

## **Nuevos restos postcraneanos de *Crocodylomorpha* (Archosauria, Pseudosuchia) de la Formación Los Colorados (Triásico Tardío), provincia de La Rioja, Argentina**

Claudio A. MAMANI<sup>1,2</sup>, Juan M. LEARDI<sup>2,3,4</sup> & Julia B. DESOJO<sup>2,5</sup>

<sup>1</sup>Instituto de Geología Dr. Emiliano P. Aparicio, INGENIO-CIGEOBIO, Universidad Nacional de San Juan, Av. Ignacio de la Rosa 590 (oeste), J5402DCS, San Juan, Argentina. claudioamamani.paleo@gmail.com. <sup>2</sup>Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Godoy Cruz 2290, C1425FQB, Ciudad Autónoma de Buenos Aires. <sup>3</sup>Universidad de Buenos Aires, CONICET, Instituto de Estudios Andinos “Don Pablo Groeber” (IDEAN), Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Departamento de Ciencias Geológicas, Intendente Güiraldes 2160, C1428EGBA, Ciudad Universitaria, Buenos Aires, Argentina. jmleardi@gl.fcen.uba.ar. <sup>4</sup>Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, Buenos Aires, Argentina. <sup>5</sup>División Paleontología de Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Paseo del Bosque s/n, B1900FWA, La Plata, Argentina. julideso@fcnym.unlp.edu.ar

**Resumen:** En la presente contribución abordamos el estudio de un espécimen fragmentario de *Crocodylomorpha* cuyos restos óseos proceden de la Formación Los Colorados (Triásico Tardío) de la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión, Argentina. El material (PULR-V126) se encontraba depositado en el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de La Rioja, sin ningún dato de procedencia o colector. El espécimen consiste en escasos restos postcraneanos, los cuales incluyen vértebras dorsales y caudales asociadas, extremo proximal de húmero, y extremos proximal y distal de fémur, entre otros. Se realizó el estudio detallado sobre su anatomía reconociendo una única autapomorfía: proceso transverso con una fuerte orientación dorsolateral en su vértebra dorsal media/posterior. Sin embargo, y teniendo en cuenta la naturaleza fragmentaria de PULR-V126, consideramos a esta característica como insuficiente para la creación de un nuevo taxón basados en este material. El espécimen fue incluido en una matriz filogenética de caracteres morfológicos previamente publicada, en la cual se aumentaron el muestreo de taxones (2) y de caracteres postcraneanos (1). El espécimen PULR-V126 es recuperado en varias posiciones como un crocodylomorfo no crocodyliforme en los distintos árboles igualmente parsimoniosos. La falta de preservación de caracteres informativos en PULR-V126 no permitió evaluar con mayor precisión sus relaciones de parentesco dentro del clado.

**Palabras claves:** Taxonomía, Filogenia, Mesozoico, Cuenca Ischigualasto-Villa Unión, Sudamérica.

**Abstract:** **New postcranial remains of *Crocodylomorpha* (Archosauria; Pseudosuchia) from the Los Colorados Formation (Late Triassic), La Rioja Province, Argentina.** In the present contribution we study a fragmentary specimen of *Crocodylomorpha* recovered from outcrops of the Los Colorados Formation (Late Triassic) of the Ischigualasto-Villa Unión Basin. The material (PULR-V126) was deposited in the Museo de Ciencias Naturales of the Universidad Nacional de La Rioja, without any other data of origin or collector. The specimen consists of scarce postcranial remains, which include associated dorsal and caudal vertebrae, the proximal end of the humerus, and the proximal and distal ends of the femur, among other elements. The detailed study of the anatomy of the specimen was performed and a single autapomorphy was recognized: transverse processes of its middle/posterior dorsal vertebrae have a strong dorsolateral orientation. However, given the scarce remains of PULR-V126, we consider that this trait is not enough to support the creation of a new taxon based on this material. The specimen was included in a previously published morphological phylogenetic character matrix, in which both the sampling of taxa (2) and postcranial characters (1) were increased. Specimen PULR-V126 is recovered in several positions as a non-crocodyliform crocodylomorph in the different most parsimonious trees. This is caused by the lack of preservation informative characters in PULR-V126 that precluded the evaluation of its precise phylogenetic relationships within other crocodylomorphs.

**Key words:** Taxonomy, Phylogeny, Mesozoic, Ischigualasto-Villa Unión Basin, South America.

## INTRODUCCIÓN

El período Triásico fue un momento clave en la historia de la biota sobre la Tierra, ya que la crisis de finales del período Pérmico produjo la desaparición del 95% de la diversidad marina y un 70% de la diversidad continental conocidas (Raup, 1972; Sepkoski *et al.*, 1981; Jablonski *et al.*, 2003; Chen & Benton, 2011; Joachimski *et al.*, 2012; Smith & Botha-Brink, 2014). Esta extinción masiva causó un importante recambio faunístico dado que varios integrantes de los grupos Synapsida y Parareptilia paleozoicos fueron reemplazados por los Archosauromorpha y Eucynodontia (Bakker, 1977; Benton *et al.*, 2004; Ezcurra *et al.*, 2020; Pradelli *et al.*, 2022). Con relación a los arcosaurios, no fue hasta el Triásico Medio que comenzó a surgir una fauna dominada principalmente por formas depredadoras de pequeño a mediano tamaño, como Gracilisuchidae y Erpetosuchidae, junto a formas de mayor tamaño como los Pposauroidea y Loricata basales (Drymala & Zanno, 2016; Desojo *et al.*, 2020; Ezcurra *et al.*, 2020). Para el Triásico Tardío se registraron cambios en las biotas continentales teniéndose los primeros registros de clados como Ornithosuchidae (von Baczko & Ezcurra, 2013; von Baczko *et al.*, 2020; Müller *et al.*, 2020), Aetosauria, Phytosauria, Dinosauria (Brusatte *et al.*, 2010; Langer *et al.*, 2010; Novas *et al.*, 2021) y Crocodylomorpha (Bonaparte, 1971; Irmis, 2013; Desojo & Ezcurra, 2016; Leardi *et al.*, 2020).

Los primeros crocodylomorfos se conocen de rocas de aproximadamente 230 millones de años antigüedad, durante el comienzo del Triásico Tardío (Carniano) (Irmis *et al.*, 2013; Leardi *et al.*, 2020), y el clado en la actualidad se encuentra representado únicamente por los miembros de Crocodylia (Brochu, 2003). El clado Crocodylomorpha experimentó una rápida y exitosa radiación en los principales ecosistemas terrestres del Triásico Tardío (Brusatte *et al.*, 2008; Irmis *et al.*, 2013), para luego transformarse en uno de los grupos de tetrápodos más diversos ecológicamente durante el Jurásico y Cretácico (Langston, 1973; Clark *et al.*, 1989; Wu *et al.*, 1995; Buckley *et al.*, 2000; Carvalho *et al.*, 2005; Pol & Gasparini, 2007, 2009; Sereno & Larsson, 2009; O'Connor *et al.*, 2010; Nesbitt, 2011; Pol & Leardi, 2015). Los Crocodylomorpha más basales eran formas de pequeño a mediano tamaño (0,5 a 3 m), tenían una postura erguida (miembros gráciles posicionados por debajo del cuerpo) y una dieta carnívora (e.g., Irmis *et al.*, 2013).

Un conjunto de características no ambiguas distinguen a los Crocodylomorpha de otros grupos de Pseudosuchia, entre las que podemos destacar: ausencia de huesos postfrontales, fenestra posttemporal pequeña o ausente (Benton & Clark, 1988; Nesbitt, 2011), cuadrado contactando al proótico (Clark, 1986; Walker, 1990), huesos de la caja craneana extensamente neumatizados (Walker, 1990; Clark *et al.*, 2004), escamoso proyectado cubriendo lateralmente la mayor parte de la región del oído (Clark, 1986; Clark & Sues, 2002), y carpales proximales (radial y ulnar) alargados (Clark, 1986; Benton & Clark, 1988; Parrish, 1993; Nesbitt, 2011; Leardi *et al.*, 2017).

En el presente artículo se describen y comparan nuevos materiales postcraneos asignados a Crocodylomorpha procedentes de la Formación Los Colorados, para evaluar sus relaciones de parentesco y discutir su afinidad taxonómica.

**Abreviaciones institucionales.** PULR-V, Paleontología, Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de La Rioja, La Rioja, Argentina; PVL, Paleontología de Vertebrados, Instituto Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán, Argentina; IVPP V, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Beijing, República Popular China.

## MARCO GEOLÓGICO

La Cuenca Ischigualasto-Villa Unión es una depresión alongada que se localiza geográficamente en el noroeste argentino, al noreste de la provincia de San Juan y al suroeste de la provincia de La Rioja (Romer & Jensen, 1966; Stipanovic & Bonaparte, 1972, 1979). Esta cuenca se caracteriza por ser una cuenca de rift vinculada a movimientos tectónicos de gran magnitud que se desarrollaron durante el Mesozoico temprano (Uliana & Biddle, 1988; Ramos & Kay, 1991; López-Gamundí *et al.*, 1994). Es una cuenca de depósitos exclusivamente continentales y con una potencia mayor a los 3.000 metros. Dentro de esta cuenca distintas unidades continentales se destacan por su contenido fosilífero, entre las más importantes se encuentran las formaciones Tarjados (Triásico Medio; Rogers *et al.*, 2001; Mancuso & Caselli, 2012), Chañares (Ladiniano-Carniano; Marsicano *et al.*, 2016; Ezcurra *et al.*, 2017), Los Rastros (Carniano; Mancuso *et al.*, 2014), Ischigualasto (Carniano-Noriano; Martínez *et al.*, 2011; Desojo *et al.*, 2020) y Los Colorados (Noriano medio; Kent *et al.*, 2014). Los afloramientos más relevantes, por su extensión y potencia, son aquellos que se localizan en

el Parque Provincial Ischigualasto (Provincia de San Juan) y el Parque Nacional Talampaya (Provincia de La Rioja) (Fig. 1).

La Formación Los Colorados es una unidad geológica ubicada por encima de la Formación Ischigualasto, llegando a ser el tope de toda la secuencia estratigráfica mesozoica de la cuenca. Su potencia varía de 600 m a 750 m (Bracco *et al.*, 1996; Bossi, 1970; Caselli *et al.*, 2001). El paleoambiente inferido corresponde a sistemas fluviales medianamente sinuosos con depósitos de planicies aluviales (Caselli *et al.*, 2001). Estudios magnetocronológicos estiman una antigüedad aproximada de entre 227 y 213 Ma, indicando una edad noriana, correspondiente al Triásico Tardío (Kent *et al.*, 2014).

El contenido fosilífero registrado para la Formación Los Colorados proviene principalmente de dos localidades, una de ellas es Quebrada de Los Jachalleros donde fue descubierto el dicinodonte *Jachaleria colorata*. El otro nivel fosilífero se localiza en la sección superior de la unidad, siendo conocida esta localidad como La Esquina (Bonaparte, 1969, 1971, 1973; Arcucci *et al.*, 2004). De esta localidad se ha recuperado una fauna heterogénea y muy diversa dominada por distintos grupos de arcosaurios, como algunos taxones del clado Dinosauria (*Riojasaurus incertus*, *Coloradisaurus brevis*, *Lessemisaurus sauropoides*, *Zupaysaurus rougieri*) junto a varios otros taxones del clado Pseudosuchia (*Fasolasuchus tenax*, *Riojasuchus tenuisceps*, *Neoaetosauroides engaeus*) (Arcucci *et al.*, 2004; Abdala & Bertelli, 2017). También se registran, en menor abundancia, representantes de otros grupos de amniotas como el Cynodontia (Synapsida) *Chaliminia musteloides* y el Testudinata *Palaeochersis talampayensis* (Martinelli & Rougier 2007; Sterli *et al.*, 2007). Dentro del clado *Crocodylomorpha*, tres taxones, *Hemiprotosuchus leali*, *Pseudhesperosuchus jachaleri* y *Coloradisuchus abelini*, marcan la temprana diversificación del clado (Leardi *et al.*, 2020).

Los materiales que componen el espécimen PULR-V126 provienen de la Formación Los Colorados según datos obtenidos del repositorio oficial del Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de La Rioja (PULR). Sin embargo, se desconoce con exactitud el nivel del cual fueron exhumados ya que el material fue encontrado en la colección por uno de los autores (JBD) en el año 2010, sin otro dato de su procedencia como tampoco de colector responsable.

## MATERIAL Y MÉTODOS

La preparación mecánica de PULR-V126 comenzó en el Instituto CRILAR (Centro Regional de Investigaciones Científicas y Transferencia Tecnológica, Anillaco, La Rioja) a cargo del Técnico Sergio de la Vega, para luego finalizar en el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (Ciudad Autónoma de Buenos Aires).

Para la ubicación relativa y descripción de las vértebras se siguió la terminología osteológica propuesta por Mook (1921), Romer (1956) y Hoffstetter & Gasc (1969). La terminología de las láminas vertebrales es tomada de la propuesta por Wilson (1999, 2012). Para la inferencia de la musculatura en los miembros posteriores se siguió la nomenclatura aplicada por Romer (1923), Hutchinson (2001a, 2001b) y Carrano & Hutchinson (2002), cuando esta fuese posible. En este estudio se siguió la orientación sugerida por Pol (2005), en donde los huesos de los miembros se orientan como si estuviesen en posición vertical.

Con el objetivo de contrastar con taxones ya conocidos del Triásico Tardío de la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión se hizo hincapié en aquellas especies que poseen un postcráneo preservado. Las especies a las cuales se hace referencia son las siguientes: *Triolestes romeri*, *Pseudhesperosuchus jachaleri*, *Hemiprotosuchus leali* y *Coloradisuchus abelini*. El principal énfasis comparativo será enfocado con los tres últimos taxones mencionados anteriormente, ya que provienen de la misma unidad formacional y/o estratigráfica. Finalmente, PULR-V126 ha sido también comparado con algunos otros taxones por fuera de *Crocodylomorpha*, pero solo con formas triásicas (o coetáneas) cercanamente relacionadas al origen de este clado.

Las relaciones de parentesco del espécimen PULR-V126 fueron evaluadas mediante un análisis filogenético utilizando máxima parsimonia como criterio de optimalidad. Para el mismo se utilizó la matriz de caracteres morfológicos de Leardi *et al.* (2017), que es una versión modificada de la publicada por Pol *et al.* (2013). La elección de esta matriz se debe por ser la más inclusiva, ya que comprende a la mayoría de los *Crocodylomorpha* no *Crocodyliformes* pero además se complementa con un buen muestreo de *Crocodyliformes* basales y *Mesoeucrocodylia*. La matriz original, que incluye 39 terminales y 138 caracteres, fue modificada agregando al espécimen PULR-V126 y a *Coloradisuchus abe-*

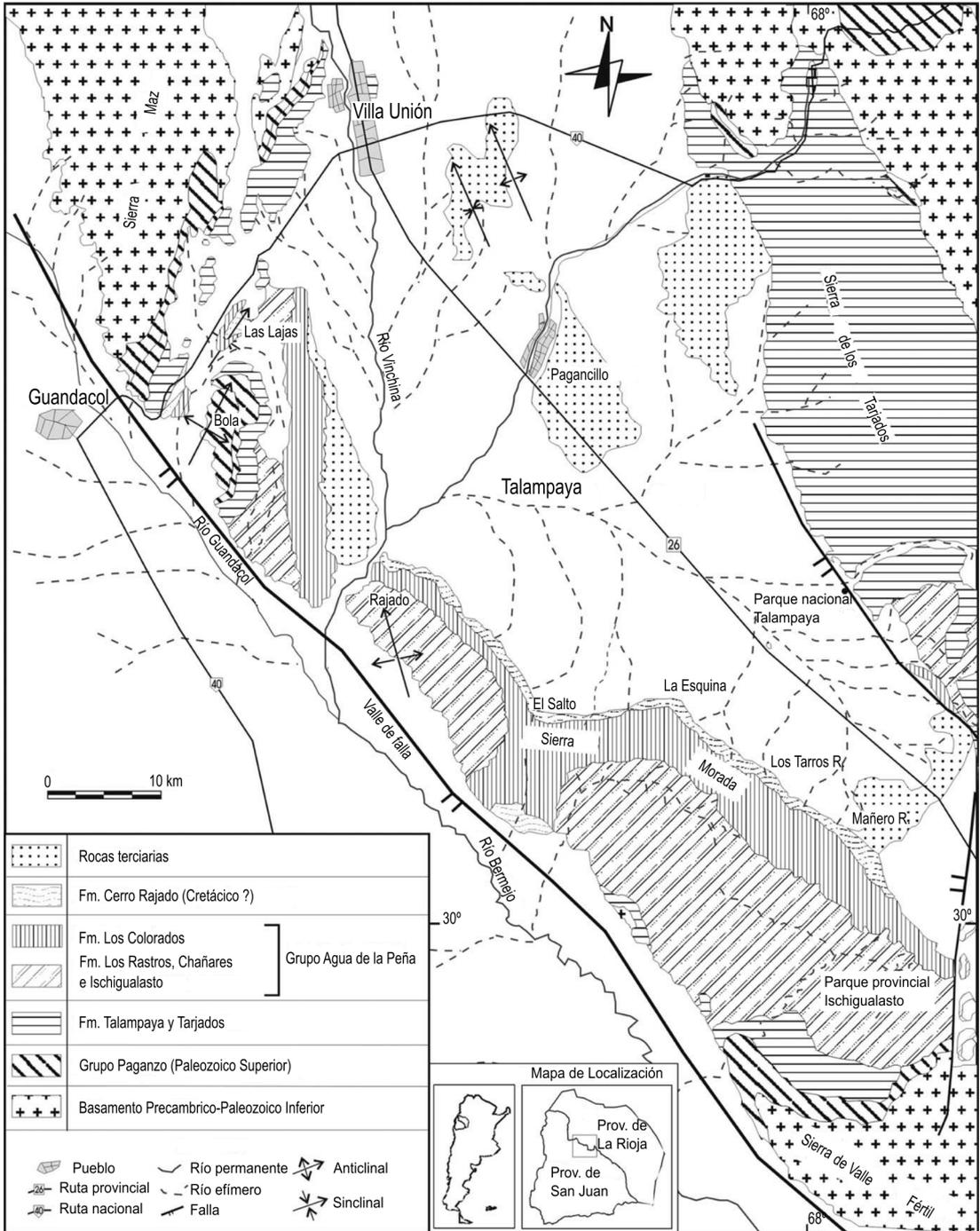


Fig. 1. Mapa geológico de la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión. Tomado de Arcucci et al. (2004).

*lini*, también procedente de la Formación Los Colorados (Martínez *et al.*, 2018). La inclusión del nuevo Protosuchidae radica no solo en el hecho de que aportaría nueva información al clado

Crocodylomorpha sino que además proviene de la misma unidad geológica por lo que no se descarta la posibilidad de algún grado de afinidad taxonómica o filogenética con PULR-V126. También se

agregó un nuevo carácter postcraneano tomado de Nesbitt (2011), el cual describe la conexión de la cabeza humeral con la cresta deltopectoral. De esta manera la matriz resultante presenta 41 terminales y 139 caracteres. Además, se modificó un carácter que ya estaba incluido en la matriz original (Carácter 94, ver Análisis Filogenético). Del total de caracteres morfológicos, 15 son considerados ordenados (caracteres 16, 20, 22, 23, 31, 46, 59, 60, 63, 64, 67, 74, 77, 82, 83 y 87) de acuerdo con Leardi *et al.* (2017). PVL 3889 fue desactivado antes de las búsquedas y *Gracilisuchus stipanicorum* fue utilizado para enraizar los árboles (ver Resultados). La lista de caracteres de la matriz filogenética se encuentra en el Apéndice y la matriz filogenética se encuentra depositada en Zenodo (<https://zenodo.org/record/6282147#.Yhj0ypavFPY>).

La matriz fue editada con el programa Mesquite 3.51 (Maddison & Maddison, 2018) y posteriormente analizada con el programa TNT versión 1.5 (Goloboff *et al.*, 2003, 2008; Goloboff & Catalano, 2016). Se realizó una búsqueda heurística tradicional bajo pesos iguales de 1000 réplicas utilizando secuencias de adición al azar (RAS, *random addition sequences*) seguida de una serie de reordenamientos mediante el uso del algoritmo TBR (*tree bisection reconnection*) conservando hasta diez árboles igualmente parsimoniosos por réplica. Los árboles más parsimoniosos almacenados en memoria fueron expuestos a una segunda serie de TBR con el fin de evitar islas de árboles subóptimos. Para evaluar el soporte de las ramas se estimaron los índices de Bremer y Bootstrap. Para el cálculo de los porcentajes de frecuencia de nodos recuperados en diferentes pseudoréplicas se utilizó Diferencias de frecuencias (Goloboff *et al.*, 2003) y Frecuencias absolutas (Efron, 1979; Felsenstein, 1985) realizando 1000 pseudoréplicas.

#### SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

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

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

SUCHIA Krebs, 1974 *sensu* Sereno, 2005

CROCODYLOMORPHA Hay, 1930 *sensu* Walker, 1970

*Gen et sp.* indet.

Figs. 2-7

**Espécimen.** PULR-V126, incluye un esqueleto

axial incompleto que se compone de cuatro vértebras dorsales y cuatro caudales; fragmentos de los cuatro miembros: dos extremos proximales de húmero, dos extremos proximales y dos distales de fémur; y varios elementos muy fragmentarios identificados tentativamente como tres extremos distales de metapodiales (probablemente metatarsales).

**Localidad, horizonte y edad.** El material estudiado proviene de la Formación Los Colorados, pero desafortunadamente no se dispone de ningún otro dato más específico relativo al nivel de procedencia dentro del perfil estratigráfico. La edad de la formación ha sido datada como Triásico Tardío (Noriano medio; Kent *et al.*, 2014).

**Comentarios.** PULR-V126 es un *Crocodylomorpha* que se diferencia de otros taxones de este clado por presentar la siguiente combinación de estados de carácter (asterisco indica autapomorfia): proceso transversal con una fuerte orientación dorsolateral en su vértebra dorsal media/posterior\*, lámina postzigodiapofiseal de la vértebra dorsal anterior ausente (condición compartida con la mayoría de los *Crocodylomorpha* a excepción de *Hesperosuchus agilis* y *Carnufex carolinensis* [Leardi *et al.*, 2017]), quilla en vértebra dorsal anterior ausente (condición compartida con la mayoría de los *Crocodylomorpha* a excepción de *Pseudhesperosuchus jachaleri* y *Hesperosuchus agilis*), cabeza humeral extendida posteriormente en forma de gancho (condición compartida con la mayoría de los *Crocodylomorpha* a excepción del clado Mesoeucrocodylia), trocánter menor y pseudointerno ausentes en el fémur (condición opuesta respecto de los Hallopodidae y *Kayentasuchus*).

#### DESCRIPCIÓN ANATÓMICA

##### Esqueleto axial

El espécimen PULR-V126 preservó ocho vértebras, de las cuales sólo seis eran informativas ya que conservan estructuras anatómicas reconocibles que permiten su asignación. La omisión en esta descripción de las dos vértebras restantes se debe principalmente a su mal estado de preservación. A partir de la caracterización de cada una de ellas se las refirió a la región dorsal y caudal. Se reconocen una vértebra dorsal anterior (D1-D5), una vértebra dorsal media/posterior (D6-D10), dos vértebras dorsales posteriores (D11-D15) próxima a la región sacra y por último cuatro vértebras caudales (C1-C37).

### Vértebras Dorsales

**Dorsal anterior.** Es la vértebra que mejor se ha preservado, es anficélica y las superficies articulares son subcirculares a ovoides, siendo más altas que anchas. En vista lateral (Fig. 2A), el cuerpo vertebral es de contorno rectangular, con ambas superficies de articulación ubicadas al mismo nivel y con una longitud anteroposterior que es aproximadamente el doble de su altura dorsoventral. La superficie lateral del cuerpo vertebral carece de una fosa, con forma de cuenca, que ha sido descrita en algunos *Crocodylomorpha* como así también en vértebras dorsales de otros *Suchia* (Lecuona *et al.*, 2016). Ventralmente, el cuerpo vertebral se encuentra moderadamente comprimido transversalmente en su parte central adoptando una forma clepsidroide (Fig. 2E). La superficie ventral del cuerpo vertebral es arqueada y está desprovista de una quilla o hipapófisis. Las parapófisis se sitúan al nivel donde el arco neural se fusiona con el cuerpo vertebral, son pequeñas y tienen una leve proyección lateral (Fig. 2A: para). No hay sutura neurocentral entre el arco neural y el centro vertebral. Las diapófisis descansan sobre el extremo distal de procesos transversos que se localizan en una posición ligeramente posterior y dorsal respecto de las parapófisis (Fig. 2A: di). Estos procesos se proyectan dorsolateralmente dejando a la diapófisis en una posición dorsal respecto al nivel de las zigapófisis, lo cual se observa del lado izquierdo debido a la pobre preservación del proceso transversal derecho (Fig. 2B: prz, di). Adicionalmente el proceso transversal izquierdo tiene bordes rectos y paralelos, anterior y posteriormente, que le dan forma subrectangular en vista dorsal (Fig. 2D: di). La superficie lateral del arco neural presenta tres láminas que se extienden desde la diapófisis y delimitan una serie de fosas (Fig. 2A). Las láminas paradiapofiseal y centrodiapofiseal posterior que conectan la diapófisis con la parapófisis y con el extremo posterior del centro vertebral, respectivamente, están presentes en una amplia variedad de Archosauriformes (Ezcurra *et al.*, 2014; Ezcurra, 2016). Por otro lado, la diapófisis se conecta también con la prezigapófisis por medio de la lámina prezigodiapofiseal (Fig. 2A, B: lprd). En PULR-V126 no hay lámina postzigodiapofiseal que conecte la diapófisis con la postzigapófisis. Las tres láminas presentes en PULR-V126 están delimitando dos fosas: una está rodeada por las láminas prezigodiapofiseal y paradiapofiseal, en tanto que la otra lo está por las láminas paradiapofiseal y centrodiapofiseal posterior. La espina neural se encuentra preservada solo en su base,

la cual es comprimida mediolateralmente y corta anteroposteriormente, ocupando un 50% del arco neural en vista dorsal (Fig. 2C, D: en). No hay presencia de articulaciones adicionales como hipantro e hipósfero, reconocidas comúnmente en *Poposauroida* y *Loricata* (Nesbitt, 2011). Las prezigapófisis están orientadas y proyectadas anterodorsalmente desarrollando aproximadamente un ángulo de 45° con la horizontal. Son cortas en longitud de modo que alcanzan una posición posterior respecto del borde dorsal de la superficie articular anterior del centro. Las postzigapófisis están muy extendidas posteriormente y proyectadas posterodorsalmente, con un ángulo semejante al de las prezigapófisis, alcanzando el borde dorsal de la superficie articular posterior del centro vertebral.

**Dorsal media / posterior.** Es una vértebra morfológicamente transicional entre las dorsales medias y posteriores, con un cuerpo vertebral de tipo anficélico y de proporciones semejantes a la dorsal anterior (Fig. 3). El cuerpo vertebral es más largo que alto, con ambas superficies de articulación posicionadas al mismo nivel y su contorno es rectangular en vista lateral (Fig. 3A: cv). Del mismo modo que en la dorsal anterior, el centro vertebral carece de depresión en su superficie lateral y de sutura neurocentral entre arco neural y centro. En vista lateral, el arco neural carece de parapófisis y diapófisis como procesos separados, y en su lugar hay un único proceso transversal que se proyecta dorsolateralmente con su extremo lateral en posición dorsal respecto de la base de la espina neural y el nivel de las zigapófisis (Fig. 3A, B, C: pt). Este proceso transversal tiene un grosor moderado, dorsoventral y anteroposteriormente, y una longitud comparable a la del centro vertebral. En el arco neural se identifican dos láminas que conectan al proceso transversal con el extremo anterior y posterior del centro vertebral, la lámina centrodiapofiseal anterior y la lámina centrodiapofiseal posterior, respectivamente (Fig. 3A: lca y lcdp). La lámina posterior se encuentra más marcada que la anterior. La espina neural de esta vértebra está preservada parcialmente por su base, la cual está comprimida mediolateralmente y se extiende anteroposteriormente un poco más que en la dorsal anterior (Fig. 3D: en). En esta vértebra nuevamente no se reconocen articulaciones adicionales compartiendo la misma condición que en la dorsal anterior. Las prezigapófisis no están preservadas mientras que las postzigapófisis se preservaron con una orientación horizontal. Además, están proyectadas posteriormente

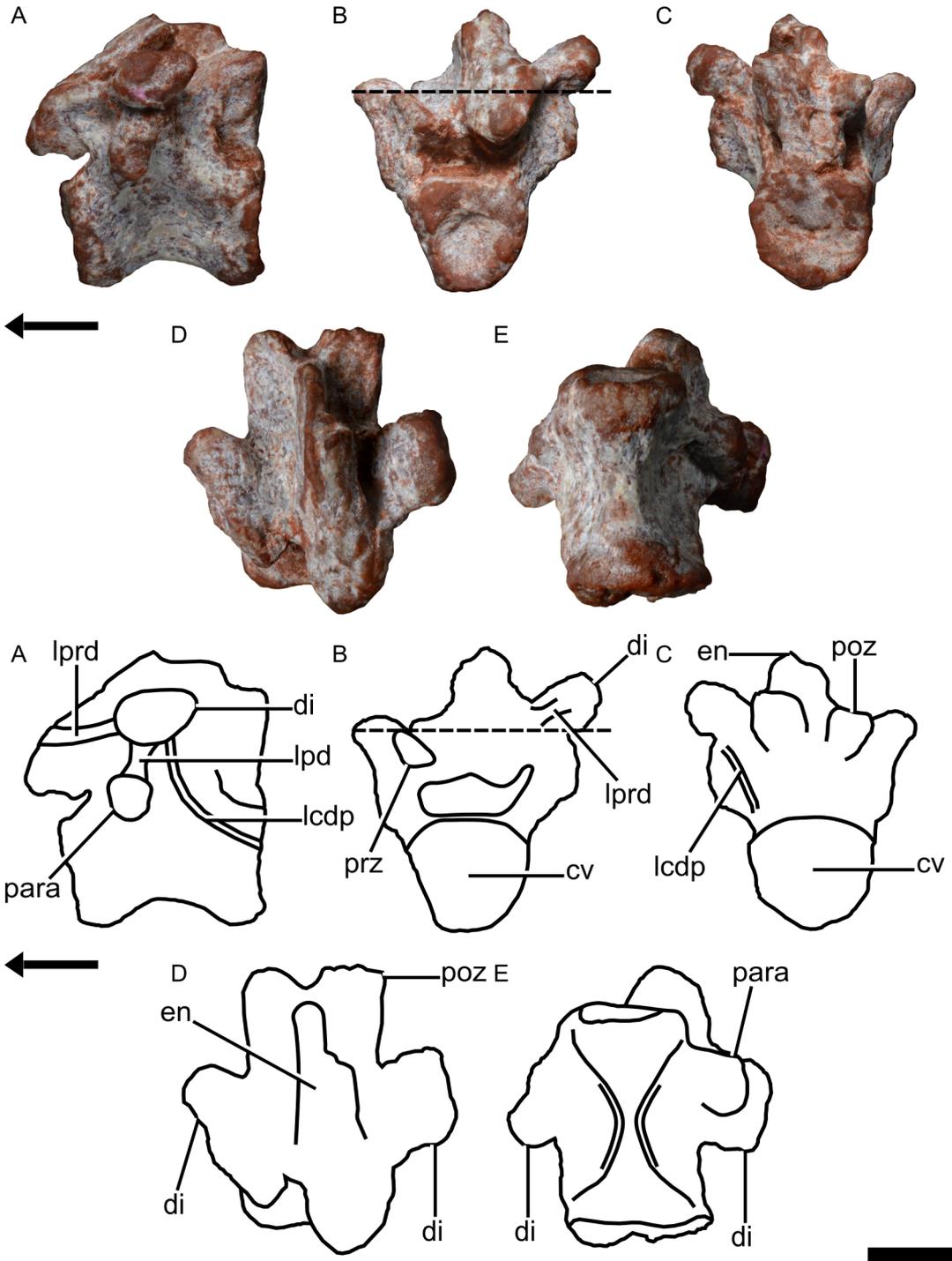


Fig. 2. Vértebra dorsal anterior de PULR-V126. A, vista lateral izquierda; B, vista anterior; C, vista posterior; D, vista dorsal; E, vista ventral (anterior hacia arriba). La flecha indica dirección anterior. Abreviaturas: cv, centro vertebral; di, diapófisis; en, espina neural; lcdp, lámina centrodiapofiseal posterior; lpd, lámina paradiapofiseal; lprd, lámina prezigodiapofiseal; para, parapófisis; poz, postzigapófisis; prz, prezigapófisis. Escala = 5 mm.

Tabla 1. Medidas de las vértebras de PULR-V126. Todas las medidas están en unidad de milímetros (mm). Abreviaturas: DA, dorsal anterior; DM/P, dorsal media/posterior; DP, dorsal posterior; DPmp, dorsal posterior más posterior; CA3?, probable caudal anterior 3; CA4?, probable caudal anterior 4.

	DA	DM/P	DP	DPmp	CA3?	CA4?
Largo entre zigapófisis	13,56	11,65	14,40	11,88	12	11,28
Largo del centro	11,84	11,61	12,70	13,42	11,94	11,11
Altura (centro + espina)	15,74	14,10	14,42	15,27	15,55	17,38

alcanzando una posición posterior respecto del borde dorsal de la superficie articular posterior del centro (Fig. 3E: poz).

**Dorsales posteriores.** Solo dos vértebras dorsales posteriores se han preservado pobremente, desarticuladas del resto de los elementos axiales pero asociadas entre sí (Fig. 4). No se reconocen parapófisis ni diapófisis como procesos independientes y además sus centros son muy largos anteroposteriormente respecto de las otras dorsales. Estas características (alongamiento y carencia de procesos) se observan en las dorsales posteriores de los cocodrilos modernos (Mook, 1921; Hoffsteter & Gasc, 1973), lo cual apoya su asignación. Sus cuerpos vertebrales son anficélicos y con superficies de articulación ubicadas al mismo nivel (Fig. 4A, B: cv). Los cuerpos vertebrales son más largos que altos y las superficies de articulación muestran una notable diferencia de tamaños entre ellas mismas, siendo la superficie posterior más grande que la anterior. Las superficies de articulación, anterior y posterior, son subcirculares (Fig. 4D, E) contrastando con la forma ovoide que tienen en la dorsal anterior. Además, sus bordes son de un mayor grosor (Fig. 4E) con respecto a los bordes de estas mismas superficies en la dorsal anterior. En vista ventral, los cuerpos vertebrales se encuentran ligeramente comprimidos transversalmente en su parte media y sin presencia de quillas (Fig. 4F). Los procesos transversos de los arcos neurales generalmente están mal preservados a excepción de uno, que se ubica en una posición más posterior y con dimensiones semejantes a aquel de la dorsal media/posterior pero este último se proyecta lateralmente (Fig. 4C, E: pt). No hay evidencia de láminas delimitando fosas sobre los arcos neurales como en la dorsal anterior. Tampoco se reconoce sutura neurocentral en ninguna de estas vértebras. Las espinas neurales sólo están representadas por sus bases que se encuentran comprimidas mediolateralmente y se extienden anteroposteriormente ocupando aproximadamente las dos terceras partes posteriores del arco neural (Fig. 4B, C: en). Las articulaciones

adicionales están ausentes, de igual modo que en las otras dorsales de PULRV-126. Las prezigapófisis no están preservadas mientras que las postzigapófisis están presentes solo en una de las vértebras (Fig. 4A: poz). Son muy largas, con una orientación horizontal y se extienden posteriormente al borde dorsal de la superficie articular posterior del centro.

### Vértebras caudales

**Caudal anterior.** De las cuatro vértebras, dos se encuentran moderadamente bien preservadas, lo que permite reconocer estructuras anatómicas en las mismas. Sus cuerpos vertebrales presentan una condición anficélica al igual que en todas las dorsales descriptas previamente para PULR-V126. Presentan facetas de articulación para los arcos hemales, las cuales se ubican en el borde ventral de ambas superficies de articulación del cuerpo vertebral (Fig. 5A, E: ach). En vista lateral, los cuerpos vertebrales son largos anteroposteriormente y bajos dorsoventralmente. La longitud alcanzada por estos centros vertebrales es mucho menor en comparación a aquellos de las dorsales posteriores (Tabla 1). Las superficies de articulación, anterior y posterior, están ubicadas al mismo nivel y tienen bordes de un grosor semejante al observado en las dorsales posteriores. La morfología de ambas superficies articulares es elíptica dado que son más altas que anchas en sección transversal (Fig. 5B, C). En vista ventral, la parte media del cuerpo vertebral se encuentra fuertemente comprimida transversalmente (Fig. 5E: cv) y las superficies ventrolaterales convergen hacia una cresta longitudinal medial sobre la superficie ventral. Además, las superficies ventrales en las vértebras caudales de PULR-V126 se encuentran arqueadas de igual modo que en las vértebras dorsales. No hay desarrollo de láminas y fosas en los arcos neurales. Los procesos transversos son reducidos, proyectados ventrolateralmente y aplanados dorsoventralmente (Fig. 5A, B: pt). Las prezigapófisis, con una orientación anterodorsal, son cortas longitudinalmente y se extienden posteriormente al bor-

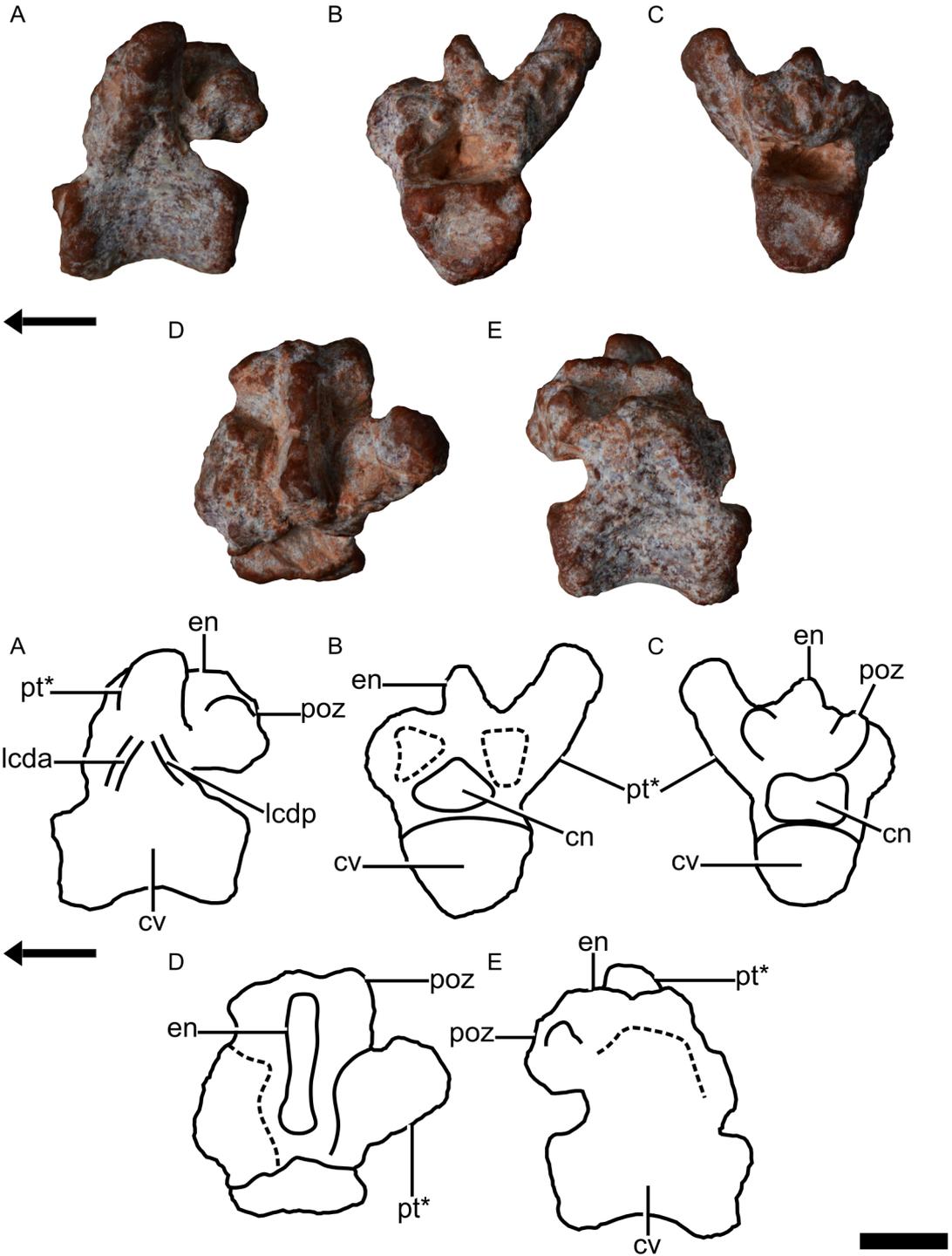


Fig. 3. Vértebra dorsal media/posterior de PULR-V126. A, vista lateral izquierda; B, vista anterior; C, vista posterior; D, vista dorsal; E, vista lateral derecha. La flecha indica dirección anterior. Abreviaturas: cv, centro vertebral; en, espina neural; lcda, lámina centrodiapofiseal anterior; lcdp, lámina centrodiapofiseal posterior; poz, postzigapófisis; pt\*, proceso transverso\* (autapomorfía). Escala = 5 mm.

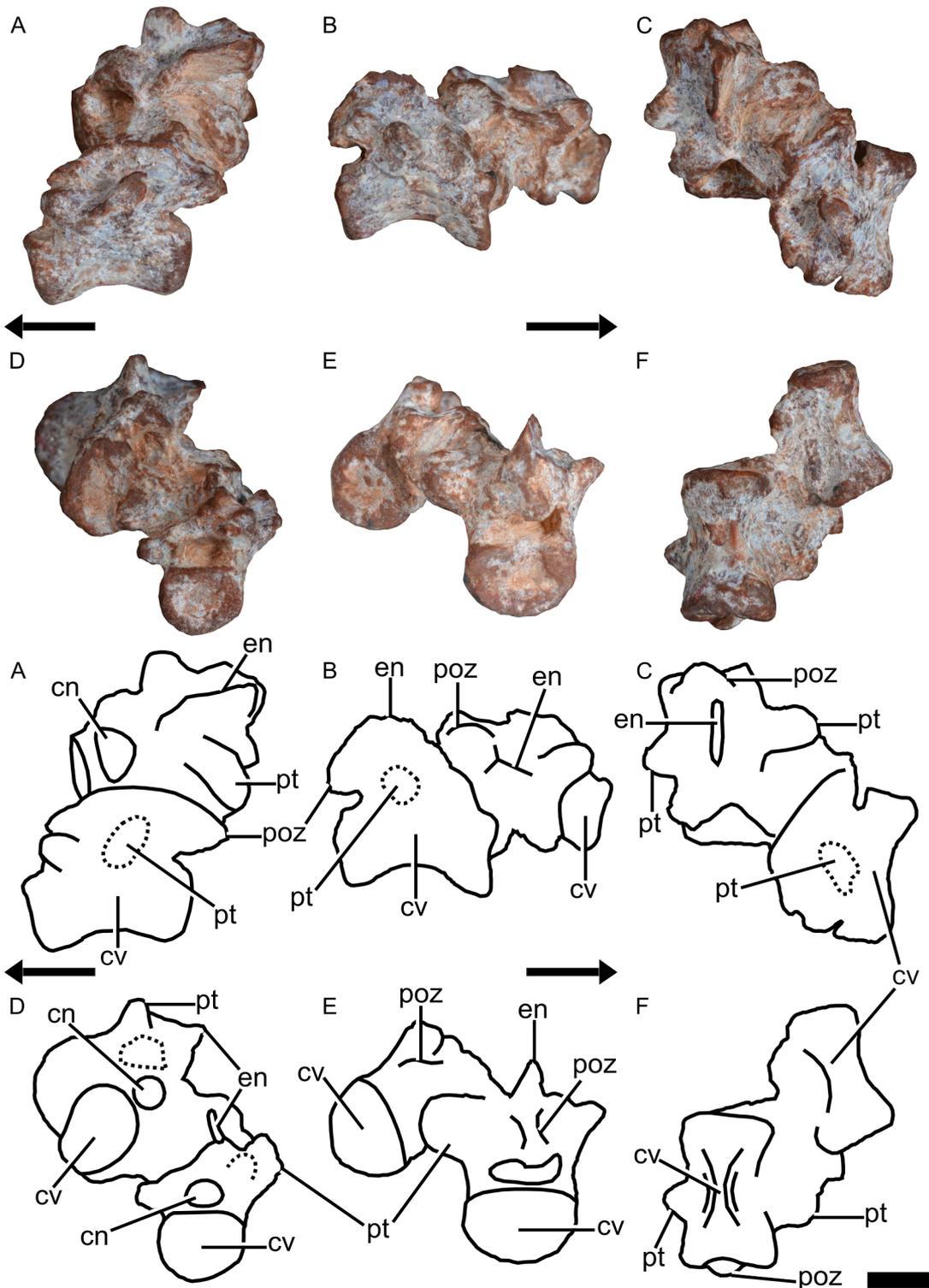


Fig. 4. Vértabras dorsales posteriores de PULR-V126. A, vista lateral izquierda; B, vista lateral derecha; C, vista dorsal; D, vista anterior; E, vista posterior; F, vista ventral. La flecha indica dirección anterior. Abreviaturas: cn, canal neural; cv, centro vertebral; en, espina neural; poz, postzigapófisis; pt, proceso transversal. Escala = 5 mm.

de dorsal de la superficie articular anterior (Fig. 5A, B, D: prz). Mientras que las postzigapófisis, con una orientación posterodorsal, son más largas y se ubican posteriores al borde dorsal de la superficie articular posterior del centro (Fig. 5A: poz). En vista dorsal, se reconocen espinas neurales parcialmente preservadas, comprimidas lateralmente (Fig. 5D: en), y debido a su pobre estado de preservación, es difícil de discernir qué tan extensas son anteroposteriormente.

### Miembro anterior

**Húmero.** El húmero de ambos miembros está parcialmente preservado, ya que se dispone únicamente del extremo proximal de ambos elementos (Tabla 2). En vista anterior y posterior, el extremo proximal del húmero presenta una expansión mediolateral (Fig. 6A, E). La superficie anterior del extremo proximal carece de una fosa ovalada, al igual que en la mayoría de los húmeros de otros *Crocodylomorpha* basales. La cabeza humeral tiene una forma de “media-luna” en vista proximal y con un fuerte engrosamiento anteroposterior principalmente en su región central (Fig. 6D). Este engrosamiento del extremo proximal del húmero está fuertemente curvado posteriormente adoptando la forma de un “gancho” (Fig. 6C, G: ch) muy marcada, en vista medial y lateral, lo que ha sido reportado en *Crocodylomorpha* y otros paracrocodylomorfos cercanamente emparentados (Nesbitt, 2011). En vista posterior y distalmente a la superficie articular, se distingue una depresión subcircular (Fig. 6B: dp) presente en muchos *Notosuchia* la cual ha sido inferida como el sitio de inserción del músculo *scapulohumeralis caudalis* (Pol et al., 2012; Leardi et al., 2015). Lateral y adyacente a esta concavidad, se ubica una incipiente cresta con orientación proximodistal (Fig. 6B: cph?). El alcance distal de la cresta no se observa debido a la ausencia de la diáfisis humeral (Fig. 6B, C: cph?). Esta cresta también se la encuentra en varios notosuquios (Leardi et al., 2015), mientras que en los *Crocodylomorpha* no *Crocodyliformes* no ha sido informada. La tuberosidad interna ocupa el extremo proximomedial y se proyecta medialmente. En vista anterior, la cresta deltopectoral se ubica en el margen lateral del extremo proximal y distante respecto de la cabeza humeral indicando una discontinuidad entre ambas estructuras (Fig. 6A, E: cd). La cresta deltopectoral se extiende en sentido proximodistal y se proyecta anteriormente moderadamente. En vista lateral, el borde de la cresta deltopectoral sigue una morfología baja y redondeada (Fig. 6C y G: cd)

contrariamente a la típica forma triangular vista en otros taxones de *Crocodylomorpha*. La diáfisis no está preservada pero la sección distal del extremo proximal de ambos húmeros tiene una morfología subcircular en sección transversal.

### Miembro posterior

**Fémur.** El fémur de ambos miembros está parcialmente preservado, disponiéndose de los extremos proximal y distal. El extremo proximal se encuentra expandido en dirección mediolateral y es aplanado en dirección anteroposterior, en vista proximal (Fig. 7C). Además, carece de un “cuello” bien definido que separe la cabeza femoral del resto de la diáfisis. En PULR-V126 no es posible inferir la orientación de la cabeza femoral debido a que los extremos proximales no se preservan en conexión a los extremos distales. En el extremo proximal del fémur se hallan dos protuberancias bien marcadas, de tamaño y forma casi iguales (sensu Nesbitt, 2011), que son el tubérculo anteromedial y el tubérculo posteromedial (Fig. 7B: tam y tpm). En el extremo proximal y al mismo nivel que la cabeza femoral se identifica el trocánter mayor (Fig. 7A, F: tm), principal sitio de inserción del músculo *puboischiofemoralis externus* (Romer, 1923; Hutchinson, 2000). Distalmente a la cabeza femoral y sobre el borde anteromedial se distingue el “pliegue proximal” (Fig. 7A: ppf; “proximal fold”, Brochu, 1992), un rasgo compartido con otros *Crocodylomorpha* y también con *Paracrocodylomorpha* no *Crocodylomorpha* derivados (Nesbitt, 2011). Asimismo, el extremo proximal carece de un trocánter pseudointerno en el borde posterolateral y un trocánter menor en el borde anterolateral.

En el extremo distal del fémur izquierdo se observan dos cóndilos que se curvan posteriormente (Fig. 7G, H). En el borde lateral del extremo distal se halla el cóndilo fibular mientras que en el margen medial se localiza el cóndilo tibial. Estas estructuras globosas difieren no solamente en su tamaño siendo el cóndilo fibular algo mayor que el tibial, sino que además el cóndilo fibular se extiende más distalmente que el tibial, lo cual se observa en vista anterior y posterior. En vista posteroventral se observa un surco intercondilar que separa a ambos cóndilos (Fig. 7D, H: sic), mientras que en vista distal, un ángulo obtuso se forma entre el cóndilo fibular y una incipiente crista tibiofibularis menos desarrollada que los cóndilos (Fig. 7D: ctf). Además, no se observa un surco mediolateral entre la crista tibiofibularis y el cóndilo fibular (Nesbitt, 2011). Una cresta supracondilar muy marcada se extiende

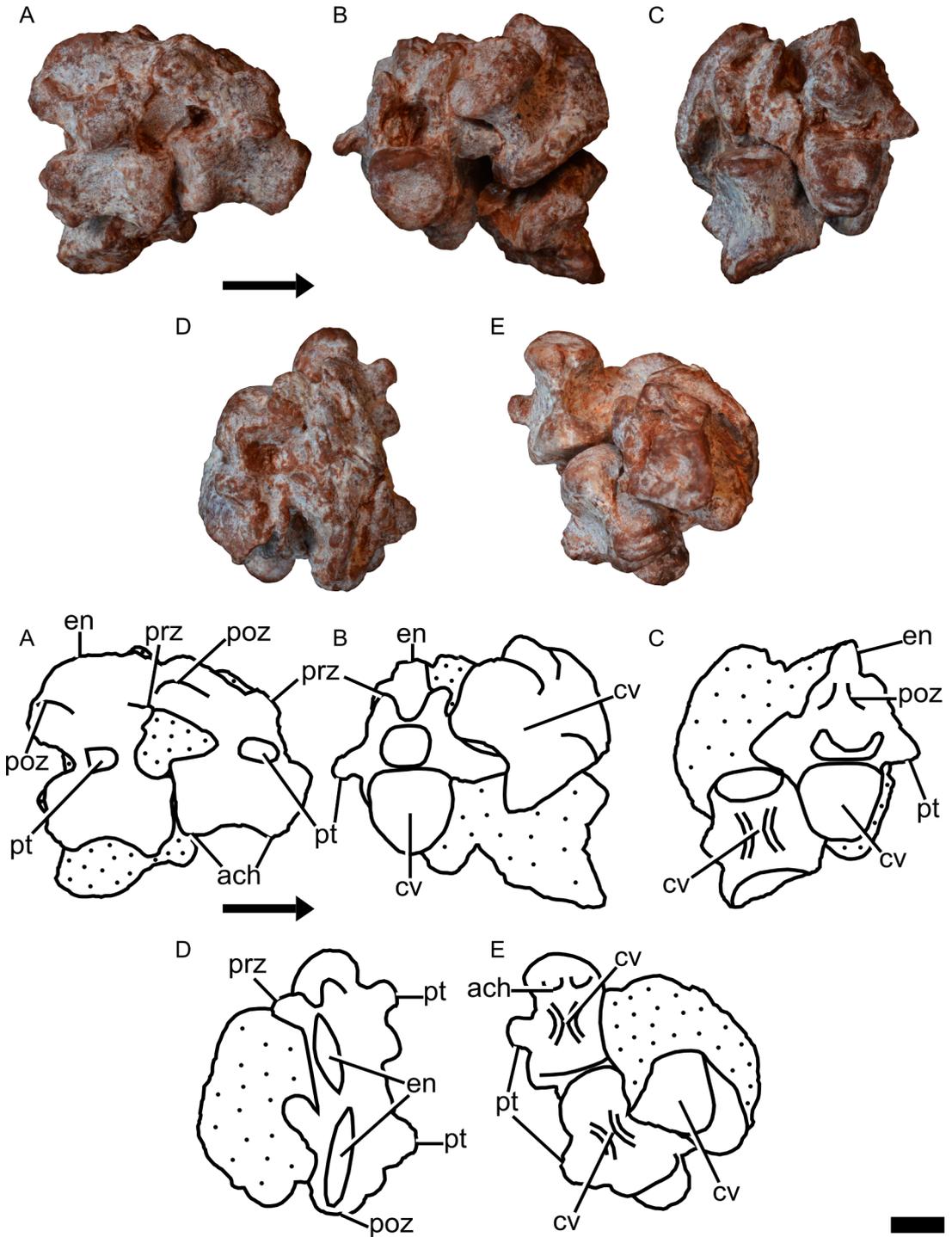


Fig. 5. Vértex caudales anteriores de PULR-V126. A, vista lateral derecha; B, vista anterior; C, vista posterior; D, vista dorsal; E, vista ventral. La flecha indica dirección anterior. Abreviaturas: ach, superficie articular para chevron; cv, centro vertebral; en, espina neural; poz, postzigapósis;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

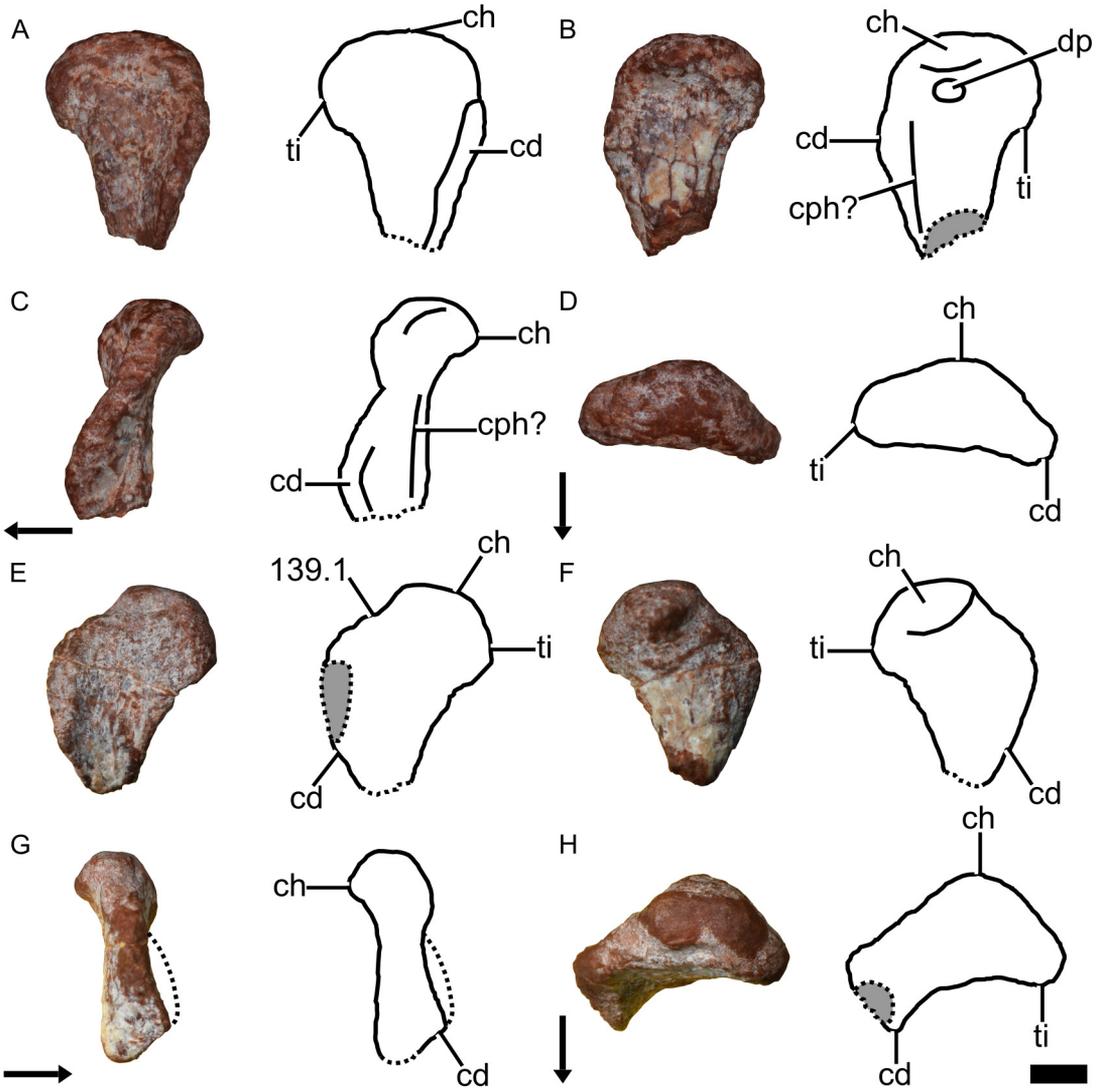


Fig. 6. Húmero de PULR-V126. A, E, vista anterior; B, F, vista posterior; C, G, vista lateral; D, H, vista proximal. La flecha indica dirección anterior. Abreviaturas: ch, cabeza humeral; cd, cresta deltopectoral; cph?, cresta sobre la superficie posterior del húmero; dp, depresión profunda; ti, tuberosidad interna. Escala = 5 mm.

Tabla 2. Medidas de humero y fémur de PULR-V126. Todas las medidas están en unidad de milímetros (mm). Abreviaturas: HI, húmero izquierdo; HD, húmero derecho; FI fémur izquierdo; FD fémur derecho. \*Medida incompleta. -- Datos imposibles de tomar debido a la mala preservación y/o ausencia de material.

	HI	HD	FI	FD
Ancho transversal del extremo proximal	14,9	14,4	15	17,3
Profundidad anteroposterior del extremo proximal	7,1	7,4	9	9
Ancho transversal del extremo distal	--	--	16	15
Profundidad anteroposterior del extremo distal	--	--	15	14
Longitud	19,2*	22,5*	22,9*	22,6*

desde el cóndilo fibular, que muestra un desarrollo moderado la cual se reduce gradualmente y cuyo alcance no puede precisarse (Fig. 7H: cre).

### COMPARACIONES

Dentro de la diversa fauna hallada en Los Colorados se han encontrado restos óseos que corresponden a varios grupos del clado Pseudosuchia y a dos grupos del clado Dinosauria (Theropoda y Sauropodomorpha) (Arcucci *et al.*, 2004; Abdala *et al.*, 2017). *Riojasuchus tenuisiceps* (Ornithosuchidae) y *Neoaetosauroides engaeus* (Aetosauria) son dos pseudosuquios cuya anatomía es bien conocida y que a pesar de haber alcanzado tamaños considerablemente mayores a PULR-V126, en base a las dimensiones de sus huesos preservados, también son distintos por tener centros vertebrales con “forma de carretel” muy marcada, particularmente en las vértebras caudales, y ausencia de láminas accesoria entre las apófisis y entre ellas y los centros vertebrales (Desojo & Báez, 2005; Nesbitt, 2011; von Baczko *et al.*, 2020). Otro elemento postcraniano comparable entre PULR-V126 y esas dos especies es el fémur, particularmente el extremo proximal de *Riojasuchus tenuisiceps* y *Neoaetosauroides engaeus* posee los tres tubérculos (anterolateral, posteromedial y anteromedial) que en general se observan en la mayoría de los arcosaurios (Nesbitt, 2011), pero además presentan una disparidad de tamaños siendo el tubérculo posteromedial el más grande de los tres (von Baczko *et al.*, 2020). Contrariamente, PULR-V126 solo posee dos de esos tubérculos (anteromedial y posteromedial) los cuales son globosos y de tamaños semejantes entre sí de igual modo que en la mayoría de los Crocodylomorpha y en algunos paracrocodylomorfos loricados (Nesbitt, 2011). Además, *Riojasuchus tenuisiceps* tiene un trocánter menor, mientras que en el extremo proximal del fémur de PULR-V126 está ausente. De este modo y a juzgar por las diferencias anatómicas marcadas en el postcráneo de aquellas dos especies (*Riojasuchus tenuisiceps* y *Neoaetosauroides engaeus*) respecto a PULR-V126, sumado a que los elementos óseos de este último son comparativamente más gráciles y pequeños, podríamos asumir que este ejemplar no se corresponde con algún tipo de Ornithosuchidae o un Aetosauria.

Las vértebras dorsales preservadas del ejemplar PULR-V126 carecen de los siguientes caracteres anatómicos: articulación accesoria (hipantro e hipósforo), lámina postzigodiapofiseal entre la diapófisis y postzigapófisis, centro ver-

tebral con fosa o depresión, en forma de cuenca, en la superficie lateral y quilla o hipapófisis en la superficie ventral. A excepción de algunos casos particulares en donde son desconocidas, estas estructuras se encuentran muy bien desarrolladas en la mayoría de los Paracrocodylomorpha no Crocodylomorpha (Long & Murry, 1995; Nesbitt, 2005; Peyer *et al.*, 2008; Trotteyn *et al.*, 2011; Weinbaum, 2013), entre los que podemos citar al Popsauroidea *Arizonasaurus babbitti*, a los Loricata no Crocodylomorpha *Postosuchus alisonae* y *Postosuchus kirkpatricki*, y entre las especies conocidas de la cuenca Ischigualasto-Villa Unión a *Saurosuchus galilei* y *Fasolasuchus tenax*, siendo este último un componente de la fauna triásica de Los Colorados. Además, el extremo distal femoral de *Postosuchus kirkpatricki* y *Fasolasuchus tenax* registra una crista tibiofibularis muy desarrollada y que forma un ángulo casi recto junto al cóndilo fibular. Por el contrario, en PULR-V126 la crista tibiofibularis es ligeramente reconocible y forma un ángulo obtuso con el cóndilo fibular. Estas diferencias anatómicas encontradas en el esqueleto axial y apendicular de PULR-V126 dan sustento a la hipótesis de que este espécimen tampoco se ajusta a la anatomía de aquellos taxones externos pero cercanos al origen del clado Crocodylomorpha. Sin embargo, vale aclarar que la presencia de un pliegue proximal (“proximal fold”) en el extremo proximal del fémur de PULR-V126 es una condición que comparte con algunos loricados como los ya mencionados previamente y también con la mayoría de los Crocodylomorpha (Nesbitt, 2011).

Con relación a los Crocodylomorpha triásicos, el postcráneo de PULR-V126 muestra algunas diferencias a considerar, particularmente con aquellos que fueron hallados en la Fm. Los Colorados. Algunas de esas diferencias, ya fueron mencionadas en comparación con otros pseudosuquios. La carencia de quilla y lamina postzigodiapofiseal son rasgos que PULR-V126 comparte con la mayoría de los Crocodylomorpha exceptuando a *Pseudhesperosuchus jachaleri*, con sus vértebras dorsales anteriores aquilladas (PVL 3830), y a *Hesperosuchus agilis* y *Carnufex carolinensis*, con lamina postzigodiapofiseal entre la diapófisis y postzigapófisis (Leardi *et al.*, 2017). También la ausencia de hipapófisis, otro rasgo ya citado previamente, distingue a PULR-V126 de *Junggarsuchus sloani* sumado a que este último presenta vértebras procélicas en su esqueleto axial (Clark *et al.*, 2004), en contraste a las vértebras ancílicas de PULR-V126. La ausencia de fosa o depresión lateral en las vérte-

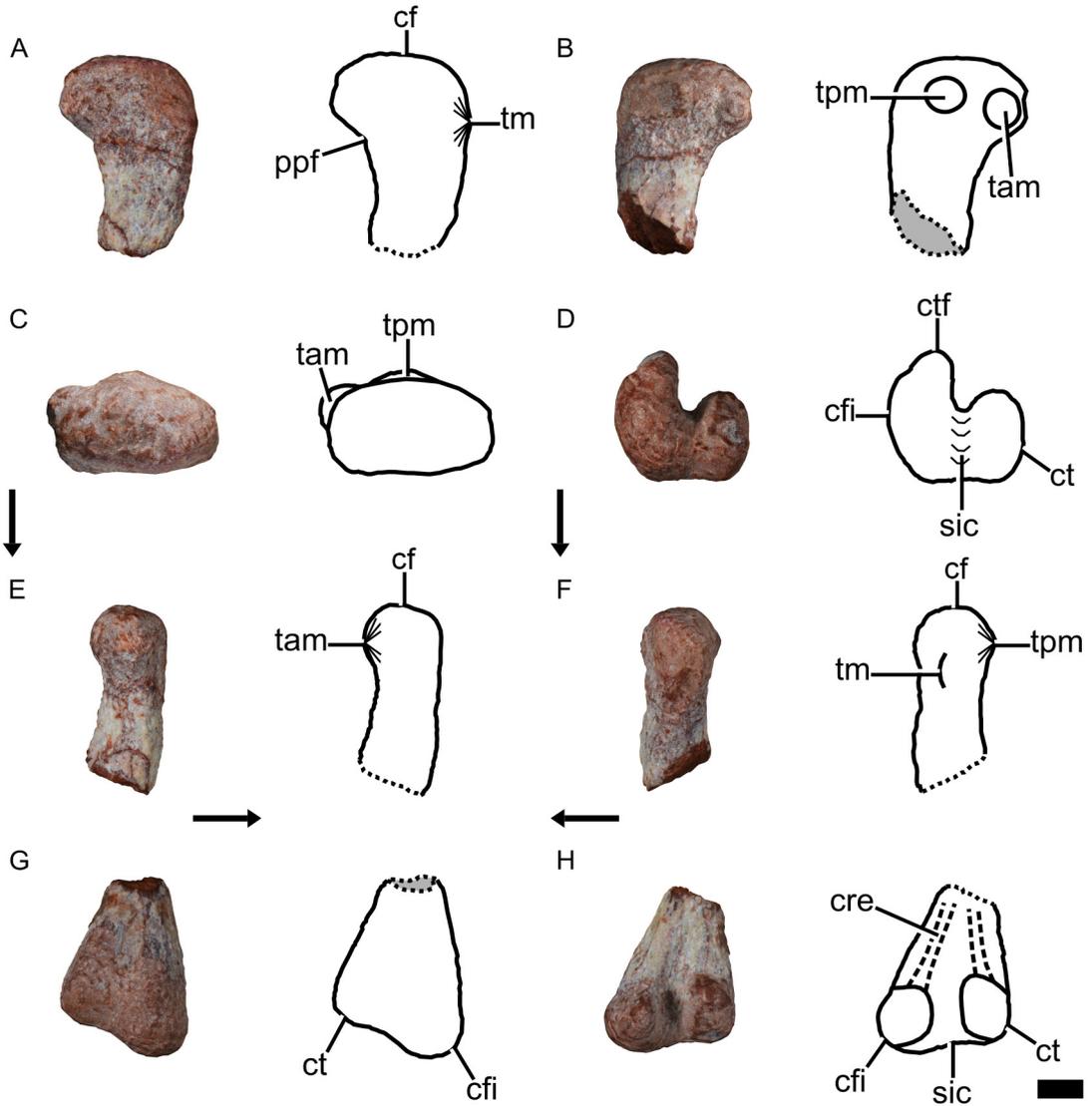


Fig. 7. Fémur de PULR-V126. A–C, E, F, Extremo proximal y D, G, H, extremo distal en vistas A, G, anterior; B, H, posterior; C, proximal; D, distal; E, medial; y F, lateral. La flecha indica dirección anterior. Abreviaturas: cf, cabeza femoral; cfi, cóndilo fibular; cre, cresta; ct, cóndilo tibial; ctf, crista tibiofibularis; ppf, cresta proximal femoral; sic, surco intercondilar; tm, trocánter mayor; tam, tubérculo anteromedial; tpm, tubérculo posteromedial. Escala = 5 mm.

bras de PULR-V126 es una condición que muestra discrepancias entre los *Crocodylomorpha* dado que la condición opuesta la presentan *Pseudhesperosuchus jachaleri* (CAM pers. obs.), *Hesperosuchus agilis* y *Dromicosuchus grallator* (Lecuona et al., 2016). Además, las dos últimas especies tienen vértebras caudales con centros vertebrales levemente comprimidos transversalmente y de superficies ventrales planas (Colbert, 1952; Sues et al., 2003). En contraste a los centros fuertemente comprimidos transversalmente

y con una cresta longitudinal medial sobre la superficie ventral en PULR-V126.

La notable diferencia en tamaños entre las superficies de articulación anterior y posterior en las vértebras dorsales posteriores de PULR-V126 coincide con la misma condición observada en las dorsales posteriores de *Protosuchus richardsoni* (Colbert et al., 1951). Una incipiente cresta en la superficie posterior del extremo proximal del húmero de PULR-V126 es desconocida entre los *Crocodylomorpha* no *Crocodyliformes*,

estando descrita en varios notosuquios como *Araripesuchus gomesii*, *Sebecus icaeorhinus*, *Simosuchus clarki*, *Mariliasuchus amarali* y *Yacarerani boliviensis* (Leardi *et al.*, 2015). El borde redondeado de la cresta deltopectoral en el húmero de PULR-V126 es directamente contrastable con el contorno subtriangular comúnmente observado en algunas especies como *Pseudhesperosuchus jachaleri* y *Terrestrisuchus gracilis* (Bonaparte, 1972; Crush, 1984). Sin embargo, esto debe ser tomado con precaución debido al estado de preservación general del PULR-V126. La ausencia de una fosa ovalada en el extremo proximal del húmero es una condición a destacar ya que distingue a PULR-V126 de *Dibothrosuchus elaphros*. El extremo proximal del fémur PULR-V126 no presenta trocánter menor y tampoco trocánter pseudointerno lo que diferencia a este ejemplar de los Hallopodidae (*Almadasuchus*, *Hallopus* y *Macelognathus*) y *Kayentasuchus* (Leardi *et al.*, 2017). Además, la carencia de un “cuello” bien definido que separe la cabeza femoral del resto de la diáfisis y la falta de un surco mediolateral entre el cóndilo fibular y la crista tibiofibularis amplían la distancia anatómica sugerida entre PULR-V126 y *Macelognathus vagans* (Göhlich *et al.*, 2005). Por otro lado, la crista tibiofibularis del extremo distal del fémur de PULR-V126 es ligeramente reconocible lo que indica un menor desarrollo en comparación a aquella de *Pseudhesperosuchus jachaleri* y *Hesperosuchus agilis*.

Una característica a destacar es la presencia de un proceso transversal con una orientación dorsolateral muy marcada en la vértebra dorsal media/posterior de PULR-V126 (ver Fig. 3: pt\*). Esta orientación no se registra en ningún otro crocodilomorfo que haya preservado su esqueleto axial. En general, la disposición característica de los procesos transversos es perpendicular al eje mayor de la vértebra. Está característica anatómica exclusiva de la vértebra dorsal media/posterior representa una autapomorfía para el espécimen PULR-V126. Sin embargo, consideramos esta evidencia como insuficiente para apoyar su asignación como una nueva especie. Esto se debe a que PULR-V126 es un espécimen que carece de materiales óseos superponibles con aquellos de *Hemiprotosuchus leali* o *Coloradisuchus abelini*, por lo que podría representar restos postcraneanos aislados de dichos taxones. Sin embargo, si en un futuro se confirmase que PULR-V126 representa un taxón distinto respecto de aquellos conocidos de la Fm. Los Colorados, la presencia de dicha ca-

racterística sería suficiente para diagnosticarlo.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Discusión taxonómica

Respecto al estudio anatómico comparativo desarrollado, contemplando los elementos faunísticos que formaron las paleocomunidades de Los Colorados, se puede inferir que PULR-V126 mantiene una cercana afinidad taxonómica con aquellos pseudosuquios más anidados, particularmente con *Crocodylomorpha* así como con algunos taxones de loricados filogenéticamente más cercanos al origen del clado *Crocodylomorpha* (e.g., *Saurosuchus galilei*, *Fasolasuchus tenax*, *Postosuchus kirkpatricki*). Esta interpretación encuentra su sustento en la presencia de un pliegue proximal (“proximal fold”) en el fémur de PULR-V126, dado que es una estructura que también encontramos frecuentemente en el fémur de la mayoría de los loricados incluyendo a los *Crocodylomorpha* (Nesbitt, 2011). Sin embargo, la clara disparidad de tamaños entre los elementos de postcráneo de PULR-V126 respecto a los de *Saurosuchus galilei* o *Fasolasuchus tenax* resulta difícil de ignorar. La longitud de las vértebras preservadas del ejemplar PULR-V126 representa una décima parte del largo total de las vértebras en aquellos loricados. Una posible explicación podría ser que PULR-V126 este representando un estadio ontogenético juvenil. Sin embargo, la ausencia de una sutura neurocentral en sus vértebras *a priori* estaría indicando todo lo contrario (Brochu, 1996), de todos modos, esta evidencia resulta insuficiente para ratificar o desestimar esa hipótesis siendo necesario la realización de un estudio paleohistológico (Windholz *et al.*, 2021). Además, de la gran disparidad de tamaño, PULR-V126 no presenta articulaciones accesorias (hipantro e hipósfeno) recordando a la mayoría de los *Crocodylomorpha* y contrastando con *Saurosuchus galilei* y *Fasolasuchus tenax*, ya que presentan estas estructuras en sus vértebras dorsales (Bonaparte, 1981; Trotteyn *et al.*, 2011; Nesbitt, 2011).

Por otro lado, la falta de sinapomorfias clásicamente asociadas a *Crocodylomorpha* en PULR-V126 se debe a que los elementos sobre las cuales se han identificado (e.g., cintura pélvica y carpales proximales) no están preservados en este espécimen. Otras características que estarían sugiriendo a PULR-V126 como más cercanamente emparentado a los *Crocodylomorpha*, son la ausencia de quilla ventral en el centro vertebral y de lámina postzigodiapofiseal en su

vértebra dorsal anterior. Estas estructuras varían en relación a su presencia/ausencia entre los *Crocodylomorpha*, mientras que entre los *Loricata* no *Crocodylomorpha* están presente en la mayoría de los taxones conocidos (Trotteyn et al., 2011; Leardi et al., 2017). En los *Crocodylomorpha* encontramos, para ambos caracteres, la misma condición descrita en PULR-V126 con algunas excepciones las que ya fueron debidamente mencionadas (ver Comparaciones). Lo mismo ocurre con la crista tibiofibularis en el fémur de PULR-V126, la cual recuerda mayoritariamente a la de los *Crocodylomorpha* no *Crocodyliformes* más derivados así como a la de algunos *Crocodyliformes* basales (*Protosuchus richardsoni*), pero considerablemente distinta a la de los *Paracrocodylomorpha* no *Crocodylomorpha* (Nesbitt, 2011).

La alternativa de que PULR-V126 sea un supuesto *Crocodyliformes* basal (ver Análisis Filogenético), no es descartada dado que este ejemplar se ubica en el orden de tamaños esperable para un *Protosuchidae*. Lamentablemente no fue posible comparar a PULR-V126 con las especies *Hemiprotosuchus leali* y *Coloradisuchus abelini* dado que en ambas su postcráneo está muy mal preservado y es poco conocido. Sin embargo, las vértebras dorsales posteriores de PULR-V126 son semejantes con las de *Protosuchus richardsoni* en relación a la diferencia de tamaños que encontramos entre las superficies de articulación (anterior y posterior). Las similitudes referidas a las vértebras dorsales posteriores y a la crista tibiofibularis del fémur sugerirían que al menos PULR-V126 sería un *Crocodylomorpha*.

### Análisis filogenético

Para evaluar la posición filogenética del espécimen PULR-V126 dentro del clado *Crocodylomorpha* se utilizó la matriz de caracteres morfológicos de Leardi et al. (2017) la que fue modificada como se indicó previamente (ver Materiales y Métodos).

Con respecto a los taxones incluidos en la matriz de datos, debemos comentar algunos detalles pertinentes a la especie *Trialestes romeri*, un *Crocodylomorpha* no *Crocodyliformes* de la Formación Ischigualasto. Esta especie ha sido conflictiva, en cuanto a la asignación de sus especímenes, desde su descripción original publicada por Reig (1963). Inicialmente dos especímenes fueron asignados a este taxón (PVL 2561, 3889), sin embargo, algunos autores plantearon que el espécimen PVL 3889 representa un taxón de *Dinosauria* (Clark et al., 2001), mientras que

otros no descartan la posibilidad de que pudiera corresponder a otro *Crocodylomorpha* (Ezcurra et al., 2008). Lecuona et al. (2016) propusieron que el ejemplar PVL 3889 es asignable a la especie *Trialestes romeri*, dado que comparte con el espécimen holotipo (PVL 2561) algunas similitudes anatómicas en sus elementos postcraneos. Esto último se contrapone a lo considerado por Leardi et al. (2017) quienes restringen la codificación de *Trialestes romeri* únicamente a su holotipo (PVL 2561) ya que es el único espécimen que preserva sinapomorfias claras asociadas a *Crocodylomorpha*. Además, recientemente se han sumado materiales de potenciales nuevos taxones de *Crocodylomorpha* procedentes de la Formación Ischigualasto, evidenciando otros especímenes semejantes a *Trialestes* (Leardi et al., 2020). En consecuencia, en esta contribución se sigue la propuesta original de Leardi et al. (2017) de limitar las codificaciones de *Trialestes romeri* únicamente al ejemplar PVL 2561.

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

Como resultado del análisis filogenético se obtuvo un total de 30 árboles igualmente parsimoniosos de 350 pasos, con un índice de consistencia (IC) de 0.457 y un índice de retención (IR) de 0.780 (Fig. 8).

En el árbol consenso estricto el espécimen PULR-V126 es recuperado como

un Crocodylomorpha no Crocodyliformes pero dentro de una extensa politomía que incluye además a: (*Junggarsuchus* + *Dibothrosuchus* + *Sphenosuchus* + *Hesperosuchus* + *Pseudhesperosuchus* + *Trialestes* + (*Dromicosuchus* + *Kayentasuchus*) + (*Saltoposuchus* + (*Terrestrisuchus* + *Litargosuchus*)) + ((*Almadasuchus* + (*Hallopus* + *Macelognathus*)) + Crocodyliformes)) (Fig. 8). Otras tres politomías más han sido también identificadas en este consenso estricto, la primera de ellas se ubica en la base del clado Crocodylomorpha, involucrando a los crocodylomorfos de gran tamaño ("large-bodied crocodylomorphs" sensu Zanno *et al.*, 2015), mientras que las otras dos están anidadas dentro de Mesoeucrocodylia e involucran a los clados Thalattosuchia y Notosuchia. Cabe aclarar que estas mismas tres politomías también son recuperadas en el trabajo original de Leardi *et al.* (2017).

Los soportes de Bremer (Bremer, 1994) para las ramas internas del árbol consenso estricto son bajos, con un valor de 1 para el clado Crocodylomorpha al igual que para la mayoría de sus nodos internos. El único nodo que tiene un valor de soporte mayor (Bremer = 3) es el de Crocodylia, mientras que con un valor de 2 están los Thalattosuchia y el nodo que agrupa a las especies *Alligator* + *Crocodylus*. Respecto a los valores de Bootstrap en general son superiores al 50% y aquellos valores significativamente más altos se encuentran dentro del clado Mesoeucrocodylia (Fig. 8).

El otro resultado de este análisis filogenético a destacar es la posición de *Coloradisuchus abelini* dentro del linaje de los Crocodyliformes y como taxón hermano del clado conformado por *Protosuchus* + *Hemiprotosuchus*, formando la familia Protosuchidae (sensu Clark, 1986), coincidiendo con el resultado obtenido por Martínez *et al.* (2018). Además, Protosuchidae es recuperado como el clado más basal entre los Crocodyliformes, en concordancia con análisis previos (e.g., Benton & Clark, 1988; Clark, 1994; Pol & Norell, 2004; Pol *et al.*, 2014).

Basándonos en el resultado del análisis filogenético, observamos que el consenso estricto muestra una marcada disminución en la resolución de la topología que incluye a PULR-V126 dentro de una extensa politomía junto a diversas especies de Crocodylomorpha no Crocodyliformes (Fig. 8). La falta de caracteres informativos sería la causa principal de la escasa resolución filogenética en esa parte del árbol, dado que PULR-V126 cuenta con un 92% de caracteres faltantes. PULR-V126

es recuperado dentro del conjunto de árboles más parsimoniosos en tres posiciones distintas, pero siempre como un Crocodylomorpha no Crocodyliformes: 1) como taxón hermano de *Pseudhesperosuchus*; 2) como taxón hermano del clado formado por *Hesperosuchus* + *Dromicosuchus* + *Kayentasuchus*; o 3) como taxón hermano de *Junggarsuchus*. Todas estas posiciones del espécimen PULR-V126 en los árboles más parsimoniosos se encuentran soportadas por una única sinapomorfia: húmero con superficie articular proximal separada por un espacio de la cresta deltopectoral (ver Fig. 6: carácter 139.1) (Nesbitt, 2011). La presencia de un espacio que separa la cresta deltopectoral de la superficie articular proximal del húmero es un rasgo anatómico muy frecuente entre los arco-saurios. Algunos crocodylomorfos basales comparten también esta misma condición, entre los que se hallan *Hesperosuchus*, *Dromicosuchus* (Nesbitt, 2011), *Pseudhesperosuchus* (PVL 3830), *Junggarsuchus* (IVPP V14010), y en especies actuales como *Alligator* (Nesbitt, 2011).

La hipótesis de que PULR-V126 es el causante de la poca resolución en la topología fue puesta a prueba. Al ignorar las distintas posiciones de PULR-V126 en el consenso estricto se logra una considerable mejora en la resolución de la topología en aquella parte del árbol habiéndose resuelto la mayoría de sus relaciones internas (Fig. 9). Del mismo modo se consigue también un significativo incremento en los valores de soporte de Bremer particularmente en los nodos internos del clado Mesoeucrocodylia.

Con el fin de evaluar la pertenencia de estos restos postcraneos con otros taxones ya conocidos de la Formación Los Colorados se estimó cuantos pasos extra se requiere para recuperar al espécimen PULR-V126 como un integrante más dentro del clado Protosuchidae, pero evaluado en tres posiciones distintas. En una primera instancia es forzado como taxón hermano de clado formado por *Coloradisuchus* + *Protosuchus* + *Hemiprotosuchus*; mientras que en una segunda y tercera instancia es forzado como taxón hermano de *Coloradisuchus* y *Hemiprotosuchus*, respectivamente. Las posiciones alternativas previamente plateadas requieren un paso más (351 pasos) respecto al largo de los árboles óptimos. Con base en estos resultados interpretamos que con poca información se pueden producir grandes cambios en la posición filogenética de PULR-V126, así como verse asociado con taxones ya conocidos de la formación.

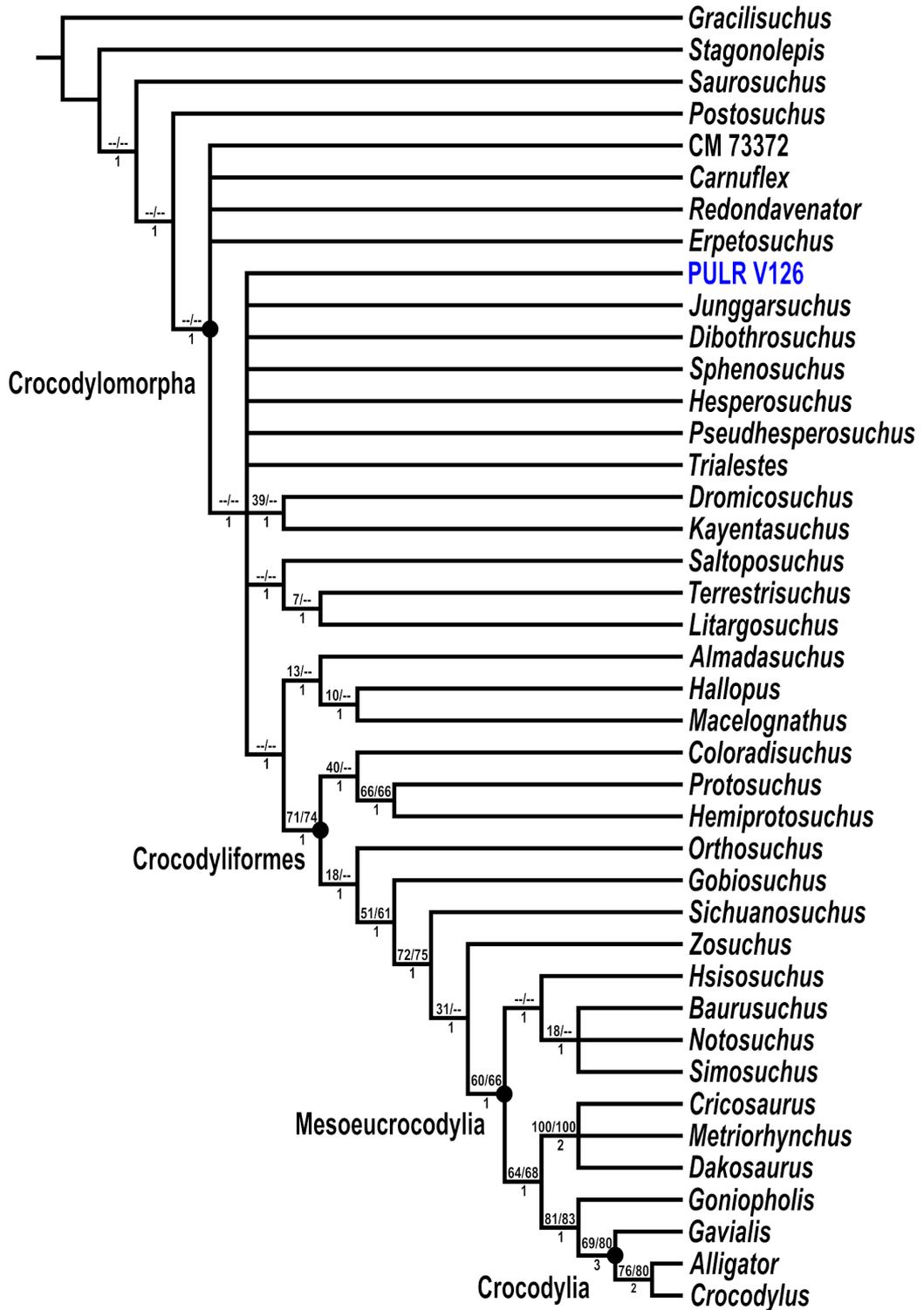


Fig. 8. Consenso estricto de los 30 árboles más parsimoniosos de 350 pasos (índice de consistencia = 0.457, índice de retención = 0.780) destacando la posición de PULR-V126 dentro de una gran politomía. Índice de Bremer debajo de las ramas y frecuencias de GC/absolutas de Bootstrap sobre las ramas.

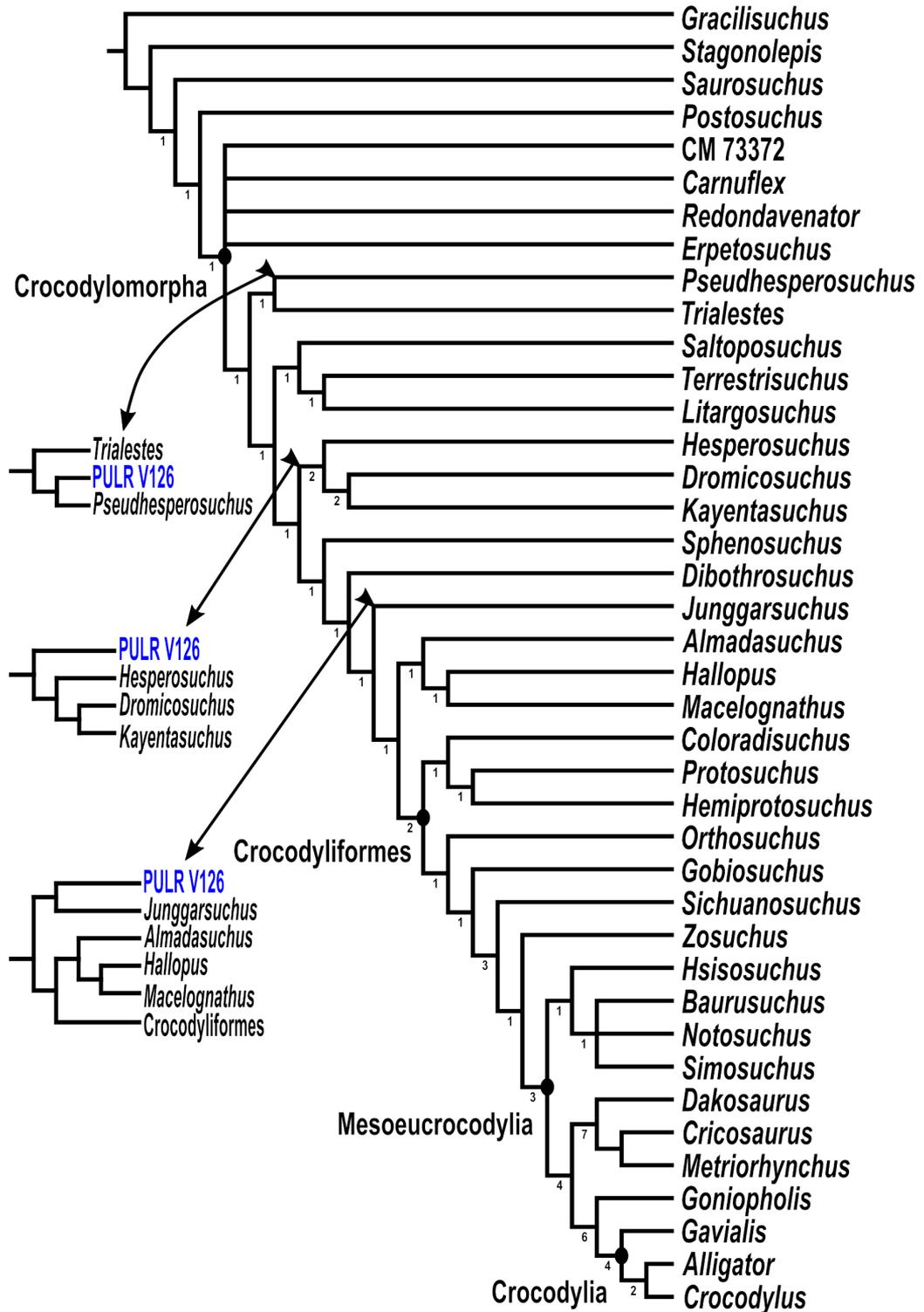


Fig. 9. Consenso estricto de los 30 árboles más parsimonioso excluyendo al espécimen PULR-V126 del consenso estricto. Las flechas indican las tres posiciones de PULR-V126 en los distintos arboles óptimos. Índice de Bremer debajo de las ramas.

## CONCLUSIONES

En este trabajo se dan a conocer nuevos materiales fósiles procedentes de la Formación Los Colorados (Triásico Tardío) y que en base al resultado filogenético obtenido como a algunos detalles anatómicos derivados de su descripción y comparación llegamos a la conclusión de que se trataría de un *Crocodylomorpha*. PULR-V126 representa un mosaico de rasgos morfológicos que permiten diferenciarlo de algunas especies entre los *Crocodylomorpha*. Asimismo, también muestra la presencia de un carácter diagnóstico interpretado como una autapomorfía y que podría sugerir la existencia de una posible nueva especie enriqueciendo aún más la fauna triásica de arcosaurios que dominó los ecosistemas continentales de la Provincia de La Rioja. Sin embargo, consideramos prudente no asignar estos restos a un nuevo taxón debido a lo escaso y fragmentario del material, la poca información estratigráfica y a su pobre preservación. La ausencia de caracteres informativos en PULR-V126 dentro de un marco filogenético, debido a su fragmentaria preservación, no permite determinar con precisión sus relaciones de parentesco con los restantes crocodylomorfos no crocodylomorfos. En virtud de esto el espécimen ha sido definido como un integrante más dentro del clado *Crocodylomorpha*, quedando expuesto a posibles modificaciones futuras como producto de la aparición de nuevos materiales que puedan aportar nueva información.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los curadores Drs. Emiliano Vaccari y Gabriela Cisterna del Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de La Rioja por permitirnos estudiar este material. Igualmente agradecemos al Dr. Lucas Fiorelli por coordinar la preparación y al técnico Sr. Sergio de la Vega del CRILAR (Centro Regional de Investigaciones Científicas y Transferencia Tecnológica), y al personal técnico del MACN (Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia") por realizar las tareas de preparación del material dejándolo en óptimas condiciones para su estudio. También agradecemos al Dr. Pablo Ortiz, curador de la colección de paleontología del Instituto Miguel Lillo de la Universidad Nacional de Tucumán (PVL), por dejarnos tener acceso a los ejemplares holotipo de tres especies de *Crocodylomorpha* ya conocidas y alojadas en dicha colección. Extendemos nuestro agradecimiento a los revisores los Drs.

Felipe Montefeltro, Federico Agnolín y Agustín Martinelli por las sugerencias y aportes valiosos, que contribuyeron a mejorar la calidad del trabajo. Esta es la contribución R-403 de JML al Instituto de Estudios Andinos Don Pablo Groeber. El presente estudio fue financiado por los proyectos ANPC y TPICT 2016-0267, 2019-0456 (JML), 2018-0717 (JBD).

**Información Suplementaria.** Matriz de datos filogenética en formatos NEXUS y TNT se encuentran disponibles en <https://zenodo.org/record/6282147#.Yhj0ypavFPY>.

## REFERENCIAS

- Abdala, F. & S. Bertelli. 2017. Vertebrados fósiles del Mesozoico del noroeste argentino. En: C.M. Muruaga y P. Grosse (eds.), *Ciencias de la Tierra y Recursos Naturales del NOA. Relatorio del XX Congreso Geológico Argentino*, pp. 707–729, San Miguel de Tucumán. ISBN 978-987-42-6666-8
- Arcucci, A.B., C.A. Marsicano & A.T. Caselli. 2004. Tetrapod association and palaeoenvironment of the Los Colorados Formation (Argentina): a significant sample from western Gondwana at the end of the Triassic. *Geobios* 37: 557–568.
- Baczko, M.B.von & M.D. Ezcurra. 2013. Ornithosuchidae: a group of Triassic archosaurs with a unique ankle joint; pp. 187–202. In: S.J. Nesbitt, J.B. Desojo and R.B. Irmis (eds.), *Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and Their Kin. Special Publications of the Geological Society of London* 379, pp 187–202.
- Baczko, M.B.von, J.B. Desojo & D. Ponce. 2020. Postcranial anatomy and osteoderm histology of *Riojasuchus tenuisiceps* and a phylogenetic update on Ornithosuchidae (Archosauria, Pseudosuchia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 39 (5): e1693396. DOI: <https://doi.org/10.1080/02724634.2019.1693396>.
- Bakker, R.T. 1977. *Patterns of Evolution as illustrated by the Fossil Record* (ed. Hallan, A.) Elsevier, Amsterdam pp 439–468.
- Benton, M.J. & J.M. Clark. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. In: M.J. Benton (ed.), *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*, Volume 1: Amphibians, Reptiles, Birds, pp. 295–338. Oxford: Clarendon Press.
- Benton, M.J., V.P. Tverdokhlebov & M.V. Surkov. 2004. Ecosystem remodelling among vertebrates at the Permian-Triassic boundary in Russia. *Nature* 432: 97–100.
- Bonaparte, J.F. 1969. Dos nuevas 'faunas' de reptiles Triásicos de Argentina. *I International Gondwana Symposium* 1967, pp 283–306. Mar del Plata, Unesco
- Bonaparte, J.F. 1972. Los tetrápodos del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triásico Superior). I parte. *Opera Lilloana* 22: 1–183.

- Bonaparte, J.F. 1973. Edades/Reptil para el Triásico de Argentina y Brasil. *Actas V Congreso Geológico Argentino* 3: 93–129.
- Bonaparte, J.F. 1981. Descripción de *Fasolasuchus tenax* y su significado en la sistemática y evolución de los Thecodontia. *Revista del Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia* 3: 55–101.
- Bossi, G.E. 1970. Asociaciones mineralógicas de las arcillas en la cuenca de Ischigualasto-Ischichuca. Parte II: perfiles de la Hoyada de Ischigualasto. *Acta Geológica Lilloana* 11: 75–100.
- Bracco, A., A. Sopena & Y. Sánchez-Moya. 1996. Sedimentología de la Formación Los Colorados, Triásico superior de San Juan (Argentina). *Tomo Extraordinario* 125: 286–290. Aniversario de la Real Sociedad Española de Historia Natural.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10 (3): 295–304.
- Brochu, C.A. 1992. Ontogeny of the postcranium in crocodylomorph archosaurs. Masters thesis, Geological Sciences, University of Texas at Austin, Texas.
- Brochu, C.A. 1996. Closure of neurocentral sutures during crocodylian ontogeny; implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16 (1): 49–62.
- Brochu, C.A. 2003. Phylogenetic approaches toward crocodylian history. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 31:357–397.
- Brusatte, S.L., M.J. Benton, M. Ruta & G.T. Lloyd. 2008. Superiority, competition, and opportunism in the evolutionary radiation of dinosaurs. *Science* 321: 1485–1488.
- Brusatte, S.L., S.J. Nesbitt, R.B. Irmis, R.J. Butler, M.J. Benton & M.A. Norell. 2010. The origin and early radiation of dinosaurs. *Earth Science Reviews* 101: 68–100.
- Buckley, G.A., C.A. Brochu, D.W. Krause & D. Pol. 2000. A pug-nosed crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature* 405: 941–944.
- Carrano, M.T. & J.R. Hutchinson. 2002. Pelvic and hindlimb musculature of *Tyrannosaurus rex* (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Morphology*, 253 (3): 207–228.
- Carvalho, I.S., A.C. Campos & P.H. Nobre. 2005. *Baurusuchus salgadoensis*, a new Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Cretaceous), Brazil. *Gondwana Research* 8: 11–30.
- Caselli, A.T., C.A. Marsicano & A.B. Arcucci. 2001. Sedimentología y paleontología de la Formación Los Colorados, Triásico Superior (provincias de La Rioja y San Juan, Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 56: 171–188.
- Chen, Z.Q. & M.J. Benton. 2011. The timing and pattern of biotic recovery following the end-Permian mass extinction. *Nature Geoscience* 5: 375–383; DOI: <https://doi.org/10.1038/NNGEO1475>.
- Clark, J.M. 1986. Phylogenetic relationships of the crocodylomorph archosaurs, Ph.D. Dissertation. University of Chicago, Chicago, 556 p.
- Clark, J.M., L. Jacobs & W. Downs. 1989. Mammal-like dentition in a Mesozoic crocodylian. *Science* 244: 1064–1066.
- Clark, J.M. 1994. Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. In: N.C. Fraser & H.-D. Sues (eds.), *In the Shadow of Dinosaurs*, pp. 84–97, Cambridge University Press, New York.
- Clark, J.M., H.-D. Sues & D.S. Berman. 2001. A new specimen of *Hesperosuchus agilis* from the Upper Triassic of New Mexico and the interrelationships of basal crocodylomorph archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20 (4): 683–704.
- Clark, J.M. & H.-D. Sues. 2002. Two new basal crocodylomorph archosaurs from the Lower Jurassic and the monophyly of the Sphenosuchia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136: 77–95.
- Clark, J.M., X. Xu, C.A. Forster & Y. Wang. 2004. A Middle Jurassic ‘sphenosuchian’ from China and the origin of the crocodylian skull. *Nature* 430: 1021–1024.
- Colbert, E.H. & C.C. Mook. 1951. The ancestral crocodylian *Protosuchus*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 97 (3): 143–182.
- Colbert, E.H. 1952. A pseudosuchian reptile from Arizona. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 99: 564–592.
- Cope, E.D. 1869. Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia and Aves of North America. *Transactions of the American Philosophical Society*, New Series 14: 1–252.
- Crush, P.J. 1984. A late Upper Triassic sphenosuchid crocodylian from Wales. *Palaeontology* 27 (1): 131–157.
- Desojo, J.B. & A.M. Báez. 2005. El esqueleto postcraniano de *Neoaetosauroides* (Archosauria: Aetosauria) del Triásico Superior del centro-oeste de Argentina. *Ameghiniana*, 42 (1): 115–126.
- Desojo, J.B. & M.D. Ezcurra. 2016. Triassic pseudosuchian archosaurs of South America. *Historia evolutiva y paleobiogeografía de los vertebrados de América del Sur* 6: 57–66.
- Desojo, J.B., L.E. Fiorelli, M.D. Ezcurra, A.G. Martirelli, J. Ramezani, Á.A.S. Da Rosa, M.B. von Baczko, M.J. Trotteyn, F.C. Montefeltro, M. Ezpeleta & M.C. Langer. 2020. The Late Triassic Ischigualasto Formation at Cerro Las Lajas (La Rioja, Argentina): fossil tetrapods, high-resolution chronostratigraphy, and faunal correlations. *Scientific Reports* 10: 12782. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-020-67854-1>
- Drymala, S.M. & L.E. Zanno. 2016. Osteology of *Carnufex carolinensis* (Archosauria: Pseudosuchia) from the Pekin Formation of North Carolina and Its Implications for Early Crocodylomorph Evolution. *PLoS ONE* 11 (6): e0157528. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0157528>
- Efron, B. 1979. Bootstrap methods: another look at the jackknife. *The Annals of Statistics*. 7: 1–26.
- Ezcurra, M.D., A. Lecuona & R.B. Irmis. 2008. A review of the archosaur *Trialetes romeri* (Suchia, Crocodylomorpha) from the Upper Triassic Ischigualasto Formation of Argentina. *III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, Libro de Resúmenes*: 88.
- Ezcurra, M.D., M.J. Trotteyn, L.E.M. Fiorelli, M.B. von Baczko, J.R.A. Taborda, M. Iberlucea & J.B. Desojo

- jo. 2014. The oldest rhynchosaur from Argentina: a Middle Triassic rhynchosaurid from the Chañares Formation (Ischigualasto-Villa Unión Basin, La Rioja Province). *Paläontologische Zeitschrift* 88: 453–460.
- Ezcurra, M.D. 2016. The phylogenetic relationships of basal archosauromorphs, with an emphasis on the systematics of proterosuchian archosauriforms. *PeerJ* 4: e1778.
- Ezcurra, M.D., L.F. Fiorelli, A.G. Martinelli, S. Rocher, M.B. von Baczko, M. Ezpeleta, J.R.A. Taborda, E.M. Hechenleitner, M.J. Trotteyn & J.B. Desojo. 2017. Deep faunistic turnovers preceded the rise of dinosaurs in southwestern Pangea. *Nature Ecology and Evolution* 1: 1477–1483.
- Ezcurra, M.D., F.C. Montefeltro, F.L. Pinheiro, M.J. Trotteyn, A.R. Gentil, O.E.R. Lehmann & L.A. Pradelli. 2020. The stem-archosaur evolutionary radiation in South America, *Journal of South American Earth Sciences*, 105: 102935 DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102935>.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39 (4): 783–791.
- Gauthier, J.A. & K. Padian. 1985. Phylogenetic, functional, and aerodynamic analyses of the origin of birds and their flight. In M.K. Hecht, J.H. Ostrom, G. Viohl & P. Wellnhofer (eds). *The beginnings of birds*, pp.185–197. Freunde des Jura Museum, Eichstatt.
- Göhlich, U.B., L.M. Chiappe, J.M. Clark & H.-D. Sues. 2005. The systematic position of the Late Jurassic alleged dinosaur *Macelognathus* (Crocodylomorpha: Sphenosuchia). *Canadian Journal of Earth Sciences* 42: 307–321.
- Goloboff, P.A., J.S. Farris, M. Källersjö, B. Oxelman & C.A. Szumik. 2003. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics* 19 (4): 324–332.
- Goloboff, P.A., J.S. Farris & K.C. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24 (5): 774–786.
- Goloboff, P.A. & S.A. Catalano. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* 32 (3): 221–238.
- Hay, O.P. 1930. Second bibliography and catalogue of the fossil vertebrata of North America. Carnegie Institute, Washington, DC, 1074 pp.
- Hoffstetter, R. & J.P. Gasc 1969. Vertebrae and ribs of modern reptiles. In: C. Gans (eds.), *Biology of the Reptilia* 1, Morphology A, pp. 201–310 Academic Press, New York.
- Hoffstetter, R. & J.P. Gasc 1973. Vertebrae and ribs of modern reptiles. In: C. Gans & T. Parsons, (eds.), *Biology of Reptilia* 1: pp. 201–233 Academic Press, New York.
- Hutchinson, J.R. 2001a. The evolution of pelvis osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zoological Journal of the Linnean Society* 131: 123–168.
- Hutchinson, J.R. 2001b. The evolution of femoral osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zoological Journal of the Linnean Society* 131 (2): 169–197.
- Irmis, R.B., S.J. Nesbitt & H.-D. Sues. 2013. Early Crocodylomorpha. In: Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin. S.J. Nesbitt, J.B. Desojo & R.B. Irmis (eds.). *Geological Society, London, Special Publications*, 379: 275–302.
- Jablonski, D., K. Roy, J.W. Valentine, R.M. Price & P.S. Anderson. 2003. The impact of the pull of the recent on the history of bivalve diversity. *Science* 300: 1133–1135.
- Joachimski, M.M., X. Lai, S. Shen, H. Jiang, G. Luo, B. Chen, J. Chen & Y. Sun. 2012. Climate warming in the latest Permian and the Permian–Triassic mass extinction. *Geology* 40: 195–198.
- Kent, D.V., P.S. Malnis, C.E. Colomby, O.A. Alcober & R.N. Martínez. 2014. Age constraints on the dispersal of dinosaurs in the Late Triassic from magnetostratigraphy of the Los Colorados Formation (Argentina). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111: 7958–7963.
- Krebs, B. 1974. Die Archosaurier. *Naturwissenschaften*, 61: 17–24.
- Langer, M.C., M.D. Ezcurra, J. Bittencourt & F.E. Novas. 2010. The origin and early evolution of dinosaurs. *Biological Reviews* 85 (1): 55–110.
- Langston, W. 1973. The crocodylian skull in historical perspective. In: C. Gans, T. Parsons (eds.). *Biology of the Reptilia* 4, pp. 263–284, Academic Press, London.
- Learidi, J.M., D. Pol, F.E. Novas & M. Suárez-Riglos. 2015. The postcranial anatomy of *Yacarerani boliviensis* and the phylogenetic significance of the notosuchian postcranial skeleton. *Journal of Vertebrate Paleontology* 35 (6): e995187. DOI: <https://doi.org/10.1080/02724634.2014.995187>.
- Learidi, J.M., D. Pol & J.M. Clark. 2017. Detailed anatomy of the braincase of *Macelognathus vagans* Marsh, 1884 (Archosauria, Crocodylomorpha) using high resolution tomography and new insights on basal crocodylomorph phylogeny. *PeerJ* 5: e2801. DOI: <https://doi.org/10.7717/peerj.2801>.
- Learidi, J.M., I. Yañez & D. Pol. 2020. South American Crocodylomorphs (Archosauria; Crocodylomorpha): A review of the early fossil record in the continent and its relevance on understanding the origins of the clade. *Journal of South American Earth Sciences* 104: 1–15.
- Lecuona, A., M.D. Ezcurra & R.B. Irmis. 2016. Revision of the early crocodylomorph *Trialetes romeri* (Archosauria, Suchia) from the lower Upper Triassic of Ischigualasto Formation of Argentina: one of the oldest-known crocodylomorphs. *Papers in Palaeontology* 2 (4): 585–622.
- Long, R.A. & P.A. Murry. 1995. Late Triassic (Carnian and Norian) tetrapods from the southwestern United States. *New Mexico Museum of Natural History and Science* 4: 1–254.
- López-Gamundí, O.R., I.S. Espejo, P.J. Conaghan & C.M. Powell. 1994. Southern South America. En: Permian-Triassic Pangean Basins and Foldbelts along the Panthalassan Margin of Gondwanaland, pp. 281–329. J.J. Veevers & C.M. Powell (eds.).

- Memoir of the Geological Society of America* 184.
- Maddison, W.P. & D.R. Maddison. 2018. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. *Versión* 3.51. <http://www.mesquiteproject.org>
- Mancuso, A.C. & A.T. Caselli. 2012. Paleolimnology evolution in rift basins: the Ischigualasto-Villa Unión Basin (Central-Western Argentina) during the Triassic. *Sedimentary Geology* 275: 38–54.
- Mancuso, A.C., L.C. Gaetano, J.M. Leardi, F. Abdala & A.B. Arcucci. 2014. The Chañares Formation: a window to a Middle Triassic tetrapod community. *Lethaia* 47: 244–265.
- Marsicano, C.A., R.B. Irmis, A.C. Mancuso, R. Mundile & F. Chemale. 2016. The precise temporal calibration of dinosaur origins. *Proceedings of the National Academy of Science* 113: 509–513.
- Martinelli, A.G. & G.W. Rougier. 2007. On *Chalimania musteloides* Bonaparte (Cynodontia, Trithelodontidae) and the phylogeny of the Ictidosauria. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27 (2): 442–460.
- Martínez, R.N., P.C. Sereno, O.A. Alcober, C.E. Colombi, P.R. Renne, I.P. Montañez & B.S. Currie. 2011. A basal dinosaur from the dawn of the dinosaur era in southwestern Pangea. *Science* 331: 206–210.
- Martínez, R.N., O.A. Alcober & D. Pol. 2018. A new protosuchid crocodyliform (Pseudosuchia, Crocodylomorpha) from the Norian Los Colorados Formation, northwestern Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 38 (4): 1–12.
- Mook, C.C. 1921. Notes on the postcranial skeleton in the Crocodylia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 44: 69–100.
- Müller, R.T., M.B. von Baczko, J.B. Desojo & S.J. Nesbitt. 2020. The first ornithosuchid from Brazil and its macroevolutionary and phylogenetic implications for Late Triassic faunas in Gondwana. *Acta Palaeontologica Polonica* 65 (1): 1–10
- Nesbitt, S.J. 2005. Osteology of the Middle Triassic pseudosuchian archosaur *Arizonasaurus babbitti*. *Historical Biology* 17: 19–47.
- Nesbitt, S.J. 2011. The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 352: 1–292.
- Novas, F.E., F.L. Agnólin, M.D. Ezcurra, R.T. Müller, A.G. Martinelli & M.C. Langer. 2021. Review of the fossil record of early dinosaurs from South America, and its phylogenetic implications. *Journal of South American Earth Sciences* 110: 103341. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103341>.
- O'Connor, P.M., J.J.W. Sertich, N.J. Stevens, E.M. Roberts, M.D. Gottfried, T.L. Hieronymus, Z.A. Jinnah, R. Ridgley, S.E. Ngasala & J. Temba. 2010. The evolution of mammal-like crocodyliforms in the Cretaceous Period of Gondwana. *Nature* 466: 748–751.
- Parrish, J.M. 1993. Phylogeny of the Crocodylotarsi, with reference to archosaurian and crurotarsan monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13 (3): 287–308.
- Peyer, K., J.G. Carter, H.-D. Sues, S.E. Novak & P.E. Olsen. 2008. A new suchian archosaur from the Upper Triassic of North Carolina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28 (2): 363–381
- Pol, D. & M.A. Norell. 2004. A new Crocodyliform from Zos Canyon, Mongolia. *American Museum Novitates* 3445: 1–36.
- Pol, D. 2005. Postcranial remains of *Notosuchus terrestris* Woodward (Archosauria: Crocodyliformes) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 42 (1): 21–38.
- Pol, D. & Z. Gasparini. 2007. Crocodyliformes. In: Z. Gasparini, L. Salgado, R.A. Coria (eds), *Patagonian fossil reptiles*, pp. 116–142. Indiana University Press, Bloomington.
- Pol, D. & Z. Gasparini. 2009. Skull anatomy of *Dakosaurus andiniensis* (Thalattosuchia: Crocodylomorpha) and the phylogenetic position of Thalattosuchia. *Journal of Systematic Palaeontology* 7: 163–197.
- Pol, D., J.M. Leardi, A. Lecuona & M. Krause. 2012. Postcranial anatomy of *Sebecus icaeorhinus* (Crocodyliformes, Sebecidae) from the Eocene of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32 (2): 328–354.
- Pol, D., O.W.M. Rauhut, A. Lecuona, J.M. Leardi, X. Xu & J.M. Clark. 2013. A new fossil from the Jurassic of Patagonia reveals the early basicranial evolution and the origins of Crocodyliformes. *Biological Reviews* 88: 862–872.
- Pol, D., P.M. Nascimento, A.B. Carvalho, C. Riccomini, R.A. Pires-Domingues & H. Zaher. 2014. A New Notosuchian from the Late Cretaceous of Brazil and the Phylogeny of Advanced Notosuchians. *PLoS ONE* 9 (4): e93105. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093105>
- Pol, D. & J.M. Leardi. 2015. Diversity patterns of Notosuchia (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) during the Cretaceous of Gondwana. In: M. Fernández & Y. Herrera (eds.), *Reptiles Extintos-Volumen en Homenaje a Zulma Gasparini. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 15 (1): 172–186.
- Pradelli, L.A., J.M. Leardi & M.D. Ezcurra. 2022. Body size disparity of the archosauromorph reptiles during the first 90 million years of their evolution. *Ameghiniana* 59 (1): 47–77.
- Ramos, V.A. & S.M. Kay. 1991. Triassic rifting and associated basalts in the Cuyo basin, central Argentina. In: R.S. Harmon & C.W. Rapela (eds.), *Andean Magmatism and Its Tectonic Setting*, pp. 79–61., *Geological Society of America, Special Paper* 265.
- Raup, D.M. 1972. Taxonomic diversity during the Phanerozoic. *Science* 177, 1065–1071.
- Reig, O.A. 1963. La presencia de dinosaurios sauriscios en los “Estratos de Ischigualasto” (Mesotriásico Superior) de las provincias de San Juan y La Rioja (República Argentina). *Ameghiniana* 3 (1): 3–20.
- Rogers, R.R., A.B. Arcucci, F. Abdala, P.C. Sereno, C.A. Forster & C.L. May. 2001. Paleoenvironment and taphonomy of the Chañares Formation tetrapod assemblage (Middle Triassic), northwestern Argentina: spectacular preservation in volcanogenic concretions. *Palaios* 16: 461–481.
- Romer, A.S. 1923. Crocodylian pelvic muscles and their avian and reptilian homologues. *Bulletin of the*

- American Museum of Natural History* 48: 533–551.
- Romer, A.S. 1956. The early evolution of land vertebrates. *Proceedings of the American Philosophical Society* 100: 157–167.
- Romer, A.S. & J.A. Jensen. 1966. The Chañares (Argentina). Triassic reptile fauna II. Sketch of the geology of the Río Chañares-Río Gualo region. *Breviora* 252: 1–20.
- Sepkoski Jr, J.J., R.K. Bambach, D.M. Raup & J.W. Valentine. 1981. Phanerozoic marine diversity and the fossil record. *Nature* 293, 435–437.
- Sereno, P.C. 2005. Stem Archosauria version 1.0. TaxonSearch. Available from: <http://www.taxonsearch.org/Archive/stem-archosauria-1.0.php> (accessed 25 October 2013)
- Sereno, P.C. & H.C.E. Larsson. 2009. Cretaceous Crocodyliforms from the Sahara. *ZooKeys* 28: 1–143.
- Smith, R.M.H. & J. Botha-Brink. 2014. Anatomy of a mass extinction: Sedimentological and taphonomic evidence for drought-induced die-offs at the Permian-Triassic boundary in the main Karoo Basin, South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 396: 99–118.
- Sterli, J., M.S. de la Fuente & G.W. Rougier. 2007. Anatomy and relationships of *Palaeochersis talampayensis*, a Late Triassic turtle from Argentina. *Palaeontographica Abteilung A* 281: 1–61.
- Stipanovic, P.N. & J.F. Bonaparte. 1972. Cuenca triásica de Ischigualasto-Villa Unión (Provincia de La Rioja y San Juan). In: A.F. Leanza (ed.), *Geología Regional Argentina*, pp. 507–536. Academia Nacional de Ciencias de Córdoba.
- Stipanovic, P.N. & J.F. Bonaparte. 1979. Cuenca triásica de Ischigualasto-Villa Unión (Provincia de La Rioja y San Juan). In: J.C. Turner (ed.), *Geología Regional Argentina*, pp. 523–575. Academia Nacional de Ciencias de Córdoba.
- Sues, H.-D., P.E. Olsen, J.G. Carter & D.M. Scott. 2003. A new crocodylomorph archosaur from the Upper Triassic of North Carolina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23 (2): 329–343.
- Trotteyn, M.J., J.B. Desojo & O.A. Alcober. 2011. Nuevo material postcraniano de *Saurosuchus galilei* Reig (Archosauria: Crurotarsi) del Triásico Superior del centro-oeste de Argentina. *Ameghiniana* 48 (1): 605–620.
- Uliana, M.A. & K.T. Biddle. 1988. Mesozoic-Cenozoic paleogeographic and geodynamic evolution of southern South America. *Revista Brasileira de Geociencias* 18: 172–190.
- Walker, A.D. 1970. A revision of the Jurassic reptile *Hallopus victor* (Marsh), with remarks on the classification of crocodyles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 257: 323–372.
- Walker, A.D. 1990. A revision of *Sphenosuchus acutus* Houghton, a crocodylomorph reptile from the Elliot Formation (late Triassic or early Jurassic) of South Africa. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* 330: 1–120.
- Weinbaum, J.C. 2013. Postcranial skeleton of *Postosuchus kirkpatricki* (Archosauria: Paracrocodylomorpha), from the upper Triassic of the United States. In: S.J. Nesbitt, J.B. Desojo & R.B. Irmis (eds.), *Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and Their Kin. Geological Society, London, Special Publications* 379: 525–553.
- Wilson, J.A. 1999. A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *Journal of vertebrate paleontology* 19 (4): 639–653.
- Wilson, J.A. 2012. New vertebral laminae and patterns of serial variation in vertebral laminae of sauropod dinosaurs. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*. 32 (7): 91–110
- Windholz, G.J. & I.A. Cerda. 2021. Paleohistology of two dicraeosaurid dinosaurs (Sauropoda; Diplodocoidea) from La Amarga Formation (Barremian-Aptian, Lower Cretaceous), Neuquen Basin, Argentina: Paleobiological implications. *Cretaceous Research* 128: 104965
- Wu, X.C., H.-D. Sues & A. Sun. 1995. A plant-eating crocodyliform reptile from the Cretaceous of China. *Nature* 376: 678–680.
- Zanno, L.E., S. Drymala, S.J. Nesbitt & V.P. Schneider. 2015. Early crocodylomorph increases top tier predator diversity during rise of dinosaurs. *Scientific Reports*, 5, 9276. DOI: <https://doi.org/10.1038/srep09276>.
- Zittel, K.A. von. 1887–1890. *Handbuch der Palaeontologie*. 1. Abteilung – *Palaeozoologie* 3 pp 900. R. Oldenbourg, Munich & Leipzig.

Doi: 10.22179/REVMACN.24.743

Recibido: 10-IX-2021

Aceptado: 4-III-2022

## Apéndice

Lista de caracteres utilizados en la matriz filogenética del presente trabajo (modificado de Leardi *et al.*, 2017).

1. El proceso posterodorsal del premaxilar se superpone a la superficie anterodorsal del maxilar (0) o el proceso dorsal del premaxilar vertical, fuertemente suturado al maxilar (1).
2. Porción facial del maxilar anterior al borde anterior de la fenestra antorbital de igual longitud o más larga que la porción posterior al borde anterior de la fenestra (0) o más corta que la porción posterior (1).
3. Los maxilares no se juntan en el paladar (0) o se juntan en el paladar para formar el paladar secundario anterior a la coana (1).
4. Yugal participa en el margen posterior de la fenestra antorbital (0) o es excluido por lagrimal o maxilar (1).
5. Proceso descendente del prefrontal ausente (0) o presente (1).
6. El proceso descendente del prefrontal no contacta con el paladar (0) o contacta con el paladar (1).
7. Prefrontal no subyacente al borde anterolateral del frontal en un grado significativo (0) o con un proceso posterior subyacente al frontal dorsal a la órbita (1).
8. Postfrontal presente (0) o ausente (1).
9. Superficie dorsal plana del frontal (0) o con cresta mediana longitudinal (1).
10. Escamoso que no sobresale significativamente de la región temporal lateral (0) o con una amplia expansión lateral que sobresale de la región temporal lateral (1).
11. Proceso descendente del escamoso anterior a cuadrante presente (0) o ausente (1).
12. Escamoso sin cresta en la superficie dorsal a lo largo del borde de la fosa supratemporal (0) o con cresta (1).
13. Borde lateral del escamoso sin (0) o con surco longitudinal (1).
14. Cuadradoyugal extendiéndose anterodorsalmente para contactar al postorbital (0) o no contactando al postorbital (1).
15. Cuadrado sin contacto con proótico (0) o contactando con proótico (1).
16. En presuntos adultos, parietales separados (0) la sutura interparietal parcialmente obliterada (1) o la sutura interparietal está ausente (2).
17. Borde posteroventral de los parietales que se extiende más de la mitad del ancho del occipucio (0) o menos de la mitad del ancho del occipucio (1).
18. Márgenes mediales de las fosas supratemporales en las superficies laterales de los parietales separados en la línea media por un área amplia y plana (0) o por una cresta sagital (que puede estar dividida por un surco mediano) (1).
19. Margen occipital de los parietales en forma de V en vista dorsal (0) o recto (1).
20. Exoccipitales ampliamente separados dorsal al foramen magnum (0) acercándose a la línea media sin contactar (1) o contactando debajo del supraoccipital (2). (Ordenado).
21. Proótico en contacto amplio con la superficie anterior del proceso paraoccipital (0) o sin contacto amplio (1).
22. Depresión para el antro mastoideo: ausente (0) presente en la superficie lateral de la cápsula proótica dorsal a ótica (1) o entrando profundamente en la proótica o conectándose entre sí a través del supraoccipital (2). (Ordenado).
23. Depresión para el receso timpánico posterior: ausente (0) depresión posterior a la fenestra oval en la superficie anterior del proceso paraoccipital (1) o penetrando al proótico y proceso paraoccipital (2). (Ordenado).
24. Proceso paraoccipital dorsoventralmente alto y claramente expandido distalmente (0) o proceso más estrecho dorsoventralmente, extremo distal solo ligeramente expandido (1).
25. Procesos basipterigoideos de basiesfenoides presentes (0) o ausentes (1).
26. Procesos basipterigoideos simples, sin gran cavidad (0) o muy expandidos, con gran cavidad (1).
27. Articular sin proyección dorsomedial posterior a la fosa glenoidea (0) o con proyección dorsomedial (1).
28. Borde posterior de los dientes maxilares y dentarios más posteriores cóncavos o rectos (0) o claramente convexos (1).
29. Coracoides subcircular en vista lateral (0) con proceso posglenoideo alargado y ahusado posteromedialmente (1) con proceso posteromedial extremadamente alargado (2) o con proceso ventromedial alargado expandido ventralmente (3).
30. Los extremos proximales de los metacarpianos se superponen (0) o se apoyan entre sí sin superponerse (1).
31. La cabeza proximal del fémur confluyente con la diáfisis (0) o con una cabeza distinta, dirigida medialmente separada de la diáfisis, que representa menos del 55% del ancho total (1) o la cabeza dirigida medialmente y proyecta más del 55% del ancho total (2). (Ordenado). [Modificado de Clark *et al.* (2004) agregando el estado de carácter 2].
32. Relación longitudinal entre tibia / fémur: menor que 1 (0) mayor que 1 (1).
33. Borde anterior de los osteodermos dorsales paramedianos rectos (0) o con proceso anterior (1).
34. Osteodermos dorsales paramedianos planos (0) o con una clara curvatura longitudinal cerca del borde lateral (1).
35. Cuerpo basiesfenoides de tamaño similar al basioccipital (0) o muy expandido con cavidades neumáticas (1).
36. El exoccipital no entra en contacto con el extremo distal del cuadrado (0) o entra en contacto con el cuadrado, encerrando la arteria carótida interna (1).
37. Yugal recto debajo de la fenestra infratemporal (0) o fuertemente arqueado dorsalmente (1).
38. Borde ventral de yugal plano o convexo (0) o con

- concauidad longitudinal (1).
39. Extremo lateral del proceso paraoccipital convexo (0) o cóncavo (1).
  40. La porción supratemporal del postorbital encuadra la esquina anterolateral del techo rectangular del cráneo (0) o postorbital con el borde oblicuo orientado anterolateralmente de modo que el techo del cráneo y la fenestra supratemporal se estrechan anteriormente (1).
  41. Repisa horizontal en la parte posterior de la fenestra supratemporal poco desarrollada o ausente (0) o bien desarrollada, que cubre 1/3 posterior de la fosa supratemporal (1).
  42. Porción occipital del parietal estrecha (0) o ancha (1).
  43. Foramen surangular ausente (0) o presente (1).
  44. El área de inserción del *M. pterygoideus posterior* en el angular no se extiende sobre la superficie lateral (0) o se extiende bien sobre la superficie lateral (1).
  45. Dientes maxilares anteriores de tamaño similar a los dientes posteriores (0) o mucho más grandes que los dientes posteriores (1).
  46. Fenestra cuadrado: ausente (0) presente pero pequeña (1) o presente pero grande (2). (Ordenado). [Modificado de Clark et al. (2004) añadiendo el estado de carácter 2].
  47. Superficie de centro vertebral anficélica (0) o procélica (1).
  48. Hipapófisis bien desarrolladas ausentes en las vértebras cervicales (0) o presentes (1).
  49. Zigapófisis de vértebras dorsales anteriores con orientación subvertical (0) u horizontal (1).
  50. Osteodermos presentes (0) o ausentes (1).
  51. Bordes anterior y posterior de la hoja escápula similares, relativamente estrecha (0) o borde anterior más cóncavo que posterior, mucho más ancha (1).
  52. Fosa glenoidea en la escápula orientada ventral o posteroventralmente (0) u orientada posterolateralmente (1).
  53. En el extremo distal de la ulna, articulación medial con el radial alargado no confluyente con la articulación distal con el ulnar (0) o articulaciones confluyentes, extremo distal ampliamente arqueado (1).
  54. El primer dedo de la manus se orienta ventralmente (0) o se orienta lateralmente, flexionándose hacia el dedo II (1).
  55. Primer metacarpiano similar en grosor al segundo metacarpiano o más grueso (0) o más delgado (1).
  56. (Pol et al., 2009: Carácter 125). Proceso posterodorsal de la premaxila: ausente (0) o presente que se extiende posteriormente en cuña entre el maxilar y la nasales (1).
  57. (Clark, 1994: Carácter 13). Contribución nasal al borde narial: sí (0) o no (1).
  58. (Clark, 1994: Carácter 66). Fosas nasales externas: divididas por un tabique (0) o confluyentes (1).
  59. (modificado de Clark, 1994: Carácter 6). Fosas nasales externas orientadas anterolateralmente o anteriormente (0) dorsalmente no separadas por la barra premaxilar del borde anterior del rostrum (1) o dorsalmente separadas por la barra premaxilar (2). (Ordenado).
  60. (modificado de Clark, 1994: Carácter 3). Proporciones del rostrum: oreinrostral estrecho (0) oreinrostral ancho (1) casi tubular (2) o platirostral (3). (Ordenado).
  61. (modificado de Clark, 1994: Carácter 79). Variación del tamaño de los dientes maxilares: ausente o una sola onda de variación de tamaño (0) o dientes maxilares agrandados y curvados en dos ondas (festoneados) (1).
  62. (Pol et al., 2009: Carácter 139). Superficie externa del maxilar y del premaxilar: con un solo plano orientado lateralmente (0) o con la región ventral orientada lateralmente y la región dorsal orientada dorsolateralmente (1).
  63. (Clark, 1994: Carácter 67). Fenestra antorbital: tan grande como la órbita (0) aproximadamente la mitad del diámetro de la órbita (1) mucho más pequeña que la órbita (2) o ausente (3). (Ordenado).
  64. (modificado de Clark, 1994: Carácter 1). Superficie externa de los huesos craneales dorsales: lisa (0) ligeramente surcada (1) y muy ornamentada con fosas y surcos profundos (2). (Ordenado).
  65. (Clark, 1994: Carácter 21). Frontales: pareados (0) no pareados (1).
  66. (Clark, 1994: Carácter 24). Superficie dorsal del techo supratemporal: compleja (0) o “tabla craneal” desarrollada dorsalmente plana, con el postorbital y el escamoso con repisas planas que se extienden lateralmente más allá del contacto del cuadrado (1).
  67. (Clark, 1994: Carácter 37). Palatinos: no se juntan en el paladar por debajo del pasaje narial (0) forman repisas palatinas que no se juntan (1) o se juntan ventralmente al pasaje narial, formando parte del paladar secundario (2). (Ordenado).
  68. (modificado de Clark, 1994: Carácter 39). Apertura de la coana: continua con la superficie ventral del pterigoides, excepto los bordes anterior y anterolateral (0) o se abre en el paladar a través de una depresión profunda en la línea media (surco coanal) (1).
  69. (modificado de Clark, 1994: Carácter 42 de Ortega et al., 2000: Carácter 139). Depresión en el paladar pterigoides primario posterior a la coana: ausente o de tamaño moderado, siendo más estrecha que la barra palatina (0) o más ancha que la barra palatina (1).
  70. (Clark, 1994: Carácter 38). Pterigoides: restringido al paladar y al suspensorio, articulaciones con cuadrado y superposición basiesfenoides (0) o pterigoides se extiende dorsalmente para entrar en contacto con el laterosfenoides y formar el borde ventrolateral del foramen trigémino, fuertemente suturado al cuadrado y laterosfenoides (1).
  71. (Clark, 1994: Carácter 43). Pterigoides: forman la mitad posterior de la abertura coanal (0) o encierran completamente la coana (1).
  72. (Clark, 1994: Carácter 41). Pterigoides posteriores a las coanas: separados (0) o fusionados (1).
  73. (Pol et al., 2009: Carácter 133). Proceso anterior agudo del ectopterigoideo que se proyecta a lo largo de la superficie medial del yugal: desarrollado (0) o

- reducido o ausente (1).
74. (Pol *et al.*, 2013). Fenestra posttemporal: grande y encerrada por el parietal, el escamoso y el exoccipital, bien separada del supraoccipital (0) o grande y encerrada por el escamoso y el exoccipital, con su extremo medial situado cerca del borde lateral del supraoccipital (1) o pequeña y con el supraoccipital participando de su margen medial (2). (Ordenado).
75. (Pol *et al.*, 2013). Concavidad subtriangular ubicada en la superficie posterolateral del escamoso, ubicada posteriormente al receso de la repisa ótica y anterolateralmente del proceso paraoccipital: ausente (0) o presente (1).
76. (Pol *et al.*, 2013). Contacto del escamoso con la superficie posterodorsal del cuadrado que cierra posteriormente el receso ótico: ausente (0) o presente (1).
77. (Clark, 1994: Carácter 49). Cuadrado, escamoso y otoccipital: no se juntan para encerrar el pasaje craneocadrado (0) encierran el pasaje cerca del borde lateral del cráneo (1) o se juntan ampliamente lateral al pasaje (2). (Ordenado).
78. (Pol *et al.*, 2013). Margen lateral del escamoso-postorbital a lo largo de la barra temporal superior, convexo o recto (0) o lateralmente cóncavo (1).
79. (Ortega *et al.*, 2000: Carácter 75). Apertura anterior del temporoorbital en vista dorsal expuesta (0) o escondida en vista dorsal y superpuesta por el borde escamoso de la fosa supratemporal (1).
80. (Clark, 1994: Carácter 52). Trompas de Eustaquio: no encerradas entre el basioccipital y el basiesfenoides (0) o completamente encerradas (1).
81. (Clark, 1994: Carácter 56). Basiesfenoides: expuesto en la superficie ventral del basicráneo (0) o prácticamente excluido de la superficie ventral por el pterigoides y el basioccipital (1).
82. (modificado de Wu & Sues, 1996: Carácter 24 y Wu *et al.*, 1997: Carácter 124). Articulación de la mandíbula: situada a nivel del cóndilo basioccipital (0) por debajo del cóndilo basioccipital sobre el nivel de la fila de dientes inferior (1) o por debajo del nivel de la fila de dientes (2). (Ordenado).
83. (modificado de Clark, 1994: Carácter 77). Esplénial implicados en la sínfisis en vista ventral: no implicados (0) implicados ligeramente en la sínfisis (1) o ampliamente implicados (2). (Ordenado).
84. (Ortega *et al.*, 1996: Carácter 9). Exposición ventral de las esplenias: ausente (0) o presente (1).
85. (modificado de Clark, 1994: Carácter 71). Proceso retroarticular: muy corto y robusto proyectándose ventralmente (0) con una extensa superficie redondeada, ancha y plana (o ligeramente cóncava) proyectada posteroventralmente y orientada dorsomedialmente (1) posteriormente alargada, de forma triangular y orientada dorsalmente (2).
86. (modificado de Clark, 1994: Carácter 83 por Ortega *et al.*, 2000: Carácter 121). Longitud del coracoides: hasta dos tercios de la longitud de la escápula (0) o de longitud inferior a la de la escápula (1).
87. (modificado de Benton & Clark, 1988: Carácter e). Radial: no alargada (0) alargada (1) o muy alargada, siendo al menos el 30% de la longitud del húmero o del fémur (2). (Ordenado).
88. (modificado de Clark, 1994: Carácter 85). Expansión distal del pubis: ausente (0) o presente, extremo distal marcadamente expandido (1).
89. (Clark, 1994: Carácter 86). Pubis: forma la mitad anterior del borde ventral del acetábulo (0) o pubis parcial o completamente excluido del acetábulo por el proceso anterior del isquion (1).
90. (Pol *et al.*, 2013). Eje largo de la cabeza femoral y eje que une los cóndilos fibular y medial en el extremo femoral distal: formando un ángulo de 10 grados o más (0) o paralelos entre sí (1).
91. (Pol *et al.*, 2013). Trocánter menor (cresta trocántérica) en el fémur proximal anterolateral: presente como una cresta larga (0), trocánter ausente con/sin una cicatriz distintiva para la fijación muscular (1).
92. (Pol *et al.*, 2013). Trocánter pseudointerno (sensu 36) en el fémur proximal posterolateral para la inserción del músculo *M. pubo-ischio-femoralis externus* (PIFE): ausente (0) presente (1).
93. (Pol *et al.*, 2013). Desarrollo del cuarto trocánter, como una protuberancia ancha (0) o como una cresta afilada (1).
94. (modificado de Leardi *et al.*, 2017: Carácter 94 por Pol *et al.*, 2013). Desarrollo de los cóndilos distales: cóndilo lateral al mismo nivel que el cóndilo medial (0) o cóndilo lateral más distal que el cóndilo medial (1).
95. (modificado de Clark, 1994: Carácter 97 por Ortega *et al.*, 2000: chars. 107 y 108). Filas de osteodermos dorsales: dos filas paralelas (0) más de dos filas (1).
96. (Pol *et al.*, 2013). Sutura basiesfenoides-exoccipital: ausente (0) o sutura interdigitada lateral a los forámenes de Eustaquio laterales.
97. (NUEVO) Supraoccipital: fusionado con el exoccipital (0) o, como una osificación separada (1).
98. (NUEVO) Forma supraoccipital: estrecha, siendo dorsoventralmente más alta que lateromedialmente ancha (0) o, ancha, siendo lateromedialmente más ancha que dorsoventralmente alta (1).
99. (modificado de Clark, 1986). Contacto cuadrado-laterosfenoides: ausente (0) o, presente (1).
100. (NUEVO) Cavidades basioccipitales: ausentes (0) o, presentes como forámenes pareados situados en una depresión profunda mediana en la superficie ventral del hueso (1).
101. (NUEVO) Longitud del proceso posterodorsal del postorbital: corta, no llega a la mitad de la fenestra supratemporal (0) o, larga, sobrepasa la mitad de la fenestra supratemporal (1).
102. (NUEVO) Fenestra cuadrangular: con participación del cuadradoyugal (0) o, exclusivamente limitada por el cuadrado (1).
103. (Clark, 1994). Número de fenestras en el cuadrado: una (0) o más de una (1).
104. (NUEVO) Proótico: expuesto en vista dorsal, en la fosa supratemporal (0) o no expuesto en vista dorsal (1).
105. (NUEVO) Salida de los nervios craneales IX-XI: salen del basicráneo ventromedialmente (0) o, a través de un foramen común en la región ventro-

- medial del proceso paraoccipital (foramen del vago) (1).
106. (NUEVO) Láminas postzigodiapofiseal en las vértebras cervicales posteriores y dorsales anteriores: ausentes o bajas (0) o bien, presentes como láminas afiladas que delimitan una fosa posterior a ellas en el arco neural (1).
107. (NUEVO) Longitud del radio: más corto que el húmero (0) o, más largo que el húmero (1).
108. (NUEVO) Proceso próximomedial del radial: ausente (0) o, presente (1).
109. (modificado de Clark, 1986; Sereno & Wild, 1992; Nesbitt, 2011). Proceso anterior del escamoso: alargado, menos de un tercio de la anchura lateromedial de la fosa supratemporal (0) transversalmente ancho, más de un tercio de la anchura de la fosa supratemporal (1) o, muy ancho, tan ancho como la anchura de la fosa supratemporal.
110. (modificado de Nesbitt, 2011). Extensión lateral de los procesos paraoccipitales: termina lateral al borde lateral de la fenestra supratemporal (incluyendo la fosa) (0) o, termina medial al margen del borde de la fenestra supratemporal (1).
111. (modificado a partir de Nesbitt, 2011). Extremo anterior del dentario: afilado en punta (0) o, expandido dorsalmente, formando un distintivo escalón (1).
112. (Parrish, 1994). Parte anterior del dentario: tiene dientes (0) o, desdentado (1).
113. (modificado de Nesbitt, 2011). Proceso acromial de la escápula: en el mismo plano de la superficie proximal de la escápula (0) o, claramente elevado, formando un escalón abrupto entre la hoja escapular y el extremo proximal de la escápula (1).
114. (Nesbitt, 2011). Borde posteroventral del coracoides: liso (0) o, con un surco (1).
115. (NUEVO) Contribución escapular a glenoidea: menor que la contribución coracoides (0) o, igual o mayor que la contribución coracoides (1).
116. (Nesbitt, 2011) Cabeza proximal del húmero: confinada en la superficie proximal (0) o, expandida posteriormente y en forma de gancho (1).
117. (modificado de Wu, Sues & Dong, 1997). Proceso del olecranon en la ulna: presente (0) o, ausente o muy bajo (1).
118. (NUEVO) Proceso proximolateral de la ulna: situada en el punto medio de la superficie proximolateral de la ulna (0) o, desplazada anteriormente, a nivel del proceso anterior de la ulna (1).
119. (Nesbitt, 2011). Extremo distal de la ulna: anteroposteriormente comprimido o redondeado (0) o, con expansión anterior (1).
120. (modificado de Clark, Sues & Berman, 2001). Configuración de los metacarpianos II-V: extendidos (0) o, compactos (1).
121. (modificado de Nesbitt, 2011). Cresta orientada dorsoventralmente dorsal a la cresta supraacetabular: ausente (0) o presente (1).
122. (modificado de Galton, 1976; Clark, 1986; entre otros). Proceso preacetabular del ilion: corto y no se extiende anteriormente al acetábulo (0) o alargado, pero más cortos que el proceso postacetabular (1).
123. (Benton & Clark, 1988). Orientación del ilion: orientación principalmente vertical (0°-20°) (0) o, ventrolateralmente desviado cerca de 45° (1).
124. (modificado de Nesbitt, 2011). Margen ventral del acetábulo: convexo (0) o, cóncavo (1).
125. (Nesbitt, 2011). Margen dorsal del ilion dorsal al borde supraacetabular: redondeado o agudo (0) o plano (1).
126. (forma modificada Sereno & Wild, 1992). Foramen obturador en el pubis: presente (0) o, ausente (1).
127. (modificado de Nesbitt, 2011). Contacto medial del isquion con su antímero: a lo largo de su margen medial, pero excluyendo el extremo proximal (0) o, restringido al borde medial de la parte distal (1).
128. (Nesbitt, 2011). Isquion, extremo distal: en forma de placa (0) o redondeado (1).
129. (Nesbitt, 2011). Fémur, pliegue proximal ("proximal fold"): ausente (0) o presente (1).
130. (Nesbitt, 2011). Fibula, extremo proximal: redondeado o elíptico (0) o comprimido mediolateralmente (1).
131. (Parrish, 1993). Dígito IV del pie, número de falanges: cinco (0) o, cuatro (1).
132. (modificado de Gauthier, 1986; Parrish, 1993). Dígito V del pie, número de falanges: una o más (0) o, ninguna (1).
133. (modificado de Clark, 1994). Muesca abierta ventralmente en el borde ventral del rostrum en el contacto premaxila-maxila: ausente (0) presente como una muesca (1) o presente como una muesca grande (2) o presente como una muesca cerrada ventralmente (o muy limitada en su borde ventral) (3).
134. (Nesbitt, 2011). Contacto nasal-frontal: transversal (0) o, los frontales se estrechan hasta un punto (1).
135. (Weinbaum & Hugerbühler, 2007). Ectopterigoides: cabeza única (0) o doble cabeza (1).
136. (Benton & Clark, 1988). Surco ectepicondilar: presente (0) o, ausente (1) (Benton & Clark, 1988). Este carácter ha sido utilizado en varios estudios sobre arcosaurios.
137. (modificado de Drymala & Zanno, 2016). Fosa antorbital: bien definida anterodorsalmente, pero no bien definida a lo largo de todo el proceso posterior del maxilar (0) bien definida, formando una circunferencia completa dentro de la fenestra antorbital (1).
138. (modificado de Drymala & Zanno, 2016). Radio, extremo proximal, proceso medial: ausente, dando al radio un aspecto simétrico en vista anterior (0) o presente, dando al radio un aspecto asimétrico en vista anterior (1).
139. (Carácter 233 por Nesbitt, 2011). Húmero, superficie articular proximal: continua con la cresta deltopectoral (0) o separada por un hueco de la cresta deltopectoral (1).

Referencias correspondientes a la lista de caracteres morfológicos.

- Benton, M.J. & J.M. Clark. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. In: M.J. Benton (ed.), *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*, Volume 1: Amphibians, Reptiles, Birds, pp. 295–338. Oxford: Clarendon Press.
- Clark, J.M. 1986. Phylogenetic relationships of the crocodylomorph archosaurs, Ph.D. Dissertation. University of Chicago, Chicago, 556 p.
- Clark, J.M. 1994. Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. In: N.C. Fraser & H.-D. Sues (eds.), *In the Shadow of Dinosaurs*, pp. 84–97, Cambridge University Press, New York.
- Clark, J.M., H.-D. Sues & D.S. Berman. 2001. A new specimen of *Hesperosuchus agilis* from the Upper Triassic of New Mexico and the interrelationships of basal crocodylomorph archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20 (4): 683–704.
- Clark, J.M., X. Xu, C.A. Forster & Y. Wang. 2004. A Middle Jurassic ‘sphenosuchian’ from China and the origin of the crocodylian skull. *Nature* 430: 1021–1024.
- Drymala, S.M. & L.E. Zanno. 2016. Osteology of *Carnufex carolinensis* (Archosauria: Pseudosuchia) from the Pekin Formation of North Carolina and Its Implications for Early Crocodylomorph Evolution. *PLoS ONE* 11 (6): e0157528. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0157528>
- Galton, P.M. 1976. Prosauropod dinosaurs (Reptilia: Saurischia) of North America. *Postilla* 169: 1–98.
- Gauthier, J.A. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. *Memoirs of the California Academy of Science* 8: 1–55.
- Leardi, J.M., D. Pol & J.M. Clark. 2017. Detailed anatomy of the braincase of *Macelognathus vagans* Marsh, 1884 (Archosauria, Crocodylomorpha) using high resolution tomography and new insights on basal crocodylomorph phylogeny. *PeerJ* 5: e2801. DOI: <https://doi.org/10.7717/peerj.2801>.
- Nesbitt, S.J. 2011. The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 352: 1–292.
- Ortega, F., A.D. Buscalioni & Z. Gasparini. 1996. Reinterpretation and new denomination of *Atacisaurus crassiproratus* (Middle Eocene; Issel, France) as cf. *Iberosuchus* (Crocodylomorpha, Metasuchia). *Geobios* 29 (3): 353–364.
- Ortega, F., Z. Gasparini, A.D. Buscalioni & J.O. Calvo. 2000. A new species of *Araripesuchus* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Lower Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20 (1): 57–76.
- Parrish, J.M. 1993. Phylogeny of the Crocodylotarsi, with reference to archosaurian and crurotarsan monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13 (3): 287–308.
- Parrish, J.M. 1994. Cranial osteology of *Longosuchus meadei* and the phylogeny and distribution of the Aetosauria. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14 (2): 196–209.
- Pol, D. & Z. Gasparini. 2009. Skull anatomy of *Dakosaurus andiniensis* (Thalattosuchia: Crocodylomorpha) and the phylogenetic position of Thalattosuchia. *Journal of Systematic Palaeontology* 7: 163–197.
- Pol, D., O.W.M. Rauhut, A. Lecuona, J.M. Leardi, X. Xu & J.M. Clark. 2013. A new fossil from the Jurassic of Patagonia reveals the early basicranial evolution and the origins of Crocodyliformes. *Biological Reviews* 88: 862–872.
- Sereno, P.C. & R. Wild. 1992. *Procompsognathus*: theropod, “thecodont” or both?. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12 (4): 435–458.
- Weinbaum, J.C. & A. Hungerbühler. 2007. A revision of *Poposaurus gracilis* (Archosauria: Suchia) based on two new specimens from the Late Triassic of the southwestern USA. *Palaöntologische Zeitschrift* 81 (2): 131–145.
- Wu, X.-C., & H.-D. Sues. 1996. Anatomy and phylogenetic relationships of *Chimaeresuchus paradoxus*, an unusual crocodyliform reptile from the Lower Cretaceous of Hubei, China. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16 (4): 688–702.
- Wu, X.-C., H.-D. Sues, & Z.-M. Dong. 1997. *Sichuanosuchus shuhanensis*: a new ? Early Cretaceous protosuchian (Archosauria: Crocodyliformes) from Sichuan (China), and the monophyly of Protosuchia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17 (1): 89–103.