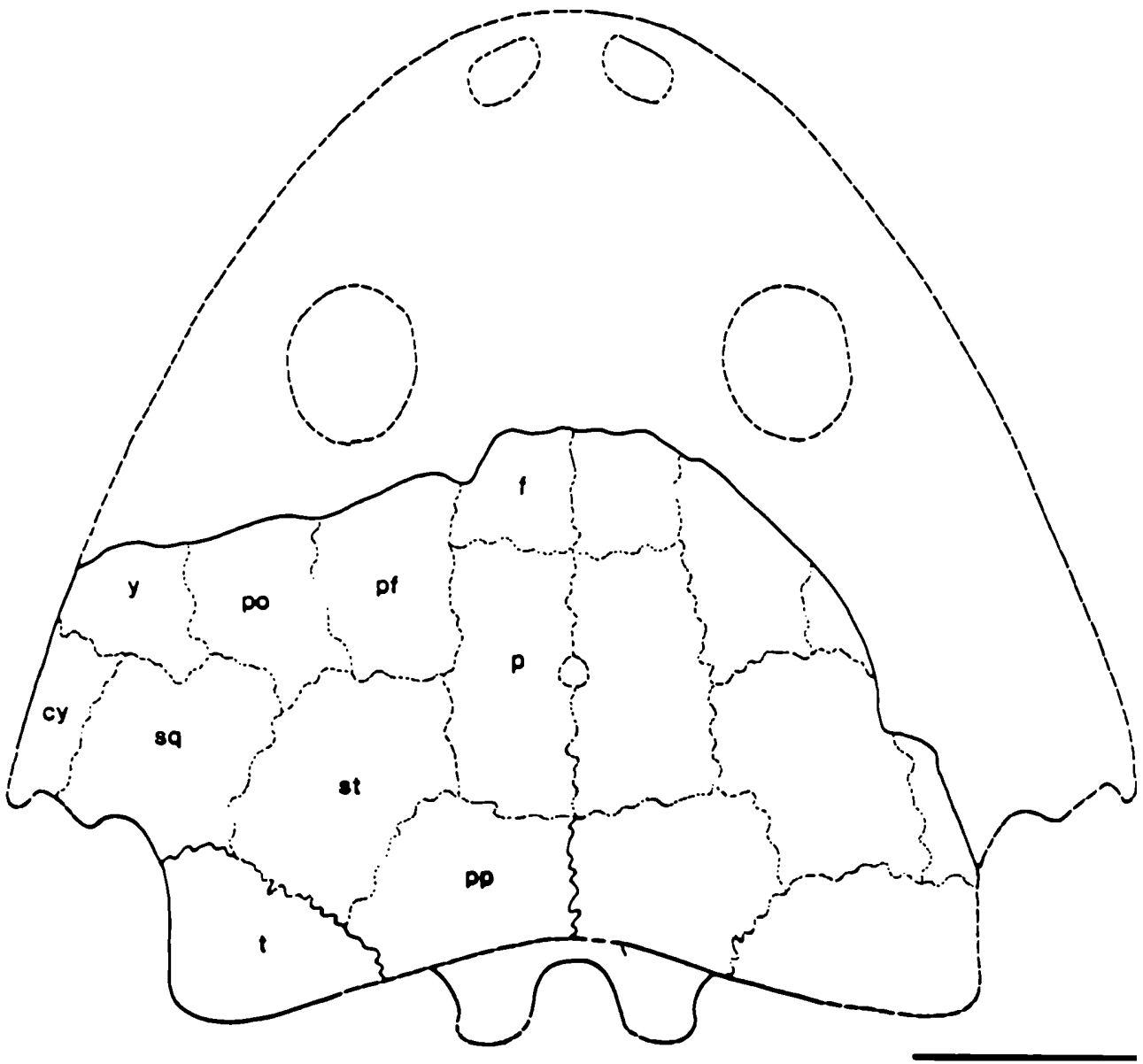
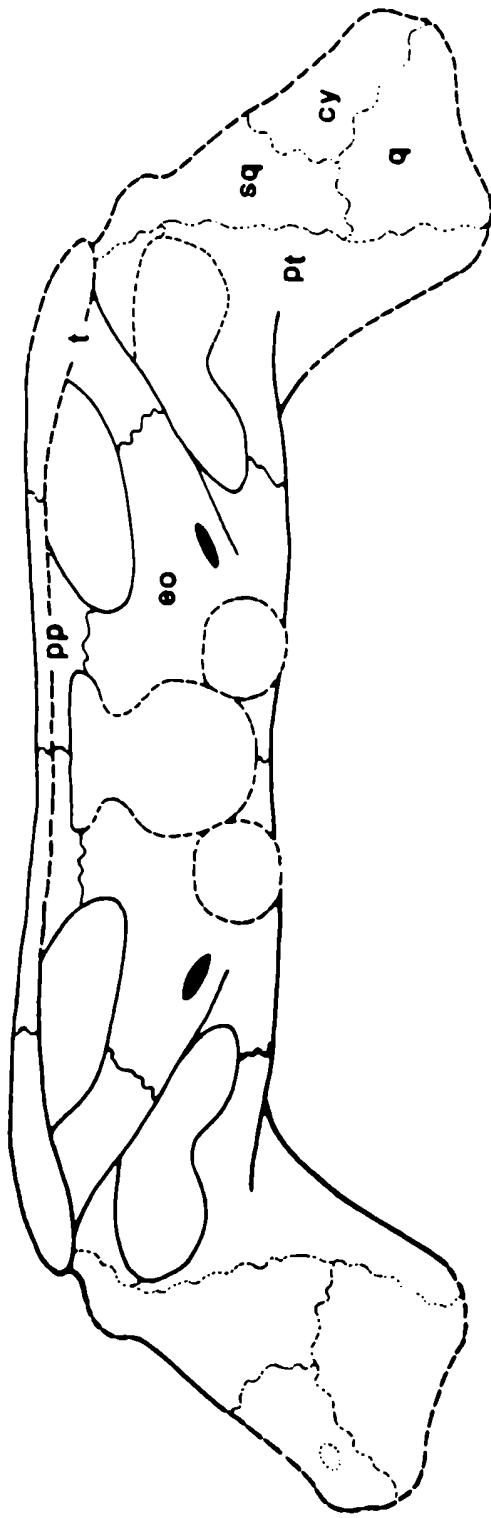


FIG. 45. Reconstrucción de la vista dorsal del cráneo del ejemplar PVL 3531. Escala= 5cm.





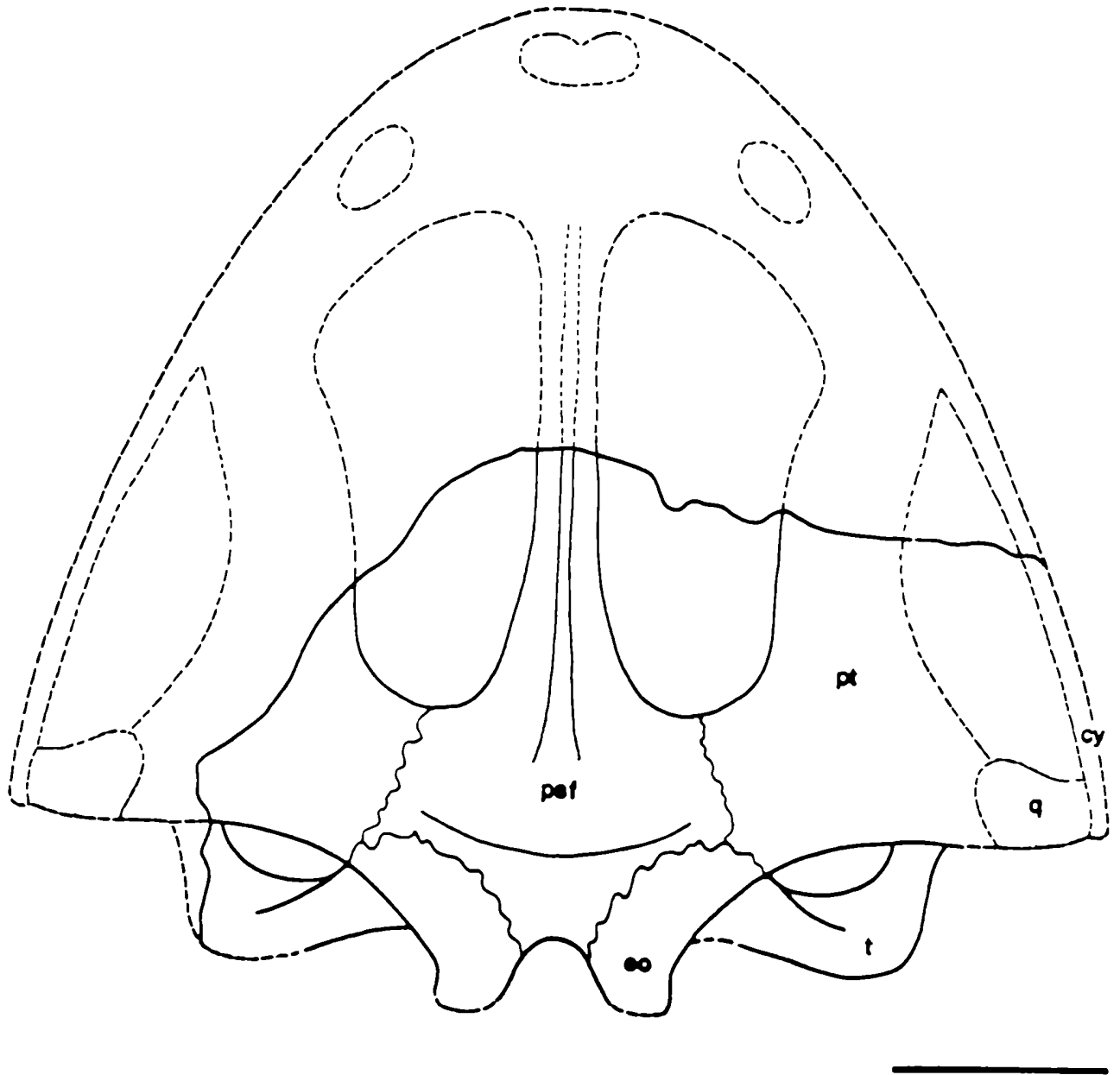


FIG. 47. Reconstrucción de la vista palatal del cráneo del ejemplar PVL 3531. Escala= 5cm.

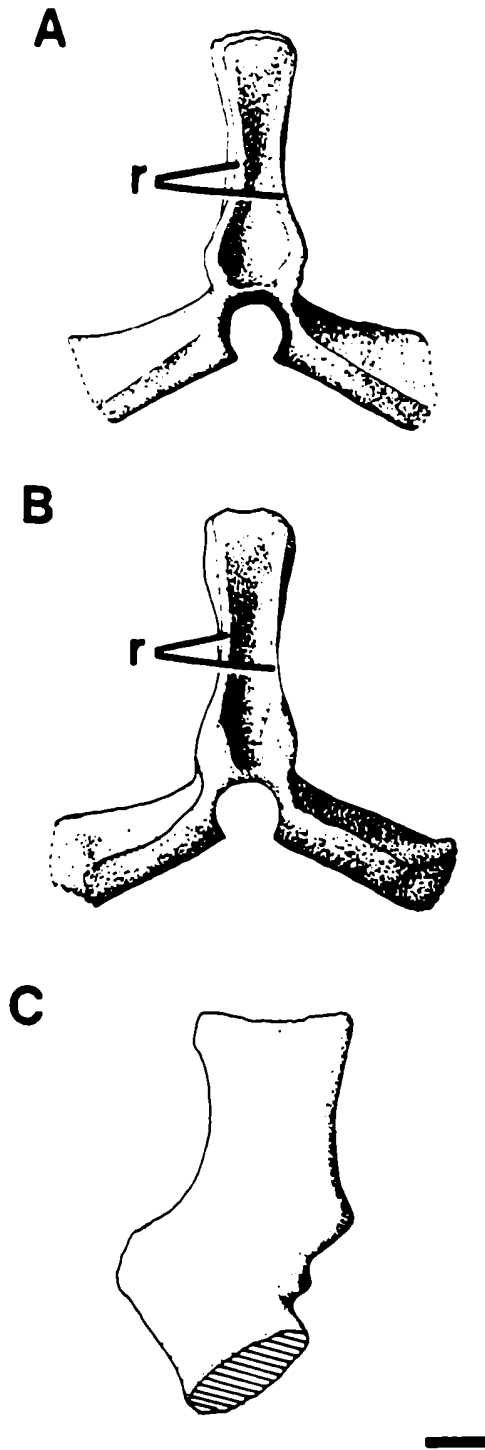


FIG. 48. PVL 3462. Arco neural presacro en vistas A, anterior; B, posterior y C, lateral. Escala= 1cm.

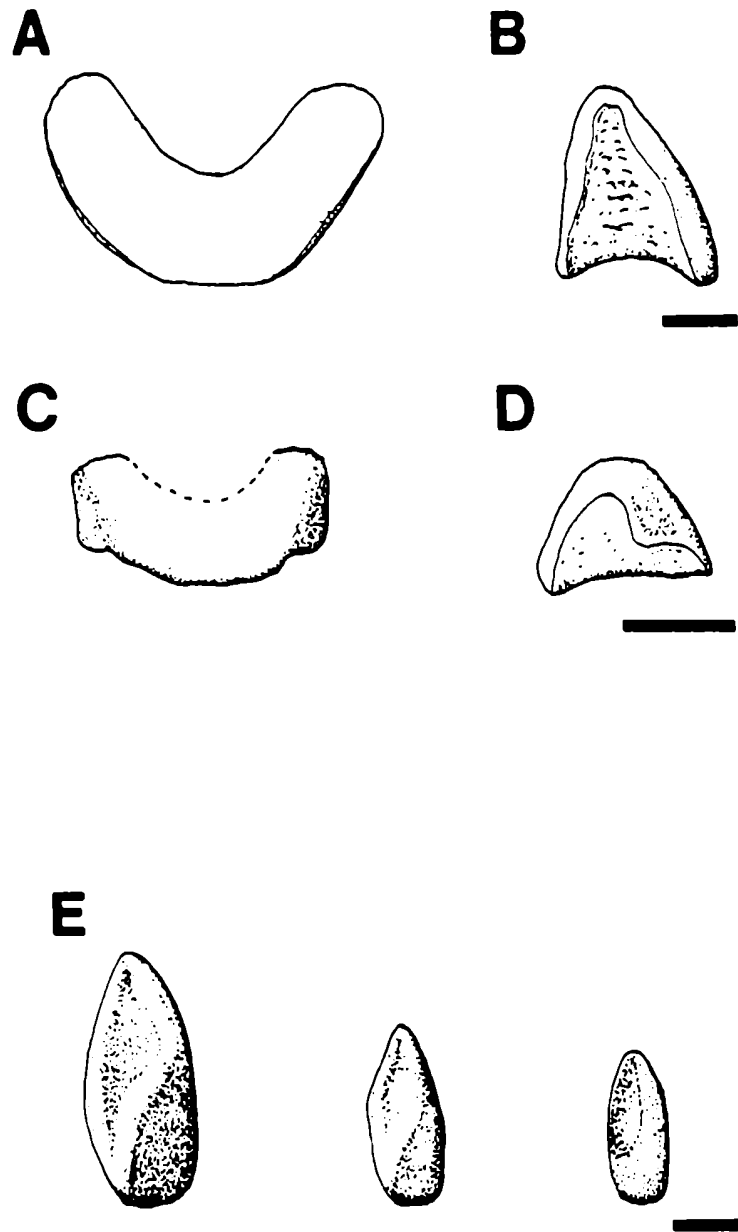


FIG. 49. PVL 3468, intercentro presacro en vistas A, anterior y B, lateral. PVL 3468, intercentro ?postsacro in vistas C, anterior y D, lateral. PVL 3462, pleurocentros en vista E, anterodorsal. Escala= 1cm.

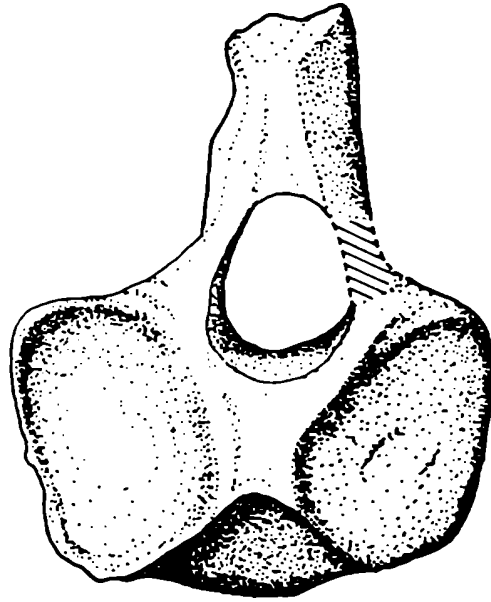


FIG. 50. PVL 3462, atlas en vista anterior. Escala= 1cm.

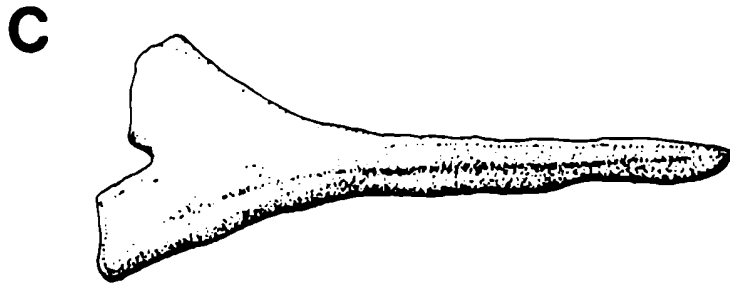


FIG. 51. A, PVL 3468, costilla presacra. B, PVL 3462 costilla sacra. C, PVL 3462, costilla postsacra. Todas en vista anterodorsal. Escala= 1cm.

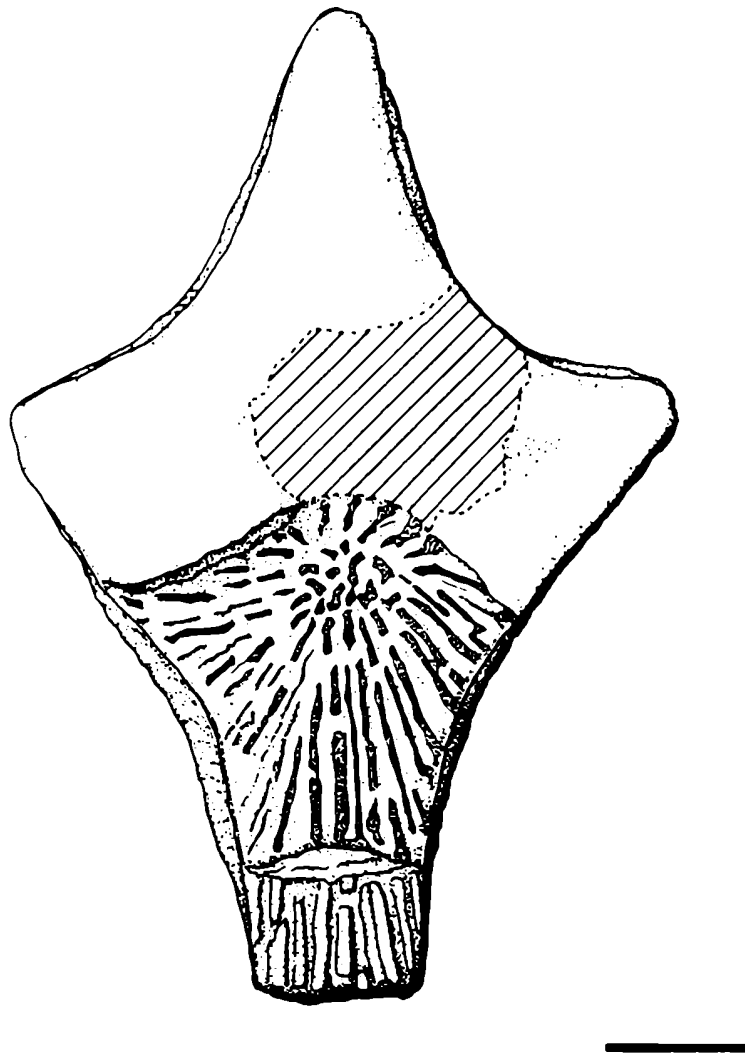


FIG. 52. PVL 3468, interclavícula en vista dorsal. Escala= 3cm.

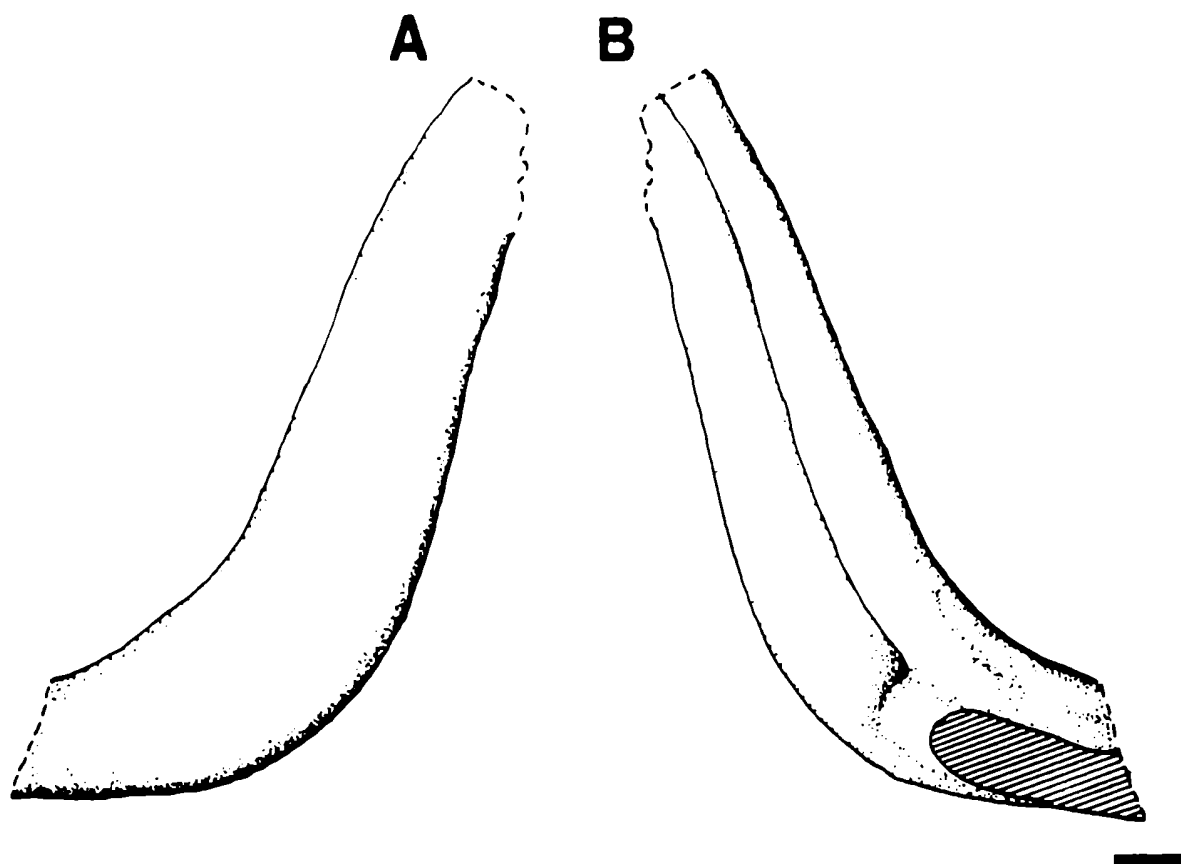
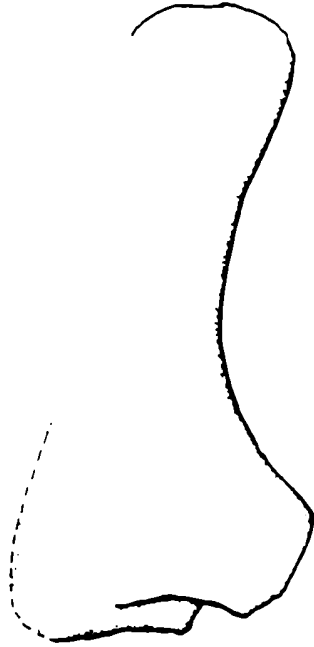


FIG. 53. PVL 3462, proceso dorsal de la clavícula izquierda en vistas A, externa y B, interna. Escala= 1cm.



**A**



**B**



FIG. 54. PVL 3462, escapulocoracoides derecho en vistas A, interna y B, posterior. Escala= 1cm.

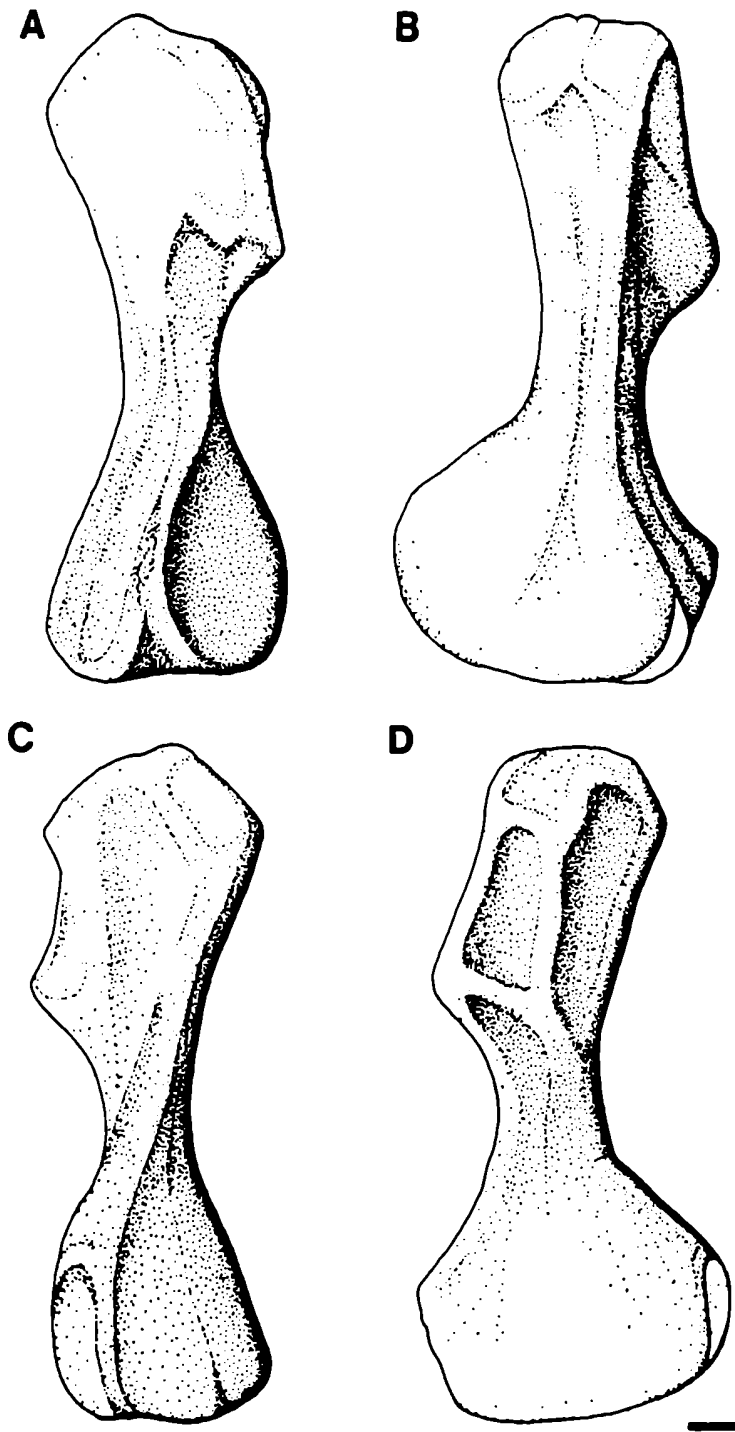


FIG. 55. PVL 3462, húmero derecho en vistas A, dorsal; B, anterior; C, ventral y D, posterior. Escala= 1cm.

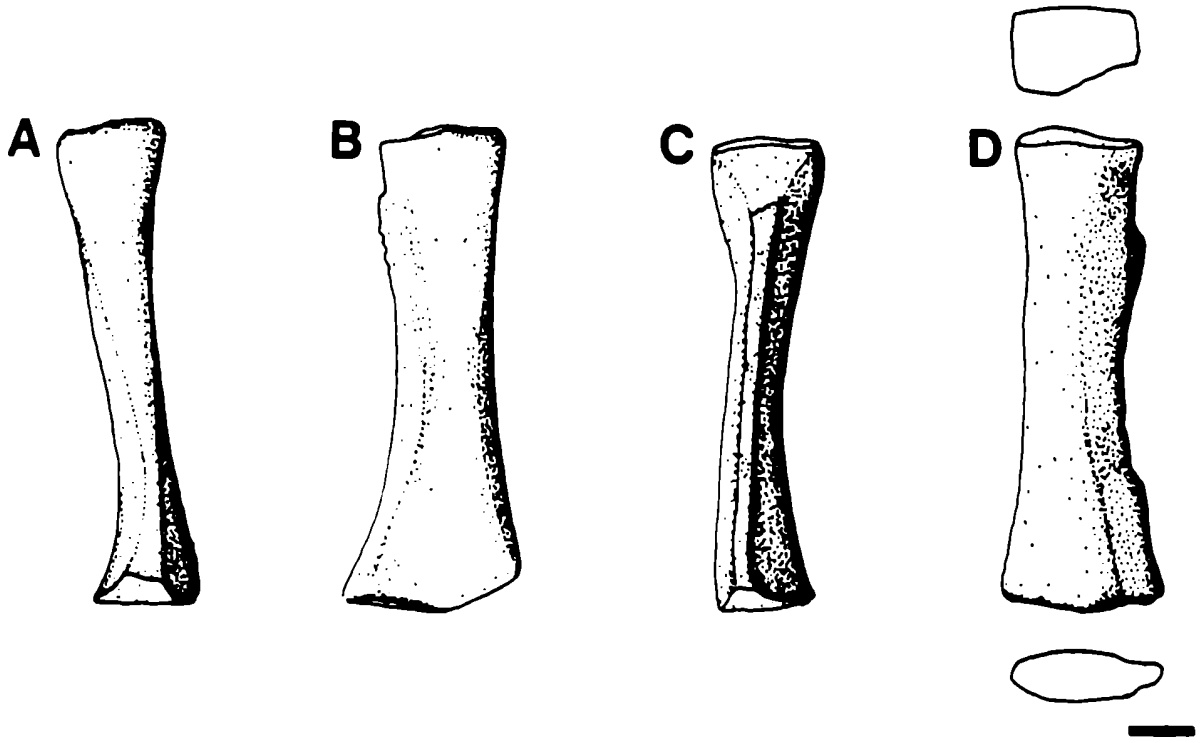


FIG. 56. PVL 3462, radio izquierdo en vistas A, dorsal; B, anterior; C, ventral y D, posterior. Escala= 1cm.

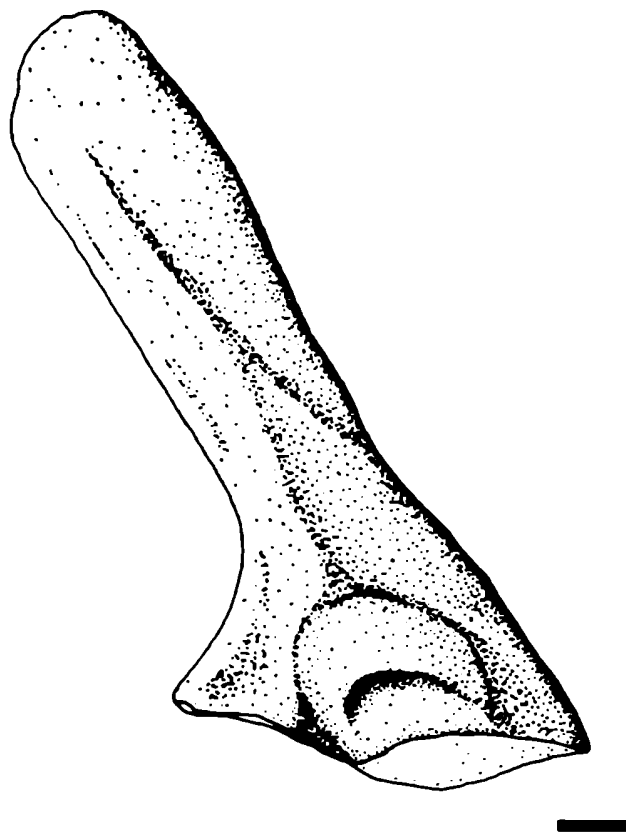


FIG. 57. PVL 3468, ilion derecho en vista externa. Escala= 1cm.

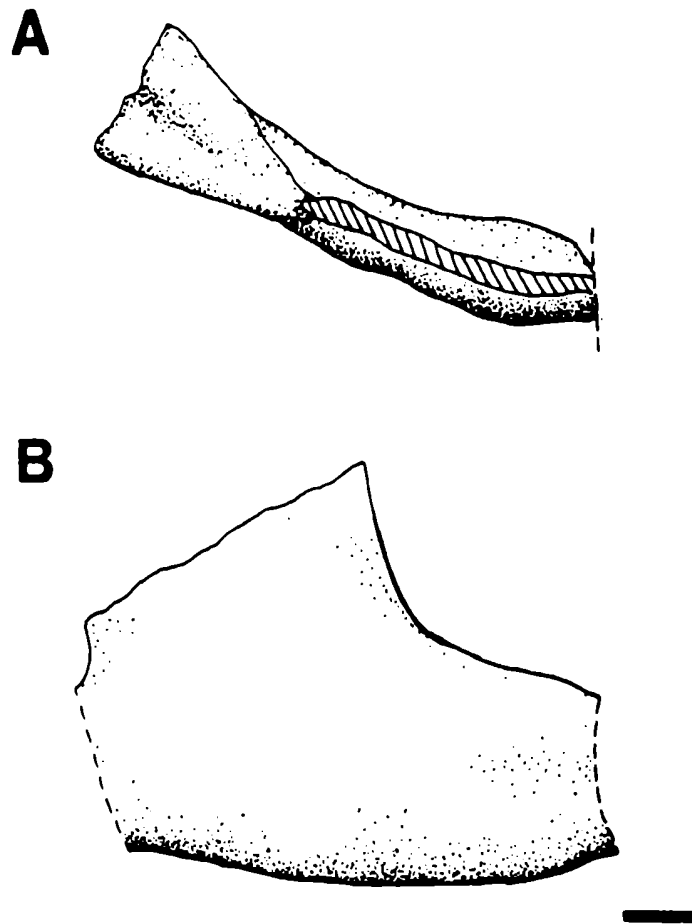


FIG. 58. PVL 3462, isquion izquierdo en vistas A, lateral y B, posterior. Escala= 1cm.

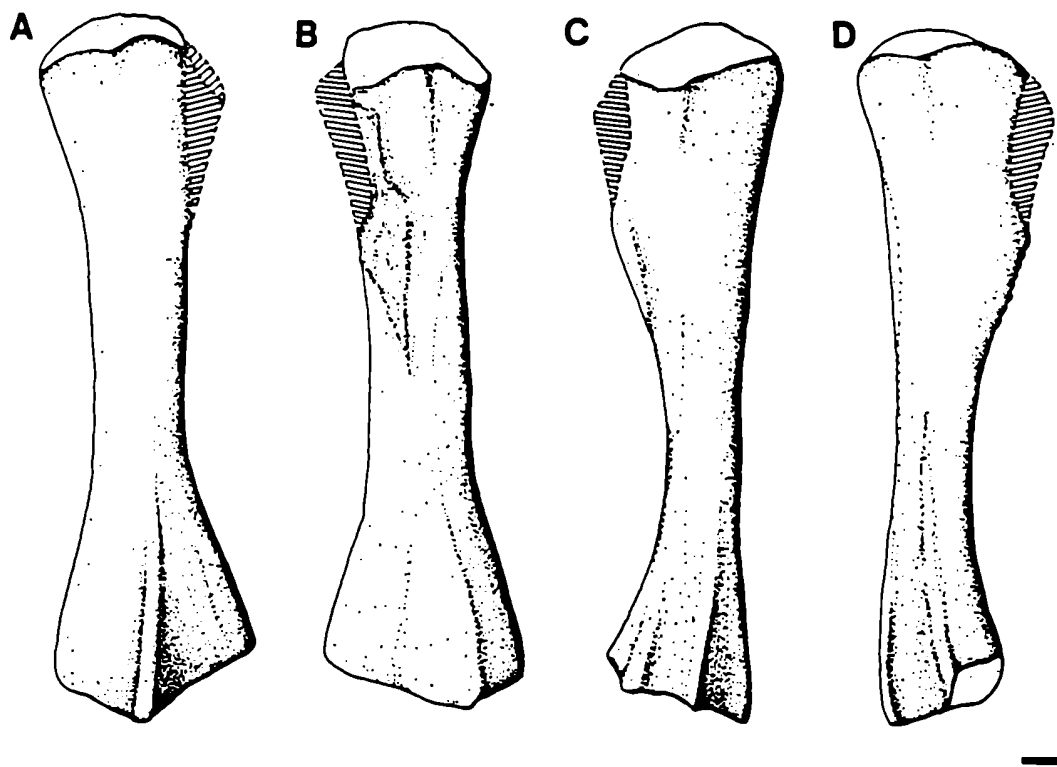


FIG. 59. PVL 3462 fémur derecho en vistas A, dorsal; B, anterior; C, ventral y D, posterior. Escala= 1cm.

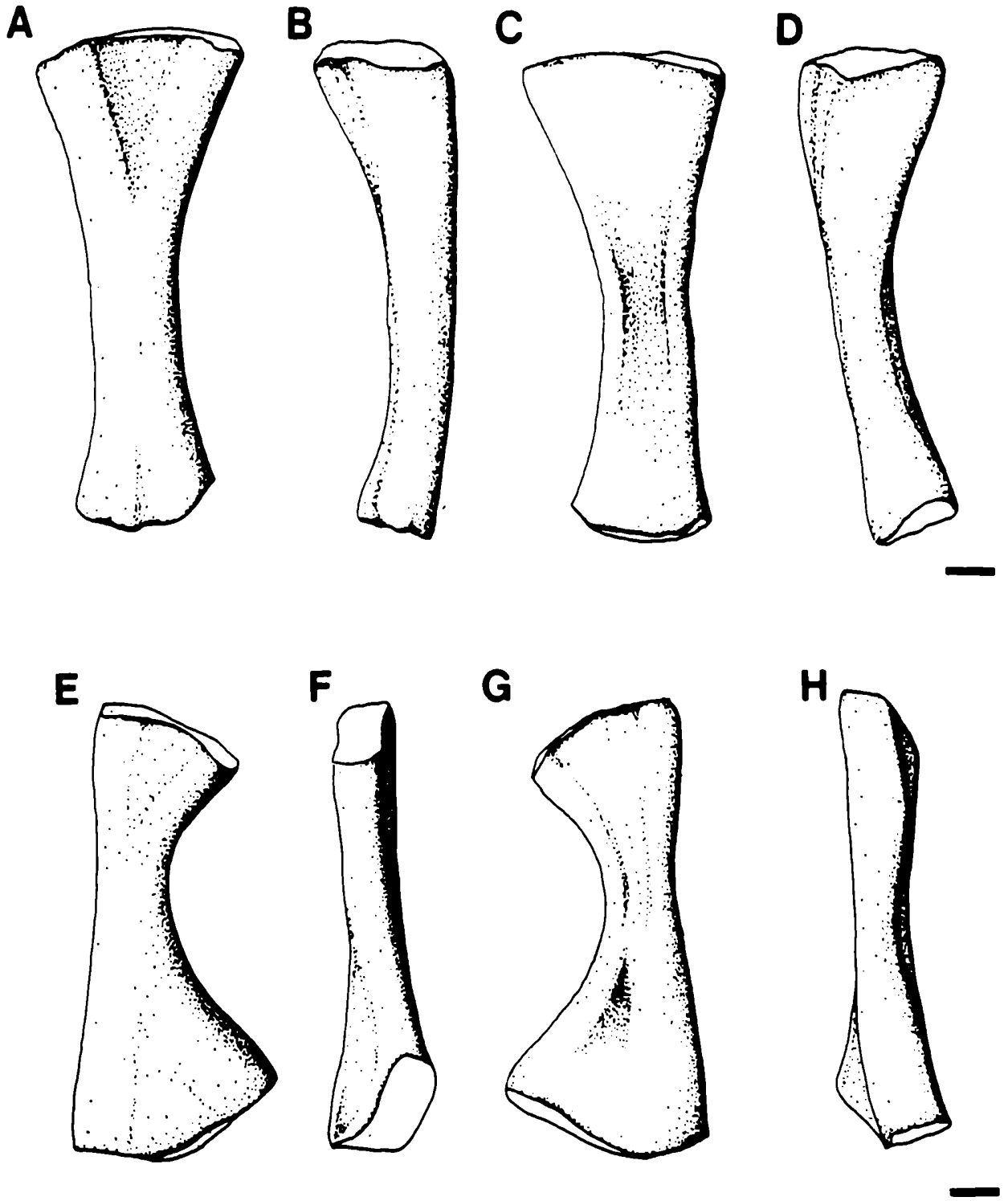


FIG. 60. PVL 3462, tibia izquierda en vistas A, dorsal; B, anterior, C, ventral y D, posterior. PVL 3462, fibula derecha en vistas E, dorsal; F, anterior; G, ventral y H, posterior. 1. Escala= 1cm.