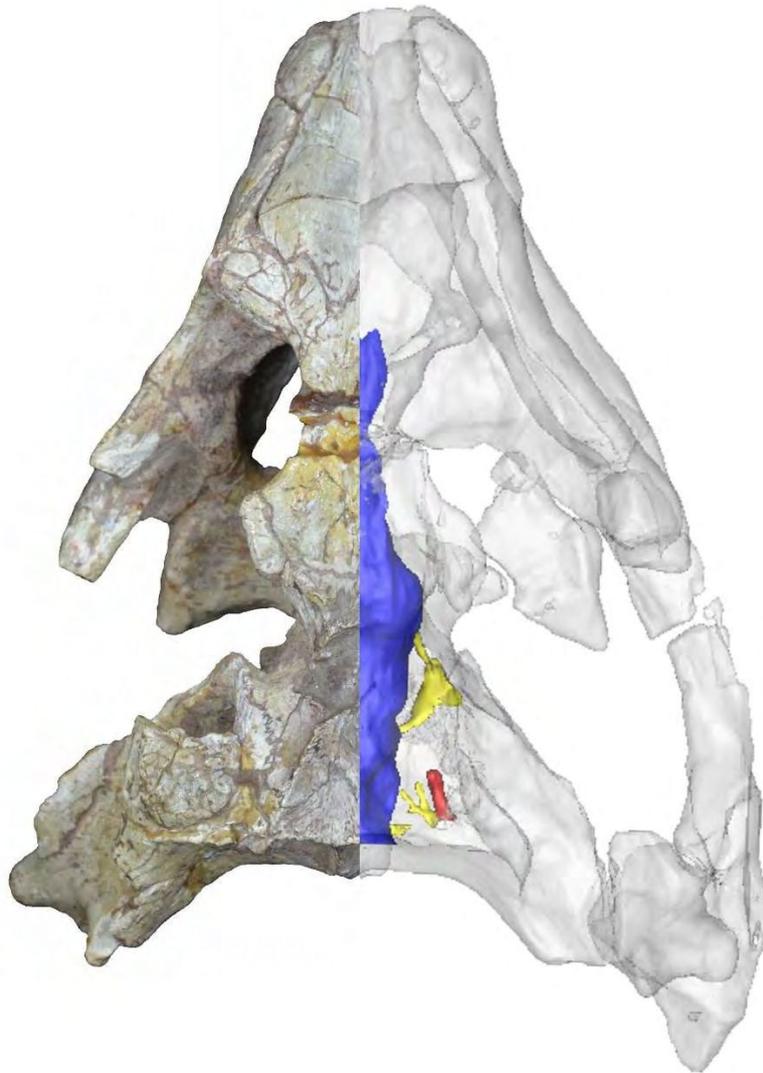


**Universidad Nacional de La Plata**

**Tesis Doctoral:**

**El neurocráneo de los notosúquios (Crocodyliformes)  
del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina  
(Patagonia, Argentina): morfología endocraneana y sus  
inferencias paleoneurológicas.**



**Lic. Francisco Barrios**

**2021**



**Universidad Nacional de La Plata  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo**

**El neurocráneo de los notosúquios (Crocodyliformes)  
del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina  
(Patagonia, Argentina): morfología endocraneana y sus  
inferencias paleoneurológicas.**

**Tomo I: Texto**

Tesis presentada para optar por el título de Doctor en Ciencias Naturales

Por

**Lic. Francisco Barrios**

**Directores de Tesis:**

Dra. Paula Bona (FCNyMLP – CONICET)

Dra. Ariana Paulina-Carabajal (INIBIOMA – CONICET)

**Abril, 2021**

**A mi familia por su apoyo incondicional.**

**A todas las instituciones involucradas.**

**A todos los pioneros en el estudio de los notosúquios.**

**A todos los pioneros en estudios paleoneurológicos en reptiles.**

*“As the Crocodile is known to be one of the most ancient types inhabiting this terraqueous globe, his development is full of interest in relation to those countless Reptilian forms that have succumbed to secular changes of the earth, and have ‘left neither son nor nephew’ in the regions where they once were dominant”.*

William Kitchen Parker (1823 – 1890)

(en *On the Structure and Development of the Skull in the Crocodilia*, 1883)

*“The only neurological character for which a correlation with behavioral capacity in different animals is supported by significant evidence is the total mass of tissue, or rather, the index of cephalization ... which seems to represent the amount of brain tissue in excess of that required for transmitting impulses to and from the integrative centers”.*

Karl Spencer Lashley (1890 – 1958)

(en *The Theory of Encephalization*, Harry J. Jerison, 1977)

## AGRADECIMIENTOS

En estas palabras quiero expresar mi agradecimiento a todas aquellas personas que formaron parte en las diferentes etapas del desarrollo de esta Tesis Doctoral, que estuvieron antes distintas consultas, se involucraron o colaboraron en distintos aspectos, tanto directa como indirectamente, académica e informalmente.

En primer lugar a mis Directoras de Tesis: Paula Bona (Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata-CONICET; Buenos Aires) y Ariana Paulina-Carabajal (primeramente Museo Carmen Funes de Plaza Huinul, Neuquén; Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente-CONICET, Bariloche, Río Negro), quienes confiaron y me propusieron el tema de estudio, me orientaron, me asesoraron y me acompañaron adecuadamente en las diferentes instancias del desarrollo de la Tesis. Mis mentoras, Pauli y Prem, dos personas queridas y conocedoras de la anatomía neurocraneana de reptiles con quienes me formé y estoy profundamente agradecido de conocer y de trabajar. Las charlas largas sobre estos y otros temas en mis visitas a Bariloche o en La Plata, contribuyeron enormemente en mi actual capacidad profesional. No solo en cuestiones académicas estuvieron presentes, sino también en cuestiones personales, por lo cual estoy más que agradecido. Pauli, gracias por confiar desde aquellas primeras intenciones de trabajo cuando aún estaba en Salta. Prem, gracias por involucrarte y ser también la mentora de todo esto. Por su acompañamiento, comprensión y paciencia en todo este trayecto, ¡Gracias Pauli y Prem!

Agradezco enormemente a las instituciones que financiaron, a través de Becas de Postgrado, el desarrollo de esta Tesis Doctoral: la Municipalidad de la ciudad de Plaza Huinul (gestión de Juan Carlos Giannattasio) y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Financiamiento que también permitió la capacitación profesional con la asistencia a cursos de postgrados, reuniones científicas, y visita a colecciones de museos del país. A la dirección de los museos que brindaron lugar de trabajo en diferentes etapas de esta Tesis Doctoral: Liliana Rickemberg y Rodolfo Coria del Museo Carmen Funes de Plaza Huinul (Neuquén) y Alberto Garrido del Museo Olsacher de Zapala (Neuquén). Agradecido por permitirme usar los recursos e instalaciones de dichas instituciones, con el fin de realizar la Tesis, como así también de formarme profesionalmente con la colaboración en las diferentes actividades de dichos museos, como ser actividades de divulgación, a la comunidad, de trabajos de campo.

A los responsables de las colecciones de museo visitados, que permitieron el acceso y estudios de especímenes allí resguardados: Jaime Powell y Pablo Ortíz (Instituto Miguel Lillo, Tucumán); Rodolfo Coria (Museo Carmen Funes, Neuquén); Fernando Novas y Federico Agnolín (Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires); Marcelo Reguero (Museo de La Plata, Buenos Aires); Alejandro Kramarz, Stella Álvarez y Martín Ezcurra (Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires); Alberto Garrido y Belén Boilini (Museo Olsacher de Zapala, Neuquén); Carlos Muñoz, Ignacio Cerda y Rodolfo García (Museo Provincial Carlos Ameghino, Río Negro); Leonardo Filippi (Museo Argentino Urquiza de Rincón de los Sauces, Neuquén); Jorge Calvo y Juan Mansilla (Centro Paleontológico Lago Los Barreales y Universidad Nacional del Comahue, Neuquén); Juan Canale (Museo Bachmann de El chocón, Neuquén); Pablo Chafraz (Museo Patagónico de Ciencias Naturales, Río Negro); Alexander Kellner (Universidade Federal do Rio de Janeiro, Brasil) y Julián Faivovich (Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires). Igualmente a Pablo Ortíz, Rodolfo Coria, Marcelo Reguero, Alejandro Kramarz, Alberto Garrido, Ignacio Cerda y Jorge Calvo que también autorizaron para algunos especímenes su preparación mecánica y Tomografía Computada.

A los técnicos y profesionales responsables de tomógrafo computados del área de diagnóstico por imágenes de diversas clínicas y hospitales del país, que permitieron desinteresadamente escanear numerosos especímenes, tanto fósiles como actuales, en el marco de esta Tesis Doctoral: equipo técnico del Hospital San Juan de Dios de La Plata (Buenos Aires); equipo técnico de la Clínica La Sagrada Familia (CABA); Gustavo Cuevas, Graciela Bianchi, Silvia Fasano, Eliana Guareschi y equipo técnico de la Clínica Moguillansky del Policlínico de Neuquén (Neuquén); Diego Leguiza y equipo técnico de la Clínica de Imágenes de Neuquén (Neuquén); equipo técnico del Instituto Otorrinolaringológico (CABA); equipo técnico del CIMED-Diagnóstico por Imágenes de La Plata (Buenos Aires); Jorge Matayaschi de la Clínica Zapala (Neuquén); y equipo técnico del MATSA-Diagnóstico por Imágenes de San Miguel de Tucumán (Tucumán).

A diferentes colegas, cercanos como del extranjero, que colaboraron en el desarrollo de esta Tesis Doctoral facilitando información publicada como inédita, propia o de terceros, material fotográfico y/o Tomografía Computada de su propiedad, por todo esto estoy muy agradecido. Zulma Brandoni de Gasparini del Museo de La Plata (Buenos Aires) por sus charlas cortas pero motivadoras e inspiradoras, y que me permitió el uso

de su lugar de trabajo las veces que fui al MLP, facilitando bibliografía y datos históricos sobre los materiales de estudio; la paleontóloga de Argentina que cuya producción científica fue el disparador de distintas líneas de investigación sobre la paleoherpetología de la región, entre ellas esta Tesis Doctoral. Mi sentido agradecimiento a Jaime Powell (IML, Tucumán), por ser el responsable de mi inicio en la anatomía craneana de los cocodrilos, ¡gracias Jimmy! Donde quieras que estés. A Diego Pol (Museo Egidio Feruglio, Chubut), por colaborar en un primer momento en el armado del plan de Tesis, sus sugerencias y comentarios encaminaron este trabajo, y por responder mi repetidas consultas ¡gracias Caco!. A Julia Desojo (MLP, Buenos Aires), por su amistad, las charlas desde cuestiones académicas hasta personales, su motivación y su hospitalidad las veces que fui a La Plata, ¡gracias Juli!. A Agustín Martinelli (MACN, Buenos Aires), por su ayuda desinteresada con información de especímenes de Brasil, cuestiones históricas sobre especímenes de Patagonia, y otras consultas repetidas de mi parte, ¡gracias Agus!. A Alberto Garrido (MOZ, Neuquén) y Jorge Calvo (Universidad Nacional del Comahue, Neuquén) por las charlas en más de una oportunidad sobre la geología de la Cuenca Neuquina y procedencia estratigráfica de los especímenes estudiados. También a Jorge Calvo por la amistad, compañerismo y hospitalidad durante mis visitas a Proyecto Dino y mi desempeño como docente en la UNCOMA, ¡gracias Jorge!.

A Agustín Martinelli (MACN, Buenos Aires), Diego Pol (MEF, Chubut), Julia Desojo (MLP, Buenos Aires), Francisco Ortega (Universidad Nacional de Educación a Distancia, España), Ángela Buscalioni (Universidad Autónoma de Madrid, España), Eduardo Puértolas (University of Lisbon, Portugal), Felipe Montefeltro (Universidade Estadual Paulista, Brasil), Rafael Souza (Universidade Federal do Rio de Janeiro, Brasil), Giovanna Cidade (Universidade Federal de São Carlos, Brasil), Casey Holliday (University of Missouri, Estados Unidos), y Johann Welman (Sefako Makgatho Health Sciences University, Sudáfrica), que colaboraron con fotos de especímenes y en algunos casos tesis inéditas. Agustín Martinelli, Diego Pol, Jorge Calvo, Fernando Novas, Nathan Kley (Stony Brook University, Estados Unidos), y Anusuya Chinsamy (University of Cape Town, Sudáfrica), que también facilitaron Tomografías Computadas. Particularmente a Angie Ordoñez (Universidad de Buenos Aires) que colaboró con la realización de la Tomografía Computada en Tucumán.

A la Secretaria de Cultura de la Provincia del Neuquén que autorizó los préstamos y permisos de manera legal para la preparación o realización de Tomografía Computada

de algunos especímenes. A los técnicos que prepararon o colaboraron con la preparación mecánica de algunos especímenes estudiados: Leonel Acosta y Javier Posik (MLP); y Marina Alegría y Eduardo Montes (MCF). A Sergio Cocca, Rafael Cocca y Horacio Lucesoli (Dirección Provincial de Minería, Neuquén) que colaboraron con el traslado de algunos especímenes en préstamo. Particularmente a Sergio Cocca, por las largas charlas laborales y personales, en particular por brindar información sobre los hallazgos de especímenes del MOZ, y sobre todo por confiar y la amistad. Especialmente a Eduardo Montes, el “Gordo”, donde quieras que estés, gracias por la amistad, las charlas y los mates en los talleres del MCF. A Daniel “Manguerita” Hernández (MCF), técnico de antaño, por el compañerismo y las salidas de campo, ¡saludos al cielo!

A los compañeros de trabajo, quienes además del compañerismo laboral en la oficina como en el campo, ofrecieron amistad e hicieron más ameno todo este proceso: Flavio Bellardini, Penélope Cruzado Caballero, Mattia Baiano, Guillermo Windholz, y José Manuel Gasca. A Victoria Fernández-Blanco, Leonardo Filippi, Matías Armella, Linda Fernández, Mónica Solís, Francisco Cuadrelli, el “Juje” Haluza, y Santiago Hernández de Pino por el compañerismo en los cursos de postgrados compartidos. A Ari Iglesias por los paseos junto con Prem, que hicieron ayudaron a despejarme en momentos críticos. A Victoria Fernández-Blanco y Eugenia Arnaudo por la amistad y hospitalidad las veces que fui a La Plata. A Mónica Solís y Matías Armella por la amistad y hospitalidad en algunos viajes a Tucumán. A los compañeros de trabajo en el MCF y amigos que hice durante mi estadía en Plaza Huincul: Marta Hernández, Hugo Riquelme, Isaías Soto, Alfredo Geréz, Patricio Saldivia, Claudia Anticura, Susana Córdoba, Juan Salgado, Andrés Ganem, Marina Alegría, Jorge Vargas, “Tito”, Sara Méndez, Carolina, y Norma Vargas. A los compañeros de trabajo en el MOZ y amigos que hice durante mi estadía en Zapala: Rosa Torres, Érica Rivas, Betty, Eugenia, Valeria, Belén Boilini, Carla Musso, Jero, Mario, Claudio Lagos, y especialmente a Liliana Contreras por el gran acompañamiento durante el último trayecto.

A la gente de Proyecto Dino, por la hospitalidad las veces que fui por esos lados: Juan Mansilla, Laura, Gastón, Fernando, Sergio, Daniel, Emma, Dante y Cinthia. A David Franco y Claudio Serrano que colaboraron con especímenes actuales de yacarés que me ayudaron bastante a la comprensión de la anatomía craneana de los cocodrilos actuales. A Jorge Barrientos por las innumerables ayudas en la obtención de pdfs de artículos o libros que ayudaron enormemente a esta Tesis. Al amigo Ángel por la hospitalidad las veces

que fui a CABA. A los amigos Nicolás y Ariel por la ayuda con los viajes en Neuquén. A los amigos incondicionales que apoyaron en todo este tiempo: Juan, Mauro, Esteban, Cristian, Jorge, María, Ana, Valeria, Federico, y Julio.

A los Agustín Martinelli, Felipe Montefeltro y Julia Desojo por aceptar y actuar como revisores y jurados evaluadores de esta Tesis Doctoral. Sus comentarios, sugerencias y correcciones realizadas ayudaron a mejorarla.

Por último, agradezco a mi familia: madre, padre, hermanas/os, sobrinas/os, y tías. Quienes a pesar de las distancias siempre estuvieron presente, son el apoyo y refugio donde siempre vuelvo, incondicionales. ¡Gracias por tanto!

# **El neurocráneo de los notosúquios (Crocodyliformes) del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Patagonia, Argentina): morfología endocraneana y sus inferencias paleoneurológicas.**

## **RESUMEN**

La neuroanatomía de los Notosuchia, en general, y de los taxones cretácicos de Argentina en particular, es desconocida o poco conocida. En esta Tesis Doctoral se presenta una descripción detallada de la neuroanatomía (osteología y molde endocraneano), hasta ahora inédita, de los Notosuchia del Cretácico de la Cuenca Neuquina: *Notosuchus terrestris*, *Comahuesuchus brachybuccalis*, *Araripesuchus patagonicus*, *A. buitreaensis*, *Lomasuchus palpebrosus*, *Gasparinisuchus peirosauroides*, y *Wargosuchus australis*. Estos taxones representan especies válidas de los principales grupos de notosúquios: Notosuchidae, Comahuesuchidae, Uruguaysuchidae, Peirosauridae y Baurusuchidae. También se incluyen especímenes inéditos de Peirosauridae: MCF-PVPH-160, MCF-PVPH-413, MPCA-PV-240 y MPCA-PV-241. El espécimen MPCA-PV-240 corresponde a un nuevo género y especie. Para esto se revisan los holotipos de las especies mencionadas y especímenes referidos, incluyendo preparaciones mecánicas adecuadas y en algunos casos Tomografías Computadas. Se presentan interpretaciones novedosas de la neuroanatomía de los notosúquios analizados, como ser de: septo interorbital, pared lateral, tabla craneana, tabla occipital, basicráneo y neumaticidad.

La información neuroanatómica obtenida de la descripción y comparación detallada resulta en 33 caracteres novedosos, los cuales fueron incorporados en una matriz de datos publicada y se realiza un análisis filogenético que incluye a todos los Notosuchia del Cretácico de Argentina estudiados, con la adición de los especímenes inéditos (MCF-PVH-160, MCF-PVH-413, MPCA-PV-240 y MPCA-PV-241). Como resultado del

análisis, para estos taxones se recuperan las mismas relaciones de parentesco de hipótesis previas: *Notosuchus* y *Comahuesuchus* cercanamente emparentados y relacionados otros notosúquios avanzados, *Araripesuchus* agrupado con los otros Uruguaysuchidae, *Lomasuchus* y *Gasparinisuchus* agrupados con los otros Peirosauridae al igual que los especímenes inéditos, y *Wargosuchus* agrupado a los otros Baurusuchidae. También se analiza la incidencia de los caracteres neurocraneanos en la resolución de las relaciones filogenéticas de los Notosuchia, en comparación de otras fuentes de información filogenética como el postcráneo o la morfología craneana completa.

A partir del estudio del molde endocraneano (encéfalo y oído interno) de los notosúquios analizados, se realizan estimaciones de su masa corporal, de su volumen encefálico, de sus capacidades sensoriales (olfato, visión y audición), y su encefalización. Para esto se hacen cálculos de agudeza olfativa, agudeza visual, agudeza auditiva y coeficiente de encefalización. Los estudios realizados muestran que los Notosuchia analizados, en general, presentan una relativamente mayor capacidad olfativa, mayor capacidad visual, mayor capacidad auditiva, y mayor encefalización, cuando se los compara con los Crocodylia actuales. Los notosúquios de masa corporal pequeña (igual o menor a 10 kg), como *Notosuchus*, *Comahuesuchus* y *Araripesuchus*, presentan características sensoriales relacionadas a hábitos terrestres nocturnos. Los notosúquios de masa corporal mediana (mayor a 10 kg), como los peirosáuridos *Lomasuchus*, *Gasparinisuchus*, MCF-PVH-160, MCF-PVH-413, MPCA-PV-240 y MPCA-PV-241, presentan características sensoriales vinculadas a hábitos terrestres y semi-acuáticos.

Por último, se discuten los principales resultados del estudio de la neuroanatomía y la morfología endocraneana de los Notosuchia analizados, las características neurosensoriales inferidas, las evidencias, y sus implicancias paleobiológicas. Se destacan las características más novedosas del neurocráneo y del endocráneo de los

Notosuchia del Cretácico de Argentina, y se plantean futuras líneas de investigación a resolver sobre las limitaciones y las preguntas surgidas durante el desarrollo de esta Tesis Doctoral.

**The neurocranium of the notosuchians (Crocodyliformes) from the Upper Cretaceous of the Neuquén Basin (Patagonia, Argentina): endocranial morphology and paleoneurological inferences.**

**ABSTRACT**

The neuroanatomy of the Notosuchia in general and the Cretaceous taxa Argentina in particular is unknown or poorly known. This PhD Thesis presents a detailed description of the neuroanatomy (osteology and endocranial cast), hitherto unpublished of the Cretaceous Notosuchia of the Neuquén Basin: *Notosuchus terrestris*, *Comahuesuchus brachybuccalis*, *Araripesuchus patagonicus*, *A. buiterraensis*, *Lomasuchus palpebrosus*, *Gasparinisuchus peirosauroides*, and *Wargosuchus australis*. These taxa represent valid species of the main groups of notosuchians: Notosuchidae, Comahuesuchidae, Uruguaysuchidae, Peirosauridae and Baurusuchidae. Also included are unpublished specimens of Peirosauridae: MCF-PVPH-160, MCF-PVPH-413, MPCA-PV-240 and MPCA-PV-241. The MPCA-PV-240 specimen corresponds to a new genus and species. For this, the holotypes of the mentioned species and referred specimens are reviewed, including adequate mechanical preparations and in some cases CT scans. Novel interpretations of the neuroanatomy of the analyzed notosuchians are presented, such as: interorbital septum, lateral wall, skull table, occipital table, basicranium and pneumaticity.

The neuroanatomical information obtained from the detailed description and comparison results in 33 novel characters which were incorporated into a published data matrix and a phylogenetic analysis is performed that includes all the Notosuchia of the Cretaceous of Argentina studied, with the addition of the specimens unpublished (MCF-PVH-160, MCF-PVH-413, MPCA-PV-240 and MPCA-PV-241). As a result of the analysis, for these taxa the same phylogenetic relationships of previous hypotheses are

obtained: *Notosuchus* and *Comahuesuchus* closely related and related other advanced notosuchians, *Araripesuchus* grouped with the other Uruguaysuchidae, *Lomasuchus* and *Gasparinisuchus* with the other Peirosauridae as well as unpublished specimens, and *Wargosuchus* grouped with the other Baurusuchidae. The incidence of braincase characters in the resolution of the phylogenetic relationships of the Notosuchia is also analyzed, in comparison with other sources of phylogenetic information such as the postcranium of the complete cranial morphology.

Based on the study of the endocranial cast (brain and inner ear) of the analyzed notosuchians, estimates are made of their body mass, their brain volume, their sensory capacities (smell, sight and hearing), and their encephalization. For this, calculations of olfactory acuity, visual acuity, hearing acuity and encephalization coefficient are made. Studies show that notosuchians analyzed generally have a relatively greater capacity olfactory, greater visual, greater hearing and greater encephalization, when compared with current Crocodylia. Notosuchians with a small body mass (equal to or less than 10 kg), such as *Notosuchus*, *Comahuesuchus* and *Araripesuchus*, present sensory characteristic related to nocturnal terrestrial habits. Notosuchians with medium body mass (greater than 10 kg), such as the peirosaurids *Lomasuchus*, *Gasparinisuchus*, MCF-PVH-160, MCF-PVH-413, MPCA-PV-240 and MPCA-PV-241, present sensory characteristic linked to habits terrestrial and semi-aquatic.

Finally, the main results of the study of neuroanatomy and endocranial morphology of the analyzed Notosuchia, the inferred neurosensory characteristic, the evidences, and their paleobiological implications are discussed. The most novel characteristics of the neurocranium and endocranium of Notosuchia of the Cretaceous of Argentina are highlighted, and future lines of research are proposed to be resolved on the limitations and questions that arose during the development of this PhD Thesis.

## ÍNDICE

<b>CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>1</b>
<b>1.1. Introducción a los Notosuchia.....</b>	<b>2</b>
<b>1.2. Los Notosuchia de Argentina.....</b>	<b>8</b>
<b>1.3. Los Notosuchia del Cretácico de la Cuenca Neuquina.....</b>	<b>11</b>
<b>1.4. Antecedentes sobre estudios neuroanatómicos en Notosuchia.....</b>	<b>20</b>
<b>1.5. Objetivos e Hipótesis.....</b>	<b>25</b>
<b>1.5.1. Objetivo general.....</b>	<b>25</b>
<b>1.5.2. Objetivos específicos.....</b>	<b>25</b>
<b>1.5.3. Hipótesis.....</b>	<b>26</b>
<b>CAPÍTULO II. MATERIALES Y METODOLOGÍAS.....</b>	<b>27</b>
<b>2.1. Materiales estudiados.....</b>	<b>29</b>
<b>2.1.1. Taxones de comparación.....</b>	<b>29</b>
<b>2.2. Procedencia geográfica y estratigráfica de los Notosuchia estudiados.....</b>	<b>30</b>
<b>2.2.1. Procedencia geográfica.....</b>	<b>30</b>
<b>2.2.1.1. Norte de la ciudad de Neuquén – Campus Universitario.....</b>	<b>30</b>
<b>2.2.1.2. Paso Córdoba.....</b>	<b>30</b>
<b>2.2.1.3. Costa norte de Lago Los Barreales – Loma La Lata.....</b>	<b>31</b>
<b>2.2.1.4. Costa norte del Embalse Exequiel Ramos Mexia – Villa El Chocón... </b>	<b>31</b>
<b>2.2.1.5. La Buitrera.....</b>	<b>32</b>
<b>2.2.1.6. Sierra del Portezuelo.....</b>	<b>32</b>
<b>2.2.1.7. Sierra Barrosa.....</b>	<b>32</b>
<b>2.2.1.8. Anfiteatro de Rentería.....</b>	<b>33</b>
<b>2.2.2. Procedencia estratigráfica.....</b>	<b>33</b>
<b>2.2.2.1. Formación Candeleros.....</b>	<b>34</b>
<b>2.2.2.2. Formación Portezuelo.....</b>	<b>35</b>
<b>2.2.2.3. Formación Bajo de la Carpa.....</b>	<b>35</b>
<b>2.3. Introducción al estudio del neurocráneo y la paleoneurología.....</b>	<b>37</b>
<b>2.3.1. Neurocráneo.....</b>	<b>37</b>

2.3.2. Paleoneurología.....	40
2.3.2.1. <i>Encéfalo</i> .....	40
2.3.2.2. <i>Oído interno</i> .....	43
2.3.2.3. <i>Vasculatura</i> .....	44
2.3.2.4. <i>Molde endocraneano</i> .....	45
2.3.2.5. <i>Molde endocraneano cocodriliano</i> .....	47
2.4. Metodologías.....	49
2.4.1. Preparación de material.....	49
2.4.2. Medidas.....	50
2.4.3. Ilustración y fotografiado del material.....	50
2.4.4. Tomografías Computadas por Rayos X.....	51
2.4.5. Paleoneurología.....	52
2.4.6. Nomenclatura utilizada.....	55
2.5. Abreviaturas.....	57
2.5.1. Anatómicas.....	57
2.5.2. Institucionales.....	57
CAPÍTULO III. DESCRIPCIONES.....	58
3.1. El neurocráneo de los <i>Notosuchia</i> del Cretácico de la Cuenca Neuquina. Osteología, endocráneo y/o molde endocraneano (encéfalo, oído interno y arteria carótida cerebral), y consideraciones sistemáticas.....	59
3.1.2. Sistemática paleontológica.....	60
3.1.2.1. <i>Notosuchus terrestris</i> .....	60
3.1.2.1a. Osteología.....	62
3.1.2.1b. Endocráneo.....	85
3.1.2.2. <i>Comahuesuchus brachybuccalis</i> .....	91
3.1.2.2a. Osteología.....	93
3.1.2.2b. Endocráneo.....	104
3.1.2.3. <i>Araripesuchus patagonicus</i> .....	107
3.1.2.3a. Osteología.....	109
3.1.2.3b. Endocráneo.....	124

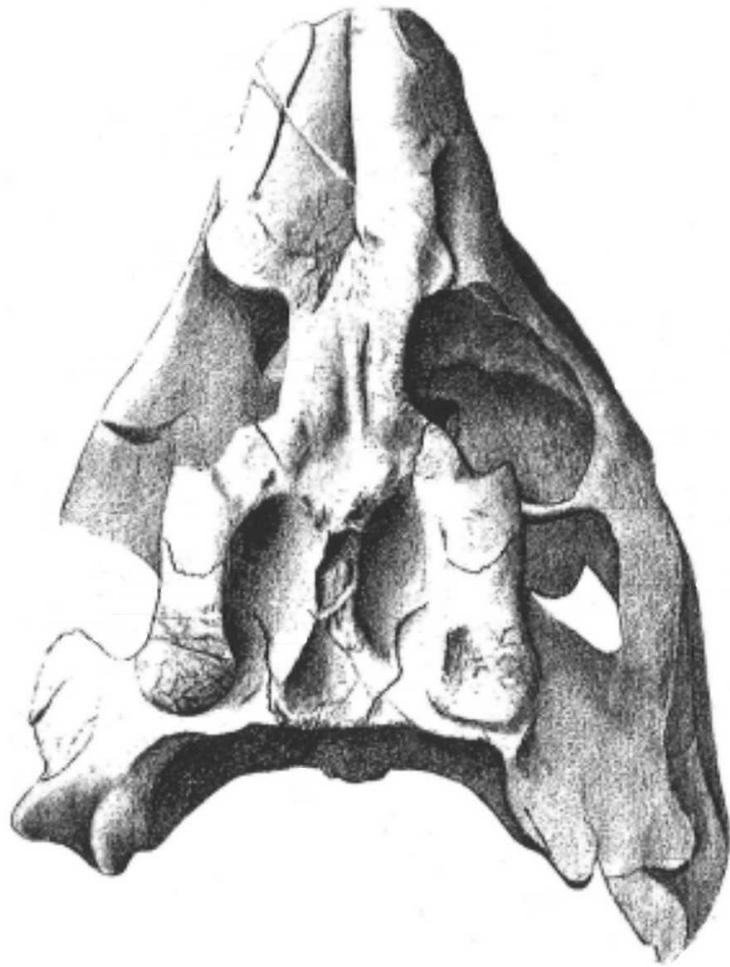
3.1.2.4. <i>Araripesuchus buitreaensis</i> .....	129
3.1.2.4a. Osteología.....	130
3.1.2.4b. Endocráneo.....	138
3.1.2.5. <i>Lomasuchus palpebrosus</i> .....	140
3.1.2.5a. Osteología.....	142
3.1.2.5b. Endocráneo.....	160
3.1.2.6. <i>Gasparinisuchus peirosauroides</i> .....	165
3.1.2.6a. Osteología.....	166
3.1.2.6b. Endocráneo.....	176
3.1.2.7. MCF-PVPH-160.....	180
3.1.2.7a. Osteología.....	180
3.1.2.7b. Endocráneo.....	190
3.1.2.8. MCF-PVPH-413.....	193
3.1.2.8a. Osteología.....	193
3.1.2.8b. Endocráneo.....	202
3.1.2.9. MPCA-PV-241.....	205
3.1.2.9a. Osteología.....	205
3.1.2.9b. Endocráneo.....	219
3.1.2.10. MPCA-PV-240 gen. et sp. nov.....	225
3.1.2.10a. Osteología.....	227
3.1.2.10b. Endocráneo.....	246
3.1.2.11. <i>Wargosuchus australis</i> .....	253
3.1.2.11a. Osteología.....	253
3.1.2.11b. Endocráneo.....	255
<b>CAPÍTULO IV. FILOGENIA.....</b>	<b>257</b>
<b>4.1. Introducción.....</b>	<b>258</b>
<b>4.2. Antecedentes.....</b>	<b>261</b>
<b>4.3. Materiales y Métodos.....</b>	<b>264</b>
<b>4.4. Análisis Filogenético.....</b>	<b>267</b>

4.5. Interpretación de resultados.....	269
4.5.1. Relaciones filogenéticas de los Notosuchia de la Cuenca Neuquina.....	270
4.5.2. Nodos y sinapomorfías del neurocráneo dentro de Notosuchia.....	273
4.5.3. Caracteres neurocraneanos o craneanos versus caracteres postcraneanos.....	285
CAPÍTULO V. PALEONEUROLOGÍA.....	289
5.1. El molde endocraneano de los Notosuchia.....	290
5.2. Inferencias paleoneurobiológicas.....	301
5.2.1. Agudeza olfativa.....	303
5.2.2. Agudeza visual.....	310
5.2.3. Agudeza auditiva.....	314
5.2.4. Coeficiente de encefalización.....	318
5.2.5. Volumen del Ganglio del Trigémino.....	323
5.2.6. Otras características con implicancias paleoneurobiológicas en los Notosuchia.....	327
5.2.6.1. <i>Longitud del tracto olfatorio</i> .....	327
5.2.6.2. <i>Arteria orbital</i> .....	328
5.2.6.3. <i>Glándula pituitaria</i> .....	329
5.2.6.4. <i>Flóculo cerebelar</i> .....	331
5.2.6.5. <i>Canal semicircular anterior</i> .....	332
5.3. Síntesis.....	334
CAPÍTULO VI. DISCUSIÓN Y SÍNTESIS.....	336
6.1. Caracterización del neurocráneo de los Notosuchia.....	338
6.1.1. Variación morfológica del neurocráneo en Notosuchia: Morfotipos....	339
6.1.1.1. <i>Morfotipo I: Notosuchoides o afín a Notosuchus</i> .....	339
6.1.1.2. <i>Morfotipo II: Araripesuchoides o afín a Araripesuchus</i> .....	341
6.1.1.3. <i>Morfotipo III: Peirosauroides o afín a Lomasuchus</i> .....	342
6.1.2. Discusión de las principales características del neurocráneo de los Notosuchia.....	343
6.1.2.1. <i>Ornamentación dérmica</i> .....	344

6.1.2.2. <i>Huesos palpebrales</i> .....	346
6.1.2.3. <i>Canal olfatorio y depresión para los bulbos olfatorios</i> .....	348
6.1.2.4. <i>Elementos etmoidales osificados</i> .....	350
6.1.2.5. <i>Fosa del trigémino y estructuras asociadas</i> .....	351
6.1.2.6. <i>Foramen metótico y foramen carotideo posterior</i> .....	354
6.1.2.7. <i>Fenestras del cuadrado</i> .....	355
6.1.2.8. <i>Neumaticidad</i> .....	357
<b>6.2. Caracterización del molde endocraneano de los Notosuchia</b> .....	<b>361</b>
6.2.1. <b>Morfotipos del molde endocraneano de los Notosuchia</b> .....	<b>361</b>
6.2.1.1. <i>Molde endocraneano tipo I: Notosuchoides o afín a Notosuchus</i> .....	361
6.2.1.2. <i>Molde endocraneano tipo II: Araripesuchoides o afín a Araripesuchus</i> .....	362
6.2.1.3. <i>Molde endocraneano tipo III: Peirosauroides o afín a Lomasuchus</i> ..	362
<b>6.3. Notosúquios relacionado a hábitos nocturnos</b> .....	<b>364</b>
6.3.1. <b>Olfato</b> .....	<b>364</b>
6.3.2. <b>Visión</b> .....	<b>365</b>
6.3.3. <b>Audición</b> .....	<b>365</b>
6.3.4. <b>Encefalización</b> .....	<b>366</b>
<b>6.4. El neurocráneo de los Notosuchia de Argentina y sus implicancias filogenéticas</b> .....	<b>368</b>
<b>6.5. El neurocráneo de los Notosuchia del Cretácico de Argentina</b> .....	<b>370</b>
<b>CAPÍTULO VII. CONCLUSIÓN Y PERSPECTIVAS FUTURAS</b> .....	<b>378</b>
7.1. <b>Conclusiones</b> .....	<b>379</b>
7.2. <b>Perspectivas futuras</b> .....	<b>391</b>
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	<b>394</b>

# CAPÍTULO I:

## INTRODUCCIÓN



## 1.1. INTRODUCCIÓN A LOS NOTOSUCHIA

Los **Crocodyliformes** son un grupo de arcosaurios pseudosúquios que incluyen a todos los cocodrilos actuales y a varios linajes extintos (ej., Benton y Clark, 1988; Clark, 1994; Brochu et al., 2009; Nesbitt, 2011) (Fig.1.1). A lo largo de su historia evolutiva, iniciada en el Triásico tardío hace unos 220 millones de años (ej. Benton, 2015), los cocodriliformes fueron diversos tanto en morfología, tamaño, y hábitos de vida, lo que se ve reflejado en el registro fósil con varios eventos de diversificación taxonómica (ej., Bronzati et al., 2015; Pol y Leardi, 2015; Fig. 1.2). En esta Tesis Doctoral se considera al cladismo como metodología de clasificación biológica (De Queiroz y Gauthier, 1992), y los diferentes grupos taxonómicos dentro de Crocodyliformes serán considerados siguiendo la nomenclatura filogenética (ej., Clark, 1986; Benton, 2000; Senter, 2005).

Los cocodriliformes más antiguos corresponden al clado Protosuchia, definido como todos los cocodriliformes más estrechamente relacionados a *Protosuchus richardsoni* (Brown 1933) que a *Crocodylus niloticus* Laurenti (1768); *sensu* Sereno et al. (2001). Los protosuquios son cocodrilos pequeños y gráciles, de hocico corto y relativamente alto, con paladar óseo secundario incompleto, basicráneo muy neumatizado y adaptados a ambientes terrestres (ej., Hecht y Tarsitano, 1983; Clark, 1986; Busbey III, 1995; Wu et al., 1997). El más antiguo de los protosuquios registrado hasta el momento es *Hemiprotosuchus leali* Bonaparte (1967) de la Formación Los Colorados (Noriano) de Argentina (ej., Desojo y Ezcurra, 2016; Fig. 1.3A).

Desde el Jurásico, los cocodriliformes dominantes corresponden al clado Mesoeucrocodylia (Whetstone y Whybrow, 1983; Benton y Clark, 1988), definido como todos los cocodriliformes más estrechamente relacionados a *Crocodylus niloticus* que a *Protosuchus richardsoni*; *sensu* Sereno et al. (2001). Los mesoeucocodrilos son un grupo muy diverso ecológica y taxonómicamente (ej. Clark, 1986; Ortega, 2004; Montefeltro,

2013; Figs. 1.3), representado principalmente por dos grandes clados: Notosuchia y Neosuchia (ej., Benton y Clark, 1988; Clark, 1994; Bronzati et al., 2015; Pol et al., 2012).

El clado Neosuchia se define como todos aquellos cocodriliformes más estrechamente relacionados a *Crocodylus niloticus* que a *Notosuchus terrestris* (Benton y Clark, 1988; Sereno et al., 2001). Los neosúquios comprenden a todos los mesoeucocodrilos con hábitos de vida acuáticos o semi-acuáticos, marinos-continenciales, y una serie de características en su esqueleto probablemente asociadas a esos ambientes, de pequeño a gran tamaño corporal, como una marcada ornamentación en huesos dérmicos (en formas anfibas), tendencia a la longirrostría, verticalización del basicráneo, órganos sensoriales tegumentarios desarrollados, apéndices modificados para el desplazamiento en agua (en formas acuáticas estrictas), tendencia a un paladar óseo secundario completo, entre otros (ej., Langston, 1973; Clark, 1986; Benton y Clark, 1988; Grigg y Gans, 1993; Busbey III, 1995; Sereno et al., 2001; Brochu, 2003; Andrade et al., 2006; Pol et al., 2009; Leicht y Catania, 2012) (Fig. 1.2). Entre los neosúquios se agrupan los cocodriliformes completamente adaptados a la vida marina (Thalattosuchia, Metriorhynchidae) (ej. Fernández y Gasparini, 2008; Young et al., 2010; Brusatte et al., 2016; Fig. 1.3J), como así también todos representantes vivientes agrupados dentro del clado Crocodylia [el ancestro común más reciente de *Gavialis gangeticus* (Gmelin 1789), *Crocodylus niloticus* y *Alligator mississippiensis* (Daudin 1802), y todos sus descendientes] (ej., Clark, 1986; Larsson, 2000; Sereno et al., 2001).

Los **Notosuchia** son definidos como todos aquellos cocodriliformes más estrechamente relacionados a *Notosuchus terrestris* Woodward (1896) que a *Crocodylus niloticus*; *sensu* Sereno et al. (2001). El término Notosuchia fue acuñado por Gasparini (1971) para agrupar a los géneros *Notosuchus* Woodward (1896), *Uruguaysuchus* Rusconi (1933), y *Araripesuchus* Price (1959). La paleontóloga argentina Zulma

Gasparini, pionera en el estudio de los notosúquios de Argentina, erigió las familias Uruguaysuchidae (Gasparini, 1971) y Peirosauridae (Gasparini, 1982), y desde la década del 1980, la diversidad taxonómica de los Notosuchia fue incrementada con nuevos hallazgos y estudios, que entre otras cosas permitieron sustentar la validez de Notosuchia como grupo monofilético como así también la monofilia de subclados (ej., Uruguaysuchidae, Peirosauridae, Sphagesauridae, Baurusuchidae, Sebecidae) (ej., Turner, 2004; Pol y Gasparini, 2007; Pol y Larsson, 2011; Pol y Leardi, 2015) (Figs. 1.2, 1.4).

El registro fósil de los Notosuchia abarca desde el Jurásico hasta el Mioceno, siendo muy diversos taxonómicamente y ecológicamente, y los principales cocodriliformes dominantes del Cretácico de Gondwana occidental, con su mayor diversificación taxonómica registrada entre el Turoniano y el Santoniano (ej., Bertini et al., 1997; Carvalho y Bertini, 1998; Pol et al., 2002; Turner, 2004; Andrade, 2005; Candeiro y Martinelli, 2006; Krause et al., 2006; Sereno y Larsson, 2009; Pol y Larsson, 2011; Pol y Powell, 2010; Pol et al., 2014; Pol y Leardi, 2015; Martin y Lapparent de Broin, 2016; Dal Sasso et al., 2017; Fig. 1.5).

En esta Tesis Doctoral se sigue la clasificación filogenética de los Notosuchia propuesta por Pol et al. (2014) (Figs. 1.2, 1.4); para un resumen de las principales hipótesis filogenéticas del clado ver Capítulo V.

Los notosúquios comprenden a los mesoeucodrilos de pequeño a mediano tamaño corporal adaptados al ambiente terrestre, con extremidades erectas y dispuestas por debajo del cuerpo (disposición parasagital), hocico relativamente corto y alto (orenirostral), ojos lateralizados, dentición diversa morfológicamente con adaptaciones para diferentes tipos de dieta (herbívora, carnívora, insectívora, omnívora), y caja craneana altamente neummatizada, entre otras características (ej. Gasparini, 1971; Hecht y

Tarsitano, 1983; Bertini y Carvalho, 1998; Carvalho y Bertini, 1998; Andrade, 2005; Pol, 2005; Fiorelli et al., 2006; Fiorelli y Calvo, 2008; Lecuona y Pol, 2008; O'Connor et al., 2010; Ösi, 2013; Pol y Leardi, 2015; Figs. 1.2, 1.3).

Los linajes de notosúquios más representativos y diversos del Cretácico de Gondwana son los *Uruguaysuchidae*, *Peirosauridae*, *Baurusuchidae* y *Sphagesauridae*; así como otros taxones de asignación familiar dudosa, como es el caso de *Notosuchus*, *Comahuesuchus* Bonaparte (1991) y *Mariliasuchus* (Carvalho y Bertini, 1999) (ej. Turner, 2006; Pol y Gasparini, 2007; Pol y Leardi, 2015). Los *Uruguaysuchidae* son notosúquios de tamaño pequeño y miembros estilizados, con una dieta omnívora, hocico corto, y ornamentación cráneo-mandibular dada por pequeños pocitos. Comprenden al ancestro común más reciente de *Uruguaysuchus* Rusconi (1933) y todos sus descendientes (*sensu* Carvalho et al., 2004); algunos de sus integrantes son *Araripesuchus* Price (1959) y *Anatosuchus* Sereno et al. (2003) (ej. Gasparini, 1971; Buffetaut, 1981; Ortega et al., 2000; Sereno et al., 2003; Turner, 2006; Sereno y Larsson, 2009; Soto et al., 2011; Fernández-Dumont et al., 2020; Figs. 1.2, 1.3).

Los *Peirosauridae* son notosúquios de tamaño mediano, con miembros de disposición parasagital, dieta carnívora, hocico más elongado (con respecto a otros notosúquios), ornamentación cráneo-mandibular dada por numerosos pocitos, dientes con carenas aserradas (zifodontes), y comprenden al ancestro común más reciente de *Peirosaurus* Price (1955) y *Lomasuchus* Gasparini et al. (1991) y todos sus descendientes (*sensu* Carvalho et al., 2004); otros integrantes del clado son *Montealtosuchus* Carvalho et al. (2007), *Uberabasuchus* Carvalho et al. (2005), *Gasparinisuchus* Martinelli et al. (2012), *Rukwasuchus* Sertich y O'Connor (2014) y *Hamadasuchus* Buffetaut (1994) (ej., Price, 1955; Gasparini, 1982; Gasparini et al., 1991; Carvalho et al., 2005, 2007; Larsson

y Sues, 2007; Pol y Gasparini, 2007; Martinelli et al., 2012; Sertich y O'Connor 2014; Figs. 1.2, 1.3).

Los Baurusuchidae son notosúquios de tamaño mediano, con miembros de disposición parasagital, dieta carnívora, hocico elongado a corto, ornamentación cráneo-mandibular dada por surcos, dientes zifodontes. Comprenden al ancestro común más reciente de *Baurusuchus* Price (1945) y *Stratiotosuchus* Campos et al. (2001) y todos sus descendientes (*sensu* Carvalho et al., 2004); otros integrantes del clado son *Cynodontosuchus* Woodward (1896), *Wargosuchus* Martinelli y Pais (2008), *Pissarrachampsia* Montefeltro et al. (2011), *Campinasuchus* Carvalho et al. (2011), *Gondwanasuchus* Marinho et al. (2013) (ej., Price, 1945; Campos et al., 2001; Carvalho et al., 2005; Pol y Gasparini, 2007; Nascimento y Zaher, 2010; Carvalho et al., 2011; Montefeltro et al., 2011; Riff y Kellner, 2011; Marinho et al., 2013; Godoy et al., 2014; Figs. 1.2, 1.3).

Los Sphagesauridae son notosúquios de pequeño tamaño, con miembros de disposición parasagital, dieta omnívora o herbívora, hocico corto, dentición heterodonta y oclusión oblicua, y ornamentación cráneo-mandibular dada por pequeños surcos. Algunos de los integrantes del clado son los géneros *Sphagesaurus* Price (1950), *Caipirasuchus* Iori y Carvalho (2011), *Armadillosuchus* Marinho y Carvalho (2009), *Yacararani* Novas et al. (2009) (ej., Price, 1950; Pol, 2003; Marinho y Carvalho, 2007; Novas et al., 2009; Iori y Carvalho, 2011; Iori et al., 2011, 2013; Pol et al., 2014; Martinelli et al., 2018). Otros notosúquios cercanamente emparentados con los esfagesáuridos son *Notosuchus*, *Mariliasuchus* y *Comahuesuchus*; *Notosuchus* y otros esfagesáuridos forman en conjunto un clado de “notosúquios avanzados” (*advanced notosuchians*, *sensu* Pol et al., 2014) (ej., Martinelli, 2003; Zaher et al., 2006; Andrade y Bertini, 2008a; Turner y Sertich, 2010; Pol et al., 2014; Fiorelli et al., 2016). Estos

“notosúquios avanzados” son equivalentes a los llamados “cocodriliformes mamíferoides” (= *mammal-like crocodyliforms*; *sensu* O’Connor et al., 2010; Figs. 1.2, 1.3).

## 1.2. LOS NOTOSUCHIA DE ARGENTINA

Los notosúquios argentinos *Notosuchus terrestris* Woodward (1896) y *Cynodontosuchus rothi* Woodward (1896) (Figs. 1.6A y B), fueron los primeros integrantes del grupo descubiertos y descriptos formalmente en todo el mundo, siendo el primero la base para la nominación de Notosuchia (ej., Woodward 1896; Gasparini, 1971, 1972; Candeiro y Martinelli, 2006; Pol y Gasparini, 2007; Pol y Leardi, 2015; Barrios et al., 2018). Estos hallazgos de fines del siglo XIX fueron realizados por el naturalista Santiago Roth en el contexto de las primeras exploraciones científicas impulsadas por el Museo de La Plata hacia Patagonia (ej., Woodward, 1896; Gasparini, 1971; Bond, 1998; Giachino y Gurovich, 2001).

El registro fósil de los Notosuchia en Argentina comprende taxones del Cretácico y del Paleógeno (ej., Gasparini, 1981, 1996; Pol y Gasparini, 2007; Pol y Leardi, 2015; Figs. 1.5, 1.6). El registro cretácico está formado principalmente por integrantes de los clados Uruguaysuchidae, Peirosauridae, Baurusuchidae y “notosúquios avanzados”, y se extiende desde el Aptiano hasta el Campaniano (ej., Bonaparte, 1996; Pol y Gasparini, 2007; Pol y Leardi, 2015). Los Sebecosuchia son los únicos notosúquios que sobrevivieron a la gran extinción masiva del Cretácico-Paleógeno, siendo los Sebecidae los representantes más jóvenes del clado, con un registro que abarca desde el Paleógeno hasta el Mioceno (ej., Gasparini, 1984, Gasparini et al., 1993; Pol y Powell, 2011; Pol et al., 2012; Tabla 1.1).

El más antiguo de los notosúquios del Cretácico de Argentina es el peirosáurido *Barcosuchus gradilis* Leardi y Pol (2009), del Aptiano – Albiano de la provincia de Chubut, y conocido a partir de restos fragmentarios del cráneo y el postcráneo (Leardi y Pol, 2009). La mayor parte del registro Cretácico argentino proviene de estratos del Grupo Neuquén (Cretácico Superior, Cenomaniano Temprano – Campaniano Medio) de la

Cuenca Neuquina (ej., Leanza y Hugo, 2001; Leanza et al., 2004; Candeiro y Martinelli, 2006; Garrido, 2010a, 2011).

En el Cretácico de la Cuenca Neuquina, los notosúquios más antiguos corresponden a taxones del clado Uruguaysuchidae: *Araripesuchus patagonicus* Ortega et al. (2000) (conocido a partir de varios individuos parcialmente completos y hallados en asociación; Fig. 1.6E) y *Araripesuchus buitreaensis* Pol y Apesteguía (2005) (conocido a partir de varios cráneos en diferente grado de preservación; Fig. 1.6F), ambos del Cenomaniano de las provincias del Neuquén y de Río Negro (ej., Ortega et al., 2005; Pol y Apesteguía, 2005; Pol y Gasparini, 2007; Garrido, 2010; Fernández-Dumont et al., 2020).

El clado más diverso de notosúquios del Cretácico de Argentina es Peirosauridae, con al menos cinco especies válidas además de restos indeterminados, desde el Turoniano al Campaniano: *Gasparinisuchus peirosauroides* Martinelli et al. (2012) (conocido a partir de cráneo y mandíbulas relativamente completas y restos postcraneos asociados; Fig. 1.6G), *Lomasuchus palpebrosus* Gasparini et al. (1991) (conocido a partir de un cráneo aislado parcialmente completo; Fig. 1.6H), *Kinesuchus overoi* Filippi et al. (2018) (conocido a partir de una mandíbula parcial; Fig. 1.6I), *Bayomesasuchus hernandezii* Barrios et al. (2015) (conocido a partir de varios fragmentos cráneo-mandibulares; Fig. 1.6J), *Patagosuchus anielensis* Lio et al. (2015) (conocido a partir restos mandibulares y postcraneos; Fig. 1.6K), todos de la provincia del Neuquén (con la excepción de *G. peirosauroides* con espécimen referido de la provincia de Mendoza) (ej., Gasparini, 1982; Gasparini et al., 1991; Bonaparte, 1996; Pol y Gasparini, 2007; Fiorelli, 2010; Martinelli et al., 2012; Barrios et al., 2015; Lio et al., 2015; Filippi et al., 2018). Otros especímenes inéditos están a la espera de ser publicados (ej., Pais, 2005; Ortega et al., 2012).

Baurusuchidae es el clado de notosúquios con escasos registro en el Cretácico de Argentina, contrario a lo que ocurre en otras regiones de Gondwana (Brasil; ej., Candeiro y Martinelli, 2006; Leardi et al., 2018). Los baurusúquidos argentinos son referidos a *Cynodontosuchus rothi* Woodward (1896) (conocido a partir de un rostro y mandíbula parciales; Fig. 1.6B), *Wargosuchus australis* Martinelli y Pais (2008) (conocido a partir de restos craneanos fragmentarios; Fig. 1.6D), y material indeterminado, todos del Santoniano de la provincia del Neuquén (ej., Woodward, 1896; Price, 1956; Gasparini, 1972; Bonaparte, 1996; Pol y Gasparini, 2007; Martinelli y Pais, 2008; Garrido, 2010; Leardi et al., 2018).

Los “notosúquios avanzados” (*sensu* Pol et al., 2014) argentinos son escasamente diversos, están representados por *Notosuchus terrestris* Woodward (1896) (Fig. 1.6A) y *Llanosuchus tamaensis* Fiorelli et al. (2016), el primero conocido a partir de decenas de especímenes tanto craneanos y postcraneanos asociados o aislados del Santoniano de las provincias del Neuquén y de Río Negro, y el segundo a partir de restos craneanos y mandibulares fragmentarios del Campaniano? de la provincia de La Rioja (ej., Woodward, 1896; Dolgopol de Saez, 1957; Gasparini, 1971; Bonaparte, 1991, 1996; Pol y Gasparini, 2007; Andrade y Bertini, 2008a; Ösi, 2013; Pol et al., 2014; Fiorelli et al., 2016; Barrios et al., 2018). El bizarro y enigmático notosúquio *Comahuesuchus brachybuccalis* Bonaparte (1991) (Fig. 1.6C), conocido a partir de un par de especímenes craneanos y mandibulares del Santoniano de la provincia del Neuquén, presenta afinidades tanto con los “notosúquios avanzados” y los baurusúquidos (ej., Bonaparte, 1991, 1996; Martinelli, 2003; Turner y Sertich, 2010; Pol et al., 2014).

### 1.3. LOS NOTOSUCHIA DEL CRETÁCICO DE LA CUENCA NEUQUINA

En esta sección se listan los taxones de Notosuchia con neurocráneos preservados, considerados en esta Tesis Doctoral, provenientes principalmente de afloramientos cretácicos de la Cuenca Neuquina (Argentina).

*Notosuchus terrestris* fue descrito primero por Woodward (1896) (Fig. 1.7A), sin designar un ejemplar holotipo, quien proveyó una descripción que incluyó información anatómica del cráneo, mandíbula, dientes y del postcráneo fragmentario, haciendo énfasis en los hábitos terrestres inferidos para la especie. Dollo (1914) asignó el género *Notosuchus* a una nueva familia de “Mesosuchia”, Notosuchidae, en la cual posteriormente también incluyó los géneros de notosúquios *Araripesuchus* Price (1959) y *Uruguaysuchus* Rusconi (1933) (ej., Price 1959). Dolgopol de Sáez (1957) describió una nueva especie del género, *Notosuchus lepidus*, a partir de un cráneo parcial también colectado por Santiago Roth de la misma localidad y nivel geológico que *N. terrestris*.

En 1971, Gasparini asignó al “Infraorden” Notosuchia las familias Uruguaysuchidae (con los géneros *Araripesuchus* y *Uruguaysuchus*), y Notosuchidae (con *Notosuchus*). Gasparini (1971) también designó el espécimen MLP 64-IV-16-5 (n.º 253 de Woodward, 1896; Fig. 1.7C) como el lectotipo de *N. terrestris*, y refirió a esta especie más de 20 especímenes, todos pertenecientes a la misma localidad y horizonte, y alojados en la colección paleontológica del Museo de La Plata (MLP). Gasparini (1971) también consideró *N. lepidus* como sinónimo de *N. terrestris*, y proveyó una descripción general de su anatomía craneana y mandibular. Bonaparte (1991), a partir de nuevos especímenes alojados en el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN) (Fig. 1.7D), amplió la descripción de la anatomía craneana de *Notosuchus*, y a partir de características del basicráneo (ej., neumaticidad) consideró a Notosuchia como un infraorden de Protosuchia. Otros autores también

proveyeron una revisión y una descripción más exhaustiva de la anatomía craneana de *Notosuchus*, como es el caso de Ortega (2004; no publicada, Fig. 1.7E) y Fiorelli y Calvo (2008; Fig. 1.7F).

Particularmente, *N. terrestris* es el notosúquio más abundante del Cretácico del norte de Patagonia, con decenas de especímenes resguardados en colecciones de diferentes museos de Argentina (ej., Barrios et al., 2018; MLP, MACN, MPCA, MUCPV). Desde el trabajo de Woodward (1896), el conocimiento de *N. terrestris* fue en aumento, siendo hoy en día el notosúquio más abundante y mejor conocido en todo el mundo. A pesar del gran número de especímenes de *Notosuchus* alojados en varias colecciones paleontológicas de museos argentinos, no hay cráneos 100 % completos. En la mayoría de los especímenes, la mandíbula está siempre articulada al cráneo, y falta preparación mecánica, lo cual dificulta la observación directa de varias estructuras anatómicas craneanas, como por ejemplo dentición, sínfisis mandibular, configuración del paladar, pared lateral del neurocráneo, y cavidad orbital. Debido a esto en el marco de esta Tesis se procedió a la preparación exhaustiva de estos materiales, especialmente del lectotipo (ver Capítulo II y III).

Varios autores analizaron diferentes aspectos craneanos (neumaticidad, ontogenia, articulación cráneo-mandibular y dentición) y postcraneanas (postura corporal) de *Notosuchus*, lo cual permitió inferir un modo de vida con adaptaciones al medio terrestres para esta especie, con una postura erguida, con movimiento mandibular propalinal, y hábitos omnívoros o incluso herbívoros (ej., Dolgopol de Saez, 1957; Price, 1959; Gasparini, 1971; Bonaparte, 1981, 1996; Hecht y Tarsitano, 1983; Martinelli, 2003; Ortega, 2004; Pol, 2005; Andrade et al., 2006; Fiorelli et al., 2006; Andrade y Bertini, 2008a; Fiorelli y Calvo, 2008; Lecuona y Pol, 2008; Coêlho et al., 2011; Ösi, 2013; Pol et al., 2013, 2014; Barrios et al., 2018). Las interpretaciones dadas

por algunos autores sobre algunas características anatómicas de *Notosuchus* (ej., no hay un consenso en cuanto a la salida de la arteria carótida en la tabla occipital) son controversiales y, como resultado, diferentes reconstrucciones craneanas de esta especie son encontradas en la literatura (Fig. 1.7).

Sin embargo, a pesar de estas aproximaciones taxonómicas, anatómicas y paleobiológicas, algunas características craneanas importantes de *N. terrestris* son aún desconocidas o necesitan descripciones más exhaustivas, como la cavidad orbital, la pared del neurocráneo, forámenes neurovasculares, musculatura, y vasculatura, entre otros aspectos de su anatomía.

*Comahuesuchus brachybuccalis* fue descrito y nominado por Bonaparte (1991; Fig. 1.8A), para el cual erigió la familia monotípica Comahuesuchidae dentro de Notosuchia, y este como infraorden de Protosuchia (a partir de la anatomía basicraneana). Sereno et al. (2003), en su análisis filogenético recuperó *Comahuesuchus* dentro de un clado monofilético Notosuchia. Posteriormente, Martinelli (2003) describió materiales adicionales de *Comahuesuchus* (MACN-PV-N-30, MACN-PV-N-31, MOZ-Pv 6131; Fig. 1.8B), los cuales son de tamaño relativamente mayor al espécimen holotipo, y su análisis filogenético confirmó las afinidades notosuquianas de *Comahuesuchus*.

La inusual morfología del cráneo (hocico extremadamente corto y ancho, con dentición reducida pero con dos pares de caniniformes) de *Comahuesuchus* lo hace uno de los cocodriliformes más bizarros conocido hasta el momento (ej., Pol y Gasparini, 2007). La morfología del rostro de *Comahuesuchus* recuerda en algunos aspectos la morfología rostral de otros notosúquios no estrechamente emparentados, *Simosuchus clarki* Buckley et al. (2000) y *Anatosuchus minor* Sereno et al. (2003). Este último, considerado primeramente como perteneciente a la familia Comahuesuchidae (Sereno et al., 2003).

Escasos estudios fueron realizados sobre *Comahuesuchus*, los cuales son principalmente sobre anatomía craneana (ej., Bonaparte, 1991; Martinelli, 2003; Figs. 1.8A y B). Sin embargo, algunos aspectos del neurocráneo de éste taxón son desconocidos (ej. pared lateral, forámenes neurovasculares). Hasta el momento no hay estudios sobre la paleobiología de *Comahuesuchus*, y particularmente la anatomía post-craneana es totalmente desconocida (ej., Pol y Gasparini, 2007).

*Araripesuchus patagonicus* fue descrito y nominado por Ortega et al. (2000), basado principalmente en el espécimen MUCPv-269 (Fig. 1.8C). Sin embargo, otros especímenes del mismo taxón fueron hallados asociados (Pol y Gasparini, 2007). La ornamentación y el leve festonamiento de las mandíbulas recuerdan a lo observado en Peirosauridae, como así también en los integrantes de Neosuchia (ej., atoposáuridos, *Bernissartia*, eusúquios Crocodyloidea y Alligatoroidea; Brochu, 1999; Norell y Clark, 1990; Tennant et al., 2016). En la publicación original (Ortega et al., 2000), la neuroanatomía como así también la anatomía post-craneana de *A. patagonicus* fue descrita superficialmente. En trabajos posteriores sobre éste taxón no se hicieron grandes aportes a su anatomía, restringiéndose a breve descripciones de su anatomía (ej., Turner, 2006; Pol y Gasparini, 2007; Fig. 1.8D).

Sin embargo, *A. patagonicus* se caracteriza por ser un notosúquio de tamaño pequeño con cráneo semi-oreinirostral, hocico de sección transversa trapezoidal, órbitas relativamente lateralizadas y cubiertas dorsalmente por huesos palpebrales, barra postorbital a nivel de la superficie lateral del yugal, proceso anterior del postorbital lisa, proceso póstero-lateral del escamoso ornamentado, elongado e inclinado hacia abajo, coana entre palatinos y pterigoides, cresta transversa bien marcada dividiendo la tabla occipital, fenestra anteorbitaria, extremo del hocico agudo con narina separada por septo nasal-premaxilar, región sinfiseal del dentario elongado y dorsalmente cóncavo, sínfisis

esplénica, sutura fronto-nasal interdigitada y orientada transversalmente, coana subrectangular con márgenes laterales paralelos, septo coanal con surco ventral longitudinal, agudo anteriormente y de sección en forma de “T”, margen alveolar del maxilar a nivel de los cóndilos articulares del cuadrado, basiesfenoides con transversalmente amplia exposición ventral, miembro posterior más elongado que el anterior, con elementos apendiculares gráciles, e hilera dorsal de osteodermos pares rectangulares parcialmente imbricados (ej., Ortega et al., 2000; Pol y Apesteguía, 2005; Turner, 2006; Pol y Gasparini, 2007).

Hasta el momento, muchos aspectos de la anatomía (craneana y post-craneana) de *A. patagonicus* son aún desconocidos, esto es debido a la falta de estudios detallados sobre su osteología y de preparación de muchos de sus especímenes. Esto incluye a los especímenes asociados al material tipo, los que corresponderían a estados juveniles y subadultos, y cuyo estudio permitiría conocer más detalladamente la osteología de esta especie y su variación ontogenética.

*Araripesuchus buitreaensis* fue la segunda especie del género descrita en Patagonia, y la cuarta en todo el mundo. Este cocodriliforme de pequeño a mediano tamaño fue descrito y nominado por Pol y Apesteguía (2005), a partir del espécimen MPCA-PV-235, el cual presenta una preservación parcial ya que la superficie externa de la mayoría de los huesos del cráneo y mandíbula está erosionada (Fig. 1.8E).

*A. buitreaensis* es de mayor tamaño con respecto a los especímenes disponibles de otra especie del género de la misma unidad litoestratigráfica (Formación Candeleros, Cenomaniano), *A. patagonicus*. A pesar del estado sub-adulto de este último, *A. buitreaensis* presenta caracteres diagnósticos que justifican su asignación específica, sin embargo algunos de estos caracteres probablemente son debidos a variación ontogenética (Pol y Apesteguía, 2005). *A. buitreaensis* se caracteriza por ser un cocodriliforme de

pequeño a mediano tamaño, con festonamiento del hocico y ornamentación poco marcado similar a algunos integrantes de Neosuchia, cráneo oreinirostral, hocico de sección transversa trapezoidal, órbitas lateralizadas y cubiertas dorsalmente por huesos palpebrales, barra postorbitaria marcadamente inclinada hacia delante, proceso anterior del postorbital desarrollado, placa interfenestral del parietal relativamente estrecha, coana rectangular entre palatinos y pterigoides, región sinfiseal del dentario relativamente elongado, sínfisis esplenial, sutura fronto-nasal interdigitada y orientada transversalmente, y septo coanal amplio ventralmente pero agudo posteriormente y con surco ventral longitudinal (ej., Pol y Apesteguía, 2005; Sereno y Larsson, 2009).

La anatomía post-craneana de *A. buitreaensis* es totalmente desconocida. Nuevos materiales más completos y mejor preservados recolectados de la localidad de La Buitrera y alrededores (ej., Apesteguía, 2015; Apesteguía et al., 2007), brindan información novedosa y más completa sobre la anatomía craneana de *A. buitreaensis* (ej., Fernández-Dumont et al., 2017a, b, 2020).

*Lomasuchus palpebrosus* fue descrito, nominado y asignado a Peirosauridae por Gasparini et al. (1991) (Fig. 1.9A y B). El espécimen holotipo de *Lomasuchus* (MOZ-Pv 4084) corresponde al primer cráneo descrito relativamente mejor preservado de un peirosáurido. El patrón de ornamentación y la dentición de este taxón recuerdan en algunos aspectos al de los neosúquios, mientras que la morfología del cráneo es típicamente de notosúquio (Pol y Gasparini, 2007). *Lomasuchus* se caracteriza al igual que la mayoría de los notosúquios, por un cráneo oreinirostral, órbitas lateralizadas y cubiertas dorsalmente por huesos palpebrales articulados, proceso póstero-lateral del escamoso ornamentado, elongado y marcadamente hacia abajo, narina interna entre palatinos y pterigoides, cresta horizontal dividiendo la tabla occipital, fenestra anteorbitaria pequeña, ornamentación consistiendo de numerosos y pequeños pocitos

(“*pits*”) separados por crestas irregulares, márgenes mandibulares festoneados, y dientes zifodontes distribuidos en ondas de tamaño (ej., Gasparini et al., 1991).

Particularmente, la anatomía post-craneana de *Lomasuchus* es desconocida. El espécimen MCF-PVPH-160 que incluye material post-craneano y referido a *Lomasuchus palpebrosus*, fue codificado para esta especie e incluido en diferentes análisis filogenéticos, aunque no fue descrito ni publicado aun (ej., Leardi y Pol, 2009; Pol y Powell, 2011; Pol et al., 2012, 2014; Leardi et al., 2015a, b). En esta Tesis Doctoral, el espécimen MCF-PVPH-160 es considerado como Peirosauridae indeterminado (ver Capítulo II y III).

Después de la descripción original del espécimen holotipo (MOZ-Pv 4084) (Gasparini et al., 1991), hasta la fecha no hay redescrición publicada sobre *Lomasuchus*. La osteología craneana del neurocráneo de esta especie no fue descrita en detalle (ej. forámenes neurovasculares, recesos, suturas, marcas de inserción muscular, etc). Y en relación a esto último, muchos aspectos de la paleobiología de *L. palpebrosus* inferidos sobre la base de su anatomía (y particularmente anatomía blanda) son aún desconocidos.

*Peirosaurus tormini* es un cocodriliforme descrito a partir de restos fragmentarios para el Cretácico de Brasil (Maastrichtiano; Miembro Serra de Galga, Formación Marilia, Grupo Baurú) (ej., Price, 1955; Candeiro y Martinelli, 2006; Pol y Gasparini, 2007). Originalmente, el espécimen MOZ-Pv 1750 (Santoniano, Grupo Neuquén, Argentina) fue identificado como *Peirosaurus tormini* a partir de la morfología del premaxilar y dentición principalmente, únicos elementos comparables con el holotipo (Fig. 1.9C). A partir de estos especímenes se erigió la familia Peirosauridae (ej., Gasparini, 1982, Gasparini et al., 1991; Pol y Gasparini, 2007).

Posteriores hallazgos ampliaron la diversidad taxonómica y la información

anatómica de la familia Peirosauridae (ej., Gasparini et al., 1991; Carvalho et al., 2004, 2007, Larsson y Sues, 2007). Pradeiro et al. (2009) describen un nuevo espécimen (PV-CR IDC-12) (Campaniano Inferior a Medio, Grupo Neuquén, Argentina) como material referido a *Peirosaurus tormini*; sin embargo, ponen en duda la asignación taxonómica de los especímenes de Argentina al taxón de Brasil.

Martinelli y colaboradores (2012), en una revisión sistemática de los especímenes MOZ-Pv 1750 y PV-CR IDC-12, ponen en duda la validez taxonómica de *Peirosaurus tormini*, por la naturaleza fragmentaria del material tipo y sus características ampliamente distribuidas entre los peirosáuridos. A partir de una redescipción del espécimen MOZ-Pv 1750 crean la nueva especie *Gasparinisuchus peirosauroides*, especie a la que asignan al ejemplar PV-CR IDC-12 (Martinelli et al., 2012; Fig. 1.9D).

*Gasparinisuchus peirosauroides* es un peirosáurido de hocico relativamente ancho y alto, con dientes zifodontes, ornamentación consistiendo en numerosos y pequeños pocitos, con basicráneo muy inclinado hacia delante (sub-horizontal), con escotadura entre premaxilar y maxilar para diente mandibular, narina externa dirigida hacia delante y con fosa perinarial, mandíbula igualmente ancha como el hocico, con sínfisis esplenial extendida hasta el nivel del 6° y 7° diente, y con hasta 19 dientes en la mandíbula superior y 18 dientes en la mandíbula inferior. Los elementos del postcráneo (vértebras, cinturas, fémur y osteodermos) asociado al ejemplar holotipo (MOZ-Pv 1750) permanecen sin describir.

No existen estudios recientes sobre la anatomía cráneo-mandibular (como así tampoco post-craneana), de *G. peirosauroides* (MOZ-Pv 1750), ni de su anatomía endocraneana (considerando que el holotipo preserva el molde endocraneano natural inédito). Este molde endocraneano de *Gasparinisuchus* fue mencionado pero no descrito por Gasparini (1982); más recientemente se describió brevemente éste molde natural

(Barrios et al., 2017). El neurocráneo tampoco fue descrito en detalle, como así tampoco los forámenes neurovasculares.

*Wargosuchus australis* fue nominado y descrito por Martinelli y Pais (2008) como un baurusúquido a partir de restos fragmentarios (MOZ-Pv 6134), el segundo registro de la familia en Argentina (Fig. 1.9E). El otro registro de Baurusuchidae en el Cretácico de Argentina corresponde a *Cynodontosuchus rothi* descrito por Woodward (1896) a partir de un pequeño rostro y mandíbula parcial (ej., Price, 1959; Gasparini, 1972; Buffetaut, 1982; Pol y Gasparini, 2007).

*W. australis* es uno baurusúquido del Cretácico (Santoniano) de Argentina, conocido a partir de restos fragmentarios (Martinelli y Pais, 2008; Montefeltro et al., 2011). Este taxón se caracteriza por una ornamentación dérmica bien desarrollada (principalmente crestas rugosas), reducido contacto frontal-nasal, depresión sagital sobre la placa interorbital, palpebral anterior en intimo contacto con frontal, prefrontal, nasal, y lagrimal, marcada depresión para los bulbos olfatorios, marcada y amplia depresión en el extremo posterior de los nasales, reducida formula dentaria premaxilar, diente caniniforme premaxilar bien desarrollado y con carena posterior denticulada, amplia fosa perinarial con hasta tres forámenes pequeños, y fosa post-canina amplia y abierta lateralmente.

#### 1.4. ANTECEDENTES SOBRE ESTUDIOS NEUROANATÓMICOS EN NOTOSUCHIA

Gran parte del actual conocimiento de la anatomía craneana de los Crocodyliformes fósiles y actuales en general (ej., Mook, 1921b,c, 1934; Kälin, 1933; Romer, 1956; Medem, 1958, 1963; Mathur, 1960; Mansharamani, 1965, 1966; Iordansky, 1973; Langston, 1973; Steel, 1973; Busbey III, 1995; Bona y Desojo, 2013), y de los notosúquios en particular (ej., Price, 1945, 1959; Gasparini, 1971, 1982; Gasparini et al., 1991; Ortega et al., 2000; Andrade y Bertini, 2008a; Andrade et al., 2006; Ösi, 2013), se centra en la morfología externa y forma general del cráneo.

La anatomía del **neurocráneo** (= caja craneana o cerebral, *braincase*, *sensu* Gavrilov, 1659; Kardong, 2007; Paulina-Carabajal, 2015), como así también la morfología endocraneana de los cocodriliformes, está pobremente explorada (ej., Bruhl, 1862; Miall, 1878; Parker, 1883; Koken, 1887; Colbert, 1946b; Iordansky, 1973; Crompton y Smith, 1980; Hecht y Tarsitano, 1983; Busbey III y Gow, 1984; Benton y Clark, 1988; Clark, 1994; Wu et al., 1994; Brochu, 1999; Holliday y Witmer, 2009; Sereno et al., 2009; Fernández et al., 2011; Pol et al., 2013, 2014). Neurocráneos completos y bien preservados de cocodriliformes son poco frecuentes en el registro fósil, la falta de preparación mecánica y el estado de preservación de esta región del cráneo en especímenes fósiles contribuyen a su escaso conocimiento actual (ej., Clark, 1986; Barrios et al., 2018).

Generalmente, las primeras descripciones de la anatomía craneana de especímenes de Notosuchia de Argentina, y de otras regiones del mundo, tienen breves descripciones sobre el neurocráneo, y/o al menos figurado (ej., Woodward, 1896; Rusconi, 1933; Price, 1945, 1959; Colbert, 1946b; Gasparini, 1971, 1982, 1984; Bonaparte, 1991; Gasparini et al., 1993; Ortega et al., 2000; Campos et al., 2001; Martinelli, 2003; Pol y Apesteguía, 2005; Zaher et al., 2006; Carvalho et al., 2007; Larsson y Sues, 2007; Vasconcellos y

Carvalho, 2007; Novas et al., 2009; Pol y Powell, 2011; Martinelli et al., 2012; Iori et al., 2013), contrario a lo que se observa en publicaciones de descripciones más recientes y bien figuradas, en las cuales el uso de Tomografía Computada en los fósiles se convirtió en una herramienta muy útil para el acceso e interpretación de las diferentes regiones del neurocráneo (ej., Turner, 2006; Turner y Buckley, 2008; Kley et al., 2010; Pol et al., 2014; Sertich y O'Connor, 2014; Barrios et al., 2018; Fonseca et al., 2020; Fig. 1.10).

Es pionero en el estudio del neurocráneo de los Notosuchia el trabajo de Colbert (1946b) sobre la descripción detallada y bien ilustrada de la anatomía cráneo-mandibular de *Sebecus icaeorhinus* Simpson (1937) (notosúquio sebécido del Eoceno de la provincia de Chubut); en el mismo se brindó información de elementos del neurocráneo y de su morfología endocraneana (Colbert, 1946b; Fig. 1.10A). Más posteriormente, Bonaparte (1991, 1996) a partir de novedosos y bien preservados especímenes los cuales fueron figurados omitiendo algunos detalles, hizo importantes interpretaciones de la anatomía del neurocráneo de *Notosuchus terrestris*, su neumaticidad craneana, y la hipótesis derivada de dicha información sobre la relación de los notosúquios con los protosuquios (Fig. 1.10B). En su trabajo de Tesis Doctoral, Ortega (2004) ilustró y brindó algunos detalles de la caja craneana de *Notosuchus*, no obstante dicha información no fue publicada hasta el momento.

En el caso de algunos notosúquios del continente africano, las descripciones más recientes del neurocráneo de los mismos incluyen información tomada de Tomografías Computadas. Descripciones del neurocráneo, bien detalladas y figuradas, son las brindadas para el caso del uruguaysúquido *Araripesuchus tsangatsangana* Turner (2006) y el notosúquio basal *Simosuchus clarki* Buckley et al. (2000), en menor medida para el caso de *Araripesuchus wegneri* Buffetaut (1981), y el notosúquio de afinidades peirosauroides *Mahajangasuchus insignis* Buckley y Brochu (1999) (Turner, 2006;

Turner y Buckley, 2008; Sereno y Larsson, 2009; Kley et al., 2010; Figs. 1.10C). La publicación más reciente de una descripción detallada del neurocráneo en un *Notosuchia* es para el peirosáurido *Rukwasuchus yajabaliyekundu* Sertich y O'Connor (2014), en la misma se figuró la pared lateral de su caja craneana, algo escasamente figurado en descripciones del cráneo de un notosúquio, salvo el caso de *Simosuchus* y en publicaciones en un contexto más amplio de cocodriliformes (ej., Holliday y Witmer, 2009 figs. 7 y 9D; Kley et al., 2010; Sertich y O'Connor, 2014; Fig. 1.10D).

Con la excepción de *Notosuchus terrestris*, hasta la fecha no hay descripciones detalladas del neurocráneo de los notosúquios del Cretácico de Argentina (ej., *Araripesuchus patagonicus*, *A. buitreaensis*, *Gasparinisuchus*, *Lomasuchus*, *Comahuesuchus*); muchos aspectos (forámenes de nervios craneanos, vasculatura, oído, etc) de los mismos son desconocidos. Para el caso de *N. terrestris*, el conocimiento de parte de la anatomía neurocraneana en detalle corresponde a la información publicada como resultado del desarrollo del presente trabajo de Tesis Doctoral (Barrios et al., 2018).

Se define la **paleoneurología** como el estudio de la evidencia fósil del sistema nervioso, su desarrollo y evolución en los diferentes grupos de animales (vertebrados principalmente) (ej., Edinger, 1966; Jerison, 1969, 1976; Hopson, 1979; Franzosa, 2004; Walsh y Knoll, 2011). Su principal objeto de estudio es el molde endocraneano (*cranial endocasts*) (ej., Hopson, 1979; Witmer et al., 2008; Holloway et al., 2009). Los estudios paleoneurológicos son una importante herramienta para abordar estudios paleobiológicos, y por lo tanto un gran complemento a los estudios biomecánicos (por ejemplo) y cualquier otro estudio donde se infieran hábitos de vida a partir de la reconstrucción de la anatomía blanda (ej., Franzosa, 2004; Witmer et al., 2008; Walsh y Knoll, 2011). En la literatura específica de reptiles, los estudios paleoneurológicos son más frecuentes para dinosaurios

y sinápsidos, los cuales fundaron la base para la paleoneurología como disciplina (ej., Edinger, 1966; Hopson, 1979; Buchholtz y Seyfarth, 1999, 2001; Walsh y Knoll, 2011).

Para Crocodyliformes (Fig. 1.11), son más comunes las publicaciones de estudios paleoneurológicos en Neosuchia (principalmente Thalattosuchia y Eusuchia), algunos de los cuales fueron de los primeros en su tipo: Pholidosauridae, Teleosauridae, Metriorhynchidae, Goniopholididae, Crocodylia (ej., Lemoine, 1883-84, Koken, 1887; Edinger, 1938; Storrs et al., 1983; Fernandez y Gasparini, 2008; Smith, 2008; Fernandez y Herrera, 2009; Herrera, 2015). Estos estudios están basados mayormente en moldes endocraneanos naturales, los cuales son muy raros en el registro fósil (Hopson, 1979; Fig. 1.11A). Estudios más recientes están basados en moldes endocraneanos artificiales, que pueden ser corpóreos (de látex o silicona) o digitales (virtuales) (ej., Wharton, 2000; Fernández et al., 2011; Bona y Paulina Carabajal, 2013; Bona et al., 2013a, 2017; Pierce et al., 2016; Fonseca et al., 2020; Figs. 1.11B y C).

En cuanto a los Notosuchia, solamente se han estudiado hasta el momento moldes endocraneanos artificiales de látex para *Sebecus icaeorhinus* y virtuales para *Anatosuchus minor* Sereno et al. (2001), *Araripesuchus wegneri*, *Simosuchus clarki*, *Rukwasuchus yajabalijekundu* y *Campinasuchus dinizi* (ej., Colbert, 1946b; Sereno y Larsson, 2009; Kley et al., 2010; Sertich y O'Connor, 2014; Fonseca et al., 2020; Fig. 1.11D, E y F). De esta manera, el único estudio paleoneurológico realizado en notosúquios de Argentina es el de *Sebecus*, a partir de especímenes provenientes del Eoceno de la provincia del Chubut (ej., Colbert, 1946b; Pol et al., 2012; Fig. 1.11D), mientras que los otros trabajos más reciente y basados en Tomografía Computada son de notosúquios mayormente del continente africano (*Anatosuchus*, *Araripesuchus*, *Simosuchus*, *Rukwasuchus*) y de Brasil (ej., Sereno y Larsson, 2009; Kley et al., 2010; Sertich y O'Connor, 2014; Fonseca et al., 2020; Figs. 1.11E y F). Moldes endocraneanos naturales de estos cocodriformes

terrestres son muy raros, y los únicos casos registrados son de notosúquios del Cretácico de Argentina: *Gasparinisuchus peirosauroides* (mencionado pero no descrito por Gasparini, 1982; descrito brevemente por Barrios et al., 2017) y *Araripesuchus buitreaensis* (descrito brevemente pero no publicado; Endres y Apesteguía, 2013; Fernández-Dumont et al., 2017a), los cuales son descritos en detalles en la presente Tesis Doctoral.

Los estudios paleoneurológicos en Notosuchia son relevantes ya que estos cocodriliformes fueron un grupo con una extensa y exitosa radiación durante el Cretácico en Gondwana (ej., Pol y Leardi, 2015), una gran disparidad morfológica y ecológica que no ha sido detalladamente analizada ni interpretada desde un punto de vista paleobiológico (ej., Ösi, 2013). Además, los primeros notosúquios descritos son de Argentina, con importantes y diversos especímenes en repositorios de museos del país, para los cuales su anatomía neurocraneana lamentablemente nunca fue abordada en detalle y tampoco fueron consideradas inferencias paleoneurológicas (ej., Pol y Gasparini, 2007).

## 1.5. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

### 1.5.1. Objetivo general

El objetivo general del presente trabajo es aportar al conocimiento de la anatomía neurocraneana y de la paleoneurología de los Notosuchia del Cretácico de Argentina, identificando las principales novedades morfológicas del neurocráneo presentes entre los principales representantes del clado (ej., Uruguaysuchidae, Peirosauridae; *sensu* Pol *et al.*, 2014), y determinando la significancia de la morfología endocraneana en términos paleoneuroanatómicos y paleobiológicos.

Los antecedentes en esta línea de estudio en Argentina son prácticamente inexistentes por lo cual se espera que los resultados de esta Tesis Doctoral tendrán un impacto importante en la comunidad científica tanto local como internacional.

### 1.5.2. Objetivos Específicos

En este contexto se pretende estudiar el neurocráneo de los Notosuchia del Cretácico del noroeste de Patagonia (*Araripesuchus*, *Notosuchus*, *Lomasuchus*, *Comahuesuchus*, *Gasparinisuchus*, *Wargosuchus*; Woodward, 1896; Gasparini, 1982; Bonaparte, 1991; Gasparini *et al.*, 1991; Ortega *et al.*, 2000; Martinelli, 2003; Pol y Apesteguía, 2005; Martinelli y Pais, 2008; Martinelli *et al.*, 2012) según los siguientes objetivos particulares:

- 1- Contribuir al conocimiento del neurocráneo de los Notosuchia del Cretácico de Argentina.
- 2- Identificar la variación morfológica del neurocráneo dentro de los principales grupos de Notosuchia *sensu* Pol *et al.* (2014), Uruguaysuchidae, Peirosauridae, Baurusuchidae, y “notosúquios avanzados”, los cuales poseen adaptaciones tróficas diferentes.

- 3- Determinar las capacidades sensoriales (ej., olfacción, visión y audición), analizando la relación de la variación relativa de la morfología (forma y volumen) del molde endocraneano de los cocodriliformes bajo estudio.
- 4- Realizar inferencias paleobiológicas a partir de la interpretación del desarrollo relativo de las diversas partes del encéfalo (su correspondencia en cuanto a su capacidad auditiva, visual, olfato, equilibrio y balance, entre otros), y testear si los datos soportan las hipótesis previas para el grupo sobre alimentación, hábitos, postura, y ambientes donde vivían.
- 5- Determinar las implicancias de los caracteres neurocráneos en la relaciones filogenéticas de los Notosuchia.
- 6- Identificar patrones de cambio morfológico en el neurocráneo y endocráneo de este grupo en base a las hipótesis filogenéticas obtenidas e interpretar las posibles novedades neurológicas y sensoriales adquiridas en la filogenia de Notosuchia.

### 1.5.3. Hipótesis

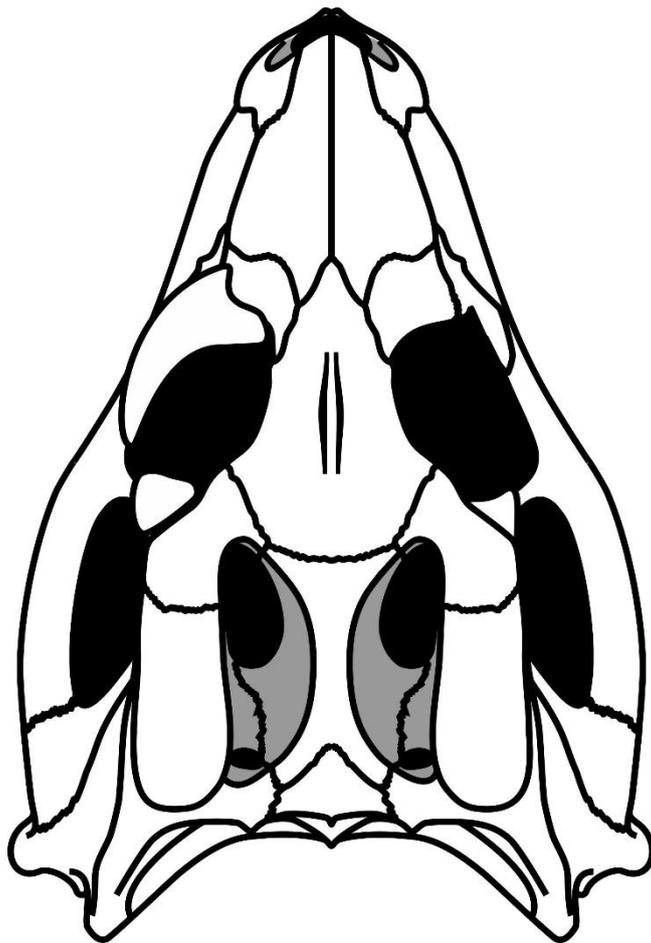
De acuerdo a los objetivos planteados, en este trabajo se estudió el neurocráneo de los Notosuchia del Cretácico del noroeste de Patagonia (ver Capítulo II y III), de acuerdo a las siguientes hipótesis:

- 1- El neurocráneo de los Notosuchia (*sensu* Pol *et al.*, 2014) presenta una gran variación morfológica.
- 2- Existe una variación del volumen encefálico y la forma del endocráneo en los cocodriliformes Notosuchia relacionada con el desarrollo relativo de distintos rangos de capacidad sensorial (vista, oído y olfato).
- 3- Los caracteres neurocraneanos tienen incidencias en la resolución de las relaciones filogenéticas de los Notosuchia.

- 4- Los cambios morfológicos del endocráneo en la evolución de los notosúquios se asocian a innovaciones neurológicas y sensoriales adquiridas a lo largo de la historia evolutiva del grupo, relacionadas con los diferentes hábitos de vida o roles tróficos de este diverso grupo.

# CAPÍTULO II:

## MATERIALES Y METODOLOGÍAS



## 2.1. MATERIALES ESTUDIADOS

En esta Tesis Doctoral se revisaron y describieron en detalle los neurocráneos de siete taxones de notosúquios del Cretácico de la Cuenca Neuquina de Argentina: *Notosuchus terrestris*, *Comahuesuchus brachybuccalis*, *Araripesuchus patagonicus*, *A. buitreaensis*, *Lomasuchus palpebrosus*, *Gasparinisuchus peirosauroides* y *Wargosuchus australis*. También se incluyen cuatro especímenes inéditos: MCF-PVPH-160, MCF-PVPH-413, MPCA-PV-240 y MPCA-PV-241. En total se suman más de 40 especímenes con diferente grado de preservación y preparación, entre holotipos y especímenes referidos. Una lista de estos especímenes y su procedencia se muestra en la Tabla 2.1.

### 2.1.1. Taxones de comparación

Con fines comparativos, se estudiaron los neurocráneos de algunos notosúquios cretácicos registrados fuera de Argentina (ej., Brasil, Uruguay, Bolivia, Marruecos, Madagascar), como también del Cenozoico argentino. Neurocráneos de otros cocodriliformes también fueron estudiados con fines comparativos (ej., protosúquios, neosúquios). El listado de taxones estudiados para la comparación se incluye en las Tablas 2.2. y 2.3. En los casos que se pudieron revisar especímenes en mano (ya sea por fotografías propias o como cedidas gentilmente por colegas) se incluye su número de repositorio, caso contrario solo la referencia bibliográfica.

La información obtenida de la observación-comparación fue de gran importancia para la identificación de estructuras homólogas, además de ampliar el conocimiento de la anatomía neurocraneana presente en los diferentes grupos de Crocodyliformes (Notosuchia y Neosuchia).

## 2.2. PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA DE LOS NOTOSUCHIA ESTUDIADOS

### 2.2.1. Procedencia geográfica

Los especímenes fósiles objeto de estudio en esta Tesis Doctoral provienen de localidades de las provincias del Neuquén y de Río Negro, noroeste de la Patagonia, Argentina (Fig. 2.1). A continuación se listan las principales localidades que aportaron (y aportan) restos de notosúquios:

**2.2.1.1. Norte de la ciudad de Neuquén – Campus Universitario.** La localidad históricamente conocida como “Boca del Sapo” corresponde al área de confluencia de los ríos Limay y Neuquén, actualmente el sector norte de la ciudad del Neuquén, campus y cercanías de la Universidad Nacional del Comahue (UNCO), provincia del Neuquén, Argentina (ej., Roth, 1899; Gasparini, 1981; Bonaparte, 1991; Heredia y Calvo, 2002; Pol y Gasparini, 2007; Fiorelli y Calvo, 2008; Leardi et al., 2015a). De esta localidad proviene el lectotipo y especímenes referidos de *Notosuchus terrestris*, holotipo de *Cynodontosuchus rothi*, holotipo de *Comahuesuchus brachybuccalis*, holotipo de *Wargosuchus australis*, así como también restos de peirosáuridos, baurusúquidos, y otros cocodriliformes basales, y otros vertebrados continentales de pequeño a mediano tamaño (ej., serpientes, terópodos) (ej., Gasparini, 1981; Bonaparte, 1991; Fiorelli y Calvo, 2007; Pol y Gasparini, 2007; Leardi et al., 2015, 2018).

**2.2.1.2. Paso Córdoba.** Esta localidad, clásica en la literatura geológica, se encuentra aproximadamente a 10 km al sur de la ciudad de General Roca, sobre el margen sur del río Negro, al norte de la provincia de Río Negro, Argentina (p.ej., Hugo y Leanza, 2001). De esta localidad, particularmente en Chacra La Isla y Puesto Tripailao se exhumaron numerosos restos de *Notosuchus terrestris*; otros registros de vertebrados incluyen serpientes (ej., Caldwell y Albino, 2001; Pol y Gasparini, 2007; Calvo y Martinelli,

comunicación personal, 2017). En la literatura específica también se puede encontrar esta localidad citada como Paso Córdova.

**2.2.1.3. Costa norte de Lago Los Barreales – Loma de La Lata.** Esta localidad comprende diferentes afloramientos de los alrededores del Centro Paleontológico Proyecto Dino, en la costa norte del Lago Los Barreales, Embalse Cerros Colorados (provincia del Neuquén, Argentina). Los afloramientos de la localidad se encuentran dentro del yacimiento gasífero de Loma La Lata (Yacimiento Petrolíferos Fiscales), ubicada a unos 90 km al oeste de la ciudad de Neuquén y 10 kilómetros al sur de la localidad de Añelo. La misma ha brindado numerosos restos de vertebrados continentales cretácicos, también restos de plantas, invertebrados, y peces (ej., Calvo et al., 2007, 2008). Los notosúquios registrados en esta localidad comprenden principalmente a peirosáuridos, el holotipo de *Gasparinisuchus peirosauroides*, holotipo de *Lomasuchus palpebrosus*, y un espécimen de afinidades con *Comahuesuchus* (ej., Gasparini, 1982; Gasparini et al., 1991; Calvo et al., 2007, 2008; Calvo y Porfiri, 2010; Danieli et al., 2011; Martinelli et al., 2012).

**2.2.1.4. Costa norte del Embalse Ezequiel Ramos Mexia – Villa El Chocón.** La localidad fosilífera se localiza a unos 5 km al sudoeste de Villa El Chocón, en la costa norte del Embalse Ezequiel Ramos Mexia, al suroeste de la ciudad de Neuquén (provincia del Neuquén, Argentina). De esta localidad los únicos notosúquios registrados hasta el momento corresponden a la especie *Araripesuchus patagonicus*, holotipo y especímenes referidos asociados; otros vertebrados continentales registrados en la zona son grandes dinosaurios terópodos, saurópodos, tortugas, lagartos, anuros, como así también icnitas

(ej., Calvo, 1999; Ortega et al., 2000; Pol y Gasparini, 2007; Calvo et al., 2011; Danieli et al., 2011).

**2.2.1.5. La Buitrera.** Esta localidad se ubica aproximadamente a unos 30 km al noreste de Cerro Policía, noroeste de la provincia de Río Negro, Argentina. Hasta el momento, de esta localidad proceden el holotipo y especímenes referidos de *Araripesuchus buitreaensis*, como así también otros de afinidades con *Araripesuchus*, entre otros vertebrados continentales de pequeño tamaño (esfenodontes, serpientes, tortugas, mamíferos, terópodos, etc.) (ej., Carignano et al., 2002; Pol y Apesteguía, 2005; Apesteguía et al., 2007a,b; Endres y Apesteguía, 2013; Apesteguía, 2015; Fernández-Dumont et al., 2020).

**2.2.1.6. Sierra del Portezuelo.** Esta localidad se ubica aproximadamente a unos 20 km al oeste de la ciudad de Plaza Huincul, provincia del Neuquén, Argentina. Los vertebrados registrados en las bardas de esta localidad incluyen principalmente dinosaurios terópodos, saurópodos, peces, tortugas y cocodrilos peirosáuridos (ej., Pais, 2005; Apesteguía, 2007; Garrido, 2010).

**2.2.1.7. Sierra Barrosa.** Ubicada a unos 30 km al este de Plaza Huincul, provincia del Neuquén, Argentina. La Sierra Barrosa es una localidad que hasta el momento ha brindado restos de dinosaurios terópodos, saurópodos, cocodrilos peirosáuridos, tortugas, icnitas de aves, y algún mamífero (ej., Coria et al., 2001; Salgado y Coria, 2009; Ortega et al., 2012).

**2.2.1.8. Anfiteatro de Rentería.** Se ubica aproximadamente a unos 50 km al sudoeste de la ciudad de Neuquén, sobre el sector norte de la Meseta de Rentería, al noroeste de la provincia de Río Negro, Argentina. Los afloramientos de esta localidad han brindado restos de invertebrados, vertebrados continentales (principalmente dinosaurios terópodos, saurópodos, ornitópodos, tortugas, cocodrilos peirosáuridos, y peces) y plantas (ej., Leanza et al., 2008; Salgado et al., 2009).

### **2.2.2. Procedencia estratigráfica**

Todos los especímenes objeto de estudio de esta Tesis Doctoral provienen de estratos del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina.

La **Cuenca Neuquina** es una secuencia sedimentaria (con un espesor de más de 6000 m) depositada en ambientes marinos y continentales del Mesozoico (principalmente) y Cenozoico, se ubica en el centro-oeste de Argentina (abarcando el oeste y sudoeste de la provincia de Mendoza, sudoeste de la provincia de La Pampa, noroeste de la provincia de Río Negro, y gran parte del territorio de la provincia del Neuquén), como así también el centro de Chile; es la cuenca más importantes del país por su riqueza hidrocarburífera producto de la actividad geológica y biológica desarrollada durante su depositación, y por la abundancia y calidad de sus fósiles, siendo una de las secuencias fosilíferas jurásico-cretácico mejor conocida en el mundo (ej., Garrido, 2000; Leanza et al., 2004; Howell et al., 2005; Arregui et al., 2011; Calvo et al., 2011; Casadío y Montagna, 2015; Fig. 2.2).

En la evolución del relleno sedimentario de la Cuenca Neuquina, la secuencia de depósitos continentales del Cretácico Superior más importante y mejor conocida en

cuanto al registro de vertebrados, y que aportó la mayoría de los notosúquios registrados en Argentina, es el Grupo Neuquén (Leanza et al., 2004; Garrido, 2010).

El **Grupo Neuquén** es una unidad estratigráfica de la Cuenca Neuquina formada por una sucesión de sedimentos clásticos predominantemente continentales (lacustres y fluviales), los cuales se depositaron entre el Cenomaniano Temprano y el Campaniano Medio del Cretácico Superior, y alcanzó un espesor de hasta 1500 m en el centro-norte de la provincia del Neuquén; su riqueza fosilífera está dominada por restos de dinosaurios (ej., Garrido, 2000, 2010, 2011; Leanza y Hugo, 2001; Leanza et al., 2004; Calvo et al 2011). En esta Tesis Doctoral se sigue el ordenamiento estratigráfico del Grupo Neuquén sugerido por Garrido (2010) (Fig. 2.3).

A continuación se listan las principales unidades litoestratigráficas de la Cuenca Neuquina, las cuales forman parte de los tres subgrupos (Río Limay, Río Neuquén y Río Colorado) identificados para el Grupo Neuquén, y que registran restos de notosúquios formalmente identificados y publicados con neurocráneos preservados.

**2.2.2.1. Formación Candeleros.** Esta unidad tiene gran exposición en los alrededores del Embalse Ezequiel Ramos Mexía (incluyendo afloramientos en la provincia de Río Negro), como también en el centro-norte de la provincia del Neuquén, está formada por areniscas masivas de grano grueso a medio y conglomerados de color violeta, púrpura, rojo oscuro y marrón depositadas en un ambiente fluvial bajo régimen meandroso y anastomosado, también eólico, con paleosuelos y niveles representando condiciones pantanosas; el registro fósil incluye una rica y variada fauna de grandes dinosaurios y otros reptiles, entre los cuales se encuentran los notosúquios uruguayos *Araripesuchus patagonicus* y *A. buitreaensis*, importante también es su registro

icnológico (ej., Calvo, 1999; Ortega et al., 2000; Pol y Apesteguía, 2005; Calvo et al., 2011). Los depósitos sugieren condiciones climáticas cálidas, áridas a semiáridas, con marcado régimen de estacionalidad (ej., Garrido, 2010; Candia Halupczok et al., 2017). Primeramente, esta unidad fue asignada al Albiano (Calvo, 1991; Ortega et al., 2000), no obstante, la edad de la Formación Candeleros es considerada Cenomaniano Temprano (100 - 95 Ma., Carta Estratigráfica Internacional, 2015) (ej., Leanza y Hugo, 2001; Leanza et al., 2004; Garrido, 2010, 2011).

**2.2.2.2. Formación Portezuelo.** Esta unidad está constituida por areniscas amarillentas, grises y castaño rojizas, con intercalaciones de poco espesor de fangolitas de color ladrillo claro en parte conglomerádicas con intercalaciones de fangolitas con yeso; sus afloramientos más importantes se encuentran en la Sierra del Portezuelo, alrededores del Lago Los Barreales y el Anfiteatro de Rentería, los cuales tienen registro de una variada fauna de vertebrados, predominantemente dinosaurios y cocodrilos peirosáuridos como *Lomasuchus palpebrosus* (ej., Gasparini et al., 1991; Calvo y Porfiri, 2010; Calvo et al., 2011). Los depósitos de la Formación Portezuelo sugieren un ambiente de depositación vinculado a sistemas fluviales de alta sinuosidad, de tipo meandroso y carga arenosa dominante, bajo condiciones climáticas cálidas y de relativa humedad, y una edad asignada al Turoniano Tardío – Coniaciano Temprano (90 – 88 Ma., Carta Estratigráfica Internacional, 2015) (ej., Garrido, 2010, 2011; Leanza y Hugo, 2001; Leanza et al., 2004).

**2.2.2.3. Formación Bajo de la Carpa.** Esta unidad, de origen fluvial, está integrada por areniscas de grano grueso de colores rosados, grisáceos y violeta claro, en estratos tabulares o lenticulares muy extendidos, gruesos y muy resistentes, con paleosuelos en

el tope, y cuerpos de duna en algunos sectores; son clásicos y bien conocidos los afloramientos de la Formación Bajo de la Carpa en las bardas del sector norte de la ciudad de Neuquén (provincia del Neuquén) y en Paso Córdoba (provincia de Río Negro), que tienen registro de una variada fauna de pequeños vertebrados entre los cuales los notosúquios son diversos (*Notosuchus terrestris*, *Cynodontosuchus rothi*, *Comahuesuchus brachybuccalis*, *Gasparinisuchus peirosauroides* y *Wargosuchus australis*) (ej., Bonaparte, 1991; Martinelli, 2003; Pol y Gasparini, 2007; Fiorelli y Calvo, 2008; Martinelli y Pais, 2008; Calvo et al., 2011; Garrido, 2010, 2011; Martinelli et al., 2012). Los depósitos de esta unidad indican un paleoambiente de ríos de alta a moderada sinuosidad y de abundante carga de lecho arenosa, bajo condiciones climáticas cálidas y semiáridas (Garrido, 2010). La edad de esta formación es asignada al Santoniano (86 - 83 Ma., Carta Estratigráfica Internacional, 2015) (ej., Leanza y Hugo, 2001; Leanza et al., 2004; Calvo y Porfiri, 2010; Garrido, 2010, 2011).

Otras unidades del Grupo Neuquén (ej., Fm Cerro Lisandro, Fm Los Bastos, Fm Anacleto) han registrado restos de cocodrilos, entre ellos notosúquios principalmente peirosáuridos (ej., Leanza et al., 2008; Garrido, 2010; Barrios y Bona, 2014; Barrios et al., 2015).

### 2.3. INTRODUCCIÓN AL ESTUDIO DEL NEUROCRÁNEO Y LA PALEONEUROLOGÍA

#### 2.3.1. Neurocráneo

El neurocráneo se define como la parte del cráneo, cuyos elementos recubren el encéfalo y los órganos de los sentidos especiales (cápsulas sensoriales nasal, óptica y ótica), independientemente del origen embrionario (crestas neurales o mesodermo paraxial), o de la naturaleza de sus componentes (condrocráneo, osteocráneo), y que articula ventralmente con el esplanocráneo (ej., Gavrilov, 1959; Starck, 1979; Liem et al., 2001; Kardong, 2007; Wyneken, 2015). Las estructuras y/o elementos del neurocráneo son generalmente conservativas entre los diferentes grupos de reptiles, principalmente los forámenes de nervios craneanos; cambios en la localización y números de esos forámenes pueden ser informativos filogenéticamente (ej., Romer, 1956; Franzosa, 2004).

Algunos autores consideran al neurocráneo como sinónimo de caja craneana (= *braincase*, en inglés), pero haciendo solo referencia a la porción que rodea al encéfalo y al oído interno (ej., Säve-Söderbergh, 1947; Starck, 1979; Romer y Parsons, 1987; Paulina Carabajal, 2015). Otro término erróneamente usado para referirse a esta región del cráneo es basicráneo (ej., Miall, 1878; Parker, 1883; Busbey III y Gow, 1984; Bonaparte, 1991), que en realidad comprende la porción póstero-ventral del neurocráneo, más específicamente el piso de la cavidad endocraneana (ej., Brochu, 1999; De Iuliis, 2011).

Una característica derivada del neurocráneo de los cocodriliformes es la fijación del cuadrado (hueso de origen condral del esplanocráneo ya que osifica a partir del cartílago palatocuadrado) a la superficie lateral de la caja craneana, estableciendo contacto con el pterigoides (ej., Miall, 1878; Williston, 1925; de Beer, 1937; Iordansky, 1973; Benton y Clark, 1988). Esta característica confiere la rigidez al neurocráneo y por

lo tanto la pérdida de cinesis craneana en los cocodrilianos (ej., Romer, 1956; Iordansky, 1973; Langston, 1973; Steel, 1973; Bellairs y Kamal, 1981; Whetstone y Whybrow, 1983; Klembara, 2004; Pol et al., 2013). A pesar que en la mayoría de los cocodriliformes el pterigoides (hueso de origen dérmico) contacta el sector ventral de la pared lateral de la caja craneana, delimitando en algunos casos ventral y externamente la fosa del ganglio del nervio craneano trigémino (ej., Holliday y Witmer, 2009), no es considerado como parte del neurocráneo, ya que está mayormente involucrado en la formación del paladar.

Otras características generalizadas del neurocráneo de los cocodriliformes es la ausencia de osificaciones de las capsulas nasales, del septo internasal (elementos etmoidales) y del septo interorbital (orbitoesfenoides), la ausencia de proceso basipterigoides, y de epipterigoides osificados (ej., Ali et al., 2008; Bellairs, 1949; Starck, 1979; Bellairs y Kamal, 1981; Clark, 1986; De Iuliis, 2011; Iordansky, 1973; Klembara, 1991; Mathur, 1960; Miall, 1878; Williston, 1925). No obstante, pequeñas osificaciones (posiblemente calcificaciones) del septo interorbital fueron descritas como orbitoesfenoides y preesfenoides, o esfenetmoides en cocodrilianos (ej., Owen, 1847; Romer, 1956), y un hueso epipterigoides fue descrito en algunos cocodriliformes extintos (ej., *Sarcosuchus* y el notosúquio *Simosuchus*; Holliday y Witmer, 2009; Kley et al., 2010).

Teniendo en cuenta lo previamente mencionado y descripciones de la anatomía craneana de cocodrilos vivientes (ej., Owen, 1847; Huxley, 1864, 1872; Miall, 1878; Reynolds, 1897; Mook, 1921c, d; Goodrich, 1930; Kälin, 1933, 1955; Romer, 1956; Mathur, 1960; Chiasson, 1962; Mansharamani, 1965, 1966; Iordansky, 1973; Starck, 1979; De Iuliis, 2011), se considera, entonces, a la caja craneana como la parte más posterior del neurocráneo, que contiene al encéfalo y oídos internos, estando formada por paredes laterales y pared posterior (**tabla occipital**), techo (**tabla craneana**) y piso

craneano (**basicráneo**) (Fig. 2.4). Dado que a lo largo de esta Tesis Doctoral se hará referencia exclusivamente a esta región del neurocráneo de los notosúquios, caja craneana será utilizada aquí como sinónimo del mismo, aunque estrictamente no lo sean. También se considerará al cuadrado como elemento óseo adicional a la pared lateral externa del neurocráneo. Dada su solidez y fijeza entre sus elementos, la caja craneana es frecuente en el registro fósil de cocodriliformes (ej., Crompton y Smith, 1980; Bonaparte, 1991; Larsson y Sues, 2007; Gasparini et al., 2008; Fernández et al., 2011; Holliday y Gardner, 2012; Bona y Paulina-Carabajal, 2013; Bona et al., 2013a; Barrios y Bona, 2014; Sertich y O'Connor, 2014).

Resumiendo, en esta Tesis Doctoral se considera al neurocráneo a la porción del cráneo formado por la tabla craneana (constituida por los huesos frontal, parietal, postorbital, y escamoso), la tabla occipital (constituida por los huesos complejo supraoccipital-epióticos, complejo exoccipital-opistótico, basicoccipital, y en parte escamoso), el basicráneo (constituido por el basiesfenoides – posiblemente fusionado al paraesfenoides – y basioccipital), la pared lateral (lateroesfenoides y proótico), cuadrado (constituye la región articular y la pared lateral externa del neurocráneo), y huesos palpebrales (Fig. 2.5). Se tiene en cuenta que en cocodriliformes (al igual que en otros saurópsidos) el supraoccipital y exoccipital están fusionados con huesos perióticos, formando en cada caso los complejos supraoccipital-epióticos y exoccipital-opistótico (ej., Miall, 1878; Reynolds, 1897; Clark, 1986). Los elementos óseos que conforman el neurocráneo de los cocodriliformes, en general, también delimitan determinadas aberturas craneanas, están invadidos por recesos neumáticos, y perforados por forámenes neurovasculares (ej., Romer, 1956; Iordansky, 1973; Fig. 2.6). Para una lista de sinónimos anatómicos de estas estructuras y elementos del neurocráneo presente en la literatura, ver Tabla 2.4.

### 2.3.2. Paleoneurología

Como rama de la paleontología, la paleoneurología es una disciplina que se encarga del estudio del sistema nervioso (principalmente morfología del encéfalo) de animales extintos (en particular de vertebrados), considerando su evolución a lo largo del tiempo geológico (ej., Edinger, 1949; Hopson, 1979; Buchholtz y Seyfarth, 1999, 2001; Franzosa, 2004; Witmer et al., 2003, 2008). El objetivo de los estudios paleoneurológicos es determinar cómo el encéfalo, y su sistema sensorial asociado, evolucionó en un grupo particular de vertebrado (ej., Buchholtz y Seyfarth, 1999; Walsh y Knoll, 2011).

El principal objeto de estudio de la paleoneurología es el molde endocraneano (ej., Edinger, 1946; Hopson, 1979). Debido a que los tejidos del sistema nervioso se descomponen rápidamente después de la muerte del animal, su estudio es tratado de manera indirecta a través de la cavidad endocraneana o su molde (Hopson, 1979). Dependiendo el grado en el cual el encéfalo llena la cavidad endocraneana, varias características del mismo pueden ser reconocidas en un molde endocraneano (Franzosa, 2004). No obstante, la interpretación de los encéfalos fósiles proviene del conocimiento de la anatomía del encéfalo de formas vivas (ej., Hopson, 1979; Witmer et al., 2008; Kawabe et al., 2009).

#### 2.3.2.1. *Encéfalo*

El sistema nervioso constituye una unidad perfectamente integrada que tiene una función reguladora, está implicado en la ejecución de distintas funciones, como la de transmitir informaciones entre la porción central del sistema y la periferia, la de almacenar parte de esas informaciones, o la de discernir las respuestas más adecuadas para cada estímulo percibido (ej., Pisanó y Barbieri, 1985). Durante su evolución en los diferentes

grupos de vertebrados, el sistema nervioso mantiene un plan de organización constante, pero no impide que sufra variaciones morfológicas que responden a nuevas exigencias funcionales (ej., Kardong, 2007). Entre los diferentes grupos de reptiles, el sistema nervioso es más similar que diferente, por lo cual, los componentes del sistema nervioso cocodriliano son definidos como en los otros vertebrados (ej., Romer, 1956; Wyneken, 2007).

El sistema nervioso en los vertebrados se divide en sistema nervioso central (SNC) y sistema nervioso periférico (SNP), éste último integrado por los nervios (vías conductoras formadas por conjuntos de axones) y ganglios (acúmulos de cuerpos celulares de neuronas por fuera del SNC) que vinculan al SNC con un sinnúmero de receptores (reciben las sensaciones del medio externo e interno) y efectores (realizan la respuesta apropiada). El SNC está formado por una porción anterior, el encéfalo, y por la médula espinal; el encéfalo corresponde a toda la masa de tejido nervioso que está contenida en el neurocráneo y es el centro “dominante” del sistema (ej., Romer y Parsons, 1987; Kardong, 2007; Wyneken, 2007).

El encéfalo forma parte de la primera región del cuerpo que establece contacto con los fenómenos del ambiente y que exigen una respuesta (ej., Pisanó y Barbieri, 1985; Romer y Parsons, 1987). Esta porción del SNC esta diferenciado en tres regiones, que son derivados de vesículas o dilataciones del tubo neural embrionario (prosencefalo, mesencefalo y rombencefalo), y que reciben el nombre de encéfalo anterior, encéfalo medio y encéfalo posterior (ej., Senn, 1979; Romer y Parsons, 1987; Kardong, 2007; Wyneken, 2007). Se evita el uso de los términos cerebro anterior, cerebro medio y cerebro posterior (*forebrain*, *midbrain*, y *hindbrain*, respectivamente), ya que en castellano el término “cerebro” corresponde solamente a los hemisferios cerebrales.

El **encéfalo anterior**, derivado del prosencéfalo embrionario, es la porción más anterior del encéfalo de un vertebrado, que se diferencia en dos regiones: telencéfalo (anteriormente) y diencéfalo (posteriormente). En tetrápodos la parte más anterior del encéfalo anterior desarrolla dos excrecencias laterales, los hemisferios cerebrales, que se proyectan hacia adelante en dirección a la región nasal a través de dos tractos olfatorios dilatados más anteriormente, los bulbos olfatorios; estos bulbos están en contacto con el nervio olfatorio (I), anteriormente (ej., Goldby y Gamble, 1957; Schwab, 1979; Senn, 1979). El diencéfalo impar y posterior, cuyo piso o hipotálamo se evagina ventralmente para formar la porción posterior o neurohipófisis de la glándula pituitaria o hipófisis (ej., Girons, 1970). En esta región tiene su origen el tracto óptico (“nervio” II), y se encuentran los núcleos del nervio oculomotor (III) (ej., Schwab, 1979).

El **encéfalo medio**, corresponde al mesencéfalo embrionario sin modificaciones sustanciales. En el encéfalo medio, la sustancia gris se concentra principalmente en el techo (techo óptico) a modo de dos abultamiento dorsales que son los lóbulos ópticos, y en menor medida en las paredes laterales y piso del encéfalo medio (tegmento) (ej., Donkelaar y Nieuwenhuys, 1979; Senn, 1979). En esta región se encuentran los núcleos del nervio craneano troclear (IV) (ej., Schwab, 1979).

El **encéfalo posterior**, derivado del rombencéfalo embrionario, corresponde a la porción posterior del encéfalo de un vertebrado. Se diferencia en metencéfalo o cerebelo (anterior y dorsal) y mielencéfalo (posteriormente). El cerebelo se desarrolla como una excrecencia dorsal (ej., Larsell, 1932; Donkelaar y Bangma, 1992). El mielencéfalo o tallo encefálico se modifica poco y recibe el nombre de médula oblonga, que no se diferencia mucho de la médula espinal (ej., Senn, 1979). En esta región tienen sus núcleos los nervios craneanos trigémino (V), abducens (VI), facial (VII), glossofaríngeo (IX), vago

(X), accesorio (XI), e hipogloso (XII); a este nivel el nervio estato-acústico (VIII) se relaciona con el oído interno (ej., Schwab, 1979).

Cada una de estas regiones del encéfalo están relacionadas con determinadas estructuras sensitivas (ej., Romer y Parsons, 1987; Kardong, 2007). El encéfalo anterior está relacionado con la olfacción, gusto, ritmos, integración sensorial-motora y mediación, el encéfalo medio está relacionado principalmente con la visión, y el encéfalo posterior está relacionado con la audición, equilibrio, y homeostasis fisiológica (ej., Wyneken, 2007). De esta manera, a partir de la descripción del encéfalo pueden sacarse conclusiones no sólo sobre las posibilidades de percepción sensorial de su poseedor, sino también de su comportamiento (ej., Hopson, 1979; Franzosa, 2004; Witmer et al., 2008). Para un resumen de las diferentes regiones del encéfalo y sus componentes, como también los distintos nervios craneanos y sus funciones, ver Tabla 2.5 y 2.6, respectivamente.

El encéfalo cocodriliano, al igual que otros reptiles, está organizado linealmente con un grado de flexión dorso-ventral (entre el encéfalo medio y posterior) a lo largo de su longitud, lo que le confiere una morfología sigmoidal en vista lateral (ej., Wyneken, 2007). Además, entre los saurópsidos vivientes (no-aves) el encéfalo cocodriliano es el más grande (Northcutt, 2013). Para la identificación de las regiones, componentes, y nervios craneanos del encéfalo cocodriliano (*sensu* Colbert, 1946a, b; Romer, 1956; Chiasson, 1962; Donkelaar y Nieuwenhuys, 1979; Wyneken, 2007), ver Figura 2.7.

#### **2.3.2.2. Oído interno**

El oído interno es un conjunto de estructuras sensitivas localizadas dentro de la cápsula ótica, y relacionado con el equilibrio y con la percepción de sonidos; es decir, un órgano estato-acústico (ej., Baird, 1970). En el oído interno, el laberinto es la porción que

contiene los receptores del equilibrio, organizado en un par de sacos (utrículo y sáculo), tres ámpulas (anterior, lateral y posterior), y tres canales semicirculares (anterior, lateral y posterior). El conjunto de los sacos, la porción más dilatada del laberinto, corresponde al vestíbulo del oído interno. A partir del sáculo se origina la porción auditiva del oído interno, la lagena; con el desarrollo o alargamiento de esta última se aumenta la capacidad de audición (ej., Romer y Parsons, 1987; Kardong, 2007).

Los estímulos recogidos por el oído interno son conducidos por el nervio craneano estado-acústico (VIII), el cual se bifurca en dos ramas en las proximidades del laberinto: la rama vestibular, que inerva su región anterior, y la rama coclear, que inerva la posterior (ej., Baird, 1970; Donkelaar y Nieuwenhuys, 1979; Hopson, 1979; Romer y Parsons, 1987; Witmer et al., 2008). Para la identificación de las diferentes estructuras del oído interno mencionadas, ver Figura 2.8.

### **2.3.2.3. Vasculatura**

Los principales elementos del sistema circulatorio artero-venoso que dejan correlato óseo en el neurocráneo cocodriliano (ej., forámenes, surcos), son la arteria carótida cerebral y el seno venoso longitudinal dorsal. Las principales arterias de la cabeza son ramificaciones de la arteria carótida cerebral (ej., arteria basilar, arteria orbital, arteria estapedial). Otros elementos vasculares que dejan correlatos óseos son la arteria y vena tèmpero-orbital, vena estapedial, y vena postorbital (Fig. 2.9). En cuanto al seno venoso longitudinal dorsal, es importante remarcar que su desarrollo en la ontogenia afecta en gran medida la exposición dorsal y lateral del encéfalo medio y posterior (ej., Hopson, 1979; Witmer et al., 2008). Para una descripción más detallada de estos vasos y

su denominación en su recorrido intracraneano, ver el trabajo sobre la vasculatura de *Alligator mississippiensis* de Porter et al. (2016).

#### **2.3.2.4. Molde endocraneano**

El endocráneo o cavidad endocraneana comprende la superficie interna de la caja craneana (o neurocráneo) que está íntimamente relacionado con la superficie externa del encéfalo; es decir, el conocimiento de la anatomía superficial del encéfalo es importante para el entendimiento de la caja craneana que lo contiene (ej., Romer, 1956; Starck, 1979; Fig. 2.10A). En mayor o menor medida, el endocráneo copia la anatomía superficial del encéfalo en los diferentes vertebrados, esto es debido al mayor o menor desarrollo de las capas de tejido blando (ej., meninges, vasos) entre el encéfalo y el endocráneo, como así también a la presencia de elementos cartilagosos del neurocráneo (ej., Hopson, 1979; Starck, 1979; Franzosa, 2004). Téngase en cuenta que en esta Tesis Doctoral, al tratar solo de la caja craneana, los términos endocráneo y su derivado endocraneano/a harán referencia a la porción encefálica, ya que no se considera la superficie endocraneana de la región nasal (= cavidad nasal).

Un molde endocraneano (de aquí en más considerado como el positivo del molde endocraneano) es una representación en tres dimensiones del espacio dentro de la cavidad endocraneana encefálica, el cual es en realidad una copia de la morfología externa del encéfalo (= *endocast*; Franzosa, 2004; Macrini, 2006; Witmer et al., 2008; Holloway et al., 2009; Fig. 2.10). El tamaño y la morfología del molde endocraneano está determinado por los huesos que lo rodean (Franzosa, 2004). Un molde endocraneano es la mejor aproximación del encéfalo en algunos vertebrados que en otros, dependiendo del grado en el cual el encéfalo llena la cavidad endocraneana, brinda información sobre sobre la

topografía del encéfalo, tamaño (máximo) y volumen relativo de sus regiones, como así también tamaño y ubicación de las raíces de los nervios craneanos (forámenes), y desarrollo relativo de algunos elementos vasculares (Jerison, 1973).

Los moldes endocraneanos son una herramienta útil para la interpretación, reconstrucción, y evolución de los diferentes órganos de los sentidos asociados con el encéfalo (olfacción, visión, audición) de vertebrados extintos, lo cual es importante para comprender el comportamiento de esos organismos (el comportamiento es la respuesta a los estímulos y el encéfalo es el órgano en el cual la información sensorial y las respuestas motoras son procesadas y coordinadas) (ej., Jerison, 1973; Hopson, 1979; Rogers, 1998; Garamszegi et al., 2002; Senter, 2002; Alonso et al., 2004; Macrini, 2006; Vergne et al., 2009; Walsh et al., 2009; Zelenitsky et al., 2009, 2011; George y Holliday, 2015; Hurlburt et al., 2013; Corfield et al., 2015). Además, los moldes endocraneanos representan una potencial fuente de información filogenética inexplorada (ej., Macrini, 2006). En vertebrados en particular, la mayoría de la información morfológica para análisis filogenéticos proviene del aspecto externo del cráneo (entre otras fuentes), y la morfología craneana interna está pobremente representada en esos análisis; esto es debido a la dificultad para visualizar y estudiar esta anatomía (ej., Macrini, 2006; Walsh y Knoll, 2011).

En el pasado, el endocráneo era estudiado usando técnicas destructivas, estas implicaban hacer secciones de cráneos o remoción física de los huesos de la caja craneana para revelar el relleno de la cavidad endocraneana (ej., Edinger, 1949; Clark, 1986; Macrini, 2006; Walsh y Knoll, 2011; Fig. 2.10A). El advenimiento de la tecnología de la Tomografía Computada y su uso en paleontología de vertebrados, proveyó una técnica revolucionaria para el estudio de la morfología craneana interna del cráneo de los vertebrados, tanto extinto como actuales, brindando la posibilidad de incorporar esa

información en análisis filogenéticos (ej., Brochu, 1999; Franzosa, 2004; Macrini, 2006; Witmer et al., 2008; Walsh y Knoll, 2011; Iurino et al., 2013; Walsh et al., 2013).

Los moldes endocraneanos son el principal objeto de estudio de la paleoneurología (ej., Hopson, 1979; Witmer et al., 2008; Holloway et al., 2009). De acuerdo a su origen se reconocen moldes endocraneanos naturales (ocurren en el registro fósil; Koken, 1887; Edinger, 1938; Storrs et al., 1983; Endres y Apesteguia, 2013; Barrios et al., 2017; Fernández-Dumont et al., 2017a; Fig. 1.11A) o artificiales físicos (tangibles, generados a partir de látex u otro material plástico; Colbert, 1946a, b; Wharton, 2000; Bona y Paulina Carabajal, 2013; Hurlburt et al., 2013; Figs. 1.11B y D, 2.10B) o virtuales (no tangibles, generados a partir de datos de Tomografía Computada; Franzosa, 2004; Witmer et al., 2008; Sereno y Larsson, 2009; Bona et al., 2013a, 2017; Barrios, 2015; Pierce et al., 2016; Barrios et al., 2016; Fernández-Dumont et al., 2017b; Figs. 1.11C, E y F, 2.10C) (ej., Edinger, 1949; Hopson, 1979; Macrini, 2006; Witmer et al., 2008).

#### **2.3.2.5. Molde endocraneano cocodriliano**

El neurocráneo cocodriliano está completamente osificado (con la excepción del piso del tracto olfatorio) (ej., Beer, 1937; Iordansky, 1973; Hopson, 1979; Starck, 1979; Bellairs y Kamal, 1981), por lo cual su molde endocraneano refleja las dimensiones de la cavidad endocraneana con relativa exactitud, pero el encéfalo no llena toda esta cavidad así que el molde endocraneano refleja mejor el desarrollo de tejido intracraneano y extra-encefálico (ej., capas de meninges) (ej., Hopson, 1979; Starck, 1979; Witmer et al., 2008) (Fig. 2.11). Esto último es variable en la ontogenia de un cocodrilo, en individuos de temprana edad el molde refleja con gran exactitud la morfología endocraneana (Fig.

2.11B) a diferencia de lo que ocurre en un adulto (Fig. 2.11A) (ej., Hopson, 1979; Starck, 1979; Jirak y Janacek, 2017).

A pesar de las diferencias ontogenéticas mencionadas, en el molde endocraneano cocodriliano es posible reconocer las tres regiones del encéfalo: anterior, medio y posterior (ej., Hopson, 1979; Franzosa, 2007; Witmer et al., 2008; Tabla 2.5). Del encéfalo anterior se reconocen: los tractos y bulbos olfatorios, los hemisferios cerebrales, los tractos ópticos (II), y la glándula pituitaria. En la región del encéfalo medio es posible reconocer su desarrollo relativo (largo y ancho), y los nervios craneanos oculomotor (III) y troclear (IV), principalmente. En cuanto al encéfalo posterior, es posible reconocer en menor medida el desarrollo relativo de los flóculos del cerebelo y médula oblonga, como así también los nervios craneanos trigémino (V), abducens (VI), facial (VII), el conjunto glossofaríngeo (IX), vago (X) y accesorio (XI), y el nervio craneano hipogloso (XII). Las estructuras del molde endocraneano cocodriliano que mejor reflejan la morfología y/o desarrollo relativo de las estructuras blandas correspondientes del encéfalo son: tractos olfatorios, hemisferios cerebrales, pituitaria, y el ganglio del trigémino. Otras estructuras que reflejan en gran medida su morfología en el molde endocraneano cocodriliano, y en estrecha relación con el encéfalo, son: la arteria carótida cerebral y el oído interno.

## **2.4. METODOLOGÍAS**

Durante el desarrollo de esta Tesis Doctoral fueron visitados diversos museos de Argentina, en cuyas colecciones se alojan holotipos y especímenes referidos de los diferentes notosúquios registrados en el Cretácico de la Cuenca Neuquina, como también material neurocraneano de otros taxones relativos y relevantes para este estudio. Los museos visitados y los materiales consultados se listan en la Tabla 2.7.

Para la interpretación y descripción morfológica de los especímenes resguardados en esas instituciones, y que son relevantes para esta Tesis Doctoral, se revisó los mismos en primera mano, se tomaron fotografía digital, y se tomaron medidas utilizando calibre digital. En algunos casos se prepararon mecánicamente determinados especímenes y se le realizaron Tomografía Computada. El fotografiado y la ilustración de todos esos especímenes, así como la preparación mecánica de algunos especímenes fueron realizados por el Tesista. Estos diferentes ítems metodológicos se detallan a continuación.

### **2.4.1. Preparación de material**

La preparación mecánica de nueve neurocráneos de *Notosuchia* del Cretácico de la Cuenca Neuquina fue realizada en el marco de esta Tesis Doctoral. De éstos, cinco especímenes fueron realizados por el Tesista en su lugar de trabajo (MCF y MOZ) (ver Tabla 2.8). Para la remoción de sedimento el Tesista utilizó un martillo neumático Micro Jack 5, agujas de distinto calibre, herramientas de odontología, lupa binocular, y como consolidante y/o adhesivo del fósil se utilizaron soluciones de acetato de polivinilo (PVAC o Vinac B-15).

La remoción de sedimento permitió exponer la pared lateral del neurocráneo permitiendo identificar forámenes de nervios craneanos y vasculares, como también los

forámenes de la tabla occipital. En algunos casos fue posible acceder a la cavidad endocraneana, corroborar los pasajes neurovasculares (interna como externamente), y exponer la pared medial de la cápsula ótica osificada, así como también las cavidades neumáticas.

#### **2.4.2. Medidas**

Se tomaron medidas directas sobre el material estudiado en mano con calibre digital vernier de precisión 0.01 mm, mientras que medidas indirectas de la anatomía neurocraneana externa fueron tomadas sobre fotografías utilizando herramientas del programa para procesar imágenes *Image-J* (de descarga gratuita en Internet). También se tomaron medidas de los moldes endocraneanos generados digitalmente con el programa *Materialise Mimics* versión 10.01 (Materialise NV, Bélgica), para ello se utilizó las herramientas del mismo programa. Las medidas, tanto en el texto como en las Tablas de medidas, se expresaron en milímetros, a menos que se indique lo contrario. En las Tablas 2.9 y 2.10 se indican las especificaciones de las medidas tomadas, tanto del neurocráneo como del molde endocraneano, respectivamente.

#### **2.4.3. Fotografiado e ilustración del material**

Todos los especímenes de notosúquios del Cretácico de la Cuenca Neuquina, considerados en esta Tesis Doctoral, fueron fotografiados en primera mano por el Tesista. Para esto se utilizó una cámara fotográfica digital réflex marca *Nikon* modelo D3100. En el caso de algunos especímenes de pequeño tamaño [*Notosuchus terrestris* (MUCPv-118), *Comahuesuchus brachybuccalis* (MUCPv-202), y *Araripesuchus patagonicus* (MUCPv-269)], se utilizó una lupa estereoscópica con sistema integrado de

microfotografía digital marca *Motic* modelo DM39C-N6GO (instalaciones del Centro Paleontológico “Lago Los Barreales”, Proyecto Dino). Las fotografías de especímenes para la comparación fueron cedidas gentilmente por investigadores de otras instituciones del país y del extranjero, como se detalla en la Tabla 2.11.

Todas las figuras y láminas (tanto de fotografías, de Tomografía Computada e ilustraciones) que acompañan el texto de esta Tesis doctoral fueron realizadas por el Tesista en formato digital; en el caso que fueran tomadas o modificadas de alguna referencia, se menciona oportunamente. Las interpretaciones ilustrativas fueron realizadas con el programa de diseño gráfico *CorelDRAW* versión 2017 y 2018.

#### **2.4.4. Tomografías Computadas por Rayos X**

Debido al pequeño y mediano tamaño de los neurocráneos estudiados (entre 3 y 15 cm de longitud aproximadamente; ver Capítulo III) y la dificultad de preparar mecánicamente la cavidad endocraneana de algunos especímenes (considerando la dureza del sedimento que la rellena y lo delicado de las paredes óseas), solo fue posible su estudio a través de Tomografía Computada por rayos X de uso médico (durante el período de obtención de datos para este Tesis no estaba disponible el microtomógrafo de Y-Tec, en la ciudad de La Plata). De esta manera, para el estudio de la anatomía endocraneana de los notosúquios considerados en esta Tesis Doctoral, se tomografiaron especímenes seleccionados considerando el grado de preservación del neurocráneo, incluyendo holotipos y material referido. Todos estos especímenes fueron tomografiados en diferentes instituciones médicas del país (Tabla 2.12), siguiendo los protocolos propuestos para especímenes fósiles (Ridgely y Witmer, 2006; Paulina-Carabajal et al., 2016).

En el marco de esta Tesis Doctoral y durante su desarrollo, se escanearon mediante Tomografía Computada catorce (14) especímenes de notosúquios de la Cuenca Neuquina, y las especificaciones sobre el procedimiento se expresan en la Tabla 2.13. Para la comparación e interpretación de la morfología endocraneana encefálica de los notosúquios, también se realizaron Tomografías Computadas a especies de *Crocodylia* actuales (Tabla 2.14). En los casos de los únicos especímenes disponibles de *Comahuesuchus brachybuccalis* y *Wargosuchus australis*, no fue posible realizar Tomografía Computada debido su tamaño y preservación fragmentaria. También por su preservación no se pudo realizar Tomografía Computada al espécimen de Peirosauridae, MCF-PVPH-413. Para la lista de los especímenes tomografiados y demás especificaciones, ver las Tablas 2.13 y 2.14.

También se tuvieron en cuenta sets de Tomografías Computadas disponibles en internet (Witmerlab, Digimorph), tanto de Crocodyliformes fósiles como actuales. Por otro lado, se contaron con Tomografías Computadas de notosúquios considerados en la comparación, y que fueron cedidas y realizadas por otros investigadores (Tabla 2.15).

Los datos de Tomografías Computadas generados fueron importados con el programa *Materialise Mimics* versión 10.01 (Materialise NV, Bélgica), para su optimización de contraste, segmentación, visualización, y posterior análisis. Con el mismo programa se generaron los moldes endocraneanos virtuales del encéfalo, nervios, vasos, y oído interno para las interpretaciones paleoneurológicas.

### **2.4.5. Paleoneurología**

Para las inferencias paleoneurológicas de los Notosuchia del Cretácico de la Cuenca Neuquina, se trabajó con los moldes endocraneanos virtuales generados a partir

de Tomografías Computadas, en los caso que fue posible su realización. Se reconstruyeron digitalmente los moldes endocraneanos de *Notosuchus terrestris*, *Araripesuchus patagonicus*, *A. buitreaensis*, *Lomasuchus palpebrosus*, dos especímenes de Peirosauridae indeterminados, y de un nuevo género y especie de Peirosauridae. En el caso de *Gasparinisuchus peirosauroides*, se analizó el molde endocraneano encefálico natural expuesto de manera mecánica látero-dorsalmente; la Tomografía Computada que se le realizó sirvió para generar un molde del oído interno. Para el espécimen de Peirosauridae MCF-PVPH-413, que presenta la cavidad endocraneana encefálica expuesta dorsalmente, no se pudo realizar un molde endocraneano de látex debido a su naturaleza fragmentaria de preservación. De esta manera se generó una base de datos digital incluyendo una colección de moldes endocraneanos virtuales de los notosúquios registrados en la Cuenca Neuquina.

Como se mencionó anteriormente, se escanearon mediante Tomografía Computada neurocráneos de especímenes de Crocodylia actuales para la identificación e interpretación de las diferentes estructuras y regiones de la cavidad endocraneana encefálica y del oído interno de los Notosuchia estudiados. Para estos se tuvieron en cuenta modelos y descripciones de autores previos (*Crocodylus acutus*, Colbert 1946b; *Caiman crocodilus*, Hopson 1979, Brusatte et al. 2016; *Crocodylus moreleti*, Franzosa 2004; *Crocodylus johnstoni*, Witmer et al. 2008; *Alligator mississippiensis*, Sereno y Larsson 2009, Dufeu y Witmer 2015; *Gavialis gangeticus*, Pierce et al. 2017, Bona et al. 2017), y fueron generados por el Tesista moldes endocraneanos virtuales de taxones representativos de Crocodylia actuales (*Crocodylus*, *Gavialis*, *Alligator* y *Caiman*).

Teniendo en cuenta esto último, y como conocimiento empírico, se generaron moldes endocraneanos virtuales de *Crocodylus niloticus* (PVL 6524), *Gavialis gangeticus* (MLP 602), *Alligator mississippiensis* (OUVC 9761), *Caiman yacare*

(MACN-HE 4394), y *Ca. latirostris* (MACN 1420-7375). El molde endocraneano de *Ca. yacare* (MACN-HE 4394) fue tomado como modelo y de referencia para la identificación de las regiones del encéfalo, elementos neurovasculares y oído interno (Figs. 2.14a y b); la elección de este espécimen se debe a que los datos de Tomografía Computada generados presentan mejor resolución y es posible identificar todas o la mayoría de las estructuras del encéfalo (incluyendo nervios y vasos), y oído interno de un cocodrilo, además que es una de las dos especies de *Crocodylia* que habita en determinados ambientes de Argentina y que alcanza mayor tamaño (ej., Medem, 1960), existe una buena colección de cráneos en museos del país, y por la longirrostría relativa similar a algunos notosúquios (como los Peirosauridae).

Los moldes endocraneanos virtuales de los restantes taxones de *Crocodylia* (*Gavialis*, *Crocodylus*, *Alligator*, *Caiman*), generados por el Tesista, se usaron también con fines interpretativos y de comparación (Figs. 2.15a, b, c y d); también se consultaron moldes endocraneanos de látex de *Ca. yacare* (MLP 605) y *Ca. latirostris* (601). El único notosúquio al que pudo realizarse un molde endocraneano virtual, a partir de la Tomografía Computada disponible, y que fue estudiado con fines comparativos, es el espécimen holotipo de *Yacarerani boliviensis* (MNK-PAL 5063) (Fig. 2.16).

En el molde endocraneano, se refiere a los espacios, canales, pasajes, y surcos de la cavidad endocraneana y que alojaban determinadas estructuras blandas, como si se tratará de la misma estructura en cuestión (ej. arteria carótida cerebral y no molde del canal para la arteria carótida cerebral). Para determinar las capacidades sensoriales (ej. olfacción, visión, audición), se analizó la relación de la variación relativa de la morfología (forma y volumen) del molde endocraneano de los notosúquios bajo estudio, según uno de los principios básicos de la paleoneurología, el Principio de Masa Adecuada (*Principle of Proper Mass*; Jerison, 1973: pág. 8), el cual establece que el tamaño relativo de una

región del encéfalo refleja la importancia relativa de la función neural de esa región en la biología del animal (ej., Zelenitsky et al., 2011). Esto permite hacer inferencia sobre el desarrollo relativo de las diferentes regiones del encéfalo y de los sistemas sensoriales asociados y su relación con las capacidades neurosensoriales y/o comportamentales de los vertebrados extintos.

También para las inferencias paleoneurológicas se tuvieron en cuenta los trabajos sobre agudeza olfativa (Zelenitsky et al., 2009, 2011), capacidad auditiva (Walsh et al., 2009), y volumen encefálico (Jirak y Janacek, 2017), entre otros (ej., Hurlburt, 1996; Rogers, 1999; Larsson et al., 2000; Gleich et al., 2005; Senter, 2002; Georgi, 2008; Georgi y Sipla, 2008; Witmer et al., 2008; Sereno y Larsson, 2009; George y Holliday, 2013; Hurlburt et al., 2013; Northcutt, 2013; Corfield et al., 2015).

#### **2.4.6. Nomenclatura utilizada**

Para las descripciones del neurocráneo y de los moldes endocraneanos de los notosúquios estudiados en esta Tesis Doctoral, se utilizó principalmente la nomenclatura anatómica “romeriana” (Romer, 1956; Romer y Parsons, 1987). También se tuvieron en cuenta las descripciones de otros autores sobre la anatomía del cráneo (y de órganos blandos asociados) de cocodrilos (ej., Owen, 1847; Huxley, 1864, 1872; Miall, 1878; Reynolds, 1897; Mook, 1921c; Goodrich, 1930; Mathur, 1960; Chiasson, 1962; Mansharamani, 1965, 1966; Iordansky, 1973; Donkelaar y Nieuwenhuys, 1979; Wyneken, 2007; De Iuliis, 2011; Dufeu y Witmer, 2015; Shaker y El-Bably, 2015; Porter et al., 2016).

Particularmente, en el caso de los moldes endocraneanos se siguió principalmente la nomenclatura de Witmer et al. (2008), y también se consultaron otros trabajos previos

(ej., Colbert, 1946b; Hopson, 1979; Franzosa, 2004). Para homogenizar la terminología encontrada de las diferentes publicaciones consultadas y para facilitar su lectura, se propone un Tabla 2.4 de sinónimos de términos utilizados en esta Tesis Doctoral. Para términos latinizados o denominación original (ej., en inglés), se utilizará *cursiva*.

## **2.5. ABREVIATURAS**

### **2.5.1. Anatómicas**

Las abreviaturas anatómicas correspondientes a las figuras que acompañan el texto de esta Tesis Doctoral, y que se adjuntan en el Tomo II, se listan en el Apéndice 1.

### **2.5.2. Institucionales**

Las abreviaturas correspondientes a las instituciones en donde están depositados los especímenes a los que hace referencia en el texto, se listan en el Apéndice 2.

# CAPÍTULO III:

## DESCRIPCIONES



---

### 3.1. EL NEUROCRÁNEO DE LOS NOTOSUCHIA DEL CRETÁCICO DE LA CUENCA NEUQUINA. OSTEOLOGÍA, MOLDE ENDOCRANEANO (ENCÉFALO, OÍDO INTERNO Y ARTERIA CARÓTIDA CEREBRAL), Y CONSIDERACIONES SISTEMÁTICAS

El orden de descripción de los diferentes taxones en esta Tesis Doctoral responde al orden cronológico en que fueron nominados y descritos, desde los más antiguos a los más recientes en términos temporales modernos. También son agrupados según su pertenencia a los principales clados recuperados en las últimas filogenias del grupo (ej., Pol et al., 2014).

De esta manera el orden es: Notosuchidae (*Notosuchus terrestris*), Comahuesuchidae (*Comahuesuchus brachybuccalis*), Uruguaysuchidae (*Araripesuchus patagonicus*, *A. buitreaensis*), Peirosauridae (*Lomasuchus palpebrosus*, *Gasparinisuchus peirosauroides*), y Baurusuchidae (*Wargosuchus australis*). Los especímenes inéditos son agrupados dentro de Peirosauridae: MCF-PVPH-160, MCF-PVPH-413, MPCA-PV-240 y MPCA-PV-241.

En el Tomo II de esta Tesis Doctoral se incluyen todas las figuras mencionadas en las descripciones anatómicas. En la Tabla 3.1, 3.2 y 3.3 del Tomo II están las correspondientes medidas de los neurocráneos y de los moldes endocraneanos que se tomaron a los diferentes especímenes estudiados.

### 3.1.2. SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

**CROCODYLIFORMES** Hay, 1930 (*sensu* Benton and Clark, 1988)

**MESOEUCROCODYLIA** Whetstone y Whybrow, 1983

**NOTOSUCHIA** Gasparini, 1971 (*sensu* Sereno et al., 2001)

**NOTOSUCHIDAE** Dollo, 1914 (*sensu* Turner and Sertich, 2010)

#### 3.1.2.1. *Notosuchus terrestris* Woodward, 1896

**Lectotipo.** MLP 64-IV-16-5, cráneo y mandíbula en articulación y parcialmente completos (Figs. 3.1, 3.2 y 3.3), designado por Gasparini (1971).

**Material referido.** Más de 35 especímenes alojados en las colecciones MLP, MACN, MPCA, MUC, MCF, MPCN y MOZ, representados en su mayoría por material craneano y de diferentes estadios ontogenéticos, con distintos grado de preservación y articulación, siendo muchos de ellos muy fragmentarios (Fig. 3.4; Tabla 2.1).

**Procedencia geográfica y cronoestratigráfica.** “Boca del Sapo”, bardas del sector norte de la ciudad del Neuquén, campus y vecindad de la Universidad Nacional del Comahue (UNCo), provincia del Neuquén, Argentina (Woodward, 1896; Gasparini, 1971; Bonaparte, 1991; Pol y Gasparini, 2007; Fig. 2.1). Los especímenes alojados en las colecciones MACN-N, MUC y MCF provienen también de la misma localidad. Los especímenes alojados en las colecciones MACN-RN, MPCA y MPCN provienen del campo Tripailao en la localidad Paso Córdoba (o Paso Córdoba), al sur de la ciudad General Roca, provincia de Río Negro, Argentina (Pol y Gasparini, 2007; Fig. 2.1). Formación Bajo de la Carpa, Subgrupo Río Colorado, Grupo Neuquén (p.ej., Martinelli,

2003; Pol y Gasparini, 2007; Fiorelli y Calvo, 2008; Fig. 2.3). Edad Santoniano (86 - 83 Ma.).

**Diagnosis enmendada** (modificada de Pol y Gasparini, 2007; \*autapomorfía, \*\*nueva autapomorfía). Hocico corto y alto, con narina externa terminal. Depresión perinarial bien definida. Bultos bien desarrollados sobre el hocico (a nivel del premaxilar, nasal-maxilar y maxilar). Bulto maxilar antero-ventral a la pequeña fosa anteorbital\*. Ectopterigoides se extiende a lo largo del margen lateral de la abertura coanal\*, contactando el palatino, y excluyendo el pterigoides de la fenestra suborbitaria. Proceso anterior del postorbital, liso. Alargada faceta del articular para los cóndilos del cuadrado, siendo aproximadamente tres veces más larga que los cóndilos\*, y que carece de un soporte posterior. Cinco dientes premaxilares, el cuarto es hipertrofiado. Siete dientes maxilares, de sección transversa subtriangular, con el eje mayor orientado póstero-medialmente. *Crista cranii frontalis* pobremente desarrollada\*\*. Frontal con surco para el tracto olfatorio posteriormente convexo y con surcos para el lateroesfenoides bien desarrollados\*\*. *Crista cranii parietalis* muy desarrollada. Pequeña fosa trigeminal bilobulada con surcos para las ramas supraorbitaria ( $V_{so}$ ), maxilar ( $V_2$ ) y mandibular ( $V_3$ ) del nervio trigémino\*\*. Sutura fronto-parietal a nivel del margen anterior de la fenestra supratemporal. Parietal y lateroesfenoides altamente neumatizados\*\*. Fenestra post-temporal obliterada\*\*. Pequeña protuberancia premaxilar que encaja en una escotadura maxilar en el paladar y adyacente a la hilera de dientes\*\*. Foramen incisivo en forma de corazón y delimitado por premaxilares y maxilares en vista palatal\*\*. Vómer latero-medialmente amplio\*\*. Septo intercoanal pterigoideo estrecho\*\*. Cresta longitudinal dorsal sobre el proceso póstero-lateral del escamoso. Proceso postorbitario del lateroesfenoides extremadamente corto\*\*. Proceso ascendente del cuadradoyugal con pequeño surco adyacente y paralelo a la sutura

cuadrado-cuadradoyugal\*\*. Espina cuadradoyugal vestigial\*\*. Cresta sutil formada entre la *crista tuberalis* y el cuadrado\*\*. *Crista pseudotuberalis* robusta, con cuadrado formando parte de la tabla occipital ventro-lateralmente\*\*. Contacto basioccipital-cuadrado. Forámenes para las ramas del nervio craneano hipogloso (XII<sub>1</sub> y XII<sub>2</sub>) dispuestos verticalmente. Proceso paraoccipital con extremo dispuesto verticalmente y que no alcanza el extremo distal del proceso póstero-lateral del escamoso. Lámina ventral del proceso póstero-lateral del escamoso dorso-ventralmente reducida. Cóndilo occipital globoso y con depresión circular en posición dorsal\*\*. Cóndilos del cuadrado por debajo del nivel de la hilera alveolar superior y del cóndilo occipital. Espina neural axial antero-posteriormente corta. Tres vértebras sacras, dos de las cuales están fusionadas\*.

### 3.1.2.1a. Osteología

**Morfología general del neurocráneo.** El neurocráneo de *N. terrestris* es de contorno triangular en vista dorsal (Figs. 3.1A, 3.2A, 3.4 y 3.5). La ornamentación de la superficie dorsal de la región post-orbitaria está formada de surco y crestas vermiformes irregulares. Esta ornamentación es más marcada lateralmente (sobre postorbital y escamoso). El neurocráneo es amplio látero-medialmente, y relativamente alto dorso-ventralmente. Para medidas neurocraneanas de este taxón, ver Tabla 3.1.

La **fenestra infratemporal** está dorso-lateralmente orientada y presenta un contorno triangular en cada lado del neurocráneo. El margen ventral de cada abertura tiene una leve convexidad, y el margen posterior presenta una espina cuadradoyugal vestigial (ej., MPCA-PV-528; Fig. 3.6). Los márgenes de cada fenestra infratemporal están formados por el postorbital anteriormente, el yugal ántero-ventralmente y el cuadradoyugal posteriormente. La longitud de las fenestras infratemporales es levemente más corta que la longitud ántero-posterior de las órbitas (Fig. 3.4). La barra postorbital

que forma el margen anterior de la fenestra, es de sección transversa oval (ej., MACN-PV-RN-1045 y MUCPv-147).

La **órbita** está orientada lateralmente y cubierta dorsalmente y de forma parcial por un par de huesos palpebrales (uno anterior de mayor tamaño y otro posterior de menor tamaño). La órbita es de contorno elíptico a subrectangular y delimitada por el prefrontal y frontal (dorsalmente) el lagrimal (anteriormente), el postorbital y yugal (posteriormente), y el yugal (ventralmente). La órbita y la fenestra supratemporal externa son de longitud similar (Fig. 3.4).

La **tabla craneana** está formada por el frontal (anteriormente), postorbital (ántero-lateralmente), escamoso (póstero-lateralmente), parietal (medialmente), y complejo supraoccipital-epióticos (póstero-medialmente) (Figs. 3.4 y 3.5). Es de contorno pentagonal, más larga que ancha, de mayor longitud ántero-posterior que la región pre-orbitaria, con márgenes laterales paralelos, y un borde posterior principalmente recto y transversal en vista dorsal. El ancho látero-medial de la tabla craneana es levemente mayor al ancho de la base del hocico. Su borde posterior, además, suele tener dos escotaduras de presencia variable en los especímenes (ej., en MCF-PVPH-710 las escotaduras están ausentes y el margen posterior es transversalmente recto; Fig. 3.5A).

Unos osteodermos de textura rugosa están fusionados a la superficie dorsal de los huesos postorbital y escamoso, siendo la ornamentación más claramente marcada en el último. También se reconocen unos osteodermos sobre el parietal y en la superficie dorsal del complejo supraoccipital-epióticos, formando una barra sagital. Entre los osteodermos postorbital-escamoso y parietal-supraoccipital-epióticos (y posterior a la fenestra supratemporal), se observan unas importantes marcas de vascularización dejadas por la vena tèmpero-orbital (ej., Holliday y Gardner, 2012; Bona et al., 2012; Fig. 3.5). Anteriormente a la fenestra supratemporal, un leve surco vascular sobre el postorbital

indica la marca que dejó una ramificación de la vena t mporo-orbital (Fig. 3.5).

Entre los espec menes analizados, el osteodermo parietal-supraoccipital-epi ticos presenta dos morfotipos (Fig. 3.5), uno de contorno triangular (ej., MACN-PV-N-108, MACN-PV-RN-1041, MACN-PV-RN-1048, MACN-PV-RN-1119, MLP 64-IV-16-1, MLP 64-IV-16-5, MLP 64-IV-16-8, MLP 64-IV-16-10, MLP 64-IV-16-31, MCF-PVPH-710, MUCPv-35, MUCPv-137 y MUCPv-147), y otro de contorno hexagonal o subrectangular (ej., MACN-PV-N-22, MACN-PV-N-23, MACN-PV-N-108, MACN-PV-RN-1037, MACN-PV-RN-1045, MACN-PV-RN-1118, MLP 64-IV-16-7, MPCA-PV-237, MPCA-PV-528 y MUCPv-198), que corresponden a “*triangular crest*” y “*paddle-shaped crest*” de Andrade y Bertini (2008), respectivamente.

La **fenestra supratemporal** (interna y externa) es alargada, de contorno ovalado y paralela al plano sagital. Cada fenestra est  delimitada por el postorbital (anteriormente), el escamoso (p stero-lateralmente), y el parietal (p stero-medialmente) (Figs. 3.2A, 3.4 y 3.5). La fenestra supratemporal externa es de mayor tama o que la interna, de manera tal que la fosa supratemporal queda expuesta en vista dorsal. La fenestra externa es de contorno semicircular con el margen lateral relativamente recto y con el margen medial curvado (convexo). La longitud de la fenestra externa es igual a la longitud de la  rbita. En la tabla craneana, el borde medial de ambas fenestras externas est n pr ximos en la l nea media formando una cresta sagital baja a modo de barra interfenestral. La fenestra supratemporal interna est  restringida a la mitad anterior de la fenestra supratemporal externa, y est  delimitada por el postorbital ( ntero-lateralmente), parietal ( ntero-medialmente), el escamoso (postero-lateralmente), el lateroesfenoides (medialmente), y el cuadrado (posteriormente). El margen posterior de la fenestra supratemporal externa se continua con un relativamente amplio surco vascular para la vena t mporo-orbital, como se mencion  arriba, bien marcado en espec menes adultos (ej., MACN-PV-RN-1037,

MACN-PV-RN-1045, MLP 64-IV-16-31, MPCA-PV-528 y MUCPv 147) (Fig. 3.5). El margen anterior de la fenestra supratemporal está a nivel de la sutura fronto-parietal.

A través de la mitad posterior de la fenestra supratemporal externa se observan las paredes posteriores oblicuas de la **fosa supratemporal**. Ésta fosa está formada por la lámina descendente del parietal (*crista cranii parietalis*) y la lámina descendente del escamoso, y está dispuesta a modo de plataforma, es baja y más larga que ancha (Figs. 3.2A, 3.4 y 3.5). En la pared posterior de la fosa supratemporal, abre el **foramen tèmpero-orbital** (Figs. 3.2A, 3.4 y 3.5). Este foramen perfora el escamoso, aunque el parietal contribuye en menor medida en su margen medial. El foramen tèmpero-orbital es pequeño, oval o circular, y visible completamente en vista dorsal.

La **tabla occipital** es de contorno triangular, y está dividida dorso-ventralmente por una amplia cresta horizontal en dos superficies: una superficie dorsal orientada póstero-dorsalmente y una superficie ventral orientada póstero-ventralmente; (Figs. 3.3B). La cresta occipital se dispone dorsal al foramen magnum y se extiende a lo ancho de la tabla occipital hasta los extremos laterales de los procesos paraoccipitales. En vista dorsal, en algunos ejemplares es posible ver en gran medida la superficie dorsal de la tabla occipital; el complejo supraoccipital-epióticos y los complejo exoccipital-opistótico son visibles en vista dorsal (ej., MCF-PVPH-710, MLP 64-IV-16-5, MLP 64-IV-16-10) (Figs. 3.2A y 3.5). En el margen látero-ventral de la tabla occipital, el cuadrado contribuye en una pequeña proporción.

El **foramen magnum** es de contorno sub-romboidal, y se ubica ventral a la cresta occipital. Su margen está delimitado por el complejo exoccipital-opistótico (dorso-lateralmente) y el basioccipital (ventralmente), como en todos los cocodriliformes (ej., Benton y Clark, 1988). El **cóndilo occipital** es globoso, formado principalmente por el basioccipital (80% o más, y el restante por el exoccipital), orientado póstero-ventralmente,

y no visible en vista dorsal (Figs. 3.2A y 3.4). Este cóndilo no presenta surco sagital pero si una pequeña depresión circular en posición dorsal. El cóndilo occipital es menor al ancho del foramen magnum. El cuello del cóndilo occipital no es mucho más amplio que el ancho del cóndilo (Fig. 3.2B).

En todos los especímenes estudiados, la **fenestra post-temporal** está obliterada entre el complejo supraoccipital-epióticos, complejo exoccipital-opistótico y escamoso, a nivel de la superficie dorsal de la tabla craneana (ej., MLP 64-IV-16-5, MLP 64-IV-16-30) (Figs. 3.3B y 3.7).

El **receso ótico** es amplio ántero-posteriormente, de contorno elipsoidal, se extiende anteriormente más allá del nivel de la barra postorbitaria, y posteriormente hasta el extremo del proceso póstero-lateral del escamoso (Fig. 3.6). La **fosa pterigoidea** es amplia tanto en vista ventral como posterior, y es de contorno sub-triangular (Fig. 3.3B).

**Huesos palpebrales.** Al igual que en otros notosúquios, *Notosuchus* presenta dos palpebrales a modo de osificaciones supraorbitales, una anterior de contorno triangular alargada y otra posterior de contorno sub-triangular o circular (Fig. 3.9). Estos palpebrales están mejor preservados y en relativa articulación en los especímenes MACN-PV-RN-1037, MPCA-PV-789/1 y MUCPv 137. El palpebral anterior es de mayor tamaño y se apoya sobre una superficie deprimida (faceta articular) del prefrontal y el lagrimal. El palpebral posterior es más pequeño y se apoya en el proceso anterior del postorbital.

El palpebral anterior es convexo en vista dorsal y lateral, y cubre la mayor parte de la órbita; su extremo anterior tiene dos proyecciones, una medial que se apoya sobre el prefrontal y otra anterior que se apoya sobre el lagrimal y parte del prefrontal. Ambos palpebrales tienen una superficie dorsal convexa ornamentada y una superficie ventral cóncava lisa.

**Frontal.** El frontal es una placa sub-rectangular a triangular, que forma la mitad anterior del techo del neurocráneo (Figs. 3.2A, 3.4 y 3.8I). Contacta con el nasal (anteriormente), prefrontal (ántero-lateralmente), postorbital (pósterio-lateralmente), parietal (posteriormente), y lateroesfenoides (pósterio-ventralmente). La sutura fronto-parietal es interdigitada y varía de transversalmente recta (MACN-PV-N-22, MACN-PV-N-23, MACN-PV-RN-1048, MACN-PV-RN-1118, MCF-PVPH-710, MLP 64-IV-16-1, MUCPv-137 y MUCPv-147) a levemente cóncavo-convexa (MACN-PV-RN-1119, MLP 64-IV-16-5, MLP 64-IV-16-7, MLP 64-IV-16-31, MPCA-PV-237 y MPCN-Pv-96) (Fig. 3.5)

El frontal es ántero-posteriormente más largo que ancho, aunque la porción interorbitaria es relativamente ancha a modo de placa. El frontal se ensancha gradualmente hacia atrás desde la mitad posterior de la órbita hasta el contacto con el postorbital, siendo su ancho máximo en este nivel. El extremo anterior del frontal (proceso nasal) converge anteriormente de forma gradual entre nasales. Este extremo anterior no sobrepasa el prefrontal. El contacto frontal-postorbital es una sutura oblicua orientada desde el ensanchamiento lateral hacia el nivel de la esquina anterior de la fenestra supratemporal. El frontal no participa del margen de la fenestra supratemporal, excepto en el espécimen MPCA-PV-528 (Fig. 3.5F).

La placa interorbital presenta márgenes laterales curvados pero sin formar una reborde o cresta orbital. La superficie dorsal del frontal es mayormente plana con una leve curvatura ántero-ventral; presenta una ornamentación formada por leves rugosidades y estrías, con presencia variable de una leve cresta sagital que es más conspicua en especímenes adultos (ej., MACN-PV-N-106, MACN-PV-RN-1037, MACN-PV-RN-1045, MACN-PV-RN-1118, MLP 64-IV-16-5, MLP 64-IV-16-31, MPCA-PV-528, MPCA-PV-

237, MPCA-PV-789/1, MUCPv-35, MUCPv-137 y MUCPv-147); ésta cresta longitudinal es más marcada en el centro de la placa interorbital (Figs. 3.2A, 3.4 y 3.8I).

La *crista cranii* de la superficie ventral del frontal está pobremente desarrollada (Fig. 3.9). El canal olfatorio delimitado por la cresta derecha e izquierda -para el tracto olfatorio- es ligeramente cóncavo (anteriormente) y convexo (posteriormente) (ej., MACN-PV-N-23 y MLP 64-IV-16-5). Posteriormente y lateralmente al canal olfatorio hay un par de surcos, paralelos a la *crista cranii*, los cuales indican el contacto con el proceso rostral del lateroesfenoides. Estos surcos son más profundos posteriormente y se extienden anteriormente dejando una leve marca que se pierde a nivel de la depresión para los bulbos olfatorios (Fig. 3.9).

El canal olfatorio en *Notosuchus* se expande anteriormente en depresiones bien definidas para alojar a los bulbos olfatorios; estas depresiones son ovales y anteriormente divergen de la línea media, estando separadas por una cresta. Posteriormente, el canal olfatorio también se expande delimitando una superficie convexa a nivel del contacto entre lateroesfenoides (Fig. 3.10).

**Parietal.** En vista dorsal, el parietal es de contorno subrectangular, más corto que el frontal (Figs. 3.2A y 3.4). El parietal contacta con el frontal (anteriormente), postorbital (ántero-lateralmente), escamoso (póstero-lateralmente), complejo supraoccipital-epióticos (posteriormente), lateroesfenoides (latero-ventralmente), y cuadrado (póstero-ventralmente).

La sutura frontal-parietal es interdigitada, transversalmente recta o levemente cóncavo-convexa. El contacto con el postorbital es corto sobre la tabla craneana pero se continúa dentro de la fenestra supratemporal. La sutura parietal-supraoccipital puede ser en forma de “V” invertida (ej., MLP 64-IV-16-2, MLP 64-IV-16-5 y MCF-PVPH-710),

transversalmente recta (ej., MACN-PV-N-23, MACN-PV-RN-1045, MACN-PV-RN-1048, MLP 64-IV-16-1, MLP 64-IV-16-10 y MPCA-PV-528), o un estado intermedio entre esos dos morfotipos (ej., MLP 64-IV-16-8, MACN-PV-N-108, MACN-PV-RN-1041, MLP 64-IV-16-30, MUCPv-147 y MPCN-Pv-96) (Figs. 3.2A, 3.4 y 3.5).

El parietal junto con el escamoso forma en gran medida la pared posterior de la fosa supratemporal, y participa en un punto del margen medial del foramen t mporo-orbital. La *crista cranii parietalis* es muy desarrollada, formando una superficie deprimida, lateralmente amplia, c ncava y lisa, que constituye la pared medial de la fosa supratemporal (Fig. 3.5). La superficie dorsal de la barra interfenestral est  ampliamente afectada por las fenestras supratemporales externas. La barra interfenestral es muy estrecha, siendo su ancho m nimo a nivel del margen posterior de la fenestra supratemporal interna. De este modo, se forma una barra sagital con extremos anterior y posterior divergentes, ornamentada con un par de surcos longitudinales paralelos; estos surcos son producto del contacto de los m rgenes mediales de ambas fenestras supratemporales externas. Lateralmente e inmediatamente por debajo de la barra sagital, y sobre la fosa supratemporal, el parietal presenta unas depresiones longitudinales y recurvadas relativamente marcadas, a modo de surcos para la vena t mporo-orbital.

La barra sagital es m s ancha y con bordes paralelos en la mayor a de los espec menes adultos (ej., MACN-PV-N-22, MACN-PV-N-23, MACN-PV-RN-1037, MACN-PV-RN-1041, MACN-PV-RN-1045, MACN-PV-RN-1048, MACN-PV-RN-1118, MCF-PVPH-710, MLP 64-IV-16-1, MPCA-PV-528, MPCA-PV-237, MUCPv-35, MUCPv-137 y MUCPv-147) (Fig. 3.5). En espec menes juveniles, el espacio entre las fenestras supratemporales externas es mayor que en espec menes adultos, y la barra sagital es incipiente (p.ej., MLP 64-IV-16-8) o ausente (ej., MUCPv-118) (Fig. 3.11). La superficie dorsal del extremo posterior de la barra sagital presenta una depresi n media.

Como se mencionó arriba, el osteodermo parietal-supraoccipital presenta dos morfotipos, uno de contorno triangular (ej., MACN-PV-N-108, MACN-PV-RN-1041, MACN-PV-RN-1048, MACN-PV-RN-1119, MLP 64-IV-16-1, MLP 64-IV-16-5, MLP 64-IV-16-8, MLP 64-IV-16-10, MLP 64-IV-16-31, MCF-PVPH-710, MUCPv-35, MUCPv-137 y MUCPv-147), y otro de contorno hexagonal o subrectangular (ej., MACN-PV-N-22, MACN-PV-N-23, MACN-PV-N-108, MACN-PV-RN-1037, MACN-PV-RN-1045, MACN-PV-RN-1118, MLP 64-IV-16-7, MPCA-PV-237, MPCA-PV-528 y MUCPv-198) (Figs. 3.5 y 3.11). Estos dos morfotipos corresponden a la cresta triangular (*triangular crest*) y cresta en forma de paleta (*paddle-shaped crest*) descritas por Andrade y Bertini (2008a), respectivamente. El osteodermo parietal-supraoccipital también está afectado lateralmente por surcos vasculares, que son impresiones de la vena t mporo-orbital. Principalmente, en el osteodermo morfotipo triangular hay una depresi n proyectada hacia delante sobre la barra sagital, formando un estrecho y surco superficial que es ocupado por una estrecha cresta longitudinal.

Internamente, el parietal est  profusamente neumatizado hacia delante por la ramificaci n anterior del divert culo intertimp nico, el divert culo parietal (*sensu* Dufeu y Witmer, 2015), como es observable por fractura en MLP 64-IV-16-30 (Fig. 3.12).

**Postorbital.** El postorbital contacta con el frontal ( ntero-medialmente), escamoso (posteriormente), parietal (medialmente, a trav s de una estrecha sutura, anterior a la fenestra supratemporal), yugal (ventralmente), cuadradoyugal (p stero-ventralmente, a nivel de la esquina dorsal de la fenestra infratemporal), lateroesfenoides (ventro-medialmente, a trav s del proceso capitado adyacente al contacto postorbital-frontal), y el cuadrado (p stero-ventralmente, dentro del receso  tico) (Figs. 3.2A, 3.3A, 3.4, 3.5, 3.6 y 3.9).

El postorbital constituye el margen ántero-lateral de la fenestra supratemporal. El proceso descendente (o lámina descendente) de la rama ventral es de sección plana, y en su porción ántero-dorsal abre el foramen postorbital (ej., MACN-PV-RN-1045, MUCPv-35 y MCF-PVPH-710). El postorbital presenta en su margen anterior un proceso anterior liso proyectado hacia la órbita (Fig. 3.5). Este proceso es dorsalmente triangular en contorno y sirve para la articulación del hueso palpebral posterior. Ventralmente, este proceso anterior se continua con el proceso descendente (formando el límite anterior del receso ótico), y con la barra postorbitaria. De esta manera, el receso ótico se extiende anteriormente hasta la región más anterior del postorbital. Entre el proceso anterior y el descendente, lateralmente se forma un pliegue (ej., MACN-PV-RN-1045 y MUCPv-147) (Fig. 3.6). El proceso póstero-ventral del postorbital presenta un amplio contacto sutural con el cuadradoyugal (Fig. 3.6).

En vista dorsal, la rama posterior del postorbital presenta un osteodermo anteriormente redondeado y delimitado por un surco vascular (Figs. 3.4 y 3.5).

**Escamoso.** El escamoso es un elemento ántero-posteriormente más largo que ancho. Contacta con el postorbital (anteriormente), parietal (medialmente), complejo supraoccipital-epióticos (póstero-medialmente), complejo exoccipital-opistótico (póstero-ventralmente), y con el cuadrado (ventralmente). Con este último elemento forma la pared posterior del receso ótico (Figs. 3.2A, 3.3A, 3.5 y 3.6). En vista lateral, el contacto sutural escamoso-cuadrado es ántero-posteriormente amplio, se extiende desde el nivel del postorbital hasta el extremo distal del proceso póstero-lateral del escamoso.

El proceso póstero-lateral del escamoso es elongado ántero-posteriormente, y estrecho látero-medialmente, principalmente en su extremo distal. Se extiende desde la esquina póstero-lateral de la tabla craneana hasta extremo distal del proceso triangular

dorsal del cuadrado, apoyándose dorsalmente sobre este en toda su longitud. Este proceso forma un ángulo promedio aproximado de 40° con respecto al plano de la tabla craneana (Figs. 3.5 y 3.6; ver Tabla 3.1a). La superficie dorsal del proceso póstero-lateral presenta una leve cresta marginal que se extiende oblicuamente en toda la longitud de dicho proceso. El extremo distal de este proceso es convexo. Lateralmente, la cresta marginal describe una curvatura sigmoidal, principalmente en el extremo distal del proceso póstero-lateral. Dentro del receso ótico, la lámina ventral del proceso póstero-lateral del escamoso es dorso-ventralmente reducida.

En vista posterior, el escamoso se proyecta lateralmente a lo largo del proceso paraoccipital, más atrás del nivel del extremo distal de éste (Fig. 3.3B). El contacto posterior con el parietal y el contacto medial con el complejo supraoccipital-epióticos ocurren sobre la tabla craneana a nivel del osteodermo parietal-supraoccipital. Lateralmente e inmediatamente por debajo del nivel de la tabla craneana, el escamoso presenta un surco alargado orientado póstero-lateralmente para la inserción de los músculos asociados con el opérculo auricular (Fig. 3.3A).

La ornamentación del escamoso es irregular y formada por pequeñas rugosidades delimitadas por surcos superficiales (Fig. 3.5). La superficie dorsal del proceso póstero-lateral y las láminas descendentes no presentan ornamentación, excepto por la presencia de una leve y alargada cresta en el primero, que separa la superficie anterior de la tabla occipital.

La superficie dorsal ornamentada del escamoso es interrumpida a nivel del margen posterior de la fenestra supratemporal por un surco vascular orientado ántero-posteriormente (Figs. 3.4 y 3.5). Este surco delimita una estructura posteriormente redondeada similar a un osteodermo. En la esquina posterior de la fosa supratemporal abre el foramen tèmpero-orbital, delimitado principalmente por el escamoso.

**Complejo supraoccipital-epióticos.** Es un elemento vertical observable en vista dorsal y posterior (u occipital) del neurocráneo. El complejo supraoccipital-epióticos contacta con el parietal (anteriormente), escamoso (lateralmente), y con el complejo exoccipital-opistótico (póstero-ventralmente) (Figs. 3.2A, 3.3B, 3.5 y 3.7). Presenta una proyección triangular ántero-dorsal ornamentada que forma parte de la tabla craneana (posteriormente). Aunque esta proyección dorsal que está en contacto con el parietal describe una sutura en forma de “V” invertida, el contacto sutural también puede ser transversalmente recto, o de una morfología intermedia (Figs. 3.5 y 3.11A). El complejo supraoccipital-epióticos no forma parte del margen del foramen magnum, queda excluido por el contacto medial entre los complejos exoccipital-opistótico.

En la tabla craneana, el complejo supraoccipital-epióticos está solapado por un osteodermo cuya superficie dorsal está afectada por una depresión media; éste osteodermo y su depresión también afectan al parietal (ver atrás). En el borde posterior de la tabla craneana, el complejo supraoccipital-epióticos presenta una leve cresta horizontal que separa el plano dorsal del plano vertical (occipital) del hueso (ej., MCF-PVPH-710). En vista posterior, el complejo supraoccipital-epióticos es de contorno triangular, liso, y presenta una cresta media vertical a lo largo de toda su extensión dorso-ventral. En el espécimen MCF-PVPH-710, la cresta vertical se extiende como una sutil cresta longitudinal sobre la superficie dorsal del complejo supraoccipital-epióticos en la tabla craneana (Fig. 3.5A).

En vista dorsal, el borde posterior del complejo supraoccipital-epióticos presenta una proyección triangular caudal que es coincidente con la cresta vertical (ej., MACN-PV-N-22, MACN-PV-N-23, MACN-PV-RN-1037 y MUCPv 147). En algunos especímenes este borde posterior es recto, carece de proyección caudal, y el cuerpo del complejo

supraoccipital-epióticos es visible en gran medida por detrás de la tabla craneana (ej., MACN-PV-RN-1045, MCF-PVPH-710, MLP 64-IV-16-5 y MLP 64-IV-16-30), lo cual no ocurre cuando el borde posterior es anguloso (Fig. 3.5).

En la mayoría de los especímenes estudiados, los procesos post-occipitales están formados principalmente por el complejo supraoccipital-epióticos y en menor medida por el complejo exoccipital-opistótico (ej., MACN-PV-RN-1037, MACN-PV-RN-1045, MLP 64-IV-16-10 y MLP 64-IV-16-30; Figs. 3.7 y 3.13A). Sin embargo, en los especímenes MACN-PV-RN-1048, MLP 64-IV-16-8, MLP 64-IV-16-5, MCF-PVPH-710 y MPCA-PV-528, los procesos post-occipitales están formados principalmente por el complejo exoccipital-opistótico (Fig. 3.3B); una característica no descrita previamente para *Notosuchus*. En vista dorsal, estos procesos tienen contorno triangular y están proyectados posteriormente. Estos forman el piso de la fenestra post-temporal (la cual esta obliterada), y tienen una superficie dorsal oval orientada dorsalmente para inserción del *M. transversospinalis capitis* (Cleuren y de Vree, 2000); ésta superficie de inserción está a nivel de la tabla craneana, pero con una leve inclinación látero-ventral (Fig. 3.7).

Internamente, el complejo supraoccipital-epióticos está invadido por el divertículo intertimpánico, como se observa por fractura en algunos especímenes (ej., MACN-PV-RN-1045 y MPCA-PV-237) y por Tomografía Computada (MPCA-PV-237) (Fig. 3.13). Este divertículo está muy desarrollado (tanto ántero-posteriormente como dorso-ventralmente), y es continuo entre la cavidad timpánica de un lado al otro.

**Complejo exoccipital-opistótico.** El complejo exoccipital-opistótico contacta con el complejo supraoccipital-epióticos (dorso-medialmente), escamoso (dorso-lateralmente, a lo largo del proceso paraoccipital), cuadrado (látero-ventralmente), y basioccipital (ventro-medialmente) (Figs. 3.3B, 3.7 y 3.13A). El cuerpo del elemento tiene dos planos principales,

uno dorsal y otro ventral al foramen magnum, separados por la cresta horizontal. El plano dorsal está orientado póstero-dorsalmente. A este nivel, el complejo exoccipital-opistótico se proyecta lateralmente formando los procesos paraoccipitales que, junto con el escamoso, forman una superficie cóncava para inserción de los músculos *M. epistropheo-capitis* y *M. depressor mandibulae* (Cleuren y De Vree, 2000; Iordansky, 2000). El plano ventral es levemente cóncavo y está orientado póstero-ventralmente, muy probablemente para la inserción del *M. spinocapitis posticus*, *M. longissimus capitis superficialis*, y *M. ilio-costalis capitis* (Cleuren y De Vree, 2000).

En el plano ventral de la tabla occipital abre el foramen magnum. El foramen magnum está delimitado dorso-lateralmente por los exoccipitales, que forman parte del cuello del cóndilo occipital, y una breve parte del cuerpo del cóndilo occipital, lateralmente (Fig. 3.3B). Lateral al cóndilo occipital hay dos pequeños forámenes mediales y un foramen lateral grande (Figs. 3.3B y 3.14). Los forámenes de menor tamaño están completamente encerrados por el exoccipital y corresponden a la salida de las ramas anterior y posterior del nervio hipogloso (XII<sub>1</sub> y XII<sub>2</sub>, respectivamente), mientras que el foramen más grande corresponde a un profundo receso oval donde abren el foramen metótico (nervios craneanos IX-XI, dorso-medialmente) y el foramen carotideo posterior (látero-ventralmente) (Fig. 3.14). El foramen metótico está delimitado por el exoccipital (medialmente) y el opistótico (lateralmente) (ej., Paulina-Carabajal, 2015).

En algunos especímenes, el foramen para la rama XII<sub>1</sub> es pequeño, subcircular (ej., MCF-PVPH-710) o en forma de ranura (ej., MACN-PV-RN-1037), y localizado entre el foramen para la rama XII<sub>2</sub> y el foramen metótico (Fig. 3.15). En otros especímenes, el foramen para la rama XII<sub>1</sub> en forma de ranura abre sobre el margen medial del receso oval (ej., MACN-PV-RN-1045, MLP 64-IV-16-2, MLP 64-IV-16-10 y MPCA-PV-237). No obstante, en el lectotipo (MLP 64-IV-16-5) el foramen para la rama XII<sub>1</sub> del lado izquierdo

tiene forma de ranura y está sobre el margen medial del receso oval, mientras que en el lado derecho ese foramen es oval y está alejado de ese margen (Fig. 3.3B). El foramen para la rama XII<sub>2</sub> es de contorno oval y de mayor tamaño que el foramen para la rama XII<sub>1</sub>. Estos forámenes están dispuestos de modo vertical, uno por encima del otro (ej., MACN-PV-RN-1037, MLP 64-IV-16-2, MLP 64-IV-16-5 y MPCA-PV-237) (Figs. 3.14 y 3.15).

El proceso paraoccipital es relativamente corto, no alcanza el extremo distal del proceso pósterolateral del escamoso, finaliza con un extremo convexo que se dispone principalmente de manera vertical (Fig. 3.15). Lateralmente y debajo del proceso paraoccipital, el complejo exoccipital-opistótico delimita el margen medial del foramen craneo-cuadrado (Figs. 3.3B, 3.14 y 3.15). Ventral a esta abertura, la *crista tuberalis* y el cuadrado forman una cresta poco desarrollada, no afilada, que está orientada ventromedialmente desde el foramen craneo-cuadrado hasta la tuberosidad basal (ej., Fig. 3.15A). La *crista tuberalis* está principalmente dorsal al borde ventral de la tabla occipital (Fig. 3.15).

En el espécimen MUCPv-118, la cápsula ótica está expuesta lateralmente por fractura (Fig. 3.16). En ese espécimen es posible observar el contacto sutural de los elementos perióticos, así como también la fenestra pseudo-rotunda. Esta fenestra es de contorno oval, dirigida pósterolateralmente, y de mayor tamaño con respecto a la fenestra ovalis. Ambas fenestras están separadas por una delgada *crista interfenestralis* la cual está fracturada y fragmentariamente preservada; la fenestra pseudo-rotunda está delimitada por el complejo exoccipital-opistótico.

Internamente, el complejo exoccipital-opistótico está altamente neumatizado por el divertículo otoccipital (*sensu* Dufeu y Witmer, 2015), como se observa por fractura en el espécimen MACN-PV-RN-1045 (Fig. 3.14).

**Basioccipital.** El basioccipital contacta con el complejo exoccipital-opistótico (dorso-lateralmente), basiesfenoides y cuadrado (ántero-ventralmente); el contacto sutural con el complejo exoccipital-opistótico está orientado oblicuamente (Figs. 3.2B, 3.3B, 3.13A, 3.14 y 3.15). Entre el basioccipital y el basiesfenoides, los forámenes de Eustaquio no están alineados transversalmente. En *Notosuchus*, los forámenes de Eustaquio laterales están levemente desplazados posterior y dorsalmente con respecto al foramen de Eustaquio medio (Figs. 3.2B y 3.17).

El basioccipital forma la mayor parte del cóndilo occipital y la porción ventral del cuello del cóndilo (Fig. 3.17). El cóndilo occipital está dirigido póstero-ventralmente al igual que la placa occipital ventral. La placa basioccipital presenta una cresta media y una tuberosidad basal poco desarrollada (Fig. 3.15). Por debajo del cóndilo occipital, hay un diminuto foramen subcondilar. En su borde látero-ventral, el basioccipital forma brevemente parte de la *crista tuberalis*, junto con el complejo exoccipital-opistótico y el cuadrado, la cual extiende ventralmente y se continúa con la tuberosidad basal (ej., MUCPv-35 y MPCA-PV-237; Fig. 3.15). En la mayoría de los especímenes estudiados, la placa basioccipital es de contorno pentagonal invertida, se expande de manera gradual ventro-lateralmente (ej., MLP 64-IV-16-2, MLP 64-IV-16-5 y MPCA-PV-237; Figs. 3.3B y 3.15A). Sin embargo algunos especímenes presentan una constricción en la base del cuello del cóndilo occipital (ej., MACN-PV-RN-1037, MACN-PV-RN-1045 y MCF-PVPH-710; Figs. 3.13A, 3.14 y 3.17).

Internamente, la placa basioccipital está muy neummatizada por el divertículo basioccipital (*sensu* Dufeu y Witmer, 2015). Debido al gran desarrollo de éste divertículo dentro del basioccipital, su pared posterior es muy delgada y se observa por fractura en algunos especímenes (ej., MLP 64-IV-16-18, MACN-PV-N-1045 y MACN-PV-N-1037), y visible mediante por Tomografía Computada (MACN-PV-N-1037, MPCA-PV-237)

(Fig. 3.17).

**Lateroesfenoides.** El lateroesfenoides contacta con el frontal y parietal (dorsalmente), postorbital (dorso-lateralmente), cuadrado (póstero-lateralmente), proótico (medialmente y póstero-ventralmente), pterigoides (ventralmente), basiesfenoides (ventro-medialmente), y anteriormente contacta con su contraparte (medialmente) (Fig. 3.18). Dentro de los especímenes estudiados, solo en MACN-PV-N-22, MACN-PV-N-23, MACN-PV-RN-1045, MCF-PVPH-710, MLP 64-IV-16-2, MLP 64-IV-16-5, MLP 64-IV-16-10, MLP 64-IV-16-30, MPCA-PV-237, MUCPv-35 y MUCPv-147, el lateroesfenoides es observado (parcial o completamente). El lateroesfenoides en *Notosuchus* es transversalmente estrecho, con una ligera convexidad en su superficie externa anterior.

Dorsalmente, el proceso rostral del lateroesfenoides es corto ántero-posteriormente y alto dorso-ventralmente (ej., MACN-PV-N-22, MACN-PV-N-23 y MPCA-PV-237). En *Notosuchus*, éste proceso rostral pudo haber sido bastante alargado (que se extendería desde el desde el nivel del contacto postorbital-frontal hasta la base del nivel de los bulbos olfatorios), esto inferido a partir de los surcos sobre la superficie ventral del frontal (Fig. 3.9). El extremo anterior del proceso rostral del lateroesfenoides no se preserva en ningún espécimen estudiado de *Notosuchus*, sugiriendo que pudo haber sido cartilaginoso.

El proceso postorbitario del lateroesfenoides es extremadamente corto, y a través de su proceso capitado contacta dorso-lateralmente con el postorbital sin establecer una unión por sutura (contacto sinovial). El lateroesfenoides forma gran parte de la pared ántero-medial de la fosa temporal. Posteriormente, el lateroesfenoides delimita el margen anterior de la fosa y foramen del nervio V (trigémico). El contacto sutural lateroesfenoides-cuadrado se dispone mayormente de manera vertical en la fosa temporal (Fig. 3.18).

En *Notosuchus*, el contacto del lateroesfenoides con su contraparte es a través de una gran sutura vertical entre la abertura de salida del tracto olfatorio y el foramen del tracto óptico (II), dentro de una elongada depresión dorso-ventral; crestas engrosadas con extremos convergentes delimitan esta depresión (Fig. 3.18). El foramen para el tracto óptico (II) es dorso-ventralmente deprimido entre el contacto medial de los lateroesfenoides y el basiesfenoides, y está parcialmente preservado en los especímenes MACN-PV-N-22 y MPCA-PV-237. Sobre cada lateroesfenoides, lateral al foramen para el tracto óptico (II), hay un pequeño foramen para el nervio III (oculomotor, observable en los especímenes MLP 64-IV-16-30 y MPCA-PV-237). Dorsal a esta última abertura, en una posición medial sobre el lateroesfenoides hay un diminuto foramen para el nervio troclear, localizado dentro de un surco superficial.

El lateroesfenoides de *Notosuchus* presenta un puente lateral para la rama oftálmica del nervio trigémino ( $V_1$ ), pero no un puente caudal para la rama supraorbitaria ( $V_{so}$ ). En el espécimen MACN-PV-N-22 hay un surco sobre el lateroesfenoides izquierdo para la rama  $V_{so}$ , adyacente a la sutura cuadrado-lateroesfenoides en el margen dorsal continuo de fosa del nervio V (Fig. 3.18). El puente lateral del lateroesfenoides de *Notosuchus* delimita lateralmente el canal que transmite la rama  $V_1$ ; este canal se abre externamente en un pequeño foramen oval. El puente lateral es ántero-posteriormente ancho y contacta ventralmente con el pterigoides en una amplia sutura. En *Notosuchus*, la abertura lateral de la fosa del nervio trigémino, para la salida de las ramas  $V_1$  (oftálmica),  $V_2$  (maxilar),  $V_3$  (mandibular), y  $V_{so}$  (supraorbitaria), es proporcionalmente pequeña; el diámetro ántero-posterior es un 50% menor al ancho del puente lateral del lateroesfenoides. En los especímenes MACN-PV-RN-1045 la fosa del trigémino es de contorno oval para las ramas  $V_2$  y  $V_3$ , mientras en el espécimen MACN-PV-N-22 es de contorno bi-lobular con un surco anterior para la rama  $V_2$  y un surco posterior para la rama  $V_3$ , y de orientación ántero-

posterior. Este surco posterior se continúa caudalmente por una depresión para la rama V<sub>3</sub> sobre el cuadrado (Fig. 3.18). En vista frontal, en el espécimen MLP 64-IV-16-30 el foramen para el nervio VI (abducens) es observado lateral a la fosa pituitaria (Fig. 3.12).

En los especímenes MACN-PV-N-22, MACN-PV-N-23, MPCA-PV-237 y MCF-PVPH-710 se observa una cresta cotilar escasamente marcada, la cual se extiende póstero-ventralmente sobre la superficie del proceso postorbitario del lateroesfenoides, desde el proceso capitado a la superficie detrás del margen posterior de la fosa del nervio V (Fig. 3.18). Anterior a la cresta cotilar, el lateroesfenoides de *Notosuchus* presenta una cresta tensor (Holliday y Witmer, 2009), más marcada que la primera. La cresta tensor de *Notosuchus* se extiende oblicuamente desde el proceso capitado del lateroesfenoides hacia el margen dorsal de la salida de la rama oftálmica del nervio V.

Internamente, el lateroesfenoides está muy neumatizado por divertículos de la cavidad timpánica, particularmente el divertículo lateroesfenoides (*sensu* Dufeu y Witmer, 2015), como es observado en los especímenes fracturados MLP 64-IV-16-30 y MACN-PV-N-23 (Figs. 3.12 y 3.19).

**Proótico.** El proótico de está pobremente preservado en los diferentes especímenes estudiados. En *Notosuchus*, el proótico no tiene exposición en la pared lateral del neurocráneo; al igual que otros cocodriliformes, el cuadrado articula y cubre completamente la superficie lateral del proótico. Contacta con el complejo exoccipital-opistótico (posteriormente), cuadrado (lateralmente), complejo supraoccipital-epióticos (póstero-dorsalmente), lateroesfenoides (anteriormente), y probablemente el pterigoides (látero-ventralmente) (Figs. 3.16 y 3.19).

En los especímenes MLP 64-IV-16-2, MLP 64-IV-16-30 y MPCA-PV-237 y dentro de la fosa del nervio V se observa una reducida exposición del proótico, formando

el margen posterior y ventral del foramen del nervio V. Particularmente, la fosa del nervio trigémino es relativamente pequeña y bilobulada, como se mencionó más adelante.

En el espécimen MUCPv-118, donde por fractura está expuesto la región del oído interno, se observa la fenestra ovalis que es de contorno oval y delimitada posteriormente por el complejo exoccipital-opistótico (Fig. 3.16). En ese espécimen, que es un individuo juvenil, la fenestra ovalis es de menor tamaño que la fenestra pseudorotunda; ésta última abertura también es de contorno oval y estaría completamente delimitada por el complejo supraoccipital-epióticos. En el mismo espécimen es posible observar los contactos suturales entre los elementos perióticos (proótico, epiótico y opistótico), y parte de los forámenes para los nervios VII (facial) y VIII (estato-acústico).

La pared lateral del proótico está ampliamente afectado por la cavidad timpánica. De este modo, el divertículo proótico está muy desarrollado, separando ampliamente la pared lateral de la pared medial del proótico (Fig. 3.19).

**Basiesfenoides.** El basiesfenoides está expuesto ventralmente como una placa triangular, en forma de “V” invertida, ántero-posteriormente estrecha (Figs. 3.2B, 3.12, 3.17 y 3.18). El basiesfenoides contacta con el pterigoides (anteriormente), cuadrado (lateralmente), basioccipital (posteriormente), lateroesfenoides y proótico (dorso-lateralmente). El contacto sutural con el pterigoides, cuadrado y basioccipital es mediante una sutura interdigitada. La superficie anterior y lateral del basiesfenoides está cubierta por el pterigoides. De este modo, la exposición ventral del basiesfenoides se acuña entre los pterigoides, anteriormente. En ningún espécimen se preserva el rostro basiesfenoidal.

Sobre el contacto sutural con el basioccipital, los forámenes de Eustaquio medio y laterales están formados principalmente por el basiesfenoides (anterior y lateralmente). Los forámenes de Eustaquio laterales son estrechos en forma de gota, dispuestos

oblicuamente al plano sagital. El foramen de Eustaquio medio es de contorno oval, con el eje mayor dispuesto ántero-posteriormente. Además, éste último foramen se dispone en el extremo posterior de un surco sagital delimitado por crestas oblicuas. Estas crestas se disponen en la superficie ventral del basiesfenoides, desde el margen anterior del foramen de Eustaquio lateral y convergen en la línea media a nivel del contacto con el pterigoides; además, son continuas con la *crista tuberalis* del complejo exoccipital-opistótico (Fig. 3.17).

En el espécimen MACN-PV-RN-1037, estas crestas basiesfenoidales se unen con las crestas del margen posterior de las alas pterigoideas (las cuales convergen posteriormente) y forman en conjunto una corta cresta sagital ventral; en el espécimen MLP 64-IV-16-30 estas crestas no se unen y se continúan separadamente con las crestas pterigoideas; en los otros especímenes no es muy evidente ese contacto (Fig. 3.17).

**Cuadrado.** El cuadrado es un hueso amplio, robusto, y relativamente alargado ántero-posteriormente (Figs. 3.2, 3.3, 3.6 y 3.15). Contacta con el cuadradoyugal (lateralmente), postorbital (ántero-dorsalmente), escamoso (dorsalmente), lateroesfenoides y proótico (medialmente), pterigoides (ántero-medialmente), basiesfenoides y basioccipital (ventro-medialmente) y complejo exoccipital-opistótico (pósteromedialmente). El cuadrado cubre lateralmente al proótico, forma la pared y el margen posterior de la pequeña fosa del nervio V, delimitando el surco de la rama V<sub>3</sub> (Fig. 3.18). En vista posterior, el cuadrado también contribuye con el margen ventro-lateral de la tabla occipital (Fig. 3.15). El cuadrado y el borde látero-ventral del proceso paraoccipital delimitan el foramen cráneo-cuadrado (Figs. 3.3B y 3.14). Ventro-medialmente a este foramen, y junto con la *crista tuberalis* del complejo exoccipital-opistótico, forma una leve cresta restringida a la tabla occipital (Fig. 3.15).

Sobre la superficie ántero-dorsal del cuadrado y dentro del receso ótico, la fosa periótica del cuadrado es amplia e indica la superficie donde se apoyaba la membrana timpánica. Una serie de forámenes (hasta siete) se disponen dentro de la fosa periótica siguiendo su curvatura semilunar, anterior y ventral a la abertura ótica (Figs. 3.2A, 3.3A, 3.6 y 3.20). El más grande y dorsal de los forámenes correspondería al foramen sifoneal (= *preotic foramen* de Fiorelli y Calvo, 2008). Estos forámenes son subdivisiones de ramificación y extensión de la cavidad timpánica, más precisamente el divertículo infundibular *sensu* Dufeu y Witmer (2015). El contorno de la fosa periótica indica que la membrana timpánica podría ser amplia, oval e inclinada acompañando la orientación de la superficie dorsal del cuadrado y cubriendo lateralmente las aberturas neumáticas mencionadas. El foramen sifoneal se ubica en un robusto proceso ántero-dorsal del cuadrado, el cual se extiende hacia atrás en un proceso ótico corto ántero-posteriormente. Por otro lado, la incisura ótica describe una amplia curvatura semicircular (Fig. 3.20).

La rama ventral del cuadrado está orientada ventralmente en vista lateral y occipital (Figs. 3.3 y 3.15). Lateralmente, esta rama del cuadrado forma un ángulo de 40° con respecto a la tabla craneana. Los cóndilos de la rama ventral del cuadrado se extienden ventralmente más allá del contacto cuadrado-cuadradoyugal, debajo del nivel de la hilera de dientes (Fig. 3.3). La superficie lateral de la rama ventral del cuadrado que no está solapada por el cuadradoyugal es alta, tiene una altura aproximadamente igual a su longitud antero-posterior (Fig. 3.3A). En vista occipital, los cóndilos del cuadrado se extienden ventralmente del nivel del cóndilo occipital al nivel del margen ventral del basioccipital (Figs. 3.3B y 3.15).

Los cóndilos del cuadrado en *Notosuchus* son elongados ántero-posteriormente y estrechos látero-medialmente. Estos cóndilos están bien definidos, siendo el cóndilo medial levemente más grande que el cóndilo lateral; y separados por un surco intercondilar

(Figs. 3.2B, 3.3B y 3.15). En *Notosuchus*, el cóndilo medial está proyectado ventralmente y orientado ventro-lateralmente, mientras que el cóndilo lateral está más desarrollado dorsalmente y está orientado ventralmente. De este modo, los cóndilos del cuadrado están alineados transversalmente pero con una leve inclinación látero-dorsal formando un ángulo de aproximadamente 25° con el plano horizontal (Fig. 3.15).

Dorso-posteriormente, el cuadrado tiene un prominente proceso triangular proyectado póstero-lateralmente, formando una cresta bien desarrollada que se extiende desde el extremo distal del proceso póstero-lateral del escamoso al cóndilo medial del cuadrado (Figs. 3.3B y 3.15). Esta cresta delimita una concavidad superficial triangular sobre la superficie póstero-medial del cuadrado. Medialmente a esta cresta, el foramen aërum está localizado dentro de un surco sobre la superficie póstero-medial, cerca del cóndilo medial del cuadrado.

Sobre la superficie ántero-ventral del cuadrado hay una cresta roma bien desarrollada. Esta cresta es de posición relativa similar a la cresta B de Iordansky (1964; = *ventral crest* de Andrade y Bertini, 2008b), la cual en *Crocodylia* se extiende caudo-lateralmente desde el cóndilo medial hasta el contacto entre el complejo exoccipital-opistótico, basioccipital y cuadrado. No obstante, en *Notosuchus* esta cresta forma el margen ventro-lateral de la tabla occipital, y separa esta superficie de la pared lateral del neurocráneo, por lo que aquí es denominada *crista pseudotuberalis* (Figs. 3.14 y 3.15). En *Notosuchus*, la *crista tuberalis* del complejo exoccipital-opistótico junto con el cuadrado forma una leve cresta que se extiende desde el nivel del foramen cráneo-cuadrado hasta la tuberosidad basal (Fig. 3.15A). La amplia *crista pseudotuberalis* y la leve cresta convergen ventro-medialmente al nivel del contacto complejo exoccipital-opistótico-cuadrado-basioccipital, en una cresta más afilada, que se continúa con la tuberosidad basal y más ventralmente con la cresta basiesfenoidal (Figs. 3.14 y 3.17A,B). Anteriormente a este

punto, la *cresta pseudotuberalis* transmite una rama corta que se extiende ántero-medialmente al contacto cuadrado-pterigoides-basiesfenoides (la cual corresponde a la cresta B de Iordansky, 1964, propiamente dicha). Desde de la *cresta pseudotuberalis* y hacia el extremo ventral del complejo exoccipital-opistótico se extiende una cresta corta y roma, la cresta C de Iordansky (1964). Sobre el contacto con el cuadradoyugal, el cuadrado de *Notosuchus* presenta una tuberosidad que corresponde a la parte distal de la cresta D de Iordansky (1964) (Fig. 3.21).

Internamente, la rama ventral del cuadrado de *Notosuchus* está muy neumatizada por el divertículo cuadrado y el divertículo infundibular, que son ramificaciones y extensiones de la cavidad timpánica (sistema faringo-timpánico, *sensu* Dufeu y Witmer, 2015). Estos recesos neumáticos son observados en los especímenes fracturados MACN-PV-RN-1037, MACN-PV-RN-1045, MPCA-PV-237 y MLP 64-IV-16-sn (Figs. 3.17A,B). La cavidad timpánica, es amplia, ocupa en gran medida el espacio entre el cuadrado y la pared lateral del neurocráneo (Fig. 3.13).

### 3.1.2.1b. Endocráneo

**Encéfalo y nervios craneanos.** El molde endocraneano de *Notosuchus* fue reconstruido de manera relativamente completa en los especímenes MLP 64-IV-16-5 y MPCA-PV-237 (Fig. 3.22), y de manera parcial en los especímenes MLP 64-IV-16-30 y MACN-PV-RN-1037 (Fig. 3.23). Se reconocen las regiones del encéfalo anterior (incluyendo al tracto olfatorio), medio y posterior, la mayoría de los nervios craneanos (IV, V, VI, VII, IX – XI y XII), y el tracto óptico (II).

El encéfalo de *Notosuchus* es marcadamente elongado ántero-posteriormente, de morfología sigmoidal levemente, y sub-horizontal en vista lateral, con ángulos de 151° entre el encéfalo anterior y medio y de 163° entre encéfalo medio y posterior (ver Tabla 3.3). En

el encéfalo anterior, los bulbos olfatorios están bien desarrollados, son elongados ántero-posteriormente, de contorno oval en vista dorsal, y separados en la línea media por un surco (que representa la marca del septo internasal). El tracto olfatorio es un pasaje elongado ántero-posteriormente, ocupa más de un tercio de la longitud total del encéfalo, y está poco desarrollado dorso-ventralmente. Esta porción del encéfalo anterior (bulbos y tracto olfatorio) presenta una marcada inclinación ventral con respecto a la superficie dorsal de los hemisferios cerebrales. La base del tracto olfatorio es relativamente amplia, similar al ancho de los bulbos olfatorios, y de morfología cilíndrica (ej., MPCA-PV-237; Fig. 3.22b C).

Los hemisferios cerebrales están poco desarrollados dorso-ventralmente, pero presentan un relativo desarrollo lateral. De este modo, en vista dorsal los hemisferios cerebrales son lateralmente redondeados, simétricos longitudinalmente (el margen lateral anterior es de similar longitud al margen lateral posterior). En vista lateral, presentan una leve inclinación póstero-ventral. A la altura de los hemisferios cerebrales se encuentra la parte más ancha del molde endocraneano, un 10% mayor del ancho de la región posterior (post-cerebral). Las salidas del tracto olfatorio y el foramen del tracto óptico (II) están ampliamente separadas por una depresión dorso-ventral en la línea media (Fig. 3.22b C).

Ventral a los hemisferios cerebrales se reconoce el tracto óptico (II), cuya abertura de salida es de contorno oval, comprimida dorso-ventralmente, y con una marcada inclinación dirigida ántero-ventralmente. En una posición póstero-ventral a los hemisferios cerebrales, por detrás del tracto óptico, la glándula pituitaria es bien desarrollada, elongada ántero-posteriormente, y de morfología oval; de longitud similar a los hemisferios cerebrales (Fig. 3.22a C). Lateral a la base de la pituitaria y medial a la rama oftálmica del trigémino (V<sub>1</sub>), se reconoce el nervio craneano oculomotor (III), el cual es de pequeño tamaño. Debido a su pequeño tamaño, no fue posible reconstruir el nervio craneano troclear (IV), el cual atraviesa un diminuto foramen en el lateroesfenoides. Los lóbulos ópticos del

encéfalo medio no son reconocidos en el molde endocraneano. Sin embargo, la región del encéfalo medio es bien desarrollada, siendo elongada ántero-posteriormente y de ancho látero-medial similar al ancho de toda la región post-cerebral (Fig. 3.22b A).

En la región del encéfalo posterior, el nervio craneano trigémino (V) es particularmente estrecho y elongado, dirigido ántero-lateralmente, y con un ganglio para la rama maxilar ( $V_2$ ) y mandibular ( $V_3$ ) relativamente ensanchado en su extremo distal. De esta manera, el ganglio trigémino está bastante alejado de la pared interna del neurocráneo (Figs. 3.22 y 3.23). Desde este ganglio se proyecta ántero-medialmente la rama  $V_1$ . Esta rama es estrecha y elongada, de longitud similar a la del nervio craneano V, y se extiende hacia adelante dorso-medialmente hasta el nivel del tracto óptico (II). El nervio craneano abducens (VI) es de diámetro pequeño y de posición látero-dorsal a la pituitaria (Figs. 3.22a y 3.23a).

En la región del cerebelo, se reconoce un flóculo incipiente de posición anterior a la región de la cápsula ótica (Fig. 3.22). En esta última región, la depresión vestibular en el molde endocraneano es superficial, de contorno triangular en vista lateral y de morfología semicircular en vista dorsal (Fig. 3.22). Ántero-ventral a la depresión vestibular, y posterior al nervio craneano V, se observa un pequeño nervio craneano facial (VII); y probablemente el nervio craneano estato-acústico (VIII) (Fig. 3.23a). Pósterio-ventral a la depresión vestibular, se encuentra el conjunto de nervios craneanos glossofaríngeo, vago y accesorio (IX, X, XI), los cuales están dirigidos hacia atrás ventro-lateralmente. La rama timpánica del nervio craneano glossofaríngeo ( $IX_{ti}$ ) está dispuesta horizontalmente y se extiende ántero-lateralmente por debajo del nivel del oído interno (Fig. 3.22b). Por detrás de esta región se proyectan lateralmente las ramas anterior ( $XII_1$ ) y posterior ( $XII_2$ ) del nervio craneano hipogloso (XII), las cuales se disponen de manera paralela una con respecto a la otra y en

sentido ántero-posterior, estando la última un poco desplazada dorsalmente; estas ramas son de diámetro pequeño.

En vista lateral, la región de la medula oblonga del encéfalo posterior es muy desarrollada dorso-ventralmente, siendo la región más alta del molde endocraneano. Esto es debido a un seno venoso longitudinal dorsal y ventral bien desarrollado. En vista lateral, la superficie dorsal del seno venoso longitudinal describe una leve convexidad por encima de los hemisferios cerebrales. A nivel del encéfalo medio y posterior, esta convexidad es más marcada, relativamente alta dorso-ventralmente, amplía ántero-posteriormente, y con una leve depresión hacia la región medular. Entre todos los moldes endocraneanos reconstruidos, la convexidad dorsal del seno venoso longitudinal en la región cerebelar es más marcada en el espécimen MACN-PV-RN-1037 (Fig. 3.23b C).

Entre la depresión vestibular de ambos lados, el seno venoso longitudinal dorsal es bastante amplio látero-medialmente, de modo que los laberintos del oído interno de ambos lados están ampliamente separados en la línea media (Fig. 3.22b A). La región posterior de la médula oblonga próxima al foramen magnum es relativamente corta ántero-posteriormente, y de ancho látero-medial similar al encéfalo medio.

**Oído interno.** El oído interno fue reconstruido parcialmente para los especímenes MACN-PV-RN-1037 y MPCA-PV-237, y de forma separada del molde endocraneano demostrando que las paredes mediales de las cápsulas óticas están completamente osificadas (Fig. 3.24). El laberinto es de morfología piramidal tanto en vista dorsal como lateral (ver Tabla 3.3).

En el espécimen MACN-PV-RN-1037, los canales semicirculares anterior, posterior y lateral fueron reconstruidos de manera más completa y tienen morfología elipsoidal y de apariencia circular. En el espécimen MPCA-PV-237, el canal semicircular anterior tiene morfología triangular; también, el área dentro de cada canal semicircular es más oval y

elongada en éste último espécimen. El canal semicircular anterior es de mayor tamaño y levemente más alto, el canal semicircular lateral y posterior son de tamaño relativo similar. El canal semicircular lateral describe una elipse menos comprimida y es más corto longitudinalmente que los otros canales semicirculares. La *crus commune* es relativamente alta y estrecha.

El canal semicircular anterior forma un ángulo entre  $48^{\circ}$  y  $62^{\circ}$  con el plano sagital, mientras que el canal semicircular posterior forma un ángulo entre  $38^{\circ}$  y  $47^{\circ}$  con el mismo plano (ver Tabla 3.3). El ángulo entre el canal semicircular anterior y posterior es entre  $92^{\circ}$  y  $72^{\circ}$  en vista dorsal. La fenestra ovalis, de contorno oval, se ubica inmediatamente por debajo del canal semicircular lateral. Por debajo de este nivel, se extiende ventralmente la lagena que es relativamente corta dorso-ventralmente (Fig. 3.24a).

En el espécimen MUCPv-118, el cual es un individuo juvenil (longitud craneana = 44 mm), está expuesto -por fractura lateral de la capsula ótica- el molde natural del oído interno. El mismo preserva parcialmente los tres canales semicirculares y las ámpulas anterior y posterior (Fig. 3.16). En vista lateral, el laberinto tiene morfología piramidal, con ángulo de  $83^{\circ}$  entre los canales semicirculares anterior y posterior, siendo el primero levemente de mayor tamaño como se describió previamente. El ángulo entre el canal semicircular anterior con el plano sagital es de  $40^{\circ}$ , mientras que el canal semicircular posterior con el mismo plano forma un ángulo de  $35^{\circ}$ . Las ámpulas del canal semicircular anterior y posterior son sub-circulares, y de mayor diámetro con respecto a los canales.

**Arteria carótida cerebral.** El recorrido intracraneano de la arteria carótida cerebral fue reconstruido parcialmente en los cuatro especímenes (Figs. 3.22 y 3.23). Posteriormente, la arteria carótida tiene posición látero-ventral con respecto a los nervios IX, X, y XI, con los

cuales tiene un corto recorrido paralelamente. A este nivel, y en vista dorsal, el recorrido de la carótida cerebral es levemente oblicuo al plano sagital, para curvarse de manera ligera ántero-lateralmente (Fig. 3.23). Anteriormente, a nivel del nervio V, las carótidas cerebrales convergen de manera gradual ántero-medialmente, pero no se tocan. Las carótidas cerebrales de ambos lados tienen un corto recorrido paralelo por detrás de la pituitaria, en la cual desembocan. Por delante del nivel del oído interno, el canal carotideo es interrumpido, probablemente debido a un sector no osificado del mismo.

**Comentarios.** *Notosuchus terrestris* es uno de los Crocodyliformes Mesoeucrocodylia mejor conocidos del Cretácico de Gondwana y el primer cocodriliformes Mesozoico descrito para América del Sur, aún válido taxonómicamente (Clark 1994; Pol y Gasparini, 2007; Barrios et al., 2018). *N. terrestris* tiene una combinación única de caracteres plesiomórficos: un cráneo oreinrostral (*sensu* Busbey, 1995), narina externa terminal con una depresión perinarial, fenestra anteorbitaria, basicráneo neumático, cuadrado fenestrado, dentición heterodonta (*sensu* Ösi, 2013); como así también apomorfias (ej., fenestras maxilo-palatinas; canal carotideo y foramen metótico en una misma depresión) (Pol y Gasparini, 2007; Barrios et al., 2018; Capítulo IV).

En esta sección se describió en detalle el neurocráneo de *Notosuchus terrestris*, sobre la base de más de 35 especímenes, reconociéndose los diferentes elementos óseos que lo componen, elementos neurovasculares (forámenes y/o surcos), aberturas craneanas, como así también la neumaticidad y cavidad endocraneana. De este modo, se presenta una nueva reconstrucción de la anatomía craneana de *Notosuchus* (Barrios et al., 2018; Fig. 3.25).

## COMAHUESUCHIDAE Bonaparte, 1991

3.1.2.2. *Comahuesuchus brachybuccalis* Bonaparte, 1991

**Holotipo.** MUCPv-202, cráneo con mandíbula en articulación, parcialmente completo (Fig. 3.26).

**Material referido.** MACN-PV-N-30, región del rostro y región anterior de la mandíbula inferior incompletos; MACN-PV-N-31, región del rostro y región anterior de la mandíbula inferior incompletos; MOZ-Pv 6131, cráneo con mandíbula inferior incompleto (Fig. 3.27).

**Procedencia geográfica y cronoestratigráfica.** Los especímenes MUCPv-202, MACN-PV-N-30 y MACN-PV-N-31 provienen de las bardas del sector norte (campus de la Universidad Nacional del Comahue) de la ciudad de Neuquén, provincia del Neuquén, Argentina (Fig. 2.1). El espécimen MOZ-Pv 6131 proviene de la localidad Chacra La Isla – Paso Córdova, provincia de Río Negro (Fig. 2.1). Formación Bajo de la Carpa, Subgrupo Río Colorado, Grupo Neuquén (ej., Martinelli, 2003; Pol y Gasparini, 2007). Edad Santoniano (86-83 Ma.) (Fig. 2.3).

**Diagnosis enmendada** (modificada de Pol y Gasparini, 2007; \*autapomorfia, \*\* nueva autapomorfia). Hocico extremadamente corto y ancho (casi dos veces más ancho que largo), de contorno subcircular en vista dorsal\*. Cinco dientes maxilares, con el tercero hipertrofiado (caniniforme)\*. Once dientes dentarios, con los anteriores procumbentes; todos pequeños y circulares en sección transversa, excepto el décimo que es transversalmente estrecho e hipertrofiado (caniniforme)\*. Caniniforme mandibular por detrás del caniniforme maxilar. Caniniformes zifodontes (corona comprimida labio-

lingualmente con bordes aserrados)\*\*. Fosa paracanina (para recepción de diente caniniforme del dentario) dorsalmente abierta en la región maxilar posterior próxima al margen orbital\*. Paladar secundario muy corto y transversalmente amplio. Contacto entre el ectopterigoides y palatino, excluyendo el pterigoides del margen de la fenestra suborbital. Rama descendente del lagrimal aguda y estrechándose ventralmente. Región sinfiseal baja y transversalmente amplia, extendiéndose al nivel del noveno diente. Fenestra supratemporal externa muy amplia, ocupando un tercio o más del ancho transversal de la tabla craneana\*\*. Sutura fronto-parietal por delante del margen anterior de la fenestra supratemporal\*\*. Extremo distal del cuadrado ubicado muy por detrás y debajo del cóndilo occipital. *Crista cranii frontalis* marcada, principalmente en su porción anterior\*\*. Canal olfatorio marcadamente cóncavo en su porción anterior (para los bulbos olfatorios) y convexo en su porción posterior. Complejo exoccipital-opistótico formando el 50 % del cóndilo occipital, de modo que forma gran parte del borde ventral del foramen magnum\*\*. Basioccipital reducido a un punto en la delimitación del foramen magnum\*\*. Contacto basioccipital-cuadrado. Pequeña depresión circular marcada por debajo del cóndilo occipital donde abre el foramen subcondilar\*\*. *Crista cranii parietalis* muy desarrolladas, transversalmente amplias y dispuestas en gran medida de modo horizontal\*\*. Surco para la vena temporo-orbital bien definido y visible dorsalmente\*\*. Crestas longitudinales cortas y rugosas entre el frontal y parietal\*\*. Lámina del escamoso dentro de la fenestra supratemporal amplia y dispuesta horizontalmente\*\*. Cresta sagital del supraoccipital puntiaguda en su mitad ventral\*\*. Proceso paraoccipital dorso-ventralmente alto y lateralmente muy corto\*\*. Proceso paraoccipital con extremo convexo y sin alcanzar el extremo distal del proceso pósterolateral del escamoso. Lámina ventral del proceso pósterolateral del escamoso dorso-ventralmente reducida. *Crista pseudotuberalis* formada mayormente por el cuadrado. Proceso postorbital del lateroesfenoides ántero-

posteriormente estrecho\*\*. Cresta cotilar y cresta tensor del lateroesfenoides parcialmente fusionadas\*\*. Sutura entre lateroesfenoides y cuadrado, dispuesta verticalmente\*\*. Cuadrado fenestrado con al menos tres aberturas. Cuello del cóndilo occipital muy corto\*\*. Cóndilos del cuadrado muy por debajo del nivel de la hilera alveolar superior y del cóndilo occipital.

### 3.1.2.2a. Osteología

**Morfología general del neurocráneo.** El neurocráneo de *Comahuesuchus* es bastante amplio látero-medialmente (Figs. 3.28 y 3.29). La superficie dorsal se encuentra ornamentada por pequeños surcos vermiformes separados por crestas (Fig. 3.30). Esta superficie se continúa con la superficie dorsal del hocico a través de un puente interorbital dorsalmente cóncavo (Figs. 3.28A y 3.30). Para medidas neurocraneanas de este taxón, ver Tabla 3.2.

En ningún espécimen se ha preservado la **fenestra infratemporal**. La **órbita** es considerablemente amplia, de contorno oval con el eje mayor paralelo al plano sagital, y dirigida dorso-lateralmente aunque visible en gran medida en vista dorsal. Cada órbita está delimitada por el frontal, prefrontal, lagrimal, yugal y postorbital (Figs. 3.28A, 3.29A y 3.30).

La **tabla craneana** está formada por el frontal (anteriormente), postorbital (ántero-lateralmente), escamoso (póstero-lateralmente), parietal (medialmente), y complejo supraoccipital-epióticos (póstero-medialmente) (Fig. 3.30). Es de contorno rectangular, muy amplia látero-medialmente (ancho inferido mayor al ancho de la base del hocico), pero corta ántero-posteriormente (menos de la mitad del ancho inferido y de longitud ántero-posterior similar a la región pre-orbitaria), y ornamentada por surcos y crestas vermiformes. El ancho látero-medial de la tabla craneana es bastante mayor al ancho de la base del hocico.

La **fenestra supratemporal** es de contorno circular, ocupa gran parte de la tabla craneana, y delimitada por el postorbital (ántero-lateralmente), el escamoso (pósterolateralmente), y el parietal (medialmente). La **fenestra supratemporal externa** es muy amplia, ocupando en gran medida el largo ántero-posterior de la tabla craneana. A través de la fenestra supratemporal externa, se observa la pared posterior de la **fosa supratemporal**, la cual forma una plataforma que ocupa la mitad posterior de la abertura. Esta plataforma es relativamente plana y dirigida dorsalmente (horizontal) (Figs. 3.28A, 3.30). El ancho látero-medial de la fosa supratemporal es el dos veces su largo ántero-posterior. Dentro de esta plataforma y posterior, se encuentra el pequeño y estrecho **foramen témporo-orbital**, el cual se ubica entre el escamoso y parietal. La **fenestra supratemporal interna** es de menor tamaño y ocupa la mitad anterior del piso de la fosa supratemporal. El margen anterior de la fenestra supratemporal se ubica por detrás del nivel de la sutura fronto-parietal.

La **tabla occipital** está parcialmente preservada en los especímenes disponibles (Figs. 3.29B y 3.31), siendo el holotipo (MUCPv-202) el que preserva una mayor proporción de esta región (Fig. 3.29B). Al igual que otros notosúquios (ej., Pol et al., 2014; Barrios et al., 2018), la tabla occipital de *Comahuesuchus* está dividida en dos superficies por una cresta horizontal, una superficie dorsal (levemente cóncava) orientada pósterodorsalmente y una superficie ventral (marcadamente cóncava) dirigida pósteroventralmente. La cresta horizontal se dispone por encima del foramen magnum y entre los procesos paraoccipitales. El margen ventro-lateral de la tabla occipital está formado por el cuadrado.

El **foramen magnum** es de contorno oval, con el eje mayor perpendicular al plano sagital, y delimitado en gran medida por los complejos exoccipital-opistótico. El **cóndilo occipital**, es semicircular y está formado por el basioccipital y los exoccipitales del complejo exoccipital-opistótico en igual proporción (50%). La superficie posterior del

cóndilo occipital presenta una leve y pequeña depresión circular de posición central. En vista dorsal, el cóndilo occipital no es visible, está inclinado póstero-ventralmente siguiendo la inclinación de la superficie ventral de la tabla occipital, y es más pequeño respecto al ancho del foramen magnum. El cuello del cóndilo occipital es corto ántero-posteriormente. Al igual que *Notosuchus*, la **fenestras post-temporal** está obliterada entre el complejo supraoccipital-epióticos, complejo exoccipital-opistótico y escamoso, a nivel del borde posterior de la tabla craneana (Fig. 3.31).

No es posible determinar la amplitud del receso ótico y de la fosa pterigoidea. En el espécimen MUCPv-202, se preservó la porción posterior del **receso ótico**, la cual es amplia dorso-ventralmente y se extiende posteriormente hasta el extremo del proceso póstero-lateral del escamoso (Fig. 3.29A). La **fosa pterigoidea**, considerando la extensión anterior del ectopterigoides en el espécimen MOZ-Pv 6131, tendría amplia exposición ventral (Fig. 3.27B).

**Huesos palpebrales.** En ningún espécimen disponible se han preservados huesos palpebrales. Sin embargo, el prefrontal presenta una faceta de articulación para un gran palpebral anterior (Fig. 3.30).

**Frontal.** En MOZ-Pv 6131 y MUCPv-202, el frontal se ha preservado en gran medida (Figs. 3.28A y 3.30). El frontal contacta con el nasal (anteriormente), prefrontal (lateralmente), postorbital (póstero-lateralmente), parietal (posteriormente), y con el lateroesfenoides (póstero-ventralmente). Su superficie dorsal esta ornamentada por pequeño surcos y crestas vermiformes, y una modesta cresta sagital. Posteriormente y a nivel de la sutura con el parietal, *Comahuesuchus* presenta dos rugosas pero cortas crestas longitudinales paralelas; estas crestas se extienden brevemente entre el frontal y el parietal.

La superficie dorsal de la placa interorbital presenta una cresta sagital dispuesta en la mitad posterior del frontal, mucho más evidente y marcada en el espécimen MOZ-Pv 6131 (Fig. 3.30). Ésta región interorbital es relativamente estrecha látero-medialmente, y presenta el borde orbital bien pronunciado a modo de una cresta alta, principalmente en la porción posterior de las órbitas. Esta morfología de la placa interorbital confiere a su superficie dorsal una concavidad a modo de surco longitudinal que se extiende anteriormente hasta el nivel del margen anterior de la órbita. En la superficie ventral del frontal la *crista cranii* es bien marcada, principalmente en la mitad anterior, formando una superficie cóncava para el bulbos y tractos olfatorios; también presenta una leve convexidad entre ambas *crista cranii* en la mitad posterior (Figs. 3.32 y 3.33). El frontal no forma parte del margen de la fenestra supratemporal (Fig. 3.30).

**Parietal.** En MOZ-Pv 6131 el parietal está completo, no obstante en MUCPv-202 falta la porción posterior izquierda (Figs. 3.28A y 3.30). Este elemento contacta con el frontal (anteriormente), postorbital (antero-lateralmente), escamoso (látero-posteriormente), complejo supraoccipital-epióticos (posteriormente), y lateroesfenoides y cuadrado (látero-ventralmente). Forma el margen medial del foramen tèmpero-orbital.

La placa interfenestral presenta una superficie dorsal elevada por encima del nivel del frontal, y es muy ornamentada con surcos y crestas irregulares (Fig. 3.29A). Esta placa también presenta crestas laterales bien marcadas que forman el margen medial de la fenestra supratemporal externa (Fig. 3.30). La placa interfenestral es ancha látero-medialmente, aproximadamente el 50% del ancho de la fenestra supratemporal externa. Lateralmente y dentro de la fosa supratemporal, cada *crista cranii parietalis* (pares) está muy desarrollada, siendo muy amplia látero-medialmente, lisa, y formando gran parte de la plataforma que constituye la pared posterior de la fosa supratemporal. Cada *crista cranii* está dispuesta

principalmente de modo horizontal (Fig. 3.28A).

Entre el margen medial de la fenestra supratemporal externa y la plataforma de la fosa supratemporal, se forma un surco bien marcado de recorrido semicircular desde el foramen t mporo-orbital (Figs. 3.28 y 3.30). Este surco bien marcado, dispuesto sobre la plataforma y visible dorsalmente, es una impresi n dejada por la vena t mporo-orbital (*sensu* Porter et al., 2016).

Como se mencion  anteriormente, *Comahuesuchus* presenta dos breves crestas rugosas longitudinales y paralelas a nivel del contacto frontal-parietal (Fig. 3.30).

**Postorbital.** Se preserva muy fragmentariamente en ambos espec menes (Figs. 3.28A, 3.29A y 3.30). El postorbital contacta con el frontal y el parietal (medialmente), y con el lateroesfenoides (ventralmente). A juzgar por las proporciones de la tabla craneana y del ancho de la fenestra supratemporal externa, el postorbital ser a un elemento muy estrecho en forma de “C”.

**Escamoso.** En MOZ-Pv 6131, se ha preservado fragmentariamente la porci n posterior de ambos escamosos, del lado derecho en mayor medida (Fig. 3.30). En MUCPv-202, se ha preservado casi completo el escamoso derecho, aunque falta una peque a parte de su rama anterior (Figs. 3.28A y 3.29). Se preserv  el contacto sutural del escamoso con el parietal (medialmente), complejo supraoccipital-epi ticos (p stero-medialmente), complejo exoccipital-opist tico (posteriormente), y cuadrado (ventralmente).

En vista dorsal, el escamoso forma gran parte del margen lateral y posterior de la fenestra supratemporal externa. La l mina descendente anterior del escamoso, que contribuye en gran manera de la plataforma de la fosa supratemporal, es amplia transversalmente, lisa y dispuesta de modo horizontal (Figs. 3.28A y 3.30). Dentro de la

amplia fosa supratemporal, y sobre la plataforma, el contacto con el parietal es amplio. Sobre el borde posterior de la tabla craneana, la sutura del escamoso con el complejo supraoccipital-epióticos es estrecha ántero-posteriormente (Fig. 3.30). La superficie dorsal del escamoso presenta una marcada inclinación ventral póstero-lateralmente, y a nivel de la tabla craneana, está ornamentada por crestas y surcos vermiformes. A nivel del margen posterior de la fenestra supratemporal externa, entre la sutura parietal-escamoso, el foramen tímpano-orbital (de contorno oval) está delimitado principalmente por el escamoso.

El proceso póstero-lateral del escamoso es amplio látero-medialmente, principalmente en su parte proximal, y ántero-posteriormente corto (Figs. 3.28A y 3.29). Este proceso forma una lámina amplia marcadamente inclinada ventralmente, la cual cubre en gran medida al receso ótico (Fig. 3.29A). Esta inclinación del proceso póstero-lateral forma un ángulo de  $34^\circ$  aproximadamente con respecto al plano horizontal de la tabla craneana. La superficie dorsal del proceso póstero-lateral del escamoso es mayormente lisa, con un par de crestas superficiales en la porción lateral. Ventralmente, el extremo distal del proceso póstero-lateral se apoya sobre la cresta posterior del cuadrado, y no presenta una lámina ventral en la pared posterior del receso ótico.

**Complejo supraoccipital-epióticos.** Este complejo está preservado de manera completa en MOZ-Pv 6131, y parcialmente en MUCPv-202 (Figs. 3.28A, 3.29B, 3.30 y 3.31). El complejo supraoccipital-epióticos contacta con el parietal (anteriormente), escamoso (lateralmente), y complejo exoccipital-opistótico (látero-ventralmente). Los procesos postoccipitales no están muy desarrollados ni proyectados posteriormente.

En vista posterior, el complejo supraoccipital-epióticos presenta una superficie triangular lisa con una delgada cresta sagital (Fig. 3.31). Esta cresta es más marcada y se proyecta posteriormente en su mitad ventral. Dorsalmente, el complejo supraoccipital-

epióticos forma parte del sector medio posterior de la tabla craneana, mediante una proyección de contorno semicircular y ántero-posteriormente corta; esta exposición dorsal del complejo ocupa una superficie más ancha que la sugerida previamente (ej., Martinelli, 2003; Figs. 3.29 y 3.30). Esta superficie dorsal del complejo supraoccipital-epióticos esta levemente ornamentada por pequeñas rugosidades. En esta superficie, el contacto con el parietal es a través de una amplia sutura transversa interdigitada.

La porción del complejo formada por los epióticos se observa ventralmente en el espécimen MOZ-Pv 6131 por fractura de la caja craneana, más completa del lado izquierdo (Fig. 3.33). En *Comahuesuchus*, el epiótico forma el tercio superior de la cápsula ótica osificada, y en ambos lados están separados uno del otro en la línea media. A juzgar por la altura dorso-ventral del complejo supraoccipital-epióticos, el divertículo intertimpánico (*sensu* Dufeu y Witmer, 2015) ocuparía un gran espacio entre superficie dorsal (externa) y el techo de la cavidad endocraneana.

**Complejo exoccipital-opistótico.** En MUCPv-202 el complejo exoccipital-opistótico está preservado en gran medida (Fig. 3.29B). En MOZ-Pv 6131, solo se preservó fragmentariamente la porción exoccipital en su contacto con el complejo supraoccipital-epióticos, formando parte del margen dorsal del foramen magnum (Fig. 3.31). El complejo exoccipital-opistótico contacta con el complejo supraoccipital-epióticos (dorso-medialmente), escamoso (dorso-lateralmente), cuadrado (lateral y látero-ventralmente), y basioccipital (ventro-medialmente). Delimita en gran medida el foramen magnum, y participa en un 50% aproximadamente en la formación del cóndilo occipital; ambos exoccipitales se encuentran muy próximos en la línea media sobre el cóndilo occipital, al punto de tocarse entre sí excluyendo casi totalmente al basioccipital del borde ventral del foramen magnum (Fig. 3.29B).

Una cresta horizontal divide al complejo exoccipital-opistótico en una superficie dorsal y una ventral (Fig. 3.29B). La superficie dorsal es levemente cóncava, mientras que la superficie ventral marcadamente cóncava y más amplia. En la superficie ventral, y lateral al foramen magnum del espécimen MUCPv-202, se reconocen los forámenes para las ramas XII<sub>1</sub> y XII<sub>2</sub> del nervio craneano hipogloso (Fig. 3.34). Estos forámenes tienen una disposición vertical, la rama XII<sub>2</sub> está por encima de la rama XII<sub>1</sub>. Látero-ventral a estos forámenes, se observa parcialmente el foramen metótico y el foramen carotideo posterior, de los cuales solo se preserva su margen medial, estando ambos muy próximos entre sí en una leve depresión (Fig. 3.34). De este modo, el foramen carotideo posterior tiene posición dorsal con respecto a la rama ventral del complejo exoccipital-opistótico, como ocurre en *Notosuchus* y otros notosúquios (ej., Pol et al. 2014, Barrios et al. 2018).

El proceso paraoccipital del complejo exoccipital-opistótico es alto dorso-ventralmente pero muy corto lateralmente (no alcanza el extremo distal del proceso pósterolateral del escamoso), y con extremo distal convexo como en *Notosuchus* (Fig. 3.34). Ventral al foramen cráneo-cuadrado (el cual es pequeño y de contorno oval), la *crista tuberalis* es dorso-ventralmente alta y lateralmente amplia, posteriormente sobrepasa el nivel del proceso paraoccipital. El complejo exoccipital-opistótico no alcanza el margen ventral de la tabla occipital, el cual está formado por la *crista pseudotuberalis* del cuadrado (Figs. 3.29B y 3.34).

Dentro de la cavidad endocraneana, expuesta por fractura en el espécimen MOZ-Pv 6131, se observa parte de la porción opistótica del complejo formando el tercio posterior de la cápsula ótica osificada (Fig. 3.33). Por debajo y detrás de esta cápsula, el complejo exoccipital-opistótico presenta un pequeño foramen neurovascular dentro un surco, el cual correspondería a parte de la fisura metótica.

**Basioccipital.** Este elemento está preservado parcialmente en el holotipo (MUCPv-202) que carece de la porción lateral izquierda y ventral de la tuberosidad basal (Fig. 3.29B). El basioccipital de *Comahuesuchus* contacta con el complejo exoccipital-opistótico (látero-dorsalmente), cuadrado (ventro-lateralmente), y basiesfenoides (anteriormente).

La participación del basioccipital en el margen ventral del foramen magnum está prácticamente reducida a un punto en la línea media (Fig. 3.29B). El basioccipital participa en un 50% en la formación del cóndilo occipital. Por debajo del cóndilo occipital presenta una pequeña depresión circular bien marcada alojando al pequeño foramen subcondilar (Fig. 3.34).

La placa basioccipital se expande ventro-lateralmente, de modo que el contacto sutural con el complejo exoccipital-opistótico es amplio y está orientado oblicuamente. Aparentemente, a juzgar por un pequeño fragmento del lado derecho de la placa basioccipital, la tuberosidad basal es poco desarrollada (Fig. 3.34).

**Lateroesfenoides.** En el holotipo (MUCPv-202) se ha preservado en gran medida el lateroesfenoides derecho (Figs. 3.29A y 3.35). Este elemento contacta con el frontal, postorbital y parietal (dorsalmente), y cuadrado (posteriormente). El lateroesfenoides de *Comahuesuchus* es relativamente estrecho látero-medialmente, con una sutil concavidad en su superficie externa anterior.

El proceso postorbitario del lateroesfenoides es estrecho ántero-posteriormente, al igual que el proceso capitado, el cual dorsalmente tiene contorno triangular (Fig. 3.28A). El proceso postorbitario es bien desarrollado lateralmente. La cresta cotilar es marcada y orientada póstero-ventralmente desde el proceso capitado hasta la sutura lateroesfenoides-cuadrado (Fig. 3.35). Parte de la cresta tensor (*sensu* Holliday y Witmer, 2009) se ha preservado por delante de la cresta cotilar; no es posible determinar la extensión ventral de

esta cresta debido a la preservación fragmentaria de esta región. La cresta cotilar y la cresta tensor se fusionan en el proceso postorbital del lateroesfenoides.

El contacto sutural lateroesfenoides-cuadrado es interdigitado, con recorrido sigmoidal y está dispuesto principalmente de modo vertical dentro la fosa temporal. Se ha preservado parcialmente el margen dorsal de la fosa del trigémino del lado derecho. Esta fosa es de pequeño tamaño, y dorsalmente en el contacto lateroesfenoides-cuadrado no presenta un puente caudal del lateroesfenoides ni surco para la rama supraorbitaria del nervio craneano trigémino ( $V_{so}$ ) (Fig. 3.35).

**Proótico.** En el espécimen MOZ-Pv 6131, el techo y parte de las paredes laterales de la cavidad endocraneana están expuestos parcialmente por fractura, y la cápsula ótica osificada del lado izquierdo se preserva en gran medida. En éste espécimen, el proótico ha preservado fragmentariamente y forma el tercio anterior de la cápsula ótica (Fig. 3.33).

**Basiesfenoides.** En el holotipo (MUCPv-202) solo se ha preservado la esquina de la superficie ventral del basiesfenoides del lado derecho, la cual está en contacto con el cuadrado (anteriormente) y el basioccipital (posteriormente) (Figs. 3.28B, 3.29B y 3.34). El basiesfenoides forma una leve cresta a nivel de la sutura con el basioccipital, la cual se extiende dorso-lateralmente y se continúa con la *crista tuberalis*. No se han preservado el margen de los forámenes de Eustaquio medio y laterales.

**Cuadrado.** En el holotipo (MUCPv-202) se ha preservado parcialmente el cuadrado del lado derecho (Figs. 3.28 y 3.29). Este elemento es amplio látero-medialmente, relativamente robusto y corto ántero-posteriormente. Se ha preservado el contacto sutural del cuadrado con el complejo exoccipital-opistótico (pósteromedialmente), basioccipital y

basiesfenoides (ventro-medialmente), escamoso (dorsalmente), y lateroesfenoides y proótico (ántero-medialmente). Lateralmente, se ha preservado la superficie rugosa para el contacto sutural con el cuadradoyugal (Fig. 3.29A).

El cuadrado delimita dorso-lateralmente el sector posterior de la fosa temporal como en *Notosuchus* y otros cocodriliformes. Dentro de esta fosa, la sutura con el lateroesfenoides es amplia, interdigitada, y está dispuesta verticalmente desde la plataforma de la fosa supratemporal hasta el margen dorsal de la fosa del trigémino; el cuadrado delimita posteriormente esta última fosa (Fig. 3.35). Dentro del receso ótico, la abertura ótica es amplia, redondeada y ubicada muy por debajo del techo craneano (Figs. 3.29A y 3.36). Solo se preserva la incisura ótica del lado derecho, que describe una cresta semicircular. Dentro de la fosa periótica (que es superficial y está preservada parcialmente) se reconocen tres aberturas pequeñas, una de posición dorsal y que corresponde al foramen sifoneal, y dos de posición ventral como fenestras adicionales del cuadrado (Fig. 3.36). De esta manera, el cuadrado de *Comahuesuchus* está fenestrado con al menos tres fenestras, una característica no descrita previamente.

La rama ventral del cuadrado es corta dorso-ventralmente, y ancha látero-medialmente (Fig. 3.29). En vista lateral, la rama ventral está orientada verticalmente, mientras que en vista posterior presenta una leve inclinación látero-ventral. La cresta posterior sobre el proceso triangular del cuadrado es marcada, desde el extremo distal del proceso póstero-lateral del escamoso hasta el cóndilo medial del cuadrado. Medial a esta cresta se observa un gran foramen aërum ubicado dentro un surco (Fig. 3.34).

El cuadrado forma el margen ventro-lateral de la tabla occipital, formando una *cresta pseudotuberalis* (Figs. 3.29B y 3.34). Esta *cresta* es robusta, ántero-posteriormente convexa y también forma el margen dorsal de la fosa pterigoidea. Ántero-medial a la *cresta pseudotuberalis* y oblicuamente a ésta, el cuadrado presenta una corta cresta que

correspondería a la cresta B de Iordansky (1964). Los cóndilos de la rama ventral del cuadrado son asimétricos, el lateral un poco más grande y redondeado que el medial, y separados por un surco intercondilar. La superficie articular de estos cóndilos se extienden ventralmente muy por debajo del nivel de la hilera alveolar y del cóndilo occipital (Fig. 3.29).

### 3.1.2.2b. Endocráneo

**Encéfalo y nervios craneanos.** El espécimen holotipo MUCPv-202 de *Comahuesuchus brachybuccalis* fue escaneado en un tomógrafo médico pero no fue posible la reconstrucción digital de la cavidad endocraneana porque no hubo suficiente contraste de densidad, sumado a que el espécimen es de muy pequeño tamaño para este tipo de tomógrafo. Esto tampoco no permitió hacer una reconstrucción de los nervios craneanos. No obstante, afortunadamente, el espécimen MOZ-Pv 6131 presenta la cavidad endocraneana expuesta ventralmente (Figs. 3.32 y 3.33), la cual fue descrita (en parte) en la sección anterior con la descripción de los huesos del neurocráneo, sin embargo aquí se hacen algunos comentarios adicionales.

Los bulbos olfatorios están bien desarrollados, son relativamente amplios látero-medialmente y dorso-ventralmente (Fig. 3.32). Estos bulbos están separados por un surco en la línea media. El tracto olfatorio es elongado ántero-posteriormente, estrecho dorso-ventralmente en su porción posterior, y con una leve inclinación ventral. El tracto y los bulbos olfatorios representan aproximadamente la mitad de la longitud ántero-posterior del encéfalo.

La región de los hemisferios cerebrales es amplia látero-medialmente (Fig. 3.33). La región del encéfalo medio y posterior es elongada ántero-posteriormente, con ángulo poco marcado entre esas dos regiones, siendo el encéfalo sub-horizontal. Las regiones de los

hemisferios cerebrales y encéfalo posterior están ampliamente separadas por una leve depresión longitudinal medial, determinada por el seno venoso longitudinal dorsal.

A juzgar por el tamaño y disposición de los forámenes para los nervios craneanos preservados, el ganglio del nervio craneano trigémino (V) es relativamente pequeño (como en *Notosuchus*; Fig. 3.35), los nervios craneanos IX – XI tienen una salida común, y las ramas del nervio craneano hipogloso (XII<sub>1</sub> y XII<sub>2</sub>) están separadas, con posición medial al conjunto IX – XI (Fig. 3.34).

**Oído interno.** En el espécimen MOZ-Pv 6131 la cápsula ótica del lado izquierdo está preservada completamente, demostrando que está osificada. El espacio entre ésta cápsula ótica del lado izquierdo y el proótico fragmentario del lado derecho indicaría que ambas cápsulas óticas están ampliamente separadas en la línea media por un seno venoso longitudinal dorsal desarrollado látero-medialmente (Fig. 3.33).

**Arteria carótida cerebral.** Solo se preservó el foramen carotideo posterior, tiene posición ventro-medial al conjunto de nervios craneanos IX – XI, ambas aberturas de diámetro similar, y una posición dorsal a la rama ventral del complejo exoccipital-opistótico (Fig. 3.34).

**Comentarios.** Hasta el momento, *C. brachybuccalis* está representado por cuatro especímenes que incluyen cráneo y mandíbula, parcialmente preservados: el holotipo (MUCPv-202) y los ejemplares referidos (MACN-PV-N-30, MACN.-PV-N-31 y MOZ-Pv 6131). El espécimen holotipo MUCPv-202 preserva un cráneo parcialmente completo, con mitad anterior de ambas mandíbulas en articulación, gran parte del neurocráneo, y la región ótico-articular derecha. El espécimen MUCPv-202 es de menor tamaño, quizás juvenil

(Martinelli, 2003), respecto a los especímenes referidos (MACN-PV-N-30, MACN-PV-N-31 y MOZ-Pv 6131) (Tabla 2.1). Los especímenes MACN-PV-N-30 y MACN-Pv-N-31 solo preservan el rostro y parte anterior de la mandíbula, por lo que no fueron incluidos en la descripción del neurocráneo. El espécimen MOZ-Pv 6131 preserva un cráneo parcialmente completo, que incluye la parte anterior de la mandíbula, gran parte del paladar, tabla craneana parcial, y parte dorsal de la norma occipital.

Aquí se presenta una descripción detallada de la anatomía neurocraneana, con características novedosas no mencionadas en descripciones previas (ej., identificación y ubicación de forámenes neurovasculares, pared lateral del neurocráneo, cuadrado fenestrado, cavidad endocraneana). Lamentablemente, el basicráneo está pobremente preservado en los especímenes disponibles, y solo nuevos hallazgos de ejemplares más completos ayudarán a un mejor conocimiento de la anatomía craneana, y post-craneana de *Comahuesuchus*. También se revisó la diagnosis, la cual fue enmendada, considerándose a *Comahuesuchus brachybuccalis* como un taxón válido de Notosuchia, bizarro.

---

URUGUAYSUCHIDAE Gasparini, 1971 (*sensu* Soto et al., 2011)

*Araripesuchus* Price, 1959 (*sensu* Sereno y Larsson, 2009)

**3.1.2.3. *Araripesuchus patagonicus*** Ortega, Gasparini, Buscalioni y Calvo, 2000

**Holotipo.** MUCPv-269, mitad anterior de un esqueleto articulado con cráneo y mandíbula que carecen de la porción anterior del hocico (Fig. 3.37). El espécimen también preserva la hilera dorsal pre-caudal de osteodermos pareados (Fig. 3.38).

**Material referido.** MUCPv-267, mitad anterior de un esqueleto articulado con cráneo y mandíbulas articuladas casi completos (Fig. 3.40). MUCPv-268, elementos postcraneano articulados. MUCPv-268b, porción distal de tibia y fibula. MUCPv-270, porción distal de un fémur izquierdo en articulación con la tibia y fibula. MUCPv-283, porción anterior de un hocico aislado que comprende premaxilares, parte de maxilares, nasales y dentarios parcialmente articulados (Fig. 3.38). En la colección Museo de la Universidad Nacional del Comahue (Proyecto Dino, Lago Los Barreales), hay varios bloques con esqueletos parciales sin preparar. Todos estos especímenes (publicados e inéditos) fueron encontrados en asociación con el ejemplar holotipo (MUCPv-269; Calvo, 1999; Ortega et al., 2000).

**Procedencia geográfica y cronoestratigráfica.** Todos los especímenes mencionados arriba (MUCPv-267, 268, 268b, 269, 270, 283), proceden de un mismo afloramiento localizado a unos 5 km al sudoeste de Villa El Chocón, Embalse Ezequiel Ramos Mexia, provincia del Neuquén, Argentina (Fig. 2.1). Formación Candeleros, Subgrupo Río Limay, Grupo Neuquén. Edad Cenomaniano temprano (100 - 95 Ma.) (Fig. 2.3).

**Diagnosis enmendada.** (modificada considerando Ortega et al., 2000; Sereno y Larsson,

2009; Turner, 2006; Turner y Sertich, 2010; \*autapomorfia, \*\*nueva autapomorfia). Ancho transverso del parietal es un tercio del ancho posterior de la tabla craneana\*. Hocico de sección transversa trapezoidal anterior a la órbita, en el cual el lagrimal está dividido en una superficie lateral y dorsal. Superficie externa premaxilar lisa con ornamentación limitada al proceso póstero-dorsal. Presencia de uno o más forámenes neurovasculares que abren ántero-lateral o ántero-ventral posterior a la fosa perinarial. Dientes premaxilares 1 – 4 alineados en una hilera recta. Margen alveolar post-caniniforme arqueado dorsalmente. Emarginación bucal lisa sobre el margen alveolar lateral del maxilar y dentario, adyacente a los dientes post-caniniformes. Dientes maxilares y dentarios posteriores no comprimidos lateralmente. Superficie ventral del septo coanal con surco agudo. Dientes premaxilares posteriores de tamaño similar a los dientes anteriores. Margen lateral del nasal lateralmente cóncavo posterior a la narina externa. Dentario sin proceso póstero-ventral extendiéndose debajo de la fenestra mandibular externa. Proceso anterior del postorbital, liso. Cóndilos del cuadrado con surco intercondilar pobremente desarrollado. Superficie dorsal de la sínfisis mandibular marcadamente cóncava y transversalmente estrecha, a modo de canal. Porción yugal de la barra postorbitaria a nivel con la superficie lateral del yugal. Septo coanal a modo de barra en forma de “T” expandida ventralmente. Septo coanal agudo anteriormente. Coana con márgenes laterales paralelos. Yugal en forma de barra por debajo de la fenestra infratemporal. Estrecha barra postorbitaria entre la órbita y la fenestra supratemporal. Cóndilos del cuadrado a nivel de la hilera alveolar superior, y por debajo del nivel del cóndilo occipital. Fenestra post-temporal obliterada. Narina externa elíptica, elongada ántero-posteriormente y baja dorso-ventralmente\*\*. Extremo anterior del hocico elongado y puntiagudo\*\*. Contacto fronto-nasal amplio látero-medialmente, ligeramente menor al ancho de la placa interorbital. *Crista cranii frontalis* reducida dorso-ventralmente\*\*. Canal olfatorio ligeramente cóncavo anterior y posteriormente, con porción central sutilmente

convexa\*\*. Superficie dorsal del frontal sin cresta media\*\*. Escamoso formando parte de la faceta palpebral del postorbital, lateralmente\*\*. Receso ótico techado completamente por el escamoso\*\*. Complejo supraoccipital-epióticos con cresta nugal a modo de amplia convexidad\*\*. Relativamente amplia exposición ventral del basiesfenoides, transversal y antero-posteriormente\*\*. Rama ventral del cuadrado extremadamente baja dorso-ventralmente. Cuadrado expuesto ampliamente en dirección ántero-posterior en la pared del neurocráneo\*\*.

### 3.1.2.3a. Osteología

**Morfología general del neurocráneo.** La descripción del neurocráneo de *Araripesuchus patagonicus* está basada en los ejemplares MUCPv-267 y 269, siendo el último de menor tamaño (Figs. 3.37, 3.39, 3.40 y 3.41; ver Tabla 3.2). En ambos casos el neurocráneo está completo pero no del todo expuesto, la pared lateral no está preparada, y el basicráneo en MUCPv-269 no está expuesto. Debido a esto se utilizará la información anatómica obtenida de Tomografías Computadas (realizadas en el marco de esta Tesis Doctoral, ver Materiales y Métodos, Capítulo II), para la interpretación y descripción de la pared lateral del neurocráneo, como así también de las cavidades endocraneanas.

La ornamentación de la superficie dorsal del neurocráneo consiste de pequeños pocitos circulares y poligonales, separados por crestas irregulares (Fig. 3.40A). Esta ornamentación es más marcada en el techo craneano (frontal y parietal). El neurocráneo es relativamente amplio látero-medialmente, pero bajo dorso-ventralmente (Figs. 3.40 y 3.41). El basicráneo está marcadamente inclinado y dirigido hacia delante.

La **fenestra infratemporal** es de contorno triangular con un ápice orientado posteriormente, y está orientada dorso-lateralmente (Figs. 3.40A y 3.41A). Cada fenestra está delimitada por el postorbital (ántero-dorsalmente), yugal (anterior y ventralmente), y

cuadradoyugal (posteriormente). En el espécimen MUCPv-269 la fenestra infratemporal es relativamente más elongada (Fig. 3.39). En ninguno de los especímenes se observa una espina cuadradoyugal como la observada en *Notosuchus* en el margen posterior de la fenestra (MPCA-PV 528; Fig. 3.6D).

La **órbita** es extremadamente grande (proporcionalmente un poco más en MUCPv-267), de contorno oval con eje ántero-posterior mayor (Figs. 3.40A, 3.41A). El tamaño de la órbita es mayor al tamaño de las fenestras temporales (supratemporal e infratemporal). Cada órbita está dirigida dorso-lateralmente, y está delimitada por el frontal (medialmente), prefrontal (ántero-medialmente), lagrimal (anteriormente), yugal (ventral y póstero-ventralmente), y postorbital (posteriormente). Dorsalmente cada orbita está cubierta parcialmente por huesos palpebrales (Fig. 3.41A).

La **tabla craneana** está formada por el frontal (anteriormente), postorbital (ántero-lateralmente), escamoso (póstero-lateralmente), parietal (medialmente), y complejo supraoccipital-epióticos (póstero-medialmente) (Fig. 3.40A). Es de contorno rectangular, de ancho látero-medial mayor que su longitud ántero-posterior. Los márgenes laterales de la tabla craneana están levemente inclinado ántero-medialmente, y su margen posterior es levemente cóncava. El ancho de la tabla craneana es levemente mayor al ancho de la base del hocico.

La **fenestra supratemporal externa** es relativamente amplia, de contorno oval con el eje ántero-posterior mayor, de mayor tamaño que la fenestra infratemporal, y paralela al plano sagital (Fig. 3.40A). Está delimitada por el frontal (ántero-medialmente), postorbital (anterior y ántero-lateralmente), escamoso (póstero-lateralmente), parietal (medialmente). La cresta que forma el margen lateral de la fenestra, es poco marcada. La **fenestra supratemporal interna** es de menor tamaño (ocupa menos de la mitad de la longitud de la externa), es de contorno oval, pero a diferencia de la fenestra supratemporal externa, está

orientada oblicuamente con respecto al plano sagital. Está delimitada por el frontal (ántero-medialmente), postorbital (anteriormente), escamoso (lateralmente), parietal (posterior y medialmente), cuadrado y lateroesfenoides (medialmente).

La **fosa supratemporal** es amplia tanto látero-medial como ántero-posteriormente. A diferencia del espécimen MUCPv-267, en MUCPv-269 la concavidad de la fosa supratemporal y su inclinación anterior es poco marcada (Fig. 3.40A). En MUCPv-269, la pared posterior de la fosa supratemporal delimita una plataforma dirigida en gran medida dorsalmente y formada por el parietal y escamoso. En la pared posterior de la fosa supratemporal, el pequeño **foramen témporo-orbital** de contorno subcircular se ubica entre el contacto sutural parietal-escamoso. Este foramen está expuesto y dirigido dorsalmente. En el espécimen MUCPv-267, el foramen témporo-orbital se ubica en un incipiente receso.

La **tabla occipital**, expuesta mayormente en el espécimen MUCPv-269, es amplia látero-ventralmente y relativamente estrecha dorso-ventralmente (Fig. 3.41B). Esta superficie presenta una cresta horizontal bien definida, más afilada en MUCPv-269, con marcada inclinación ventral lateralmente. Esta cresta divide la tabla occipital en dos superficies, la superficie dorsal que es cóncava y dirigida póstero-dorsalmente, mientras que la superficie ventral también cóncava está dirigida póstero-ventralmente.

En el margen dorsal de la tabla occipital, la **fenestra post-temporal** está obliterada (Fig. 3.41B). En MUCPv-269, el **foramen magnum** es de gran tamaño (más del doble con respecto al tamaño del cóndilo occipital), ancho látero-medialmente, y de contorno suboval; en MUCPv-267 el foramen magnum está parcialmente expuesto pero es relativamente de menor tamaño. Esta abertura está delimitada por los exoccipitales del complejo exoccipital-opistótico (dorsal y lateralmente), y por el basioccipital (ventralmente).

En MUCPv-269, el **cóndilo occipital** es pequeño (aproximadamente el 50% del ancho del foramen magnum), subcircular, y formado en mayor medida por el basioccipital

(ventralmente) (Figs. 3.40B y 3.41B). Este cóndilo está dirigido póstero-ventralmente acompañando la inclinación de la superficie ventral de la tabla occipital. El cuello del cóndilo es muy corto ántero-posteriormente.

El **receso ótico** es amplio ántero-posteriormente, pero relativamente estrecho dorso-ventralmente (Figs. 3.39C, D y 3.41A). Se extiende anteriormente más allá del nivel de la barra postorbitaria, y posteriormente hasta el extremo del proceso póstero-lateral del escamoso. Particularmente, el escamoso excluye al postorbital en la formación del techo del receso ótico; en *Notosuchus* y otros cocodriliformes el escamoso y el postorbital forman el techo de éste receso (Figs. 3.41A y 3.42). La **fosa pterigoidea** es amplia, de contorno sub-triangular expuesta mayormente en vista ventral (Fig. 3.41B).

**Huesos Palpebrales.** La órbita de *A. patagonicus* está dorsalmente recubierta por dos huesos palpebrales. En ambos especímenes, el palpebral anterior está expuesto de manera parcial, con su extremo posterior cubierto por matriz sedimentaria, y desplazado de su posición natural al espacio dentro de la órbita. En el espécimen MUCPv-267, el palpebral posterior está expuesto pero desplazado dentro de la órbita del lado izquierdo (Fig. 3.42). No obstante, mediante Tomografía Computada del espécimen MUCPv-269 se reconstruyeron digitalmente ambos huesos palpebrales (Fig. 3.43).

El palpebral anterior es de mayor tamaño, con una morfología en “L” en vista dorsal (Fig. 3.43A). Éste palpebral presenta un extremo anterior relativamente amplio látero-medialmente, y un extremo posterior elongado y agudo. Su superficie dorsal es convexa y ornamentada por diminutos surcos y cresta longitudinales, lateralmente presenta diminutos pocitos, mientras que la superficie ventral es cóncava y lisa. El margen lateral del palpebral anterior es levemente convexo, y el margen medial es marcadamente cóncavo. A través de un proceso triangular ántero-medial, el palpebral anterior se apoya sobre la faceta palpebral

en el prefrontal y el lagrimal.

El palpebral posterior es de pequeño tamaño, de contorno triangular con ápice medial, de superficie dorsal ornamentada y levemente convexa, y de superficie ventral cóncava (Fig. 3.43B). El margen anterior y lateral de este palpebral es relativamente recto, mientras que el margen posterior es convexo. El palpebral posterior se apoya sobre la faceta palpebral del proceso anterior del postorbital.

**Frontal.** Este elemento es elongado ántero-posteriormente, de contorno rectangular en vista dorsal, y con extremo anterior particularmente ancho látero-medialmente (Fig. 3.40A). El frontal contacta con el nasal (anteriormente), prefrontal (ántero-lateralmente), postorbital (pósterio-lateralmente), parietal (posteriormente), y lateroesfenoides (pósterio-ventralmente). El contacto sutural con los nasales es interdigitado y dispuesto mayormente de manera transversa; lo mismo con el contacto sutural fronto-parietal.

En vista lateral (Fig. 3.41A), el frontal describe una convexidad ántero-posterior en la región orbital. Debido a ésta convexidad (más marcada en el espécimen MUCPv-267), la superficie dorsal del frontal está por encima del nivel de la superficie dorsal del hocico. El extremo posterior del frontal, a nivel de su contacto con el parietal, presenta dorsalmente una depresión medial la cual es más marcada en el espécimen MUCPv-269.

La superficie dorsal del frontal carece de una cresta sagital, y la ornamentación del está restringida a la placa interorbital y el extremo posterior (Fig. 3.40A). La placa interorbital es tan ancha como el ancho látero-medial de la fenestra supratemporal externa. Los márgenes laterales de la placa interorbital son relativamente paralelos, divergiendo posteriormente desde la mitad de la longitud de la órbita hasta el contacto con el postorbital. El reborde orbital del frontal es más marcado en el espécimen MUCPv-269. Posteriormente, el frontal constituye el margen ántero-medial de la fenestra supratemporal externa, y

contribuye en menor medida con la placa interfenestral del parietal.

En la superficie ventral (Fig. 3.44), la *crista cranii frontalis* es poco desarrollada. El canal olfatorio es cóncavo en toda su longitud ántero-posterior, sus márgenes laterales divergen anterior y posteriormente de manera tal que el canal se continua con una marcada concavidad para los bulbos olfatorios (anteriormente) y los hemisferios cerebrales (posteriormente). La porción meda del canal olfatorio es baja dorso-ventralmente (Fig. 3.45). La depresión para los bulbos olfatorios está dividida anteriormente por una leve cresta medial, la cual representa a la marca del septo internasal.

Internamente, el frontal presenta unos divertículos pequeños productos de la neumatización de éste hueso (Fig. 3.45).

**Parietal.** Es relativamente amplio, de contorno sub-rectangular en vista dorsal (Fig. 3.40A). No forma parte del margen posterior de la tabla craneana, debido a la prolongación dorsal del complejo supraoccipital-epióticos. El parietal contacta con el frontal (anteriormente), postorbital (ántero-lateralmente), lateroesfenoides y cuadrado (látero-ventralmente), escamoso (póstero-lateralmente), y complejo supraoccipital-epióticos (posteriormente).

La placa interfenestral no forma una cresta ni una barra sagital, es de superficie dorsal plana ornamentada y ancha látero-medialmente, un poco más estrecha que la placa interorbital, ocupando más del 50 % del ancho látero-medial de la fenestra supratemporal externa en la tabla craneana. La cresta que forma el margen medial de la fenestra supratemporal externa, no forma un reborde; un reborde medial es observado en *Notosuchus* y la mayoría de los cocodriliformes. Dentro de la fosa supratemporal, la *crista cranii parietalis* es cóncava lateralmente, sin surco para la vena tèmpero-orbital, y posteriormente delimita el foramen tèmpero-orbital (medialmente). El extremo posterior del parietal presenta un margen cóncavo para el contacto con el complejo supraoccipital-epióticos.

La mitad anterior del parietal es muy estrecha dorso-ventralmente, a modo de lámina. De modo que, internamente el divertículo parietal (el cual también es bajo dorso-ventralmente) está restringido en gran medida al extremo posterior (Fig. 3.46).

**Postorbital.** Es un elemento con una superficie dorsal muy delgada, su rama anterior es reducida ántero-posteriormente y forma una barra (Fig. 3.40A). Contacta con el frontal y parietal (ántero-medialmente), escamoso (posteriormente), yugal (ventralmente), y cuadradoyugal (póstero-ventralmente). La superficie dorsal es extremadamente reducida y escasamente ornamentada.

El contacto con el parietal, dentro de la fosa supratemporal, es reducido a un punto (Fig. 3.40A). La sutura frontal-postorbital está orientada ántero-posteriormente, paralelo al plano sagital. El postorbital está superpuesto al escamoso, y dorsalmente el contacto entre estos dos elementos es oblicuo dirigido hacia delante (Fig. 3.41A). Por esto último, la participación del postorbital al margen lateral de la tabla craneana es muy reducida (Fig. 3.42).

La esquina ántero-lateral del postorbital presenta un proceso anterior con una depresión triangular para el palpebral posterior (Figs. 3.40A y 3.42). Este proceso es extremadamente bajo dorso-ventral a modo de lámina, de contorno triangular con ápice hacia delante. La faceta del proceso anterior donde se apoya el palpebral es lisa. Ventral y lateral a la tabla craneana, la fosa para el receso ótico es bien profunda y se extiende por delante del nivel de la barra postorbitaria (Figs. 3.41A y 3.42).

El proceso descendente del postorbital es relativamente corto y de sección transversa oval, comprimido látero-medialmente. El contacto con el proceso ascendente del yugal es lateral (Fig. 3.42). El proceso póstero-ventral es reducido y con amplio contacto con el cuadradoyugal en la esquina dorsal de la fenestra infratemporal.

**Escamoso.** El escamoso es de morfología trirradiada ornamentada dorsalmente (Figs. 3.40A y 3.41). Contacta con el postorbital (anteriormente), parietal (medialmente), cuadrado (ventralmente), complejo exoccipital-opistótico (póstero-ventralmente), y complejo supraoccipital-epióticos (póstero-medialmente). Este último contacto sutural es muy reducido en el margen posterior de la tabla craneana.

La rama anterior del escamoso subyace al postorbital, y particularmente se extiende muy anteriormente formando la parte lateral del proceso anterior de ese elemento para el palpebral posterior (Fig. 3.42). Lateralmente, un sutil surco longitudinal indica el lugar de inserción de la musculatura para el opérculo ótico.

La lámina descendente y longitudinal del escamoso es cóncava y delimita el sector posterior de la fosa supratemporal (Fig. 3.40A). Esta concavidad es más marcada en el espécimen MUCPv-267. En esta región el escamoso delimita el foramen tèmpero-orbital, lateralmente. La superficie dorsal del escamoso, que forma la esquina póstero-lateral de la tabla craneana, está levemente inclinada lateralmente, y se continúa con el proceso póstero-lateral (Fig. 3.41B).

El proceso póstero-lateral del escamoso es elongado longitudinalmente y estrecho transversalmente, su extremo distal se extiende más atrás del nivel de la tabla occipital (Fig. 3.40A). Este proceso está inclinado ventralmente formando un ángulo aproximado con la tabla craneana de 35° en MUCPv-269 y de 45° en MUCPv-267. La ornamentación se extiende a lo largo del proceso póstero-lateral. Dentro del receso ótico y posteriormente, la lámina ventral del escamoso es cóncava lateramente por detrás de la abertura ótica (Fig. 3.42).

La lámina descendente posterior también es cóncava en su porción ventral (sobre el proceso paraoccipital), con una robusta cresta que indica el límite dorsal de esta depresión

(Fig. 3.41B). La superficie ventral longitudinal del escamoso es cóncava a modo de surco, techando el receso ótico (Fig. 3.41A).

**Complejo supraoccipital-epióticos.** Se extiende horizontalmente formando una pequeña parte del sector medio posterior de la tabla craneana, y excluyendo al parietal del borde posterior de esta tabla (Fig. 3.40A). El complejo supraoccipital-epióticos contacta con el parietal (anteriormente), escamoso (lateralmente), complejo exoccipital-opistótico (lateral y ventralmente) (Figs. 3.40A y 3.41B). La sutura con el parietal es interdigitada y principalmente transversa. En vista posterior, el complejo supraoccipital-epióticos tiene contorno triangular con el ápice ventral (Fig. 3.41B). Éste complejo es relativamente amplio transversalmente, ocupa aproximadamente un 50% de la superficie dorsal de la tabla occipital. A diferencia de *Notosuchus*, los procesos post-occipitales en *A. patagonicus* son poco desarrollados.

En la tabla occipital, dorsalmente presenta un reborde a modo de cresta transversal, la cual también forma el margen posterior de la tabla craneana (Fig. 3.41B). En la superficie occipital, la cresta media es particularmente robusta y ancha. Lateral a esta cresta, unas depresiones poco marcadas indican el lugar de inserción de musculatura cervical (*M. epistropheo-capitis*; Cleuren y De Vree, 2000). Esta cresta y depresiones están ausentes en el espécimen MUCPv-269.

Internamente, el divertículo intertimpánico está poco desarrollado ántero-posteriormente y dorso-ventralmente, y más desplazado posteriormente (Fig. 3.47). Este divertículo es continuo entre la cavidad timpánica de un lado y del otro.

**Complejo exoccipital-opistótico.** En vista posterior éste complejo es de contorno romboidal y alto dorso-ventralmente, extendido a lo alto de la tabla occipital (Figs. 3.41B y

3.48). Su superficie está marcadamente dividida por la cresta horizontal occipital como se mencionó antes.

El complejo exoccipital-opistótico contacta con el escamoso (dorso-lateralmente), cuadrado (anterior y lateralmente), complejo supraoccipital-epióticos (dorso-medialmente), basioccipital (ventro-medialmente), y basiesfenoides (ventralmente). La parte exoccipital del complejo delimita el foramen magnum dorsal y lateralmente, y contacta con su simétrico dorso-medialmente (Fig. 3.48). Particularmente, y a diferencia de lo observado en *Notosuchus* y *Comahuesuchus*, la sutura con el basiesfenoides es ancha látero-medialmente. El contacto sutural con el basioccipital está orientado principalmente ántero-posteriormente. Por debajo del foramen magnum forma parte del sector lateral cóndilo y del cuello occipital; este cuello es muy corto y más ancho que el cóndilo occipital.

En MUCPv-269, el proceso paraoccipital es angosto látero-medialmente y bajo dorso-ventralmente, mientras que en MUCPv-267 es más ancho látero-medialmente. El foramen cráneo-cuadrado es contorno oval y relativamente grande, se dispone entre el proceso paraoccipital y la *crista tuberalis* (Fig. 3.48). Esta *crista tuberalis* está completamente expuesta en la tabla occipital, y junto con el cuadrado forman una *crista pseudotuberalis* que constituye el margen véntro-lateral de la tabla occipital (Fig. 3.48).

Lateral al cóndilo occipital se distinguen cuatro forámenes de diferente tamaño (Fig. 3.48). Los dos forámenes pequeños de posición medial corresponden a las salidas de las ramas XII<sub>1</sub> y XII<sub>2</sub> del nervio craneano hipogloso. Lateral a estos se observa un foramen de contorno oval de mayor tamaño, el cual corresponde al foramen metótico (para los nervios craneanos IX, X, XI). Entre este último foramen y el foramen XII<sub>1</sub>, pero en posición ventral se observa el foramen carotideo posterior, el cual se encuentra dorsal a la rama ventral del complejo exoccipital-opistótico. De este modo, el foramen XII<sub>1</sub>, foramen metótico y foramen carotideo posterior se encuentran relativamente agrupados en un receso a modo de

suave depresión, ubicada lateralmente y a la altura del cóndilo occipital.

La rama ventral del complejo exoccipital-opistótico es amplia, de contorno triangular ahusándose ántero-ventralmente entre basioccipital y basiesfenoides (Fig. 3.48).

A ese nivel contribuye con la tuberosidad basal lateralmente.

Internamente, el divertículo otoccipital está desarrollado modestamente (Fig. 3.49).

**Basioccipital.** El basioccipital solo se observa de forma completa en el espécimen MUCPv-269 (Figs. 3.41B y 3.48). Éste hueso forma la mayor parte del cóndilo occipital (en un 60% aproximadamente). La placa basioccipital es de contorno rectangular marcadamente inclinada ántero-ventralmente (Fig. 3.41B). El basioccipital delimita el foramen magnum ventralmente, contacta con el complejo exoccipital-opistótico (lateralmente), y el basiesfenoides (anteriormente).

Por debajo del cóndilo occipital, la placa basioccipital presenta una marcada depresión semicircular que carece de un foramen subcondilar (Fig. 3.48). Ventral a esta depresión se extiende hacia abajo una delgada y levemente marcada cresta medial, la cual se continua lateralmente con la tuberosidad basal. El margen ventral de la placa basioccipital describe una “W” abierta, donde la escotadura medial coincide con el margen posterior del receso del foramen de Eustaquio medio. Sobre el margen ventral del basioccipital, la tuberosidad basal es más marcada en el espécimen MUCPv-267 que en MUCPv-269.

Internamente, el divertículo basioccipital del sistema de senos para-timpánicos es continuo látero-medialmente y desarrollado lateralmente, donde se continua con la cavidad timpánica (Fig. 3.47).

**Lateroesfenoides.** En todos los especímenes revisados el lateroesfenoides está cubierto por matriz. Sin embargo, por medio de imágenes y modelos tridimensionales generados a partir

de Tomografías Computadas es posible realizar una modesta descripción (Fig. 3.50). En el espécimen de menor tamaño (MUCPv-269), el lateroesfenoides no se preservó de manera completa, probablemente debido a la poca osificación de esa región considerando el estado juvenil del individuo.

El cuerpo del lateroesfenoides es amplio, delgado a modo de lámina, y marcadamente inclinado hacia delante (Fig. 3.50). El lateroesfenoides contacta con el frontal (ántero-dorsalmente), postorbital (dorso-lateralmente), parietal (pósterodorsalmente), cuadrado (posteriormente), pterigoides (ventralmente), y basiesfenoides (ventro-medialmente). El proceso postorbital del lateroesfenoides es poco desarrollado lateralmente. El proceso capitado está poco desarrollado lateralmente, y se apoya completamente en la superficie ventro-medial de rama anterior del postorbital.

No se preservaron los márgenes laterales del canal olfatorio, pero por debajo de este surco se observa el contacto medial entre los lateroesfenoides (Fig. 3.50). Ventral a este contacto se observa un foramen semicircular para el tracto óptico (II), el cual está delimitado por una leve cresta lateral. Lateralmente a esta abertura se observa un diminuto foramen para la salida del nervio craneano troclear (IV). Una escotadura ventral al foramen del tracto óptico (II) correspondería a la abertura de salida de los nervios craneanos oculomotor (III) y abducens (VI), como así también de la arteria y/o vena orbital.

La fosa del nervio trigémino (V) es relativamente pequeña, un poco más grande en el espécimen MUCPv-269, y de contorno oval; sin división para las ramas maxilar (V<sub>2</sub>) y mandibular (V<sub>3</sub>) (Fig. 3.50). Dorsal y a nivel del margen anterior de la fosa del nervio trigémino, se encuentra el foramen para la rama supraorbitaria (V<sub>so</sub>), el cual está completamente contenido en el lateroesfenoides. Por delante de la fosa del nervio trigémino se reconoce un amplio puente lateral del lateroesfenoides para la rama oftálmica (V<sub>1</sub>). No se puede determinar la extensión dorsal del pterigoides.

Sobre la superficie lateral del lateroesfenoides se reconoce una cresta cotilar bien definida, la cual se extiende oblicuamente desde el proceso capitado hasta el contacto con el cuadrado por detrás del foramen de la rama  $V_{so}$ . Una cresta tensor es reconocible anterior a éste último foramen (Fig. 3.50).

Internamente, el divertículo lateroesfenoides está poco desarrollado en su rama posterior, por encima de la fosa del nervio craneano V (Fig. 3.46).

**Proótico.** Solo observable por Tomografía Computada. El proótico está completamente oculto por el cuadrado (lateralmente), y no expuesto dentro de la fosa del nervio craneano V. Contacta con el lateroesfenoides (anteriormente), cuadrado (lateralmente), basiesfenoides (ventralmente), complejo exoccipital-opistótico (posteriormente), y el complejo supraoccipital-epióticos (dorsalmente).

Dentro de la fosa del nervio craneano V, la escotadura del foramen del mismo nombre es pequeña y de contorno oval. Lateralmente, el proótico está muy afectado por la cavidad timpánica. Al igual que en *Notosuchus*, el divertículo proótico está muy desarrollado látero-medialmente, de modo que la pared medial y pared lateral del proótico están ampliamente separadas (Fig. 3.49).

**Basiesfenoides.** Solo se observa en el espécimen MUCPv-269 (Fig. 3.40B). Particularmente, el basiesfenoides tiene amplia exposición ventral, pero reducida exposición en vista posterior por debajo de la tabla occipital (Fig. 3.41B). Es amplio látero-medialmente, con contorno en forma de una gruesa "V". La exposición ventral del basiesfenoides es el doble del ancho del basioccipital.

El basiesfenoides contacta con el pterigoides (anteriormente), cuadrado (lateralmente), basioccipital y complejo exoccipital-opistótico (posteriormente). El contacto

sutural con este último complejo es amplio látero-medialmente a través de su proceso ventral. El contacto con el cuadrado es también amplio, el cual ocurre en la superficie ventral del basicráneo, y está orientado en gran medida ántero-posteriormente (Fig. 3.48).

Entre el contacto sutural basioccipital-basiesfenoides se reconocen los forámenes de Eustaquio (medio y laterales) (Fig. 3.48). El foramen de Eustaquio medio está contenido dentro de un receso, mientras que los forámenes laterales son muy estrechos ántero-posteriormente, a modo de ranuras pequeñas. Estos forámenes de Eustaquio están en el mismo plano ventral y levemente alineados transversalmente; los forámenes laterales presentan un ligero desplazamiento posterior.

La superficie ventral del basiesfenoides presenta dos pares de crestas bien marcadas (Fig. 3.48). El primer par de crestas tienen posición medial, describen una curvatura, y se extienden desde el margen anterior del foramen de Eustaquio lateral hasta el margen pósteromedial del pterigoides. Estas crestas mediales delimitan un surco que se extiende desde el foramen de Eustaquio medio hasta la escotadura posterior de los pterigoides. Las crestas laterales tienen orientación oblicua, desde el nivel adyacente al contacto con el cuadrado hasta el margen pósteromedial del pterigoides.

El rostro basiesfenoidal es poco diferenciable y no se puede determinar su longitud y altura, aunque aparentemente estaría poco desarrollado (Fig. 3.50). Internamente en el basiesfenoides, el seno faríngeo medio está muy desarrollado, tanto látero-medialmente (comunicando la cavidad timpánica de ambos lados, ventralmente) como dorsoventralmente (Fig. 3.51).

**Cuadrado.** Parcialmente expuesto en ambos especímenes. Es relativamente amplio ántero-posteriormente, está expuesto brevemente en el margen látero-ventral de la tabla occipital, y tiene una amplia exposición ventral (Figs. 3.40 y 3.41). No obstante, en ambos

especímenes, la rama ventral del cuadrado es extremadamente corta dorso-ventralmente (Fig. 3.50).

El cuadrado contacta con el escamoso (dorsalmente), complejo exoccipital-opistótico (póstero-medialmente), cuadradoyugal (lateralmente), lateroesfenoides y proótico (medialmente), pterigoides y basiesfenoides (ventro-medialmente) (Figs. 3.40, 3.41, 3.48 y 3.50). El contacto con el basiesfenoides es amplio ántero-posteriormente (Fig. 5.48). En su superficie dorsal, por debajo del proceso paraoccipital se reconoce un foramen cráneo-cuadrado de contorno oval, al cual el cuadrado delimita lateral y látero-ventralmente. Junto con al *crista tuberalis* del complejo exoccipital-opistótico forman una *crista pseudotuberalis* que forma el margen ventro-lateral de la tabla occipital, como así también el margen dorsal de la fosa pterigoidea (Figs. 3.41B y 3.48). La fosa pterigoidea delimitada dorsalmente por el cuadrado, es amplia y de contorno triangular, tanto en vista posterior como ventral; aunque en esta última vista es más amplia.

Dentro del receso ótico (Fig. 3.42), la fosa periótica es elongada, más amplia delante de la abertura ótica donde presenta un foramen sifoneal relativamente grande y oval. La abertura ótica es algo elongada y de contorno oval, donde la incisura ótica forma un ángulo aproximado de 90°. El proceso ótico es más elongado en MUCPv-267. Inmediatamente medial a la incisura posterior abre el pasaje cráneo-cuadrado.

La rama ventral del cuadrado es extremadamente corta dorso-ventralmente, más ancha que alta (Figs. 3.41B y 3.50). Sobre su superficie dorsal se distingue una ligera cresta oblicua dorso-posterior, la cual se extiende desde el cóndilo medio hacia el proceso pósterolateral del escamoso (Fig. 3.41B). En la superficie articular se reconocen dos cóndilos asimétricos, el cóndilo lateral mayor al cóndilo medial (Fig. 3.50). No se reconoce el foramen aërum.

En la pared lateral del neurocráneo, el cuadrado delimita la fosa del nervio craneano

V, posteriormente (Fig. 3.50). No es posible determinar la morfología y extensión del proceso pterigoides. En la superficie ántero-ventral del cuadrado se dispone de manera horizontal una cresta oblicua bien marcada (paralela a la *crista tuberalis*), la cual se extiende póstero-lateralmente desde la cresta lateral del cuello del pterigoides y sobre el proceso pterigoides del cuadrado; esta cresta corresponde a la cresta B de Iordansky (1964).

Internamente, el cuadrado está profusamente afectado por la cavidad timpánica, más precisamente el seno faringo-timpánico *sensu* Dufeau y Witmer (2015) (Figs. 3.47B, 3.49 y 3.51B). El divertículo cuadrado está muy desarrollado.

### 3.1.2.3b. Endocráneo

**Encéfalo y nervios craneanos.** Se reconstruyó digitalmente el molde endocraneano del espécimen holotipo MUCPv-269 y del espécimen MUCPv-267 de *A. patagonicus*; estos especímenes difieren un poco en tamaño, siendo el segundo más grande (ver Tabla 3.2, 3.3; Figs. 3.52 y 3.53). Se reconocen las regiones del encéfalo anterior (incluyendo al tracto olfatorio), medio y posterior, los nervios craneanos V, VI, VIII y IX – XI, y el tracto óptico (II).

Ambos encéfalos presentan una morfología sigmoidal en vista lateral, pero con algunas diferencias entre ellos. En el espécimen MUCPv-269, el encéfalo es relativamente más corto ántero-posteriormente, amplio látero-medialmente (en principal en la región de los hemisferios cerebrales), y alto dorso-ventralmente, con ángulo entre el encéfalo medio y posterior más marcado (ver Tabla 3.3b; Fig. 3.52). El espécimen MUPCv-267 presenta un encéfalo es más alargado ántero-posteriormente y bajo dorso-ventralmente (en principal en la región de los hemisferios cerebrales) (Fig. 3.53).

El tracto olfatorio es relativamente largo pero deprimido dorso-ventralmente; en el espécimen MUCPv-269 el tracto olfatorio es relativamente un poco más corto (Figs. 3.52A,

C y 3.53A, C). Los bulbos olfatorios son bien desarrollados, tanto longitudinalmente como transversalmente, de contorno oval (con eje mayor ántero-posterior), y separados longitudinalmente por un surco medial. En el espécimen MUCPv-269, los bulbos olfatorios son más marcado, más ancho látero-medialmente. La longitud ántero-posterior del tracto más los bulbos olfatorios es aproximadamente un 45% de la longitud del molde endocraneano total.

Los hemisferios cerebrales están bien desarrollados y son lateralmente redondeados (Figs. 3.52A y 3.53A). En el espécimen MUCPv-269, los hemisferios cerebrales son amplios tanto dorso-ventral como látero-medialmente, con una leve separación en la línea media dorsal. Contrariamente, en el espécimen de mayor tamaño (MUCPv-267) los hemisferios cerebrales son más deprimidos dorso-ventralmente. En vista lateral, los hemisferios cerebrales presentan una leve inclinación póstero-ventral, más evidente en el espécimen de menor tamaño (Figs. 3.52C y 3.53C). También en vista lateral y sobre los hemisferios cerebrales, el seno venoso longitudinal dorsal describe una convexidad más marcada en MUCPv-269, pero en MUCPv-267 la depresión post-cerebral es más amplia ántero-posteriormente.

En ninguno de los especímenes es posible determinar las dimensiones de la base del tracto olfatorio; esto es debido a la poca resolución de la Tomografía Computada para esa región, donde las paredes que forman los lateroesfenoides son muy delgadas. La salida del tracto óptico (II) es deprimida dorso-ventralmente (Figs. 3.53B y C). Póstero-ventral a la región de los hemisferios cerebrales, en el piso molde endocraneano la glándula pituitaria es amplia ántero-posteriormente, de morfología oval, y está poco diferenciada de la superficie ventral de los hemisferios cerebrales; esto último probablemente debido a la edad de los individuos (Figs. 3.52B y 3.53C).

En el encéfalo medio del espécimen MUCPv-269 es posible reconocer los lóbulos ópticos, los cuales están bien desarrollado lateralmente y son reconocidos principalmente en vista lateral (Fig. 3.52C). La región de los lóbulos ópticos es la más amplia látero-medialmente de toda la región posterior a los hemisferios cerebrales. No fue posible reconocer la salida de los nervios craneanos oculomotor (III) y troclear (IV).

El encéfalo posterior es alto dorso-ventralmente, con senos venosos longitudinal dorsal y ventral bien desarrollado (Figs. 3.52C y 3.53C). El nervio craneano trigémino (V) es de diámetro pequeño, alargado látero-medialmente, y dirigido de manera oblicua ántero-lateralmente. El ganglio trigémino es poco desarrollado, como en *Notosuchus*, con poca diferenciación para las ramas maxilar (V<sub>2</sub>) y mandibular (V<sub>3</sub>). Desde el ganglio trigémino se proyecta ántero-medialmente la rama oftálmica (V<sub>1</sub>), hasta el nivel lateral de la pituitaria (Fig. 3.52). Entre la pituitaria y la médula oblonga se observa el nervio craneano abducens (VI), que es de diámetro diminuto.

La depresión vestibular, de contorno triangular, es más marcada y profunda en MUCPv-267; en ambos especímenes las depresiones vestibulares de cada lado están ampliamente separadas en la línea media por un seno venoso longitudinal amplio látero-medialmente (Figs. 3.52A y 3.53A). En el margen ántero-dorsal de la depresión vestibular se observa un flóculo del cerebelo, corto pero bien marcado; más marcado en el espécimen MUCPv-267 (Fig. 3.53). En MUCPv-269, ántero-ventral a esta depresión se observa parte del nervio craneano estado-acústico (VIII).

Pósterio-ventral a la depresión vestibular se observa la salida de los nervios craneanos glossofaríngeo (IX), vago (X), y accesorio (XI), la cual en conjunto está dirigida pósterio-lateralmente (Figs. 3.52 y 3.53). No fue posible reconocer la salida de las ramas XII<sub>1</sub> y XII<sub>2</sub> del nervio craneano hipogloso. En el espécimen MUCPv-269, la región medular es más alta es dorso-ventralmente más alta que en MUCPv-267 (Figs. 3.52C y 3.53C).

**Oído interno.** Se reconstruyo parcialmente el oído interno del lado derecho para el espécimen MUCPv-267 (Fig. 3.54). La separación del sistema de canales semicirculares de la depresión vestibular demuestra que las paredes de la cápsula ótica están completamente osificadas.

El laberinto es de morfología piramidal, tanto en vista dorsal como lateral (ver Tabla 3.3). Se reconstruyó el canal semicircular posterior y lateral, y parcialmente el canal semicircular anterior, siendo éste último el de mayor dimensión. La *crus commune* es cilíndrica y relativamente baja dorso-ventralmente, no supera la altura de los canales semicirculares. El canal semicircular anterior forma un ángulo de 45° (MUCPv-267) o 41° (MUCPv-269) con el plano sagital, mientras que el canal semicircular posterior forma un ángulo de 42° (MUCPv-267) o 33° (MUCPv-269) con el mismo plano. El ángulo entre ambos canales semicirculares es de 95° (MUCPv-267) o 110° (MUCPv-269), en vista dorsal. Los canales semicirculares lateral y posterior tienen morfología elipsoidal, el primero levemente mayor; el canal semicircular anterior es el de mayor longitud. La fenestra ovalis es relativamente pequeña y de contorno oval.

**Arteria carótida cerebral.** Se reconstruyo parcialmente el canal carotideo en ambos especímenes (Figs. 3.52 y 3.53). Posteriormente, la arteria carótida cerebral corre de manera oblicua ántero-medialmente, paralelo y de posición látero-ventral a los nervios IX – XI, y con una leve curvatura dorsal por debajo del nivel del oído interno. Anterior a la médula oblonga, la arteria carótida cerebral de ambos lados converge en la línea media pero sin llegar a fusionarse, y corren paralelamente hasta desembocar en la fosa pituitaria. La arteria carótida cerebral presenta una interrupción de su recorrido a nivel del oído interno, lo cual correspondería a un sector del canal carotideo no osificado.

**Comentarios.** De todos los especímenes referidos a *A. patagonicus*, solo MUCPv-267 y MUCPv-269 fueron considerados para la descripción del neurocráneo ya que preservan esa región del cráneo. Los seis especímenes conocidos y/o publicados o mencionados, son probablemente individuos juveniles y/o sub-adultos, como lo sugiere la ausencia de ornamentación bien marcada y diferenciada del cráneo y mandíbula, el tamaño relativo de las órbitas (ocupa el 30 % de la longitud craneana), hocico relativamente corto, y por la pobre osificación de los extremos distales y proximales de los elementos apendiculares (ej., Pol y Apesteguía, 2005; Pol y Gasparini, 2007).

En esta Tesis Doctoral se presenta una descripción detallada del neurocráneo de *A. patagonicus*, brindando información novedosa sobre la neumaticidad, identificación y disposición de forámenes neurovasculares, huesos palpebrales, pared lateral, y morfología de los elementos que lo componen. Se presentó una diagnosis enmendada, considerándose *A. patagonicus* como un taxón válido.

#### 3.1.2.4. *Araripesuchus buitreaensis* Pol y Apesteguía, 2005

**Holotipo.** MPCA-PV-235, cráneo con mandíbula articulados bastante erosionado, le falta la superficie externa de la tabla occipital y del basicráneo, y de la mayoría de los elementos de la tabla craneana (Fig. 3.55). La descripción presentada en esta Tesis Doctoral está basada en éste espécimen.

**Material referido.** Varios especímenes mejor preservados alojados en la colección del MPCA (PV 242, 243, 513, 515, 583, 610 y 614) y de procedencia similar al del espécimen holotipo, no fueron estudiados ya que forman parte del trabajo de Tesis Doctoral de la Lic. Lucila Fernández-Dumont (véase Apesteguía et al., 2007b; Endres y Apesteguía, 2013; Fernández-Dumont et al., 2020).

**Procedencia geográfica y cronoestratigráfica.** “La Buitrera”, unos 30 Km al noreste de Cerro Policía, noroeste de la provincia de Río Negro, Argentina (Fig. 2.1). Formación Candeleros, Subgrupo Río Limay, Grupo Neuquén. Edad Cenomaniano temprano (100 - 95 Ma.) (Fig. 2.3).

**Diagnosis.** (Pol y Apesteguía, 2005; \*autapomorfía). Proceso nasal del frontal es largo, relativamente ancho látero-medialmente con sutura con los nasales en forma de “W”. Frontal extendiéndose dentro de la fenestra supratemporal. Estrecha superficie dorsal del parietal entre las fenestras supratemporales. Palpebral anterior marcadamente ancho en su extremo anterior. Gran foramen sifoneal en la fosa periótica. Septo coanal de sección en forma de “T” que divide completamente la coana. Superficie ventral del septo coanal agudo posteriormente, ancho anteriormente y en su región central\*. Exposición ventral del

basiesfenoides relativamente ancha transversalmente. Depresión elongada transversalmente sobre la superficie ventral de las alas pterigoideas adyacente al margen posterior de la fenestra suborbital\*. Barra postorbitaria marcadamente inclinada hacia delante. Surco longitudinal sobre la superficie lateral aplanada del dentario debajo de la hilera alveolar.

#### 3.1.2.4a. Osteología

**Morfología general del neurocráneo.** En el espécimen MPCA-PV-235, la superficie externa de la mayoría de los huesos del neurocráneo no se preserva (Fig. 3.55). De esta manera, su descripción tendrá en cuenta los contactos suturales, superficies, estructuras y cavidades preservadas. Información por Tomografía Computada obtenida de este ejemplar en el marco del presente trabajo de Tesis Doctoral no presenta buena resolución ni contraste sedimento-hueso, no obstante fue utilizada para la interpretación y reconocimiento de algunos elementos óseos y/o cavidades. A juzgar por las medidas craneanas y ornamentación de este espécimen, correspondería a un individuo de tamaño medio a pequeño (ver Tabla 3.2).

La **fenestra infratemporal** es de contorno triangular con ápice posterior levemente más largo, y está orientada dorso-lateralmente (Fig. 3.57A). Esta abertura está delimitada por el postorbital (ántero-dorsalmente), yugal (anterior y ventralmente), y cuadradoyugal (posteriormente). En la fenestra infratemporal izquierda (mejor preservada), no se observa una espina cuadradoyugal en su margen posterior (observada en *Notosuchus*).

La **órbita** es relativamente grande (mayor que las fenestras temporales, infratemporal y supratemporal), de contorno oval con eje mayor ántero-posterior; ocupa un poco más del 30 % de la longitud craneana total (Figs. 3.56A y 3.57A). Cada órbita está delimitada por el frontal (medialmente), prefrontal (ántero-medialmente), lagrimal (anteriormente), yugal (ventral y póstero-ventralmente), y postorbital (posteriormente).

Dorsalmente la órbita está recubierta parcialmente por huesos palpebrales.

La **tabla craneana** pobremente preservada es de contorno sub-rectangular, más amplia látero-medialmente que ántero-posteriormente (Fig. 3.56A). Dorsalmente la tabla craneana está ornamentada por pequeños pocitos poligonales y surcos separados por crestas irregulares y vermiformes, como se observa en la parte preservada del frontal, principalmente; esta ornamentación en el postorbital es poco marcada. El margen lateral izquierdo presenta una leve inclinación ántero-medial. No es posible determinar la participación del parietal o el complejo supraoccipital-epióticos en el margen posterior de la tabla craneana.

La **fenestra supratemporal externa** es de contorno sub-circular, levemente más amplia ántero-posteriormente que látero-medialmente, de mayor tamaño que la fenestra infratemporal, y paralela al plano sagital (Fig. 3.56A). La fenestra supratemporal externa está delimitada por el frontal (ántero-medialmente), postorbital (anterior y ántero-lateralmente), escamoso (póstero-lateralmente), parietal (medialmente). La **fenestra supratemporal interna** es de menor tamaño y de contorno sub-circular, ocupa aproximadamente el 50% de la amplitud de la precedente, y al igual que esta está orientada paralela al plano sagital. Esta abertura está delimitada por los mismos elementos que la fenestra externa, pero también tiene contribución del cuadrado y lateroesfenoides (medialmente). La pared posterior de la **fosa supratemporal** presenta una inclinación dirigida ántero-dorsalmente, a modo de plataforma es amplia látero-medialmente pero relativamente estrecha ántero-posteriormente. En esta pared de la fosa supratemporal abre el **foramen ténporo-orbital**.

No es posible describir la **tabla occipital** ya que la superficie externa de los elementos que la componen no se preserva (Fig. 3.57B). Sin embargo se puede observar que presenta una parcial verticalización del sector dorsal al foramen magnum, con una marcada

inclinación póstero-ventral del sector ventral. El **foramen magnum** es relativamente grande, de contorno sub-romboidal con el eje horizontal de mayor longitud; este contorno posiblemente sea el resultado de un artificio de la preservación del espécimen, siendo más probable de contorno oval originalmente. Esta abertura está delimitada por el complejo exoccipital-opistótico (dorsal y lateralmente), y por el basioccipital (ventralmente). El basicráneo y el sector ventral de la tabla occipital están marcadamente inclinados dirigidos hacia adelante, como en otros notosúquios.

El **receso ótico** es amplio ántero-posteriormente y relativamente bajo dorso-ventralmente, se extiende anteriormente más allá del nivel de la barra postorbitaria y estaría techado mayormente por el escamoso (Fig. 3.57A). La **fosa pterigoidea** es de contorno triangular, más amplia en vista ventral que en vista posterior (Figs. 3.56B y 3.57B).

**Huesos Palpebrales.** Las órbitas de *A. buitreaensis* están recubiertas dorsalmente por dos huesos palpebrales, de los cuales se preservaron en ambos lados el palpebral anterior. En ambos casos, el palpebral anterior está expuesto de manera parcial y desarticulada, desplazado dentro de la órbita (Fig. 3.56).

El palpebral anterior es amplio, de manera que cubriría la mayoría de la órbita dorsalmente (el 50 % aproximadamente), y de contorno triangular con ápices posterior más alargado ántero-posteriormente (Fig. 3.58). La superficie dorsal es convexa y ornamentada por diminutos pocitos bien separados, mientras que la superficie ventral es cóncava y lisa. El margen lateral del palpebral anterior es convexo, y el margen medial es levemente cóncavo. Este palpebral se apoya sobre la depresión póstero-dorsal del prefrontal y el lagrimal, a través de un proceso corto sobre su margen anterior.

El palpebral anterior izquierdo está en posición ventral dentro de la órbita, por encima del ala pterigoidea del mismo lado. Este palpebral fue equivocadamente descrito

como parte de un pterigoides neumático (bulla pterigoidea *sensu* Pol y Apesteguía, 2005). En el holotipo no se preservaron los palpebrales posteriores, pero si la faceta de articulación sobre el postorbital (Fig. 3.56A).

**Frontal.** En vista dorsal, este elemento es alargado longitudinalmente y de contorno triangular, más ancho posteriormente y con el extremo anterior relativamente ancho látero-medialmente (entre nasales, principalmente); la sutura con los nasales es en forma de “W” (Fig. 3.56A). En vista lateral, el frontal describe una convexidad ántero-posterior en la región orbital, que se continúa en su extremo anterior, de modo tal que la superficie dorsal del frontal está por encima del nivel de la superficie dorsal del hocico (Fig. 3.57A).

El frontal contacta con el nasal (anteriormente), prefrontal (ántero-lateralmente), postorbital (pósterolateralmente), parietal (posteriormente), y lateroesfenoides (pósterovertralmente). El frontal se acuña entre los nasales, mientras que el contacto sutural frontoparietal es marcadamente interdigitado látero-medialmente. Los márgenes laterales son convergentes anteriormente. Posteriormente el frontal contribuye medialmente con el 50 % del margen anterior de la fenestra supratemporal externa, y en menor medida con la barra sagital interfenestral (Fig. 3.58A).

El ancho de la placa interorbital, deducido a partir del molde preservado, es igual al ancho de la fenestra supratemporal externa. Por el estado de preservación, no es posible determinar la presencia de una cresta dorsal sagital. La superficie ventral, observable por Tomografía Computada, presenta una *crista cranii frontalis* poco desarrollada con un surco para el tracto olfatorio levemente cóncavo. Presenta una marcada depresión para los bulbos olfatorios, de contorno oval y dividido por una leve cresta medial.

**Parietal.** Es relativamente amplio, de contorno sub-rectangular (Fig. 3.56A). No se puede

determinar su extensión posterior. El parietal contacta con el frontal (anteriormente), postorbital (ántero-lateralmente), lateroesfenoides y cuadrado (látero-ventralmente), escamoso (póstero-lateralmente), y complejo supraoccipital-epióticos (posteriormente).

La placa interfenestral es estrecha látero-medialmente formando una barra sagital. La cresta del margen medial de la fenestra supratemporal externa es poco marcada. Dentro de esta fenestra, la *crista cranii parietalis* es cóncava lateralmente, sin surco marcado para la vena tèmpero-orbital. Se preservó el margen medial del foramen tèmpero-orbital, formado por el parietal.

El parietal es algo comprimido dorso-ventralmente, e internamente presenta un divertículo restringido en gran medida al extremo posterior.

**Postorbital.** Se preservó en gran medida el postorbital izquierdo (Figs. 3.56A, 3.57A y 3.59). Contacta con el frontal (ántero-medialmente), escamoso (posteriormente), lateroesfenoides (ventro-medialmente), yugal (ventralmente), y cuadradoyugal (póstero-ventralmente). El postorbital no contacta con el parietal, ya que el frontal forma el borde ántero-medial de la fenestra supratemporal externa (y la pared ántero-medial de la fosa supratemporal), excluyendo dicho contacto. El contacto frontal-postorbital es algo oblicuo (Fig. 3.56A).

El postorbital forma en gran medida el margen anterior y ántero-lateral de la fenestra supratemporal. La rama anterior es estrecha ántero-posteriormente, a modo de barra, y poco ornamentada. El proceso anterior para el palpebral posterior es triangular y bien desarrollado, con su ápice hacia delante (Fig. 3.56A). Este proceso es extremadamente delgado dorso-ventral a modo de lámina (Fig. 3.57A). Ventral y lateral a la tabla craneana, la fosa para el receso ótico es bien profunda y se extiende por delante del nivel de la barra postorbitaria. El proceso descendente junto con el proceso ascendente del yugal forma una

barra postorbitaria cilíndrica. El contacto con el proceso ascendente del yugal es lateral. El proceso pósterio-ventral es corto y amplio, contactando con el cuadradoyugal en la esquina dorsal de la fenestra infratemporal.

**Escamoso.** Preservado fragmentariamente del lado izquierdo (Figs. 3.56A y 3.57). Es posible reconocer el contacto sutural con el postorbital (anteriormente), parietal (medialmente), cuadrado (ventralmente), y complejo exoccipital-opistótico (pósterio-ventralmente). En vista dorsal, el contacto sutural con el postorbital tiene un recorrido marcadamente oblicuo (Fig. 3.56A).

Lateralmente, un marcado surco longitudinal indica el lugar de inserción de la musculatura para el opérculo auricular (Fig. 3.57A). En este plano, el escamoso se extiende anteriormente hasta el extremo del proceso anterior del postorbital, de modo que este último elemento quedaría excluido del techo del receso ótico.

La superficie dorsal del escamoso, a nivel de la tabla craneana, está algo inclinada pósterio-lateralmente (Fig. 3.57B). El proceso pósterio-lateral del escamoso no se ha preservado. La superficie ventral del escamoso que techa el receso ótico, es marcadamente cóncava (ventralmente) a modo de surco.

**Complejo supraoccipital-epióticos.** Su pared externa no se ha preservado, por lo que la pared anterior del divertículo intertimpánico está expuesta (Fig. 3.57B). En vista posterior, el complejo supraoccipital-epióticos tiene contorno triangular con el ápice ventral. Se preservó el contacto sutural con el complejo exoccipital-opistótico (látero-ventralmente). Contacta con el parietal (anteriormente). El divertículo intertimpánico es amplio tanto látero-medialmente como dorso-ventralmente.

**Complejo exoccipital-opistótico.** Pobrementemente preservado, carece de su pared externa o posterior, de modo que tiene expuesta la pared anterior del divertículo otoccipital (Fig. 3.57B). No se puede determinar la presencia de una cresta transversa occipital. Se preservaron el contacto con el escamoso (dorso-lateralmente), cuadrado (anterior y lateralmente), complejo supraoccipital-epióticos (dorso-medialmente), y basioccipital (ventro-medialmente). El complejo exoccipital-opistótico delimita el foramen magnum y contacta con su simétrico medialmente.

Lateral al foramen magnum se reconocen dos forámenes (con su respectivos canales) dispuestos dorso-ventralmente (Fig. 3.57B). El foramen dorsal corresponde al foramen metótico para los nervios craneanos glosofaríngeo (IX), vago (X), y accesorio (XI), mientras que el foramen ventral de mayor tamaño relativo corresponde al foramen carotideo posterior. Internamente, por exposición de su pared anterior, el divertículo otoccipital está bien desarrollado (dorso-ventralmente) ocupando gran parte de ese elemento.

**Basioccipital.** Pobrementemente preservado, carece de su pared externa y del cóndilo occipital (Figs. 3.56B y 3.57B). El basioccipital delimita ventralmente al foramen magnum, y se reconoce el contacto sutural con el complejo exoccipital-opistótico (lateralmente), y el basiesfenoides (anteriormente). Solo se preserva el techo del divertículo basioccipital, el cual sería amplio dorso-ventralmente.

**Lateroesfenoides y proótico.** Estos dos elementos que forman la pared lateral del neurocráneo están cubiertos por matriz, y en las imágenes por Tomografía Computada es difícil su reconocimiento, lo que hace imposible una descripción de los mismos.

**Basiesfenoides.** Escasamente preservado, solo se reconoce una pequeña parte de su pared

dorsal por delante del basioccipital en vista ventral, y de su contacto sutural externo con el cuadrado (ventro-lateralmente), en el lado izquierdo (Figs. 3.56B y 3.57B). Este contacto con el cuadrado es interdigitado, oblicuo y amplio, lo cual demuestra que la exposición ventral del basiesfenoides es relativamente ancha transversalmente. De esta manera, se reconoce el contacto del basiesfenoides con el pterigoides (anteriormente), cuadrado (lateralmente), y basioccipital (posteriormente). No se reconocen las escotaduras para los forámenes de Eustaquio medio y laterales (Fig. 3.57B).

**Cuadrado.** Parcialmente preservado en ambos lados (Figs. 3.56 y 3.57). Se reconoce el contacto sutural del cuadrado con el escamoso (dorsalmente), complejo exoccipital-opistótico (póstero-medialmente), cuadradoyugal (lateralmente), pterigoides y basiesfenoides (ventro-medialmente). No se reconoce el margen del foramen cráneo-cuadrado (Fig. 3.57B). A juzgar por el nivel del yugal y del surangular, la rama ventral del cuadrado es extremadamente corta dorso-ventralmente (Fig. 3.57A).

Dentro del receso ótico (Fig. 3.59), la fosa periótica es relativamente elongada, más amplia (tanto dorso-ventral como ántero-posteriormente, en su porción ántero-dorsal) y de contorno semicircular. Por delante de la abertura ótica presenta un gran foramen sifoneal de contorno sub-triangular. La abertura ótica es bastante grande y de contorno aparentemente romboidal; la incisura ótica del cuadrado no es semicircular, más bien forma un ángulo aproximadamente recto ( $96^\circ$ ). Dorsal a la abertura ótica, el proceso ótico es relativamente alargado ántero-posteriormente.

En la superficie ántero-ventral del cuadrado, expuesta parcialmente, se reconoce una cresta poco marcada paralela al contacto sutural con el complejo exoccipital-opistótico. Esta cresta correspondería a la cresta B de Iordansky (1964) (Fig. 3.56B).

Por fractura expuesta, la rama ventral del cuadrado es de sección triangular e

invadida en gran medida por el divertículo cuadrado (*sensu* Dufeu y Witmer, 2015), el cual también está subdividido (Fig. 3.59B).

#### 3.1.2.4b. Endocráneo

**Encéfalo.** El molde endocraneano del espécimen holotipo MPCA-PV-235 de *A. buitreaensis* fue reconstruido digitalmente. Éste espécimen corresponde a un individuo de tamaño relativo grande, probablemente un adulto (ver Tabla 3.2) (Fig. 3.60). En este molde se reconocen las diferentes regiones del encéfalo (anterior, medio y posterior), pero no fue posible reconstruir los demás nervios craneanos, la pituitaria, la arteria carótida, y el oído interno.

El encéfalo es largo ántero-posteriormente, de morfología sigmoidal sub-horizontal en vista lateral, con ángulos entre las diferentes regiones poco marcados ( $143^\circ$  y  $163^\circ$  aproximadamente, ver Tabla 3.3). El tracto olfatorio es elongado, con una leve inclinación ventral, comprimido dorso-ventralmente (Fig. 3.60). En vista dorsal, los bulbos olfatorios son bien desarrollados látero-medialmente, de contorno oval elongado y separado longitudinalmente por un surco medial. La inclinación ventral del tracto olfatorio con respecto a la tabla craneana forma un ángulo de  $10.93^\circ$  (Tabla 3.3).

Los hemisferios cerebrales están bien desarrollados y diferenciados tanto dorso-ventral como látero-medialmente. En vista dorsal (Fig. 3.60A), los hemisferios cerebrales son lateralmente redondeados, y con margen ántero-lateral y pósterolateral simétricos. En vista lateral, los hemisferios cerebrales son de morfología oval y presentan una inclinación pósterolateral (Fig. 3.60C). La región del encéfalo medio es desarrollada ántero-posteriormente, con una región de los lóbulos ópticos poco diferenciada.

La región del encéfalo posterior es bien desarrollada dorso-ventralmente, con un seno venoso longitudinal dorsal y ventral bien desarrollado (Fig. 3.60C). En esta región del

encéfalo se reconoce un flóculo reducido en el margen ántero-dorsal de la depresión vestibular (Figs. 3.60A y C). Esta depresión es poco profunda, de contorno triangular piramidal tanto en vista dorsal como lateral. Dorsalmente, la depresión vestibular de ambos lados está ampliamente separados por el seno venoso longitudinal dorsal (Fig. 3.60A).

**Comentarios.** Debido a la naturaleza fragmentaria de preservación del único espécimen disponible de *A. buitreiraensis*, mucho aspectos de su neuroanatomía permanecen desconocidos (ej., pared lateral y tabla occipital del neurocráneo). Nuevos especímenes más completos ayudarán a una mejor comprensión de la anatomía ósea y taxonomía de *A. buitreiraensis*. Sin embargo, en esta descripción se mencionan características inéditas sobre este taxón (ej., morfología de los palpebrales, neumaticidad del neurocráneo, basicráneo, cavidad endocraneana), la interpretación de pterigoides neumáticos es rechazada, y se considera una exposición ventral del basiesfenoides ancha transversalmente que no fue considerada en la descripción original del taxón. Estas características nuevas podrían ser tenidas en cuenta en una futura revisión y diagnosis de la especie, hasta entonces se considera a *A. buitreiraensis* como un taxón válido.

---

PEIROSAURIDAE Gasparini 1982 (*sensu* Turner y Sertich, 2010)

*Lomasuchus* Gasparini, Chiappe y Fernández, 1991

**3.1.2.5. *Lomasuchus palpebrosus*** Gasparini, Chiappe y Fernández, 1991

**Holotipo.** MOZ-Pv 4084, cráneo relativamente completo (faltan los extremos de los cuadrados, extremo anterior del hocico y algunos elementos del paladar), con la superficie externa de los huesos del margen lateral derecho del cráneo erosionada; con fragmento de mandíbula inferior izquierda (porción posterior de dentario y parte de surangular, ambos en articulación) (Fig. 3.61).

**Material referido.** MCF-PVPH-160, cráneo bastante completo (falta el extremo del hocico) y restos postcraneanos asociados; el estado de preservación de este espécimen no es muy bueno. Algunos autores consideraron éste espécimen como *Lomasuchus palpebrosus* (ej., Leardi y Pol, 2009; Leardi et al., 2015a, b; Pol y Powell, 2011; Pol et al., 2012, 2014). En este trabajo de Tesis Doctoral, el espécimen MCF-PVPH-160 es considerado como Peirosauridae indeterminado (ver más adelante)

**Procedencia geográfica y cronoestratigráfica.** Loma de La Lata, Pozo LLL-153 (Yacimiento Petrolíferos Fiscales), costa norte del Lago Los Barreales, Embalse Cerros Colorados, provincia del Neuquén, Argentina (Fig. 2.1). Formación Portezuelo, Subgrupo Río Neuquén, Grupo Neuquén (Fig. 2.3). Edad Turoniano Tardío – Coniaciano Temprano (90 – 88 Ma.).

**Diagnosis enmendada** (modificada de Pol y Gasparini, 2007; \*autoapomorfia, \*\* nueva autoapomorfia). Hocico moderadamente estrecho y alto, con una gran escotadura lateral en

el contacto premaxilar-maxilar para oclusión de un gran diente caniniforme mandibular. Maxilar con un proceso anterior acuñado en su contacto con el premaxilar. Dientes maxilares y dentarios látero-medialmente comprimidos y con márgenes aserrados (zifodontes). Fenestra anteorbitaria pequeña. Palpebral anterior y posterior suturados uno con otro en el margen lateral del frontal, cubriendo la totalidad del margen dorsal de la órbita. Margen lateral del escamoso marcadamente convexo y bruscamente inclinado hacia abajo, produciendo un techo internamente cóncavo del receso ótico. Abertura ótica de contorno romboidal. Extremo pósterio-ventral del cuadradoyugal robusto. Prefrontal elongado, más grande que el lagrimal. Foramen tèmpero-orbital parcialmente recesado\*\*. Prefrontal formando parte del surco para el tracto olfatorio. Postorbital con marcada depresión para un foramen vascular por debajo del proceso anterior\*\*. Cóndilo occipital robusto, más ancho que el foramen magnum\*\*. Pequeño pero marcado abultamiento sobre el foramen magnum, formado por los exoccipitales. Parietal y escamoso delimitando en igual proporción dorsalmente la fenestra post-temporal\*\*. Sutura fronto-parietal muy por detrás del margen anterior de la fenestra supratemporal, frontal formando parte de la placa interfenestral. Complejo contacto sutural parietal-complejo supraoccipital-epióticos en forma de “W” en la tabla occipital y por debajo del borde posterior de la tabla craneana\*\*. Placa interfenestral del parietal formando una barra sagital. Parietal expuesto en la tabla occipital y con superficie inclinada pósterio-ventralmente\*\*. *Crista cranii parietalis* muy desarrollada. Frontal contacta al lateroesfenoides en la esquina anterior de la fenestra supratemporal\*\*. Fosa supratemporal profunda. Proceso pósterio-lateral del escamoso con cresta marginal sigmoidal\*\*. Mesetmoides y ectetmoides osificados\*\*. Complejo supraoccipital-epióticos amplio, restringido a la tabla occipital y con marcadas depresiones que delimitan una cresta media\*\*. Foramen cráneo-cuadrado delimitado externamente mayormente por el complejo exoccipital-opistótico\*\*. Proceso paraoccipital inclinado y

dirigido ventro-medialmente. Desarrollada lámina ventral del basiesfenoides con cresta oblicua marginal\*\*. Cuadrado con amplia lámina curvada y ahusada hacia la cavidad del oído medio, la cual contiene al pasaje cráneo-cuadrado\*\*. Cuadrado con *cresta pseudotuberalis* robusta pero poco desarrollada. Cresta B del cuadrado muy desarrollada y afilada. Foramen de Eustaquio lateral visible lateralmente. Abertura ótica delimitada en gran manera por el cuadrado\*\*. Basiesfenoides con foramen para la arteria orbital.

### 3.1.2.5a. Osteología

**Morfología general del neurocráneo.** El neurocráneo está preservado en gran medida, con una leve torsión látero-medial (Figs. 3.62, 3.63 y 3.64). En vista dorsal tiene contorno triangular, es alargado ántero-posteriormente, y con superficie dorsal ornamentada por numerosos pocitos poligonales pequeños separados por crestas irregulares; en algunas regiones presenta marcadas crestas a modo de rebordes y leves abultamientos (Figs. 3.62 y 3.64). En vista lateral, el neurocráneo es relativamente comprimido dorso-ventralmente en su porción medial (Fig. 3.64). La superficie dorsal del techo craneano se continúa en la superficie dorsal del hocico sub-horizontalmente; el límite entre estas dos regiones está marcado por una sutil convexidad. A juzgar por las medidas craneanas y ornamentación, este espécimen corresponde a un individuo de tamaño medio y correspondería a un adulto (ver Tabla 3.2).

La **fenestra infratemporal** es de contorno triangular con ápice mayor dirigido posteriormente. Cada una de estas aberturas está orientada dorso-lateralmente, y delimitada por el postorbital (ántero-dorsalmente), yugal (ántero-ventralmente), y cuadradoyugal (posteriormente) (Fig. 3.65). La **órbita** es de contorno subrectangular, orientada lateralmente, y delimitada por el frontal (dorsalmente), prefrontal y lagrimal (anteriormente), postorbital (posteriormente), y yugal (ventralmente), y cubierta

dorsalmente de manera completa por los huesos palpebrales (Figs. 3.62, 3.63 y 3.64).

La **tabla craneana** es de contorno triangular, con márgenes laterales que convergen hacia delante, y margen posterior cóncavo (Figs. 3.62 y 3.65). El ancho máximo de la tabla craneana (a nivel de los escamosos) es levemente mayor al ancho de la base del hocico. Esta ornamentada por pequeños pocitos irregulares separados por crestas y por unos leves abultamientos ubicados sobre el contacto postorbital-frontal y el contacto parietal-escamoso, y el margen lateral del escamoso, y por una leve cresta sagital que diverge hacia delante sobre el frontal (Fig. 3.65).

La **fenestra supratemporal externa** es de contorno subrectangular a oval, más pequeña que la órbita (Fig. 3.65). El margen medial de la fenestra presenta un leve reborde que contribuye con la barra sagital. La fosa supratemporal es profunda y su pared posterior es cóncava, lisa y orientada ántero-dorsalmente. Esta pared de la fosa forma una plataforma amplia látero-medialmente pero relativamente estrecha ántero-posteriormente. En la pared posterior de la fosa abre el **foramen témporo-orbital**, el cual es pequeño, de contorno oval, y orientado dorsalmente. Este foramen está parcialmente recesado, pero visible en vista dorsal de manera completa. El foramen témporo-orbital se dispone entre la sutura parietal-escamoso, aunque está delimitado mayormente por el parietal.

La **fenestra supratemporal interna** es de menor tamaño que la precedente, de contorno similar, y delimitada por los mismos elementos que la fenestra supratemporal externa (Fig. 3.65). El margen anterior de la fenestra supratemporal interna está desplazado posteriormente con respecto al margen anterior de la fenestra supratemporal externa; es decir, los márgenes anteriores de esas fenestras no coinciden y la fenestra interna está más centralizada. Además, el margen anterior de la fenestra supratemporal está muy por delante de la sutura fronto-parietal. Tanto el margen anterior como el posterior de la fenestra supratemporal, presenta una comisura que se extiende a modo de estrecho (látero-

medialmente) y superficial surco sobre el postorbital y el escamoso.

La **tabla occipital** es amplia látero-medialmente, y dividida en dos superficies por una cresta horizontal (Fig. 3.66). Esta cresta es robusta, se extiende entre los proceso paraoccipitales y se ubica dorsal al foramen magnum. La superficie dorsal a la cresta es cóncava y vertical, mientras que la superficie ventral también es cóncava pero orientada póstero-ventralmente en dirección póstero-dorsal – ántero-ventral. El **foramen magnum** está un poco deformado, comprimido dorso-ventralmente, pero sería de contorno romboidal con eje horizontal mayor. Sus márgenes lo forman el complejo exoccipital-opistótico y el basioccipital.

El **cóndilo occipital** semiesférico es amplio (ligeramente más ancho que el foramen magnum), y robusto, formado por los complejos exoccipital-opistótico y basioccipital, este último en mayor proporción (más del 50 %) (Figs. 3.63 y 3.66). El cóndilo occipital presenta un leve surco sagital con una pequeña depresión circular de posición dorsal. El cuello del cóndilo occipital es relativamente corto y amplio, más ancho que cóndilo.

La **fenestra post-temporal** es estrecha, comprimidas dorso-ventralmente, inmediatamente por debajo del borde posterior de la tabla craneana, con un incipiente receso lateral del escamoso (Fig. 3.66). Esta fenestra está delimitada por el complejo supraoccipital-epióticos, escamoso y parietal. El escamoso y el parietal contribuyen en igual proporción el margen dorsal de la fenestra post-temporal.

El **receso ótico** amplio ántero-posteriormente, se extiende desde el proceso anterior del postorbital (anterior a la barra postorbitaria) hasta el extremo del proceso póstero-lateral del escamoso; techado en gran medida por el escamoso (Fig. 3.64). La **fosa pterigoidea** es de contorno sub-triangular, visible en vista posterior como ventral, pero mayormente expuesta ventralmente (Figs. 3.63 y 3.66).

**Huesos Palpebrales.** Por encima de la órbita, y formando el techo de la mismas, se disponen el palpebral anterior y posterior en articulación (Figs. 3.62, 3.64 y 3.65). Estos huesos, que recubren de manera completa la órbita (dorsalmente), tienen una superficie dorsal convexa, ornamentada por pequeños pocitos circulares y poligonales, mientras la superficie ventral es cóncava y lisa (Fig. 3.67).

El palpebral anterior es de mayor tamaño, de contorno triangular, con un marcado engrosamiento en su borde lateral anterior, y dispuesto horizontalmente. Este elemento articula con el frontal y prefrontal (medialmente), lagrimal (anteriormente), y el palpebral posterior (posteriormente). El palpebral posterior es de menor tamaño que el anterior, de contorno triangular a subrectangular, con un marcado engrosamiento lateral formando un borde convexo, e inclinado ventralmente. Este elemento articula solamente en el postorbital (Fig. 3.67). La superficie ventral de ambos huesos palpebrales presenta unos pequeños forámenes vasculares.

**Frontal.** Es un hueso impar largo ántero-posteriormente, de contorno triangular en vista dorsal, más ancho en su extremo posterior con márgenes laterales convergiendo hacia delante (Fig. 3.62). El frontal contacta con los nasales (anteriormente), prefrontal (ántero-lateralmente), palpebral anterior (lateralmente), postorbital (póstero-lateralmente), parietal (posteriormente), y lateroesfenoides (póstero-ventralmente). Particularmente, dentro de la fosa supratemporal el frontal contacta al lateroesfenoides a través de un procesos acuñado entre el postorbital y parietal (Fig. 3.65).

La sutura frontal-nasal no es transversalmente recta como se describió originalmente (Gasparini et al., 1991; Figs. 1.9A y B), sino más bien es interdigitada, con extremo anterior en forma de “W”, dividido por los nasales (Fig. 3.62). La sutura frontal-postorbital es inclinada, con orientación ántero-lateral hacia póstero-medial. La sutura frontal-parietal está

dispuesta transversalmente, se extiende desde las paredes mediales de la fosa supratemporal y alcanza la superficie dorsal de la tabla craneana, a nivel de la cual es corta látero-medialmente debido a la presencia de una barra sagital dada por la reducción en ancho de los parietales en el área interfenestral de la tabla craneana (Fig. 3.65). El frontal participa en gran medida en el margen ántero-medial de la fenestra supratemporal, acuñándose entre el parietal y el postorbital, hasta alcanzar al lateroesfenoides, y evitando el contacto entre ellos.

La superficie dorsal del frontal está profusamente ornamentada por numerosos pocitos circulares a poligonales, separados por crestas irregulares (Fig. 3.62). Los pocitos marginales son pequeños mientras que los mediales son más grandes y elongados. A nivel del contacto con el postorbital, la superficie dorsal del frontal presenta unos leves abultamientos. El sector medio de la placa interorbital presenta una leve cresta sagital, la cual diverge anteriormente formando un área ligeramente convexa de contorno anterior rectangular, por detrás del contacto frontal-nasal (Fig. 3.65).

La superficie ventral del frontal es lisa (Fig. 3.63). La superficie por encima de la órbita es cóncava y recurvada longitudinalmente, y presenta pequeños forámenes vasculares. La *crista cranii frontalis* está bien desarrollada, es robusta y afilada, delimitando el canal olfatorio (Fig. 3.68). Este canal para el tracto olfatorio es cóncavo y profundo dorso-ventralmente en toda su longitud ántero-posterior. Anteriormente, el canal olfatorio se expande látero-medialmente y presenta unas marcadas depresiones, separadas por una cresta medial, para los bulbos olfatorios. Posteriormente y sobre la *crista cranii*, se apoya la rama anterior del lateroesfenoides.

**Elementos etmoidales osificados.** Como se mencionó en capítulos previos (Capítulo I y II), el neurocráneo crocodiliano carece de elementos etmoidales osificados (ej., Miall, 1878, Reynolds, 1897; Romer, 1956; Klembara, 1991), los cuales están presentes en otros

arcosaurios extintos (ej., algunos dinosaurios) y actuales (aves) (ej., Ali et al., 2008).

En el espécimen MOZ-Pv 4084, la Tomografía Computada reveló elementos etmoidales osificados, de posición ventral y anterior a la superficie ventral del extremo anterior del frontal. Estos elementos se ubican inmediatamente por delante de la depresión para los bulbos olfatorios y entre los pilares prefrontales (Fig. 3.69). Se identifican un elemento impar, mesetmoides, y un elemento par, ectetmoides (*sensu* Gavrilov, 1959). El mesetmoides contacta con el frontal (dorsalmente) y forma un septo delgado y corto ántero-posteriormente cuyo extremo posterior se ubica entre la porción más anterior de los bulbos olfatorios. Los ectetmoides, son pequeños elementos dispuestos simétricamente y laterales al mesetmoides, en el techo de la región posterior de la cavidad nasal. Estos elementos se fusionan al mesetmoides (medialmente) en su extremo anterior. En conjunto, ectetmoides y mesetmoides tienen forma triangular que se proyecta desde la cara ventral del techo craneano hacia el espacio de la cavidad nasal (Fig. 3.69).

Entre el mesetmoides y ectetmoides existe un surco medial dispuesto ántero-posteriormente (Fig. 3.69). Lateral a este surco, cada ectetmoides presenta un pequeño foramen. Este surco y foramen probablemente servirían para el pasaje de ambos nervios craneanos olfatorios (I), las ramas oftálmicas del nervio craneano trigémino ( $V_1$ ), como así también la arteria y vena etmoidal (ej., Sedlmayr, 2002, Sampson y Witmer, 2007).

**Parietal.** En vista dorsal, el parietal es de contorno rectangular, constituye la mayoría de la porción medial de la tabla craneana (Fig. 3.65). Contacta con el frontal (anteriormente), escamoso (póstero-lateralmente), complejo supraoccipital-epióticos (posteriormente), lateroesfenoides y cuadrado (látero-ventralmente).

En la tabla craneana, la superficie dorsal del parietal tiene forma de “T” invertida (trirradiado), con el extremo posterior más ancho que el extremo anterior. Esta superficie se

encuentra ornamentada por pocitos (de sub-circulares a poligonales) y pequeños surcos vermiformes (barra sagital principalmente), los cuales están separados por cresta irregulares. Unos leves abultamientos a nivel del contacto con el escamoso, como así también un reborde en el margen medial de la fenestra supratemporal, contribuyen a la ornamentación del parietal en la tabla craneana. De esta manera, el área central del parietal es levemente deprimida, haciendo que en vista occipital el margen posterior central de la tabla craneana presente una leve concavidad (Fig. 3.66).

La placa interfenestral en la tabla craneana forma una barra sagital, con unas crestas laterales paralelas. Esta barra ocupa un poco menos del 50% del ancho de la fenestra supratemporal externa. El extremo anterior ornamentado del parietal no se expande lateralmente. Dentro de la fosa supratemporal, la *crista cranii parietalis* es muy desarrollada, lisa y cóncava, formando gran parte de la fosa supratemporal. Por debajo del margen medial de la fenestra supratemporal, la *crista cranii* presenta un relativamente marcado surco para la vena tèmpero-orbital (Fig. 3.65).

El parietal contribuye en un tercio al borde posterior de la tabla craneana, y se superpone al complejo supraoccipital-epióticos. Este contacto sutural en forma de “W”, está restringido a la tabla occipital por debajo del borde posterior de la tabla craneana (Fig. 3.66). De este modo, el parietal tiene exposición en la tabla occipital a través de una superficie inclinada póstero-ventralmente, formando un receso entre las crestas del complejo supraoccipital-epióticos.

Internamente, el divertículo parietal está poco desarrollado y restringido al extremo posterior del parietal (Fig. 3.70).

**Postorbital.** En vista dorsal, el postorbital tiene contorno de “reloj de arena”, con borde lateral y anterior en un mismo plano e inclinado oblicuamente hacia la línea media, y una

constricción en su porción central entre la rama anterior y posterior (Fig. 3.65). De este modo, el borde ántero-lateral del postorbital describe una curva sigmoidal. La ornamentación del postorbital consiste en pequeño pocitos circulares y poligonales separados por leves crestas irregulares, un abultamiento a nivel del contacto con el frontal, y un leve surco oblicuo en su porción central.

El postorbital contacta con el frontal (ántero-medialmente), escamoso (posteriormente), palpebral posterior (lateralmente), cuadrado y cuadradoyugal (póstero-ventralmente), yugal (ventralmente), y lateroesfenoides (ventro-medialmente) (Figs. 3.63, 3.64, 3.65 y 3.71). El contacto con el frontal evita el contacto del parietal con el postorbital en el margen ántero-medial de la fenestra supratemporal. El borde ántero-lateral del postorbital presenta un proceso anterior triangular para la articulación del hueso palpebral.

Por debajo de la tabla craneana y en vista lateral, el postorbital es marcadamente cóncavo formando el límite anterior del receso ótico (Fig. 3.71); dorsalmente en esta superficie el postorbital presenta un diminuto foramen para la vena postorbital (*sensu* Porter et al., 2016). El proceso póstero-ventral del postorbital tiene amplio contacto sutural con el cuadradoyugal. El proceso descendente tiene sección transversa triangular y algo desplazado internamente. Un foramen para una ramificación de la vena postorbital abre en la superficie media de la base del proceso descendente. La esquina ventro-medial del postorbital es deprimida para la recepción del proceso capitado del lateroesfenoides (Fig. 3.62). La superficie anterior por debajo del proceso anterior es marcadamente cóncava (que delimita posteriormente la órbita), y presenta unos pequeños forámenes vasculares (vena postorbital *sensu* Porter et al., 2016).

En la esquina anterior de la fenestra supratemporal el postorbital presenta un diminuto foramen para la vena postorbital, que abre en el receso ótico (lateralmente). Forma un marcado reborde en el margen anterior de la fenestra supratemporal interna, y por encima

de esté reborde, un surco estrecho látero-medialmente. Este surco probablemente está relacionado con la arteria y vena t mporo-orbital (*sensu* Porter et al., 2016) (Fig. 3.65).

Como se describi  arriba, el proceso descendente del postorbital es de secci n triangular, y cada v rtice del  ngulo est  determinado por una cresta. Una cresta lateral separa la cavidad orbitaria del receso  tico, una cresta posterior forma el margen de la fenestra infratemporal, y una cresta medial separa la cavidad orbitaria de la fosa temporal.

**Escamoso.** Dorsalmente, el escamoso tiene forma trirradiada como una “Y” (Fig. 3.65). Contacta con el postorbital (anteriormente), parietal (medialmente), cuadrado (ventralmente), complejo supraoccipital-epi ticos (p stero-medialmente), y complejo exoccipital-opist tico (p stero-ventralmente) (Figs. 3.65, 3.66 y 3.71).

La superficie dorsal del escamoso est  ornamentada por numerosos pocitos irregulares separados por crestas (Fig. 3.65). Lateralmente, presenta un marcado reborde ornamentado que se extiende sobre su proceso p stero-lateral (Figs. 3.64 y 3.71). Posterior a la fenestra supratemporal y paralelo al contacto sutural con el parietal, el escamoso presenta un estrecho surco probablemente para la arteria y vena t mporo-orbital (Fig. 3.65).

Dentro de la fosa supratemporal, la superficie del escamoso es marcadamente c ncava contribuyendo a la pared posterior de dicha fosa (Fig. 3.65). En este nivel, el escamoso delimita lateralmente el foramen t mporo-orbital. En la tabla occipital, el escamoso forma el margen dorsal de la fenestra post-temporal, en igual proporci n al parietal (50%), y un incipiente receso lateral a la fenestra post-temporal (Fig. 3.66). La l mina descendente posterior del escamoso es marcadamente c ncava, para la inserci n de musculatura cervical y mandibular (ej., Cleuren y De Vree, 2000). Esta l mina descendente se extiende sobre el proceso paraoccipital longitudinalmente.

El proceso p stero-lateral del escamoso es tan largo como la rama anterior, y est 

inclinado hacia abajo formando un ángulo de 45° con respecto a la tabla craneana (Fig. 3.64). Un leve surco separa el abultamiento dorsal del borde marginal del proceso pósterolateral. Este surco se extiende hacia delante confluyendo con el surco longitudinal para el opérculo auricular. El borde del proceso pósterolateral forma una definida cresta marginal, la cual tiene un recorrido sigmoidal (Fig. 3.71). El extremo distal del proceso es convexo. La lámina ventral del proceso pósterolateral está desarrollada y ligeramente curvada lateralmente.

Ventralmente, el escamoso presenta una depresión longitudinal que constituye el techo del receso ótico (Fig. 3.71). Este receso se extiende hacia atrás por debajo del proceso pósterolateral el cual es abierto distalmente. Por encima de la abertura ótica, la superficie ventral del escamoso presenta una leve tuberosidad, probablemente para la musculatura que controla la apertura y cierre del opérculo auricular. La lámina ventral del proceso pósterolateral junto con el cuadrado, cierran posteriormente el receso ótico.

**Complejo supraoccipital-epióticos.** Expuesto externamente en la tabla occipital, y tiene contorno triangular con dos hendiduras en su margen dorsal (Fig. 3.66). Su superficie es amplia y ocupa aproximadamente el 50% del ancho de la tabla occipital por encima del foramen magnum. El complejo supraoccipital-epióticos contacta con el parietal (ántero-dorsalmente), escamoso (dorso-lateralmente), y complejo exoccipital-opistótico (lateral y ventralmente). El contacto sutural con el parietal es particularmente en forma de “W” y restringido a la tabla occipital por debajo del borde posterior de la tabla craneana.

Este complejo delimita ventralmente la fenestra post-temporal (Fig. 3.66). Los procesos post-occipitales están poco desarrollados y levemente dirigidos hacia atrás. En la superficie expuesta del complejo supraoccipital-epióticos, desde cada proceso post-occipital se dispone una cresta oblicuamente hasta la línea media (ventralmente) pero sin llegar a

tocarse. Esta cresta delimita lateralmente una pequeña pero marcada fosa dispuesta a ambos lados de la cresta media. De este modo, la cresta media del complejo supraoccipital-epiótico es muy marcada. Estas crestas y fosas están restringidas a la mitad dorsal de la superficie expuesta del complejo.

Internamente, el divertículo intertimpánico está poco desarrollado ántero-posteriormente y es continuo entre la cavidad timpánica de un lado y del otro (Fig. 3.72).

**Complejo exoccipital-opistótico.** Es amplio tanto dorso-ventralmente como látero-medialmente (Fig. 3.66). El complejo exoccipital-opistótico contacta con el complejo supraoccipital-epiótico (dorso-medialmente), escamoso (anterior y dorso-lateralmente), cuadrado (anterior y látero-ventralmente), basiesfenoides (ventro-medialmente), basioccipital y su simétrico (medialmente). El contacto con su simétrico ocurre a través de una corta sutura por encima del foramen magnum. Medialmente, el complejo exoccipital-opistótico delimita gran parte del foramen magnum.

La superficie expuesta del complejo exoccipital-opistótico está dividida en dos (dorsal y ventral) por una cresta horizontal (Fig. 3.66). Estas superficies son cóncavas, la dorsal está orientada posteriormente mientras que la ventral está orientada póstero-ventralmente. Esta cresta horizontal se extiende látero-medialmente entre los procesos paraoccipitales, y presenta una pequeña tuberosidad bien marcada (dirigida hacia atrás) por encima del foramen magnum, y que coincide con el contacto sutural entre los complejos exoccipital-opistótico, para la articulación del proatlas (Fig. 3.73).

El proceso paraoccipital no se ha preservado de manera completa en su extremo distal (Figs. 3.66 y 3.73). Este proceso es alto dorso-ventralmente, y algo inclinado con su superficie dirigida ventro-medialmente. Por debajo del proceso paraoccipital izquierdo se ha preservado un foramen cráneo-cuadrado pequeño y estrecho dorso-ventralmente (Fig.

3.73). Externamente, este foramen está delimitado de manera completa por el complejo exoccipital-opistótico.

Lateral al cóndilo occipital se reconocen cuatro forámenes neurovasculares, los cuales se aprecian mejor del lado izquierdo de la tabla occipital, y que corresponden al foramen metótico (para los nervios craneanos IX, X, XI), forámenes para las ramas del nervio craneano hipogloso ( $XII_1$  y  $XII_2$ ), y el foramen carotideo posterior (Fig. 3.73). Un foramen medial corresponde al pasaje para la rama posterior del nervio craneano hipogloso ( $XII_2$ ), otro más pequeño y de posición lateral al precedente corresponde al pasaje de la rama anterior del nervio craneano hipogloso ( $XII_1$ ); estos dos forámenes tienen disposición ántero-posterior. Lateral a estos se disponen dos forámenes circulares de igual tamaño pero mayor a los dos precedentes, y tienen disposición oblicua dorso-ventral. El dorsal corresponde al foramen metótico, mientras que el ventral corresponde al foramen carotideo posterior. Estos dos últimos forámenes se encuentran muy próximos entre sí, pero separados en una distancia igual a su diámetro, y ubicados a nivel entre el foramen magnum y el cóndilo occipital. Dentro del foramen metótico no se reconocen divisiones por relleno de sedimento.

La *crista tuberalis* del complejo exoccipital-opistótico y la *crista pseudotuberalis* del cuadrado coinciden en toda su longitud látero-medial, y forman una cresta afilada que separa la tabla occipital de la pared lateral del neurocráneo (Fig. 3.73). Esta cresta también constituye el margen ventro-lateral de la tabla occipital. La rama ventral del complejo exoccipital-opistótico presenta una protuberancia bien marcada en su extremo más ventral que forma parte de la tuberosidad basal. Por encima de esta protuberancia se encuentra el surco para la arteria carótida interna hacia el foramen carotideo posterior. Este surco está delimitado medialmente por una marcada cresta que se extienden desde la tuberosidad basal hasta la pared del foramen carotideo. La sutura con el basioccipital describe una “N” estirada

(Fig. 3.73).

**Basioccipital.** Particularmente está inclinado y orientado póstero-ventralmente (Figs. 3.66 y 3.74). El basioccipital contacta con el complejo exoccipital-opistótico (lateralmente), basiesfenoides (anteriormente), y forma una pequeña parte del margen ventral del foramen magnum; el contacto sutural con el basiesfenoides es amplio (látero-medialmente) y fuertemente interdigitado (principalmente en la porción medial) (Figs. 3.66 y 3.73).

El basioccipital forma la mayor parte del cóndilo occipital, en un 75 % aproximadamente (Fig. 3.66). Este cóndilo presenta en su mitad dorsal un surco con una pequeña depresión circular superficial, está inclinado y dirigido póstero-ventralmente. La superficie expuesta de la placa basioccipital es cóncava (Fig. 3.75). La placa basioccipital se expande ventro-lateralmente, de modo que el contacto sutural con el complejo exoccipital-opistótico está orientado oblicuamente pero con una indentación lateral (Fig. 3.73).

La tuberosidad basal es muy poco desarrollada, mientras que la cresta media es ligeramente marcada (Figs. 3.66, 3.73 y 3.75). El margen ventral de la placa basioccipital describe una “W” abierta, con una escotadura medial para el foramen de Eustaquio medio. La cresta media se extiende desde esta hendidura hasta un punto medio de la altura de la placa basioccipital. Por encima de la cresta se encuentra el pequeño foramen subcondilar.

Internamente en la placa basioccipital, el divertículo basioccipital (*sensu* Dufeu y Witmer, 2015) está poco desarrollado y presenta una disposición dorsal (Fig. 3.74)

**Lateroesfenoides.** El lateroesfenoides está mejor expuesto en el lado derecho (Fig. 3.76). Contacta con el frontal (ántero-dorsalmente), postorbital (látero-dorsalmente), parietal (dorsalmente), cuadrado (posteriormente), pterigoides (ventralmente), basiesfenoides

(ventro-medialmente), y con su simétrico (medialmente). El lateroesfenoides en *Lomasuchus* es amplio látero-medialmente, con una ligera concavidad en su superficie externa anterior.

El proceso rostral de la rama anterior del lateroesfenoides está fracturado, pero habría sido corto ántero-posteriormente y con base ancha látero-medialmente, delimitando con su simétrico el pasaje para el tracto olfatorio (Fig. 3.76). El proceso capitado tiene contorno triangular y se acuña en la superficie ventral del postorbital (entre la rama anterior y la cresta del proceso descendente). El proceso postorbitario está bien desarrollado lateralmente. La rama posterior presenta un puente caudal para la rama supraorbitaria del nervio craneano trigémino ( $V_{so}$ ). El foramen para la rama  $V_{so}$  está completamente delimitado por el lateroesfenoides. La posición de este foramen es equidistante a la sutura lateroesfenoides-cuadrado y la fosa del nervio trigémino; este foramen se encuentra anterior a esa sutura y por encima de esa fosa. La sutura interdigitada cuadrado-lateroesfenoides corre levemente de manera oblicua en la fosa temporal.

La rama ventral presenta un puente lateral del lateroesfenoides, el cual contacta ventralmente con el pterigoides y delimita lateralmente el pasaje para la rama oftálmica del nervio craneano trigémino ( $V_1$ ) (Fig. 3.76). En vista lateral, este puente tiene contorno en forma de reloj de arena y es relativamente ancho, abarcando más del 50 % del ancho de la fosa del nervio craneano trigémino. En vista anterior, el foramen para la rama  $V_1$  tiene contorno oval.

La fosa del nervio craneano trigémino es relativamente pequeña, de contorno en forma de gota con eje mayor orientado de manera oblicua látero-medialmente (Fig. 3.76). Su margen es continuo, no presenta división para las ramas maxilar ( $V_2$ ) y mandibular ( $V_3$ ) del nervio craneano trigémino. Por delante de la salida de la rama  $V_1$  se encuentra un pequeño foramen para el nervio craneano oculomotor (III), y dorsal a este (un poco

desplazado medialmente) se ubica el foramen para el nervio craneano troclear (IV) (mejor preservado). El foramen para el tracto óptico (II) tiene contorno semicircular, delimitado a ambos lados por una cresta a modo de reborde, de igual tamaño al ancho látero-medial de la fosa del trigémino, y se ubica por debajo del contacto medial entre lateroesfenoides. Este contacto sutural es amplio dorso-ventralmente e interdigitado.

En el cuerpo del lateroesfenoides, la cresta cotilar y la cresta tensor confluyen en una cresta témporo-orbital, la cual se extiende dorsalmente sobre el proceso postorbital (Fig. 3.76). La cresta que corre oblicuamente desde el margen dorsal del foramen de la rama  $V_{so}$  corresponde a la cresta cotilar. La cresta que se origina en el margen medial del puente lateral del lateroesfenoides corresponde a la cresta tensor. Ambas crestas convergen en la región lateral del foramen IV.

Internamente, el lateroesfenoides de *Lomasuchus* no está invadido por el divertículo proótico (*sensu* Dufeu y Witmer, 2015).

**Proótico.** Del lado derecho, en la fosa del trigémino se reconocen pequeños fragmentos del proótico (Fig. 3.76). Está cubierto por el cuadrado (póstero-lateralmente). La pared lateral del proótico está modestamente afectada por la cavidad timpánica.

**Basiesfenoides.** Está expuesto en el basicráneo y el margen ventral de la tabla occipital, tiene morfología triangular en forma “V”, es comprimido ántero-posteriormente entre el basioccipital y los pterigoides, pero es amplio látero-medialmente (Figs. 3.63, 3.66, 3.73 y 3.75). El basiesfenoides está expuesto mayormente en vista occipital como una continuación ventral de la tabla occipital. Dispuesto de manera oblicua, dirigido póstero-ventralmente, acompañando la inclinación de la porción ventral de la tabla occipital (Fig. 3.74).

El basiesfenoides contacta los pterigoides (anteriormente), lateroesfenoides (ántero-

dorsalmente), cuadrado y complejo exoccipital-opistótico (lateralmente), y basioccipital (posteriormente) (Figs. 3.66, 3.73 y 3.75). Contacta ampliamente con el pterigoides, el cual cubre completamente la pared lateral del basiesfenoides (Fig. 3.76). El contacto con el basioccipital está dispuesto látero-medialmente en gran manera. Un estrecho proceso del basiesfenoides se acuña entre el cuadrado y complejo exoccipital-opistótico, lateralmente (Fig. 3.73).

Por delante del foramen de la rama oftálmica del nervio craneano trigémino ( $V_1$ ) delimitado por el puente lateral del lateroesfenoides, y por debajo del foramen del nervio craneano oculomotor (III), se observa un diminuto foramen para el nervio craneano abducens (VI) en la pared ántero-lateral del basiesfenoides, la cual está expuesta en la pared lateral del neurocráneo entre el lateroesfenoides y el pterigoides (Fig. 3.76). Por delante del foramen para el nervio craneano VI se observa un foramen para la arteria orbital (*sensu* Porter et al., 2016). En esta región, la pared del basiesfenoides converge anteriormente en el rostro basiesfenoidal, del cual se preservó la base. La base del rostro basiesfenoidal comprende desde el margen ventral del foramen del tracto óptico (II) hasta el contacto medial con el pterigoides, donde está ligeramente separado de este elemento por un pequeño espacio.

La lámina ventral del basiesfenoides, ántero-ventral al foramen de Eustaquio medio, presenta una superficie cóncava (Figs. 3.73 y 3.75). Junto con el pterigoides, esta superficie cóncava del basiesfenoides forma un amplio receso (dorso-ventral) dirigido póstero-ventralmente. El foramen de Eustaquio medio está contenido mayormente en el basiesfenoides. Los forámenes de Eustaquio laterales son alargados, muy comprimidos ántero-posteriormente y contenidos mayormente en los delgados procesos laterales del basiesfenoides. Estos forámenes también están delimitados por el complejo exoccipital-opistótico, lateralmente. Con respecto al foramen medio, los forámenes de Eustaquio

laterales están un poco desplazados posterior y dorsalmente. En vista lateral, el foramen de Eustaquio lateral es visible por detrás de la cresta B del cuadrado (Fig. 3.76).

Una par de crestas superficiales se disponen sobre la superficie expuesta de la lámina ventral del basiesfenoides (Figs. 3.66 y 3.73). Una cresta oblicua se extiende desde el margen lateral de la lámina ventral hasta el margen anterior del foramen de Eustaquio lateral; a nivel de este foramen esta cresta se hace más marcada y afilada. De posición dorsal a la precedente, una cresta se dispone mayormente látero-medialmente y extiende desde el foramen de Eustaquio lateral hasta el receso del foramen de Eustaquio medio.

Internamente, el divertículo basiesfenoidal está poco desarrollado, reducido a canales laterales (Fig. 3.77).

**Cuadrado.** Solo se ha preservado la parte proximal de ambos cuadrados, faltando la rama articular (Figs. 3.64, 3.66 y 3.73). En ambos cuadrados, la sección expuesta por fractura tiene contorno triangular (Fig. 3.75). El cuadrado contacta con el escamoso (dorsalmente), cuadradoyugal (lateralmente), complejo exoccipital-opistótico (posteriormente), parietal (dorso-medialmente), lateroesfenoides y proótico (medialmente), pterigoides y basiesfenoides (ventro-medialmente) (Figs. 3.64, 3.66, 3.73, 3.75 y 3.76).

En la región orbito-temporal, el contacto sutural cuadrado-lateroesfenoides se origina en la esquina posterior de la fosa del trigémino (Fig. 3.76). Por debajo de esta esquina, el cuadrado constituye el margen posterior de dicha fosa. Más ventralmente, el proceso pterigoideo de contorno triangular, contacta el pterigoides. Una afilada cresta se extiende desde el margen póstero-lateral del cuello pterigoideo hasta la superficie ventral del cuerpo del cuadrado, describiendo una curvatura paralela al contacto cuadrado-complejo exoccipital-opistótico; la curvatura coincide con el margen dorsal de la fosa pterigoidea. Esta cresta afilada correspondería a la cresta B de Iordansky (1964) (Figs. 3.73, 3.75 y 3.76).

Posterior a la cresta B, el cuadrado forma una *cresta pseudotuberalis* la cual junto con la *cresta tuberalis* del complejo exoccipital-opistótico coinciden en toda su longitud, y en conjunto constituyen una cresta que forma el margen ventro-lateral de la tabla occipital (Fig. 3.73). Esta cresta describe una curvatura dirigida póstero-lateralmente originándose en el contacto con el basioccipital-basiesfenoides.

Paralelo al margen posterior de la fenestra infratemporal, y adyacente al contacto sutural con el cuadradoyugal, el cuadrado presenta una cresta bien marcada que correspondería a la cresta A de Iordansky (1964) (Fig. 3.75). Perpendicularmente, entre esta cresta y la fosa del trigémino se dispone una cresta marcada, que corresponde a una ramificación de la primera (A'). En la superficie ventral del extremo distal del cuadrado, las crestas A y B paralelamente delimitan una concavidad a modo de surco para el *M. adductor mandibulae posterior* (Holliday y Witmer, 2007) (Figs. 3.72 y 3.76).

En la región ótica, el receso ótico es elongado ántero-posteriormente, y la abertura ótica es de contorno romboidal (Fig. 3.71). La incisura ótica del proceso ántero-dorsal del cuadrado describe un ángulo recto más que una curvatura. La fosa periótica es bien marcada y en forma de “boomerang”, con un foramen sifoneal relativamente pequeño y adyacente a la cresta que separa la fosa de la superficie más anterior y lateral. Adicionalmente, el proceso ántero-dorsal del cuadrado presenta una incisura bien marcada ventral a la abertura ótica, y por debajo del pasaje cráneo-cuadrado.

Dorsal a la abertura ótica, el proceso ótico es relativamente corto (Fig. 3.71). Posteriormente, el proceso ántero-dorsal del cuadrado presenta una proyección dorsal a modo de una amplia lámina, la cual correspondería a la cresta ótica muy desarrollada. Esta lámina se curva dentro de la abertura ótica, ahusándose medialmente donde divide la cavidad timpánica (Fig. 3.72B). Entre esta lámina y la incisura ventral queda delimitada una abertura en forma de corazón por donde pasaría la columela hacia la fenestra ovalis del oído

interno (Fig. 3.71). Dorsal y posterior a la incisura ventral, se observa la abertura del pasaje cráneo-cuadrado que está contenido y desplazado dorsalmente por la proyección pósterodorsal del cuadrado. El pasaje cráneo-cuadrado desemboca sobre la lámina recurvada. Desde el nivel de la abertura anterior del pasaje cráneo-cuadrado, se extiende de manera oblicua látero-medialmente la sutura cuadrado-escamoso; un surco superficial acompaña ese contacto sutural.

Internamente, el divertículo cuadrado está modestamente desarrollado, y la cavidad timpánica está particularmente dividida por la lámina del cuadrado como se mencionó previamente (Figs. 3.70B y 3.72).

### 3.1.2.5b. Endocráneo

**Encéfalo y nervios craneanos.** El molde endocraneano del espécimen holotipo de *L. palpebrosus* (MOZ-Pv 408; que corresponde a un individuo adulto de tamaño medio) fue reconstruido digitalmente de manera completa, y presenta una leve deformación con una torsión lateral (Fig. 3.78). Se reconocen las regiones del encéfalo anterior (incluyendo al tracto olfatorio), medio, posterior, los diferentes nervios craneanos (IV, V, VI, VII, IX, X, XI y XII) y el tracto óptico (II); debido a diminuto calibre del nervio craneano III (oculomotor) no fue posible su reconstrucción. El encéfalo es largo ántero-posteriormente, y de morfología sigmoidal en vista lateral (Fig. 3.78). Los ángulos entre las tres regiones son poco marcados, 147° entre encéfalo anterior y medio, y 154° entre encéfalo medio y posterior, ver Tabla 3.3).

Los bulbos olfatorios están bien desarrollado, principalmente de manera longitudinal (ántero-posteriormente). Estos bulbos son de contorno oval, divididos en la línea media anteriormente. El tracto olfatorio es largo ántero-posteriormente y alto dorso-ventralmente, desarrollado a modo de una barra cilíndrica, y presenta una sutil inclinación ventral,

formando un ángulo de 2° con respecto a la tabla craneana. La base del tracto olfatorio es amplia y alargada ántero-posteriormente, a modo de un cilindro (Fig. 3.78C).

Los hemisferios cerebrales están bien desarrollados látero-medialmente, pero presentan poco desarrollo dorso-ventral (Fig. 3.78). En vista dorsal, los hemisferios cerebrales son lateralmente redondeados y bien marcados, y con margen lateral levemente asimétrico (margen póstero-lateral más marcado). En vista lateral, los hemisferios cerebrales no presentan una inclinación póstero-ventral (Fig. 3.78C). El ancho del nivel de los hemisferios cerebrales es considerablemente amplio con respecto a la región post-cerebral.

En la línea media y ántero-ventral a los hemisferios cerebrales, las salidas del tracto olfatorio y del tracto óptico (II) están separadas por una superficie sub-horizontal amplia ántero-posteriormente (Fig. 3.78C). El tracto óptico (II) es algo comprimido dorso-ventralmente, lateral a este se reconoce el pequeño nervio craneano troclear (IV), el cual corre por debajo de los hemisferios cerebrales. En el piso del molde endocraneano, la pituitaria se ubica póstero-ventral a los hemisferios cerebrales y por detrás del tracto óptico (II). Es poco desarrollada dorso-ventralmente como ántero-posteriormente, de morfología oval, y dispuesta mayormente de manera sub-horizontal (Figs. 3.78B y C).

Posterior a los hemisferios cerebrales, la región del encéfalo medio presenta una marcada constricción látero-medial (Fig. 3.78A). Esto indicaría poco desarrollo lateral de los lóbulos ópticos. La región del encéfalo posterior es bien desarrollada dorso-ventralmente pero con poco desarrollo látero-medial. El nervio craneano trigémino (V) es relativamente corto látero-medialmente, con un ganglio bien desarrollado distalmente a modo de copa; de modo que este ganglio está muy próximo a la pared interna del neurocráneo. Del ensanchado ganglio del trigémino se extiende la rama oftálmica (V<sub>1</sub>) (ántero-medialmente), la cual es

relativamente corta ántero-posteriormente. No se reconocen división para las ramas maxilar ( $V_2$ ) y mandibular ( $V_3$ ) del nervio craneano trigémimo.

Medial al nervio craneano V y por detrás de la pituitaria, se extiende desde la médula oblonga el nervio craneano abducens (VI). Posterior al nervio craneano V se reconoce el nervio craneano facial (VII). Los nervios craneanos glossofaríngeo (IX), vago (X), y accesorio (XI), fueron reconstruidos parcialmente, incluyendo su porción distal; la misma también comprende la rama timpánica del nervio craneano glossofaríngeo ( $IX_{ti}$ ), que está dispuesta oblicuamente y orientada ántero-dorsalmente (Fig. 3.78). Más posteriormente, las ramas del nervio craneano hipogloso ( $XII_1$  y  $XII_2$ ), están separadas una de otra y dispuestas ántero-posteriormente. Estas ramas corren paralelas entre sí y son largas látero-medialmente.

La depresión vestibular es de contorno triangular en vista lateral y dorsal, y es poco profunda látero-medialmente (Fig. 3.78). La región del cerebelo presenta un flóculo del cerebelo poco desarrollado en la pared anterior de la depresión vestibular; este flóculo es más marcado y diferenciado en el lado derecho (Fig. 3.78A). La región de la médula oblonga es alta dorso-ventralmente (Fig. 3.78C). Esto es debido a un seno venoso longitudinal dorsal y ventral bien desarrollado. La región medular es comprimida dorso-ventralmente; esto debido en gran parte por la torsión látero-medial del neurocráneo.

El seno venoso longitudinal dorsal describe una leve pero amplia convexidad ántero-posteriormente por encima de los hemisferios cerebrales, a modo de leve abultamiento (Fig. 3.78A). La concavidad por detrás de los hemisferios cerebrales es poco profunda y corta ántero-posteriormente. Como se mencionó previamente, en la región de la médula oblonga el seno venoso longitudinal dorsal está protruido hacia arriba (Fig. 3.78C). La convexidad del seno venoso longitudinal ventral es poco marcada pero amplia ántero-posteriormente.

**Oído interno.** El oído interno fue reconstruido parcialmente, en mayor medida el canal semicircular posterior en ambos lados y la *crus commune* del lado izquierdo (Fig. 3.78). La *crus commune* es relativamente alta dorso-ventralmente y de forma columnar. El espacio entre el laberinto y la depresión vestibular demuestra que las paredes de la cápsula ótica están completamente osificadas. Tanto en vista dorsal como lateral, el laberinto es de contorno triangular piramidal. El canal semicircular posterior es relativamente corto, de contorno triangular, y forma un ángulo de 40° con el plano sagital (ver Tabla 3.3).

**Arteria carótida cerebral.** Distalmente, la arteria carótida cerebral corre paralela a los nervios craneanos IX – XI. Este recorrido distal es oblicuo y está dirigido hacia delante dorso-medialmente para curvarse levemente paralelo al plano sagital a nivel del oído interno (Fig. 3.78). Anterior a ese nivel, en el lado derecho la arteria carótida presenta una discontinuidad en su recorrido, mientras que en el lado izquierdo fue reconstruida en todo su recorrido intracraneano; esto debido probablemente a la torsión látero-medial del neurocráneo. Mas anteriormente, la arteria carótida cerebral se curva ventro-medialmente, donde converge con su simétrica, pero nunca llegan a tocarse en la línea media, hasta desembocar en la pituitaria. Por delante de pituitaria y ventral al tracto óptico (II), la arteria carótida cerebral se extiende ántero-posteriormente con su simétrica de manera paralela en el espacio interorbital, donde recibe el nombre de arteria orbital (*sensu* Porter et al., 2016).

**Comentarios.** *L. palpebrosus* comprende el primer peirosáurido mejor conocido a partir de un cráneo relativamente completo en todo el mundo (Gasparini et al., 1991). Después de su descripción original, no se han llevado a cabo estudios sobre la anatomía y de este taxón, por lo cual muchos aspectos sobre su paleobiología permanecen sin estudiar (ej., dentición, musculatura, postcráneo). No obstante, hallazgo de especímenes más completos de

*Lomasuchus* ayudarán bastante a la comprensión de su paleobiología.

Esta descripción del neurocráneo de *Lomasuchus* es la más completa y detallada hasta el momento. Se describe y figura por primera vez la pared lateral del neurocráneo, con todos sus forámenes neurovasculares. También se provee una interpretación más completa de los elementos del neurocráneo, sus recesos, y suturas entre los mismos. La neumaticidad del neurocráneo de *Lomasuchus* no fue mencionada previamente. Además, en esta descripción se menciona por primera vez elementos etmoidales osificados en *Crocodylomorpha*. Sin embargo, otras regiones del cráneo permanecen sin una descripción más exhaustiva (ej., cavidad nasal, paladar).

Se presentó un diagnóstico revisada de *L. palpebrosus*, considerándolo como un taxón válido de *Peirosauridae*.

---

*Gasparinisuchus* Martinelli, Sertich, Garrido y Pradeiro, 2012**3.1.2.6. *Gasparinisuchus peirosauroides*** Martinelli, Sertich, Garrido y Pradeiro, 2012

**Holotipo.** MOZ-Pv 1750, cráneo y mandíbulas inferiores parcialmente preservadas (Fig. 3.79), con varios elementos postcraneanos asociados (no descriptos). Originalmente referidos a *Peirosaurus tormini* de Brasil (Gasparini, 1982; Gasparini et al., 1991). El espécimen MOZ-Pv 1750 ha preservado el molde endocraneano (ver más adelante).

**Material referido.** PV-CR IDC-12, premaxilar y maxilar derecho en articulación, dientes aislados, y parte del esqueleto postcraneano (originalmente de manera tentativa referido a *P. tormini*; Pradeiro et al., 2009).

**Procedencia geográfica y cronoestratigráfica.** El espécimen holotipo MOZ-Pv 1750 proviene de la localidad Loma de La Lata, Pozo LLL-18 (Yacimiento Petrolíferos Fiscales), Embalse Cerros Colorados, Lago Los Barreales, provincia del Neuquén, Argentina (Fig. 2.1). Este espécimen procede de niveles de la Formación Bajo de la Carpa, Subgrupo Río Colorado, Grupo Neuquén (Fig. 2.3). Edad Santoniano (86 – 83 Ma.). El espécimen PV-CR IDC-12 fue colectado del área Cañadón Amarillo, sur de Malargüe, provincia de Mendoza, Argentina. Proviene de niveles de la Formación Anacleto, Subgrupo Río Colorado, Grupo Neuquén. Edad Campaniano Inferior a Medio (83 – 74 Ma.).

**Diagnosis enmendada** (modificada de Martinelli et al., 2012; \*autoapomorfia, \*\* nueva autoapomorfia). Hocico casi tan ancho como la región temporal. Porción facial del premaxilar ántero-posteriormente corta. Surco lateral superficial en la sutura premaxilar-maxilar para recepción del hipertrofiado cuarto diente mandibular. Gran borde alveolar

convexo del maxilar a nivel del tercer diente hipertrofiado. Borde alveolar levemente convexo a nivel del octavo y noveno diente. Ausencia de fenestra anteorbitaria\*. Nasal ántero-posteriormente largo, ocupando el 50% de la longitud craneana. Ausencia de contacto entre nasal y lagrimal. Basiesfenoides y basioccipital bien expuestos en vista ventral. *Crista cranii parietalis* muy desarrollada, con proceso anterior acuñado entre frontal y lateroesfenoides\*\*. Sutura fronto-parietal muy por detrás del margen anterior de la fenestra supratemporal. Rama ventral del complejo exoccipital-opistótico con una depresión subcircular que forma parte de la tuberosidad basal. Foramen de Eustaquio lateral visible lateralmente. Borde alveolar de la mandíbula festoneado a nivel del cuarto (hipertrofiado) y tercer diente. Sínfisis mandibular extendida posteriormente al nivel del octavo diente. Esplénial ocupando aproximadamente el 20 % de la longitud sinfiseal en vista dorsal. Cinco dientes premaxilares y al menos catorce dientes maxilares. Dieciocho dientes mandibulares. Moderado grado de variación de la morfología dentaria a lo largo de la hilera de dientes.

### 3.1.2.6a. Osteología

**Morfología general del neurocráneo.** La preservación del neurocráneo no es completa ni su preparación es de la mejor, presenta muchas fracturas que hace difícil seguir algunas suturas, y algunos fragmentos están pegados un poco desplazados de su posición original (Figs. 3.80, 3.81 y 3.82). No se han preservado por completo el contorno de las fenestras supratemporales, ni de las órbitas, ni de las fenestras infratemporales. La superficie dorsal del neurocráneo es sub-horizontal, continua con la superficie dorsal del hocico, y ornamentada (Fig. 3.80). A juzgar por la longitud craneana y la ornamentación, este espécimen correspondería a un individuo adulto de mediano tamaño (ver Tabla 2.2).

La **órbita** está levemente lateralizada, y es de tamaño similar a la fenestra supratemporal externa (Fig. 3.80). Del lado derecho, se ha preservado parte del margen

delimitado por el frontal, prefrontal, lagrimal, y yugal. La **tabla craneana** esta pobremente preservada. Solo se preservó parte del frontal y de la placa interfenestral (parietal), como así también parte del escamoso derecho, y un pequeño fragmento del postorbital derecho. El ancho máximo de la tabla craneana (a nivel de los escamosos) es mayor al ancho de la base del hocico. La ornamentación de la tabla craneana consiste de pequeños pocitos sub-circulares separados por crestas.

La **fenestra supratemporal externa** se ha preservado parcialmente en el lado derecho, carece del margen ántero-lateral (Fig. 3.80). Esta fenestra es de contorno oval, de tamaño similar al de la órbita. Se preserva el margen de la fenestra formado por el frontal, parietal y escamoso. La pared posterior de la fosa supratemporal es cóncava y lisa, con una inclinación dirigida ántero-dorsalmente. Esta fosa es ancha látero-medialmente y corta ántero-posteriormente; el ancho es el doble que largo. El margen anterior de la fenestra supratemporal externa está muy por delante de la sutura fronto-parietal. La **fenestra supratemporal interna** solo preserva su margen medial y posterior, es de menor tamaño, de contorno oval, delimitada por los mismos elementos que la fenestra supratemporal externa, ocupando la mitad anterior del piso de la fosa supratemporal.

En la pared posterior de la fosa supratemporal se observa el **foramen témporo-orbital**, el cual es relativamente pequeño, de contorno oval y dirigido dorsalmente (Fig. 3.80). Debido a lo fracturado de esta región no se puede determinar si este foramen se encuentra en un receso. El foramen témporo-orbital se dispone entre la sutura parietal-escamoso, y estos elementos forman sus márgenes en igual proporción.

La **tabla occipital** de *Gasparinisuchus* esta pobremente preservada (solo se preserva su porción lateral derecha y ventral), y presenta fracturas expuestas (Fig. 3.83). Sin embargo, se observa una cresta horizontal (dorsal al foramen magnum) que divide la tabla occipital en dos superficies. La parte preservada de la superficie dorsal es levemente cóncava,

dispuesta de manera vertical. La superficie ventral está muy fracturada, un pequeño fragmento ligeramente cóncavo permite inferir que esta superficie habría sido cóncava e inclinada, orientada póstero-ventralmente. La descripción del **foramen magnum** se basa en el molde preservado. Esta abertura es de contorno oval, con el eje látero-medial de mayor longitud. Sus márgenes lo forman los complejos exoccipital-opistótico y basioccipital; aunque no se puede determinar si el supraoccipital participa de este margen.

El **cóndilo occipital** es amplio, un poco más ancho que el foramen magnum (Fig. 3.83). Formado por los complejos exoccipital-opistótico (lateralmente) y basioccipital (ventralmente), este último en mayor proporción (más del 50 %). Este cóndilo está dirigido póstero-ventralmente acompañando la inclinación de la superficie ventral de la tabla occipital. El cóndilo occipital presenta un leve surco sagital con una pequeña depresión circular de posición dorsal.

La **fenestra post-temporal** está expuesta a nivel del borde posterior de la tabla craneana, es ancha látero-medialmente y comprimida dorso-ventralmente (Figs. 3.83 y 3.84). No se preservó su margen dorsal y no se puede determinar si esta fenestra abre en un receso. Se preservó el margen ventral formado en gran medida por el complejo supraoccipital-epióticos, escamoso y parietal.

No es posible determinar la extensión ántero-posterior del **receso ótico**, el cual está techado ampliamente por el escamoso (Fig. 3.82). Tampoco es posible determinar la morfología y exposición de la **fosa pterigoidea** (Fig. 3.83).

**Huesos Palpebrales.** Se preservó gran parte de del palpebral anterior izquierdo, aunque le faltan sus extremos, y está dislocado dentro de la órbita (Fig. 3.80). Este palpebral tiene morfología triangular, con superficie dorsal convexa y superficie ventral cóncava. La superficie dorsal está ornamentada con pequeño agujeros sub-circulares.

**Frontal.** Es hueso largo ántero-posteriormente, con extremo posterior más ancho látero-medialmente (Fig. 3.80). La placa interorbital está fracturada, por lo que el margen dorsal de la órbita no está preservado. El frontal de *Gasparinisuchus* contacta con los nasales (anteriormente), prefrontales (lateralmente), postorbital (póstero-lateralmente), parietal (posteriormente), y lateroesfenoides (póstero-ventralmente) (Figs. 3.80 y 3.82). El extremo anterior del frontal tiene un contacto sutural frontal-nasal en forma de “W”, mientras que el contacto sutural frontal-parietal es interdigitado y dispuesto látero-medialmente de manera recta; esto último sobre una barra sagital (Fig. 3.84).

La superficie dorsal del frontal es ornamentada pero no presenta una cresta sagital, y es plana ántero-posteriormente (Figs. 3.80 y 3.84). La superficie ventral del frontal está cubierta por sedimento, pero por fractura y el molde del tracto olfatorio se observa que tiene una *crista cranii* bien desarrollada delimitando un surco para dicho tracto. Posteriormente, la superficie ventral del frontal es cóncava ampliamente para los hemisferios cerebrales (Fig. 3.85)

**Parietal.** Está pobremente preservado en vista dorsal, y presenta amplias fracturas expuestas (Fig. 3.84). La superficie dorsal esta ornamentada por pequeños agujeros sub-circulares y separados por crestas. La placa interfenestral es relativamente amplia con poco desarrollo de reborde lateral.

El parietal contacta con el frontal (anteriormente), lateroesfenoides y cuadrado (látero-ventralmente), escamoso (póstero-lateralmente), y complejo supraoccipital-epióticos (posteriormente) (Fig. 3.84). Sobre la tabla craneana no se preserva el contacto sutural parietal-escamoso. La *crista cranii parietalis* es bien desarrollada y dispuesta principalmente de manera vertical formando gran parte de la fosa supratemporal.

Anteriormente y dentro de la fosa supratemporal, la *crista cranii* se acuña entre el frontal y lateroesfenoides a modo de un proceso puntiagudo.

En la pared posterior de la fosa supratemporal, el parietal participa en un 50% aproximadamente en la formación del margen del foramen t mporo-orbital (medialmente). En esta regi n, la *crista cranii parietalis* presenta un surco bien marcado para la vena t mporo-orbital, el cual se extiende  ntero-medialmente desde el foramen (Fig. 3.84). Posteriormente, el parietal forma el borde dorsal de la tabla occipital por encima del complejo supraoccipital-epi ticos (Fig. 3.83). Por fractura, el parietal tiene expuesto parcialmente el molde del divert culo parietal, el cual es amplio y est  bien desarrollado (Fig. 3.85).

**Postorbital.** Solo se preserva una peque a astilla del postorbital derecho, en contacto con el frontal, por encima del proceso capitado del lateroesfenoides (Figs. 3.82 y 3.84).

**Escamoso.** Preservado de manera muy fragmentaria, est  representado solo por una parte de la rama p stero-medial del lado derecho, la cual conserva el contacto sutural con el parietal (medialmente), cuadrado (ventralmente), complejo supraoccipital-epi ticos (p stero-medialmente), y complejo exoccipital-opist tico (posteriormente) (Figs. 3.82, 3.83 y 3.84).

El escamoso, junto con el parietal, delimitan los m rgenes del foramen t mporo-orbital en su contacto sutural dentro de la fosa supratemporal (Fig. 3.84). Lateral a este foramen, la l mina descendente anterior del escamoso presenta un surco con recorrido medial-lateral para la vena y arteria t mporo-orbital. La superficie dorsal preservada del escamoso corresponde a la esquina p stero-lateral derecha de la tabla craneana, y tiene una inclinaci n lateral (Fig. 3.83). Esta superficie est  ornamentada por peque os agujeros

irregulares separados por crestas. En esta esquina también conserva parte de la base del proceso póstero-lateral del escamoso. Ventralmente, por encima de la abertura ótica, forma el techo del receso ótico (Fig. 3.82).

**Complejo supraoccipital-epióticos.** Restringido a la tabla occipital y preservado en gran medida, solo le falta la punta ventral sobre el foramen magnum (Fig. 3.83). Este complejo tiene forma triangular, es amplio látero-medialmente y robusto, ocupando aproximadamente el 50% del margen dorsal de la tabla occipital.

El complejo supraoccipital-epióticos contacta con el parietal (anterior y dorsalmente), escamoso (látero-dorsalmente), y complejo exoccipital-opistótico (ventralmente) (Figs. 3.83 y 3.85). En la superficie posterior este complejo presenta una cresta sagital marcada y alta, delimitada a ambos lados por unas depresiones. Esta cresta es más pronunciada en la mitad dorsal de esta superficie. En el margen dorsal de la tabla occipital, el contacto sutural con el parietal describe una “W” estirada látero-medialmente.

Lateralmente, los procesos post-occipitales están completamente expuestos en vista dorsal (Fig. 3.84). Estos procesos son amplios látero-medialmente, con una superficie dorsal lisa de contorno arrañado y ligeramente convexo (Fig. 3.83). La proyección caudal de estos procesos es corta y convexa. En vista occipital, los procesos post-occipitales tienen una ligera inclinación látero-ventral formando un ángulo aproximado de 10° con respecto a la tabla craneana. Una cresta leve pero ancha se extiende oblicuamente desde el proceso post-occipital hacia la línea media. Entre esta cresta y la cresta sagital queda delimitada la depresión posterior del supraoccipital. Por fractura está expuesto el divertículo intertimpánico (lateralmente), el cual es continuo de la cavidad timpánica de un lado y del otro, y está bien desarrollado (Fig. 3.85).

**Complejo exoccipital-opistótico.** Está preservado muy fragmentariamente y presenta amplias fracturas expuestas (Fig. 3.83). Se preserva su contacto con el complejo supraoccipital-epióticos (dorso-medialmente), escamoso (dorso-lateralmente), cuadrado (anteriormente), proótico (ántero-medialmente), basiesfenoides (ventro-medialmente), basioccipital y su simétrico (medialmente) (Figs. 3.83, 3.85, 3.86 y 3.87).

El complejo exoccipital-opistótico participa lateralmente en un 20% (aproximadamente) de la formación del cóndilo occipital (Fig. 3.83). Se preserva una pequeña parte del proceso paraoccipital derecho con los recesos del divertículo otoccipital expuestos por fractura (Fig. 3.86). El complejo exoccipital-opistótico tiene una pequeña contribución lateral al proceso post-occipital (Fig. 3.83). De los forámenes que abren en este complejo, solo se preservó a ambos lados el margen ventral del foramen carotideo posterior y su surco, así como también el canal del foramen para la rama posterior del nervio craneano hipogloso (XII<sub>2</sub>) (Fig. 3.86).

La *crista tuberalis* del complejo exoccipital-opistótico junto con el cuadrado forma una cresta bien marcada que se extiende póstero-lateralmente desde la tuberosidad basal (Figs. 3.86 y 3.87). Esta cresta forma el margen ventro-lateral de la tabla occipital. La rama ventral del complejo exoccipital-opistótico es relativamente corto y ancho, con un contacto sutural con el basioccipital en forma de “N” estirada. A este nivel, la rama ventral contribuye lateralmente con la tuberosidad basal. Particularmente, la porción que forma parte de esta tuberosidad presenta a ambos lados una depresión subcircular.

**Basioccipital.** Preservado en gran medida, solo falta un fragmento de la región donde estaría la cresta media (Figs. 3.83, 3.86 y 3.87). Forma la mayor parte del cóndilo occipital (hasta un 80% aproximadamente), el cual es robusto con leve surco dorsal dentro del cual se observa una pequeña depresión circular. La placa basioccipital es amplia látero-

medialmente, cóncava levemente, con una marcada inclinación hacia delante de modo que su superficie está dirigida póstero-ventralmente, acompañando la superficie ventral de la tabla occipital.

El basioccipital contacta el complejo exoccipital-opistótico (lateralmente), y basiesfenoides (anteriormente) (Fig. 3.86). La sutura con el basiesfenoides se expande ventro-lateralmente, de modo que la sutura con el complejo exoccipital-opistótico está orientado oblicuamente, pero con una indentación lateral, donde también desarrolla una ligera tuberosidad basal. Por encima de la fractura expuesta de la región donde estaría la cresta media, se observa el pequeño foramen subcondilar (Figs. 3.86 y 3.87). Entre el contacto sutural basioccipital-basiesfenoides se preserva parcialmente el foramen de Eustaquio medio.

**Lateroesfenoides.** Se preserva en gran medida el lateroesfenoides del lado derecho (aunque con una gran fractura expuesta), y el proceso postorbitario del lado izquierdo (Fig. 3.88). El lateroesfenoides contacta con el frontal (dorsalmente), parietal (póstero-dorsalmente), cuadrado y proótico (lateralmente), basiesfenoides y pterigoides (ventralmente), y con su simétrico (medialmente). El lateroesfenoides de *Gasparinisuchus*, aunque no preservado completamente, es amplio látero-medialmente con una superficie externa anterior ligeramente convexa. El proceso postorbitario está bien desarrollado lateralmente y es robusto.

La rama anterior del lateroesfenoides es relativamente corta y alta, delimitando el pasaje para el tracto olfatorio (Fig. 3.88). El proceso capitado es robusto y encaja por debajo del frontal, parietal y postorbital. Posteriormente, el contacto sutural entre la rama posterior y el cuadrado es interdigitado, dispuesto verticalmente con una leve inclinación lateral (Fig. 3.88a). En esta región, el foramen para la rama supraorbitaria del nervio craneano trigémino

(V<sub>so</sub>) está completamente contenido en el lateroesfenoides, y delimitado lateralmente por un puente caudal. El foramen supraorbitario es subcircular, está muy próximo a la sutura cuadrado-lateroesfenoides, y presenta un corto surco que gradualmente se pierde ántero-dorsalmente.

De la fosa del ganglio trigémino, en el lado derecho se preservó parte de su margen dorsal, mientras que en el lado izquierdo parte del margen ventral (Fig. 3.88). La sutura cuadrado-lateroesfenoides se extiende dorsalmente desde el margen dorsal de la fosa del trigémino. En el lado izquierdo se preservó en mejor estado la base del puente lateral del lateroesfenoides, el cual junto con el cuadrado delimitan el margen ventral de la fosa del trigémino. También en este lado, está expuesto por fractura el canal para la rama oftálmica del nervio craneano trigémino (V<sub>1</sub>), delimitado por el lateroesfenoides (lateral y medialmente) (Fig. 3.88b). En el lado derecho se preserva parcialmente la cresta cotilar, la cual se extiende oblicuamente desde el puente caudal hasta el proceso capitado del lateroesfenoides (Fig. 3.88a). El margen de la fosa del trigémino solo estaría delimitado por el lateroesfenoides y el cuadrado. No se preservaron los forámenes para tracto óptico (II), los nervio craneanos oculomotor (III) y troclear (IV).

**Proótico.** Preservado fragmentariamente y accesible por fractura expuesta del neurocráneo (Figs. 3.85 y 3.88b). Se observa el contacto sutural con el lateroesfenoides (anteriormente), cuadrado (lateralmente), pterigoides (látero-ventralmente), parietal (dorsalmente), complejo supraoccipital-epióticos (pósterio-dorsalmente), y complejo exoccipital-opistótico (posteriormente). Delimita la fosa del trigémino (dorsal y posteriormente) (Fig. 3.88b).

**Basiesfenoides.** Preservado en gran medida, falta el extremo anterior (Figs. 3.81 y 3.82). Expuesto mayormente en la base del neurocráneo, tiene contorno triangular, y es amplio

látero-medialmente (Figs. 3.86 y 3.87). El basiesfenoides contacta con el basioccipital (posteriormente), pterigoides (anteriormente), proótico y lateroesfenoides (dorsalmente), cuadrado (lateralmente), y complejo exoccipital-opistótico (póstero-lateralmente) (Figs. 3.86, 3.87 y 3.88).

En vista ventral, el basiesfenoides presenta un largo proceso acuñado lateralmente entre el complejo exoccipital-opistótico y el cuadrado (Fig. 3.86). En esta vista, y lateralmente adyacente al contacto con el basioccipital, el basiesfenoides presenta unos forámenes de Eustaquio laterales de contorno oval, comprimidos ántero-posteriormente (Fig. 3.87). Del margen anterior de estos forámenes se extiende oblicuamente hacia delante una cresta levemente marcada (Fig. 3.86). Lateralmente, el foramen de Eustaquio lateral es visible por detrás de la cresta B del cuadrado, en menor medida. En la parte central y ventral, el basiesfenoides presenta una depresión bien marcada que forma el seno del foramen de Eustaquio medio (Fig. 3.87). Por delante de este seno se extiende verticalmente la lámina ventral, la cual está preservada parcialmente pero es visible en vista occipital (Fig. 3.86).

En la región interorbital, se preserva la base del rostro basiesfenoidal (Fig. 3.88). Lateral a esta base y en una superficie cóncava del basiesfenoides, y por delante del puente lateral del lateroesfenoides, se observa el diminuto foramen para el nervio craneano abducens (VI). Dorsal a este foramen se observa un foramen para la arteria orbital. Por fractura, se observan senos del divertículo basiesfenoides y pterigoides (Fig. 3.87).

**Cuadrado.** Se preserva la parte proximal del cuadrado derecho y una pequeña del izquierdo; con los siguientes contactos: escamoso (dorsalmente), lateroesfenoides y proótico (ántero-medialmente), parietal (medialmente), complejo exoccipital-opistótico (posteriormente), basiesfenoides (ventro-medialmente), y cuadradoyugal (lateralmente) (Figs. 3.82, 3.83, 3.84, 3.86, 3.87, 3.88, 3.89 y 3.90).

El cuadrado delimita gran parte de la fosa temporal (posteriormente) (Fig. 3.88). En esta región, la sutura con el lateroesfenoides es interdigitada y dispuesta de manera vertical con una inclinación lateral. Se preserva parte de la escotadura dorsal de la fosa del trigémino. Por debajo de ésta fosa el proceso pterigoides es relativamente corto. Una cresta afilada, pronunciada y curvada se extiende desde el contacto con el pterigoides (medialmente) hasta el extremo distal del cuadrado (póstero-lateralmente); esta cresta es coincidente con la cresta B de Iordansky (1964). Por detrás de esta cresta, el cuadrado presenta una depresión a modo de surco dispuesto látero-medialmente, delimitado posteriormente por la cresta formada por el cuadrado (*cresta pseudotuberalis*) y la *cresta tuberalis* del complejo exoccipital-opistótico (Figs. 3.86 y 3.87). Las *cresta pseudotuberalis* y la *cresta tuberalis* coinciden en toda su longitud, y en conjunto separan la tabla occipital de la pared lateral del neurocráneo.

En la región ótica, se preserva la mitad dorsal de la abertura ótica, el proceso ótico con la incisura (Fig. 3.88a). A juzgar por el recorrido de la incisura, la abertura ótica sería de contorno romboidal. Anterior a esta abertura, y en el centro de la fosa periótica, se observa parcialmente el foramen sifoneal. Por fractura está expuesta la cavidad timpánica, la cual es relativamente amplia (Figs. 3.82, 3.86 y 3.88).

### 3.1.2.6b. Endocráneo

**Encéfalo y nervios craneanos.** El espécimen holotipo MOZ-Pv 1750 de *G. peirosauroides* preserva un molde endocraneano natural, por lo que no fue necesario hacer una reconstrucción digital de la cavidad endocraneana. El molde endocraneano natural del espécimen MOZ-Pv 1750 fue expuesto mecánicamente y de modo parcial del lado izquierdo (Figs. 3.89 y 3.90). En la exposición de este molde solo es posible reconocer al encéfalo anterior (incluyendo parte del tracto olfatorio), medio y posterior, y algunos elementos

neurovasculares. Sobre el molde endocraneano se reconocen los contacto suturales entre algunos elementos del neurocráneo.

El encéfalo es largo ántero-posteriormente, de morfología sigmoidal en vista lateral, con ángulos poco marcados y amplios entre las diferentes regiones ( $153^\circ$  entre encéfalo anterior y medio y  $151^\circ$  entre encéfalo medio y posterior, ver Tabla 3.3). El tracto olfatorio, a pesar de no estar expuesto completamente, es alargado ántero-posteriormente y relativamente alto dorso-ventralmente (Fig. 3.91). No se puede determinar el desarrollo relativo de los bulbos olfatorios ya que este sector se encuentra cubierto por hueso y sedimento. La base del tracto olfatorio es relativamente amplia (tanto dorso-ventralmente como látero-medialmente) y alargada (ántero-posteriormente), de contorno cilíndrico. El tracto olfatorio presenta una leve inclinación ventral formando un ángulo de  $2.04^\circ$  con tabla craneana (ver Tabla 3.3).

En vista dorsal, los hemisferios cerebrales están bien desarrollados lateralmente, siendo redondeados, con margen anterior y posterior relativamente simétricos (Fig. 3.91A). En vista lateral presentan una sutil inclinación póstero-ventral (Fig. 3.91B). Posterior a los hemisferios cerebrales, el encéfalo presenta una constricción látero-medial bien marcada. La región del encéfalo medio es particularmente estrecha látero-medialmente pero alargada antero-posteriormente. La región del encéfalo posterior es bien desarrollada dorso-ventralmente, esto es debido a un seno venoso longitudinal bien desarrollado tanto dorsal como ventralmente.

La depresión vestibular es de contorno triangular tanto en vista dorsal como lateral, levemente marcada, y amplia ántero-posteriormente (Fig. 3.91). Dentro de la depresión vestibular se reconocen los contactos suturales entre los huesos perióticos (Fig. 3.90). En el margen ántero-dorsal de la depresión vestibular se observa un flóculo del cerebelo poco desarrollado látero-medialmente. Ántero-dorsal al flóculo, y sobre el contacto sutural entre

el parietal y el complejo supraoccipital-epióticos, se reconoce la marca de un elemento vascular el cual correspondería a la vena cerebral medial rostral (Fig. 3.90).

**Oído interno.** Fue reconstruido virtualmente y de manera completa para el espécimen MOZ-Pv 1750, que presenta las paredes de la cápsula ótica completamente osificadas (Fig. 3.92). El laberinto tiene morfología piramidal tanto en vista dorsal como lateral (ver Tabla 3.3). Los canales semicirculares fueron reconstruidos de manera completa, son relativamente gruesos y tienen morfología mayormente elipsoidal.

El canal semicircular anterior tiene morfología triangular; el área dentro de este canal es amplia ántero-posteriormente y forma un ángulo recto, con el segmento vertical recto constituido por la *crus commune* (Fig. 3.92A). El canal semicircular anterior es de mayor tamaño y más alto, le sigue en tamaño el canal semicircular lateral, y por último el canal semicircular posterior. El canal semicircular lateral describe una elipse más amplia látero-medialmente. El canal semicircular posterior describe una elipse muy estrecha dorso-ventralmente (Fig. 3.92). La *crus commune* es relativamente corto dorso-ventralmente, y es de diámetro mayor al de los canales semicirculares.

El ángulo entre el canal semicircular anterior y el posterior es de 78° aproximadamente en vista dorsal, mientras que el ángulo entre cada uno de esos canales con respecto al plano sagital es de 50° aproximadamente (ver Tabla 3.3). La fenestra ovalis es de contorno oval, con eje mayor ántero-posterior, ubicada inmediatamente por debajo del canal semicircular lateral (Fig. 3.92). En posición pósterio-ventral a la fenestra ovalis se encuentra la fenestra pseudorotunda, la cual tiene también contorno ovalado, pero con eje mayor dispuesto oblicuamente, dirigida desde el nivel del canal semicircular lateral hacia la base de la lagena. La fenestra pseudorotunda es de tamaño levemente mayor a la fenestra

ovalis. Por debajo de este nivel de esta fenestra se extiende ventralmente la lagena que es relativamente corta dorso-ventralmente.

**Comentarios.** *Gasparinisuchus peirosauroides* fue el primer Peirosauridae descrito a partir de restos más completos, que dio origen al nombre de la familia (primeramente, *Peirosaurus tormini* según Gasparini, 1982; Martinelli et al., 2012). Desde esa primera descripción de 1982, pocas revisiones sobre la anatomía craneana de *Gasparinisuchus* fueron realizadas (ej., Gasparini et al., 1991; Martinelli et al., 2012).

En esta sección se describió en detalle el neurocráneo de *G. peirosauroides*. Se reconocieron todos los elementos que lo constituyen, los diferentes forámenes neurovasculares, y aberturas craneanas. Por primera vez se figuró y se describió completamente la pared lateral del neurocráneo, como así también el receso ótico. El espécimen holotipo (MOZ-Pv 1750) de este taxón presenta un molde endocraneano natural, el cual fue mencionado previamente, pero hasta el momento no había sido descrito (Gasparini, 1982). También se describe por primera vez el oído interno de un Peirosauridae.

A partir de la descripción del neurocráneo se propone una diagnosis enmendada, considerándose a *G. peirosauroides* como un taxón válido de Peirosauridae.

### 3.1.2.7. MCF-PVPH-160

**Material.** Espécimen MCF-PVPH-160, cráneo y mandíbula relativamente completos con restos parciales asociados de post-cráneo (vértebras, huesos largos y de cintura y osteodermos) (Fig. 3.93).

**Procedencia geográfica y cronoestratigráfica.** Sierra del Portezuelo (S 38° 58' 46.7'' W 69° 26' 30.0''), provincia del Neuquén, Argentina (Fig. 2.1). Formación Portezuelo, Subgrupo Río Neuquén, Grupo Neuquén. Edad Turoniano Tardío – Coniaciano Temprano (90 – 88 Ma.) (Fig. 2.3).

#### 3.1.2.7a. Osteología

**Morfología general del neurocráneo.** El cráneo de MCF-PVPH-160 está muy fracturado, presenta bioturbación reciente, se reconocen muy pocos contactos suturales, y en algunas regiones (pared del neurocráneo) le falta preparación mecánica por lo complicado de su preservación (Fig. 3.93). Sin embargo, se reconocen las principales aberturas craneanas, algunos contactos suturales, y los principales elementos que constituyen el neurocráneo, los cuales se describen a continuación (Figs. 3.94, 3.95, 3.96 y 3.97). Los elementos que tienen exposición dorsal presentan una superficie dorsal ornamentada. A juzgar por su tamaño y ornamentación, este espécimen corresponde a un individuo de tamaño medio y correspondería a un adulto (ver Tabla 3.2).

La **fenestra infratemporal** es de contorno triangular con ápice mayor dirigido hacia atrás (Fig. 3.96). Está delimitada por el postorbital (ántero-dorsalmente), yugal (ántero-ventral y ventralmente), y cuadradoyugal (posteriormente). Esta fenestra está orientada dorso-lateralmente. La **órbita** es relativamente amplia ántero-posteriormente y mayor a las

fenestras temporales (infratemporal y supratemporal). Cada órbita está orientada en gran medida lateralmente, es de contorno oval en vista dorsal pero de contorno sub-rectangular en vista lateral (Figs. 3.94 y 3.96). La órbita está delimitada por el frontal (medialmente), prefrontal y lagrimal (anteriormente), yugal (ventral y ventro-posteriormente), y postorbital (posteriormente).

La **tabla craneana** es de contorno sub-rectangular, un poco más ancho que largo (probablemente un artificio de su preservación) (Fig. 3.94). La ornamentación de la tabla craneana consiste en pocitos sub-circulares separados por crestas vermiformes. La **fenestra supratemporal externa** está dispuesta paralelas al eje sagital y es de contorno oval, con eje ántero-posterior de mayor longitud. Los márgenes de esta abertura están formados por el postorbital y frontal (anteriormente), escamoso (lateralmente), y parietal (medialmente). La **fenestra supratemporal interna** abre en la porción anterior dentro de la fosa supratemporal y es de contorno sub-circular. La pared posterior de la **fosa supratemporal** presenta una superficie cóncava, amplía látero-medialmente y ántero-posteriormente, y dirigida ántero-dorsalmente. En la pared posterior de la fosa supratemporal izquierda se reconoce el **foramen tèmpero-orbital**, el cual es relativamente pequeño, de contorno oval con eje látero-medial mayor, y se ubica en el contacto sutural parietal-escamoso.

La **tabla occipital** está muy fracturada (craquelada), sin embargo se reconocen algunas estructuras (Fig. 3.97). Esta superficie es alta dorso-ventralmente (probablemente artificio de preservación), y dividida en dos superficies por una cresta horizontal. La superficie dorsal, más alta, es levemente cóncava y vertical, mientras que la superficie ventral es cóncava y oblicua, dirigida póstero-ventralmente. El **foramen magnum**, ubicado por debajo de la cresta horizontal, es de contorno sub-triangular con ápice mayor dirigido ventralmente, y delimitado por el complejo exoccipital-opistótico (dorsal y lateralmente), y basioccipital (ventralmente). Por debajo de esta abertura, el **cóndilo occipital** sub-esférico,

está bien preservado y formado mayormente por el basioccipital, con pequeña contribución dorso-lateralmente del complejo exoccipital-opistótico. La porción dorsal del cóndilo presenta sutil depresión media con un pequeño foramen. El cóndilo occipital es de mayor tamaño que el foramen magnum y está dirigido póstero-ventralmente, acompañando la inclinación de la tabla occipital. La **fenestra post-temporal**, poco distinguible del lado izquierdo, es deprimida dorso-ventralmente, inmediatamente por debajo del nivel de la tabla craneana; aparentemente, esta fenestra abre en un pequeño receso.

El **receso ótico** es amplio ántero-posteriormente, de contorno oval, se extiende brevemente más adelante del nivel de la barra postorbitaria (anteriormente) y hasta el extremo distal del proceso póstero-lateral del escamoso (posteriormente) (Fig. 3.96). Éste receso es relativamente abierto posteriormente. La **fosa pterigoidea** es de contorno sub-triangular, visible tanto en vista ventral como posterior, pero mayormente expuesta ventro-lateral a la tabla occipital (Figs. 3.95 y 3.97).

**Huesos Palpebrales.** De los huesos palpebrales del espécimen MCF-PVPH-160, se reconocen la faceta de articulación sobre el prefrontal y lagrimal para el palpebral anterior, y la faceta sobre el postorbital para el palpebral posterior (Figs. 3.94 y 3.96). Un pequeño fragmento de hueso unido por sedimento al margen orbital del frontal correspondería a parte del palpebral anterior, el cual generalmente es grande y alcanza esa región.

**Frontal.** Dorsalmente, es de contorno triangular, más ancho en su extremo posterior, y alargado ántero-posteriormente (en principal el extremo anterior); debido a la pobre preservación del extremo anterior, no se puede determinar su extensión (Fig. 3.94). El frontal contacta con el nasal (anteriormente), prefrontal (ántero-lateralmente), postorbital (póstero-lateralmente), parietal (posteriormente), y lateroesfenoides (póstero-ventralmente).

El ancho mayor del frontal es a nivel del contacto sutural frontal-postorbital. La placa interorbital es relativamente amplia y ornamentada, con una cresta media sagital incipiente.

A partir de imágenes de la Tomografía Computada realizada en este espécimen, la cual tiene poca resolución, puede observarse que la superficie ventral del frontal presenta una *cresta cranii* bien desarrollada (dorso-ventralmente) y robusta delimitando un canal olfatorio profundo y cóncavo para el tracto olfatorio, el cual se expande anteriormente para alojar a los bulbos olfatorios.

**Parietal.** Preservado completamente, presenta contacto sutural con el frontal (anteriormente), escamoso (póstero-lateralmente), cuadrado (látero-ventralmente), y complejo supraoccipital-epióticos (ventralmente) (Fig. 3.94).

La superficie dorsal del parietal sobre la tabla craneana es ornamentada, presenta una mitad anterior estrecha (látero-medialmente) entre las fenestras supratemporales, formando una barra sagital, y una mitad posterior más amplia que se extiende hasta alcanzar el margen posterior de la tabla craneana. En vista posterior, este margen posterior presenta una depresión media bien marcada (Fig. 3.97). Esta concavidad media del parietal, es debida a los abultamientos laterales que se produce en el contacto sutural con el escamoso.

La *cresta cranii parietalis* está bien desarrollada látero-medialmente que contribuye en gran manera con la fosa supratemporal (Fig. 3.94). Medialmente en esta superficie presenta un surco bien marcado para la vena tèmpero-orbital, que se extiende desde el foramen tèmpero-orbital. El parietal delimita en gran medida éste foramen (medialmente). Posteriormente, el parietal presenta una superficie que tiene exposición en la tabla occipital, por encima del complejo supraoccipital-epióticos (Fig. 3.97).

Debido a la resolución de la Tomografía Computada, no es posible determinar la extensión del divertículo parietal.

**Postorbital.** Preservado completamente en ambos lados, contacta con el frontal (ántero-medialmente), escamoso (posteriormente), cuadrado (póstero-ventralmente), cuadradoyugal (póstero-ventralmente), yugal (ventralmente), y lateroesfenoides (ventro-medialmente) (Figs. 3.94 y 3.96). A nivel del contacto con el frontal presenta un ligero abultamiento dorsal.

La superficie dorsal del postorbital es ornamentada. En la esquina anterior de la tabla craneana presenta una depresión triangular ornamentada como faceta para la articulación del palpebral posterior, y que constituye el proceso anterior del postorbital (Fig. 3.94). Lateralmente y ventral a la tabla craneana, la rama ventral del postorbital presenta una fosa bien marcada que constituye el límite anterior del receso ótico (Fig. 3.96). El proceso descendente que forma la barra postorbitaria es de sección triangular, con una cresta medial, lateral, y posterior.

**Escamoso.** Preservado en ambos lados, pero de manera completa en el lado derecho, y atravesado por fracturas expuestas. Contacta con el postorbital (anteriormente), parietal (medialmente), cuadrado (ventralmente), complejo supraoccipital-epióticos (pósteromedialmente), y complejo exoccipital-opistótico (póstero-ventralmente) (Figs. 3.94, 3.96 y 3.97). Su superficie dorsal ornamentada está inclinada póstero-lateralmente, en mayor medida debido al efecto de la bioturbación.

Lateralmente y por debajo de la tabla craneana, la superficie ventral del escamoso es cóncava longitudinalmente a modo de surco y techa en gran medida el receso ótico (Fig. 3.96). Un surco poco marcado se extiende a lo largo del margen lateral del escamoso, para la articulación del opérculo auricular; este margen lateral tiene recorrido sigmoidal. En la pared posterior de la fosa supratemporal, el escamoso delimita el foramen tímpano-orbital

(lateralmente) (Fig. 3.94).

El proceso pósterolateral del escamoso es alargado antero-posteriormente y levemente inclinado hacia abajo, formando un ángulo aproximado de 25° (ver Tabla 3.2). El extremo distal de este proceso termina en una proyección relativamente puntiaguda (Figs. 3.96 y 3.97). Posteriormente y dentro del receso ótico, la lámina ventral del proceso pósterolateral del escamoso es bien desarrollada y curvada lateralmente (Fig. 3.98). La lámina posterior en la tabla occipital presenta una leve depresión para la inserción muscular (musculatura cervical y mandibular) (Fig. 3.97).

**Complejo supraoccipital-epióticos.** Preservado completamente, pero atravesado por fracturas expuestas, y restringido a la tabla occipital (Fig. 3.97). Este complejo es amplio látero-medialmente, y de contorno triangular con ápice ventral. Contacta con el parietal (dorsalmente), y complejo exoccipital-opistótico (lateral y ventralmente).

El complejo supraoccipital-epióticos presenta una cresta media bien desarrollada, la cual se extiende dorso-ventralmente, y dos crestas laterales de orientación oblicua (desde el proceso post-occipital hacia la línea media) (Fig. 3.97). Entre estas crestas, dos depresiones indican el lugar de inserción de musculatura cervical. El margen dorsal del complejo presenta un recorrido en forma de “W”, y es cóncavo en su porción media, acompañando la depresión parietal. Los procesos post-occipitales son amplios látero-medialmente y brevemente dirigido hacia atrás. Debido a la poca resolución de la Tomografía Computada, no fue posible reconocer el divertículo intertimpánico.

**Complejo exoccipital-opistótico.** En la tabla occipital este complejo es amplio tanto látero-medial como dorso-ventral (Fig. 3.97). Su superficie expuesta está dividida por una cresta horizontal, la cual se extiende entre los procesos paraoccipitales por encima del foramen

magnum. El complejo exoccipital-opistótico contacta con el complejo supraoccipital-epióticos (dorso-medialmente), escamoso (dorso-lateralmente), cuadrado (anteriormente), basioccipital (ventro-medialmente), y basiesfenoides (ventralmente). La porción exoccipital del complejo delimita el margen dorso-lateral del foramen magnum, y contacta con su simétrico (medialmente, por encima del foramen magnum). Dorsal a éste foramen, el exoccipital presenta una tuberosidad sub-oval.

El complejo exoccipital-opistótico forma parte del cuello y del cóndilo occipital (lateralmente). El proceso paraoccipital se extiende hasta el nivel del extremo distal del proceso póstero-lateral del escamoso, donde es relativamente alto (dorso-ventralmente) y con una curvatura lateral. Medial a este extremo distal, presenta una tuberosidad para la inserción de muscular cervical y mandibular. Ventral al proceso paraoccipital se observa un foramen cráneo-cuadrado estrecho dorso-ventralmente a modo de ranura (Fig. 3.97).

Lateral al cóndilo occipital se reconocen dos forámenes neurovasculares de tamaño similar, uno de posición ventral corresponde al foramen carotideo posterior, y el otro de posición dorso-lateral al primero corresponde al foramen metótico (nervios craneanos IX, X y XI). Desde el foramen para la arteria carótida se proyecta posteriormente un surco superficial. Estos forámenes se encuentran ubicados en una ligera depresión (Fig. 3.97). Debido a las fracturas presentes no fue posible reconocer los forámenes para las ramas del nervio craneano hipogloso (XII).

La rama ventral del complejo exoccipital-opistótico es relativamente corta y de amplio contorno triangular. Parte del extremo de esta rama se acuña entre basiesfenoides y basioccipital, y su parte medial participa en la formación de la tuberosidad basal lateralmente (donde presenta una marcada rugosidad con una depresión de semicircular). La *crista tuberalis* coincide en toda su longitud con la *crista pseudotuberalis* del cuadrado, formando en conjunto el margen ventro-lateral de la tabla occipital y el margen dorsal de la

fosa pterigoidea (Figs. 3.95 y 3.97).

No es posible distinguir el divertículo interno del complejo exoccipital-opistótico.

**Basioccipital.** Forma la mayor parte del cóndilo occipital, el cual en su superficie dorsal presenta una leve depresión con un pequeño foramen (Fig. 3.97). El basioccipital contacta con el complejo exoccipital-opistótico (dorso-lateralmente), basiesfenoides (anteriormente), y delimita el foramen magnum (ventralmente).

La placa basioccipital está inclinada y orientada póstero-ventralmente, y es cóncava látero-medialmente, siendo más ancha en su extremo ventral (Fig. 3.97). La mitad ventro-anterior de esta superficie presenta una cresta media bien marcada. Los márgenes laterales de esta cresta divergen lateralmente y forman parte de la tuberosidad basal. No se reconoce un foramen subcondilar. A nivel del contacto sutural con el basiesfenoides se observan, aunque con dificultad, los forámenes de Eustaquio (medio y laterales), siendo los laterales muy estrechos a modo de ranura. Estos forámenes no están alineados horizontalmente, los forámenes de Eustaquio laterales están un poco desplazados posteriormente y por encima del foramen de Eustaquio medio. En vista lateral, el foramen de Eustaquio lateral es visible por detrás de la cresta B del cuadrado.

**Lateroesfenoides.** Observable escasamente solo en la pared lateral izquierda del neurocráneo, aunque muy fragmentario y fracturado. Sin embargo, se reconoce el contacto sutural con el pterigoides (ventralmente), cuadrado (posteriormente), basiesfenoides (ventro-medialmente), postorbital y parietal (dorsalmente).

De los forámenes neurovasculares que abren en el lateroesfenoides, solo es posible reconocer la fosa del ganglio trigémico, la cual es relativamente pequeña y de contorno oval, con el eje mayor látero-medial. Por delante de esta fosa, el puente lateral del lateroesfenoides

para rama oftálmica del nervio craneano trigémino ( $V_1$ ), es considerablemente ancho (tanto como la fosa) y alto.

**Proótico.** Dentro de la fosa del trigémino se observa un fragmento de hueso que podría corresponder a parte del proótico izquierdo.

**Basiesfenoides.** En vista ventral, la exposición del basiesfenoides en el basicráneo es estrecha ántero-posteriormente (Fig. 3.95). Sin embargo, en vista occipital el basiesfenoides presenta una superficie expuesta y dispuesta verticalmente, relativamente alta dorso-ventralmente, y visible por debajo de la tabla occipital (Fig. 3.97). Se reconoce el contacto sutural con el basioccipital (posteriormente), cuadrado y complejo exoccipital-opistótico (lateralmente), y lateroesfenoides (dorso-lateralmente).

No se preserva el rostro basiesfenoidal. En el contacto sutural con el basioccipital se reconocen escasamente los forámenes de Eustaquio medio y laterales. El foramen de Eustaquio medio, de mayor tamaño, está contenido dentro de un seno, los forámenes de Eustaquio laterales son estrechos a modo de ranura y levemente desplazados posterior y dorsalmente con respecto al primero.

En la superficie occipital vertical del basiesfenoides se reconocen dos cresta medias (Fig. 3.97). Estas crestas se extienden oblicuamente desde el margen anterior del foramen de Eustaquio lateral hasta el margen pósteromedial del cuello del pterigoides, y delimitan una depresión a modo de surco donde está contenido el foramen de Eustaquio medio. Lateral a estas crestas se extiende otra cresta mucho más marcada y afilada, la cual confluye con la cresta B del cuadrado.

**Cuadrado.** El cuadrado derecho está preservado relativamente completo, y al del lado

izquierdo le falta la rama ventral (Figs. 3.95, 3.96 y 3.97). Es un elemento robusto, amplio látero-medialmente y ántero-medialmente. Se reconoce el contacto sutural con el cuadradoyugal (lateralmente), escamoso (dorsalmente), complejo exoccipital-opistótico (pósteromedialmente), basiesfenoides (ventro-medialmente), y lateroesfenoides (medialmente).

En la pared lateral del neurocráneo, el cuadrado delimita la fosa del trigémino (posteriormente), y el proceso pterigoides es amplio látero-medialmente. En esta región, se reconoce una cresta B bien desarrollada, la cual se extiende desde el proceso pterigoides hasta la superficie ántero-ventral de la rama ventral del cuadrado. Posterior a esta cresta se observa parte de la cresta C. A este nivel, la *crista tuberalis* del complejo exoccipital-opistótico y la *crista pseudotuberalis* coinciden en toda su longitud, formando una cresta relativamente afilada que se extiende desde la región del basicráneo hasta el cóndilo medial del cuadrado, y constituye el margen ventro-lateral de la tabla occipital (Figs. 3.95 y 3.97).

En la superficie dorso-medial del cuadrado y por debajo del proceso paraoccipital se observa el foramen cráneo-cuadrado, el cual es estrecho dorso-ventralmente (Fig. 3.97). En el extremo de la rama ventral del cuadrado, los cóndilos son asimétricos. El cóndilo lateral es de mayor tamaño y semicircular, mientras que el cóndilo medial más pequeño es algo comprimido látero-medialmente. Medial a este último cóndilo, se reconoce un pequeño foramen aërum. Dorsal al cóndilo medial se observa una cresta vertical oblicua, la cual se extiende dorsalmente hasta el contacto con el escamoso y el proceso paraoccipital.

Dentro del receso ótico, la incisura ótica del cuadrado describe un ángulo aproximado de 90°, de modo que el contorno de la abertura ótica es romboidal (Fig. 3.96). El proceso ótico dorsal es un poco elongado. Superficialmente, la fosa periótica es definida y amplia anteriormente, donde se reconoce un pequeño foramen sifoneal.

En el lado izquierdo y expuesto por fractura, la rama ventral es de sección transversa

triangular, al menos en la base (Fig. 3.97).

### 3.1.2.7b. Endocráneo

**Encéfalo y nervios craneanos.** Fue reconstruido de forma digital el molde endocraneano del espécimen MCF-PVPH-160 (Fig. 3.98). En el mismo se reconocen las regiones del encéfalo anterior (incluyendo al tracto olfatorio), medio y posterior. De los nervios craneanos sólo fue reconstruido el trigémino con su ganglio (V).

El encéfalo del espécimen MCF-PVPH-160 es alargado ántero-posteriormente, con una leve deformación debido a una torsión látero-medial (Fig. 3.98). En vista lateral presenta morfología sigmoidal, con ángulos poco marcados entre las diferentes regiones ( $143^\circ$  entre encéfalo anterior y medio y  $146^\circ$  entre encéfalo medio y posterior; ver Tabla 3.3). El tracto olfatorio es largo ántero-posteriormente, estrecho látero-medialmente, y relativamente alto dorso-ventralmente. El extremo del tracto olfatorio presenta unos bulbos olfatorios bien desarrollados látero-medialmente. Estos bulbos son de contorno oval (con eje ántero-posterior mayor) y separado en la línea media (anteriormente). El tracto olfatorio presenta una leve inclinación ventral, formando un ángulo de  $3.80^\circ$  con tabla craneana.

Los hemisferios cerebrales están bien desarrollados, principalmente lateralmente (Fig. 3.95A). En vista dorsal, los hemisferios cerebrales son redondeados lateralmente y asimétricos longitudinalmente, con un mayor desarrollo lateral del margen póstero-lateral. En vista lateral, los hemisferios cerebrales presentan una marcada inclinación póstero-ventral (Fig. 3.98C). Por debajo de los hemisferios cerebrales y en la línea media se reconoce la parte más dorsal de la pituitaria (Fig. 3.98B).

La región encéfalo medio es alargada ántero-posteriormente y relativamente desarrollada látero-medialmente (Fig. 3.95). De la región del encéfalo posterior, el nervio craneano trigémino (V) es muy corto látero-medialmente y de diámetro considerable, con

un ganglio ensanchado distalmente para las ramas maxilar ( $V_2$ ) y mandibular ( $V_3$ ). No fue posible identificar la rama oftálmica ( $V_1$ ), supraorbitaria ( $V_{so}$ ) y timpánica ( $V_{ti}$ ). La región del cerebelo y de la médula oblonga es alta dorso-ventralmente (Fig. 3.98C). No se reconoce un flóculo del cerebelo en la región anterior a la depresión vestibular. Ésta depresión vestibular es de contorno triangular tanto en vista dorsal como lateral, con una relativa y marcada profundidad (Fig. 3.98).

En vista lateral, el seno venoso longitudinal dorsal describe una leve pero longitudinalmente amplia convexidad por encima de los hemisferios cerebrales, donde también presenta un abultamiento central (Fig. 3.98). Posterior a la región de los hemisferios, el seno venoso describe una leve y longitudinalmente amplia concavidad. En la región del encéfalo posterior, el seno venoso longitudinal dorsal y el ventral están bien desarrollados, con una protrusión marcada del primero (Fig. 3.98C).

**Comentarios.** El espécimen MCF-PVPH-160 fue hallado en una expedición dirigida por el Dr. Fernando Novas a Sierra del Portezuelo en el año 1998 (Pais, 2005). Este espécimen que consiste de un cráneo bastante completo (falta el extremo del hocico) y restos post-craneanos hallados en asociación, fue asignado a *Lomasuchus palpebrosus* (ej., Leardi y Pol, 2009; Pol y Powell, 2011; Pol et al., 2012, 2014; Leardi et al., 2015a, b).

El estado de preservación del cráneo de MCF-PVPH-160 no es muy bueno, presenta bioturbación reciente y no es posible dilucidar completamente la mayoría de las suturas entre los elementos que lo componen. Este espécimen presenta algunas leves diferencias con *L. palpebrosus* (MOZ-Pv 4084), tales como la morfología de las coanas y de las fenestras suborbitales, las crestas del cuadrado y las proporciones del hocico. Si bien las diferencias probablemente correspondan a variaciones intraespecíficas, en este trabajo se recomienda considerar al espécimen como Peirosauridae indeterminado, hasta tanto

ejemplares más completos y mejor preservados sean hallados.

A pesar de que el espécimen MCF-PVPH-160 ha sido incluido en análisis filogenéticos como *L. palpebrosus*, que demuestran su inclusión dentro clado Peirosauridae, este espécimen aun no sido apropiadamente descrito ni publicado.

### 3.1.2.8. MCF-PVPH-413

**Material.** MCF-PVPH-413, cráneo y mandíbula relativamente completos, con esqueleto postcraneano (axial y apendicular) y osteodermos articulados. Al cráneo le falta gran parte del techo craneano (Fig. 3.99).

**Procedencia geográfica y cronoestratigráfica.** Sierra Barrosa, 30 km al este de Plaza Huincul, provincia del Neuquén, Argentina (Fig. 2.1). Formación Bajo de la Carpa, Subgrupo Río Neuquén, Grupo Neuquén. Edad Santoniano (86 – 83 Ma.) (Fig. 2.3).

#### 3.1.2.8a. Osteología

**Morfología general del neurocráneo.** La preservación del cráneo no es muy buena, presenta muchas fracturas, es difícil reconocer algunas suturas, y la caja craneana está muy dañada en su parte dorsal (Figs. 3.100, 3.101, 3.102 y 3.103). El techo del neurocráneo no está completo, falta el parietal y gran parte del frontal. De esta manera, la cavidad endocraneana está expuesta dorsalmente. La superficie dorsal preservada del neurocráneo está ornamentada por numerosos pocitos poligonales pequeños separados por crestas irregulares. En algunas regiones presenta marcadas crestas a modo de rebordes y leves abultamientos. A juzgar por su tamaño y ornamentación, este espécimen corresponde a un individuo de tamaño medio y correspondería a un adulto (ver Tabla 3.2).

La **fenestra infratemporal** es de contorno triangular con el ápice mayor dirigido posteriormente (Figs. 3.100, 3.102). Está delimitada por el postorbital (dorsalmente), yugal (ventralmente), y cuadradoyugal (posteriormente), y orientadas (dorso-lateralmente). La **órbita** es de contorno oval y de mayor tamaño que las fenestras temporales (Fig. 3.100). Está delimitada por el frontal (dorsalmente), prefrontal y lagrimal (anteriormente),

postorbital (posteriormente), yugal (ventralmente), y cubierta por huesos palpebrales (dorsalmente). Las órbitas están orientadas dorso-lateralmente.

La **tabla craneana** es de contorno triangular, relativamente amplia (látero-medialmente) con márgenes laterales convergiendo hacia delante; su ancho está muy afectado por deformación (Fig. 3.100). Su ancho máximo (a nivel de los escamosos) es levemente mayor al ancho de la base del hocico. Leves abultamientos sobre el escamoso y el contacto postorbital-frontal forman parte de la ornamentación de la tabla craneana (Figs. 3.100 y 3.102). La superficie dorsal del techo craneano preservado es sub-horizontal y continua con la superficie dorsal del hocico; el límite entre estas dos regiones está marcado por una sutil convexidad, anterior al nivel de la órbitas.

Las **fenestras supratemporal externa e interna** están parcialmente preservadas, son de contorno oval, más pequeñas que la órbita (Fig. 3.100). Se preserva el margen lateral de la fenestra supratemporal externa derecha, el cual está formado por el postorbital y escamoso. La pared posterior de la fosa supratemporal es cóncava, lisa, y dirigida ántero-dorsalmente. No se preserva los márgenes del **foramen tèmpero-orbital**. La **fenestra supratemporal interna** es de contorno similar pero menor tamaño que la fenestra supratemporal externa. Además de los elementos que delimitan esa abertura, también participan el cuadrado y lateroesfenoides posterior y medialmente.

La **tabla occipital** está muy fracturada y algo deformada (dorso-ventralmente), carece de su porción dorsal (Fig. 3.103). A pesar del estado de preservación, se reconoce del lado derecho parte de una cresta horizontal que separa la tabla occipital en dos superficies, dorsal y ventral. Esta cresta se extienden entre los proceso paraoccipitales por encima del nivel del foramen magnum. La superficie ventral de la tabla occipital está marcadamente inclinada póstero-ventralmente. Del **foramen magnum**, se preserva parte del margen ventral formado por el basioccipital, y una pequeña parte del margen lateral

formado por el complejo exoccipital-opistótico. Del **cóndilo occipital** se preserva una pequeña parte de su cuello del lado izquierdo. No se preservó la región de la **fenestra post-temporal**.

A pesar de no estar preservado completamente (carece de su límite posterior), el **receso ótico** es amplio ántero-posteriormente, de contorno oval, y un poco deprimido dorso-ventralmente; esto último debido a deformación (Fig. 3.102). El receso ótico se extiende anteriormente un poco más allá del nivel de la barra postorbitaria, y está techado mayormente por el escamoso. La **fosa pterigoidea** es de contorno triangular, es amplia tanto látero-medialmente como ántero-posteriormente, expuesta en vista ventral pero en mayor medida en vista posterior, látero-ventral a la tabla occipital (Fig. 3.103).

**Huesos Palpebrales.** No se preservan, sin embargo, sobre el prefrontal y lagrimal se reconoce una depresión triangular alargada (ántero-posteriormente) que corresponde a la faceta donde se apoya el palpebral anterior, y el postorbital presenta un proceso anterior donde se apoya el palpebral posterior (Fig. 3.100).

**Frontal.** Parcialmente preservado, presenta fracturas expuestas, y carece de gran parte del extremo posterior (Fig. 3.100). Se ha preservado el contacto sutural del frontal con los nasales (anteriormente), prefrontal (ántero-lateralmente), postorbital (pósterolateralmente), y lateroesfenoides (pósteroventralmente).

El frontal, impar, es de contorno triangular en vista dorsal, más ancho en su extremo posterior, y con el extremo anterior alargado ántero-posteriormente de modo que sus márgenes laterales son paralelos (Fig. 3.100). No se puede determinar la participación del frontal en el margen de la fenestra supratemporal, ni la morfología del contacto sutural fronto-parietal. La superficie dorsal del frontal es ornamentada pero no se reconoce una

cresta sagital. A nivel del contacto con el postorbital, el frontal presenta un leve abultamiento dorsal. La placa interorbital es considerablemente ancha látero-medialmente, mayor al ancho de la órbita.

La superficie ventral del frontal presenta una *crista cranii* bien desarrollada dorso-ventralmente y robusta, delimitando el canal olfatorio.

**Parietal.** Del parietal se preserva la *crista cranii* parcialmente en ambos lados. Cada una de estas es cóncavas (lateralmente) formando la pared medial de la fosa supratemporal (Fig. 3.100). Se preserva el contacto sutural con el escamoso (póstero-lateralmente), cuadrado y lateroesfenoides (látero-ventralmente).

**Postorbital.** Mayormente preservado del lado derecho, delimitando la fenestra supratemporal ántero-lateralmente (Fig. 3.100). Está ornamentado por pequeños pocitos poligonales separados por cresta irregulares. El postorbital contacta con el frontal (ántero-medialmente), escamoso (posteriormente), cuadrado y cuadradoyugal (póstero-ventralmente), yugal (ventralmente), y lateroesfenoides (ventro-medialmente) (Figs. 3.100, 3.102 y 3.104).

En vista dorsal, el borde lateral y anterior están en un mismo plano e inclinado oblicuamente describiendo una curva sigmoidal (Fig. 3.104). El borde ántero-lateral del postorbital presenta un proceso anterior triangular para la articulación del palpebral posterior. A nivel del contacto sutural con el frontal, el postorbital presenta aun leve abultamiento dorsal y ensanchamiento lateral.

La rama ventral del postorbital es amplia a modo de lámina, con una marcada concavidad que forma el limite anterior del receso ótico (Fig. 3.102). El proceso póstero-ventral del postorbital presenta un amplio contacto sutural con el cuadradoyugal. El proceso

descendente para la barra postorbitaria es de sección transversa triangular, y desplazado internamente. La base del proceso descendente del postorbital también es de sección triangular, con una cresta lateral, posterior, y medial determinando cada vértice. Ventralmente y por detrás de la cresta medial, se apoya el proceso capitado del lateroesfenoides.

**Escamoso.** Preservado fragmentariamente del lado derecho, delimitando la fenestra supratemporal póstero-lateralmente, y contactando con el postorbital (anteriormente), parietal (medialmente), cuadrado (ventralmente), y complejo exoccipital-opistótico (póstero-ventralmente) (Figs. 3.102, 3.103 y 3.104).

La superficie dorsal del escamoso esta ornamentada por pocitos y crestas irregulares (Fig. 3.104). Dentro de la fosa supratemporal, la superficie del escamoso es cóncava formando parte de la pared lateral. Del proceso póstero-lateral del escamoso se preserva fragmentariamente su base. Lateralmente, en la superficie ventral del escamoso se reconoce ligero surco longitudinal para el opérculo auricular (Fig. 3.102). En esta vista, el escamoso se extiende anteriormente hasta el nivel del proceso anterior del postorbital, techando en gran medida el receso ótico.

**Complejo supraoccipital-epióticos.** Solo se preserva la porción epiótica de la cápsula ótica, la cual se observa dorsalmente por fractura del techo craneano (Fig. 3.104). Esta porción contacta con el proótico (anteriormente), y el complejo exoccipital-opistótico (posteriormente). También por fractura se observa parte del divertículo intertimpánico.

**Complejo exoccipital-opistótico.** Preservados fragmentariamente en ambos lados, mayormente la mitad ventral, y en gran medida del lado derecho (Fig. 3.103). Se reconoce

el contacto sutural con el escamoso (dorso-lateralmente), cuadrado (anterior y látero-ventralmente), basiesfenoides (ventro-medialmente), y basioccipital (ventro-medialmente). Medialmente, se preserva parte del margen del foramen magnum formado por el complejo exoccipital-opistótico.

A pesar de no estar preservada completamente, la superficie expuesta del complejo exoccipital-opistótico está dividida por una cresta horizontal dispuesta horizontalmente (Fig. 3.103). La superficie ventral conteniendo los forámenes neurovasculares es cóncava e inclinada en gran manera póstero-ventralmente. Lateral a la posición del cóndilo occipital, se reconocen tres forámenes neurovasculares, que corresponden al foramen metótico (para los nervios craneanos IX, X y XI), el foramen para la rama anterior del nervio craneano hipogloso (XII<sub>1</sub>), y el foramen carotideo posterior. El foramen metótico y el foramen carotideo posterior son de tamaños similares, muy próximos entre sí, y dispuestos dorso-ventralmente, con una leve inclinación medial del último; del lado derecho ambos forámenes están dentro de un receso. Dentro del foramen metótico, por relleno de sedimento, no se reconocen divisiones para pasaje de los nervios craneanos glosofaríngeo (IX), vago (X), y accesorio (XI). Más medialmente se reconoce el pequeño foramen para la rama del nervio craneano hipogloso (XII<sub>1</sub>).

El proceso paraoccipital se ha preservado muy fragmentariamente que es difícil una descripción, solo mencionar que su extremo distal está curvado látero-ventralmente y por debajo de éste se reconoce un pequeño foramen cráneo-cuadrado (Fig. 3.103). Externamente, este foramen está delimitado por el complejo exoccipital-opistótico en gran medida. La *crista tuberalis* y la *crista pseudotuberalis* del cuadrado coinciden en toda su longitud y forman el margen ventro-lateral de la tabla occipital.

La rama ventral del complejo exoccipital-opistótico amplía látero-medialmente y contribuye en su extremo con la tuberosidad basal, lateralmente (Figs. 3.103 y 3.105). Sobre

esta tuberosidad, este extremo del complejo presenta una depresión de contorno oval. Dorsal a esta porción, el complejo exoccipital-opistótico presenta un leve surco para la arteria carótida que se dirige hacia el foramen carotideo posterior.

Por fractura se observa parte del divertículo otoccipital, que está expuesto lateral al foramen magnum.

**Basioccipital.** Preservado en gran medida, aunque falta el cóndilo occipital (Fig. 3.103). La placa basioccipital está marcadamente inclinada, con su superficie dirigida póstero-ventralmente. Se reconoce el contacto sutural con el complejo exoccipital-opistótico (lateralmente) y basiesfenoides (anteriormente), como así también el margen del foramen magnum que delimita ventralmente (Figs. 3.103 y 3.105).

La superficie expuesta de la placa basioccipital es ligeramente cóncava (látero-medialmente), y se expande en su porción ventral (Fig. 3.103). La tuberosidad basal y la cresta media son poco marcadas, probablemente un artificio de su preservación. En la tuberosidad, delimita la depresión sobre el complejo exoccipital-opistótico (medialmente). El margen ventral de la placa basioccipital describe una “W” abierta, con una escotadura medial para el foramen de Eustaquio medio (Fig. 3.105).

Dorsalmente está expuesto el piso de la cavidad endocraneana (Fig. 3.104). La porción preservada del basioccipital es fragmentaria, relativamente amplia látero-medialmente pero corta ántero-posteriormente, y cóncava.

**Lateroesfenoides.** Está preservado y expuesto en ambos lados, sin embargo, toda su superficie expuesta está fracturada dificultando el reconocimiento de algunas suturas y forámenes (Figs. 3.104 y 3.106). Se reconoce el contacto sutural con el frontal (ántero-dorsalmente), postorbital (látero-dorsalmente), parietal (dorsalmente), cuadrado

(posteriormente), pterigoides (ventralmente), basiesfenoides (ventro-medialmente), proótico (posteriormente), y con su simétrico (medialmente). El lateroesfenoides es amplio látero-medialmente, con una ligera concavidad en su superficie anterior (Fig. 3.106).

A pesar de estar fracturado, el proceso rostral del lateroesfenoides es corto ántero-posteriormente y ancho látero-medialmente, delimitando con su simétrico el pasaje para el tracto olfatorio (Fig. 3.106). Ventral a esta abertura, ambos lateroesfenoides presentan un relativamente amplio (dorso-ventralmente) contacto sutural en la línea media. El foramen para el tracto óptico (II) es amplio látero-medialmente y de contorno semicircular, está delimitado por una cresta lateralmente. El proceso postorbitario está bien desarrollado lateralmente, con un proceso capitado apoyado en la superficie ventral del postorbital.

La fosa para el ganglio del nervio craneano trigémino (V) es relativamente amplia látero-medialmente, más ancha que el puente lateral, de contorno oval con el eje mayor orientado horizontalmente (Fig. 3.106). En la fosa no se reconoce división para las respectivas ramas maxilar ( $V_2$ ) y mandibular ( $V_3$ ) del nervio craneano trigémino. En el lateroesfenoides del lado derecho se reconoce el foramen para la rama supraorbitaria del nervio craneano trigémino ( $V_{so}$ ), de modo que la rama posterior del lateroesfenoides presenta un puente caudal. El foramen  $V_{so}$  se encuentra muy por delante de la sutura lateroesfenoides-cuadrado y muy por encima de la fosa del trigémino.

En la rama ventral del lateroesfenoides se reconoce un puente lateral que delimita lateralmente el pasaje para la rama oftálmica del nervio craneano trigémino ( $V_1$ ) (Fig. 3.106). Ántero-medialmente se reconoce un pequeño foramen para el nervio craneano oculomotor (III); no es posible reconocer el foramen para el nervio craneano troclear (IV). En el cuerpo del lateroesfenoides se reconoce una cresta que se extiende oblicuamente sobre el proceso postorbitario desde el proceso capitado hasta el nivel del foramen supraorbitario, la cual corresponde a la cresta cotilar. Otra cresta se extiende desde el proceso postorbitario

hasta el margen anterior del puente lateral, y que corresponde a la cresta tensor. Ambas crestas se fusionan parcialmente en una cresta t mporo-orbital (dorsalmente).

**Pro tico.** Este elemento est  cubierto por el cuadrado lateralmente. En vista dorsal, y expuesto por fractura del techo craneano, el pro tico es visible delimitando el foramen del nervio trig mino (posteriormente), y formando el tercio anterior de la c psula  tica (Fig. 3.106)

**Basiesfenoides.** Se encuentra preservado relativamente completo (Figs. 3.103, 3.104, 3.105 y 3.106). El basiesfenoides contacta los pterigoides (anteriormente), lateroesfenoides ( ntero-dorsalmente), cuadrado y complejo exoccipital-opist tico (lateralmente), y basioccipital (posteriormente). El pterigoides cubre la pared lateral del basiesfenoides (Fig. 3.106). El contacto con el basioccipital est  dispuesto de manera amplia l tero-medialmente, y entre esta sutura se reconoce los for menes de Eustaquio (medio y laterales) (Fig. 3.105).

En vista ventral, el basiesfenoides tiene contorno triangular, amplio l tero-medialmente con una alargada proyecci n a modo de l mina ventral inclinada hacia delante (Fig. 3.105). En vista occipital, esta l mina  ntero-ventral del basiesfenoides es visible por debajo de la tabla occipital, como una continuaci n  ntero-ventral de esta superficie posterior del neurocr neo (Fig. 3.103). Un estrecho proceso del basiesfenoides se acu a entre el cuadrado y complejo exoccipital-opist tico (lateralmente).

El foramen de Eustaquio medio es de contorno oval y est  contenido en un peque o receso, el cual se extiende a modo de surco en la l mina  ntero-ventral del basiesfenoides como as  tambi n en el pterigoides (Figs. 3.105 y 3.106). Los for menes de Eustaquio laterales son muy estrechos  ntero-posteriormente a modo de ranuras; estos for menes tendr an una contribuci n del complejo exoccipital-opist tico (lateralmente). Los for menes

de Eustaquio no están alineados transversalmente, los laterales están desplazados póstero-dorsalmente con respecto al foramen medio. En vista lateral, el foramen de Eustaquio lateral es visible en menor medida por detrás de la cresta B del cuadrado. Desde el margen anterior del foramen de Eustaquio lateral se extiende una poco marcada cresta oblicua hasta el margen lateral de la lámina ántero-ventral del basiesfenoides.

No es posible identificar el foramen del nervio craneano abducens (VI) en la pared ántero-lateral del basiesfenoides, expuesta entre el lateroesfenoides y el pterigoides (Fig. 3.106). Por delante de esta región, se preserva la base del rostro basiesfenoidal. Dorsalmente está expuesto el piso de la cavidad endocraneana, en donde la porción del basiesfenoides está mayormente expuesta. Esta superficie corresponde al *dorsum sellae* y es convexo ántero-posteriormente en gran medida, y amplio látero-medialmente. En esta exposición no es posible identificar los forámenes del nervio craneano VI.

**Cuadrado.** Preservado en gran medida, pero fragmentariamente en su extremo articular (cóndilos del cuadrado) (Figs. 3.102, 3.103, 3.104, 3.105 y 3.106). Se reconoce el contacto sutural del cuadrado con el escamoso (dorsalmente), cuadradoyugal (lateralmente), complejo exoccipital-opistótico (posteriormente), parietal (dorso-medialmente), lateroesfenoides y proótico (medialmente), pterigoides y basiesfenoides (ventro-medialmente).

En la región orbito-temporal, el contacto sutural cuadrado-lateroesfenoides se origina en el margen dorsal de la fosa del trigémino, y se extiende de manera vertical dorsalmente (Fig. 3.106). En esta región el cuadrado constituye el margen posterior de dicha fosa. Sobre el proceso pterigoideo se extiende una cresta desde el margen póstero-lateral del cuello pterigoideo hasta la superficie ventral del cuerpo del cuadrado. Esta cresta describe una curvatura paralela al contacto cuadrado-complejo exoccipital-opistótico, mientras que

otra cresta se dispone paralela al contacto con el cuadradoyugal. Estas crestas corresponderían a la cresta B y la cresta A de Iordansky (1964), respectivamente. Por detrás de la cresta B, la *cresta pseudotuberalis* es poco desarrollada y coinciden en longitud con la *cresta tuberalis* del complejo exoccipital-opistótico, formando en conjunto una cresta relativamente afilada que forma el margen látero-ventral de la tabla occipital (Fig. 3.103).

La región ótica del lado derecho está preservada relativamente más completa (Fig. 3.102). El receso ótico no está completo en toda su longitud, falta su mitad posterior. La abertura ótica, a pesar de no estar completa (carece de su margen posterior), sería de contorno romboidal por la morfología de la incisura ótica. La incisura ótica describe un margen recto, paralelo al contacto sutural con el cuadradoyugal, más que una curvatura. La fosa periótica es bien marcada y semicircular. El foramen sifoneal se observa dentro de esta fosa, anteriormente; el tamaño de este foramen es relativamente grande producto probablemente de la preparación mecánica. Ventral a la abertura ótica, el proceso pósterodorsal del cuadrado presenta una incisura bien marcada que contribuiría a la morfología romboidal de esa abertura. Dorsal a la abertura ótica, no es posible determinar la longitud del proceso ótico.

Por fractura es posible observar gran parte de la cavidad timpánica y del divertículo cuadrado (Figs. 3.103 y 3.104). La cavidad timpánica está bien desarrollada entre la pared de la cavidad endocraneana y el cuadrado, mientras que el divertículo ocupa gran parte del cuadrado internamente.

### 3.1.2.8b. Endocráneo

**Encéfalo.** El espécimen MCF-PVPH-413 tiene expuesta la cavidad endocraneana dorsalmente, sin embargo su preservación no es muy buena y presenta una leve deformación

lateral y longitudinal, motivo por lo cual no se le realizó una Tomografía Computada ni mucho menos un molde de látex (Fig. 3.104).

A pesar de su pobre preservación, es posible reconocer las regiones del encéfalo (anterior, medio y posterior), y su tamaño relativo (Fig. 3.104). Se puede mencionar que la cavidad endocraneana de MCF-PVPH-413 es alargada ántero-posteriormente, describiendo una morfología sigmoidal en vista lateral, con ángulo entre las diferentes regiones del encéfalo por marcados, son una disposición sub-horizontal. La fosa para los hemisferios cerebrales es amplia y cóncava, por lo cual estos estarían bien desarrollados látero-medialmente y redondeados lateralmente. Por detrás de los hemisferios cerebrales, la región de los lóbulos ópticos es comprimida latero-medialmente y algo alargada ántero-posteriormente.

La cápsula ótica forma una eminencia vestibular en la cavidad endocraneana, la cual es un abultamiento piramidal algo redondeado.

**Comentarios.** Hasta el momento, el espécimen MCF-PPHV-413 solo fue brevemente descrito en un resumen (Ortega et al., 2012). En esa contribución se asigna MCF-PPHV-413 a Peirosauridae, siendo el espécimen más completo de la familia hallado en Argentina. A partir del estudio del neurocráneo de este espécimen, realizado en esta Tesis Doctoral, puede concluirse al mismo como Peirosauridae indeterminado. No obstante, es necesaria una descripción comparativa más completa de éste espécimen, la cual está en proceso.

### 3.1.2.9. MPCA-PV-241

**Material.** MPCA-PV-241, neurocráneo parcial, sin basicráneo (Fig. 3.107).

**Procedencia geográfica y cronoestratigráfica.** El Anfiteatro de Rentería, Norte de la provincia de Río Negro (Fig. 2.1). Grupo Neuquén, Cretácico Superior. Este espécimen fue hallado en la colección del Museo Carlos Ameghino de la ciudad de Cipolletti, provincia de Río Negro, sin etiqueta sobre procedencia. Considerando esto y dado que el registro más antiguo y moderno de Peirosauridae en el Grupo Neuquén proceden de la Formación Cerro Lisandro y Anacleto (ej., Martinelli et al., 2012; Barrios y Bona, 2014; Barrios et al., 2015), respectivamente, se indica una edad Cretácico Superior para el espécimen mencionado (Fig. 2.3). Además, el Director del Museo Carlos Ameghino, Sr. Carlos Muñoz comunicó personalmente que dicho espécimen procedería del área de El Anfiteatro de Rentería, donde tiene amplia exposición el Grupo Neuquén (ej., Leanza et al., 2008; Salgado et al., 2009) (Fig. 2.2).

#### 3.1.2.9a. Osteología

**Morfología general del neurocráneo.** El espécimen MPCA-PV-241 comprende un neurocráneo parcial que carece del basicráneo (basioccipital y basiesfenoides), por lo cual la cavidad endocraneana está expuesta ventralmente desde el nivel de la cápsula ótica (Fig. 3.107). Los elementos craneanos preservados son el frontal, parietal, postorbitales, escamosos, complejo supraoccipital-epióticos, complejo exoccipital-opistótico, lateroesfenoides, proótico, y parte proximal del cuadrado derecho (Figs. 3.108, 3.109, 3.110, 3.111 y 3.112). La superficie dorsal del neurocráneo es longitudinalmente horizontal y ornamentada (Figs. 3.107C y D). A juzgar por su tamaño y ornamentación, este espécimen

corresponde a un individuo de tamaño medio y correspondería a un adulto (ver Tabla 3.2).

De la **fenestra infratemporal** solo se preservó la esquina dorsal izquierda y parte del margen posterior derecho; esta abertura tendría contorno triangular con ápice posterior (Fig. 3.110A). La **órbita** preserva su margen dorsal recurvado formado por el frontal, y estaría parcialmente lateralizada (Figs. 3.108, 3.109 y 3.110B). Los elementos de la **tabla craneana** (frontal, parietal, postorbitales, y escamosos) están ornamentados dorsalmente por numerosos pocitos sub-circulares a poligonales de pequeño tamaño, y separados por rugosas crestas. La tabla craneana también presenta unos leves abultamientos a nivel del contacto sutural frontal-postorbital y parietal-escamoso; siendo de este modo mayormente plana con el margen posterior medial sutilmente cóncavo (Figs. 3.109E y F). La tabla craneana es amplia látero-medialmente, de contorno subrectangular, con ligera inclinación lateral del margen lateral (Fig. 3.110).

La **fenestra supratemporal externa** es amplia ántero-posteriormente, de contorno sub-oval, con margen lateral relativamente recto (Fig. 3.108). Está delimitada por el postorbital (ántero-lateralmente), escamoso (póstero-lateralmente), parietal (póstero-medial y medialmente), y frontal (ántero-medialmente). Dentro de la porción posterior de la **fosa supratemporal** la pared posterior es inclinada dorso-anteriormente, amplia látero-medialmente, cóncava, y está formada por el parietal y escamoso. En la pared posterior de la fosa supratemporal se observa el **foramen ténporo-orbital**, el cual es de contorno oval, ubicado entre la sutura parietal-escamoso, y abre parcialmente en un receso (dorsalmente). El foramen ténporo-orbital no es visible en vista dorsal por desarrollo de los huesos dérmicos de la tabla craneana; el foramen del lado derecho solo visible parcialmente. El margen anterior de la fenestra supratemporal está muy por delante del nivel de la sutura fronto-parietal. La **fenestra supratemporal interna**, es de contorno oval, más pequeña, y delimitada por los mismos elementos que la precedente, pero con el cuadrado y el

lateroesfenoides delimitando posterior y medialmente, respectivamente. Su margen anterior no coincide con el margen anterior de la fenestra supratemporal externa, sino posterior a este.

La **tabla occipital** está parcialmente preservada, falta la parte ventral y lateral izquierda (Fig. 3.110B). Es amplia tanto látero-medialmente como dorso-ventralmente. La cresta horizontal es poco desarrollada, sin embargo, se diferencian dos superficies opuestamente dirigidas en la tabla occipital: una superficie dorsal dispuesta verticalmente con concavidad dirigida hacia atrás, y superficie ventral también cóncava pero dirigida póstero-ventralmente. La **fenestra post-temporal**, inmediatamente por debajo del nivel de la tabla craneana, es estrecha dorso-ventralmente y contenida en una depresión entre el escamoso y el parietal. Del **foramen magnum** solo se preservó parte de su margen dorsal formado por el exoccipital del complejo exoccipital-opistótico, en ambos lados.

El **receso ótico** amplio ántero-posteriormente, de contorno oval, y se extiende anteriormente más allá del nivel de la barra postorbitaria (Fig. 3.110A). No es posible determinar la morfología y exposición de la **fosa pterigoidea**.

**Huesos Palpebrales.** No se preservó ningún hueso palpebral. Pero sobre en el postorbital se observa la superficie triangular rugosa del proceso anterior para la articulación del palpebral posterior (Figs. 3.108 y 3.110A).

**Frontal.** Preservado en gran medida aunque falta el proceso nasal del extremo anterior (Fig. 3.108). La superficie dorsal del frontal es relativamente plana y ornamentada, con una cresta sagital media incipiente. Se preservaron los contactos con el prefrontal (ántero-lateralmente), postorbital (póstero-lateralmente), parietal (posteriormente), y lateroesfenoides (póstero-ventralmente) (Figs. 3.108, 3.109, 3.111 y 3.112).

El frontal es amplio látero-medialmente, siendo su ancho máximo a nivel del contacto con el postorbital, nivel desde cual sus márgenes laterales convergen tanto anterior como posteriormente (Fig. 3.108). El extremo anterior del frontal presenta expuestas las superficies rugosas para la articulación del prefrontal (Figs. 3.109, 3.110A, 3.111 y 3.112). A nivel de las órbitas, la placa interorbital presenta una constricción lateral que forma el reborde recurvado del margen dorsal de la órbita. Posterior al ensanchamiento lateral frontal-postorbital, el frontal converge hasta la esquina anterior de la fenestra supratemporal externa. De este modo, forma parte del margen y pared ántero-medial de la fenestra y fosa supratemporal, respectivamente, a través de una lámina descendente lisa que se acuña entre postorbital y parietal hasta contactar el lateroesfenoides (Fig. 3.108). Posteriormente, el frontal contacta con el parietal a través de una sutura interdigitada lineal látero-medialmente, y forma parte de la placa interfenestral.

Ventralmente, la *crista cranii* es robusta, está bien desarrollada dorso-ventralmente, pero es corta ántero-posteriormente (Figs. 3.107E, 3.109, 3.111 y 3.112). Esta *crista cranii* delimita un canal olfatorio relativamente ancho y alto. Este surco marcadamente cóncavo en toda su longitud, pero de sección transversa subrectangular, y profundo dorso-ventralmente, se expande anteriormente para alojar a los bulbos olfatorios (Fig. 3.108). A este nivel, los prefrontales delimitan el surco para el tracto olfatorio, lateralmente. En esta porción dentro del surco, una cresta media parcial indica la separación de los bulbos olfatorios. Lateralmente, la superficie del frontal dorsal a la órbita es cóncava, con diminutos forámenes vasculares.

**Parietal.** Preservado completamente, en vista dorsal tiene contorno sub-rectangular (Fig. 3.108). La superficie que participa de la tabla craneana es ornamentada y de contorno en forma de “T” invertida, más ensanchada de manera látero-medial posteriormente. El parietal

contacta con el frontal (anteriormente), lateroesfenoides y cuadrado (latero-ventralmente), escamoso (póstero-lateralmente), y complejo supraoccipital-epióticos (posteriormente). Presenta un abultamiento en la tabla craneana a nivel del contacto sutural parietal-escamoso, que en vista occipital hace que la superficie dorsal posterior del parietal presente una ligera concavidad (Fig. 3.110B).

La placa interfenestral es relativamente amplia, aproximadamente más del 50% del ancho de la fenestra supratemporal externa, y no forma una barra sagital (Fig. 3.108). Los márgenes de esta placa son cóncavos y carecen de crestas laterales. Por debajo de este nivel y dentro de la fenestra supratemporal externa, la *crista cranii parietalis* está muy desarrollada formando gran parte de la fosa supratemporal. Posterior en la fosa y por debajo del borde de la fenestra supratemporal externa, se encuentra el foramen tèmpero-orbital entre la sutura parietal-escamoso. Dorsalmente, este foramen está contenido en un receso formado por esos dos huesos, de modo que en vista dorsal el foramen izquierdo no es visible mientras que del lado derecho solo parcialmente. En esta región, el surco para la vena tèmpero-orbital es marcado.

El extremo posterior del parietal forma la porción central del margen posterior de la tabla craneana, y participa del margen dorsal de la tabla occipital donde presenta una estrecha exposición dorso-ventral (Fig. 3.110). La superficie del parietal expuesta en la tabla occipital es inclinada y dirigida póstero-ventralmente, donde forma un contacto sutural con el complejo supraoccipital-epióticos en forma de “W”.

Internamente, el divertículo parietal está bien desarrollado, principalmente látero-medialmente, ocupando la mayoría de la porción central del parietal. Este divertículo se estrecha dorso-ventralmente en sus extremos (Fig. 3.113).

**Postorbital.** Preservado en gran medida, falta el proceso descendente de la barra

postorbitaria, en ambos lados (Figs. 3.108, 3.109, 3.110A, 3.111 y 3.112). Se preservaron los contactos suturales con frontal (ántero-medialmente), escamoso (posteriormente), cuadradoyugal (póstero-ventralmente), cuadrado (póstero-medialmente), y lateroesfenoides (ventro-medialmente).

En vista dorsal, el postorbital tiene contorno en forma de “reloj de arena”, con una marcada constricción latero-medial a nivel de la esquina anterior de la fenestra supratemporal (Fig. 3.108). De este modo, el margen lateral del postorbital es ligeramente cóncavo para la articulación del palpebral posterior. La superficie dorsal es ornamentada. La rama anterior del postorbital junto con el frontal forma un reborde convexo lateral. El proceso anterior de esta rama forma una superficie triangular rugosa para la articulación del palpebral posterior (Fig. 3.110A). Inmediatamente por debajo del margen de la esquina anterior de la fenestra supratemporal externa del lado izquierdo, el postorbital presenta un foramen para la vena postorbital (*sensu* Porter et al., 2016); sin embargo, en el lado derecho este foramen está ausente (Fig. 3.108). La superficie anterior de la rama ventral es cóncava contribuyendo con la cavidad de la órbita, y también presenta una depresión central bien marcada para un diminuto foramen de salida de la vena postorbital (Figs. 3.109, 3.111 y 3.112).

En la parte ventral y medial, el postorbital presenta una depresión donde se apoya el proceso capitado del lateroesfenoides (Figs. 3.109 y 3.111). Desde este nivel, una cresta del postorbital se extiende ventralmente y separa la cavidad orbital de la fosa temporal. Lateral y por debajo del nivel de la tabla craneana, el postorbital presenta una amplia concavidad abierta lateralmente que forma el límite anterior del receso ótico (Fig. 3.110A). Desde la esquina del proceso anterior del postorbital una cresta se extiende ventralmente, que separa la cavidad orbital del receso ótico. De esta manera, considerando las crestas ventrales del postorbital, el proceso descendente sería de sección transversa triangular.

**Escamoso.** Se preservaron parcialmente ambos escamosos, en mayor medida el escamoso derecho al cual le falta el extremo distal (Figs. 3.108 y 3.110). El escamoso contacta con el postorbital (anteriormente), parietal (medialmente), cuadrado (ventralmente), cuadradoyugal (ántero-ventralmente), complejo supraoccipital-epióticos (pósteromedialmente), y complejo exoccipital-opistótico (posteriormente).

Presenta una superficie dorsal ornamentada y con una marcada inclinación pósterolateral, principalmente en el proceso pósterolateral (Figs. 3.108 y 3.110). El reborde lateral, donde presenta el surco para el opérculo auricular, es poco desarrollado dorsoventralmente. A nivel del contacto sutural con el parietal, el escamoso presenta un leve desarrollo dorsal (Fig. 3.110B). La parte preservada del proceso pósterolateral del escamoso derecho presenta una inclinación pósterovernal formando un ángulo de 35° aproximadamente con la tabla craneana (ver Tabla 3.2). La lámina ventral de este proceso es bien desarrollada dorsoventralmente, y curvada ventrolateralmente, delimitando el receso ótico (pósteromedialmente). En esta región, un estrecho surco longitudinal marca el contacto sutural escamosocuadrado, que se extiende desde la abertura ótica, pósterolateralmente (Fig. 3.110A).

En la región posterior dentro de la fosa supratemporal, la lámina descendente anterior del escamoso es cóncava contribuyendo con la pared posterior de la fosa y delimitando el foramen tímpano-orbital (lateralmente) (Fig. 3.108). La lámina descendente posterior, en íntimo contacto con el proceso paraoccipital, es fuertemente cóncava para la inserción de musculatura (cervical y mandibular), y con un reborde pósterodorsal sobresaliente y bien marcado (Fig. 3.110B). Más medialmente, esta lámina delimita lateralmente la fenestra posttemporal formando un breve receso dorsal.

**Complejo supraoccipital-epióticos.** Este elemento está preservado completamente, es amplio látero-medialmente, tiene forma triangular con el ápice mayor ventral, y restringido a la tabla occipital (Fig. 3.110B). Ocupa la mayor parte de la superficie dorsal al foramen magnum. El complejo supraoccipital-epióticos contacta con el parietal (anterior y dorsalmente), escamoso (látero-dorsalmente), proótico (anteriormente), y complejo exoccipital-opistótico (ventralmente) (Figs. 3.109 y 3.110B). El contacto con el parietal en la tabla occipital es a través de una sutura en forma de “W” alargada látero-medialmente.

El complejo supraoccipital-epióticos presenta una prominente cresta sagital dispuesta verticalmente (Fig. 3.110B). Esta cresta ocupa más de la mitad de la longitud dorso-ventral de la superficie expuesta del complejo. Lateral a esta cresta sagital se observan dos depresiones bien marcadas para inserción de musculatura cervical. Lateralmente y por debajo del margen posterior de la tabla craneana, los procesos post-occipitales delimitan ventralmente la fenestra post-temporal. Junto con el escamoso, el complejo supraoccipital-epióticos forma el margen dorsal de estas fenestras. Los procesos post-occipitales son amplios látero-medialmente, están formado completamente por el complejo supraoccipital-epióticos, y su superficie dorsal está levemente inclinada y dirigida póstero-dorsalmente. Estos procesos tienen una corta proyección caudal. Ventral a estos procesos se extiende oblicuamente hacia la parte medial una robusta cresta. Entre la cresta sagital y estas crestas oblicuas queda delimitada las depresiones mencionadas anteriormente.

Internamente, el divertículo intertimpánico es continuo de un lado al otro, y está bien desarrollado tanto ántero-posterior como dorso-ventralmente, ocupando la mayoría del complejo supraoccipital-epióticos (Figs. 3.113 y 3.114).

**Complejo exoccipital-opistótico.** Preservados parcialmente, solo del lado derecho se preservó parte del proceso paraoccipital y de la superficie ventral (Fig. 3.110B). Se preservó

la sutura con el complejo supraoccipital-epióticos (dorso-medialmente), escamoso (dorso-lateralmente), cuadrado (lateral y látero-ventralmente), y con su simétrico medialmente.

El complejo exoccipital-opistótico forma una tuberosidad bien marcada por encima del foramen magnum; del cual se conserva parte del margen dorso-lateral derecho (formado por el complejo) (Fig. 3.110B). La cresta horizontal es poco marcada, se extiende látero-medialmente desde la tuberosidad medial hasta el proceso paraoccipital, y presenta una inclinación látero-ventral. El proceso paraoccipital es alto dorso-ventralmente, pero no se preserva su extremo más distal. Particularmente, el proceso paraoccipital derecho presenta unas escotaduras bien definidas, una dorsal y otra ventral. La Tomografía Computada no revela relación entre estas escotaduras y la cavidad timpánica. Dado que no se cuenta con el proceso del lado izquierdo para comparar, no se descarta que estas estructuras se deban a alguna anomalía ósea de origen patológico.

Por debajo del proceso paraoccipital se observa un foramen cráneo-cuadrado muy estrecho dorso-ventralmente y relativamente ancho látero-medialmente (Fig. 3.110B). Desde este foramen se extiende la *crista tuberalis* ventralmente y luego medialmente. Esta *crista* forma mayormente el margen ventro-lateral de la tabla occipital. Póstero-medial a este margen se observa parcialmente el margen lateral del foramen carotideo posterior que está delimitado por la rama ventral del complejo exoccipital-opistótico (Figs. 3.109 y 3.112). No se preservaron los otros forámenes neurovasculares que abren en este complejo.

En vista ventral, por fractura está expuesto parcialmente el divertículo otoccipital (*sensu* Dufeu y Witmer, 2015), el cual es amplio ocupando gran parte de la pared anterior del complejo exoccipital-opistótico (Fig. 3.109). A través de la fractura expuesta es posible también acceder a la cavidad endocraneana y la pared de la cápsula ótica. Por encima del foramen magnum, los complejos exoccipital-opistótico están fusionados pero no se observa línea de sutura. En la cápsula ótica izquierda (mejor expuesta) se observa el contacto sutural

opistótico-proótico.

Dentro de la cavidad timpánica y lateral a la cápsula ótica, se observa una fenestra de contorno oval, la cual corresponde a la *fenestra ovalis* y la *fenestra pseudorotunda* en confluencia ya que la *crista interfenestralis* no se preserva por fractura; pero si un fragmento de su base (Fig. 3.112). Lateral a estas fenestras se desarrolla un receso columelar hacia la cavidad timpánica. El complejo exoccipital-opistótico forma parte de estas fenestras y del receso, posteriormente. Por debajo de la cápsula ótica, la fisura metótica está colapsada, pero se observa en ambos lados unos diminutos forámenes que corresponden a la salida de los nervios craneanos glossofaríngeo (IX), vago (X), y accesorio (XI); en cavidad timpánica del lado derecho se observan dos diminutos forámenes que corresponderían a parte de los canales de algunos de esos nervios craneanos (Fig. 3.111). Particularmente, en la cavidad endocraneana la cápsula ótica presenta poco desarrollo medial, como una leve convexidad más que de morfología piramidal (Fig. 3.109).

**Lateroesfenoides.** Preservado en gran medida en ambos lados, solo le falta una pequeña parte de la rama ventral (Figs. 3.109, 3.111 y 3.112). Es amplio látero-medialmente, con una superficie externa anterior con ligera concavidad. Se preservaron los contactos suturales con el frontal (ántero-dorsalmente), postorbital (dorso-lateralmente), parietal (dorsalmente), cuadrado y proótico (lateralmente), y basiesfenoides (ventro-medialmente).

El proceso rostral de la rama anterior, aunque no preservado de manera completa, es largo y agudo ántero-posteriormente; se extiende hasta alcanzar el nivel del prefrontal (Figs. 3.109 y 3.111). El lateroesfenoides delimita lateralmente en gran medida el canal para el tracto olfatorio, el cual también tiene contribución del prefrontal. Más ventralmente y a través de su porción medial, los lateroesfenoides establecen un contacto sutural bien definido entre sí, que se extiende entre el foramen para el tracto olfatorio y el foramen del

tracto óptico (II). Este contacto sutural se encuentra protruido hacia delante formando una cresta sagital (Figs. 3.110A y 3.111). El foramen del tracto óptico (II) es estrecho dorso-ventralmente, con contorno en forma de “media-luna”, y completamente delimitado por los lateroesfenoides, los cuales forman unas crestas laterales bien definidas y recurvadas.

El proceso postorbitario del lateroesfenoides está bien desarrollado lateralmente, donde el proceso capitado se apoya en una depresión ventro-medial del postorbital, detrás de la cresta medial de este elemento (Fig. 3.109). El proceso capitado es relativamente pequeño y de contorno triangular. La cresta cotilar y la cresta tensor confluyen en una cresta tèmpero-orbital bien marcada y robusta, la cual se extiende dorsalmente hacia el proceso capitado (Figs. 3.111 y 3.112).

La rama posterior contacta con el cuadrado a través de una sutura interdigitada orientada dorso-ventralmente (Fig. 3.111). Esta sutura se extiende ventralmente hasta el margen de la esquina posterior de la fosa del nervio trigémino. Anterior a este contacto sutural y por encima de la fosa del trigémino (equidistantemente), el lateroesfenoides presenta un pequeño foramen para la rama supraorbitaria del nervio craneano trigémino ( $V_{so}$ ), delimitado lateralmente por el puente caudal. La rama ventral del lateroesfenoides presenta un puente lateral relativamente amplio látero-medialmente para la rama oftálmica del nervio craneano trigémino ( $V_1$ ). Por encima de la salida de esta rama del nervio craneano trigémino (V) se observa un diminuto foramen para el nervio craneano troclear (IV). El foramen para el nervio craneano oculomotor (III) es también muy pequeño y se encuentra por delante de la salida de la rama oftálmica ( $V_1$ ) (Figs. 3.111 y 3.112).

En vista ventral y en ambos lados (Fig. 3.109), por fractura tienen exposición la fosa, el foramen del trigémino, y el canal para la rama  $V_1$ . La fosa del trigémino es de contorno triangular, amplia tanto látero-medial como dorso-ventralmente. Sin embargo, el foramen trigémino es muy estrecho y pequeño. El canal para la rama  $V_1$  es estrecho y corto ántero-

posteriormente.

**Proótico.** Preservado en ambos lados, en mayor medida del lado izquierdo, y expuesto por fractura en vista ventral (Fig. 3.109). El proótico contacta con el lateroesfenoides (anteriormente), basiesfenoides (ventralmente), complejo exoccipital-opistótico (posteriormente), complejo supraoccipital-epióticos (póstero-dorsalmente), y cuadrado (lateralmente).

La escotadura para el pasaje del nervio trigémino es reducida, de esta manera el foramen trigémino es pequeño (Fig. 3.109). No obstante, la fosa del trigémino es amplia y profunda, formada por el proótico y el lateroesfenoides. El margen externo es un poco reducido respecto al ancho de la fosa del trigémino; este margen está formado por el cuadrado y el lateroesfenoides (Fig. 3.111). El proótico no es visible externamente a través de la fosa del trigémino.

Dentro de la fosa del trigémino, la pared dorso-lateral del proótico presenta una pequeña depresión para la salida de la rama supraorbitaria ( $V_{so}$ ) y la rama timpánica ( $V_{ti}$ ) del nervio craneano trigémino (Fig. 3.109). El proótico izquierdo tiene expuesto por fractura el canal para la rama  $V_{ti}$ , el cual corre oblicuamente desde la fosa de trigémino hasta la cavidad timpánica. Más posteriormente, el proótico forma en gran manera (más de 1/3) la parte anterior de la cápsula ótica. Esta cápsula es poco dilatada medialmente, forma un amplio domo en la pared de esa región del neurocráneo.

Ántero-ventral a la cápsula ótica, el proótico presenta una pequeña pero alargada depresión semicircular, la cual está rellena de sedimento, pero donde estarían los forámenes para el nervio craneano facial (VII) y el nervio craneano estato-acústico (VIII) (Figs. 3.109 y 3.111). Lateralmente a la cápsula ótica y dentro de la cavidad timpánica, está expuesta del lado izquierdo la *fenestra ovalis* y la *fenestra pseudorotunda*, las cuales están en confluencia

por fractura de la *crista interfenestralis*. Esta fenestra común es relativamente amplia, de contorno oval, y delimitada por el proótico (anteriormente) (Fig. 3.112). Más lateralmente a esta fenestra, el proótico contribuye con el receso columelar.

El divertículo proótico está bien desarrollado afectando la pared lateral de este elemento, y ampliamente expuesto por fractura, ventralmente (Fig. 3.109).

**Basiesfenoides.** Preservado de manera fragmentaria, solo una porción alrededor de la fosa pituitaria y parte del *dorsum sellae* (Fig. 3.109). Se preservaron los contactos sutural con el lateroesfenoides (dorsalmente), y proótico (póstero-lateralmente).

En vista ventral, por fractura está expuesta la fosa pituitaria, la cual abre dorsalmente en un foramen relativamente estrecho y de contorno oval con eje mayor dispuesto sagitalmente (Fig. 3.109). Anterior y lateral a esta fosa abre el foramen para la arteria orbital, muy próximos en la línea media. Lateralmente a este foramen, y a nivel de las paredes laterales de la fosa pituitaria se encuentra un diminuto foramen para el nervio craneano abducens (VI). Por la fractura expuesta, es posible seguir el recorrido del canal para el nervio craneano VI desde el *dorsum sellae* en el piso de la cavidad endocraneana, dejando lateralmente un surco en la pared lateral de la fosa pituitaria, hasta su abertura externa por delante del foramen de la rama oftálmica del nervio craneano trigémino (V<sub>1</sub>) (Fig. 3.111). El *dorsum sellae* es amplio látero-medialmente, cóncavo, y poco profundo dorso-ventralmente.

Posterior a la fosa pituitaria, el basiesfenoides presenta unos recesos que corresponderían a senos del divertículo basiesfenoidal (*sensu* Dufeu y Witmer, 2015) (Fig. 3.109). De esta manera, el basiesfenoides está internamente muy neumatizado, con un divertículo que se extiende anteriormente. En la pared posterior del seno izquierdo se observa el diminuto foramen VI que perfora el *dorsum sellae*. Lateralmente a este punto se

preservó parte del canal óseo para la arteria carótida (Fig. 3.112). Este canal tiene recorrido oblicuo póstero-dorsal, por delante de la *fenestra ovalis* del oído interno.

**Cuadrado.** Está preservado en mayor medida el cuadrado derecho, al cual le falta la rama ventral y el proceso pterigoideo (Figs. 3.109, 3.110, 3.111 y 3.112). Se preservaron los contactos suturales con el cuadradoyugal (anteriormente), postorbital (anteriormente), escamoso (dorsalmente), parietal (dorso-medialmente), proótico y lateroesfenoides (medialmente), y complejo exoccipital-opistótico (posteriormente). Un largo y estrecho surco longitudinal indica el contacto sutural cuadrado-escamoso (Fig. 3.110A).

El contacto sutural con el lateroesfenoides tiene disposición vertical y toca la esquina posterior de la fosa del trigémino (Fig. 3.111). Lateral y posterior a esta región, la superficie ventro-medial del cuerpo del cuadrado presenta unas crestas de inserción muscular (Fig. 3.109). Una estrecha cresta A paralela al contacto sutural cuadrado-cuadradoyugal, una cresta A' perpendicular a la primera y dorsal a la fosa del trigémino, la cual es poco marcada y se pierde en el contacto cuadrado-lateroesfenoides, y una cresta B robusta mucho más marcada en su porción proximal. La *crista pseudotuberalis* junto con la *crista tuberalis* del complejo exoccipital-opistótico, coinciden en toda su longitud y forman una cresta marcada en el margen ventro-lateral de la tabla occipital. La cresta B separa dos superficies deprimidas de tamaño similar, una anterior y otra posterior. Estas depresiones están delimitadas por la cresta A (anteriormente) y la *crista pseudotuberalis* (posteriormente) (Fig. 3.111).

Dentro del receso ótico, la fosa periótica es poco marcada y de contorno semilunar, con un único foramen sifoneal muy reducido en la porción anterior y más amplia de la fosa (Fig. 3.110A). La abertura ótica es relativamente estrecha ántero-posteriormente, de contorno subtriangular, y con una marcada incisura ventral por debajo del pasaje cráneo-

cuadrado anterior; por esta incisura pasaría la columela. La incisura ótica del proceso ántero-dorsal del cuadrado es robusta y presenta una leve convexidad. El proceso ótico es relativamente corto ántero-posteriormente, y la incisura dorsal ótica formada entre este proceso y el escamoso, es bien marcada. La cresta ótica se expande dorso-ventralmente a modo de una lámina, la cual se curva internamente hacia la cavidad del oído medio; sobre esta lámina abre el pasaje cráneo-cuadrado anterior; condición similar a la descrita para *L. palpebrosus*.

Sobre la superficie dorsal de la rama ventral del cuadrado, y por debajo del extremo distal del proceso paraoccipital, queda delimitado un estrecho foramen cráneo-cuadrado (Fig. 3.110B). Por fractura quedo expuesto en vista ventral gran parte de la cavidad timpánica, la cual está ampliamente desarrollada, afectando en gran medida la pared lateral interna del neurocráneo (Figs. 3.109, 3.111 y 3.112).

### 3.1.2.9b. Endocráneo

**Encéfalo y nervios craneanos.** Fue reconstruido digitalmente el molde endocraneano del espécimen MPCA-PV-241, el mismo carece de la porción ventral (Fig. 3.115). También se reconstruyeron algunos nervios craneanos (IV, V, VI, VII y VIII) y el tracto óptico (II). En el encéfalo se reconocen la región anterior (incluyendo el tracto olfatorio), medio y posterior.

El encéfalo de MPCA-PV-241 es largo ántero-posteriormente, de morfología sigmoidal en vista lateral, con ángulos poco marcados entre las tres regiones, 150° entre encéfalo anterior y medio, y 146° entre encéfalo medio y posterior (ver Tabla 3.3). El tracto olfatorio es largo ántero-posteriormente, alto dorso-ventralmente, y considerablemente ancho látero-medialmente (Fig. 3.115). En el extremo del tracto olfatorio, los bulbos olfatorios están bien desarrollados látero-medialmente, aunque falta su extremo anterior en

principal del lado derecho. Los bulbos olfatorios son de contorno oval y están divididos en la línea media, anteriormente. En vista lateral, particularmente, el tracto olfatorio es horizontal, no presenta una inclinación ventral y está a nivel de la tabla craneana.

Los hemisferios cerebrales están bien desarrollados lateralmente, pero presentan poco desarrollo dorso-ventral (Fig. 3.115). En vista dorsal, los hemisferios cerebrales son lateralmente redondeados, y con margen ántero-lateral y póstero-lateral simétricos. En vista lateral, los hemisferios cerebrales presentan una leve inclinación póstero-ventral. Ántero-ventral a los hemisferios cerebrales, el tracto olfatorio y el tracto óptico (II) están ampliamente separado en la línea media por una superficie sub-horizontal algo inclinada ventralmente.

Postero-ventralmente a los hemisferios cerebrales, la pituitaria se inicia en la base del tracto óptico (II) (Figs. 3.115B y C). La pituitaria es relativamente amplia, en principal látero-medialmente, pero carece de su extremo posterior. Es de contorno oval, y dispuesta sub-horizontalmente. Por delante de la pituitaria se observan dos canales cortos y paralelos entre sí en la línea media, los cuales corresponden a la proyección anterior de la arteria carótida, la arteria orbital.

La región del encéfalo medio presenta una constricción látero-medial bien marcada, y es relativamente alargada ántero-posteriormente (Fig. 3.115A). Lateral y ampliamente separado del tracto óptico (II), y por debajo de los hemisferios cerebrales, se encuentra el pequeño nervio craneano troclear (IV). Del encéfalo posterior, el nervio craneano trigémino (V) está dirigido ántero-lateralmente con una leve inclinación ventral. Este nervio es longitudinalmente corto, con un ganglio trigémino bastante ensanchado distalmente para la rama maxilar (V<sub>2</sub>) y la rama mandibular (V<sub>3</sub>). Este ganglio es amplio a modo de “copa”, pero no es posible estimar su volumen ya que no se preserva su porción ventral, y de corta distancia a la pared de la cavidad endocraneana.

El ganglio trigémino proyecta ántero-medialmente la rama oftálmica ( $V_1$ ), la cual es amplia dorso-ventralmente, estrecha látero-medialmente, y relativamente alargada ántero-posteriormente (Fig. 3.115). Esta rama  $V_1$  se extiende hasta el nivel lateral de la pituitaria muy por detrás del tracto óptico (II). Dorsalmente, en la esquina póstero-lateral del ganglio trigémino se observan la rama supraorbitaria ( $V_{so}$ ) y la rama timpánica ( $V_{ti}$ ). Estas ramas nacen de un tronco común y son de longitudinalmente cortas, y dirigidas dorsalmente cada una en sentido contrario (la rama  $V_{so}$  ántero-lateral y la rama  $V_{ti}$  póstero-lateral); considerable es el diámetro de la rama  $V_{so}$ . El nervio craneano abducens (VI) es observable brevemente ántero-medial al nervio V (del lado derecho) y está dirigido hacia delante por detrás de la pituitaria.

La depresión vestibular es amplia ántero-posteriormente, de contorno triangular tanto en vista lateral como dorsal, pero poco profunda; a modo de amplia concavidad (Fig. Figs. 3.115A y C). En el margen ántero-dorsal de esta depresión, el flóculo del cerebelo es superficial y poco desarrollado. Ventralmente a la depresión vestibular y póstero-dorsal al nervio V, se observa el nervio craneano facial (VII), el cual se ramifica en sus respectivas ramas palatina ( $VII_{pal}$ ) e hiomandibular ( $VII_{hio}$ ), que tienen direcciones opuestas, anterior y posterior respectivamente. Mas póstero-ventralmente, se encuentra la rama vestibular del nervio craneano estato-acústico ( $VIII_{ve}$ ) que presenta una bifurcación con una rama anterior y otra posterior, mientras que en una posición póstero-medial y dentro de la depresión vestibular se observa el rama coclear del mismo nervio ( $VIII_{co}$ ), la cual es de menor diámetro que la primera. Debido a la preservación del espécimen no fue posible reconstruir los nervios craneanos glosofaríngeos (IX), vago (X), accesorio (XI), y el hipogloso (XII).

En vista lateral, el seno venoso longitudinal dorsal presenta una convexidad relativamente marcada por encima de los hemisferios cerebrales y de la médula oblonga, aunque en esta última es mucho más pronunciada dorsalmente (Fig. 3.115C). En vista

lateral, la depresión entre ambas convexidades es amplia ántero-posteriormente. En vista dorsal, el seno venoso longitudinal dorsal entre las depresiones vestibulares relativamente estrecho (Fig. 3.115A).

Por encima del nivel del flóculo del cerebelo se reconocen dos elementos vasculares, los cuales están dispuestos paralelos al plano sagital y dirigidos póstero-lateralmente, y corresponden a la vena cefálica medial caudal, una ramificación del seno venoso longitudinal dorsal (Figs. 3.115A y C).

**Oído interno.** El oído interno fue parcialmente reconstruido en ambos lados (Fig. 3.115). El espacio entre el laberinto y la depresión vestibular demuestra que las paredes de la cápsula ótica están completamente osificadas. El laberinto es de contorno triangular piramidal tanto en vista dorsal como lateral (ver Tabla 3.3). Del oído interno se reconstruyó parte del canal semicircular anterior, posterior y lateral, como así también parte del vestíbulo.

El canal semicircular lateral es el relativamente más completo y de morfología elipsoidal. El canal semicircular anterior forma un ángulo de  $60.14^\circ$  con el plano sagital, mientras que el canal semicircular posterior forma un ángulo de  $57.63^\circ$  con el mismo plano, entre ambos canales semicirculares el ángulo es de  $83^\circ$ , aunque el primero es más alto.

**Arteria carótida cerebral.** Por el estado de preservación del espécimen MPCA-PV-241 no fue posible reconstruir el recorrido intracraneano de la arteria carótida cerebral (Fig. 3.115). Sin embargo, la extensión anterior de la carótida se observa lateral y por delante de la pituitaria, donde recibe el nombre de arteria orbital (*sensu* Porter et al., 2016).

**Comentarios.** El espécimen MPCA-PV-241 fue asignado al género *Lomasuchus* por la

morfología de la tabla craneana y occipital (Barrios y Bona, 2014; Barrios, 2015). Este espécimen comparte con *Lomasuchus*: un margen anterior de la fenestra supratemporal interna posterior al margen anterior de la fenestra supratemporal externa, el margen anterior de la fenestra supratemporal muy por delante de la sutura fronto-parietal, el frontal en contacto con el lateroesfenoides en la fenestra supratemporal, el prefrontal formando parte del surco para el tracto olfatorio, el postorbital con depresión bien marcada con forámenes vasculares por debajo del proceso anterior, *crista cranii parietalis* muy desarrollada, el complejo supraoccipital-epióticos con marcada cresta sagital, depresiones parasagiales en la tabla occipital, fenestra post-temporal abre en un pequeño receso, un marcado reborde dorsal al foramen magnum, la sutura parietal-complejo supraoccipital-epióticos en forma de “W” bien marcada de modo que el parietal tiene exposición en la tabla occipital, la sutura cuadrado-lateroesfenoides en la esquina posterior de la fosa del trigémino, un estrecho y longitudinal surco sobre la sutura escamoso-cuadrado, una *crista pseudotuberalis* y la *crista tuberalis* formando una cresta poco afilada y desarrollada, la cual coincide con en formar el margen ventro-medial de la tabla occipital, y un foramen  $V_{so}$  equidistante de la sutura cuadrado-lateroesfenoides y del margen dorsal de la fosa trigeminal. Sin embargo, MPCA-PV-241 tiene algunas diferencias bastante notorias con respecto a *Lomasuchus palpebrosus*: el foramen tèmpero-orbital no visible en vista dorsal, el frontal con cresta sagital incipiente, una placa interfenestral del parietal amplia y no formando una barra sagital, el proceso póstero-lateral del escamoso con superficie dorsal marcadamente inclinada hacia abajo y sin reborde lateral, la abertura ótica relativamente estrecha en sentido antero-posterior y dorso-ventral, la rama ventral del cuadrado de sección transversa más robusta, una cresta horizontal occipital poco marcada entre procesos paraoccipitales, cresta B del cuadrado muy desarrollada y no paralela a la cresta formada por la *crista tuberalis* y la *crista pseudotuberalis* (divergentes distalmente). Muchas de estas diferencias podrían ser

atribuidas a diferencias ontogenéticas (ej., Mook, 1921c), y probablemente algunas se deban a la presencia de dimorfismo. No obstante estas diferencias, sumado al poco material preservado de este espécimen, se recomienda considerar a MPCA-PV-241 como Peirosauridae indeterminado hasta especímenes más completos sean hallados.

**3.1.2.10. MPCA-PV-240 gen. et sp. nov.**

**Material.** MPCA-PV-240, cráneo con mandíbula relativamente completo, en buen estado de preservación, sin deformación (Fig. 3.116). Faltan la arcada infratemporal en ambos lados, un fragmento póstero-lateral del hocico, en el paladar los elementos de alrededor de la coana, y los extremos articulares del cuadrado. No se preservaron huesos palpebrales. La hemimandíbula izquierda preservada está prácticamente completa, le falta una pequeña parte de su extremo más anterior.

**Procedencia geográfica y cronoestratigráfica.** El espécimen MPCA-PV-240 proviene de la localidad El Anfiteatro de Rentería, noroeste de la provincia de Río Negro, Argentina (Fig. 2.1). Exhumado de depósitos de la Formación Los Bastos, Subgrupo Río Neuquén, Grupo Neuquén. Esta formación es asignada al Coniaciano Temprano a Medio (89 Ma., Carta Estratigráfica Internacional, 2015) (Garrido, 2010, comunicación personal, 2016; Fig. 2.3).

**Diagnosis.** (\*autapomorfia). Peirosáurido de hocico relativamente alargado ántero-posteriormente, bajo dorso-ventralmente, y de sección transversa semicircular; semi-oreinirostral. Margen alveolar del hocico con marcado festonamiento en vista dorsal y lateral. Marcada constricción lateral a nivel del contacto premaxilar-maxilar, con fosa paracarina abierta lateralmente. Narina externa dividida por barra internarial formado por proceso premaxilar y nasal. Largo proceso póstero-dorsal premaxilar acuñaado entre nasal y maxilar. Foramen incisivo pequeño entre premaxilar y maxilar. Foramen entre la sutura premaxilar-maxilar en el paladar, medial a la fosa paracarina. Cinco alveolos premaxilares. Lámina palatal maxilar con cresta oblicua corta\*. *Torus* de la lámina palatal maxilar

extendiéndose posteriormente desde el nivel del tercer alvéolo\*. Marcada depresión palatal entre el sexto y octavo alveolo maxilar para diente mandibular. Hasta quince alveolos maxilares. Hilera alveolar maxilar extendiéndose posterior al margen anterior de la fenestra suborbital. Hilera alveolar maxilar con torsión lateral desde el sexto alveolo\*. Ectopterigoides formando la pared medial de los últimos alvéolos maxilares. Diminuta fenestra anteorbital. Protuberancia media en la placa interorbital\*. Cresta longitudinal rugosa sobre el lagrimal\*. Mandíbula con larga sínfisis esplenial. Extremo anterior del esplenial sinfiseal de punta roma\*. Foramen intermandibular oral adyacente al contacto sinfiseal. Proceso retroarticular con amplio flanco medio dirigido ventralmente. Surangular con espina post-glenoidea\*. Fenestra mandibular externa relativamente pequeña. Incipiente depresión en el surangular para cóndilo del cuadradoyugal\*. Dentición zifodonte. Depresión para los bulbos olfatorios bien delimitada y marcada\*. Prefrontal formando parte de la pared del surco para el tracto olfatorio. Proceso anterior del postorbital ornamentado. Frontal con cresta sagital incipiente y porción posterior levemente cóncava látero-medialmente\*. Frontal con reborde orbital por encima del nivel de la tabla craneana\*. Contacto sutural frontal-parietal cóncavo-convexo. Barra interfenestral parietal corta ántero-posteriormente y con cresta lateral marcada\*. Foramen tèmpero-orbital visible dorsalmente. Amplio contacto postorbital-cuadradoyugal. Superficie dorsal del proceso póstero-lateral del escamoso con rugosa protuberancia oval\*. Proceso póstero-lateral del escamoso subhorizontal, formando un ángulo de 20° aproximadamente con la tabla craneana\*. Extremo distal del proceso póstero-lateral del escamoso con corto proceso triangular caudal\*. Cresta sigmoidal entre escamoso y parietal que contribuye al margen medial de la fenestra supratemporal\*. Surco tèmpero-orbital sobre el escamoso. Complejo supraoccipital-epióticos con margen dorsal marcadamente cóncavo en la tabla occipital\*. Parietal formando un marcado reborde en el margen dorsal de la tabla occipital\*. *Crista cranii*

*parietalis* con pequeño abultamiento ántero-medial al foramen t mporo-orbital\*. Divert culo parietal restringido y dividido posteriormente\*. Superficie posterior del complejo supraoccipital-epi ticos con leve depresi n triangular y cresta medial reducida\*. Foramen carotideo posterior adyacente a la *crista tuberalis*\*. Cresta B del cuadrado muy desarrollada y con continuaci n en el pterigoides. *Crista pseudotuberalis* y *crista tuberalis* coincidente en toda su longitud en el margen ventro-lateral de la tabla occipital. Presencia de cresta C del cuadrado\*. Depresi n bien marcada delimitada por la cresta A y B del cuadrado. Foramen de Eustaquio lateral visible lateralmente. Cresta horizontal occipital marcada en su porci n medial. Basioccipital con marcado receso conteniendo el foramen subcondilar\*. Fosa occipital entre escamoso y proceso paraoccipital\*. Fosa del trig mino relativamente amplia.  rbita dirigida dorso-lateralmente. Fosa vascular en la superficie dorsal central del escamoso\*. Curvatura dorsal del receso  tico posteriormente\*. Cresta vertical formada por el escamoso y el proceso paraoccipital, que separa el receso  tico de la tabla occipital. Peque a protuberancia pr xima al extremo distal del proceso paraoccipital\*. Presencia de fosa epipterigoides en el cuerpo del lateroesfenoides\*.

### 3.1.2.10a. Osteolog a

**Morfolog a general del neurocr neo.** El neurocr neo de MPCA-PV-240 est  muy bien preservado y sin deformaci n, tiene expuesta completamente sus paredes, y solo le falta los extremos articulares del cuadrado (Figs. 3.117, 3.118, 3.119 y 3.120). Este espec men corresponde a un individuo de tama o medio y corresponder a a un adulto (ver Tabla 3.2). La superficie dorsal est  ornamentada por peque os pocitos sub-circulares a poligonales, separados por crestas irregulares, as  como tambi n por grandes surcos y crestas a modo de rebordes y leves abultamientos (Figs. 3.117 y 3.118). La tabla craneana y el techo de la porci n rostral est n separados por un abultamiento del frontal. Para dem s medidas

neurocraneanas de este espécimen, ver Tabla 3.2.

La arcada infratemporal está ausente en ambos lados, de manera tal que solo se preserva parte del margen de la esquina dorsal del lado izquierdo de la **fenestra infratemporal** (Fig. 3.119). Se preserva parte del margen delimitado por el postorbital (dorsalmente), y el cuadradoyugal (posteriormente). A pesar que falta su margen látero-posterior, la **órbita** de MPCA-PV-240 está dirigida dorso-lateralmente y es de contorno sub-circular, a juzgar por los márgenes preservados (anterior, medial y posterior) que describen una circunferencia (Figs. 3.117 y 3.119). Está delimitada por el prefrontal (ántero-medialmente), lagrimal (anteriormente), frontal (medialmente), postorbital (posteriormente), y yugal (lateralmente).

La **tabla craneana** es de contorno sub-rectangular a pentagonal, más ancho que largo, con el margen lateral levemente inclinado ántero-medialmente, el margen posterior levemente cóncavo, y el margen anterior que converge en la línea media (Fig. 3.117). El ancho látero-medial de la tabla craneana es mucho menor al ancho de la base del hocico. La **fenestra supratemporal externa** es relativamente amplia (en principal ántero-posteriormente), pero de menor diámetro que la órbita, y de contorno sub-circular a oval. Sus márgenes están formados por el frontal (ántero-medialmente), postorbital (ántero-lateralmente), escamoso (póstero-lateralmente), y parietal (medial y póstero-medialmente). El margen póstero-medial presenta un engrosamiento, e inmediatamente ventral a éste, un surco bien marcado y de recorrido curvado que indica el paso de la vena tèmpero-orbital.

La **fenestra supratemporal interna** es de menor tamaño que la externa (aproximadamente el 80% de su diámetro), pero de similar contorno (Fig. 3.117). Está delimitada por los mismos elementos que la externa, más el cuadrado (póstero-lateralmente) y lateroesfenoides (medialmente). La fenestra supratemporal interna ocupa la mayoría de la porción anterior del piso de la fosa supratemporal. La fosa supratemporal es ántero-

posteriormente corta, con su pared posterior inclinada y dirigida ántero-dorsalmente. En la pared posterior de la fosa se encuentra el **foramen témporo-orbital** en el contacto sutural entre parietal y escamoso; cada elemento delimita en igual proporción a dicho foramen. El foramen témporo-orbital es de contorno circular y ubicado en un receso del parietal y escamoso, de manera tal que es visible en gran medida en vista dorsal. Inmediatamente por debajo del margen de la fenestra supratemporal externa, el receso del foramen temporo-orbital forma parte del surco medial y lateral para la vena y arteria temporo-orbital.

La **tabla occipital** es relativamente amplia tanto látero-medialmente como dorso-ventralmente (Fig. 3.120). Está dividida en dos superficies (dorsal y ventral) por una cresta horizontal extendida látero-medialmente, dorsal al foramen magnum y entre los procesos paraoccipitales. La superficie dorsal es marcadamente cóncava y dirigida posteriormente, mientras que la superficie ventral es levemente cóncava y dirigida póstero-ventralmente. Dorsalmente, la tabla occipital presenta una fosa entre el escamoso y el proceso paraoccipital, para la inserción de musculatura cervical y mandibular. La **fenestra post-temporal** es muy estrecha dorso-ventralmente; está delimitada por el escamoso (lateralmente), parietal (dorsalmente), complejo exoccipital-opistótico y complejo supraoccipital-epióticos (ventralmente). Se ubica ventralmente al reborde posterior de la tabla craneana formado por el parietal, ventral a un estrecho receso, y presenta una leve inclinación látero-ventral (ángulo de 25 ° aproximadamente).

El **foramen magnum**, es de contorno sub-triangular, más ancho que alto (Fig. 3.120). Esta gran abertura en la tabla occipital está delimitada por el complejo exoccipital-opistótico (dorsal y lateralmente), y por el basioccipital (ventralmente). Ventralmente, el **cóndilo occipital** es tan ancho como el foramen magnum y formado mayormente por el basioccipital, aunque el complejo exoccipital-opistótico contribuye en una pequeña parte (dorso-lateralmente). El cóndilo occipital se inclina póstero-ventralmente, acompañando la

inclinación de la superficie ventral de la tabla occipital, en un ángulo aproximado de 45°. El cuello del cóndilo occipital es más ancho que cóndilo, proporcionalmente corto y ancho.

El **receso ótico** amplio ántero-posteriormente, pero relativamente estrecho dorso-ventralmente, y de contorno sub-rectangular (Fig. 3.121). Anteriormente, este receso se extiende brevemente más allá del nivel de la barra postorbitaria. No es posible determinar la morfología y exposición de la **fosa pterigoidea**.

**Huesos Palpebrales.** No se preservan huesos palpebrales. Sin embargo, en el lado izquierdo sobre el prefrontal y el lagrimal se observa una faceta rugosa para articulación del palpebral anterior (Figs. 3.117 y 3.119). Esta faceta tiene contorno triangular con el eje ántero-posterior de mayor longitud, que está delimitada por dos crestas, una paralela al plano sagital y sobre el prefrontal y otra oblicua orientada ántero-medialmente sobre el lagrimal. Por otro lado, el postorbital presenta un proceso anterior con una faceta para el palpebral posterior (Fig. 3.117). Esta faceta también es rugosa y de contorno triangular, pero de menor tamaño y con eje latero-medial más largo.

A partir de la morfología y del tamaño de las facetas de articulación mencionadas, como así también del margen lateral del frontal, se puede mencionar que ambos huesos palpebrales serían de morfología triangular, siendo el anterior de mayor tamaño; como ocurre en el peirosáurido *Lomasuchus*.

**Frontal.** Preservado de manera completa, es un elemento impar alargado ántero-posteriormente, más ancho en su extremo posterior (Fig. 3.117). El extremo anterior es largo con márgenes laterales rectos paralelos entre sí, longitudinalmente. Contacta el nasal (anteriormente), prefrontal (ántero-lateralmente), postorbital (póstero-lateralmente), parietal (posteriormente), y lateroesfenoides (póstero-ventralmente) (Figs. 3.117, 3.118 y

3.119). Los palpebrales articulan en el margen orbital del frontal.

Su extremo anterior presenta un contacto sutural frontal-nasal en forma de “W” (Fig. 3.117). Posteriormente el contacto sutural frontal-parietal es cóncavo-convexo y se extiende profundamente dentro de la fenestra supratemporal, de manera tal que el frontal forma un pequeño proceso triangular que se acuña entre postorbital y parietal hasta alcanzar el lateroesfenoides (Fig. 3.121). El frontal forma parte del margen de la fenestra supratemporal externa, y una pequeña parte de la barra interfenestral (anteriormente). El ancho máximo del frontal coincide con el contacto frontal-postorbital.

La superficie dorsal ornamentada presenta una cresta media poco marcada en la placa interorbital (Fig. 3.121). Anteriormente y a nivel del margen anterior de la órbita, el frontal presenta un particular abultamiento medio a modo de “protuberancia” marcada que separa la región rostral del techo craneano (Figs. 3.117 y 3.119). Lateral a la placa interorbital, un reborde recurvado marca el margen dorsal de la órbita. Este reborde está un poco elevado por encima del nivel de la tabla craneana. De este modo, el extremo posterior del frontal es levemente cóncavo látero-medialmente (Fig. 3.122).

En la superficie ventral, la *crista cranii frontalis* está bien desarrollada y describe la curvatura dorsal a la órbita (Figs. 3.122 y 3.123). Esta *crista* es alta dorso-ventralmente, robusta, afilada, y delimita el canal olfatorio. Este canal es marcadamente cóncavo en toda su longitud. Anteriormente, estas *cristae* se separan para la depresión para los bulbos olfatorios. Esta depresión de contorno oval está dividida anteriormente por una cresta superficial corta ántero-posteriormente (Fig. 3.123). Particularmente, la depresión para los bulbos olfatorios está bien delimitada por una leve cresta que también contribuye con la separación anterior de ambos bulbos.

Lateral a la base de la depresión para los bulbos olfatorios, los prefrontales forman parte de la *crista cranii* (Fig. 3.123). En esta misma región pero medialmente a la *crista*, el

frontal presenta unos pequeños surcos longitudinales, probablemente asociado a la rama oftálmica del nervio craneano trigémino (V<sub>1</sub>) y la arteria etmoidal (*sensu* Senter, 2002, Porter, et al., 2016). Internamente, el frontal es un hueso neumático (Fig. 3.122).

**Parietal.** Preservado de manera completa, muy afectado por las fenestras supratemporales (lateralmente) (Fig. 3.121). Su superficie dorsal ornamentada es en forma de “T”, y presenta una concavidad medial ántero-posteriormente, como así también en su margen posterior, visible tanto dorsal como posteriormente (Fig. 3.120). El parietal forma el margen posterior medio de la tabla craneana, y se extiende en la tabla occipital (dorso-medialmente). Contacta con el frontal (anteriormente), lateroesfenoides y cuadrado (látero-ventralmente), escamoso (póstero-lateralmente), y complejo supraoccipital-epióticos (póstero-ventralmente).

El extremo posterior del parietal es mucho más ancho (látero-medialmente) y robusto que el extremo anterior (Fig. 3.121). La placa interfenestral es estrecha a modo de barra sagital, la cual es relativamente corta ántero-posteriormente, con cresta laterales que forman el margen medial de la fenestra supratemporal externa. A nivel de la barra sagital, estas crestas son paralelas entre sí (parasagitales) delimitando un surco medio, y divergen póstero-lateralmente en el extremo posterior del parietal. A ambos lados, sobre el contacto sutural con el escamoso, el parietal presenta un leve abultamiento que delimita una concavidad medial, lateralmente. De esta manera, en vista occipital, el parietal es cóncavo (Fig. 3.120).

Dentro de la fosa supratemporal, la *crista cranii parietalis* es amplia látero-medialmente, pero dispuesta de manera vertical en gran medida, y con una concavidad lateral (Fig. 3.121). Esta *crista* se extiende lateralmente a través de un proceso, acuñado entre cuadrado y escamoso, hasta la proximidad del margen lateral de la fenestra supratemporal. De esta manera, la fosa supratemporal es relativamente corta ántero-

posteriormente. Inmediatamente ventral al margen póstero-medial de la fenestra supratemporal externa, la *crista cranii* presenta un surco bien marcado para la vena t mporo-orbital (*sensu* Porter et al., 2016). Lateralmente, este surco se inicia en el foramen t mporo-orbital, el cual est  delimitado medialmente por el parietal. Dorsalmente al foramen t mporo-orbital el parietal forma, en parte, un receso.  ntero-medial a este foramen y por debajo del surco para la vena t mporo-orbital, la *crista cranii* presenta un peque o abultamiento dorso-lateral.

El parietal forma el margen medio-dorsal de la tabla occipital, a modo de un marcado reborde (Fig. 3.120). En vista posterior, este reborde es c ncavo dorsalmente y se extiende un poco m s atr s del nivel de la superficie de la tabla occipital, por encima del complejo supraoccipital-epi ticos. Junto con el escamoso, el parietal forma un leve receso donde abre la fenestra post-temporal (estrecha dorso-ventralmente), la cual delimitan dorso-medialmente.

Internamente, el divert culo parietal no est  muy desarrollado, se encuentra restringido principalmente al extremo posterior del parietal, y est  dividido en algunos peque os senos (Fig. 3.124).

**Postorbital.** Se encuentra parcialmente preservado, falta en ambos lados el proceso descendente de la barra postorbitaria (Figs. 3.117, 3.118 y 3.119). Se preserva el contacto con el frontal ( ntero-medialmente), escamoso (posteriormente), cuadradoyugal (p stero-ventralmente), cuadrado (p stero-medialmente), y lateroesfenoides (ventro-medialmente).

Dorsalmente el postorbital tiene contorno en forma de “reloj de arena” (Fig. 3.121). El margen  ntero-lateral es inclinado oblicuamente hacia la l nea media, describe una curva sigmoidal, con una constricci n l tero-medial en su porci n central entre la rama anterior y posterior. En el margen  ntero-medial de la fenestra supratemporal, el frontal excluye al

postorbital de un contacto con el parietal. Ántero-lateralmente, el postorbital presenta un proceso anterior con una faceta dorsal triangular rugosa para la articulación del palpebral posterior; esta faceta es amplia látero-medialmente.

Lateralmente, por debajo de la tabla craneana, la rama ventral del postorbital forma la pared anterior del receso ótico, la cual es marcadamente cóncava (lateralmente) (Fig. 3.119). A pesar que no está preservado, se observa expuesta por fractura, la base del proceso descendente del postorbital, ésta es de sección triangular, con cada vértice conformado por una cresta aguda. La cresta lateral del proceso descendente del postorbital separa la cavidad orbital del receso ótico, la cresta medial separa la cavidad orbital de la fosa temporal, y la cresta posterior forma el margen anterior de la fenestra infratemporal. Medial a la esquina dorsal de esta fenestra, el postorbital presenta un diminuto foramen vascular, probablemente para vena postorbital (*sensu* Porter et al., 2016). El proceso póstero-ventral del postorbital es amplio dorso-ventralmente y presenta un amplio contacto sutural interdigitado con el cuadradoyugal.

La superficie ventro-medial de la rama anterior del postorbital, inmediatamente por detrás de la base de la cresta medial, presenta una depresión donde se apoya el proceso capitado del lateroesfenoides (Fig. 3.123). La superficie ántero-ventral del postorbital es marcadamente cóncava formando parte de la pared dorsal de la órbita; en el centro de esta superficie abre un diminuto foramen, probablemente para la vena postorbital (*sensu* Porter et al., 2016). Otro pequeño foramen para la misma vena se observa en la pared ántero-lateral de la fosa supratemporal.

Como se mencionó para el frontal, la superficie dorsal ornamentada del postorbital presenta un leve abultamiento a nivel de la sutura frontal-postorbital (Fig. 3.121).

**Escamoso.** Se preserva completo el escamoso izquierdo, y al derecho le falta el proceso

póstero-lateral (Figs. 3.117, 3.119 y 3.120). El escamoso contacta con el postorbital (anteriormente), parietal (medialmente), cuadradoyugal (ántero-ventralmente), cuadrado (ventralmente), complejo supraoccipital-epióticos (póstero-medialmente), complejo exoccipital-opistótico (póstero-ventralmente). Dorso-medialmente, el escamoso presenta una cresta recurvada que constituye el margen de la esquina posterior de la fenestra supratemporal externa. El contacto con el cuadradoyugal y el complejo supraoccipital-epióticos es reducido a un punto (Figs. 3.119 y 3.120).

La superficie dorsal ornamentada del escamoso presenta un surco levemente marcado, curvado, y de recorrido ántero-posterior, que se ubica lateral a la sutura parietal-escamoso (Fig. 3.121). Este surco se extiende desde la esquina posterior de la fenestra supratemporal externa hasta el borde posterior de la tabla craneana, y serviría para el paso de las ramificaciones de la vena y la arteria tèmpero-orbital (*sensu* Holliday y Gardner, 2012). Este surco tèmpero-orbital está delimitado por un par de crestas, una cresta medial (sobre el escamoso y parietal) de recorrido sigmoidal y que se continúa anteriormente con el margen medial de la fenestra supratemporal externa, y una cresta lateral sutil (sobre el escamoso) de recorrido recto ántero-posterior.

Dentro de la fosa supratemporal, la lámina descendente del escamoso presenta un sutil surco de recorrido ántero-posterior por debajo del margen lateral de la fenestra supratemporal externa; éste surco serviría para el paso de la arteria tèmpero-orbital (Fig. 3.121). Más medialmente a este punto, el escamoso forma el margen lateral del foramen tèmpero-orbital. Lateralmente, el margen del escamoso presenta un reborde ornamentado formando una cresta lateral (Fig. 3.119).

Dorsalmente, el proceso póstero-lateral del escamoso presenta un abultamiento de contorno oval, ornamentado y rugoso (Figs. 3.119 y 3.121). La superficie dorsal central del escamoso presenta una depresión delimitada por la cresta lateral y el abultamiento

(lateralmente) y la cresta lateral del surco t mporo-orbital (medialmente); esta depresi n corresponde a una fosa vascular (*sensu* Holliday y Gardner, 2012). El proceso p stero-lateral del escamoso est  dispuesto sub-horizontalmente, con una leve inclinaci n ventral, formando un  ngulo aproximado de 20  con respecto a la tabla craneana (ver Tabla 3.2; Fig. 3.119). El extremo distal de este proceso presenta una corta proyecci n posterior triangular (Fig. 3.120). Lateralmente, el escamoso presenta un surco longitudinal para el op rculo  tico. M s ventralmente a este surco, el borde lateral forma una cresta lisa por encima del receso  tico. Esta cresta tiene un recorrido sigmoidal principalmente en su parte distal (Fig. 3.119).

Ventralmente, el escamoso techa la mayor a del receso  tico, el cual es abierto posteriormente con una leve curvatura dorsal (Figs. 3.119 y 3.120). Dentro del receso y anterior a la abertura  tica, el escamoso presenta un proceso ventral que se acu a entre postorbital y cuadrado, evitando un contacto sutural entre estos elementos. Posterior a la abertura  tica, la l mina ventral del proceso p stero-lateral del escamoso es bien desarrollada, dorso-ventralmente alta y curvada lateralmente. Esta l mina ventral junto con el extremo distal del proceso paraoccipital forman una cresta posterior dispuesta de forma vertical que separa el receso  tico de la tabla occipital (Fig. 3.120).

El contacto entre la l mina ventral del escamoso y el cuadrado es a trav s de una sutura oblicua desde el margen lateral hacia la abertura  tica, ventral a una incisura  tica del escamoso (Fig. 3.119). A nivel de la superficie dorso-lateral de la tabla occipital, la l mina posterior del escamoso forma una marcada superficie c ncava, para la inserci n de musculatura mandibular y cervical (*M. depressor mandibulae*, *M. epistropheo-captis*; Cleuren y De Vree, 2000) (Fig. 3.120).

**Complejo supraoccipital-epi ticos.** Preservado de manera completa y restringido a la tabla

occipital, tiene contorno triangular, con un ápice ventral mayor y una marcada curvatura en el margen medio-dorsal (Fig. 3.120). Este complejo contacta con el parietal (dorsalmente), escamoso (lateralmente), proótico (anteriormente), y complejo exoccipital-opistótico (lateral y ventralmente).

La superficie occipital del complejo supraoccipital-epióticos presenta una depresión medial triangular, con una sutil y pequeña cresta sagital en su porción dorsal (Fig. 3.120). Esta depresión triangular está delimitada lateralmente por un par de crestas oblicuas pocas marcadas que se extienden ventro-medialmente desde el proceso post-occipital. Entre estas dos crestas laterales y la cresta sagital quedan delimitadas dos depresiones parasagiales. Los procesos post-occipitales son reducidos, están poco desarrollados dorso-ventral como posteriormente. Debido a la curvatura del margen dorso-medial de la tabla occipital, la superficie dorsal de los procesos post-occipitales está por encima del nivel de la porción media del complejo supraoccipital-epióticos. Esta superficie dorsal convexa de los procesos post-occipitales encaja en la depresión dirigida ventralmente formada entre el parietal y escamoso. De esta manera, el margen dorsal del complejo supraoccipital-epióticos describe dos ondas separadas por una concavidad.

Internamente, el divertículo intertimpánico es continuo entre la cavidad timpánica de un lado al otro, y relativamente estrecho tanto ántero-posterior como dorso-ventralmente (Fig. 3.125).

**Complejo exoccipital-opistótico.** Preservado completamente en ambos lados (Fig. 3.120). Es un elemento de contorno sub-rectangular, más ancho látero-medialmente que alto dorso-ventralmente. El complejo exoccipital-opistótico contacta con el escamoso (dorsalmente), cuadrado (ántero-ventralmente), complejo supraoccipital-epióticos (dorso-medialmente), basiesfenoides (ventro-medialmente), proótico (anteriormente), y basioccipital y su

simétrico (medialmente).

Medialmente, este complejo delimita el foramen magnum (Fig. 3.120). Dorso-medialmente, el complejo exoccipital-opistótico forma una pequeña parte del proceso postoccipital lateralmente, como así también del margen ventral de la fenestra post-temporal. La superficie dorsal de este complejo presenta una concavidad marcada que forma junto con el escamoso, una fosa occipital para la inserción de musculatura cervical y mandibular. Una cresta horizontal poco marcada divide la superficie occipital del complejo exoccipital-opistótico, en una superficie dorsal cóncava y vertical y una superficie ventral cóncava inclinada, dirigida póstero-ventralmente y con una leve inclinación medial. A nivel de esta cresta y dorsal al foramen magnum presenta una pequeña tuberosidad para la articulación del proatlas. La cresta horizontal occipital no se extiende hasta el extremo distal del proceso paraoccipital, sino que es interrumpida por una pequeña protuberancia.

El proceso paraoccipital es tan alto dorso-ventral como ancho látero-medialmente, de contorno sub-cuadrangular (Fig. 3.120). El extremo distal de este proceso presenta leves estrías para inserción de musculatura cervical. Éste extremo junto con la lámina ventral del escamoso forman una cresta vertical, curvada hacia afuera y de recorrido sigmoidal, que separa el receso ótico de la tabla occipital. Esta cresta es alta dorso-ventralmente y se extiende desde la superficie ventral del extremo distal del proceso póstero-lateral del escamoso hasta el contacto con el cuadrado. La esquina ventral del extremo distal del proceso paraoccipital presenta una marcada curvatura lateral. El foramen cráneo-cuadrado comprende una estrecha escotadura a modo de ranura entre el proceso paraoccipital y el cuadrado. La superficie medial del extremo distal presenta una tuberosidad triangular.

El proceso ventral del complejo exoccipital-opistótico es relativamente robusto, amplio látero-medialmente y dorso-ventralmente (Fig. 3.126). La superficie y el proceso ventral están perforados por cuatro forámenes de tamaño diferente, laterales al cóndilo

occipital (Figs. 3.120, 3.123 y 3.126). Los dos pequeños forámenes más mediales corresponden la salida de las ramas del nervio craneano hipogloso (XII<sub>1</sub> y XII<sub>2</sub>); el foramen para la rama XII<sub>2</sub> es sub-circular, levemente mayor y dorso-medial al foramen para la rama XII<sub>1</sub>, este último es un poco alargado a modo de ranura oval; estos forámenes no están alineados látero-medialmente sino de manera vertical. Lateral al foramen de la rama XII<sub>1</sub> se ubica el foramen metótico, para los nervios craneanos glossofaríngeo (IX), vago (X), y accesorio (XI), de gran de gran tamaño y oval (con el eje látero-medial mayor). Ventro-medial al foramen metótico se encuentra el foramen carotideo posterior de contorno circular. Estos dos últimos forámenes están muy próximos entre sí y a la *crista tuberalis*.

Una pequeña cresta afilada se extiende desde el margen posterior del foramen XII<sub>1</sub>, delimitado medialmente el surco para la arteria carótida, hasta la tuberosidad basal (Fig. 3.120). En este punto, el complejo exoccipital-opistótico contribuye en una pequeña parte a la tuberosidad, lateralmente. La *crista tuberalis* está bien desarrollada dorso-ventralmente, se extiende desde el foramen cráneo-cuadrado hasta el contacto con el basiesfenoides, y coincide en toda su extensión con la *crista pseudotuberalis* del cuadrado, formando en conjunto el margen ventro-lateral de la tabla occipital (Fig. 3.126).

Internamente, el divertículo otoccipital poco desarrollado tanto dorso-ventral como ántero-posteriormente, y restringido ántero-dorsalmente (Fig. 3.127).

**Basioccipital.** Este elemento está preservado completamente (Figs. 3.120, 3.123 y 3.126). El basioccipital contacta con el complejo exoccipital-opistótico (lateralmente), basiesfenoides (anteriormente), y delimita el foramen magnum (ventralmente).

El basioccipital está muy inclinado y dirigido póstero-ventralmente, acompañando la inclinación de la mitad ventral de la tabla occipital (Fig. 3.120). Como se mencionó anteriormente, el cóndilo occipital es robusto, ligeramente un poco más ancho látero-

medialmente que el foramen magnum. El cuello del cóndilo occipital es relativamente amplio látero-medialmente (un poco más que el cóndilo), y estrecho ántero-posteriormente (Fig. 3.123). La placa basioccipital es amplia látero-medialmente y cóncava, en principal en su extremo ventral. Lateralmente, la placa basioccipital presenta una constricción lateral que es ocupada por parte del proceso ventral del complejo exoccipital-opistótico.

Por debajo del cóndilo occipital se observa un pequeño receso que contiene en el centro al foramen subcondilar (Fig. 3.126). Ventral a este receso se extiende la cresta media, la cual es marcada y divergente en la tuberosidad basal del margen ventral de la placa basioccipital. Esta tuberosidad basal es más marcada y rugosa lateralmente, y carece de una depresión marcada como la observada en *Lomasuchus* y *Gasparinisuchus*. El receso vascular y la cresta medial ocupan el 50% cada uno de la altura dorso-ventral de la placa basioccipital. Entre el contacto sutural con el basiesfenoides abren los forámenes de Eustaquio medio y laterales, para los cuales el basioccipital constituye el margen posterior de ambos (Fig. 3.126). La escotadura para el foramen de Eustaquio medio es mucho más marcada y de recorrido semi-circular.

Particularmente, el divertículo basioccipital es poco desarrollado y restringido dorso-lateralmente (Figs. 3.125 y 3.128).

**Lateroesfenoides.** Este elemento está muy bien preservado y expuesto de manera completa en ambos lados (Figs. 3.129 y 3.130). El lateroesfenoides contacta el frontal (ántero-dorsalmente), postorbital (látero-dorsalmente), parietal (dorsalmente), proótico (posteriormente), cuadrado (pósteromedialmente), pterigoides (ventralmente), basiesfenoides (ventro-medialmente), y con su simétrico (medialmente). Este elemento es relativamente ancho, con una ligera concavidad en la superficie de su pared anterior externa.

El proceso rostral de la rama anterior del lateroesfenoides es corto ántero-

posteriormente y relativamente alto dorso-ventralmente, de morfología cilíndrica (Figs. 3.129 y 3.130). Este proceso delimita con su simétrico el pasaje para el tracto olfatorio; este foramen es amplio tanto látero-medialmente como dorso-ventralmente, y de contorno circular, delimitado dorsalmente por el frontal. Ventral a este foramen, el lateroesfenoides presenta un amplio contacto sutural con su simétrico, el cual se extiende desde esa abertura hasta el foramen para el tracto óptico (II). Este foramen tiene contorno semicircular, delimitado a ambos lados por una leve cresta. Lateral a esta abertura se observa un diminuto foramen para el nervio craneano troclear (IV).

El proceso postorbitario del lateroesfenoides está bien desarrollado lateralmente, con un proceso capitado triangular que se apoya en la superficie ventral del postorbital (por detrás de la cresta medial) (Figs. 3.129 y 3.130). La rama posterior del lateroesfenoides presenta un puente caudal para la rama supraorbitaria del nervio craneano trigémino ( $V_{so}$ ). Este foramen está completamente delimitado por el lateroesfenoides, adyacente al contacto sutural con el cuadrado y por encima de fosa del trigémino. La sutura interdigitada cuadrado-lateroesfenoides tiene orientación vertical dentro de la fosa temporal.

La fosa del nervio trigémino es de contorno triangular y amplia ántero-posteriormente, más alta y cóncava en su margen posterior (Figs. 3.129 y 3.130). En este margen, un amplio surco superficial que se extiende póstero-lateralmente indica la salida de la rama mandibular ( $V_3$ ). La escotadura para la rama maxilar ( $V_2$ ) es amplia y en forma de “V”. Por delante de esta escotadura, el puente lateral del lateroesfenoides para la rama oftálmica ( $V_1$ ) es bien desarrollado ántero-posteriormente, con un amplio contacto ventral con el pterigoides. El puente lateral del lateroesfenoides tiene contorno en forma de “reloj de arena”, con una constricción en su altura media dorso-ventral, siendo más estrecho ántero-posteriormente que el ancho medio ántero-posterior de la fosa. Este puente delimita lateralmente el foramen para la rama  $V_1$ , que es de contorno oval. Anterior a esta abertura

se encuentra un pequeño foramen para el nervio craneano oculomotor (III).

Dorso-medial al foramen de la rama  $V_{so}$ , el cuerpo del lateroesfenoides presenta una depresión de contorno subrectangular a oval alargada, mucho más marcada y definida en el lado derecho (Figs. 3.129 y 3.30). Esta depresión es interpretada como lugar de articulación del epipterigoides, por lo cual recibe el nombre de fosa epipterigoides. El epipterigoides habría sido de pequeño tamaño y desplazado dorsalmente como en el peirosáurido africano *Hamadasuchus*, y no habría estado osificado (ej., Holliday y Witmer, 2009). Esta depresión sobre el lateroesfenoides. Por delante de esta fosa, y dirigida dorsalmente hacia el proceso capitado, se extiende la cresta cotilar la cual es bien marcada; no se reconoce una cresta tensor.

Internamente, el divertículo lateroesfenoides está restringido a la región posterior y no es muy desarrollado, a modo de un seno de morfología oval (Fig. 3.131).

**Proótico.** No está expuesto en la pared lateral de neurocráneo, pero sí dentro de la fosa del nervio trigémino, formando la pared posterior de dicha cavidad (Figs. 3.129 y 3.130). Contacta con el lateroesfenoides (anteriormente), basiesfenoides (ventro-medialmente), complejo exoccipital-opistótico (posteriormente), complejo supraoccipital-epióticos (dorso-posteriormente), cuadrado (lateralmente), parietal (dorsalmente), y pterigoides (látero-ventralmente).

Internamente, el divertículo proótico está modestamente desarrollado extendiéndose hacia delante al lateroesfenoides, y la cavidad timpánica afecta en menor medida la pared lateral del proótico (Fig. 3.131).

**Basiesfenoides.** Preservado de manera relativamente completa; sin embargo, en la pared anterior tiene expuesta parcialmente la superficie de contacto sutural con el pterigoides del

lado derecho (Figs. 3.118, 3.119, 3.120, 3.123, 3.126, 3.128, 3.129, 3.130 y 3.131). El basiesfenoides contacta los pterigoides (anteriormente), lateroesfenoides (ántero-dorsalmente), proótico (dorso-lateralmente), cuadrado y complejo exoccipital-opistótico (lateralmente), y basioccipital (posteriormente). La superficie de contacto con el pterigoides es amplia tanto dorso-ventral como ántero-posteriormente, este elemento cubre la pared lateral del basiesfenoides (Figs. 3.129 y 3.130). El contacto con el basioccipital está dispuesto transversalmente en forma de “U” abierta (Figs. 3.123 y 3.126). Un relativamente estrecho y corto proceso del basiesfenoides se acuña entre el cuadrado y complejo exoccipital-opistótico, lateralmente.

El basiesfenoides es de contorno triangular con el ápice anterior mayor, es ancho látero-medialmente y muy corto ántero-posteriormente (Figs. 3.123 y 3.126). En vista posterior, es visible a modo de lámina vertical de contorno triangular por debajo de la tuberosidad basal del basioccipital (Fig. 3.120). Ésta lámina ventral del basiesfenoides tiene una leve inclinación póstero-ventral con una depresión medial a modo de surco que contribuye con el receso del foramen de Eustaquio medio (anteriormente).

Los forámenes de Eustaquio se encuentran contenidos en el contacto sutural basioccipital-basiesfenoides (Figs. 3.123 y 3.126). El foramen de Eustaquio medio es de contorno subcircular, mientras que los forámenes de Eustaquio laterales son muy estrechos ántero-posteriormente, pero alargados látero-medialmente. Estos forámenes laterales están contenidos mayormente en los procesos laterales del basiesfenoides acuñados entre el cuadrado y el complejo exoccipital-opistótico; de modo que están delimitados en menor medida por este último complejo (lateralmente). Una leve cresta se extiende oblicuamente desde el margen anterior del foramen de Eustaquio lateral hacia la línea media donde converge ántero-medialmente con su simétrica, pero sin llegar a tocarse entre sí. Los forámenes de Eustaquio laterales están levemente desplazados posterior y dorsalmente con

respecto al foramen medio. En vista lateral, el foramen de Eustaquio lateral es visible por detrás de la cresta B del cuadrado.

La pared ántero-lateral del basiesfenoides converge anteriormente en el rostro basiesfenoidal, el cual está preservado relativamente completo (Figs. 3.129 y 3.130). Éste rostro es delgado (comprimido látero-medialmente), y relativamente alto dorso-ventralmente. El rostro basiesfenoidal se extiende dorso-ventralmente desde el margen ventral del foramen para el tracto óptico (II) hasta el contacto con el pterigoides, donde se apoya sobre la afilada cresta formada por este último elemento, y anteriormente se extiende hasta el nivel del extremo del proceso rostral del lateroesfenoides.

Anteriormente y por debajo del contacto sutural basiesfenoides-lateroesfenoides, se reconocen dos pequeños forámenes que abren en la pared ántero-lateral del basiesfenoides, anterior al foramen de la rama V<sub>1</sub> (Figs. 3.129 y 3.130). Un foramen dorsal y medial (en la base del rostro basiesfenoidal), que corresponde al pasaje de la arteria orbital, y otro ventral más diminuto que corresponde al pasaje del nervio craneano abducens (VI). El foramen para la arteria orbital presenta un reborde lateral engrosado.

Internamente, el basiesfenoides está modestamente invadido por el divertículo basiesfenoidal, anteriormente (Figs. 3.124, 3.128A y 3.131B).

**Cuadrado.** Elemento parcialmente preservado, le falta la rama articular en ambos lados (Figs. 3.117, 3.118, 3.119, 3.120, 3.121, 3.123, 3.126, 3.119 y 3.130). El cuadrado contacta con el escamoso (dorsalmente), cuadradoyugal (lateralmente), complejo exoccipital-opistótico (posteriormente), parietal (dorso-medialmente), postorbital (ántero-dorsalmente), lateroesfenoides y proótico (medialmente), pterigoides y basiesfenoides (ventro-medialmente).

El cuadrado es un hueso robusto ántero-posteriormente y dorso-ventralmente, la

sección expuesta por fractura tiene contorno triangular (Fig. 3.119). En vista lateral, la abertura ótica es relativamente amplia tanto ántero-posterior como dorso-ventralmente, y de contorno romboidal. La incisura ótica del proceso ántero-dorsal del cuadrado describe un ángulo recto más que una curvatura. La fosa periótica es bien marcada describiendo una curvatura en forma de “boomerang”, dentro de la cual el foramen sifoneal es muy pequeño y estrecho a modo de ranura. El proceso ántero-dorsal del cuadrado también presenta una pequeña incisura en el margen ventral a la abertura ótica. Dorsal a la abertura ótica, el proceso ótico es relativamente corto ántero-posteriormente y agudo hacia atrás. Dentro de la abertura ótica, el proceso ántero-dorsal del cuadrado no presenta proyección dorsal (como la observada en *Lomasuchus*), y no se distingue la abertura anterior del canal cráneo-cuadrado, probablemente un artefacto en la preparación mecánica del espécimen. Desde la incisura posterior (del escamoso) de la abertura ótica se extiende oblicua y póstero-lateralmente la sutura cuadrado-escamoso; no se distingue un surco acompañando ese contacto sutural.

En la región órbito-temporal, el contacto sutural cuadrado-lateroesfenoides se origina en el margen dorsal de la fosa del nervio trigémino y se dispone de manera vertical, dorsalmente (Figs. 3.129 y 3.130). Por debajo de este contacto sutural, el cuadrado presenta una escotadura amplia dorso-ventralmente que constituye el margen posterior de dicha fosa, y que se continua posteriormente a modo de una depresión superficial, para la rama mandibular del nervio craneano trigémino ( $V_3$ ). Ventro-lateral a la fosa del trigémino, el proceso pterigoideo del cuadrado es amplio dorso-ventralmente con un contacto sutural con el pterigoides dispuesto verticalmente e interdigitado.

Desde el margen póstero-lateral del cuello pterigoideo hasta la superficie ventral del cuerpo del cuadrado se extiende una cresta afilada bien desarrollada y que corresponde con la cresta B de Iordansky (1964); la porción dorsal de esta cresta es paralela al contacto

cuadrado-complejo exoccipital-opistótico (Figs. 3.123, 3.126, 3.129 y 3.130). Posterior a esta cresta B, la *cresta pseudotuberalis* del cuadrado junto con la *cresta tuberalis* del complejo exoccipital-opistótico coinciden en toda su extensión y forman una amplia cresta roma que separa la pared lateral del neurocráneo de la tabla occipital. Esta cresta se extiende describiendo una curvatura desde el nivel del foramen cráneo-cuadrado hasta contactar el basiesfenoides (ventro-medialmente). El cuadrado delimita el foramen cráneo-cuadrado, látero-ventralmente; éste foramen es muy estrecho dorso-ventralmente pero alargado látero-medialmente, a modo de ranura.

Además de la mencionada cresta B, la superficie ventral del cuerpo del cuadrado presenta una cresta A bien marcada, la cual se extiende medial y paralela al contacto sutural cuadrado-cuadradoyugal hasta la altura de la fosa del trigémino (Figs. 3.123, 3.129 y 3.130). A este nivel, la cresta A se dobla medialmente, perpendicular al contacto cuadrado-cuadradoyugal (cresta A'), delimitando junto con la cresta B una pequeña fosa elongada para el *M. adductor mandibulae posterior* (*sensu* Holliday y Witmer, 2007). Posteriormente, la cresta B presenta una ramificación corta y poco marcada, de disposición oblicua, que corresponde a la cresta C del cuadrado.

La cavidad timpánica está modestamente desarrollada ántero-posteriormente, pero con un relativo desarrollo látero-medial, ocupando el espacio entre la pared lateral propia del neurocráneo y el cuadrado (Figs. 3.124, 3.125, 3.127, 3.128 y 3.131). Internamente, el cuadrado está afectado por un relativamente desarrollado divertículo infundibular restringido anteriormente, y por un divertículo cuadrado dividido en senos de tamaño variable.

### 3.1.2.10b. Endocráneo

**Encéfalo y nervios craneanos.** El molde endocraneano del espécimen MPCA-PV-240 fue reconstruido digitalmente de manera completa y no presenta deformación (Fig. 3.132). En este molde reconstruido se reconocen las regiones del encéfalo anterior (incluyendo al tracto olfatorio), medio y posterior, y la mayoría de los nervios craneanos (IV, V, VII, y IX – XII), y el tracto óptico (II).

El encéfalo es alargado ántero-posteriormente, de morfología sigmoidal en vista lateral, con ángulos entre las tres regiones poco marcados ( $149^\circ$  entre encéfalo anterior y medio y  $153^\circ$  entre encéfalo medio y posterior) (ver Tabla 3.3). La región del encéfalo anterior presenta un tracto olfatorio largo ántero-posteriormente, con gran alto dorso-ventralmente, y con bulbos olfatorios bien desarrollados (tanto longitudinalmente como transversalmente). Estos bulbos son de contorno oval en vista dorsal, y divididos en la línea media en su extremo anterior. La base del tracto olfatorio es relativamente amplia, casi tan ancha como alta, de sección transversa cilíndrica, levemente menor al ancho látero-medial de los bulbos olfatorios, y corta ántero-posteriormente. En vista lateral, el tracto olfatorio presenta una leve inclinación ventral formando un ángulo aproximado de  $5^\circ$  con respecto a la tabla craneana (ver Tabla 3.3).

Los hemisferios cerebrales están bien desarrollados lateralmente, siendo la región más ancha del molde endocraneano, y presenta poco desarrollo dorso-ventral (Fig. 3.132). En vista dorsal, los hemisferios cerebrales son redondeados lateralmente, con margen ántero-lateral y póstero-lateral simétricos. En vista lateral, estos hemisferios presentan una ligera inclinación póstero-ventral. Por debajo de los hemisferios cerebrales y en la línea media se observa el tracto óptico (II), el cual es de sección oval, relativamente amplio látero-medialmente, pero bajo dorso-ventralmente. La base del tracto olfatorio y el tracto óptico (II) están ampliamente separado en la línea media por una superficie inclinada ántero-ventralmente.

Pósterio-ventral a los hemisferios cerebrales y en la superficie de la línea media, se extiende la pituitaria (Figs. 3.132B y C). Esta glándula es relativamente pequeña, tanto dorso-ventral como ántero-posteriormente, e inclinada de manera ligera pósterio-ventralmente; particularmente, la región del infundíbulo es amplia tanto en altura como en diámetro. En el molde endocraneano no es posible identificar el nervio craneano oculomotor (III), el cual es de pequeño calibre, de posición medial y látero-ventral al tracto óptico (II), en la pared ántero-lateral del neurocráneo. La región del encéfalo medio es estrecha látero-medialmente y relativamente corta ántero-posteriormente; no es posible reconocer los lóbulos ópticos. Lateral al tracto óptico (II), se observa un delgado nervio craneano troclear (IV), el cual corre lateralmente sobre la superficie ventral de los hemisferios cerebrales.

Del encéfalo posterior, el nervio craneano trigémino (V) es de diámetro amplio pero corto longitudinalmente, con un ganglio muy desarrollado distalmente (Fig. 3.132). De esta manera, el ganglio del trigémino está muy próximo a la pared interna de la cavidad endocraneana, es relativamente amplio tanto dorso-ventral como látero-medialmente, y presenta una morfología globosa conteniendo una considerable volumen de tejido nervioso. Ántero-medialmente, este ganglio proyecta la rama oftálmica ( $V_1$ ), la cual es distalmente amplia (dorso-ventralmente) pero alargada (ántero-posteriormente), y se extienden hasta una posición lateral a la pituitaria.

Dorso-lateralmente al ganglio del trigémino se proyectan la rama supraorbitaria ( $V_{so}$ ) y la rama timpánica ( $V_{ti}$ ) (Fig. 3.132). La rama  $V_{so}$  es de longitud dorso-ventral corta, de diámetro estrecho, y dirigida ántero-dorsalmente, levemente. La rama  $V_{ti}$  es de longitud dorso-ventral larga, cilíndrica, de diámetro considerable, y está dirigida pósterio-dorsalmente; ambas ramas están muy separadas una de la otra en su base. Posterior al nervio craneano V se reconoce al nervio craneano facial (VII), el cual está en posición ventral a la depresión vestibular. Ventral a esta depresión, se reconstruyo parte del nervio craneano

estato-acústico (VIII), probablemente su rama coclear (VIII<sub>co</sub>). Junto a esta rama, se interpreta la porción proximal del nervio craneano glossofaríngeo (IX), vago (X), y accesorio (XI), la cual está dirigida póstero-lateralmente. Más distalmente, de este conjunto de ramas se proyecta dorsalmente la rama timpánica del nervio craneano IX. Desde esta ramificación y más posteriormente, los nervios craneanos IX – XI están dirigidos látero-ventralmente. Posterior a este nivel, las ramas del nervio craneano hipogloso (XII), que están separadas, son alargadas látero-medialmente, y dirigidas de manera relativamente paralela, lateralmente.

La depresión vestibular es de contorno triangular en vista lateral, poco marcada, a modo de una concavidad amplia ántero-posteriormente en vista dorsal (Fig. 3.132A y C). La región del cerebelo es poco desarrollada látero-medialmente y dorso-ventralmente. En la pared anterior de la depresión vestibular no se reconoce un flóculo del cerebelo. La región de la médula oblonga es alta dorso-ventralmente, relativamente alargada ántero-posteriormente, y con una amplia superficie ventral inclinada ántero-ventralmente. La región medular es amplia, tanto dorso-ventral como látero-medialmente.

En vista lateral (Fig. 3.132C), el seno venoso longitudinal dorsal describe una convexidad amplia ántero-posteriormente por encima de los hemisferios cerebrales, y con una pronunciada convexidad en la región de la médula oblonga (pero que no sobrepasa el nivel de la convexidad anterior, que sí ocurre en *Lomasuchus*). Esta última convexidad, a pesar de estar inclinada ántero-ventralmente, corresponde a la región más alta dorso-ventralmente del molde endocraneano. Una concavidad corta ántero-posteriormente, pero marcada, separa la región de los hemisferios cerebrales de la región médula oblonga.

**Oído interno.** El oído interno del lado derecho fue reconstruido digitalmente de manera relativamente completa para el espécimen MPCA-PV-240 (Fig. 3.133). El mismo

comprende todos los canales semicirculares (anterior, posterior y lateral), así como también la *crus commune*, el vestíbulo, y la lagena. También fueron reconstruidas la fenestra ovalis y la fenestra pseudorotunda. Para medidas del oído interno, ver Tabla 3.3.

El espacio entre el laberinto y la depresión vestibular demuestra que las paredes de la cápsula ótica están completamente osificadas (Fig. 3.132). El laberinto es de contorno triangular piramidal tanto en vista dorsal como lateral (Fig. 3.133). Los canales semicirculares son de morfología elipsoidal, el anterior de mayor tamaño y alto dorso-ventralmente que el canal semicircular posterior, mientras que el canal semicircular lateral es relativamente más pequeño; la altura del primero es el doble que la del posterior. El canal semicircular lateral describe una elipse más redondeada que los canales semicirculares precedentes. El canal semicircular anterior forma un ángulo de  $52^\circ$  con el plano sagital, mientras que el canal semicircular posterior forma un ángulo de  $41^\circ$  con el mismo plano. El ángulo entre ambos canales semicirculares es de  $80^\circ$ , aproximadamente. El *crus commune* es relativamente bajo dorso-ventralmente, cilíndrico, de diámetro mayor que los canales semicirculares. El vestíbulo presenta poco desarrollado dorso-ventral y látero-medialmente.

Ventral al vestíbulo se extiende la lagena, la cual es relativamente baja dorso-ventralmente, menor a la altura del canal semicircular anterior. La fenestra ovalis y la fenestra pseudorotunda son de tamaño similar y contorno oval; la primera sub-horizontal y lateral al canal semicircular lateral, mientras que la segunda con una inclinación acompañando la base de la lagena.

**Arteria carótida cerebral.** El recorrido intracraneano de la arteria carótida cerebral fue reconstruido digitalmente de manera parcial, no fue posible identificar la porción anterior por detrás de la pituitaria (Fig. 3.132). La porción posterior es de diámetro considerable, igual al del conjunto de los nervios craneanos IX – XI, ambos corren bastante separados y

paralelos pero oblicuamente, hacia delante en dirección dorso-medialmente. A nivel del oído interno, más precisamente de la lagena, la arteria carótida presenta un segmento no osificado. Anterior a este segmento, se curva hacia abajo en dirección ántero-medial.

Más hacia delante, lateral y ántero-lateral a la pituitaria, la arteria carótida se extiende como arteria orbital (*sensu* Porter et al., 2016).

**Comentarios.** El espécimen MPCA-PV-240 es asignado a Peirosauridae (*sensu* Sertich y O'Connor, 2014) por la siguiente combinación de sinapomorfias no ambiguas: una fenestra a ambos de la superficie palatal en el contacto premaxilar-maxilar, la ausencia de exposición del complejo supraoccipital-epióticos en la tabla craneana, la presencia de un proceso anterior del maxilar en el premaxilar en la superficie lateral del contacto premaxilar-maxilar, una fosa perinarial amplia en la superficie premaxilar ventral a la narina externa, y una prominente depresión en la superficie palatal a nivel del 7° alveolo maxilar. Otras características (ambiguas) compartidas con los otros peirosáuridos son: un hocico semi-oreinirostral, una marcada constricción lateral a nivel del contacto premaxilar-maxilar, una narina externa dividida por barra internarial formado por proceso premaxilar y nasal, un largo proceso póstero-dorsal premaxilar acuñado entre nasal y maxilar, con hilera alveolar maxilar extendiéndose posteriormente al margen anterior de la fenestra suborbital, una diminuta fenestra anteorbitaria, una mandíbula con sínfisis esplenial larga, un foramen intermandibular oral adyacente al contacto sinfiseal, una depresión en el surangular para el cóndilo del cuadradoyugal, una dentición zifodonte, y una cresta B del cuadrado con continuación en el pterigoides (ej., Gasparini, 1982; Gasparini et al., 1991; Carvalho et al., 2004, 2007; Sertich y O'Connor, 2014). Una combinación única de caracteres permiten diferenciar al espécimen MPCA-PV-240 de los otros géneros, y por lo tanto de las otras especies de la familia, considerándolo como una especie válida: una lámina palatal maxilar

con cresta oblicua corta, un *torus* en la lámina palatal maxilar extendiéndose posteriormente desde el nivel del tercer alvéolo, una hilera alveolar maxilar con torsión lateral desde el sexto alveolo, una protuberancia media en la placa interorbital, un extremo anterior del esplenial sinfiseal de punta roma, un surangular con espina post-glenoidea, una depresión para los bulbos olfatorios bien marcada y delimitada por una cresta, el frontal con reborde orbital por encima del nivel de la tabla craneana, una barra interfenestral parietal corta ántero-posteriormente y con cresta lateral marcada, una superficie dorsal del proceso póstero-lateral del escamoso con rugosa protuberancia oval, un proceso póstero-lateral del escamoso sub-horizontal, un extremo distal del proceso póstero-lateral del escamoso con proceso posterior triangular corto, un complejo supraoccipital-epióticos con margen dorsal cóncavo en la tabla occipital, un divertículo parietal restringido posteriormente y subdividido, el parietal formando un marcado reborde en el margen dorsal de la tabla occipital, una fosa vascular en la superficie dorsal central del escamoso, una pequeña protuberancia próxima al extremo distal del proceso paraoccipital, y la presencia de fosa epipterigoides en el cuerpo del lateroesfenoides. No obstante, está hipótesis es testada en un análisis filogenético (ver Capítulo IV).

---

**BAURUSUCHIDAE** Price, 1945 (*sensu* Montefeltro et al., 2011)***Wargosuchus*** Martinelli y Pais, 2008**3.1.2.11. *Wargosuchus australis*** Martinelli y Pais, 2008

**Holotipo.** MOZ-Pv 6134, fragmento rostral derecho que comprende el premaxilar y parte del maxilar, y fragmento de la región interorbital a nivel del margen anterior de la órbita, que comprende parte del frontal, nasal, prefrontal y lagrimal, como así también el palpebral anterior izquierdo (Fig. 3.134).

**Procedencia geográfica y cronoestratigráfica.** Bardas del sector norte de la ciudad de Neuquén, provincia del Neuquén, Argentina (Fig. 2.1). Formación Bajo de la Carpa, Subgrupo Río Colorado, Grupo Neuquén; edad Santoniano (86 – 83 Ma.) (Fig. 2.3).

**Diagnosis enmendada** (modificada de Martinelli y Pais, 2008; \*autapomorfia, \*\*nueva autapomorfia). Profundo surco medial en la superficie dorsal del frontal\*. Extremadamente reducido contacto entre nasal y frontal con los prefrontales casi contactándose en la línea media\*. Depresión bien marcada para los bulbos olfatorios. Tres forámenes alrededor de la gran depresión perinarial lisa. Último diente premaxilar cónico, hipertrofiado seguido por una gran depresión paracarina. Marcada depresión para los bulbos olfatorios con cresta sagital que se continua en la cavidad nasal\*\*. Tabique dorsal nasal (fronto-nasal)\*\*. Rugosas crestas parasagitales sobre prefrontal\*\*. Recesos prefrontales muy próximos en la línea media y separados por un tabique fronto-nasal\*\*.

**3.1.2.11a. Osteología**

**Morfología general del neurocráneo.** *Wargosuchus* está representado muy

fragmentariamente (Fig. 3.134). Solo se ha preservado un fragmento del extremo anterior derecho del hocico y una porción ántero-medial del neurocráneo. El fragmento anterior está representado por el premaxilar con su caniniformes y una pequeña parte del maxilar en articulación (Fig. 3.134G). Mientras que el fragmento del neurocráneo está representado por la parte posterior de los nasales, el extremo anterior del frontal, ambos prefrontales, y parte del palpebral anterior izquierdo, en articulación (Figs. 3.134A y F). La superficie dorsal del ambos fragmentos esta ornamentada por surcos vermiformes separados por crestas rugosas, principalmente en la región del techo craneano. Para medidas neurocraneanas de este espécimen, ver Tabla 3.2.

La superficie dorsal del fragmento neurocraneano está por encima del nivel de la superficie del hocico (Fig. 3.135). A nivel del contacto frontal-prefrontal-nasal presenta un escalón que separa la región rostral del techo craneano. Se preserva parte de la esquina anterior de la **órbita**, con el margen formado por el frontal y palpebral (dorsalmente), prefrontal y lagrimal (anteriormente). La órbita está dispuesta de manera vertical, dirigida lateralmente.

**Huesos Palpebrales.** Solo se preservó gran parte del palpebral anterior izquierdo en articulación sobre el prefrontal y el lagrimal; le falta su extremo posterior (Fig. 3.135). Este elemento tiene contorno triangular alargado ántero-posteriormente, con superficie dorsal ornamentada y levemente convexa. El margen medial es recto ántero-posteriormente, paralelo al plano sagital, mientras que el margen lateral es convexo con reborde engrosado dorso-ventralmente en su porción anterior. El palpebral anterior se apoya sobre el prefrontal, lagrimal y parte del frontal y nasal.

**Frontal.** Se preserva su extremo anterior con un proceso nasal triangular que se acuña

dorsalmente entre los prefrontales; sus márgenes convergen en la línea media (Fig. 3.135A). Este extremo contacta con el nasal (anteriormente), palpebral anterior y prefrontal (lateralmente). En vista dorsal, particularmente el contacto frontal-nasal es muy reducido. La superficie dorsal está ornamentada por crestas y surcos irregulares, y con un marcado surco sagital. En vista posterior, y por fractura expuesta, se observan pequeños senos que invaden el frontal (internamente) (Fig. 3.135D).

En vista ventral, el frontal presenta una *crista cranii* bien desarrollada dorso-ventralmente y afilada, formando un surco profundo para el tracto olfatorio (Figs. 3.135B y D). En la base de los bulbos olfatorios, este surco es estrecho látero-medialmente pero se expande anteriormente en una superficie marcadamente cóncava y de contorno oval. En esta superficie se apoyaban los bulbos olfatorios los cuales estarían bien desarrollados tanto látero-medial como dorso-ventralmente. Tanto la porción preservada para el tracto como para los bulbos olfatorios está dividida por una estrecha cresta medial, orientada ántero-posteriormente. Anteriormente, esta cresta se expande dorso-ventralmente, y es continuada por un tabique formado principalmente por los nasales en el techo de la cavidad nasal posterior.

### 3.1.2.11b. Endocráneo

**Encéfalo.** La parte del encéfalo que se pudo describir es la que comprende la porción de los bulbos olfatorios, los cuales son relativamente prominentes, de contornos ovales y separados en la línea media (anteriormente). El molde endocraneano de esta porción del neurocráneo de *Wargosuchus* fue realizado de látex y figurado en Martinelli y Pais (2008), pero lamentablemente se encuentra perdido.

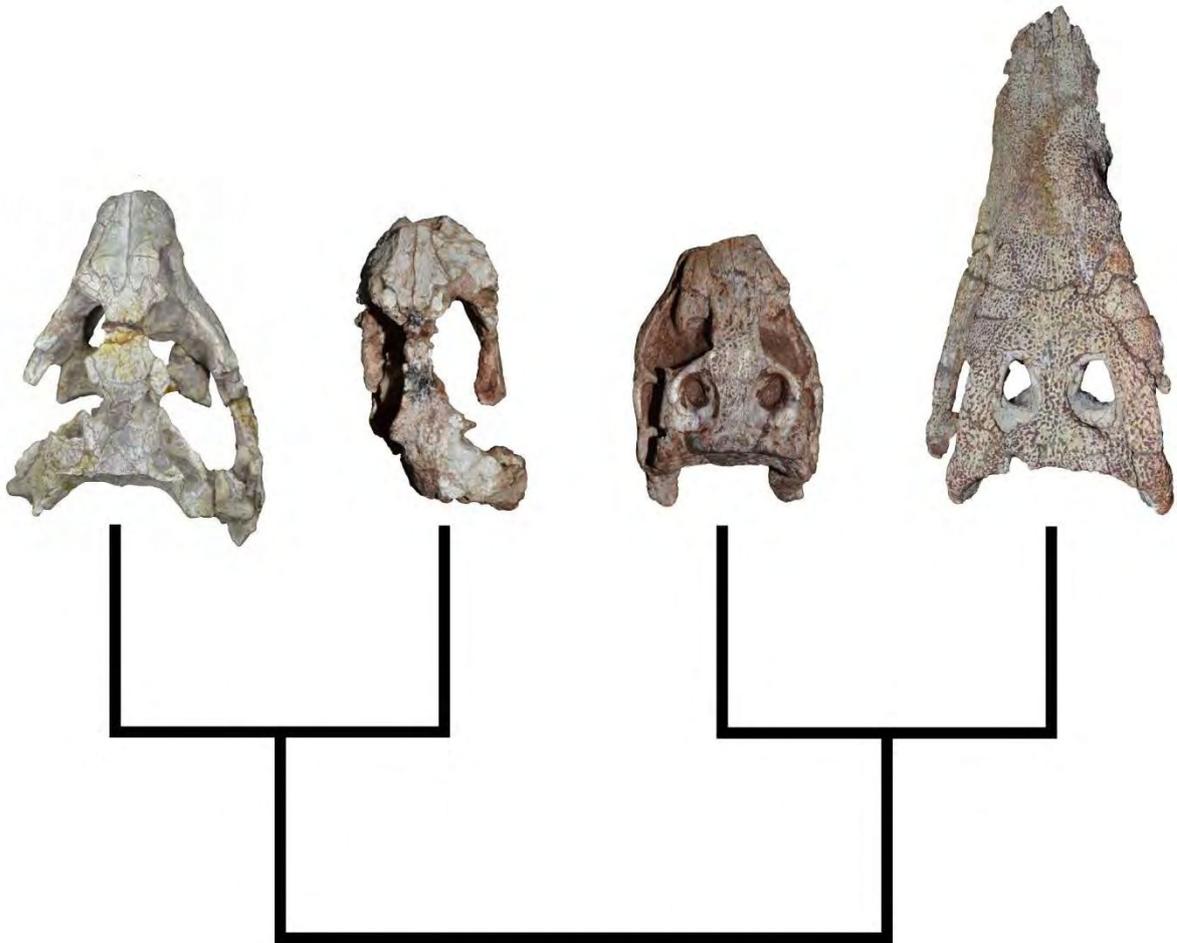
**Comentarios.** Martinelli y Pais (2008) describieron equivocadamente los recesos

prefrontales como recesos muy desarrollados para los bulbos olfatorios. Con la muestra en mano se observa claramente que esas cavidades están techadas por el prefrontal (en gran medida, dorso-posteriormente), nasal y lagrimal (ántero-dorsalmente), y que corresponden a los recesos prefrontales (Fig. 3.135B). Estos recesos tienen la particularidad de estar muy próximos en la línea media, pero separados por el tabique formado por frontal y nasal en la cavidad nasal. La depresión para los bulbos olfatorios está completamente en la superficie ántero-ventral del frontal, y es de menor tamaño con respecto a los recesos prefrontales; como fue interpretado posteriormente por Fonseca et al. (2020).

Hasta el momento no se han hallados materiales adicionales referidos al *Wargosuchus*, que espera un conocimiento más completo de su anatomía craneana. La sinonimia con *Cynodontosuchus* propuesta por Nascimento (2014) es rechazada hasta materiales más completos de ambos taxones sean hallados y que resuelvan esta cuestión.

# CAPÍTULO IV:

## FILOGENIA



#### 4.1. INTRODUCCIÓN

La década de 1980 marcó el inicio del uso de la cladística como herramienta para resolver las relaciones de parentesco y entender la evolución de los Crocodyliformes, y esas primeras hipótesis filogenéticas constituyeron las bases de análisis filogenéticos más modernos (ej., Pol y Larsson, 2011). Estos análisis filogenéticos pioneros incluían una pequeña muestra de taxones de Notosuchia (ej., *Araripesuchus*, *Baurusuchus*, *Sebecus*), entre estos *Notosuchus terrestris*, como único representante del Cretácico de Argentina (ej., Clark, 1986, 1994; Buscalioni y Sanz, 1988; Clark et al., 1989; Benton y Clark, 1988; Wu et al., 1994; Gomani, 1997). Como resultado, las relaciones de estos notosúquios no están del todo resueltas, pero son recuperados como Crocodyliformes Mesoeucrocodylia (Fig. 4.1).

Análisis filogenéticos posteriores, que incluyen más taxones de Notosuchia que los considerados previamente, muestran controversia en cuanto a la monofilia del grupo (ej., Clark, 1994; Buckley y Brochu, 1999; Buckley et al., 2000; Ortega et al., 2000; Sereno et al., 2001, 2003; Carvalho et al., 2004; Pol y Apesteguía, 2005; Turner y Calvo, 2005; Turner, 2006; Zaher et al., 2006; Larsson y Sues, 2007; Pol y Gasparini, 2007, 2009; Andrade y Bertini, 2008a,b; Turner y Buckley, 2008; Leardi y Pol, 2009; Sereno y Larsson, 2009; O'Connor et al., 2010; Nascimento y Zaher, 2011; Soto et al., 2011) (Figs. 4.2 y 4.3). Sin embargo, en análisis más recientes con un muestreo taxonómico más amplio, que incluye a taxones representantes del Cretácico de Argentina, *Araripesuchus* y Peirosauridae se recuperan como estrechamente emparentados y agrupados con el resto de los Notosuchia (ej., Fiorelli y Calvo, 2008; Turner y Sertich, 2010; Pol et al., 2012, 2014; Sertich y O'Connor, 2014; Leardi et al., 2015a, b; Fiorelli et al., 2016) (Figs. 1.4, 4.4A y B). Estos últimos análisis filogenéticos recuperan Notosuchia como un clado que incluye a todos los taxones del Cretácico de Argentina

considerados en esta Tesis Doctoral. Las especies de *Araripesuchus* están agrupadas y estrechamente relacionadas a *Uruguaysuchus* y *Anatosuchus* en un clado Uruguaysuchidae de posición basal dentro de Notosuchia, más cercanamente emparentado a Peirosauridae. Las relaciones internas entre las especies de *Araripesuchus* no están del todo resueltas, sin embargo en todas las topologías se recupera un clado sudamericano integrado por las especies *Araripesuchus gomesii*, *A. patagonicus*, *A. buitreaensis* y eventualmente *Uruguaysuchus aznarezi*, y con las especies de Níger, Marruecos y Madagascar (*A. wegneri*, *A. rattoides*, *A. tsangatsangana*) más cercanamente emparentadas a éste clado que a los peirosáuridos (ej., Fernández-Dumónt et al., 2020). Por su parte, los integrantes de Peirosauridae son recuperados como monofilético, con la especies sudamericanas (ej., *Lomasuchus palpebrosus*, *Gasparinisuchus peirosauroides*, *Uberabasuchus*, *Montealtosuchus*) formando un clado estrechamente relacionado a los peirosáuridos africanos (ej., *Stolokrosuchus*, *Hamadasuchus*, *Rukwasuchus*; Fig. 4.4B).

En los análisis filogenéticos más recientes, *Notosuchus terrestris* junto con taxones de Brasil (ej., *Mariliasuchus*) son recuperados más cercanos a Sphagesauridae (que incluye a *Caipirasuchus* Iori y Carvalho, 2011, *Armadillosuchus* Marinho y Carvalho, 2009, *Yacarerani* Novas et al., 2009, *Sphagesaurus* Price, 1950), que a Sebecosuchia (ej., *Baurusuchus*, *Sebecus*), dentro del nodo “notosúquios avanzados” (*sensu* Pol et al., 2014; Fig. 4.4B). Finalmente, *Comahuesuchus brachybuccalis* es ambiguamente recuperado como taxón hermano de Sebecosuchia o los “notosúquios avanzados”, *Mariliasuchus* y *Notosuchus* (Figs. 4.4A y B). Los análisis filogenéticos en los que fue incluido el taxón *Wargosuchus australis*, lo recuperan emparentado con el género de Brasil *Pissarrachampsia*, agrupados dentro de Baurusuchidae (ej., Montefeltro et al., 2011; Godoy et al., 2014).

Las matrices morfológicas utilizadas en los análisis filogenéticos mencionados arriba están basadas mayormente en caracteres anatómicos externos del cráneo, como así también en la anatomía post-craneana. En este punto cabe destacar que si bien la anatomía del neurocráneo de Crocodyliformes en general y de Notosuchia en particular en ciertos casos esta estudiada y reportada en diversas publicaciones (ej., Turner, 2006; Kley et al., 2010; Barrios et al., 2018), esta información morfológica ha sido escasamente incluida en análisis cladísticos, y los caracteres morfológicos del endocráneo se encuentran prácticamente ausentes.

#### 4.2. ANTECEDENTES

Los antecedentes de análisis filogenéticos publicados incluyendo caracteres neurocraneanos de Notosuchia u otros Crocodyliformes, son escasos. El primer análisis cladístico de Crocodyliformes incluyendo algunos representantes de Notosuchia, y al menos uno de los taxones del Cretácico de Argentina (ej., *Notosuchus*), fue el trabajo de Tesis de Clark (1986). Este extenso trabajo incluía 150 caracteres morfológicos, de los cuales 61 correspondían al neurocráneo, publicado en parte en Benton y Clark (1988). Las primeras publicaciones sobre análisis filogenéticos de Crocodyliformes incluían pocos taxones muestreados a partir de relativamente pocos caracteres craneanos (incluyendo neurocraneanos) y post-craneanos. Uno de estos primeros análisis cladísticos, basado en los datos de Clark (1986), que incluyó algunos taxones de Notosuchia con representante del Cretácico de Argentina (ej., *Notosuchus*, *Araripesuchus*), fue el de Buscalioni y Sanz (1988). Este estudio incluía 71 caracteres morfológicos de los cuales solo 10 correspondían caracteres neurocraneanos. Posteriormente, uno de los primeros estudios restringidos a Notosuchia, incluyendo una muestra grande de taxones argentinos del Cretácico de Argentina (ej., *Notosuchus*, *Araripesuchus*, *Lomasuchus*, *Gasparinisuchus*) es el de Gasparini et al. (1991). Sin embargo, este análisis consideraba poco caracteres morfológicos (19 en total), de los cuales solo 5 corresponden al neurocráneo.

A mediados de los 90', Clark (1994) publicó un análisis cladístico de Crocodyliformes, que constituye un trabajo pionero y de base para las publicaciones posteriores sobre la filogenia del grupo. Este análisis incluye 101 caracteres morfológicos, de los cuales 39 caracteres son del neurocráneo. Los análisis filogenéticos posteriores son el resultado de sucesivas iteraciones del análisis de Clark (1994), con ciertas modificación en las matrices de datos morfológicos relacionadas con la revisión

de algunos de sus caracteres y/o estados, inclusión o exclusión de caracteres morfológicos y/o modificaciones en el contenido taxonómico (ej., Wu et al., 1994, 1995, 1997; Wu y Sues, 1996; Gomani, 1997; Buckley y Brochu, 1999; Ortega et al., 2000; Larsson y Gado, 2000; Sereno et al. 2001, 2003; Martinelli, 2003; Pol, 2003; Carvalho et al., 2004; Pol y Norell, 2004a; Turner, 2004, 2006; Pol y Apesteguía, 2005; Gasparini et al., 2006; Zaher et al., 2006; Larsson y Sues, 2007; Andrade y Bertini, 2008a, b; Fiorelli y Calvo, 2008; Novas et al., 2009; Pol et al., 2009, 2012, 2014; Sereno y Larsson, 2009; Turner y Sertich, 2010; Pol y Powell, 2011; Sertich y O'Connor, 2014; Fiorelli et al., 2016; Martinelli et al., 2018; Fernández-Dumónt et al., 2020). Para un resumen de publicaciones de análisis filogenéticos de Crocodyliformes incluyendo los taxones de Notosuchia, y particularmente los taxones analizados en esta Tesis Doctoral, considerando el número de caracteres morfológicos y número de caracteres neurocraneanos incluidos en los respectivos análisis, ver Tabla 4.1 y Figura 4.5.

Como fue mencionado anteriormente, la inclusión de caracteres del neurocráneo en análisis filogenéticos de Crocodyliformes es relativamente escasa y esto se ve reflejado en las diagnosis de los distintos taxones. Entre los escasos caracteres morfológicos del neurocráneo considerados diagnósticos en notosúquios se pueden mencionar: fenestra supratemporal menor a la órbita (presente en *Notosuchus terrestris*; *sensu* Gasparini, 1971), largo y proceso anterior del frontal agudo extendiéndose anteriormente entre nasales, frontal extendiéndose dentro de la fenestra supratemporal, estrecha superficie dorsal del parietal entre fosa supratemporal, palpebral anterior marcadamente amplio en su extremo anterior, foramen sifoneal grande anterior a la incisura ótica (presente en *Araripesuchus buitreaensis*; *sensu* Pol y Apesteguía, 2005), ancho látero-medial del parietal es un tercio del ancho posterior de la tabla craneana (presente en *A. patagonicus*; *sensu* Ortega et al., 2000), fenestra supratemporal interna mediana y ubicada en la mitad

anterior de la fenestra supratemporal externa, extremo distal del cuadrado ubicado muy por detrás del cóndilo occipital, placa interfenestral rugosa, baja y ancha (presente en *Comahuesuchus brachybuccalis*; *sensu* Bonaparte, 1991), palpebral anterior y posterior suturados uno al otro y al margen lateral del frontal cubriendo el total del margen dorsal de la órbita, margen lateral del escamoso marcadamente convexo y bruscamente hacia abajo produciendo un techo del receso ótico cóncavo internamente, incisura ótica de forma subrectangular (presente en *Lomasuchus palpebrosus*; *sensu* Gasparini et al., 1991), basiesfenoides y basioccipital bien expuestos en vista ventral (presente en *Gasparinisuchus peirosauroides*; *sensu* Martinelli et al., 2012), y profundo surco medial sobre el frontal, extremadamente reducido contacto entre nasales y frontal, gran depresión para los bulbos olfatorios (presente en *Wargosuchus australis*; *sensu* Martinelli y Pais, 2008). No obstante, los caracteres relacionados a la anatomía endocraneana no han sido hasta el momento incluidos en análisis filogenéticos de Crocodyliformes.

### 4.3. MATERIALES Y MÉTODOS

Como resultado de la descripción detallada y comparada del neurocráneo y del molde endocraneano de los ejemplares de *Notosuchia* estudiados en el Capítulo III de la presente Tesis Doctoral, la información morfológica obtenida fue “discretizada” en caracteres que se incorporaron a una matriz de datos morfológico previamente publicada por Pol et al. (2014). Solo fueron considerados caracteres que presentaron variación entre los taxones analizados, es decir que son potencialmente informativos filogenéticamente. También se tuvieron en cuenta descripciones publicadas de neurocráneos y moldes endocraneanos de otros *Notosuchia* con representantes fuera del territorio argentino como: *Araripesuchus wegeneri* (Serenó y Larsson, 2009), *Anatosuchus minor* (Serenó y Larsson, 2009), *Simosuchus clarki* (Kley et al., 2010), y *Rukwasuchus yajabalijekundu* (Sertich y O’Connor, 2014); además de los taxones mencionados en la Tabla 2.2. A modo de comparación se incluyeron descripciones recientes de neurocráneos y moldes endocraneanos de otros Crocodyliformes (ej., *Thalattosuchia*; Herrera, 2015; Brusatte et al., 2016; Pierce et al., 2016; Herrera et al., 2018), como también las observaciones del neurocráneo y los moldes endocraneanos generados digitalmente en esta Tesis Doctoral de representantes de Crocodylia actuales (ej., *Gavialis*, *Crocodylus*, *Alligator*, *Caiman*).

Las relaciones filogenéticas de los *Notosuchia* del Cretácico de la Cuenca Neuquina (*Notosuchus terrestris*, *Comahuesuchus brachybuccalis*, *Araripesuchus patagonicus*, *A. buitreaensis*, *Lomasuchus palpebrosus*, *Gasparinisuchus peirosauroides*, *Wargosuchus australis*, MCF-PVPH-160, MCF-PVPH-413, MPCA-PV-240 y MPCA-PV-241), utilizando información novedosa del neurocráneo, fue analizada usando una versión ampliada de la matriz de Pol et al. (2014). Esta matriz corresponde a la base de datos comparativa más actualizada de Crocodyliformes, que incluye una muestra amplia de taxones (109, de los cuales 44 pertenecen a *Notosuchia*) y un gran

número de caracteres morfológicos (412, entre craneanos, dentición, y post-craneanos, de los cuales 88 son del neurocráneo); otras publicaciones que utilizaron una versión más ampliada de esta matriz no fueron consideradas ya que éstas no incluyen nuevos caracteres neurocraneanos (ej., Leardi et al., 2015b; Fiorelli et al., 2016). Los caracteres de la lista de Pol et al. (2014) que son considerados del neurocráneo, se expresan en la Tabla 4.2. Los caracteres de esta lista cuya definición original fue modificada, se describen en el Apéndice 3a.

Para el análisis filogenético de esta Tesis Doctoral, a la lista de Pol et al. (2014) se adicionaron 42 caracteres (neurocraneanos y endocraneanos), tanto de otras publicaciones como novedosos descritos en esta Tesis (Tabla 4.2, Apéndice 4). Con esta lista de caracteres modificada y ampliada, se revisó en la matriz de datos morfológica la codificación de los caracteres del neurocráneo para todos los taxones, y se incluyeron las respectivas modificaciones. En los casos que no se pudieron chequear en primera mano los estados de los 42 nuevos caracteres para todos los taxones de la matriz, la codificación fue posible a través de la bibliografía y/o fotografías cedidas por otros investigadores, con autorización para su uso en este estudio. Cuando no fue posible la codificación de un determinado estado de carácter, se consideró como entrada faltante (?). En particular, se revisó la codificación de los taxones considerados en esta Tesis (*Notosuchus terrestris*, *Araripesuchus patagonicus*, *A. buitreaensis*, *Comahuesuchus brachybuccalis*, *Lomasuchus palpebrosus*, *Gasparinisuchus peirosauroides*). Así mismo se amplió el muestreo taxonómico incorporando otros taxones como *Wargosuchus australis* y *Rukwasuchus yajabaliyekundu*, y otros taxones novedosos de Peirosauridae (MCF-PVPH-160 y 413, MPCA-PV-240 y 241). De esta manera, la matriz original resultó constituida por 115 taxones y 454 caracteres morfológicos, de los cuales 130 corresponden a caracteres del neurocráneo (Apéndice 3a y b).

La matriz de datos fue analizada usando el programa T.N.T versión 1.5 (*Tree Analysis Using New Technology*, Goloboff et al., 2008; Goloboff y Catalano, 2016). Para la búsqueda de los árboles más parsimoniosos (AMP), se realizó una estrategia de búsqueda heurística de 1000 árboles de Wagner, obtenidos por secuencia de adición aleatoria seguido de un intercambio de ramas utilizando el algoritmo TBR (*Tree Bisection Reconnection*), y reteniendo 10 árboles por réplica. De manera de asegurarse de haber obtenido todos los árboles más parsimoniosos, se realizó una segunda ronda de TBR a los árboles guardados en memoria. Todos los caracteres fueron considerados de pesos iguales.

#### 4.4. ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Como resultado del análisis filogenético, se obtuvieron 9980 AMP de 1896 pasos, con un Índice de Consistencia y un Índice de Retención de  $CI = 0.293$  y  $RI = 0.718$ . Con el fin de analizar y mostrar los resultados del análisis, se realizó un consenso estricto de los AMP (Figs. 4.6a y b). Se incluye la numeración de cada nodo (Fig. 4.6b) para referencia de la lista de sinapomorfias (Apéndice 5). Para el soporte de las ramas del árbol se calcularon los soportes de Bremer (Fig. 4.7), Bootstrap (Fig. 4.8) y Jackknife (Fig. 4.9). Para estas dos últimas medidas de soporte, se realizó un re-muestreo con una probabilidad  $p = 0.36$  y 1000 pseudoreplicas; los resultados se representan tanto en frecuencias absolutas como en diferencias de frecuencias GC. Con fines comparativos también se realizó un consenso de mayoría (Fig. 4.10).

Debido a la poca resolución en algunas agrupaciones del consenso estricto, con el *script* IterPCR del programa se identificó los taxones que tienen comportamiento inestable en los diferentes AMP. Esto resultó en *Sphagesaurus*, *Yacararani*, *Adamantinasuchus*, *Coringasuchus*, *Pehuenchesuchus*, *Pabwehshi* y *Eutreptauranosuchus*, como los taxones que causan grandes politomías. Dentro de Notosuchia, los cuatro primeros taxones provocan politomía entre los “notosúquios avanzados”, y los dos anteúltimos taxones quedan en la base de Sebecosuchia; *Eutreptauranosuchus* dentro de Neosuchia. Por otro lado, usando el *script* correspondiente del programa para tal fin, se identificaron los caracteres no informativos. De los 454 caracteres del análisis, 21 resultaron ser no informativos (8, 34, 52, 53, 87, 88, 110, 180, 259, 274, 275, 276, 277, 281, 308, 333, 344, 346, 415, 419 y 442). Excluyendo los taxones inestables y los caracteres no informativos identificados, se realizó un segundo análisis con una matriz de 433 caracteres y 108 taxones, resultando en 9356 AMP de 1831 pasos

con  $CI = 0.295$  y  $RI = 0.714$ . El árbol de consenso estricto reducido muestra clados más resueltos (Figs. 4.11).

#### 4.5. INTERPRETACIÓN DE LOS RESULTADOS

En términos generales, las topologías resultantes del análisis filogenético presentan un mismo patrón de agrupamiento dentro de Crocodyliformes, como en el análisis a partir de la matriz original (Pol et al., 2014). La excepción la constituye el taxón africano *Stolokrosuchus* que se recupera como grupo hermano inmediato de Neosuchia (ej., Turner y Buckley, 2008; Turner y Sertich, 2010), mientras que en análisis previos es recuperado estrechamente emparentado a Peirosauridae (ej., Sereno et al., 2001; Sertich y O'Connor, 2014; Pol et al., 2014).

Dentro de Notosuchia, al igual que en los análisis originales y posteriores de la matriz de datos original (ej., Pol et al., 2012; Leardi et al., 2015; Fiorelli et al., 2016), el consenso estricto (Fig. 4.6a) del análisis de esta Tesis Doctoral recupera los mismos agrupamientos: Uruguaysuchidae, Peirosauridae, “notosúquios avanzados”, y Sebecosuchia, con una resolución más estable y con buen soporte de ramas en los dos primeros clados a diferencia de la poca resolución y bajo soporte en los dos últimos clados (Figs. 4.7, 4.8 y 4.9). El clado Uruguaysuchidae está más cercanamente emparentado con el clado Peirosauridae, y por su parte los “notosúquios avanzados” (ej., Sphagesauridae) están más relacionados con el clado Sebecosuchia, como en filogenias más recientes, con dos grandes clados dentro de Notosuchia: (Uruguaysuchidae + Peirosauridae) y (*Candidodon* + Ziphosuchia) (ej., Turner y Sertich, 2010; Sertich y O'Connor, 2014; Fiorelli et al., 2016).

El consenso de mayoría y el consenso reducido presentan clados más resueltos dentro de Sebecosuchia (Baurusuchidae y Sebecidae) y entre los “notosúquios avanzados” (Sphagesauridae) (Figs. 4.10 y 4.11). Sin embargo, algunas diferencias son encontradas en las relaciones de parentesco de algunos taxones dentro Notosuchia con respecto a filogenias previas (ej., Sertich y O'Connor, 2014; Pol et al., 2014), en

principal para aquellos taxones analizados en este estudio, que se mencionan a continuación.

#### 4.5.1. Relaciones filogenéticas de los Notosuchia de la Cuenca Neuquina

Al igual que en filogenias más recientes, Notosuchia es un gran clado recuperado en todos los AMP (Figs. 4.6, 4.10 y 4.11). Dentro de este clado, Uruguaysuchidae es un grupo monofilético que agrupa a *Anatosuchus*, *Uruguaysuchus*, y todas las especies conocidas hasta el momento del género *Araripesuchus*. Sin embargo, este agrupamiento muestra que *Araripesuchus* que es parafilético, como fuera mencionado por otros autores (ej., Turner y Sertich, 2010). A diferencia de otras filogenias previas (ej., Turner, 2006; Sertich y O'Connor, 2014; Pol et al., 2014), *Anatosuchus* y *Araripesuchus tsangatsangana*, dos taxones del continente africano, son recuperados como grupos hermanos estrechamente emparentados. El taxón *Araripesuchus buitreaensis* es el más basal del clado uruguaysúquido de América del Sur (*A. buitreaensis* + *A. gomesii* + *A. patagonicus* + *Uruguaysuchus*), y *A. patagonicus* es taxón hermano de *Uruguaysuchus* (ej., Pol et al., 2014; Fiorelli et al., 2016; Fernández-Dumont et al., 2020). Esto último, diferente de las relaciones recuperadas en la filogenia de Sertich y O'Connor (2014), que muestra a *Uruguaysuchus* como taxón hermano del clado Ziphosuchia.

Otro clado bien soportado y recuperado en todos los AMP es el de los Peirosauridae, grupo hermano de Uruguaysuchidae. En la hipótesis filogenética obtenida en esta Tesis Doctoral, las relaciones internas entre los peirosáuridos se resuelven mejor que lo reportado en filogenias previas (Pol et al., 2014; Sertich y O'Connor, 2014). Los especímenes MCF-PVPH-160, MCF-PVPH-413, MPCA-PV-240 y MPCA-PV-241, son todos recuperados como integrantes del clado Peirosauridae (Figs. 4.6, 4.10 y 4.11).

Como se mencionó anteriormente, *Stolokrosuchus* no es un Peirosauridae, es taxón hermano de Neosuchia (ej., Turner y Sertich, 2010); a diferencia de estudios previos que lo incluyen como un peirosáurido (ej., Leardi et al., 2015b). Por otra parte, Mahajangasuchidae (*Mahajangasuchus* + *Kaprosuchus*), integrado por taxones africanos, es el grupo hermano inmediato de Peirosauridae (ej., Pol et al., 2014; Turner y Sertich, 2010; Sertich y O'Connor, 2014). En la hipótesis filogenética de esta Tesis, el taxón africano *Hamadasuchus* es el peirosáurido más basal, y los taxones de Brasil son grupos hermanos sucesivos de los peirosáuridos argentinos. Particularmente, el taxón africano *Rukwasuchus* es agrupado entre los taxones argentinos, estrechamente emparentado al espécimen MPCA-PV-240.

Entre los Peirosauridae de Argentina, el espécimen MCF-PVPH-160 es el más basal. Se reconocen dos agrupamientos: uno de afinidades africanas (MPCA-PV-241 + (*Rukwasuchus* + MPCA-PV-240)) y otro de taxones netamente argentinos (*Lomasuchus* + (MCF-PVPH-413 + *Gasparinisuchus*)). A juzgar por el estado de preservación de todos estos peirosáuridos (para los especímenes MPCA-PV-240 y *Rukwasuchus* solo se conoce la caja craneana) y la morfología del hocico (para los especímenes que se conoce esa región del cráneo), el primer agrupamiento correspondería a taxones de hocico relativamente estrecho, mientras que el segundo agrupamiento a taxones de hocico relativamente ancho (*sensu* Lío et al., 2015). El agrupamiento de *Rukwasuchus* junto con los taxones argentinos, probablemente también responda a que es un taxón con anatomía neurocraneana bien conocida (Sertich y O'Connor, 2014).

En el consenso estricto del presente análisis filogenético, dentro del clado Ziphosuchia se recuperan grandes politomías, a diferencia de otras hipótesis previas que presentan agrupamientos más resueltos (ej., Pol et al., 2014; Fiorelli et al., 2016). A pesar que en la presente hipótesis filogenética las grandes politomías recuperadas están dada

entre los “notosúquios avanzados” y Sebecosuchia, estos son monofiléticos (ej., Pol et al., 2014). Sin embargo, dentro del clado Sebecosuchia, principalmente los Baurusuchidae muestran poca resolución en sus relaciones de parentescos. Por su parte, el consenso de mayoría y el consenso reducido muestran mayor resolución dentro de esos clados (Figs. 4.6, 4.10 y 4.11).

Las relaciones entre los “notosúquios avanzados” en el consenso estricto están colapsadas, no obstante, *Notosuchus* y *Comahuesuchus* son agrupados juntos con los integrantes del clado Sphagesauridae y notosúquios estrechamente relacionados (ej., *Mariliasuchus*, *Yacarerani*, etc.). En la topología del consenso de mayoría y del consenso reducido (Figs. 4.10 y 4.11), *Notosuchus* está estrechamente emparentado con el taxón brasileño *Morrinhosuchus*, ambos de posición basal con respecto a los demás “notosúquios avanzados”. Por su parte, y a diferencia de filogenias previas que lo muestran como grupo hermano de Sebecosuchia (ej., Pol et al, 2014; Fiorelli et al., 2016), en este estudio *Comahuesuchus* es recuperado junto con los “notosúquios avanzados”, más cercano a Sphagesauridae; un agrupamiento similar reportado en la filogenia de Turner y Sertich (2010).

Dentro de Sebecosuchia, las relaciones de algunos taxones de naturaleza fragmentaria de preservación (ej., *Pabwehshi*, *Pehuenchesuchus*, *Cynodontosuchus*, etc.) no están del todo resueltas (Fig. 4.6). Sin embargo, los dos grandes agrupamientos de sebecosúquios son recuperados: Baurusuchidae y Sebecidae. El taxón argentino fragmentariamente preservado *Wargosuchus* es confirmado como un baurusúquido, agrupado con todos los otros taxones del clado. Entre estos taxones, *Wargosuchus* está más cercanamente relacionado al taxón brasileño *Pissarrachampsia*, como lo demuestran algunas filogenias previas (ej., Montefeltro et al., 2011).

#### 4.5.2. Nodos y sinapomorfias del neurocráneo dentro de Notosuchia

Se listan las sinapomorfias del neurocráneo recuperadas para los diferentes clados de Notosuchia, a partir del consenso estricto obtenido del análisis filogenético, con énfasis en los taxones analizados en esta Tesis Doctoral.

**Nodo 137: Notosuchia.** No se recuperaron sinapomorfias neurocraneanas para este clado de cocodriliformes. Sin embargo, algunas características neurocraneanas son comunes a todos los integrantes del este clado: presencia de hueso palpebral anterior y posterior sobre la órbita, superficie ventral del frontal con depresión para los bulbos olfatorios marcada y dividida anteriormente, superficie dorsal del frontal con cresta sagital, contacto en la línea media entre ambos lateroesfenoides amplio dorso-ventralmente, proceso anterior del postorbital bien desarrollado para hueso palpebral, contacto entre postorbital y proceso del cuadradoyugal relativamente amplio, ausencia de sutura parieto-postorbital en la tabla craneana, receso ótico elongado ántero-posteriormente, fenestra supratemporal relativamente amplia y fosa desarrollada, proceso póstero-lateral del escamoso alargado ántero-posteriormente, complejo supraoccipital-epióticos con exposición amplia transversalmente en la tabla occipital, cresta horizontal que divide la tabla occipital, proceso paraoccipital con extremo amplio dorso-ventralmente, foramen metótico y foramen carotideo posterior muy próximos en un receso, forámenes de las ramas (XII<sub>1</sub> y XII<sub>2</sub>) del nervio craneano hipogloso en disposición dorso-ventral, fosa del trigémino relativamente pequeña, rama articular del cuadrado relativamente corta dorso-ventralmente y dirigida ventralmente en gran medida, y presencia de una cresta de disposición dorso-ventral y desarrollo variable en la superficie posterior de la rama articular del cuadrado.

**Nodo 136: Uruguaysuchidae + Mahajangasuchidae + Peirosauridae.** Solo se recuperó una sinapomorfia del neurocráneo para este nodo, una lámina del complejo exoccipital-opistótico dorso-ventralmente baja por debajo del foramen cráneo-cuadrado (417.1). Esta característica es ambigua en el contexto de los Mesoeucrocodylia, ya que está presente en Crocodylia, por ejemplo.

**Nodo 135: Uruguaysuchidae.** Se recuperaron cuatro sinapomorfias del neurocráneo para este clado: foramen vascular sobre la superficie dorsal de la barra postorbitaria (27.1), participación del parietal en la tabla occipital dorsalmente ausente (32.0), eje principal del cuadrado dirigido ventralmente (149.1), y desarrollo de la rama ventral de cuadrado incipientemente diferente (197.1). Un foramen vascular en la barra postorbitaria también es observado en representantes actuales de cocodrilos (ej., *Caiman*), mientras que la exclusión del parietal de la tabla occipital diferencia a los uruguaysúquidos de su grupo hermano Peirosauridae. Por su parte, un cuadrado dirigido ventralmente está presente en otros notosúquidos (ej., *Notosuchus*, *Comahuesuchus*, *Baurusuchus*). La poca diferenciación de la rama ventral del cuadrado se observa en cocodrilianos actuales juveniles, como también en neosúquidos marinos (ej., Metriorhynchidae).

**Nodo 134: *Araripesuchus wegeneri* + uruguaysúquidos sudamericanos.** La sinapomorfia del neurocráneo común a todos estos notosúquidos es un gran foramen metótico para el pasaje de los nervios craneanos IX – XI en el complejo exoccipital-opistótico (59.0). No obstante, también es observada en otros notosúquidos (ej., *Notosuchus*). En muchos taxones analizados, esta región del neurocráneo y más aún sus

forámenes neurovasculares, está poco interpretada. En muchos casos, el foramen metótico no está del todo liberado de sedimento y es muy probable que alguno de los dos estados está equivocadamente codificado en los taxones. Un muestreo más exhaustivo de esta característica ayudará dilucidar su ambigüedad dentro de Mesoeucrocodylia.

**Nodo 133:** *Araripesuchus gomesii* + (*A. patagonicus* + *Uruguaysuchus*). Tres sinapomorfias del neurocráneo fueron obtenidas en el análisis: barra estrecha entre la órbita y la fenestra supratemporal y con ornamentación sobre su superficie anterior (31.1), extremo anterior del frontal con sutura con el prefrontal dispuesta paralelamente (353.1), y escamoso extendiéndose en el proceso anterior del postorbital lateralmente (449.1). Una barra estrecha entre órbita y fenestra supratemporal es observada en otros notosúquios (ej., *Comahuesuchus*, *Caipirasuchus*, *Yacarerani*), como así también la morfología rectangular del extremo anterior del frontal (ej., *Simosuchus*, *Yacarerani*), y la extensión del escamoso en el proceso anterior del postorbital (ej., *Notosuchus*, *Gasparinisuchus*).

**Nodo 158:** *Mahajangasuchus* + **Peirosauridae**. Las sinapomorfias del neurocráneo comprenden: sección transversa de la rama ventral del cuadrado medio-lateralmente amplia y ántero-posteriormente delgada, siendo tres veces más ancha que larga (192.0), protuberancia en la línea media del contacto de los exoccipitales para la articulación del proatlas (426.1), y margen posterior del parietal dorsalmente cóncavo (433.1). Esta morfología de la sección transversa de la rama ventral del cuadrado es también compartida con algunos protosúquios (ej., *Hemiprotosuchus*), algunos notosúquios derivados (ej., Sebecidae como *Lorosuchus*) y representantes del clado Neosuchia. Una protuberancia en la tabla occipital para el proatlas está también presente en el notosúquio

*Simosuchus*. Por su parte, un parietal cóncavo en vista posterior es una característica compartida con algunos representantes de Baurusuchidae (ej., *Pissarrachampsia*, *Stratiosuchus*), el sebécido *Ayllusuchus*, y algunos neosúquios (ej., *Rhabdognathus*, *Pholidosaurus*, *Hylaeochampsia*).

**Nodo 157: Peirosauridae.** Cinco sinapomorfias del neurocráneo se recuperaron que diagnostican a este clado: basiesfenoides con estrecha exposición lateral entre complejo exoccipital-opistótico y el cuadrado (147.1), complejo supraoccipital-epióticos sin exposición en la tabla craneana (171.0), protuberancia sobre el proceso paraoccipital (436.1), extremo de este proceso es corto látero-medialmente, alto dorso-ventralmente y con marcada curvatura ventral (437.1), y superficie dorsal del hocico es continua con la superficie del techo craneano (444.0). La estrecha exposición del basiesfenoides entre complejo exoccipital-opistótico y cuadrado es una característica no compartida con otros taxones, mientras que la exclusión del complejo supraoccipital-epióticos de la tabla craneana es una característica compartida con varios cocodriliformes (ej., protosuquios, Pholidosauridae, *Alligator*). Una protuberancia en el proceso paraoccipital también es observada baurusúquidos (ej., *Baurusuchus*, *Stratiosuchus*). Mientras que la morfología del extremo de este procesos se observa en el notosúquio basal *Libycosuchus*, y en algunos neosúquios (ej., *Hylaeochampsia*, *Rhabdognathus*). Por su parte, una superficie dorsal del hocico y del techo craneano continua está presente en varios cocodriliformes (ej., protosuquios, *Simosuchus*, *Notosuchus*, *Baurusuchus*, *Sebecus*, *Crocodylus*).

**Nodo 156: Peirosauridae sudamericanos (excepto *Rukwasuchus*).** Las sinapomorfias del neurocráneo que definen a este clado son: palpebrales fuertemente suturados en sí y

al margen lateral del frontal (214.1), y receso ótico cerrado posteriormente por una lámina del proceso póstero-lateral del escamoso (434.1). La primera característica es compartida con protosuquios (ej., *Hemiprotosuchus*, *Protosuchus*), y en el cocodriliano viviente *Paleosuchus*; sin embargo, en este último caso el palpebral posterior no se apoya en un proceso anterior del postorbital. Un receso ótico cerrado posteriormente por el escamoso es una característica presente en la mayoría de neosúquios y los notosúquios (ej., *Simosuchus*, *Araripesuchus*, *Notosuchus*, *Baurusuchus*), excepto los taxones estrechamente emparentado del continente africano (ej., *Hamadasuchus*, *Kaprosuchus*).

**Nodo 155: *Montealtosuchus* + (Peirosauridae argentinos + *Rukwasuchus*).** Una sutura parieto-postorbital ausente de la tabla craneana y de la fosa supratemporal (23.0), y cóndilos del cuadrado separados por marcado surco intercondilar, siendo el cóndilo medial más proyectado ventralmente (170.1), caracterizan a este subclado de Peirosauridae. La primera característica es plesiomórfica dentro de Crocodyliformes, estando también presente en Mesoeucrocodylia más derivados como Neosuchia (ej., *Theriosuchus*, *Goniopholis*, *Hylaeochampsa*, *Pelagosaurus*, *Cricosaurus*). El desarrollo ventral del cóndilo medial del cuadrado y la separación intercondilar por un surco fue descrita para la mayoría de los Notosuchia y el taxón *Stolokrosuchus*.

**Nodo 161: Peirosauridae argentinos (excepto *Rukwasuchus*).** Las sinapomorfías recuperadas para este nodo, son cuatro: superficie ventral del basiesfenoides amplia y similar en longitud al basioccipital (55.1), foramen metótico grande para los nervios craneanos IX – XI en el complejo exoccipital-opistótico (59.0), superficie posterior del complejo supraoccipital-epióticos con crestas prominentes bilaterales (64.1), ancho de la

tabla craneana menor al ancho de la base del hocico (413.0). La amplitud de la superficie ventral del basiesfenoides es una característica ambigua presente en protosuquios y otros notosúquios (ej., *Hemiprotosuchus*, *Caipirasuchus*, *Yacarerani*). Por su parte, un gran foramen metótico también se observa en algunos cocodriliformes (ej., *Notosuchus*, *Araripesuchus*). Mientras que crestas prominentes en la superficie posterior del complejo supraoccipital-epióticos, es una característica compartida con Dyrosauridae. Y el ancho de la tabla craneana con respecto al ancho de la base del hocico está presenta ampliamente dentro de Mesoeucrocodylia (ej., *Hsisosuchus*, *Simosuchus*, *Baurusuchus*, *Mahajangasuchus*, *Crocodylus*).

**Nodo 160: Peirosauridae afines a *Rukwasuchus* + Peirosauridae afines a *Lomasuchus*.** Prefrontales formando parte del canal olfatorio ántero-lateralmente es una característica compartida por todos los integrantes del nodo (431.0). Esta característica no descrita previamente se observa en otros notosúquios (ej., *Montealtosuchus*, *Sebecus*).

**Nodo 195: MPCA-PV-241 + (*Rukwasuchus* + MPCA-PV-240).** Un gran foramen en el lateroesfenoides para el nervio craneano IV (446.1) es la única sinapomorfia del neurocráneo de este clado, la cual es compartida con representantes vivientes de Crocodylia (ej., *Gavialis*, *Crocodylus*, *Alligator*).

**Nodo 194: *Rukwasuchus* + MPCA-PV-240.** Tres sinapomorfias del neurocráneo fueron recuperadas: proceso póstero-lateral del escamoso elongado y dirigido posteriormente (36.1), fenestra supratemporal más larga que ancha y con ancho interfenestral menor o

igual al 50% del ancho de la fenestra (424.0), receso ótico abierto posteriormente (434.0). La primera (compartida con *Theriosuchus* y *Alligatorium*) y la última característica (compartida con varios cocodriliformes, como protosuquios, *Simosuchus*, *Libycosuchus*, *Notosuchus*, *Araripesuchus*, *Sebecus*, *Stolokrosuchus*, y varios neosúquios), estarían interrelacionadas, mientras que la morfología de la fenestra supratemporal es ambigua estando presente en varios linajes dentro de Mesoeucrocodylia.

**Nodo 159: *Lomasuchus* + (MCF-PVPH-413 + *Gasparinisuchus*).** Basiesfenoides expuesto en la superficie ventral del neurocráneo (56.0), es la única sinapomorfia del neurocráneo, la cual está presente en varios subclados dentro de Notosuchia (ej., uruguayosúquidos, *Simosuchus*, *Notosuchus*, *Comahuesuchus*, *Sebecosuchia*, *Mahajangasuchidae*, *Stolokrosuchus*) y en Neosuchia.

**Nodo 139: *Candidodon* + *Ziphosuchia*.** Dos sinapomorfias del neurocráneo fueron recuperadas para este nodo: cóndilos del cuadrado separados por marcado surco intercondilar y cóndilo medial desarrollado ventralmente (170.1) y superficie dorsal continua entre hocico y frontal (444.0). Estas características son compartidas con integrantes de Peirosauridae.

**Nodo 141: *Simosuchus* + (*Pakasuchus* + *Malawisuchus*) + (*Chimaerosuchus* + “notosúquios avanzados” + *Sebecosuchia*).** Las sinapomorfias del neurocráneo para este nodo, son seis: ornamentación consistente de leves surcos (1.1), ausencia del parietal en la tabla occipital dorsalmente (32.0), cresta sagital en el basioccipital pobremente desarrollada (360.0), fenestra supratemporal más larga que ancha y con ancho

interfenestral menor o igual al 50% del ancho de la fenestra (424.0), receso ótico cerrado posteriormente por lámina del escamoso (434.1), y cuadrado con cresta B robusta (448.0). El tipo de ornamentación es característica del clado, no compartida con otros Crocodyliformes. La exclusión del parietal en la tabla occipital es una característica compartida con protosuquios, *Hsisosuchus*, *Candidodon*, algunos integrantes de Uruguaysuchidae y Peirosauridae (ej., *Anatosuchus*, *Uberabasuchus*), Mahajangasuchidae, *Stolokrosuchus*, y la gran mayoría de los Neosuchia. Una cresta del basioccipital poco desarrollada está presente en protosuquios y neosúquios. Un receso ótico cerrado posteriormente es observado en Mahajangasuchidae y Dyrosauridae. Un cuadrado con cresta B robusta es compartida con integrantes de Thalattosuchia.

**Nodo 144: “Notosúquios avanzados”.** Las sinapomorfías del neurocráneo son las siguientes: estrecha barra entre órbita y fenestra supratemporal y ornamentada anteriormente (31.1), cuadrado con tres o más fenestras sobre su superficie dorsal (45.2), superficie ventral del basiesfenoides amplia y similar en longitud al basioccipital (55.1), forámenes de Eustaquio alineados ántero-posterior y dorso-ventralmente (132.1), eje principal del cuadrado dirigido ventralmente (149.1), superficie del escamoso para el opérculo auricular orientada látero-dorsalmente y amplia (168.0), margen ventral del borde lateral del escamoso con crecimiento ventral convexo anteriormente (350.1), ausencia de ornamentación sobre el proceso póstero-lateral del escamoso (355.1), ancho de la tabla craneana mayor al ancho de la base del hocico (413.2), *crista cranii frontalis* poco desarrollada dorso-ventralmente (414.1), cóndilo occipital con depresión circular posterior (423.1), y rama ventral del complejo exoccipital-opistótico termina dorsal a la tuberosidad basal (425.0). Un cuadrado fenestrado y orientación de la superficie del escamoso para el opérculo auricular son características compartidas con protosuquios (ej.,

*Protosuchus*, *Hemiprotosuchus*) y Baurusuchidae. Los forámenes de Eustaquios alineados también se observa en el protosuquio *Orthosuchus* y algunos Metriorhynchidae (ej., *Cricosaurus*, *Dakosaurus*). El crecimiento ventral del margen ántero-lateral del escamoso está presente en *Malawisuchus* y *Pakasuchus*. La ausencia de ornamentación sobre el proceso póstero-lateral del escamoso es compartido con Baurusuchidae. El ancho de la tabla craneana con respecto al ancho de la base del hocico también está presente en protosuquios, *Araripesuchus*, *Sebecus*, y algunos neosúquios (ej., *Shamosuchus*, *Thalattosuchia*, *Pholidosauridae*, *Dyrosauridae*, *Gavialis*). El desarrollo relativo de la *crista cranii frontalis* es compartida con *Araripesuchus patagonicus* y *A. buitreaensis*. Una depresión circular en el cóndilo occipital se observa también en algunos Peirosauridae (ej., *Lomasuchus*). Una rama ventral del complejo exoccipital-opistótico excluido de la tuberosidad basal es compartida con *Hemiprotosuchus*, *Simosuchus*, *Pakasuchus*, Baurusuchidae, *Thalattosuchia*.

**Nodo 146: Sebecosuchia.** Las sinapomorfias neurocraneanas de este clado son las siguientes: tabla craneana de contorno trapezoide (181.1), sección transversa de la rama ventral del cuadrado amplia medio-lateralmente y delgada ántero-posteriormente, tres veces más ancha que larga (192.0), superficie ventral del basiesfenoides con crestas pares y mediales (209.1), orientación ventro-lateral del cuerpo del cuadrado distal al contacto con el complejo exoccipital-opistótico (212.1), largo desarrollo del proceso paraoccipital lateral al foramen cráneo-cuadrado (268.1), presencia de cresta sagital en la superficie posterior del basioccipital (360.1), y lámina dorso-ventralmente baja del complejo exoccipital-opistótico por debajo del foramen cráneo-cuadrado (417.1). La morfología de la tabla craneana es una característica compartida con otros notosúquios (ej., *Armadillosuchus*, *Mahajangasuchus*) y el neosúquio *Boverisuchus*. Dentro de

Mesoeucrocodylia, la sección transversa de la rama ventral del cuadrado es compartida con Mahajangasuchidae, Peirosauridae y Neosuchia. Por su parte, las crestas mediales en el basiesfenoides se observa en Uruguaysuchidae, algunos “notosúquios avanzados” (ej., *Notosuchus*, *Caipirasuchus*), *Kaprosuchus*, y algunos neosúquios (ej., *Theriosuchus*, *Shamosuchus*). La orientación ventro-lateral de la rama ventral del cuadrado está presente en algunos cocodriliformes basales (ej., *Protosuchus*, *Orthosuchus*), notosúquios (ej., *Notosuchus*, *Comahuesuchus*), en peirosáuridos como *Hamadasuchus*, y en Neosuchia. El desarrollo lateral relativo del proceso paraoccipital y el estrecho desarrollo del complejo exoccipital-opistótico por debajo del foramen cráneo-cuadrado son características compartidas con Neosuchia. La cresta en el basioccipital es una característica ampliamente distribuida dentro de Crocodyliformes.

**Nodo 146: Baurusuchidae.** Un proceso póstero-lateral del escamoso elongado y dirigido ventralmente formando un ángulo aproximado de 90° con la tabla craneana (36.3), cuadrado con tres o más fenestras sobre su superficie dorsal (45.2), eje principal del cuadrado dirigido ventralmente (149.1), sección transversa de la rama ventral del cuadrado subcuadrangular (192.1), orientación ventral de la rama ventral del cuadrado con respecto al contacto con el complejo exoccipital-opistótico (212.1), superficie dorsal del frontal con amplia área deprimida limitada posteriormente por cresta transversa (290.1), margen ventral del borde lateral del escamoso con amplio crecimiento ventral convexo y con concavidad por encima del nivel de la abertura ótica (350.1), ausencia de ornamentación sobre el proceso póstero-lateral del escamoso (355.1), amplia depresión lateral sobre el cuadrado (403.1), complejo exoccipital-opistótico no alcanza la tuberosidad basal (425.0), margen posterior del parietal cóncavo (433.1), y presencia de rugosidad en el proceso paraoccipital (436.1). La morfología del proceso póstero-lateral

del escamoso, formando un ángulo de 90° con la tabla craneana, al igual que un frontal deprimido dorsalmente, y cuadrado con depresión lateral son características neurocraneanas exclusivas de este clado. La mayoría de las otras características son compartidas en gran manera con los “notosúquios avanzados”, como ya se describió oportunamente.

**Nodo 25: *Notosuchus*.** Superficie ventral del basiesfenoides más corta que el basioccipital (55.0), foramen metótico para los nervios craneanos IX – XI (59.0), foramen de Eustaquio laterales de posición posterior con respecto al foramen de Eustaquio medio (132.0), cresta pares y mediales en la superficie ventral del basiesfenoides (209.1), orientación véntro-lateral del cuerpo del cuadrado distal al contacto exoccipital-opistótico (212.1), cresta longitudinal sobre el proceso póstero-lateral del escamoso (217.1), margen ventral del borde lateral del escamoso por encima del receso ótico levemente sinusoide (350.0), foramen témporo-orbital encerrado entre parietal y escamoso (354.0), surco sobre la superficie dorsal del postorbital interrumpiendo el borde ántero-lateral de la fosa supratemporal (412.1), ancho de la tabla craneana igual al ancho de la base del hocico (413.1), cresta sagital en la superficie posterior del complejo supraoccipital-epióticos marcada en su mitad ventral (420.2), complejo exoccipital-opistótico con rama ventral robusta que participa de la tuberosidad basal (425.1), ausencia de surco entre basiesfenoides y pterigoides (429.1), foramen de Eustaquio lateral visible lateralmente (439.1), y escamoso se extienden lateralmente en el proceso anterior del postorbital (449.1). Una cresta longitudinal sobre el escamoso es una característica compartida con *Yacarerani*, mientras que un surco en la superficie dorsal del postorbital con otro notosúquio “avanzado”, *Caipirasuchus*. Por su parte el ancho relativo de la tabla craneana es como en *Candidodon*, y la cresta del complejo supraoccipital-epióticos como en

---

*Comahuesuchus*. La exposición lateral del foramen de Eustaquio lateral es compartida con algunos Peirosauridae (ej., *Lomasuchus*, *Gasparinisuchus*).

**Nodo 26: *Comahuesuchus*.** Sutura entre parietal y postorbital presente dentro de la fosa supratemporal y sobre la tabla craneana (23.2), amplia placa interfenestral ornamentada del parietal (33.1), superficie ventral del basiesfenoides más corta que el basioccipital (55.0), complejo exoccipital-opistótico con amplia superficie véntro-lateral al proceso paraoccipital (60.1), orientación ventro-lateral del cuerpo del cuadrado distal al contacto exoccipital-opistótico (212.1), esquina ántero-medial de la fenestra supratemporal sin fosa superficial (265.1), márgenes laterales del frontal formando márgenes orbitarios a modo de crestas (266.1), ausencia de contacto entre cuadrado y basioccipital (357.0), margen véntro-lateral de la tabla occipital formada por *crista pseudotuberalis* (418.2), cresta sagital en superficie posterior del complejo supraoccipital-epióticos marcada su mitad dorsal (420.1), fenestra supratemporal subcircular con ancho interfenestral igual o mayor al 50% del ancho de la fenestra (424.1), y marcada depresión con cresta medial para los bulbos olfatorios (447.1). Entre los notosúquios, la sutura parieto-postorbital en la tabla craneana y la fosa supratemporal es compartido con *Notosuchus* y *Mariliasuchus*.

**Nodo 60: *Araripesuchus buitreaensis*.** Ausencia de sutura entre parietal y postorbital de la tabla craneana y de la fosa supratemporal (23.0), basiesfenoides con exposición lateral en el basicráneo (147.1-2), y fenestras supratemporal más largas que ancha y con placa interfenestral menor o igual al 50% del ancho de la fenestra (424.0).

**Nodo 66: *Lomasuchus*.** Fenestras supratemporal más largas que ancha y con placa interfenestral menor o igual al 50% del ancho de la fenestra (424.0).

**Nodo 67: *Gasparinisuchus*.** Superficie dorsal del proceso anterior del postorbital ornamentada (441.1), y escamoso se extiende lateralmente en el proceso anterior del postorbital (449.1).

**Nodo 109. MPCA-PV-240.** Puente lateral del lateroesfenoides presente y contactando ampliamente con el pterigoides y con escasos contacto con el basiesfenoides (427.4).

**Nodo 110: MPCA-PV-241.** Ausencia de *crista pseudotuberalis* y con *crista tuberalis* formando el margen véntro-lateral de la tabla occipital (418.3). A pesar de no estar completamente preservada esta región del neurocráneo, esta característica sería autapomórfica de este taxón.

**Nodo 111: MCF-PVPH-160.** Molde endocraneano con seno venoso longitudinal ventral desarrollado ventralmente (454.1).

**Nodo 112: MCF-PVPH-413.** Prefrontales no formando parte del canal olfatorio (431.1).

#### **4.5.3. Caracteres neurocraneanos o craneanos versus caracteres postcraneanos**

Con la finalidad de poner a prueba la hipótesis filogenéticas planteada sobre la información que brindan los caracteres neurocraneanos en la resolución de las relaciones

entre los taxones considerados en la matriz de datos, se realizaron tres análisis adicionales que incluyeron solo caracteres postcraneanos, otro únicamente caracteres craneanos (neurocráneo, mandibulares, dentales), y otro únicamente caracteres neurocraneanos. Esto se realizó activando o desactivando los correspondientes caracteres de la matriz completa.

En los tres análisis se mantuvieron las mismas estrategias de búsqueda del análisis general ya descrito (1000 árboles de Wagner, guardando 10 por réplicas), y el mismo número de taxones (115). Un primer análisis incluyó un set de datos de 97 caracteres postcraneanos, en el cual se obtuvieron 10000 AMP de 196 pasos (CI = 0.547 y RI = 0.788), y cuyo árbol de consenso estricto muestra relaciones entre los taxones totalmente colapsadas (Fig. 4.12). La excepción en esta gran politomía incluye algunos agrupamientos de taxones para los cuales su anatomía postcraneana es relativamente bien conocida (ej., *Alligator*, *Crocodylus*). Entre los Notosuchia, *Stratiotosuchus* y *Baurusuchus albertoi* forman un agrupamiento de baurusúquidos, separados de otro gran clado conformado por ((MCF-PVPH-160 + *Malawisuchus*) + (*Mahajangasuchus* + *Pakasuchus*)).

Por su parte, utilizando únicamente los sets de datos craneanos (357 caracteres) y del neurocráneo (130 caracteres) en el segundo y tercer análisis, respectivamente, se obtuvieron los siguientes resultados: en cada análisis se obtuvieron 9960 AMP de 1655 pasos (CI = 0.269 y RI = 0.721) y 10000 AMP de 568 pasos (CI = 0.290 y RI = 0.744), respectivamente; el consenso estricto de cada uno de estos análisis muestra algunos agrupamientos comunes entre sí (Figs. 4.13 y 4.14), y en común con el análisis filogenético general, que a continuación se discutirán brevemente.

Dentro de Notosuchia, en el análisis de los caracteres craneanos se obtuvieron agrupamientos similares que en el análisis filogenético general, aunque con algunas

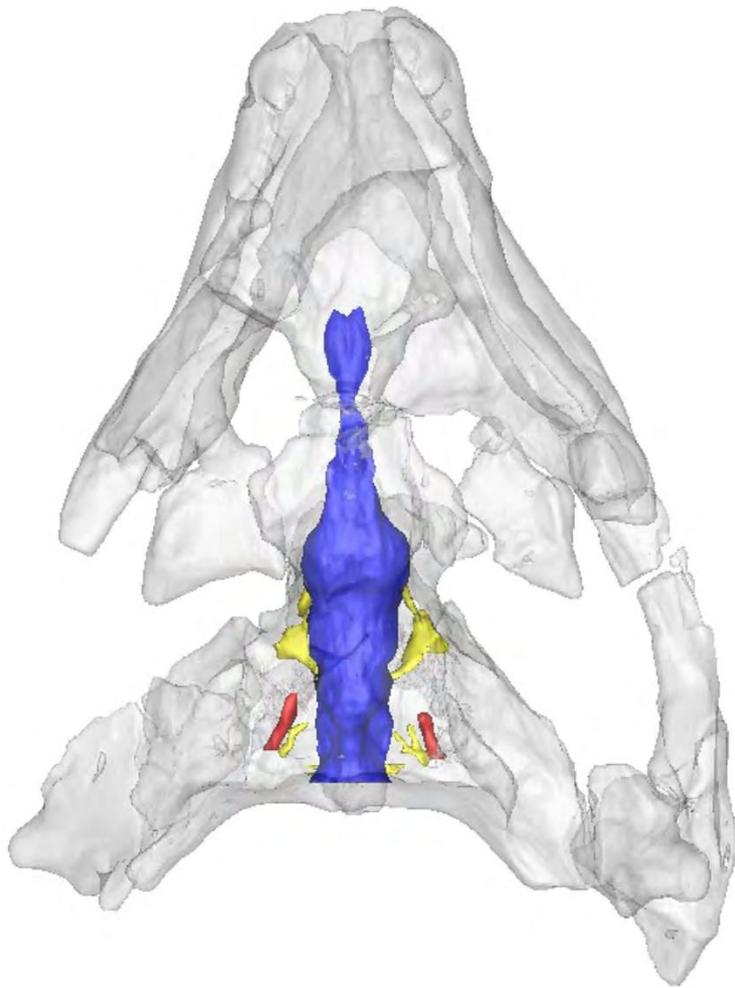
diferencias (Fig. 4.13). Dentro de Mesoeucrocodylia son recuperados cuatro grandes clados: “notosúquios avanzados” y relativos grupos hermanos sucesivos, Sebecosuchia, Uruguaysuchidae + Peirosauridae, y Neosuchia. Los “notosúquios avanzados” son recuperados como un clado monofilético, y entre los Mesoeucrocodylia basales, grupo hermano de otro gran clado integrado por otros Notosuchia y Neosuchia. Aunque las relaciones entre los “notosúquios avanzados” no están resueltas, *Notosuchus* y *Comahuesuchus* formando parte del clado. Sebecosuchia forma un clado integrado por Baurusuchidae y Sebecidae, con *Wargosuchus* integrando el primer grupo. Los clados Uruguaysuchidae y Peirosauridae, y las relaciones internas entre sus integrantes, no muestran diferencias con el consenso estricto general ya descrito. Es interesante mencionar la relación de Peirosauridae como grupo hermano inmediato de (*Stolokrosuchus* + Neosuchia), como en algunas hipótesis previas (ej., Turner y Buckley, 2008).

Por último, el análisis incluyendo únicamente caracteres del neurocráneo muestra algunos agrupamientos diferentes a los ya mencionados. Algunos clados como Uruguaysuchidae y Sebecosuchia están parcialmente colapsados. No obstante, *Araripesuchus patagonicus* mantiene estrecha relación con *A. gomesii* y *A. tsangatsangana*. Por su parte, muchos de los integrantes de Sebecidae forman un grupo monofilético. Las relaciones entre los Peirosauridae argentinos y *Rukwasuchus* no muestran cambios, excepto por la relación de grupo hermano inmediato de *A. buitreaensis*. Por otro lado, Baurusuchidae y los “notosúquios avanzados” están estrechamente relacionados, con un clado de Sphagesauridae recuperado. Los taxones argentinos *Notosuchus* y *Comahuesuchus* forman un clado entre baurusúquidos y esfagesáuridos.

En resumen, la falta de resolución de algunos clados en los diferentes análisis filogenéticos realizados responde a la falta de muestreo de la región anatómica en cuestión (postcráneo o neurocráneo) en muchos de los taxones, y a la naturaleza de preservación de algunos taxones. Sin dudas, especímenes más completos, mejor preservados, y una exploración más detallada de su anatomía, neurocraneana en el caso particular de esta Tesis Doctoral, y su codificación en una muestra más grande de esa información para los fines del análisis filogenéticos, ayudarán a resolver las relaciones no resueltas.

# CAPÍTULO V:

## PALEONEUROLOGÍA



### 5.1. EL MOLDE ENDOCRANEANO DE LOS NOTOSUCHIA

El **molde endocraneano** de este grupo de cocodrilos se caracteriza por ser de morfología alargada (ántero-posteriormente), con perfil sigmoidal (levemente sub-horizontal), con ángulos entre el encéfalo anterior y medio próximo a 150° o mayor a dicho valor, con ángulo entre el encéfalo medio y posterior generalmente mayor a 150°; en otros Mesoeucrocodylia estos ángulos son más obtusos (como en Thalattosuchia) y en otros son menos obtusos (como en Crocodylia) (ver Tabla 5.1). Esta morfología del molde endocraneano es observada en otros notosúquios, como *Rukwasuchus*, *Simosuchus*, *Anatosuchus*, *Yacararani*, *Campinasuchus* y *Sebecus*, estudiados previamente (ej., Colbert, 1946b; Sereno y Larsson, 2009; Kley et al., 2010; Sertich y O'Connor 2014; Barrios et al., 2016, 2017; Fonseca et al., 2020; Fig. 5.1a).

La región del encéfalo anterior presenta un tracto olfatorio relativamente alargado (ántero-posteriormente), y en su extremo anterior unos bulbos olfatorios bien desarrollados (látero-medialmente y dorso-ventralmente), además estos bulbos están separados en la línea media (anteriormente) (Fig. 5.1b). En Peirosauridae (ej., *Lomasuchus*, *Rukwasuchus*), *Simosuchus*, *Yacararani*, y *Araripesuchus*, los bulbos olfatorios están más diferenciados y separados anteriormente que en *Notosuchus*, *Comahuesuchus*, *Campinasuchus* y *Wargosuchus* (ej., Martinelli y Pais, 2008; Kley et al., 2010, Sertich y O'Connor 2014; Barrios et al., 2016, 2018; Fernández-Dumont et al., 2017; Fonseca et al., 2020). En la mayoría de los notosúquios se observa la presencia de un tracto olfatorio relativamente alargado, excepto en *Simosuchus* que presenta un tracto corto y robusto (ej., Kley et al., 2010). En mesoeucocodrilianos derivados, de hábitos acuáticos o semi-acuáticos, como Thalattosuchia y Eusuchia, el tracto olfatorio es largo y delgado, y su molde endocraneano no muestra la diferenciación de los bulbos olfatorios como sí se observa en notosúquios (ej., Colbert, 1946b; Franzosa, 2004; Witmer et al.,

2008; Brusatte et al., 2016; Pierce et al., 2016; Bona et al., 2017; Herrera et al., 2018). Las implicancias de la longitud del tracto olfatorio entre los notosúquios, se discuten más adelante.

Por otro lado, tal como fue descrito en el Capítulo III, en el notosúquios basal *Simosuchus*, como así también en Peirosauridae (ej., *Lomasuchus*, *Gasparinisuchus*, *Rukwasuchus*), y *Sebecus*, el tracto olfatorio es alto dorso-ventralmente (ej., Colbert, 1946b; Kley et al., 2010; Sertich y O'Connor, 2014; Barrios, 2015; Barrios et al., 2017), mientras que en *Notosuchus*, *Yacarerani*, *Comahuesuchus*, *Araripesuchus* y *Campinasuchus*, el tracto olfatorio es bajo dorso-ventralmente (ej., Barrios et al., 2016; Fonseca et al., 2020). Además, el tracto olfatorio presenta una inclinación ventral variable entre los notosúquios. En *Araripesuchus* y *Yacarerani* el tracto olfatorio tiene una leve inclinación ventral (ej., Barrios et al., 2016; Fernández-Dumont et al., 2017), en *Notosuchus* y *Simosuchus*, esta inclinación es muy marcada, mientras que en Peirosauridae (ej., *Lomasuchus*, *Rukwasuchus*) y Baurusuchidae (ej., *Campinasuchus*) el tracto es sub-horizontal y no está inclinado ventralmente (ej., Kley et al., 2010; Sertich y O'Connor, 2014; Barrios, 2015; Barrios et al., 2017; Fonseca et al., 2020; Fig. 5.1a). En suma, en notosúquios, las dimensiones del tracto olfatorio están estrechamente relacionadas con la morfología del cráneo, como se discute más adelante.

A partir del estudio comparativo realizado en este trabajo de Tesis Doctoral (ver Capítulo III), se observa que el desarrollo relativo de los hemisferios cerebrales es variable entre los notosúquios. La región de los hemisferios cerebrales es más desarrollada lateralmente en *Simosuchus*, *Araripesuchus* y Peirosauridae, mientras que en *Notosuchus* y *Campinasuchus* estos hemisferios tienen poco desarrollo lateral (ej., Sereno y Larsson, 2009; Kley et al., 2010; Sertich y O'Connor 2014; Barrios, 2015; Fonseca et al., 2020; Fig. 5.1b). El desarrollo lateral de los hemisferios cerebrales de los

peirosáuridos recuerda a la morfología presente en *Crocodylia* vivientes, mientras que poco desarrollo lateral de estos hemisferios en *Notosuchus* recuerda a la morfología presente en neosúquios basales (ej., *Thalattosuchia*). En vista lateral, los notosúquios presentan unos hemisferios cerebrales con poco desarrollo dorso-ventral, excepto *Araripesuchus* y *Simosuchus* (ej., Kley et al., 2010). En *Notosuchus*, *Campinasuchus* y *Araripesuchus patagonicus* (especimen MUCPv-297), los hemisferios cerebrales son muy comprimidos dorso-ventralmente; en este último caso, gran parte probablemente sea debido a deformación tafonómica.

Al igual que en otros *Crocodyliformes*, y de acuerdo a lo que se describió en el Capítulo III, la glándula pituitaria de los *Notosuchia* se proyecta póstero-ventralmente en la línea media de la región posterior y ventral de los hemisferios cerebrales, y presenta una morfología y desarrollo variable (ej., Colbert, 1946b; Sereno y Larsson, 2009; Kley et al., 2010; Sertich y O'Connor, 2014; Barrios, 2015; Barrios et al., 2016; Fernández-Dumont et al., 2017; Fig. 5.1a). En *Notosuchus*, *Araripesuchus*, *Simosuchus*, y probablemente en *Yacarerani*, la pituitaria habría alcanzado tamaños relativamente más grandes que en el resto de los especímenes muestreados; particularmente, en el primero el desarrollo en longitud es mayor (ej., Sereno y Larsson, 2009; Kley et al., 2010; Barrios et al., 2016; Fernández-Dumont et al., 2017). Por el contrario, en peirosáuridos (como *Lomasuchus* y *Rukwasuchus*), *Campinasuchus* y en *Sebecus*, la pituitaria es de tamaño relativamente pequeño (ej., Colbert, 1946b; Barrios, 2015; Sertich y O'Connor, 2014; Fonseca et al., 2020). El tamaño de la pituitaria de estos últimos notosúquios recuerda al tamaño de la pituitaria presente en *Crocodylia*, mientras que la pituitaria alargada de *Notosuchus* recuerda a la pituitaria del neosúquio *Pholidosaurus* (ej., Edinger, 1938; Colbert, 1946b). En otros mesoeucodrilianos derivados, la pituitaria es relativamente grande (similar a los notosúquios *Araripesuchus* y *Simosuchus*), y es el caso de algunos

Thalattosuchia como *Cricosaurus*; en este mismo grupo de cocodrilos acuáticos se registra una pituitaria extremadamente grande en *Pelagosaurus* (ej., Pierce et al., 2016; Herrera et al., 2018). Las implicancias del tamaño de la glándula pituitaria entre los notosúquios, se discuten más adelante.

Tal como fue descrito en el Capítulo III, la región del encéfalo medio de los Notosuchia es relativamente alargada (ántero-posteriormente), en mayor medida en *Notosuchus*, *Simosuchus*, *Campinasuchus* y *Sebecus*, pero poco diferenciada (ej., Colbert, 1946b; Kley et al., 2010; Fonseca et al., 2020; Fig. 5.1b). Esta región del encéfalo medio es más diferenciada en *Yacarerani*, Uruguaysuchidae (ej., *Araripesuchus*, *Anatosuchus*) y Peirosauridae (ej., *Lomasuchus*, *Gasparinisuchus*, *Rukwasuchus*) (ej., Sereno y Larsson, 2009; Sertich y O'Connor, 2014; Barrios, 2015; Barrios et al., 2016, 2017; Fernández-Dumont et al., 2017). Particularmente en *Araripesuchus* y *Anatosuchus*, en esta región es posible reconocer los lóbulos ópticos, por lo cual se infiere que estos órganos estaban muy desarrollados en esos taxones de pequeño tamaño corporal (ej., Sereno y Larsson, 2009; Barrios et al., 2016; Fig. 5.1b). Contrariamente, en Peirosauridae (ej., *Lomasuchus*) no es posible reconocer lóbulos ópticos, pero si presentan una marcada constricción látero-medial, inmediatamente posterior a los hemisferios cerebrales (ej., Sertich y O'Connor, 2014; Barrios, 2015; Barrios et al., 2017). En otros Mesoeucrocodylia derivados, el molde endocraneano no refleja unos lóbulos ópticos desarrollados, excepto los juveniles de Crocodylia actuales (ej., Hopson, 1979; Witmer et al., 2008; Brusatte et al., 2016; Bona et al., 2017; Jirak y Janecek, 2017). Particularmente, el desarrollo longitudinal y látero-medial de la región del encéfalo medio de *Notosuchus* es similar a la observada en el Thalattosuchia basal *Pelagosaurus* (ej., Pierce et al., 2016).

A partir del presente estudio se observó que, en el encéfalo posterior de los notosúquios, la región del cerebelo es de longitud (ántero-posterior) similar a la región de los lóbulos ópticos, pero de ancho relativamente variable (Fig. 5.1a). En *Notosuchus*, *Campinasuchus* y *Simosuchus*, el ancho látero-medial de la región cerebelar es similar al ancho de la región de los lóbulos ópticos (ej., Kley et al., 2010; Fonseca et al., 2020). En Peirosauridae (ej., *Lomasuchus*, *Gasparinisuchus*), *Yacararani* y *Sebecus*, el ancho látero-medial de la región cerebelar es levemente mayor que la región de los lóbulos ópticos (ej., Colbert, 1946b; Sertich y O'Connor, 2014; Barrios et al., 2016). Por su parte, los uruguaysúquidos *Araripesuchus* y *Anatosuchus* presentan un ancho látero-medial de la región cerebelar menor al ancho de la región de los lóbulos ópticos (ej., Sereno y Larsson, 2009; Fernández-Dumont et al., 2017).

En vista lateral, como en todos los cocodriliformes analizados, el desarrollo dorsal del cerebelo es ocultado por el seno venoso longitudinal dorsal (ej., Hopson 1979; Witmer et al., 2008; Fig. 5.1b). De esta manera, en esta región del cerebelo, en los notosúquios se observa un desarrollo variable de este seno venoso, siendo relativamente alto (dorso-ventralmente) en Peirosauridae, *Campinasuchus*, *Sebecus*, *Yacararani* y *Anatosuchus*, y relativamente bajo en *Simosuchus*, *Notosuchus* y *Araripesuchus* (ej., Colbert, 1946b; Sereno y Larsson, 2009; Kley et al., 2010; Barrios et al., 2016, 2017; Fernández-Dumont et al., 2017; Fonseca et al., 2020). En otros Mesoeucrocodylia derivados, como Crocodylia, la región del cerebelo es longitudinalmente corta y con un seno venoso longitudinal dorsal poco desarrollado dorsalmente; una excepción sería el talatosúquio basal *Pelagosaurus* (con longitud cerebelar comparable a *Notosuchus* y seno venoso con desarrollo dorsal relativamente prominente) (ej., Witmer et al., 2008; Pierce et al., 2016).

También, en la región del cerebelo de los notosúquios se reconoce un flóculo del cerebelo, a modo de una prominencia pequeña en la pared anterior de la depresión

vestibular de ambos lados (Fig. 5.2). En los uruguayosúquidos *Araripesuchus* y *Anatosuchus*, y los peirosáuridos *Gasparinisuchus* y *Lomasuchus*, el flóculo del cerebelo es más prominente que en *Notosuchus*, *Yacarerani*, *Simosuchus*, *Campinasuchus*, los peirosáuridos *Rukwasuchus* y MPCA-PV-240, y *Sebecus* (ej., Colbert, 1946b; Sereno y Larsson, 2009; Kley et al., 2010; Sertich y O'Connor, 2014; Barrios, 2015; Barrios et al., 2016, 2017; Fernández-Dumont et al., 2017b; Capítulo III). Por otro lado, en Mesoeucrocodylia derivados (como los Crocodylia actuales), el flóculo del cerebelo es extremadamente reducido o ausente (ej., Colbert, 1946b; Hopson, 1979; Witmer et al., 2008; Brusatte et al., 2016; Bona et al., 2017). Las implicancias sobre el desarrollo del flóculo en notosúquios, se discute más adelante.

La región de la médula oblonga, en el encéfalo posterior, también presenta un desarrollo variable entre los Notosuchia (Figs. 5.1b, 5.2). En uruguayosúquidos (como *Araripesuchus* y *Anatosuchus*) y probablemente en *Yacarerani*, esta región de la médula oblonga presenta un seno venoso longitudinal ventral desarrollado como un prominencia ventral, mientras que en *Simosuchus*, Peirosauridae (como *Lomasuchus* y *Rukwasuchus*), *Campinasuchus* y *Sebecus* ese seno es menor, y en el caso de *Notosuchus* es muy reducido (ej., Colbert, 1946b; Sereno y Larsson, 2009; Kley et al., 2010; Sertich y O'Connor, 2014; Barrios et al., 2016, 2017; Fernández-Dumont et al., 2017b; Fonseca et al., 2020). En otros Mesoeucrocodylia derivados, este seno venoso longitudinal ventral en la médula oblonga también tiene un desarrollo variable, siendo más marcado en Crocodylia actuales (ej., Hopson, 1979; Franzosa, 2004; Witmer et al., 2008; Bona et al., 2013a, 2017).

En relación a los nervios craneanos reconstruidos y descritos anteriormente (ver Capítulo III), para los notosúquios estudiados en esta Tesis Doctoral, se pueden mencionar algunas generalidades y diferencias. La distribución y relación de estos nervios

craneanos es similar y constante entre los Crocodyliformes (ej., Hopson, 1979; Franzosa, 2004; Witmer et al., 2008; Holliday y Witmer, 2009). En los notosúquios analizados (ej., *Simosuchus*, *Notosuchus*, *Yacarerani*, *Araripesuchus* y Peirosauridae como *Lomasuchus*, *Rukwasuchus*, y MPCA-PV-240), el tracto óptico (II) es deprimido dorso-ventralmente y está separado ampliamente del tracto olfatorio en la línea media; contrario a lo que se observa en Crocodylia actuales donde el tracto óptico es de contorno circular (ej., Witmer et al., 2008; Kley et al., 2010; Sertich y O'Connor, 2014; Barrios, 2015; Barrios et al., 2016).

En cuanto al nervio craneano oculomotor (III) tiene posición lateral a la pituitaria, es de diámetro pequeño en Peirosauridae (ej., *Lomasuchus*, *Gasparinisuchus*, *Rukwasuchus*, *Hamadasuchus*) y probablemente en *Notosuchus* y *Araripesuchus*, mientras que en *Sebecus* (al igual que en Crocodylia) tiene un diámetro mayor (ej., Colbert, 1946b; Hopson, 1979; Witmer et al., 2008; Sertich y O'Connor, 2014; Barrios et al., 2018). Contrariamente, en posición dorsal al nervio craneano oculomotor (III), en peirosáuridos el nervio craneano troclear (IV) es de diámetro mayor que en *Notosuchus*, *Araripesuchus*, *Sebecus* y Crocodylia, que tiene un diámetro diminuto (ej., Witmer et al., 2008; Sertich y O'Connor, 2014; Barrios, 2015). Sertich y O'Connor (2014) identificaron en el peirosáurido *Rukwasuchus* un nervio craneano oculomotor (III) y un nervio craneano troclear (IV), que en esta Tesis Doctoral son identificados como la arteria orbital y el nervio craneano oculomotor (III), respectivamente.

Entre los Notosuchia, el nervio craneano trigémino (V) y su ganglio presentan una variación destacable (Fig. 5.2). En *Notosuchus*, *Araripesuchus*, *Yacarerani* y *Rukwasuchus* el nervio craneano trigémino (V) es alargado, en *Simosuchus*, *Lomasuchus* y MPCA-PV-240 es corto; esta última morfología es como en Crocodylia (ej., Witmer et al., 2008; Kley et al., 2010; Sertich y O'Connor, 2014; Barrios, 2015; Barrios et al., 2016).

El ganglio del trigémino, como se describió en el Capítulo III, es relativamente reducido en *Notosuchus*, *Araripesuchus*, *Yacarerani* y *Simosuchus*, mientras que en Peirosauridae (ej., *Lomasuchus*, *Rukwasuchus*, MPCA-PV-240) está desarrollado ampliamente (como en Neosuchia) (ej., Witmer et al., 2008; Kley et al., 2010; Sertich y O'Connor, 2014; Barrios, 2015; Barrios et al., 2016; Brusatte et al., 2016; Bona et al., 2017). Las diferentes ramas del ganglio del trigémino fueron identificadas en algunos Notosuchia.

La rama oftálmica del trigémino ( $V_1$ ) es estrecha y alargada en *Notosuchus* y el peirosáurido *Rukwasuchus*, mientras que en *Lomasuchus*, *Araripesuchus* y *Yacarerani* esta rama es relativamente corta y amplia dorso-ventralmente; en *Simosuchus* esa rama no fue diferenciada (ej., Kley et al. 2010; Sertich y O'Connor, 2014; Barrios et al., 2016). Esta condición de rama oftálmica ( $V_1$ ) corta está presente en Crocodylia; en neosúquios basales no identificó esta rama (ej., Hopson, 1979; Witmer et al., 2008; Brusatte et al., 2016; Bona et al., 2017). En la mayoría de los notosúquios estudiados las ramas maxilar ( $V_2$ ) y mandibular ( $V_3$ ) del trigémino tienen un tronco común, en el peirosáurido *Rukwasuchus* estas ramas están separadamente (ej., Sertich y O'Connor, 2014). Solamente en *Lomasuchus*, MPCA-PV-240 y MPCA-PV-241, fue posible identificar las ramas supraorbitaria ( $V_{so}$ ) y timpánica ( $V_{ti}$ ) del trigémino, las cuales divergen del ganglio, dorso-lateralmente; como en Crocodylia (ej., Hopson, 1979; Franzosa, 2004; Witmer et al., 2008; Barrios, 2015; Bona et al., 2017). En los otros notosúquios en los que no fue posible reconstruir digitalmente su recorrido (con las imágenes de Tomografías Computadas realizadas), no es que no presenten esas ramas del trigémino, más bien no presentan un canal óseo que lo delimite o su calibre es diminuto.

En general, el nervio craneano abducens (VI) tiene posición lateral a la pituitaria y corre ántero-posteriormente. En *Notosuchus*, *Sebecus* y Peirosauridae (ej., *Lomasuchus*, *Rukwasuchus*), el nervio craneano abducens (VI) tiene una posición más dorsal, como en

neosúquios (ej., *Crocodylia*), mientras que en *Simosuchus* es de posición más ventral (ej., Colbert 1946b, Hopson, 1979; Witmer et al., 2008; Kley et al. 2010; Sertich y O'Connor, 2014). No obstante, en la mayoría de los *Notosuchia* analizados, no fue posible reconstruir digitalmente dicho nervio craneano debido a su diámetro pequeño (ver Capítulo III). En cuanto a los nervios craneanos facial (VII) y estato-acústico (VIII), son difíciles de identificar debido a tamaño pequeño. Sin embargo, en *Notosuchus*, *Lomasuchus* y *Araripesuchus* (MUCPv-267) se reconoce un nervio craneano facial (VII) o nervio craneano estato-acústico (VIII) en posición ántero-ventral a la depresión vestibular; nervios craneanos de posición similar en neosúquios basales (como *Pelagosaurus*) y en *Crocodylia* (ej., Franzosa, 2004; Witmer et al., 2008; Pierce et al., 2016).

Al igual que en otros arcosaurios (en general) y en *Crocodyliformes* (en particular), en *Notosuchia* los nervios craneanos glossofaríngeo (IX), vago (X) y accesorio (XI) forman un conjunto (IX, X, XI), que es identificado como un gran nervio dirigido hacia atrás (látero-ventralmente) (ej., Franzosa, 2004; Witmer et al., 2008). Sin embargo, este conjunto de nervios craneanos son identificados parcialmente entre los notosúquios analizados. Estos nervios craneanos (IX, X, XI) se reconocen en *Notosuchus*, *Simosuchus*, *Yacarerani*, *Araripesuchus*, *Lomasuchus*, y MPCA-PV-240, sin grandes diferencias con otros *Mesoeucrocodylia* derivados (ej., *Crocodylia*) (ej., Kley et al., 2010; Barrios et al., 2016). La excepción lo constituye *Notosuchus*, que tiene una rama timpánica del nervio craneano glossofaríngeo (IX<sub>ti</sub>) que está dispuesta horizontalmente y dirigida anteriormente, mientras que en *Lomasuchus* y MPCA-PV-240 esta rama tiene disposición oblicua y dirigida dorsalmente (como en *Crocodylia*; Witmer et al., 2008).

Como en otros *Crocodyliformes*, los *Notosuchia* presentan dos ramas del nervio craneano hipogloso, rama anterior (XII<sub>1</sub>) y rama posterior (XII<sub>2</sub>), que están completamente separadas, dispuestas ántero-posteriormente, y de posición posterior a los

nervios craneanos glosofaríngeo (IX), vago (X) y accesorio (XI). Estas ramas del nervio craneano hipogloso (XII<sub>1</sub> y XII<sub>2</sub>) son identificadas en *Notosuchus*, *Yacarerani*, *Lomasuchus*, *Rukwasuchus*, *Simosuchus*, *Sebecus* y MPCA-PV-240 (ej., Colbert, 1946b; Kley et al., 2010, Sertich y O'Connor, 2014; Barrios et al., 2016).

El oído interno de los Notosuchia es conocido en pocos taxones (ver Capítulo III y Fig. 5.3), y en la mayoría de los casos de manera parcial; su pequeño tamaño hace difícil su visualización y reconstrucción digital, mediante Tomografía Computada médica. El oído interno fue descrito para *Notosuchus*, *Simosuchus*, *Araripesuchus*, *Gasparinisuchus*, *Rukwasuchus* y MPCA-PV-240 (ej., Kley et al., 2010; Sertich y O'Connor, 2014; Barrios et al., 2017; Capítulo III). La morfología general del oído interno de los notosúquios es similar al de otros Crocodyliformes, en tener una morfología triangular piramidal, un canal semicircular anterior más alto que el canal semicircular posterior, y un canal semicircular lateral se apariencia circular (Fig. 5.3). No obstante, algunas diferencias en la morfología del oído interno son reconocidas dentro de Notosuchia. Los canales semicirculares anterior y posterior son mayormente triangulares en los peirosáuridos *Gasparinisuchus* y MPCA-PV-240, o elipsoidales en *Notosuchus*, *Araripesuchus* y *Simosuchus* (ej., Kley et al., 2010). Particularmente en *Gasparinisuchus* y MPCA-PV-240, el canal semicircular anterior es más alto que lo observado en otros Mesoeucrocodylia extinto y actuales; *Gasparinisuchus* y MPCA-PV-240 tienen un canal semicircular anterior 150 % más alto que el canal semicircular posterior, mientras que en *Caiman yacare* esa diferencia es del 120 % (ej., Witmer et al., 2008; Kley et al., 2010; Brusatte et al., 2016; Pierce et al., 2016; Herrera et al., 2018). La lagena de los notosúquios es de longitud variable, siendo más alta (dorso-ventralmente) en el peirosáurido MPCA-PV-240, comparable relativamente al de otros mesoeucocodrilianos

---

de hábitos acuáticos o semi-acuáticos (ej. Crocodylia). Las implicancias de estas diferencias en el oído interno de los notosúquios, se discuten más adelante.

En cuanto a la vasculatura, la arteria carótida cerebral es conocida en algunos Notosuchia, como *Notosuchus*, *Yacarerani*, *Araripesuchus*, *Lomasuchus*, *Sebecus*, MPCA-PV-240 y MPCA-PV-241 (ej., Colbert, 1946b; Barrios, 2015; Barrios et al., 2016; Capítulo III). Esta arteria carótida presenta la misma relación topográfica de recorrido, con una curvatura en forma de S convergiendo en la línea media (ántero-ventralmente) hasta terminar en la pituitaria, como en otros Mesoeucrocodylia extintos y actuales (ej., Franzosa, 2004; Witmer et al., 2008; Porter et al., 2016). Además de la arteria carótida cerebral, en el molde endocraneano de los Peirosauridae *Lomasuchus*, *Rukwasuchus*, MPCA-PV-240 y MPCA-PV-241 se identifica parte de la arteria orbita por delante de la pituitaria (Capítulo III). Una arteria orbital también es identificada en Mesoeucrocodylia marinos (ej., *Thalattosuchia*) (ej., Brusatte et al., 2016; Pierce et al., 2016; Herrera et al., 2018). Las implicancias de esta arteria orbital en los peirosáuridos, se discuten más adelante.

## 5.2. INFERENCIAS PALEONEUROBIOLÓGICAS

La **adaptación** al medio terrestre de los Notosuchia fue mencionada primeramente para *Notosuchus terrestris* (Woodward, 1896). Esta inferencia sobre la paleobiología de los Notosuchia se basa en la morfología del cráneo (orientación anterior de la narina externa, rostro corto y alto, órbitas lateralizadas, huesos palpebrales; ej., Woodward, 1896; Rusconi, 1933; Price, 1945, 1949; Gasparini, 1971, 1981; Buffetaut, 1982; Bonaparte, 1991, 1996; Carvalho y Bertini, 1999; Carvalho et al., 2005; Andrade et al., 2006; Pol y Gasparini, 2007; Vasconcellos y Carvalho, 2007; Kley et al., 2010; Marinho et al., 2013; Pol et al., 2014; Montefeltro et al., 2016) y del post-cráneo (miembros verticalizados, reducción de osteodermos; ej., Pol, 2005; Sereno y Larsson, 2009; Hill, 2010; Sertich y Groenke, 2010; Pol et al., 2012; Iori et al., 2015; Leardi et al., 2015; Godoy, et al., 2016; Cotts et al., 2017), de la dentición (reducción dentaria, heterodoncia, oclusión y desgaste dentario; ej., Andrade y Bertini, 2008c; Pol y Lecuona, 2008; Ösi, 2013; Pol et al., 2014), y en reconstrucciones del paleoambiente basadas en análisis de las rocas portadoras y asociaciones de fósiles (cuerpos de agua asociados a ambiente semi-árido con clima seco y altas temperaturas; ej., Bertini et al., 1997; Carvalho y Bertini, 1998, 2000; Carvalho et al., 2010; Fiorelli et al., 2006). Estas interpretaciones paleobiológicas proponen que los Notosuchia eran animales preferentemente diurnos (Price, 1949), con hábitos alimentarios de diferentes tipos (herbivoría, omnivoría, insectivoría, hiper-carnivoría; ej., Price, 1945; Bertini y Carvalho, 1998; Carvalho y Bertini, 1999; Pol et al., 2002; Carvalho et al., 2005; Fiorelli et al., 2006; Andrade y Bertini, 2008c; Fiorelli y Calvo, 2008; Riff y Kellner, 2011; Ösi, 2013; Godoy et al., 2014).

La primera aproximación de la capacidad neurosensorial de los Notosuchia como adaptación al ambiente terrestre fue realizada por Martinelli y Pais (2008). Estos autores

mencionaron la presencia de bulbos olfatorios bien desarrollados en el baurusúquido argentino *Wargosuchus australis* que favorecerían una mayor capacidad olfativa en el medio terrestre. Sin embargo, los autores interpretaron y describieron erróneamente los recesos prefrontales como cavidades para los bulbos olfatorios (ver y comparar Figs. 1.9F y 3.136B de esta Tesis Doctoral). El tamaño de los bulbos olfatorios en *Wargosuchus australis* es menor al interpretado inicialmente, de acuerdo a la re-interpretación de Fonseca et al. (2020), y se acerca al tamaño relativo de otros taxones de Notosuchia observados en esta Tesis Doctoral (ver más adelante).

Una aproximación del volumen del molde endocraneano, comparando los uruguaysúquidos africanos de hábitos terrestres, *Araripesuchus wegneri* y *Anatosuchus minor*, con cocodrilianos vivientes de tamaño similar pero de hábitos semi-acuáticos (*Alligator mississippiensis* y *Caiman crocodilus*), fue realizada por Sereno y Larsson (2009). Estos autores no encontraron diferencias notorias con respecto a los volúmenes endocraneanos entre dichas especies, y encontraron similitudes en la morfología de los moldes endocraneanos entre los uruguaysúquidos y los cocodrilos juveniles, como ser por ejemplo la presencia de lóbulos ópticos desarrollados (Sereno y Larsson, 2009). Otros autores describieron y figuraron moldes endocraneanos encefálicos de otros notosúquidos africanos (*Simosuchus clarki* y el peirosáurido *Rukwasuchus yajabaliyekundu*), pero sin hacer inferencias sobre las capacidades neurosensoriales de los mismos (Kley et al., 2010; Sertich y O'Connor, 2014). Más recientemente, un estudio paleoneurológico fue realizado sobre el baurusúquido *Campinasuchus dinizi*, con una aproximación de sus capacidades sensoriales (Fonseca et al., 2020). Estos autores interpretaron para *Campinasuchus dinizi* un mayor desarrollo de la región olfatoria de la cavidad nasal como una adaptación a hábitos terrestres carnívoros, pero no encontraron diferencias en las morfología del encéfalo con respecto a los cocodrilianos vivientes; lamentablemente el

oído interno de éste taxón fue reconstruido parcialmente y la interpretación de un canal semicircular posterior de mayor altura es errónea (Fonseca et al., 2020).

Por otra parte, George y Holliday (2013) describieron y compararon el volumen de la fosa del ganglio trigémino de varios taxones de Crocodyliformes en un contexto filogenético, con el peirosáurido *Hamadasuchus rebouli* como único representante de Notosuchia. Estos autores determinaron que éste taxón de hábitos terrestres presenta un desarrollo relativo menor del ganglio del trigémino, comparado a otros cocodriliformes de hábitos acuáticos que presentan un desarrollo mayor del sistema neurosensorial asociado al ganglio (George y Holliday, 2013).

En esta Tesis Doctoral, a partir de los moldes endocraneanos descriptos (ver Capítulo III), se tomaron y se calcularon medidas lineales y volumétricas que permitieron hacer inferencias sobre las capacidades neurosensoriales (olfacción, visión, audición) de los Notosuchia bajo estudio. En los casos que fue posible y con fines comparativos, también se incluyeron medidas del notosúquio boliviano *Yacararani boliviensis* y de taxones representativos de Crocodylia actuales (*Gavialis*, *Crocodylus*, *Alligator* y *Caiman*).

La aproximación cuantitativa de cada uno de estos parámetros se describe a continuación.

### **5.2.1. Agudeza olfativa**

Fue sugerido que el tamaño relativo de los bulbos olfatorios (región del encéfalo anterior asociada con el sentido del olfato) está relacionado con la capacidad olfativa en los vertebrados (ej., Zelenitsky et al. 2009, 2011). Esta idea se basa en el Principio de Masa Adecuada, el cual establece que el tamaño relativo de una región del encéfalo refleja

la importancia relativa de la función neuronal de esa región a la biología del animal (ej., Cobb 1959; Jerison, 1973). Los bulbos olfatorios son expansiones del extremo de los tractos olfatorios, los cuales son a su vez una proyección anterior del sector látero-ventral de los hemisferios cerebrales (ej., Starck, 1979; Fig. 2.7). Los cocodrilos actuales tienen bulbos olfatorios bien desarrollados y un agudo sentido del olfato para localizar alimento (ej., Scott y Weldon, 1990; Weldon y Ferguson, 1993; Grigg y Krishner, 2015). El correlato óseo de los bulbos olfatorios está preservado como depresiones en la superficie ántero-ventral del frontal, entre la base de los pilares prefrontales, anterior al canal olfatorio del neurocráneo, y esta es la evidencia osteológica utilizada para realizar reconstrucciones y estimaciones en fósiles (ej., Ali et al., 2008; Zelenitsky et al. 2009).

La olfacción tienen un rol importante en la ecología y el comportamiento de los vertebrados, y el tamaño relativo de los bulbos olfatorios es utilizado como un indicador de la capacidad olfativa o agudeza olfativa, que es la capacidad de sensibilidad para detectar y diferenciar olores entre sí (ej., Cobb, 1959; Gittleman, 1991; Kardong, 2007; Zelenitsky et al. 2009; Corfield et al., 2015). Estudios recientes, principalmente en aves y mamíferos actuales, revelan una correlación positiva entre el tamaño de los bulbos olfatorios y la agudeza olfativa, que estaría relacionada con el número y tamaño de células mitrales en el bulbo, el número de receptores de olores en el bulbo, y el número de genes de receptores olfatorios (ej., Mackay-Sim y Royet, 2006; Zelenitsky et al. 2009, 2011). La correlación entre el tamaño relativo de los bulbos olfatorios y la capacidad olfativa fue estudiada en algunos arcosaurios, como terópodos extintos y actuales (aves; ej., Zelenitsky et al. 2009, 2011).

La agudeza olfativa es cuantificada e interpretada a partir de la razón olfativa (RO; *olfactory ratio*), definida como la relación entre la dimensión lineal máxima de los bulbos

olfatorios y la dimensión lineal máxima de los hemisferios cerebrales, sin considerar su orientación, multiplicado por 100 (Zelenitsky et al. 2009, 2011):

- *Considerando longitud relativa*

$$\text{Razón Olfativa} = \text{RO}_1 = (\text{LBO} / \text{LHC}) \times 100 = \%$$

LBO: longitud de los bulbos olfatorios (mm)

LHC: longitud de los hemisferios cerebrales (mm)

Como la agudeza olfativa es función de la RO y de la masa corporal (ej., Zelenitsky et al. 2009, 2011), previamente se hicieron cálculos usando la longitud craneana dorsal (LCD) para estimar la longitud corporal total (LCT) de cada uno de los taxones, como estimador de la masa corporal (MAS) (Tabla 5.2). Para el caso de los notosúquios brevirrostros (*Notosuchus*, *Comahuesuchus*, *Araripesuchus*) se tuvieron en cuenta las ecuaciones exponenciales de Aureliano et al. (2015), basadas en el caimán actual con brevirrostría marcada *Caiman latirostris*, mientras que para el caso de los peirosáuridos (que presentan una longirrostría relativa que se correspondería con el morfotipo generalizado de Brochu, 2001), se usaron las ecuaciones lineales de Sereno et al. (2001) basadas en *Crocodylus porosus*. En ambos casos también se consideraron que los respectivos taxones fósiles estarían dentro del rango de longitud corporal de los respectivos taxones actuales considerados. Para todos los casos, la MAS fue calculada según la ecuación de Aureliano et al. (2015):

$$\text{Masa Corporal} = \text{MAS} = 10^{(-5.1240 + 2.922 \times \log_{10} \text{LCT})} = \text{kg}$$

LCT: longitud corporal total (cm); según Aureliano et al. (2015) y Sereno et al. (2001)

En esta Tesis Doctoral, la RO de seis taxones de Notosuchia fue calculada, comprendiendo a representantes de Notosuchidae, Uruguaysuchidae y Peirosauridae

(*Notosuchus terrestris*, *Araripesuchus patagonicus*, *A. buitreaensis*, *Lomasuchus palpebrosus*, y otros especímenes inéditos – MCF-PVPH-160, MPCA-PV-240). Se consideró la metodología de Zelenitsky et al. (2009) que considera la longitud de los bulbos olfatorios y de los hemisferios cerebrales para el cálculo de la RO<sub>1</sub> (Tabla 5.3a). Teniendo en cuenta la variación observada del ancho entre los bulbos olfatorios en los diferentes moldes endocraneanos de los taxones analizados, como así también la profundidad de la depresión en el frontal donde se apoyan los bulbos (ver Capítulo III), también se hicieron cálculos de la RO considerando el ancho y volumen de dicha depresión (correlato óseo para inferir el desarrollo relativo de los bulbos), RO<sub>2</sub> y RO<sub>3</sub>, respectivamente. Para el cálculo de la razón olfativa considerando el ancho entre los bulbos olfatorios para cada taxón (RO<sub>2</sub>), se tuvo en cuenta el ancho máximo del molde endocraneano, que corresponde al ancho máximo relativo de los hemisferios cerebrales (Tabla 5.3b). Para el caso de la profundidad de la depresión para los bulbos olfatorios (RO<sub>3</sub>), se consideró como medida de la misma el volumen mínimo ocupado por los bulbos y el volumen ocupado por los hemisferios cerebrales en el molde endocraneano (Tabla 5.3c).

- *Considerando ancho relativo*

$$RO_2 = (ANBO / AME) \times 100 = \%$$

ANBO: ancho entre los bulbos olfatorios (mm)

AME: ancho del molde endocraneano, a nivel de los hemisferios cerebrales (mm)

- *Considerando volumen relativo*

$$RO_3 = (VBO / VHC) \times 100 = \%$$

VBO: volumen de la depresión para los bulbos olfatorios (mm<sup>3</sup>)

VHC: volumen de los hemisferios cerebrales (mm<sup>3</sup>)

En todos los casos, para su interpretación, los valores de la RO (%) y de la MAS (kg) fueron transformados aplicando logaritmo para su gráfica en un eje de coordenadas de análisis de regresión lineal (Tabla 5.3b y c; Figs. 5.4 y 5.5). Para la visualización y comparación de los grupos de puntos de datos, se los encerró por grupo taxonómicos en polígonos de áreas, definidas por líneas que unen los puntos de datos periféricos (ej., Jerison, 1973; Hopson, 1980). Estos polígonos que encierran los puntos de datos para cada grupo taxonómico, son usados para una mejor interpretación de los datos. Los resultados obtenidos muestran una tendencia: el polígono de valores de los taxones de Notosuchia es superior y está separado del polígono de aquellos valores para Crocodylia. Según las medidas de longitud y ancho de los bulbos olfatorios, la RO muestra una correlación negativa con respecto a la MAS, mientras que con el volumen de la depresión para los bulbos olfatorios la correlación es ligeramente positiva. Además, los Crocodylia vivientes presentan mayor MAS que los Notosuchia considerados en el análisis, con los representantes de Peirosauridae con valores próximos a los valores de los cocodrilianos vivientes de tamaño mediano similar (ej., *Caiman*, *Alligator*) (Figs. 5.4 y 5.5).

Considerando la longitud de los bulbos olfatorios, los Notosuchia presentan valores de RO<sub>1</sub> entre [58.2 – 94.7%], mientras que los Crocodylia valores entre [50.1 – 83.3%] (Tabla 5.3a). Los valores inferiores de RO<sub>1</sub> para los notosúquios analizados están dentro del rango de los valores registrados para los taxones vivientes. Algunos notosúquios de tamaño corporal mediano como *Notosuchus* [75.6%], *Araripesuchus buitreaensis* [58.2%] tienen valores intermedios de RO<sub>1</sub> similares al de algunos taxones vivientes de tamaño corporal mediano como *Caiman yacare* [60.5%]. Sin embargo, otros notosúquios presentan valores superiores más altos de RO<sub>1</sub>, como *Araripesuchus patagonicus* [86.2%], *Yacarerani* [87.7%], y algunos Peirosauridae. Los peirosáuridos *Lomasuchus palpebrosus* [86.9%] y el espécimen MPCA-PV-240 [94.7%], son los

cocodriliformes con los mayores valores de  $RO_1$ , dentro de la muestra analizada. Los valores de  $RO_1$  [49.8 – 55.1%] registrados por Zelenitsky et al. (2009) para el único taxón de Crocodyliformes de su análisis, *Alligator mississippiensis*, están dentro de los valores obtenido en éste análisis.

A modo comparativo, se incluyó un espécimen juvenil del taxón viviente *A. mississippiensis* (OUVC 10606) (Tabla 5.2). A pesar que éste espécimen tiene un valor de  $RO_1$  [53.3%] inferior a los registrados para *Notosuchia*, provoca un área de superposición entre el polígono de los notosúquios y el polígono de *Crocodylia* (Fig. 5.4B). Esto último, podría estar relacionado a que los *Notosuchia* tienen un desarrollo relativo de los bulbos olfatorios similar al observado en los cocodrilos vivientes juveniles. No obstante, en éste último análisis la recta de regresión muestra una correlación nula entre la  $RO_1$  y la MAS.

Considerando el ancho entre los bulbos olfatorios, los *Notosuchia* presentan valores de  $RO_2$  entre [36.9 – 52.9%], mientras que los *Crocodylia* presentan valores de [30.7 – 38.4%] (Tabla 5.3b). Al igual que en el análisis considerando la longitud de los bulbos olfatorios, los notosúquios presentan valores de  $RO_2$  mayores a los registrados en *Crocodylia*. En este análisis, tanto *Notosuchus* [52.1%] y algunos representantes de Peirosauridae como *Lomasuchus* [48.6%] y el espécimen MPCA-PV-240 [52.9%], presentan los mayores valores de RO considerando el ancho entre los bulbos olfatorios de la muestra analizada. Además, el análisis de regresión muestra una leve correlación negativa entre  $RO_2$  y MAS (Fig. 5.5A). Cuando se considera el volumen de la depresión para los bulbos olfatorios, los *Notosuchia* presentan valores superiores de  $RO_3$  [3.7 – 20.5%] que los *Crocodylia* vivientes analizados [1.95 – 7.7%] (Tabla 5.3c). En este análisis, los notosúquios *A. patagonicus* [16.1%], *Yacarerani* [20.5%] y algunos integrantes de Peirosauridae como *Lomasuchus* [13.5%] y el espécimen MPCA-PV-240

[13.8%], presentan los mayores volúmenes relativos de la depresión para los bulbos olfatorios de la muestra analizada. Sin embargo, en éste último análisis, la recta de regresión muestra una leve correlación positiva entre esos volúmenes y MAS (Fig. 5.5B).

A partir de la evidencia disponible, en todos los casos, considerando tanto la longitud de los bulbos olfatorios, el ancho entre ellos, y el volumen para la depresión donde los mismos se apoyan en el frontal, para el cálculo de la RO, el análisis de regresión del logaritmo de esta medida y de la masa corporal de los taxones estudiados muestran que los *Notosuchia*, en general, presentan una agudeza olfativa superior a la registrada para los *Crocodylia* vivientes, independientemente del tamaño corporal. Esto se deduce por la posición superior del polígono de los notosúquios por sobre el polígono de los cocodrilos actuales. Además, en la muestra analizada, la mayoría de los taxones y especímenes de *Notosuchia* están por encima de la recta de regresión.

En el análisis considerando longitud de los bulbos olfatorios, los peirosáuridos *Lomasuchus* y el espécimen MPCA-PV-240 tienen la agudeza olfativa más alta, seguido por *Yacarerani* y *A. patagonicus* con una agudeza olfativa intermedia, y *Notosuchus* y *A. buitreaensis* con una agudeza olfativa menor. En el análisis considerando el ancho de los bulbos olfatorios, los peirosáuridos *Lomasuchus* y el espécimen MPCA-PV-240, y *Notosuchus* tienen una agudeza olfativa mayor, seguido por *Yacarerani* y *Araripesuchus* con una agudeza olfativa menor. En el análisis considerando el volumen de la depresión para los bulbos olfatorios, *Yacarerani* y *A. patagonicus* tienen una agudeza olfativa mayor, seguido por los peirosáuridos *Lomasuchus* y el espécimen MPCA-PV-240, y con *Notosuchus* y *A. buitreaensis* con una agudeza olfativa menor.

La agudeza olfativa menor de *A. buitreaensis* y del espécimen MCF-PVPH-160, con respecto a los otros peirosáuridos analizados, es debida a su pobre estado de preservación y la incapacidad de tomar una mejor apreciación de la dimensión de esta

parte del encéfalo. Por otro lado, a pesar que los *Crocodylia* vivientes juveniles tienen un desarrollo relativo de los bulbos olfatorios similares a lo observado en *Notosuchia*, su agudeza olfativa calculada en éste análisis es menor que la calculada para estos cocodriliformes extintos de hábitos terrestres. Sin embargo, más estudios y más análisis son necesarios para una corroborar esta inferencia, por ejemplo, las medidas de longitud de los bulbos olfatorios en *Crocodylia* son aproximadas, ya que en ellos estas estructuras no dejan una depresión bien marcada donde se apoyan en la superficie ventral del frontal, como sí ocurre en *Notosuchia* y es posible estimar aproximadamente el desarrollo relativo de los bulbos olfatorios.

### **5.2.2. Agudeza visual**

El sentido de la visión tuvo diversas exigencias en la radiación de los vertebrados para ocupar los diferentes nichos ecológicos (ej., Walls, 1942; Hall y Ross, 2006; Kardong, 2007). La agudeza visual es definida como la capacidad de observar objetos discretos con precisión; esta capacidad estaría relacionada con la morfología y el tamaño relativo del globo ocular, con el epitelio sensorial y las estructuras del encéfalo implicadas con la visión, y la capacidad de integración neurosensorial del animal (Walls, 1942). En los vertebrados, la agudeza visual también fue relacionada con el tamaño y la morfología de la órbita (que contiene al globo ocular) y las estructuras asociadas a la misma (ej., anillos escleróticos, huesos palpebrales), con grandes implicancias en la ecología del animal (ej., comportamiento, partición de nicho); estudios de este tipo son frecuentes en lagartos, aves y mamíferos, relacionados principalmente con la nocturnidad (ej., Walls, 1942; Underwood, 1970; Fernández et al., 2005; Hall y Ross, 2006; Hall, 2008, 2009; Schmitz y Motani, 2011; Nesbitt et al., 2013). Como en otros vertebrados, el tamaño del globo ocular afecta la morfología del neurocráneo de los cocodrilos (ej., Iordansky, 1973;

Starck, 1979). Por otro lado, las características neurosensoriales relacionadas con la visión en los cocodrilos vivientes indican hábitos nocturnos (visión escotópica), visión binocular y en colores, y por lo tanto, una agudeza visual relativamente buena para estos arcosaurios de hábitos semi-acuáticos (ej., Walls, 1942; Underwood, 1970; Grigg y Kirshner, 2015).

Los lóbulos ópticos son un par de abultamientos voluminosos en la superficie dorsal del encéfalo medio de los vertebrados (Fig. 2.7), donde principalmente llega y se procesa la información de estímulos visuales procedentes de los ojos, pero también estímulos olfativos y acústicos; en la mayoría de los vertebrados no mamíferos, estos lóbulos ópticos también actúan como centro principal de coordinación e integración de respuestas (ej., Huber y Crosby, 1933; Ulinski et al., 1992; Kardong, 2007). Existe una relación entre el desarrollo relativo de los lóbulos ópticos y el tamaño de los ojos (más grandes en lagartos diurnos y cocodrilos), y por lo tanto con la agudeza visual (ej., Starck, 1979; Ulinski et al., 1992; Grigg y Kirshner, 2015). Como los lóbulos ópticos son las estructuras más sobresaliente del encéfalo medio por detrás de los hemisferios cerebrales en cocodrilos, estos pueden dejar un correlato en el molde endocraneano (ej., Hopson, 1979; Jirak y Janacek 2017; Fig. 2.7). Considerando lo previamente mencionado, como en la teoría del Principio de Masa Adecuada de Jerison (1973), en esta Tesis Doctoral se usó el volumen de la región del encéfalo medio para estimar el desarrollo relativo de los lóbulos ópticos como indicador de la agudeza visual.

Para el cálculo de la agudeza visual se tuvo en cuenta el estudio de Jirak y Janacek (2017) sobre volúmenes del encéfalo y su relación con sus respectivos moldes endocraneanos de una serie ontogenética de cocodrilos actuales. De éste modo se determinó el Volumen Óptico Relativo (VOR), que tiene en cuenta la proporción del

encéfalo medio en el encéfalo total, considerando el volumen de la región del encéfalo medio y el volumen del molde endocraneano:

$$\text{VOR} = \text{Volumen Óptico Relativo} = (\text{VEM} / \text{VME}) \times 100 = \%$$

VEM: volumen del encéfalo medio

VME: volumen del molde endocraneano

Según los resultados de este análisis (Tabla 5.4), los *Notosuchia* analizados presentan un VOR con valores entre [7.83 – 22.5%], superior a lo registrado para los *Crocodylia* comparados que presentan un VOR con valores entre [6.41 – 7.70%]. Estos resultados sugieren un desarrollo de los lóbulos ópticos relativamente mayor para los *Notosuchia*, principalmente para aquellos de tamaño corporal pequeño a mediano, que tienen los volúmenes ópticos relativos más altos entre los notosúquios analizados, *Araripesuchus* [15.1%, en promedio], *Yacarerani* [17.6%] y *Notosuchus* [19.0%]. Por su parte, los Peirosauridae, de tamaño corporal mediano a grande, presentan unos volúmenes ópticos relativos [11.2%, en promedio] relativamente menor comparado a los notosúquios de tamaño corporal pequeño o mediano. En el caso de los especímenes de *Araripesuchus patagonicus*, la amplia diferencia que presentan en sus volúmenes ópticos relativos, MUCPv-267 [7.83%] y MUCPv-269 [22.5%], es debido a una diferencia ontogenética; el espécimen MPUCv-269 corresponde a un individuo más juvenil. Estos datos también sugieren que los *Notosuchia*, al menos los de tamaño corporal pequeño a mediano, presentan un desarrollo relativo de los lóbulos ópticos similar a lo observado en individuos juveniles de *Crocodylia* actuales, como lo demuestra el espécimen juvenil de *Alligator mississippiensis* (OUVC 10606) que tiene un VOR [13.1%] más alto que el registrado para los especímenes adultos de cocodrilos vivientes, y dentro del rango de los valores de VOR para los notosúquios. Los valores de VOR y de MAS fueron

transformados en logaritmo y sometidos a un análisis de regresión lineal para su gráfica (Fig. 5.6). La recta de regresión presenta una pendiente negativa, es decir que la agudeza visual se correlaciona negativamente con la masa corporal.

Considerando el desarrollo relativo de los lóbulos ópticos como un estimador de la agudeza visual, se puede inferir que los Notosuchia, que presentan un mayor desarrollo relativo de los lóbulos ópticos, probablemente habrían tenido una agudeza visual mayor, comparado con los Crocodylia actuales, que tienen un desarrollo relativo de los lóbulos ópticos menor y por lo tanto una agudeza visual menor. Entre los Notosuchia, los taxones de tamaño corporal pequeño a mediano (masa corporal igual o menor a 10 kg) como *Araripesuchus*, *Notosuchus* y *Yacarerani*, probablemente presentaban una capacidad visual más alta que aquellos taxones de tamaño corporal más grande como los Peirosauridae. Los notosúquios de tamaño corporal pequeño a mediano (masa corporal mayor a 10 kg) también presentan un tamaño de la órbita relativamente mayor, lo cual respaldaría una mayor capacidad visual para esos taxones.

Entre los vertebrados terrestres, un tamaño relativo mayor de las órbitas (ej., mamíferos), con un anillo esclerótico de mayor diámetro (ej., lagartos, pterosaurios, dinosaurios, aves), se relaciona más con hábitos nocturnos que diurnos (ej., Longrich, 2010; Schmitz y Motani, 2011; Hall et al., 2012). Los cocodriliformes continentales carecen de anillos escleróticos (ej., Nesbitt et al., 2013), pero los notosúquios de tamaño corporal pequeño a mediano (como *Araripesuchus*, *Notosuchus* y *Yacarerani*) tienen un mayor tamaño relativo de las órbitas y de los lóbulos ópticos, como así también una tendencia a la reducción de los huesos palpebrales, lo cual se infiere como una adaptación neurosensorial a hábitos nocturnos que diurnos para esos taxones (ver más adelante).

### 5.2.3. Agudeza auditiva

Entre los arcosaurios no-avianos, el sistema auditivo (oído externo, medio e interno) de los cocodrilos es de los más especializados, pero poco se sabe sobre su mecanismo (ej., Baird, 1970; Wever, 1971, 1978; Clack, 1997; Vergne et al., 2009; Dufeu et al., 2015; Grigg y Krishner, 2015). El oído interno de estos reptiles, al igual que la mayoría de los vertebrados principalmente tetrápodos, está contenido en una cápsula ótica generalmente osificada y comprende al laberinto vestibular (relacionado con el equilibrio) y la lagena (relacionado con la audición) (ej., Wever, 1978; Kardong, 2007; Manley, 2012; Fig. 2.8). Entre los diferentes grupos de vertebrados, la lagena muestra una variación en su desarrollo relativo, y estas diferencias estructurales están relacionadas con diferencias en la capacidad auditiva (ej., Baird 1970; Manley, 1971, 2000, 2012; Rinkwitz et al., 2006; Ekdale, 2016). La lagena de los cocodrilos actuales tiene un desarrollo relativo mayor al de otros reptiles, y comparable en estructura y función a la lagena de las aves (ej., Baird, 1970; Carr y Code, 2000; Dooling et al., 2000; Gleich y Manley, 2000; Gleich et al., 2004; Manley, 2004a, 2012; Walsh et al., 2009; Grigg y Krishner, 2015; Sobral y Müller, 2016). Además, el sistema auditivo de estos cocodrilos de hábitos semi-acuáticos está adaptado para detectar sonidos tanto en el aire como en el agua (ej., Vergne et al., 2009; Grigg y Krishner, 2015).

La agudeza auditiva o capacidad auditiva puede definirse como la sensibilidad para detectar sonidos (ej., Wever, 1978; Manley, 2004b; Nummela y Thewissen, 2008). La papila basilar es el epitelio sensorial auditivo contenido en la lagena, abarca en gran medida la longitud de esta, extendiéndose desde la fenestra oval hasta el extremo más distal, y cuyo desarrollo relativo longitudinal está relacionado con la capacidad auditiva de los vertebrados (ej., Wever, 1978; Clack, 1997; Gleich et al., 2004, 2005; Manley, 2012). De aquí que la longitud relativa de la papila basilar, y por lo tanto de la lagena,

puede ser considerada como una aproximación bastante precisa para inferir la capacidad auditiva en vertebrados extintos (ej., Baird, 1970; Gleich y Manley, 2000; Manley, 2000; Gleich et al., 2004; Witmer et al., 2008). La aproximación para inferir la capacidad auditiva considerando el desarrollo relativo de la lagena fue estudiada en algunos arcosaurios extintos y actuales (ej., Gleich y Manley, 2000; Gleich et al., 2004, 2005; Manley, 2012; Walsh et al., 2009, 2013).

La longitud de la lagena también es utilizada para determinar el rango de sonidos detectable por el animal, es decir su frecuencia auditiva (ej., Manley, 1970, 1971; Gleich et al., 2005). La frecuencia auditiva expresa el tipo de sonidos detectados, las frecuencias altas están relacionadas con sonidos agudos mientras que las frecuencias bajas están relacionadas con sonidos graves (ej., Kardong, 2007). Entre los saurópsidos en general, los arcosaurios vivos (aves y cocodrilos) son los más sensibles a frecuencias relativamente altas (hasta 10 kHz o más) (ej., Dooling et al., 2000; Gleich y Manley, 2000; Manley, 1971, 2000). Por su parte, los cocodrilos vivos de hábitos semi-acuáticos presentan un rango de frecuencia auditiva entre [0.1 – 3.0 kHz], similar a algunas aves y mamíferos (ej., Manley, 1970; Grigg y Krishna, 2015). Por otro lado, dentro en un mismo grupo taxonómico, las especies de menor tamaño corporal son más sensibles a frecuencias altas, y por lo tanto presentan una mayor capacidad auditiva (ej., Dooling, et al., 2000; Gleich et al., 2005; Manley, 2012).

Teniendo en cuenta que la longitud de la lagena refleja en gran medida la longitud de la papila basilar, que el desarrollo de éste epitelio sensorial puede ser usado como un estimador de la capacidad auditiva, y el Principio de Masa Adecuada (Jerison, 1973), en esta Tesis Doctoral se consideró la longitud de la lagena (LLAG) de los diferentes moldes endocraneanos del oído interno generados digitalmente, como un estimador de la longitud de la papila basilar para inferir la agudeza auditiva de los *Notosuchia* analizados, como

fuera estudiado en otros grupos de arcosaurios como los Crocodylia vivientes (ej., Gleich y Manley, 2000; Gleich et al., 2004; Vergne et al., 2009; Walsh et al., 2009).

La longitud de la lagena (LLAG) de los cocodriliformes analizados fue escalada con la longitud del basicráneo (LBC), para luego transformarla aplicando logaritmo siguiendo el criterio de Walsh et al. (2009) (Tabla 5.5a). Los resultados del análisis muestran que los Notosuchia presentan unos valores de LLAG transformada entre [-0.88 y -1.16], inferiores a los valores registrados para los Crocodylia [-0.65 y -0.79], con un valor superior [-0.18] para el espécimen juvenil de *Alligator mississippiensis* (OUVC 10606); en el estudio de Walsh et al. (2009) los valores para los Crocodylia un intervalo de [-0.62 a -1.0], similar a los obtenidos en esta Tesis Doctoral. Para una mejor interpretación de estos datos, se graficó el logaritmo de la longitud de la lagena en función del logaritmo de la masa corporal (MAS) (Fig. 5.7). La gráfica resultante muestra una correlación positiva entre LLAG y MAS, como fue sugerido por otros autores (ej., Gleich et al., 2005), es decir, a mayor masa corporal mayor la longitud de la lagena, con un polígono de valores para Notosuchia inferior al polígono de valores de Crocodylia. Entre los Notosuchia de tamaño corporal pequeño a mediano como *Notosuchus* y *Araripesuchus*, la gráfica también muestra que el desarrollo relativo de la lagena [ $\log \text{LLAG} = 0.27 - 0.62$ ], en general, es similar a lo esperado para cocodrilos vivientes juveniles [ $\log \text{LLAG} = 0.58$ ] (Tabla 5.5a; Fig. 5.7). Por su parte, los Peirosauridae, que son notosúquios de tamaño corporal mediano a grande, presentan un desarrollo relativo de la lagena próximo a lo registrado para los cocodrilos vivientes de hábitos semi-acuáticos; *Gasparinisuchus* [ $\log \text{LLAG} = 0.82$ ], Crocodylia [ $\log \text{LLAG} = 0.86 - 1.11$ ].

Se consideró la longitud de la lagena para determinar la frecuencia auditiva de los Notosuchia analizados, a partir de la ecuación de Gleich et al. (2005). De esta manera, en este estudio, el rango de frecuencia auditiva calculado para Crocodylia es entre [0.22 -

0.90 kHz], dentro del rango registrado por Gleich et al. (2005). Por su parte, los Notosuchia tienen un rango de frecuencia auditiva entre [1.10 – 3.60 kHz], superior a lo registrado en este estudio para los cocodrilos vivientes de hábitos semi-acuáticos (Tabla 5.5b). Los notosúquios de tamaño corporal pequeño a mediano, como *Notosuchus* y *Araripesuchus*, registran las frecuencias auditivas más altas [2.02 – 3.60 kHz], similar a lo registrado para el espécimen juvenil de la especie viviente *Alligator mississippiensis* (OUVC 10606) [2.19 kHz]. Los Peirosauridae, notosúquios de tamaño corporal mediano a grande, tienen una sensibilidad a frecuencias auditivas intermedias [1.10 – 1.28 kHz] y próximas a los valores inferiores registrados para Crocodylia. De esta manera, la frecuencia auditiva en los Crocodyliformes analizados está inversamente relacionada con el tamaño corporal y la longitud de la lagena. Es decir, a menor tamaño corporal menor longitud de la lagena y mayor sensibilidad a frecuencia auditiva altas, y por lo tanto a sonidos agudos, como fuera manifestado previamente por Gleich et al. (2005) para otros arcosaurios (Tabla 5.5b; Fig. 5.8).

Los resultados de estos análisis, considerando la longitud de la lagena como estimador de la agudeza y la frecuencia auditiva, demuestran que los notosúquios estudiados con una longitud lagenar y un tamaño corporal relativamente menor, tendrían una capacidad auditiva inferior a la presente en los Crocodylia vivientes de hábitos semi-acuáticos y con una longitud lagenar y un tamaño corporal relativamente mayor. Contrario a estos cocodrilos actuales, los notosúquios serían más sensibles a frecuencias auditivas altas, es decir, a sonidos agudos, mientras que los primeros son sensibles a frecuencias auditivas bajas y a sonidos graves. Estas capacidades neurosensoriales de audición de los Notosuchia, al menos los taxones de tamaños corporal relativamente menor, se asemejarían a la presente en los cocodrilos vivientes juveniles.

#### 5.2.4. Coeficiente de encefalización

La Encefalización puede interpretarse como una medida de la “inteligencia” de un vertebrado de acuerdo al tamaño relativo de su encéfalo, y que tiene implicancias evolutivas en la historia de los vertebrados: encéfalos más grandes pueden procesar más información y el animal es más inteligente, en capacidades neurosensoriales y de elaboración de respuestas a los estímulos (ej., Jerison, 1973, 1977; Franzosa, 2004). El Coeficiente de Encefalización (CE) es un índice sobre el desarrollo relativo del encéfalo de los vertebrados, que tiene en cuenta el tamaño del encéfalo y el tamaño corporal de los mismos, considerando que la masa encefálica y la masa corporal están correlacionadas (ej., Jerison, 1973; Platel, 1979; Hopson, 1980; Hurlburt et al., 2013). El CE es una herramienta útil en estudios sobre el tamaño relativo del encéfalo de vertebrados extintos, en comparación con vertebrados vivientes, y de los cambios en el tamaño relativo del encéfalo dentro de un linaje a través del tiempo (ej., Hurlburt, 1996). La información sobre el tamaño relativo del encéfalo de vertebrados extintos permite hacer inferencias sobre su encefalización, capacidades neurosensoriales, cognitivas, de procesamiento de la información, metabolismo, comportamiento, ecología y hábitat de los mismos, en comparación a vertebrados vivientes (ej., Hopson, 1977, 1980; Martin, 1981; Hurlburt, 1996; Franzosa, 2004).

El Coeficiente de Encefalización Reptiliano (CER) compara el tamaño relativo del encéfalo de reptiles extintos y vivientes, como una modificación del método originalmente conceptualizado por Jerison (1973), para estimar capacidades neurosensoriales de los mismos (Hurlburt, 1996; Hurlburt et al., 2013). Entonces, el CER para los Crocodyliformes analizados se calculó según la siguiente ecuación que tiene en cuenta la masa encefálica y la masa corporal de estos reptiles:

$$\text{CER} = \text{MEN} / [0.0155 \times (\text{MAS}^{0.55})]$$

MEN: masa encefálica (g)

MAS: masa corporal (g)

Para el cálculo de la MAS de los diferentes taxones involucrados, se usó la ecuación de Aureliano et al. (2015), como se mencionó anteriormente (ver Tabla 5.2). El volumen del molde endocraneano fue usado para determinar el volumen y la masa del encéfalo de los cocodriliformes analizados. El volumen de los moldes endocraneanos, generado digitalmente a partir de Tomografía Computada, fueron obtenidos usando las herramientas de medidas del programa digital *Materialise Mimics* (Tabla 3.3). La región medida del encéfalo corresponde desde la base del tracto olfatorio (anteriormente) hasta el nivel del nervio craneano hipogloso (XII) (posteriormente), como sugirieron autores previos (ej., Jerison, 1973; Hurlburt, 1996; Hurlburt et al., 2013). Para el caso de *Gasparinisuchus peirosauroides*, que presenta un molde endocraneano natural, se utilizó el método de Doble Integración Gráfica (*Graphic Double Integration*) propuesto por Jerison (1973) (*sensu* Hurlburt, 1996) (Tabla 5.6). Este valor de volumen encefálico de *Gasparinisuchus* fue chequeado con los volúmenes encefálicos obtenidos digitalmente para otros taxones emparentados.

El volumen y la masa del encéfalo de los taxones analizados fue calculado usando los datos de un estudio sobre la variación en una serie ontogenética de cocodrilos actuales, basada en la proporción del encéfalo dentro del molde endocraneano (Jirak y Janacek, 2017). El volumen del molde endocraneano de cada taxón fue reducido al volumen aproximado del encéfalo usando el valor de la diferencia entre el volumen del molde endocraneano y el volumen del encéfalo (EV-BV), y que corresponde al volumen intersticial (*sensu* Jirak y Janacek, 2017). La estimación de los valores del volumen intersticial para los especímenes fósiles se realizó comparando los distintos tamaños corporales de los notosúquios bajo estudio con los tamaños corporales de los cocodrilos

actuales de dicha serie ontogenética (es decir, tamaño corporal similar del fósil con los especímenes actuales) y la similitud entre los volúmenes endocraneanos calculados en los distintos estadios ontogenéticos de los especímenes actuales con lo estimado para cada taxón de la muestra de estudio de esta Tesis Doctoral. Por ejemplo, *Notosuchus terrestris* (adulto) presenta un volumen de molde endocraneano de [6.373 cm<sup>3</sup>] en promedio, aproximado al valor del mismo volumen para un juvenil tardío de un cocodrilo actual [4.403 cm<sup>3</sup>], por lo cual el valor de EV-BV que se corresponde para *Notosuchus* es [1.84]. De esta manera se obtuvo el Volumen Encefálico (VEN) aproximado de cada uno de los taxones estudiados, y se lo convirtió en Masa Encefálica (MEN) asumiendo una densidad del tejido nervioso encefálico de [1g/ml] (ej., Hurlburt, 1996; Hurlburt y Waldorf, 2002; Hurlburt et al., 2013; Tabla 5.7).

Con estos valores de masa encefálica calculados, se calculó el Coeficiente de Encefalización Reptiliano (CER) para cada uno de los taxones de Notosuchia y Crocodylia analizados (Tabla 5.8). Se descarta incluir otros grupos de vertebrados con CER conocidos para evitar el efecto de la escala taxonómica, como fue sugerido por (Hurlburt, 1996). El CER para Notosuchia comprende valores entre [0.693 – 2.049], mientras que para los Crocodylia considerados comprende valores entre [0.710 – 0.854]. Cuando se considera por separado el primer intervalo, se observa que Peirosauridae (notosúquios de tamaño corporal mediano a grande) tiene un rango de CER entre [0.693 – 1.249], que incluye el rango de valores de CER para los cocodrilos de hábitos semiacuáticos vivientes (de tamaño corporal mediano a grande), mientras que los otros notosúquios pequeños a mediano, como *Notosuchus*, *Yacarerani* y *Araripesuchus*, presentan valores de CER más altos [1.045 – 2.049]. Por su parte, el espécimen juvenil de *A. patagonicus* (MUCPv-269) presenta el valor de CER más alto [2.049] entre los

Notosuchia analizados, comparable a lo registrado en el espécimen juvenil de *Crocodylia* viviente, *Alligator mississippiensis* (OUVC 10606).

Considerando la correlación entre tamaño encefálico relativo y tamaño corporal, se graficó el CER versus el logaritmo de la Longitud Corporal Total (LCT), siguiendo la metodología propuesta por Hurlburt et al. (2013). Esta gráfica muestra la correlación negativa entre los valores de CER y la longitud corporal, tanto para los taxones de *Notosuchia* como de *Crocodylia*, a mayor longitud corporal menor el CER (Fig. 5.9). Los especímenes juveniles, tanto en *Notosuchia* (*Araripesuchus patagonicus*, MUCPv-269) como en *Crocodylia* (*Alligator mississippiensis*, OUVC 10606), tienen los CER más altos; si se excluye el efecto de la ontogenia, hay poca diferencia entre el CER y el tamaño corporal entre los taxones considerados. También la gráfica muestra que los Peirosauridae presentan un CER comparable al de los *Crocodylia* actuales, mientras que los *Notosuchia* de longitud corporal relativamente más pequeña presentan un CER superior.

Cuando se considera la masa corporal (MAS) y la masa encefálica (MEN), aplicando logaritmo y graficando en sus correspondiente eje de coordenadas, la gráfica muestra una correlación positiva entre estas variables; a mayor masa corporal, mayor masa encefálica (Fig. 5.10). Esta gráfica también muestra que el polígono de *Notosuchia* presenta valores de masa encefálica por encima y por debajo de la recta de regresión, indicando que algunos taxones como *Notosuchus*, *Araripesuchus patagonicus* juvenil y Peirosauridae (como *Gasparinisuchus*) presentan una masa encefálica mayor a la esperada, y taxones como *A. patagonicus* subadulto, *A. buitreaensis* y *Yacararani*, y algunos Peirosauridae (como MPCA-PV-240) presentan una masa encefálica por debajo a la esperada. Por su parte, el polígono de *Crocodylia* se ubica mayormente por debajo de la recta de regresión, indicando valores de masa encefálica menor a la esperada en relación al tamaño corporal de esos taxones que presentan una mayor masa corporal.

También se hicieron cálculos de la MEN a partir del volumen del molde endocraneano (VME) de los taxones bajo estudio, considerando la relación entre esas medidas de 0.37 para adulto y 0.67 para juvenil a sub-adulto (solo para los casos de los especímenes juveniles de *Araripesuchus patagonicus*, MUCPv-269, y de *Alligator mississippiensis* OUV 10606); esta relación fue propuesta por Hurlburt y Waldorf (2002). Con estos datos también se calculó el CER, y se graficó el logaritmo de la MEN versus el logaritmo de la MAS (Tabla 5.9; Fig. 5.11). En este caso, los Notosuchia presenta valores de CER entre [0.444 – 1.578], y Crocodylia presenta valores entre [0.891 – 1.072], con poca diferencia entre sus rangos de valores. En este caso, la gráfica también muestra la correlación positiva entre MEN y MAS. Con fines comparativos, también se graficó el volumen del molde endocraneano (VME) y el volumen del molde endocraneano incluyendo los bulbos y tractos olfatorios (VOL), versus la MAS de los taxones estudiados (Tabla 5.10 y 5.11; Figs. 5.12 y 5.13). Estas gráficas también muestran una correlación positiva entre VEN o VOL y la masa corporal, con una relación de los datos entre los dos grupos taxonómicos en mayor o menor medida similar a la descrita previamente.

Los resultados de estos análisis, considerando las dimensiones del encéfalo (masa o volumen) con respecto a la masa corporal de los Crocodyliformes en cuestión, muestran que estas variables están correlacionadas como fue ya sugerido por autores previos (ej., Hurlburt et al., 2003). El Coeficiente de Encefalización Reptiliano (CER) de los Notosuchia es relativamente mayor comparado a los Crocodylia actuales. Los notosúquios, de hábitos terrestres, presentan un desarrollo relativo del encéfalo (encefalización) mayor con respecto a su tamaño corporal que es relativamente menor, comparable a cocodrilos juveniles, mientras que los cocodrilianos vivientes adultos tienen un tamaño corporal mayor y presentan una encefalización menor (Fig. 5.15). Este mayor

desarrollo relativo del encéfalo en los notosúquios estaría relacionado con una mayor capacidad de integración y procesamiento de la información neurosensorial, como así también su respuesta frente a los estímulos del ambiente, para estos Crocodyliformes de hábitos terrestres.

### 5.2.5. Volumen del Ganglio del Trigémino

El nervio craneano trigémino (V) es el más grande entre los nervios craneanos. Es el gran nervio sensorial del rostro y mandíbula, y el nervio motor de la musculatura aductora mandibular, que en algunos grupos es responsable de la masticación (ej., Schumacher, 1973; Schwab, 1979; Holliday y Witmer, 2007, 2009). El nervio craneano trigémino, asociado al arco mandibular, es llamado así en amniotas por estar formado por tres ramas principales: oftálmica (V<sub>1</sub>), maxilar (V<sub>2</sub>), y mandibular (V<sub>3</sub>) (Fig. 2.7). La rama oftálmica es sensorial e inerva la parte rostral-dorsal de la cabeza, y la rama maxilar es también sensorial e inerva la porción rostral y lateral de la maxila superior, y la rama mandibular es sensitiva y motora de la mandíbula inferior (ej., Starck, 1979; Kardong, 2007; Liem et al., 2001). Los cuerpos neuronales de las fibras sensoriales se alojan en ganglios (ganglio del trigémino). Se trata de neuronas bipolares cuyas fibras se ponen en contacto con el epitelio sensitivo (la fibra distal) y con el encéfalo (la fibra proximal). Las fibras proximales del nervio craneano trigémino ingresan al encéfalo y se ponen en contacto con los núcleos neuronales ubicados en la porción del encéfalo posterior; traen sensaciones entonces desde la piel, dientes, y otras áreas relacionadas a través de cada una de sus tres ramas (ej., Kardong, 2007).

Como en la mayoría de los vertebrados, el nervio craneano trigémino detecta información sensorial del rostro y mandíbula en los cocodrilos actuales (ej., Soares, 2002,

2007; Holliday y Witmer, 2007, 2009; Leitch y Catania, 2012; George y Holliday, 2013). Los cocodrilos actuales de hábitos semi-acuáticos presentan unos órganos sensoriales cutáneos especializados distribuidos sobre su rostro y mandíbulas, los domos receptores de presión (DRP), los cuales son mecanorreceptores altamente sensibles que reaccionan a cambios de presión asociados con el movimiento del agua mientras están parcialmente sumergidos; estos DRP están inervados por el nervio craneano trigémino (ej., Soares, 2002). Estudios previos sobre la distribución de los mecanorreceptores demostraron que la sensibilidad es directamente proporcional a la densidad de receptores, y que las regiones con mecanorreceptores requieren inervación adicional (ej., Soares, 2002; George y Holliday, 2013; y referencias). Particular y principalmente, los huesos del hocico y la mandíbula (premaxilar, maxilar, dentario) de estos cocodrilos están profusamente perforados por diminutos forámenes neurovasculares, correlatos óseos para las ramificaciones de las ramas del nervio craneano trigémino que inervan los DRP (ej., Soares, 2002, 2007; Leitch y Catania, 2012; observación personal).

En los cocodrilianos, el nervio craneano trigémino atraviesa la pared de la cavidad endocraneana a través del foramen del trigémino, delimitado por el lateroesfenoides (anteriormente) y el proótico (posteriormente), hacia la fosa del trigémino (ej., Iordansky, 1973). El ganglio del trigémino está contenido en la fosa, y rodeado por el lateroesfenoides y proótico (medialmente), y el cuadrado y el pterigoides/lateroesfenoides (lateralmente) (ej., Iordansky, 1973; Chiasson, 1962; George y Holliday, 2013). En los *Crocodylia* actuales esta fosa del trigémino es amplia y profunda, lo cual está relacionado con un ganglio del trigémino de un tamaño relativamente grande. Un ganglio del trigémino hipertrofiado se corresponde con un contenido de tejido nervioso sensorial mayor, con cantidad de fibras más abundantes inervando una mayor densidad de DRP, y por consiguiente con una mayor capacidad mecanoreceptora en los cocodrilos actuales

cuando están sumergidos bajo el agua; contrario a lo que ocurre con cocodrilos de hábitos más terrestres (fosa y ganglio del trigémino de tamaño relativamente menor, y una menor densidad de forámenes neurovasculares asociados con los DRP) (ej., Soares, 2007; George y Holliday, 2013). De esta manera, considerando el tamaño relativo de la fosa del trigémino se puede inferir el tamaño relativo del ganglio, y de esta manera el patrón del sistema de DRP y adaptación neurosensorial de taxones fósiles, como los estudiados en esta Tesis Doctoral.

Para estimar el tamaño relativo del ganglio del trigémino, en los diferentes taxones analizados, se usaron medidas volumétricas de este ganglio siguiendo la metodología de George y Holliday (2013). Teniendo en cuenta que en los cocodrilos, en general, la fosa del trigémino está rodeada en gran medida por huesos, esto facilita la realización de un molde de esta cavidad como una aproximación al desarrollo relativo del ganglio del trigémino (ej., Hopson, 1979; George y Holliday, 2013). A partir de los moldes endocraneanos generados digitalmente para los diferentes Crocodyliformes analizados en esta Tesis Doctoral, y usando las herramientas del programa *Materialise Mimics*, se calculó el volumen de la fosa del trigémino. Este volumen de la fosa del trigémino fue utilizado como un estimador del volumen, y por lo tanto del desarrollo relativo, del ganglio del trigémino de los taxones en cuestión.

El Volumen del Ganglio del Trigémino (VGTR) de los especímenes de *Notosuchia*, donde fue posible su cálculo, muestra valores entre [4.79 – 632.0 mm<sup>3</sup>], mientras que los *Crocodylia* comparados presentan valores relativamente superiores entre [453.4 – 1123.2 mm<sup>3</sup>] (Tabla 5.12). Entre los notosúquios analizados, los Peirosauridae presentan valores de VGTR superiores [193.7 – 632.0 mm<sup>3</sup>], siendo el espécimen MPCA-PV-240 el que tiene el valor más alto [632.0 mm<sup>3</sup>]. Este valor ubica al espécimen MPCA-PV-240 dentro del rango de valores de VGTR registrado para los cocodrilianos actuales.

Los notosúquios de pequeño a mediano tamaño corporal presentan valores inferiores de VGTR comparado a los Peirosauridae, y se reconocen tres rangos: *Araripesuchus patagonicus* [4.79 – 5.67 mm<sup>3</sup>], *Yacarerani boliviensis* [30.9 mm<sup>3</sup>], y *Notosuchus terrestris* [102.2 – 139.3 mm<sup>3</sup>]. También, estos datos muestran que el VGTR de *Araripesuchus* es comparable al VGTR de especímenes juveniles de cocodrilianos vivientes, como el espécimen de *Alligator mississippiensis* (OUVC 10606), que presenta un valor de [3.32 mm<sup>3</sup>]. Para una mejor interpretación de los datos, se graficó el logaritmo del VGTR versus el logaritmo de la Longitud Craneana Dorsal (LCD) (Fig. 5.14). La gráfica muestra que el VGTR está correlacionado positivamente con la longitud craneana, y de esta manera con el tamaño corporal; a mayor longitud craneana, mayor tamaño corporal y mayor volumen del ganglio del trigémino (ej., George y Holliday, 2013).

Como resultado del análisis del Volumen del Ganglio del Trigémino, los notosúquios de tamaño corporal pequeño a mediano, como *Notosuchus*, *Araripesuchus* y *Yacarerani*, presentan un desarrollo relativo menor del ganglio del trigémino, y por lo tanto un menor desarrollo del sistema de mecanoreceptores (DRP) en el rostro. Este menor desarrollo del sistema de DRP se pudo comprobar por la observación de una menor densidad de forámenes neurovasculares en el rostro de estos taxones. Este desarrollo y morfología del ganglio del trigémino es relativamente similar al presente en cocodrilianos actuales juveniles (ej., George y Holliday, 2013). Por su parte, los Peirosauridae, como *Lomasuchus*, notosúquios de tamaño corporal mediano a grande presentan un desarrollo relativo mayor del ganglio del trigémino, comparable a *Crocodylia* actuales de tamaño corporal similar (Fig. 5.2). Estos cocodrilos tienen un mayor desarrollo del sistema de DRP, y por lo tanto una mayor densidad de forámenes neurovasculares en el rostro, como se pudo comprobar en los peirosáuridos, en contraste con los notosúquios más pequeños.

Un menor desarrollo del sistema de DRP en los notosúquios de menor tamaño corporal sería una adaptación a hábitos más terrestres, mientras que los Peirosauridae presentan un sistema de DRP más densamente distribuido, similar al de los cocodrilos vivientes, como una adaptación a hábitos más acuáticos.

### **5.2.6. Otras características con implicancias paleoneurobiológicas en los Notosuchia**

En las secciones anteriores se analizaron y discutieron las capacidades sensoriales (olfativas, visuales, auditivas) de los Notosuchia estudiados, como así también su encefalización y sensibilidad rostral y mandibular. En esta sección se discuten otras características neurosensoriales de estos cocodrilos de hábitos terrestres inferidos. También, se integra la información obtenida (y de la literatura) y se discuten las principales implicancias a la paleobiología de los Notosuchia.

#### **5.2.6.1. Longitud del tracto olfatorio**

En general, en Crocodyliformes, un tracto olfatorio largo se relaciona con la longirostría y hábitos acuáticos, y es la condición común en Crocodylia vivientes de hábitos semi-acuáticos (ej., Colbert, 1946b; Langston, 1973; Hopson, 1979; Witmer et al., 2008; Bona y Paulina-Carabajal, 2017). Esta condición, de tracto olfatorio largo y relacionado con rostro relativamente largo, se observa en Peirosauridae (como *Lomasuchus*, *Gasparinisuchus* y *Rukwasuchus*), Baurusuchidae (como *Campinasuchus*, *Stratiosuchus*, *Wargosuchus*) y *Sebecus* (ej., Colbert, 1946b; Martinelli y Pais, 2008; Riff, y Kellner, 2011; Sertich y O'Connor, 2014; Barrios, 2015; Barrios et al., 2017; Fonseca et al., 2020). Sin embargo, en *Notosuchus* el rostro es corto y presenta un tracto olfatorio alargado, mientras que en uruguaysúquidos (como *Araripesuchus*) la condición

(de rostro y tracto olfatorio largo) es intermedia entre *Notosuchus* y Peirosauridae; de modo que serían otras las presiones que moldean, al menos, esta porción del neurocráneo.

En los vertebrados en general, y en reptiles en particular, la morfología del neurocráneo está influenciada por la morfología del encéfalo, y en el caso de las órbitas, influyen en esta porción del neurocráneo (ej., Iordansky, 1973; Starck, 1979; Kardong, 2007). En *Notosuchus*, *Yacarerani*, y *Araripesuchus*, que tienen un tamaño corporal pequeño (igual o menor a 10 kg) y hocico relativamente corto, las órbitas son relativamente grande, y estas serían las presiones responsables para un tracto olfatorio relativamente estrecho y alargado en esos notosúquios, donde la longirostría no es el caso. Esta condición de hocico corto, tracto olfatorio alargado, y órbitas grandes, sería compartida con otros notosúquios cercanamente emparentados, como *Uruguaysuchus*, *Pakasuchus*, *Caipirasuchus*, *Mariliasuchus*, y *Comahuesuchus*, como una adaptación a hábitos terrestres; una excepción lo constituye *Simosuchus*, que presenta un hocico extremadamente corto, órbitas relativamente grandes, pero un tracto olfatorio corto. Sin embargo, más estudios descriptivos-comparativos sobre esta porción del neurocráneo, son necesarios al respecto.

#### **5.2.6.2. Arteria orbital**

En los Crocodylia actuales, la arteria orbital es una ramificación de la arteria carótida cerebral, que irriga parte de la órbita, y que no tiene correlato óseo (ej., foramen) (ej., Seldmayr, 2002; Porter et al., 2016). En esos mesoeucocodrilianos derivados, esta arteria abandona la fosa pituitaria y entra al espacio orbital, generalmente junto con el nervio craneano oculomotor (III) y el nervio craneano abducens (VI), a través de una fisura entre el lateroesfenoides y el basiesfenoides (ej. Iordansky, 1973; Hopson, 1976;

Witmer et al., 2008; Porter et al., 2016). En otros Mesoeucrocodylia basales, como *Thalattosuchia* (ej., *Pelagosaurus*, *Steneosaurus*, *Cricosaurus*), se identifica una arteria orbital que se extiende por delante de la pituitaria (ej., Brusatte et al., 2016; Pierce et al., 2016; Herrera et al., 2018).

En esta Tesis Doctoral se identifica la arteria orbital por delante de la pituitaria, en el molde endocraneano de los notosúquios *Lomasuchus*, *Rukwasuchus*, MPCA-PV-240 y MPCA-PV-241. Es identificada como arteria orbital ya que su foramen en el neurocráneo se encuentra en el basiesfenoides, al igual que el foramen diminuto del nervio craneano abducens (VI), que tiene una posición lateral. Por su parte, el foramen del nervio craneano oculomotor (III) atraviesa el lateroesfenoides (ej., Iordansky, 1973). En Peirosauridae, esta arteria orbital probablemente estaba relacionada con la termorregulación, al irrigar la órbita, que está techada completamente por huesos palpebrales ornamentados (dorsalmente), considerando la función termorreguladora de la vascularización en la ornamentación de los cocodrilos actuales (ej., de Buffrenil et al., 2015; Porter et al., 2016; Clarac et al., 2017a, b; Clarac y Quilhac, 2019). La arteria orbital en los talatosúquios, probablemente estaba relacionada con la osmorregulación de la glándula de la sal (ej., Fernández y Gasparini, 2008). Más estudios son necesarios sobre las implicancias de la arteria orbital.

### **5.2.6.3. Glándula pituitaria**

Como fue mencionado anteriormente, la glándula pituitaria se presenta como una proyección póstero-ventral del piso del diencefalo o hipotálamo, posterior y ventral a los hemisferios cerebrales (y quiasma óptico) (ej., Kardong, 2007). La glándula pituitaria, a pesar de su pequeño tamaño, tiene grandes efectos en la biología de los vertebrados, al

producir hormonas que regulan su crecimiento y reproducción (ej., Beer, 1923; Kardong, 2007). En los Crocodylia actuales las hormonas de la pituitaria están relacionadas con la madurez sexual y la reproducción (ej., Girons, 1970; Gridd y Gans, 1993; Grigg y Krishner, 2015). La fosa pituitaria está ubicada en la superficie póstero-ventral de la línea media de la región de los hemisferios cerebrales, y dirigida póstero-ventralmente, en el basiesfenoides del basicráneo. El relleno de esta fosa (en el molde endocraneano) estaría representando aproximadamente el tamaño máximo que la pituitaria habría alcanzado, reflejando de esta manera su morfología general (a pesar de contener también al seno cavernoso) (ej., Hopson, 1979; Witmer et al., 2008). El tamaño de la pituitaria es variable entre los diferentes vertebrados, incluso es variable dentro de un mismo grupo (ej., Beer, 1923; Kamilar y Tecot, 2015).

En los Notosuchia, el tamaño de la pituitaria es relativamente variable (Capítulo III; Fig. 5.1a). Los Peirosauridae (ej., *Lomasuchus*, *Rukwasuchus*, MPCA-PV-240) el tamaño pequeño de la pituitaria es similar al de Crocodylia actuales, en *Araripesuchus* y *Simosuchus* la pituitaria es de un tamaño relativamente mayor, mientras que en *Notosuchus* la pituitaria considerablemente grande (Figs. 5.1a). En arcosaurios extintos (ej. dinosaurios), un gran tamaño de la pituitaria fue relacionado con un tamaño corporal gigante (ej. Edinger, 1942); sin embargo, no es el caso de *Notosuchus* que es un cocodrilo de tamaño corporal pequeño (masa corporal igual o menor a 10 kg) (ej., Pol, 2005; Barrios et al., 2018). En los mamíferos, una pituitaria de tamaño grande fue correlacionada positivamente con una alta tasa de crecimiento fetal y postnatal (ej., Kamilar y Tecot, 2015). Considerando esto, y el Principio de Masa Adecuada, el gran tamaño de la pituitaria en *Notosuchus* estaría relacionada con una alta tasa de reproducción y de crecimiento, y esto explicaría lo frecuente de sus fósiles en niveles de la Formación Bajo de la Carpa de las provincias de Neuquén y de Río Negro (ej., Pol y Gasparini, 2007;

Fiorelli y Calvo, 2008; Barrios et al., 2018). Más estudios son necesarios sobre las implicancias del tamaño de la pituitaria y sus mecanismos de regulación.

#### 5.2.6.4. *Flóculo cerebelar*

El flóculo del cerebelo es una estructura relacionada con el control del reflejo vestibulo-ocular y el reflejo vestibulo-cólico (los cuales integran los movimientos del cuello, los ojos y los órganos del equilibrio), que tiene implicancias en la estabilización visual y la estabilización de la cabeza en el espacio, respectivamente, y por lo tanto en el comportamiento animal; un mayor tamaño del flóculo del cerebelo se relaciona con un mayor procesamiento del reflejo vestibulo-ocular y del reflejo vestibulo-cólico (ej., Ito, 1998; Witmer et al., 2003; Ferreira-Cardoso et al., 2017; Walsh y Knoll, 2018). En los arcosaurios, el flóculo del cerebelo tiene un desarrollo variable entre los diferentes grupos, siendo más desarrollado, generalmente, en aquellos con locomoción bípeda como así también en aquellos con movimientos complejos en el espacio (ej., Franzosa, 2004; Witmer, et al., 2008; Walsh et al., 2013; von Backzo et al., 2015; Trotteyn et al., 2015).

En Crocodyliformes, el flóculo del cerebelo es muy reducido o ausente, y fue identificado en algunos Notosuchia (como *Simosuchus*, *Araripesuchus*, *Notosuchus*, *Lomasuchus*, *Rukwasuchus*) (ej., Larsell, 1932; Franzosa, 2004; Kley et al., 2010; Sertich y O'Connor, 2014; Capítulo III; Fig. 5.2). Sin embargo, en el peirosáurido *Lomasuchus* y el uruguaysúquido *Araripesuchus patagonicus*, el flóculo cerebelar es relativamente más grande que en los otros notosúquios. De esta manera, considerando el gran tamaño del flóculo del cerebelo en estos notosúquios, el comportamiento y los movimientos basado en la visión tendrían un rol importante en los hábitos como predadores activos en esos taxones, como una adaptación a la terrestrialidad; una adaptación similar fue inferida

para otros arcosaurios como dinosaurios terópodos y aves actuales (ej., Franzosa, 2004; Walsh et al., 2013; Ferreira-Cardoso et al., 2017).

#### 5.2.6.5. *Canal semicircular anterior*

Los canales semicirculares (anterior, posterior y lateral) del oído interno son las estructuras relacionadas con los movimientos de rotación y orientación de la cabeza, importantes para la estabilización visual y el equilibrio durante la locomoción de los vertebrados; la sensibilidad de los canales semicirculares depende de su forma y tamaño (ej., Witmer et al., 2003; Kardong, 2007; Georgi, 2008; Marugán-Lobón et al., 2013). En los arcosaurios, al igual que en otros vertebrados, los canales semicirculares muestran una gran variabilidad en su forma y tamaño en los diferentes grupos de tetrápodos, son más grandes en aquellos con postura bípeda y comportamientos relacionados con la agilidad; generalmente, el canal semicircular anterior es el de mayor altura y se relaciona con un flóculo del cerebelo desarrollado (ej., Sipla, 2007; Georgi, 2008; Witmer et al., 2008; Cox y Jeffery, 2010; Georgi et al., 2013).

En los Crocodyliformes en general, la morfología de los canales semicirculares es similar en un patrón simple, a grandes rasgos, al de otros reptiles cuadrúpedos extintos y actuales (ej., Wever, 1978; Kardong, 2007; Neenan et al., 2017). No obstante, entre los Notosuchia se reconoce un canal semicircular anterior de mayor altura en los peirosáuridos *Gasparinisuchus* y MPCA-PV-240, como así también en el notosúquio basal *Simosuchus*; incluso mayor al canal semicircular anterior de cualquier otro Crocodyliformes analizado (ej., Kley et al., 2010; Fig. 5.3). El canal semicircular anterior de mayor altura en los peirosáuridos tendría implicancias en un comportamiento con movimientos ágiles, con postura bípeda parcial (en la alimentación por ejemplo, al pararse

sobre su presa para desgarrarla), lo cual es importante para sus hábitos de predadores activos; las extremidades relativamente alargadas y erectas (ej., Tavares et al., 2017), favorecería ésta postura bípeda parcial. En el caso de *Simosuchus*, considerando su dieta herbívora (ej., Buckley et al., 2000), la agilidad inferida estaría relacionada con un comportamiento de escape de sus potenciales predadores y probablemente para alimentarse de plantas de determinada altura. Sin embargo, más estudios son necesarios sobre la morfología del oído interno de los Notosuchia y sus implicancias adaptativas.

### 5.3. SÍNTESIS

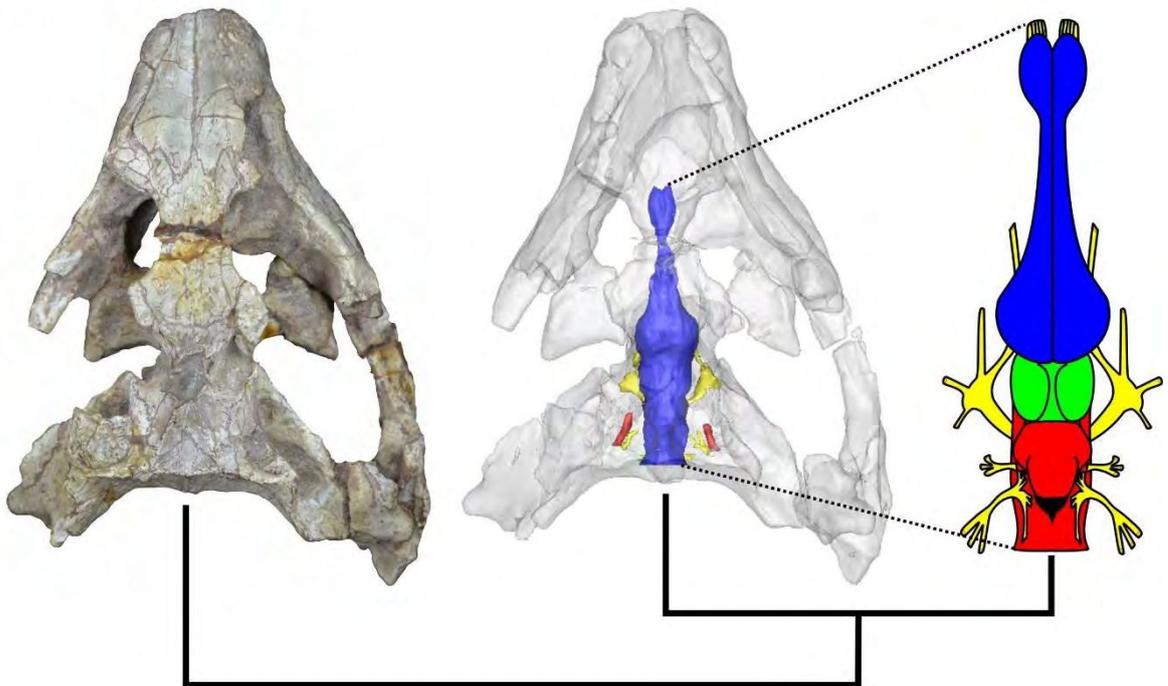
Entre los diferentes grupos de Notosuchia, para los cuales es conocido el molde endocraneano, éste presenta algunas diferencias. Sin embargo, en todos los notosúquios los dos bulbos olfatorios están diferenciados, la región del encéfalo medio es de longitud relativamente mayor, y los ángulos entre encéfalo anterior, medio y posterior son poco marcados. Algunos taxones de tamaño corporal pequeño (ej., *Araripesuchus*) presentan hemisferios cerebrales y lóbulos ópticos desarrollados lateralmente, y otros taxones de tamaño corporal similar presentan una pituitaria relativamente grande (ej., *Notosuchus*). Mientras que algunos taxones de tamaño corporal mediano (ej., *Lomasuchus*) presentan unos flóculos del cerebelo relativamente prominentes, y un canal semicircular anterior de mayor altura.

En cuanto a las capacidades sensoriales calculadas, los Notosuchia, en general, y en comparación con los Crocodylia actuales, presentan una mayor agudeza olfativa, una mayor agudeza visual, una menor agudeza auditiva pero una mayor sensibilidad a frecuencias auditivas altas (es decir a sonidos agudos), un mayor coeficiente de encefalización (es decir una mayor masa encefálica en relación a la masa corporal), y un menor volumen del ganglio del trigémino (por lo tanto un menor desarrollo de la sensibilidad anterior y látero-ventral de la cabeza – rostro y mandíbulas – a estímulos ambientales). Estas capacidades sensoriales de los Notosuchia estarían relacionadas a hábitos más terrestres, principalmente en aquellos taxones de tamaño corporal pequeño a mediano (masa corporal igual o menor a 10 kg). Por su parte, los Peirosauridae, que son notosúquios de tamaño corporal mayor (masa corporal mayor a 10 kg), presentan capacidades sensoriales comparables a los Crocodylia actuales, es decir, a hábitos semi-acuáticos, aunque las adaptaciones craneanas y post-craneanas no reflejen esto.

Una mayor capacidad olfativa, mayor capacidad y estabilización visual, mayor sensibilidad a sonidos agudos, mayor encefalización, mayor agilidad, y un tamaño corporal relativamente menor, entre los vertebrados podrían interpretarse como características neurosensoriales vinculadas a hábitos más nocturnos que diurnos (ej., Mace et al., 1981; Healy y Guilford, 1990; Dooling et al., 2000; Garamszegi et al., 2002; Gleich et al., 2005; Longrich, 2010; Schmitz y Motani, 2011; Hall et al., 2012; Torres y Clarke, 2018). Entre los Notosuchia, los taxones que presentan un tamaño corporal relativamente pequeño, como *Notosuchus*, *Araripesuchus* y *Yacarerani*, son los que tienen una mayor capacidad olfativa, visual, sensibilidad a un rango más amplio de frecuencias auditivas, y mayor encefalización. En esta Tesis Doctoral, para los Notosuchia de tamaño corporal relativamente pequeño, al menos para *Notosuchus*, *Araripesuchus*, *Yacarerani*, y probablemente *Comahuesuchus*, se infiere hábitos más nocturnos que diurnos (ver Capítulo VI).

# CAPÍTULO VI:

## DISCUSIÓN Y SÍNTESIS



En este Capítulo se hace una breve discusión y síntesis de los principales resultados de los desarrollado en los Capítulos III, IV y V de esta Tesis Doctoral, en el marco de las hipótesis planteadas y en relación a los objetivos propuestos vinculados a la anatomía neurocraneana, la paleoneurología, y las relaciones filogenéticas de los Notosuchia del Cretácico de la Cuenca Neuquina. De esta manera, en primer lugar se presenta una caracterización del neurocráneo de los notosúquios y se discutirá la variación morfológica observada (H1, Objs. 1 y 2). Luego se presenta una caracterización del molde endocraneano de los grupos estudiados y se discuten las implicancias paleoneurobiológicas de esta morfología, en el marco de las H2 y H4 (Objs. 3, 4 y 6), y de acuerdo a la hipótesis filogenética obtenida en el análisis filogenético realizado en el presente trabajo de Tesis Doctoral. Finalmente se discute sobre la implicancia que tiene en la filogenia del grupo la nueva información morfológica obtenida, y se presenta una caracterización del neurocráneo de cada uno de los Notosuchia del Cretácico de la Cuenca Neuquina (H3 y H4; Objs. 5 y 6).

### 6.1. CARACTERIZACIÓN DEL NEUROCRÁNEO DE LOS NOTOSUCHIA

Esta caracterización, resultado del análisis descriptivo y comparativo de esta Tesis Doctoral (Capítulo III), está basada principalmente en los taxones del Cretácico de Argentina: *Notosuchus*, *Araripesuchus*, *Comahuesuchus*, *Lomasuchus*, *Gasparinisuchus*, *Wargosuchus* y el espécimen de Peirosauridae MPCA-PV-240. También se consideraron otros taxones cercanamente relacionados a estos: *Simosuchus*, *Uruguaysuchus*, *Mariliasuchus*, *Yacarerani*, *Caipirasuchus*, *Mahajangasuchus*, *Uberabasuchus*, *Montealtosuchus*, *Baurusuchus*, *Stratitotosuchus*, *Pissarrachamps* y *Sebecus*.

En un contexto filogenético, el neurocráneo de los Notosuchia puede ser caracterizado por una combinación de características que se resume en las Figuras 6.1a, b y c. Estas características son:

- ✓ Presencia de huesos palpebrales (anterior y posterior) cubriendo dorsalmente de manera total o parcial la órbita.
- ✓ Superficie dorsal del frontal con una cresta sagital de desarrollo variable.
- ✓ Superficie ventral del frontal con depresión marcadamente cóncava, delimitada por una cresta y dividida anteriormente, para los bulbos olfatorios.
- ✓ Presencia de un proceso anterior del postorbital para el hueso palpebral posterior, bien desarrollado ántero-lateralmente.
- ✓ Contacto amplio entre proceso del postorbital y proceso del cuadradoyugal.
- ✓ Fenestra supratemporal relativamente amplia, ántero-posteriormente o látero-medialmente, y con presencia de fosa supratemporal.
- ✓ Ausencia de sutura parieto-postorbital en la tabla craneana, pero contenida en la fosa supratemporal.
- ✓ Presencia de un proceso póstero-lateral del escamoso alargado ántero-posteriormente.

- ✓ Receso ótico alargado ántero-posteriormente, pudiendo estar abierto o cerrado posteriormente, y que está relacionado con la presencia del proceso anterior del postorbital y con el proceso póstero-lateral del escamoso.
- ✓ Exposición amplia transversalmente del complejo supraoccipital-epióticos en la tabla occipital.
- ✓ Cresta horizontal que divide la tabla occipital en una superficie dorsal dirigida póstero-dorsalmente y una superficie ventral dirigida póstero-ventralmente.
- ✓ Proceso paraoccipital con extremo lateral dorso-ventralmente alto.
- ✓ Foramen metótico y foramen carotideo posterior muy próximos entre sí, de posición dorsal a la rama ventral del complejo exoccipital-opistótico, y contenidos en un receso o fosa.
- ✓ Forámenes para las ramas del nervio craneano hipogloso (XII<sub>1</sub> y XII<sub>2</sub>) en disposición dorso-ventral.
- ✓ Fosa del trigémino relativamente pequeña.
- ✓ Rama articular del cuadrado dorso-ventralmente corta y dirigida ventralmente.
- ✓ Presencia de una cresta en la superficie posterior de la rama articular del cuadrado, dispuesta dorso-ventralmente y de desarrollo variable.

### **6.1.1. Variación morfológica del neurocráneo en Notosuchia: Morfotipos**

En la variación observada en esta Tesis Doctoral, se reconocen al menos tres morfotipos de neurocráneos entre los Notosuchia del Cretácico de Argentina. Estos morfotipos neurocraneanos son:

#### **6.1.1.1. Morfotipo I: *Notosuchoides* o afín a *Notosuchus***

- ✓ Ornamentación consistente en surcos y crestas vermiformes.
- ✓ Dos huesos palpebrales que cubren dorsalmente la órbita de modo parcial.
- ✓ Superficie dorsal del frontal con cresta sagital bien desarrollada.
- ✓ *Crista cranii frontalis* poco desarrollada.
- ✓ Canal olfatorio cóncavo en su mitad anterior y levemente convexo en su mitad posterior.
- ✓ Tabla craneana generalmente más ancha que el hocico.
- ✓ Espacio interfenestral estrecho, con desarrollo de cresta o barra sagital.
- ✓ Fenestras supratemporales generalmente alargadas ántero-posteriormente.
- ✓ Con surcos vasculares anterior y posterior a la fenestra supratemporal.
- ✓ Superficie dorsal del proceso póstero-lateral del escamoso con cresta longitudinal y lisa.
- ✓ Complejo supraoccipital-epióticos con exposición en la tabla craneana.
- ✓ Fenestra post-temporal obliterada y a nivel de la tabla craneana.
- ✓ Foramen metótico y foramen carotideo posterior dentro de una fosa.
- ✓ Exposición ventral del basiesfenoides menor o igual al ancho del basioccipital.
- ✓ Surco para la rama supraorbitaria del nervio craneano trigémico ( $V_{so}$ ), sin puente caudal del lateroesfenoides.
- ✓ Fosa para el ganglio del trigémico, relativamente pequeña y de contorno bilobulado.
- ✓ Puente lateral del lateroesfenoides, ancho ántero-posteriormente.
- ✓ Basiesfenoides sin foramen para la arteria orbital.
- ✓ Forámenes de Eustaquio laterales muy próximos a la línea media.
- ✓ Cuadrado con cresta B robusta.

- ✓ Fosa periótica con dos o más fenestras del cuadrado numerosas, y con foramen sifoneal relativamente amplio.
- ✓ Sistema de senos faringotimpánicos bien desarrollados y amplios.

**6.1.1.2. Morfotipo II: Araripesuchoides o afín a Araripesuchus**

- ✓ Ornamentación consistente en pocitos separados por crestas irregulares.
- ✓ Dos huesos palpebrales que cubren dorsalmente la órbita de modo parcial.
- ✓ Superficie dorsal del frontal con cresta sagital poco desarrollada.
- ✓ *Crista cranii frontalis* poco desarrollada.
- ✓ Canal olfatorio cóncavo en toda su longitud.
- ✓ Tabla craneana con ancho similar al ancho del hocico.
- ✓ Espacio interfenestral relativamente ancho, sin desarrollo de cresta o barra entre las fenestras supratemporales.
- ✓ Fenestras supratemporales de contorno oval pero amplias látero-medialmente.
- ✓ Sin surcos vasculares anterior y posterior a la fenestra supratemporal.
- ✓ Superficie dorsal del proceso póstero-lateral del escamoso con ornamentación.
- ✓ Complejo supraoccipital-epióticos con exposición en la tabla craneana.
- ✓ Fenestra post-temporal obliterada y a nivel de la tabla craneana.
- ✓ Foramen metótico y foramen carotideo posterior muy próximos dentro de una depresión superficial.
- ✓ Exposición ventral del basiesfenoides transversalmente amplia, mayor al ancho del basioccipital.
- ✓ Foramen para la rama supraorbitaria del nervio craneano trigémino ( $V_{so}$ ), con puente caudal del lateroesfenoides.
- ✓ Fosa para el ganglio del trigémino, relativamente pequeña y de contorno oval.

- ✓ Puente lateral del lateroesfenoides, ancho ántero-posteriormente.
- ✓ Basiesfenoides sin foramen para la arteria orbital.
- ✓ Forámenes de Eustaquio laterales muy próximos a la línea media.
- ✓ Cuadrado con cresta B afilada.
- ✓ Fosa periótica con foramen sifoneal relativamente amplio y sin fenestras adicionales (excepto *A. buitreaensis*).

**6.1.1.3. Morfotipo III: Peirosauroides o afín a Lomasuchus**

- ✓ Ornamentación consistente en pocitos separados por crestas irregulares.
- ✓ Dos huesos palpebrales que cubren dorsalmente la órbita de manera completa.
- ✓ Superficie dorsal del frontal con cresta sagital poco desarrollada.
- ✓ *Crista cranii frontalis* bien desarrollada, alta dorso-ventralmente.
- ✓ Canal olfatorio cóncavo en toda su longitud.
- ✓ Elementos etmoidales osificados.
- ✓ Tabla craneana con ancho menor al ancho del hocico.
- ✓ Espacio interfenestral relativamente ancho, sin desarrollo de cresta o barra entre las fenestras.
- ✓ Fenestras supratemporales de contorno oval pero amplias látero-medialmente.
- ✓ Con surcos vasculares incipientes, anterior y posterior a la fenestra supratemporal.
- ✓ Superficie dorsal del proceso póstero-lateral del escamoso con ornamentación.
- ✓ Complejo supraoccipital-epióticos sin exposición en la tabla craneana.
- ✓ Fenestra post-temporal abren en un receso estrecho y por debajo del nivel de la tabla craneana.

- ✓ Foramen metótico y foramen carotideo posterior muy próximos dentro de una depresión superficial.
- ✓ Exposición ventral del basiesfenoides transversalmente amplia, mayor al ancho del basioccipital.
- ✓ Foramen para la rama supraorbitaria del nervio craneano trigémino ( $V_{so}$ ), con puente caudal del lateroesfenoides.
- ✓ Fosa para el ganglio del trigémino, relativamente mediana y de contorno oval.
- ✓ Puente lateral del lateroesfenoides, estrecho ántero-posteriormente.
- ✓ Basiesfenoides con foramen para la arteria orbital.
- ✓ Forámenes de Eustaquio laterales desplazados lateralmente de la línea media.
- ✓ Cuadrado con cresta B afilada.
- ✓ Fosa periótica con foramen sifoneal pequeño, y sin fenestras adicionales.

Estos morfotipos del neurocráneo de los *Notosuchia* del Cretácico de Argentina se resumen en la Tabla 6.1 y se muestran en la Figura 6.2. Por otro lado, cabe mencionar también que en la variación observada del neurocráneo de los notosúquios, es posible reconocer al menos dos morfotipos más. Un morfotipo afín a *Simosuchus* y *Mahajangasuchus*, y otro morfotipo afín a *Sebecus*, que presentan un mosaico de características (tipo de ornamentación, cresta sagital, tamaño de las fenestra supratemporales, proceso póstero-lateral del escamoso ornamentado dorsalmente, cresta B afilada, ancho de la tabla craneana, huesos palpebrales, etc.), que relacionan a ambos con los morfotipos I y III descritos en esta Tesis Doctoral.

### 6.1.2. Discusión de las principales características del neurocráneo de los *Notosuchia*

Características destacables que contribuyen a la caracterización morfológica del

neurocráneo de los *Notosuchia* son: morfología del hocico, morfología y amplitud de las fenestras supratemporales, cresta horizontal dividiendo la tabla occipital en dos superficies con diferente inclinación, orientación y/o ángulo del cóndilo occipital, desarrollo e inclinación de los procesos post-occipitales, presencia y desarrollo de la *crista tuberalis* y/o *pseudotuberalis*, amplitud y orientación de la superficie ventral del basiesfenoides, presencia y extensión de crestas basiesfenoidales presencia y desarrollo de las crestas del cuadrado, orientación de la rama articular del cuadrado, morfología y desarrollo de los cóndilos del cuadrado. Estas características tienen implicancias en el arreglo y/o disposición de la musculatura cervical y mandibular, y por lo tanto, en la postura de la cabeza, como así también en los hábitos y/o comportamientos de alimentación (ej., Iordansky, 1964; Langston, 1973; Busbey, 1995; Holliday y Witmer, 2007; Ösi, 2013; Pol et al., 2014). Para su entendimiento, son necesarios más estudios y enfoques multidisciplinarios, lo cual no forma parte de los objetivos de esta Tesis Doctoral.

A continuación se discuten las características más notables del neurocráneo de los *Notosuchia*, descritos en el Capítulo III, y que tienen principalmente implicancias sensoriales.

#### **6.1.2.1. Ornamentación dérmica**

La superficie de los huesos dérmicos del cráneo de los *Notosuchia* presentan dos tipos de ornamentación: una consistente en surcos y crestas vermiformes (como en *Notosuchus*, *Comahuesuchus*, *Pakasuchus*, Sphagesauridae, Baurusuchidae, Sebecidae, etc.), y otra consistente en pocitos y crestas irregulares (como en *Simosuchus*, Uruguaysuchidae y Peirosauridae) (ej., Colbert, 1946b; Carvalho et al., 2007; Larsson

y Sues, 2007; Sereno y Larsson, 2009; Montefeltro et al., 2011; Kellner et al., 2013; Pol et al., 2014; Sertich y O'Connor, 2014; de Buffrénil et al., 2015; Grigg y Kirshner, 2015; Barrios et al., 2018; Fig. 6.2). La ornamentación de los huesos dérmicos y osteodermos en Crocodylia vivientes está relacionada directamente con la vascularización del tegumento, esto es con la circulación sanguínea periférica que interviene en el intercambio de energía (calor) con el ambiente, y por lo tanto, tiene una implicancia directa en la termorregulación (ej., Seidel, 1979). La presencia de ornamentación y osteodermos ornamentados en arcosaurios ha sido vinculada con la ectotermia (ej., Grigg y Kirshner, 2015; Clarac et al., 2017b).

Los notosúquios avanzados, baurusúquidos y sebécidos, tienen una ornamentación escasa y superficial, como así también una reducción o ausencia de osteodermos (ej., Pol, 2005; Iori et al., 2015; Leardi et al., 2015; Godoy et al., 2016; Martinelli et al., 2018; Montefeltro, 2019). Estas características de la ornamentación y osteodermos en estos notosúquios podrían estar relacionadas con una menor vascularización periférica, una locomoción más activa, y probablemente con una endotermia, como una adaptación a hábitos terrestres (ej., Godoy et al., 2016; Legendre et al., 2016; Clarac et al., 2017a, b). Cabe destacar que una escasa o nula ornamentación está presente en juveniles neonatos de Crocodylia (ej., Iordansky, 1973; de Buffrénil et al., 2015), por lo cual se infiere que estas características en la ornamentación en notosúquios avanzados, baurusúquidos y sebécidos sería un caso de pedomorfismo (ej., Bhullar et al., 2012).

Para los notosúquios basales como *Simosuchus*, uruguaysúquidos y peirosáuridos, la ornamentación es profusa y presenta una desarrollada armadura de osteodermos (ej., Gasparini et al., 1991; Sereno y Larsson, 2009; Fiorelli, 2010; Hill, 2010; Kley et al., 2010; Filippi et al., 2013; Tavares et al., 2015). Esta ornamentación y

desarrollo de osteodermos es similar a lo presente en *Crocodylia* vivientes, en los cuales se relaciona con una mayor vascularización periférica y la ectotermia, y una locomoción vinculada a hábitos semi-acuáticos (ej., Grigg y Kirshner, 2015; Legendre et al., 2016; Clarac et al., 2017a, b). De esta manera, debido al tipo de ornamentación del desarrollo de los osteodermos en *Simosuchus*, uruguaysúquidos y peirosáuridos, se propone que estos taxones habrían presentado un metabolismo y hábitos de vida similares a los cocodrilos actuales (ectotermos y anfibios); contrario a la información de la anatomía post-craneana (ej., Leardi et al., 2015; Tavares et al., 2017).

Algunos notosúquios (como *Notosuchus*, *Caipirasuchus* y *Lomasuchus*), presentan unos surcos vasculares en la tabla craneana, anterior y posterior a la fenestra supratemporal, los cuales están relacionados con la arteria y la vena tèmpero-orbital (*sensu* Porter et al., 2016; Fig. 6.1b). Unos surcos vasculares similares están presentes en algunos neosúquios extintos de hábitos semi-acuáticos, para los cuales se ha inferido una función termorreguladora como así también de exhibición o comunicación intraespecífica (ej., Holliday y Gardner, 2012; Bona et al., 2013). Estos surcos vasculares contribuyen con la ornamentación craneana en *Notosuchus*, *Caipirasuchus* y *Lomasuchus*, y probablemente estaban relacionados con mecanismos de exhibición y/o comunicación intraespecífica, más que termorreguladora, como fuera sugerido para otros arcosaurios (ej., Padian y Horner, 2010).

#### **6.1.2.2. Huesos palpebrales**

Dos huesos palpebrales, uno anterior y otro posterior, fueron descritos en la mayoría de los Notosuchia. Estas osificaciones se conocen para notosúquios basales como *Simosuchus* y *Pakasuchus*, uruguaysúquidos como *Araripesuchus* y *Anatosuchus*,

peirosáuridos como *Lomasuchus*, *Uberabasuchus* y *Montealtosuchus*, notosúquios avanzados como *Notosuchus*, *Mariliasuchus*, *Armadillosuchus* y *Caipirasuchus*, baurusúquidos como *Wargosuchus*, *Baurusuchus*, *Campinasuchus*, *Stratiotosuchus*, *Aplestosuchus*, *Gondwanasuchus* y *Pissarrachampsia*, y el sebécido *Sebecus* (ej., Rusconi, 1933; Colbert, 1946b; Price, 1959; Gasparini et al., 1991; Carvalho et al., 2004; Zaher et al., 2006; Carvalho et al., 2007; Martinelli y Pais, 2008; O'Connor et al., 2010; Kley et al., 2010; Soto et al., 2011; Montefeltro et al., 2011; Marinho et al., 2013; Godoy et al., 2014; Pol et al., 2014; Barrios, et al., 2018). En otros notosúquios, como *Yacararani*, *Adamantinasuchus*, *Comahuesuchus*, *Mahajangasuchus*, *Hamadasuchus*, *Rukwasuchus*, y *Sahitisuchus*, no se han preservado huesos palpebrales, pero la faceta palpebral presente en prefrontal, lagrimal y el proceso anterior del postorbital, son indicativos de la presencia de esas osificaciones supraorbitarias (ej., Martinelli, 2003; Nobre y Carvalho, 2006; Turner y Buckley, 2008; Novas et al., 2009; Kellner et al., 2013; Sertich y O'Connor, 2014).

Entre los notosúquios se reconocen dos morfologías de huesos palpebrales. Sin embargo, en ambas morfologías, el palpebral anterior siempre es de mayor tamaño. En algunos taxones, ambos palpebrales forman el techo de la órbita de modo parcial, entre ambos palpebrales y el frontal hay una fenestra. En este caso, el palpebral anterior tiene forma de “L” o de “coma”, y es la morfología que se observa en uruguayosúquidos (como *Araripesuchus* y *Uruguaysuchus*), notosúquios avanzados (como *Notosuchus*, *Mariliasuchus*, *Caipirasuchus*) y baurusúquidos (como *Baurusuchus*, *Pissarrahcampsia*, *Gondwanasuchus*, *Aplestosuchus*, excepto *Stratiotosuchus*) (ej., Rusconi, 1933; Price, 1959; Ortega et al., 2000; Zaher et al., 2006; Riff y Kellner 2011; Soto et al., 2011; Marinho et al., 2013; Pol et al., 2014; Barrios et al., 2018). Por otro lado, otros notosúquios presentan palpebrales que cubren dorsalmente la órbita de

manera completa, donde el palpebral anterior y posterior están en contacto estrecho y no dejan espacio entre ellos y el frontal. Esta morfología está presente en peirosáuridos (como *Lomasuchus*, *Montealtosuchus*, *Uberabasuchus*), *Simosuchus*, el baurusúquido *Stratiotosuchus*, y *Sebecus* (ej., Colbert, 1946b; Gasparini et al., 1991; Carvalho et al., 2004, 2007; Kley et al., 2010; Riff y Kellner, 2011; Fig. 6.3).

Estas dos morfologías de los huesos palpebrales, cubriendo total o parcialmente el techo de la órbita, están presentes desde muy temprano en la historia evolutiva de los Crocodyliformes (ej., Nesbitt et al., 2013). Por su parte, los Neosuchia presentan una reducción de estos huesos palpebrales, presentado en la mayoría de los casos solo un palpebral anterior (excepto los cocodrilianos *Paleosuchus* y *Osteolaemus*), y carecen de proceso anterior del postorbital (ej., Iordansky, 1973; Nesbitt et al., 2013; Figs. 6.3E y F). La presencia de huesos palpebrales se ha relacionado principalmente con una función protectora al formar el techo de la órbita, y también con una función termorreguladora al incrementar la superficie de ornamentación (ej., Grigg y Kirshner, 2015; Clarac et al., 2017a).

### **6.1.2.3. Canal olfatorio y depresión para los bulbos olfatorios**

En la gran mayoría de los Notosuchia, la superficie ventral del frontal no es conocida o es poco conocida, esto es debido a que su preservación hace difícil su descripción o que simplemente dicha superficie no fue descrita. Esta superficie del frontal fue algo descrita en algunos notosúquios como *Araripesuchus*, *Wargosuchus*, *Simosuchus*, *Caipirasuchus*, *Hamadasuchu*, *Rukwasuchu*, *Mahajangasuchu*, y *Sebecus* (ej., Colbert, 1946b; Turner, 2006; Larsson y Sues, 2007; Martinelli y Pais, 2008; Turner y Buckley, 2008; Kley et al., 2010; Pol et al., 2014). Entre los Notosuchia de Argentina,

esta superficie fue descrita en *Wargosuchus australis* y más recientemente en *Notosuchus terrestris* (Martinelli y Pais, 2008; Barrios et al., 2018).

En los notosúquios basales, como *Araripesuchus*, *Notosuchus*, *Yacarerani*, *Caipirasuchus* y *Comahuesuchus*, la *crista cranii frontalis* es poco desarrollada, delimitando un canal olfatorio que es cóncavo superficialmente, diferente a lo que ocurre en otros notosúquios como Peirosauridae y Sebecidae donde esta *crista cranii* es bien desarrollada y delimita un canal olfatorio que es marcadamente cóncavo en toda su longitud; esto último también se observa en Crocodylia vivientes, donde el canal olfatorio sirve de paso para el tracto olfatorio (ej., Iordansky, 1973; Pol et al., 2014; Barrios et al., 2018; Fig. A3.8). En todos los Notosuchia, el canal olfatorio se expande anteriormente y presenta dos depresiones de contorno oval delimitadas por una cresta, y donde se apoyarían los bulbos olfatorios. Estas depresiones están separadas anteriormente por una cresta media. En otros mesoeucocodrilianos, como los Eusuchia (ej., Crocodylia), la superficie ventral anterior del frontal no presenta dos depresiones bien definidas para los bulbos olfatorios, y el canal olfatorio se pierde gradualmente hacia delante (ej., Barrios et al., 2018). Por otro lado, en *Notosuchus* y *Comahuesuchus*, se identificaron un par de surcos longitudinales, paralelos y mediales a la *crista cranii frontalis*, donde se apoyaría el cartílago *planum suprasedale* (*sensu* Alí et al., 2008). Unos surcos comparables fueron observados en *Gavialis*.

Estas depresiones bien marcadas en la superficie ventral del frontal de los notosúquios, estarían relacionadas con unos bulbos olfatorios de tamaño relativo mayor probablemente como una adaptación a hábitos terrestres, como fuera sugerido para *Sebecus* y *Wargosuchus* (ej., Colbert, 1946b; Martinelli y Pais, 2008). Unos bulbos olfatorios de tamaño relativo mayor están relacionados con una mayor capacidad olfativa (ej., Zelenitsky et al., 2009). Una mayor capacidad olfativa fue sugerida como

una adaptación de los notosúquios a hábitos más terrestres, contrastando con los cocodrilianos actuales de hábitos semi-acuáticos que tienen unos bulbos olfatorios de tamaño relativamente menor (ej., Gasparini, 1971; Bonaparte, 1991; Fiorelli y Calvo, 2008; Martinelli y Pais, 2008; Sereno y Larsson, 2009; Ösi, 2013; Capítulo V).

#### 6.1.2.4. *Elementos etmoidales osificados*

En los Crocodylia actuales, la región etmoidal carece de elementos etmoidales osificados, en su lugar presenta unos elementos cartilagosos (*planum suprasedale* y *septo interorbital*) (ej., Bellairs y Kamal, 1981; Klembara, 1991; Ali et al., 2008). Entre los Notosuchia analizados mediante el uso de Tomografía Computada, en esta Tesis Doctoral, en el peirosáurido *Lomasuchus palpebrosus* se pudo identificar y describir unos elementos etmoidales osificados en la región etmoidal, por delante de la región que ocuparían los bulbos olfatorios (Capítulo III; Fig. A3.11). Los elementos etmoidales identificados en *Lomasuchus* corresponden al mesetmoides (septo medio) y un par ectemoides (etmoides laterales) (*sensu* Gavrilov, 1959). Probablemente, esta condición de elementos etmoidales osificados en *Lomasuchus* sea compartida con los otros taxones cercanamente emparentados (Peirosauridae).

Entre los arcosaurios, la presencia de elementos etmoidales osificados es muy variable, estando presente tanto en grupos actuales como extintos (ej., Witmer, 1995; Ali et al., 2008; Paulina-Carabajal, 2015). Si bien las implicancias funcionales de los elementos etmoidales osificados en los arcosaurios no están del todo claras, se los relaciona con el desarrollo relativo de los bulbos olfatorios (ej., Ali et al., 2008). Los elementos etmoidales osificados están presentes principalmente en varios grupos de dinosaurios terópodos (incluidas las aves) y en el caso de los grupos no avianos, extintos

y carnívoros, se han inferido hábitos predadores activos (ej., Franzosa, 2004; Ali et al., 2008; Paulina-Carabajal, 2015). Estas inferencias coinciden con los hábitos y dieta inferidos para los peirosáuridos (ej., Fiorelli, 2010; Tavares et al., 2015 y 2017). También, en amniotas terrestres actuales (principalmente en aves y mamíferos), los elementos etmoidales osificados están relacionados con la endotermia (ej., Hillenius y Ruben, 2004), por lo cual su presencia en los peirosáuridos podría estar relacionada con esta estrategia de termorregulación. No obstante, más estudios sobre las implicancias funcionales de los elementos etmoidales osificados en arcosaurios, son necesarios.

#### **6.1.2.5. Fosa del trigémino y estructuras asociadas**

La morfología de la fosa para el ganglio del trigémino, y los pasajes para sus ramas supraorbitaria, oftálmica, maxilar y mandibular ( $V_{so}$ ,  $V_1$ ,  $V_2$ , y  $V_3$ ), es variable entre los Mesoeucrocodylia actuales y extintos (ej., Holliday Witmer, 2009; Fig. A3.5). Entre los Notosuchia, la morfología de la fosa del trigémino y las estructuras asociadas fueron descritas y/o figuradas para algunos taxones, como *Notosuchus*, *Mariliasuchus*, *Simosuchus*, *Araripesuchus*, *Montealtosuchus*, *Hamadasuchus* y *Rukwasuchus* (ej., Holliday y Witmer, 2009; Kley et al., 2010; Sertich y O'Connor, 2014; Barrios et al., 2018).

Algunas diferencias son reconocidas en esta porción de la pared lateral del neurocráneo en los Notosuchia. Algunos notosúquios, como *Notosuchus*, *Comahuesuchus*, *Mariliasuchus*, *Yacararani*, y *Araripesuchus*, presentan una fosa del trigémino relativamente pequeña, con un puente lateral del lateroesfenoides para la rama oftálmica ( $V_1$ ), relativamente ancho (ej., Sertich y O'Connor, 2014; Barrios et al., 2018). Otros notosúquios, como los peirosáuridos *Lomasuchus*, *Montealtosuchus*,

*Rukwasuchus*, *Hamadasuchus* y MPCA-PV-240, presentan un fosa del trigémino de tamaño relativamente mediano y con un puente lateral del lateroesfenoides estrecho (ej., Holliday y Witmer, 2009; Sertich y O'Connor, 2014; Barrios et al., 2018). Particularmente, *Notosuchus* presenta una fosa del trigémino de contorno bilobulado a diferencia de los otros notosúquios que tienen una fosa de contorno oval (ej., Barrios et al., 2018).

El puente caudal del lateroesfenoides, para la rama supraorbitaria ( $V_{so}$ ), está presente en notosúquios basales como *Araripesuchus*, peirosáuridos (ej., *Lomasuchus*, *Hamadasuchus*, *Rukwasuchus*); como también en neosúquios derivados (ej., *Crocodylia*) (ej., Holliday y Witmer, 2009; Sertich y O'Connor, 2014). Sin embargo, *Notosuchus*, *Mariliasuchus* y *Simosuchus* carecen de puente caudal del lateroesfenoides, pero presentan un surco para la rama supraorbitaria ( $V_{so}$ ) (ej., Kley et al., 2010; Barrios et al., 2018). Dentro de Mesoeucrocodylia, el puente caudal del lateroesfenoides tiene una presencia variable entre los diferentes grupos, y su ausencia es una característica derivada compartida entre los notosúquios avanzados y *Simosuchus*, aunque no es recuperada como un sinapomorfia (ej., Holliday y Witmer, 2009).

En algunos notosúquios, se ha descrito un epipterigoides formando la pared lateral de la rama oftálmica ( $V_1$ ), y por lo tanto la ausencia de un puente lateral del lateroesfenoides; éste es el caso de *Araripesuchus* y *Simosuchus* (ej., Holliday y Witmer, 2009; Kley et al., 2010; Fernández-Dumont et al., 2020). Sin embargo, en esta Tesis Doctoral se observó y considera que *Araripesuchus* presenta un puente lateral del lateroesfenoides relativamente ancho (similar a *Notosuchus*), que *Simosuchus* presenta un puente lateral del lateroesfenoides rudimentario, y que en ambos taxones hay ausencia de epipterigoides. No obstante, algunos Peirosauridae (como *Hamadasuchus* y MPCA-PV-240), tienen un puente lateral del lateroesfenoides y presentan una fosa para

el epipterigoides, el cual no se ha preservado o pudo haber permanecido cartilaginoso y rudimentario. La presencia del epipterigoides es variable en Crocodylomorpha, y en los Crocodylia actuales dicho elemento está ausente (ej., Holliday y Witmer, 2009).

El tamaño de la fosa del trigémino es indicativo del tamaño del ganglio del trigémino, y esto, un estimador de la sensibilidad del tegumento y encías de ambas quijadas inervados por las respectivas ramas maxilar y mandibular de dicho nervio ( $V_2$  y  $V_3$ ) (ej., Soares, 2002; George y Holliday, 2013); como se analizó en el Capítulo V. En los Crocodylia vivientes, el tamaño mayor de la fosa del trigémino está relacionado con una densidad mayor de forámenes en los huesos dérmicos del rostro y quijadas, y esto se relaciona con un aumento de la sensibilidad somática, en estrecha relación a hábitos semi-acuáticos (ej., Soares, 2002; Leitch y Catania, 2012; George y Holliday, 2013; Grigg y Kirshner, 2015). En contraste, en Notosuchia, la fosa del trigémino tiene un tamaño relativo menor, el rostro y mandíbulas tienen una menor densidad de forámenes neurovasculares, y esto se relaciona con una menor sensibilidad somática, vinculada a hábitos terrestres (ej., Soares, 2002; George y Holliday, 2013). Sin embargo, dentro de Notosuchia es posible reconocer dos tipos morfológicos para el tamaño de la fosa del trigémino y para la sensibilidad rostral y de las quijadas (Fig. 6.4).

Los notosúquios avanzados, como *Notosuchus*, *Mariliasuchus*, *Yacarerani* y *Comahuesuchus*, presentan una fosa del trigémino de tamaño pequeño, asociada con una menor densidad de forámenes neurovasculares en los huesos dérmicos correspondientes, y por lo tanto una menor sensibilidad somática en esa región de la cabeza. Esta condición se vincula a hábitos más terrestres, y es la condición que se infiere también para Baurusuchidae y Sebecidae que tienen un rostro con una menor densidad de forámenes neurovasculares (ej., Soares, 2002). Por su parte, los Peirosauridae presentan una fosa del trigémino de tamaño relativamente mayor al presente en los notosúquios avanzados

(y taxones relacionados), con una densidad relativamente mayor de forámenes neurovasculares rostrales, y por lo tanto una mayor sensibilidad rostral, comparable a la condición presente en los Crocodylia actuales de hábitos semi-acuáticos (ej., Soares, 2002; George y Holliday, 2013). De esta manera, esta morfología de la fosa del trigémino y densidad de forámenes neurovasculares en huesos dérmicos del rostro y las quijadas en Peirosauridae se considera como vinculada a hábitos semi-acuáticos. Estas diferencias en la densidad de forámenes neurovasculares en Notosuchia fueron mencionadas previamente, y relacionadas con la longitud rostral (menor densidad de forámenes en taxones brevirostros y mayor densidad en taxones con longirostría) (ej., Turner y Sertich, 2010; Fig. 6.1a).

#### **6.1.2.6. Foramen metótico y foramen carotideo posterior**

En algunos Notosuchia, el foramen carotideo posterior fue identificado con dificultad en la tabla occipital (ej., Zaher et al., 2006). Particularmente, en *Notosuchus* algunos autores identificaron erróneamente este foramen en el basiesfenoides, a nivel del foramen de Eustaquio lateral (ej., Gasparini, 1971; Bonaparte, 1991; Fiorelli y Calvo, 2008). En esta Tesis Doctoral (Capítulo III), como resultado de la preparación mecánica de la tabla occipital y observación comparativa, como así también con la ayuda de Tomografías Computadas, se pudo identificar en *Notosuchus* el foramen carotideo posterior, el cual abre junto con el foramen metótico dentro de una fosa, lateral al cóndilo occipital (ej., Barrios et al., 2018).

Esta característica, del foramen metótico junto con el foramen carotideo posterior dentro de una fosa, también fue identificada en otros notosúquios cercanamente relacionados con *Notosuchus*, como *Mariliasuchus*, *Yacarerani* y

*Caipirasuchus*, como así también en algunos baurusúquidos (ej., Pol et al., 2014; Barrios et al., 2018). En otros notosúquios, como *Simosuchus*, *Uruguaysuchidae*, *Peirosauridae* y *Mahajangasuchus*, estos forámenes están localizados muy próximos entre sí y dentro de una depresión superficial (ej., Turner, 2006; Turner and Buckley, 2008; Kley et al., 2010; Sertich and O'Connor, 2014; Pol et al., 2014). En el caso de *Neosuchia*, en general, estos forámenes están separados en la tabla occipital, con el foramen carotideo posterior de posición ventral (ej., Brochu, 1999; Pol y Gasparini, 2009; Fig. 6.1c).

De esta manera, en *Notosuchia* se reconocen dos tipos morfológicos en relación a la disposición de los forámenes metótico y carotideo posterior (Fig. A3.10). En notosúquios avanzados (*Notosuchus*, *Comahuesuchus*, *Yacarerani*) y baurusúquidos, el foramen metótico y foramen carotideo posterior abren juntos dentro de una fosa en común. En notosúquios basales, uruguaysúquidos (*Araripesuchus*) y peirosáuridos (*Lomasuchus*, *Gasparinisuchus*), el foramen metótico y foramen carotideo posterior están muy próximos y dentro de una depresión superficial, pero son visibles externamente.

#### **6.1.2.7. Fenestras del cuadrado**

Las fenestras (o forámenes) del cuadrado, dentro de la fosa periótica, tienen una presencia variable entre los *Crocodyliformes*. En algunos taxones de *Notosuchia*, además del foramen sifoneal, se han descrito fenestras del cuadrado adicionales (Fig. 6.5). En *Notosuchus* y *Morrinhosuchus*, se han descrito hasta siete fenestras del cuadrado en una fosa periótica alargada (ej., Bonaparte, 1991; Barrios et al., 2018; Iori et al., 2018). En *Yacarerani* y *Mariliasuchus* se han contabilizado hasta cuatro fenestras del cuadrado, mientras que en *Comahuesuchus* y *Baurusuchidae* se contabilizaron hasta tres fenestras,

también dentro de una fosa periótica alargada (ej., Zaher et al., 2006; Carvalho et al., 2011; Montefeltro et al., 2011, 2016; Pol et al., 2014). En el resto de los notosúquios, como *Simosuchus*, *Araripesuchus* (excepto *A. buitreaensis* que tiene una fenestra adicional), *Uruguaysuchus*, Peirosauridae (como *Lomasuchus*, *Gasparinisuchus*, *Montealtosuchus*, *Hamadasuchus*, etc.) y *Sebecus*, al igual que en la mayoría de los Mesoeucrocodylia (incluyendo a los Crocodylia actuales), solo presentan una fenestra del cuadrado, que corresponde al foramen sifoneal (o foramen subtimpánico), por delante de la abertura ótica y dentro de una fosa periótica reducida (ej., Colbert, 1946b; Larsson y Sues, 2007; Kley et al., 2010; Montefeltro et al., 2011, 2016; Soto et al., 2011; obs. pers.).

En Crocodyliformes basal (como *Protosuchus*, *Hemiprotosuchus*, *Orthosuchus*, *Zosuchus*, *Fruitachampsia*) fueron descritas entre cuatro y cinco fenestras del cuadrado (ej., Nash, 1975; Hecht y Tarsitano, 1983; Pol y Norell, 2004; Clark, 2011). Por estas características neumáticas del cuadrado, algunos autores consideraron a los protosúquios y notosúquios como cercanamente emparentados (ej., Sill, 1968; Gasparini, 1971; Bonaparte, 1991). No obstante, más recientemente, otros autores consideran a las fenestras del cuadrado de protosúquios y algunos notosúquios como adquisiciones independientes en la historia evolutiva de los Crocodyliformes, y que esas fenestras son homólogas al foramen sifoneal subdividido (ej., Montefeltro et al., 2016).

En los Crocodylia actuales, el foramen sifoneal es la abertura externa del divertículo infundibular, y funciona como un resonador acústico (al aislar y amplificar sonidos de frecuencias bajas); lo cual es importante en la localización de sonidos (ej., Dufeu, 2011; Dufeu y Witmer, 2015). Considerando esto, en *Notosuchus*, *Comahuesuchus* y otros notosúquios avanzados, como así también en Baurusuchidae y protosúquios, un foramen sifoneal subdividido en fenestras del cuadrado numerosas, estaría relacionado con un aumento de las capacidades de resonancia, del rango de

frecuencias auditivas, y de las capacidades de localización de sonidos, vinculado a hábitos terrestres (ej., Montefeltro et al., 2016; Capítulo V). Además, en los cocodrilos actuales, la fosa periótica refleja la extensión de la membrana timpánica (ej., Shute y Bellairs, 1955; Wever, 1978; Dufeu y Witmer, 2015; Montefeltro et al., 2016). Por lo tanto, en los notosúquios con fenestras del cuadrado numerosas, la fosa periótica y la membrana timpánica son más amplias, con implicancias en las capacidades auditivas (ej., Montefeltro et al., 2016).

Los juveniles de *Crocodylia* actuales tienen un foramen sifoneal amplio, dentro de una fosa periótica relativamente amplia, con una membrana timpánica también amplia, a diferencia de lo que ocurre en individuos adultos, que tienen un foramen sifoneal pequeño, con una fosa periótica y una membrana timpánica relativamente reducida (ej., Dufeu, 2011; Dufeu y Witmer, 2015; Montefeltro et al., 2016; obs. pers.). En *Araripesuchus* y *Uruguaysuchus*, el foramen sifoneal es similar en dimensiones al foramen observado en cocodrilianos juveniles. De esta manera, se infieren capacidades auditivas similares entre uruguaysúquidos y cocodrilianos juveniles, que tienen una mayor vocalización y eficacia en la localización de sonidos (ej., Vergne et al., 2009). Por otro lado, en un juvenil de *Caiman* se ha observado un foramen sifoneal subdividido en dos fenestras del cuadrado (obs. pers), lo cual reforzaría la hipótesis de las capacidades auditivas similares entre notosúquios de pequeño tamaño corporal (como *Notosuchus* y *Araripesuchus*) y cocodrilianos juveniles, como una adaptación a hábitos terrestres. No obstante, más estudios son necesarios sobre las fenestras del cuadrado y sus implicancias en las capacidades auditivas en *Notosuchia*.

#### **6.1.2.8. Neumaticidad**

Los arcosaurios, como los cocodrilos actuales, tienen una cavidad timpánica (cavidad del oído medio), derivada de la primer bolsa faríngea, membranosa, que invade y neumatiza los huesos del neurocráneo, formando un sistema de senos y divertículos faringotimpánicos que favorece la resonancia acústica (ej., Kardong, 2007; Witmer et al., 2008; Dufeu, 2011; Dufeu y Witmer, 2015). En la mayoría de los cocodriliformes, estos senos conectan el oído medio del lado derecho con el oído medio del lado izquierdo, lo cual tiene implicancias en las capacidades auditivas al permitir que el estímulo de un oído estimule el otro oído; esto es importante para la localización de sonidos (ej., Wever y Vernon, 1957; Wever, 1978; Dufeu, 2011; Bierman y Carr, 2015).

Los cocodriliformes basales (como *Protosuchus*, *Edentosuchus*, *Eopneumatosuchus*, *Shantungosuchus*), tienen un sistema de senos faringotimpánicos muy desarrollados, confiriendo al neurocráneo una neumaticidad mayor al de los cocodrilos actuales (ej., Crompton y Smith, 1980; Hecht y Tarsitano, 1983; Busbey y Cow, 1984; Clark, 1986; Wu et al., 1994). Una neumaticidad similar del neurocráneo fue descrita en *Notosuchus*, razón por la cual algunos investigadores consideraron a éste taxón cercanamente emparentado con los protosúquios (ej., Gasparini, 1981; Hecht y Tarsitano, 1983; Bonaparte, 1991; Barrios et al., 2018). Sin embargo, estas características de la neumaticidad del neurocráneo, entre esos taxones, probablemente sean debidas más a convergencia evolutiva que ancestría común.

Entre los *Notosuchia* analizados, *Notosuchus* es el que presenta una neumaticidad muy desarrollada, con unos divertículos que invaden el parietal, proótico, lateroesfenoides, complejo supraoccipital-epióticos, complejo exoccipital-opistótico, basioccipital, basiesfenoides, pterigoides y cuadrado, profusamente (Capítulo III). Además, en *Notosuchus*, el divertículo parietal, proótico y lateroesfenoides tienen un

desarrollo que se extiende anteriormente. La neumaticidad del neurocráneo en *Araripesuchus* es menor a la presente en *Notosuchus*, pero relativamente mayor a la observada en peirosáuridos (como *Lomasuchus* y *Gasparinisuchus*). El desarrollo del sistema de senos faringotimpánicos en estos últimos es similar a la neumaticidad presente en individuos adultos de *Crocodylia* actuales, en tener unos divertículos relativamente reducidos y restringidos posteriormente. En el caso de *Yacarerani*, la condición es similar a la observada en *Notosuchus*, mientras que en *Simosuchus* la neumaticidad es mayor a cualquier otro *Notosuchia* analizado, con unos divertículos divididos en numerosos subdivertículos y que recuerda la condición presente en aves (ej., Witmer et al., 2008; Kley et al., 2010; obs. pers.). En general, la neumaticidad del neurocráneo de los *Notosuchia* es comparativamente mayor a la observada en *Neosuchia* (ej., Dufeu y Witmer, 2007; Dufeu, 2011; Fonseca et al., 2020; Fig. 6.6).

En los cocodrilos actuales, la ontogenia del sistema de senos faringotimpánicos recapitula la filogenia (ej., Dufeu y Witmer, 2007, 2015). La neumaticidad del neurocráneo de *Notosuchus*, como así también de los protosúquios, recuerda a la presente en cocodrilos juveniles actuales (Fig. 6.6). En estos cocodrilos juveniles, el desarrollo relativo mayor del sistema de senos faringotimpánicos aumenta el volumen de la cavidad timpánica, lo cual aumenta sus capacidades auditivas en el sentido de la resonancia acústica, con una mayor eficacia a frecuencias auditivas bajas (ej., Saunders et al., 2000; Dufeu, 2011). Además, los juveniles de cocodrilos actuales son muy vocalizados, contrario a los que ocurre en adultos (ej., Vergne et al., 2009, 2011; Young et al., 2013). Esta diferencia en la vocalización entre cocodrilos adultos y juveniles, se correlaciona con la diferencia en el desarrollo de sus sistemas de senos faringotimpánicos; que es menos extensa en individuos adultos (ej., Dufeu, 2011). Considerando la extensa neumaticidad en *Notosuchus*, *Yacarerani*, *Simosuchus* y

*Araripesuchus*, como así también en protosúquios, se infiere una capacidad auditiva mayor para estos taxones, con una resonancia acústica relacionada con una mayor vocalización, comunicación social intraespecífica, y localización de sonidos, como una adaptación a hábitos terrestres.

Las aves y mamíferos son endotérmicos, y presentan de manera convergente divisiones de la cavidad timpánica a modo de divertículos neumáticos, y con capacidades auditivas comparables a pesar de tener orígenes filogenéticos distintos (ej., Manley, 2000; Witmer et al., 2008; Dufeu, 2011). También en relación a hábitos terrestres, la extensa neumaticidad en *Notosuchus*, *Yacarerani*, y *Simosuchus* principalmente, no se descarta que se vincule con algún grado de endotermia además de aligerar el cuerpo, como ocurre en arcosaurios avianos. A pesar que los cocodrilos actuales presentan hábitos semi-acuáticos, son ectotérmicos, y tienen una neumaticidad craneana relativamente menor que las aves y los notosúquios, tienen una sensibilidad auditiva similar a las aves y superior a cualquier otro saurópodo viviente (ej., Wever, 1978; Manley, 2000; Vergne et al., 2009; Dufeu, 2011). No obstante, más estudios al respecto son necesarios para un mejor entendimiento de las implicancias auditivas y fisiológicas de la neumaticidad craneana en Notosuchia (y en arcosaurios en general).

## 6.2. CARACTERIZACIÓN DEL MOLDE ENDOCRANEANO DE LOS NOTOSUCHIA

Las características más relevantes del molde endocraneano de los notosúquios, su variación morfológica cualitativa y cuantitativa, y sus implicancias en las capacidades sensoriales fueron discutidas en el Capítulo V. En esta sección se presenta una caracterización del molde endocraneano de los *Notosuchia*, basado principalmente en descripción y comparación de los taxones analizados (*Notosuchus*, *Araripesuchus*, *Comahuesuchus*, *Lomasuchus*, *Gasparinisuchus*, MPCA-PV-240 y *Wargosuchus*), tratados en los Capítulos III y V.

A modo de síntesis, el molde endocraneano de los *Notosuchia* se caracteriza por la siguiente combinación de características:

- ✓ Ángulo entre el encéfalo anterior y encéfalo medio, en promedio, mayor a  $160^\circ$
- ✓ Ángulo entre el encéfalo medio y encéfalo posterior, en promedio, menor a  $160^\circ$
- ✓ Bulbos olfatorios bien diferenciados y desarrollados
- ✓ Región del encéfalo medio relativamente alargado
- ✓ Región del encéfalo posterior con flóculo del cerebelo relativamente desarrollado

### 6.2.1. Morfotipos del molde endocraneano de los *Notosuchia*

Así como se identificaron tres morfotipos del neurocráneo, también se reconocen tres morfotipos del molde endocraneano entre los *Notosuchia* analizados (Fig. 6.7):

#### 6.2.1.1. Molde endocraneano tipo I: *Notosuchoides* o afín a *Notosuchus*

- ✓ Ángulo entre encéfalo anterior y medio mayor a  $150^\circ$
- ✓ Ángulo entre encéfalo medio y posterior mayor a  $150^\circ$

- ✓ Tracto olfatorio deprimido dorso-ventralmente y con marcada inclinación ventral
- ✓ Hemisferios cerebrales dorso-ventral y látero-medialmente reducidos
- ✓ Pituitaria relativamente grande
- ✓ Región del encéfalo medio con lóbulos ópticos sin desarrollo lateral marcado
- ✓ Región del encéfalo posterior con flóculos del cerebelo reducidos
- ✓ Seno venoso longitudinal dorsal y ventral con desarrollo reducido

**6.2.1.2. Molde endocraneano tipo II: Araripesuchooides o afín a *Araripesuchus***

- ✓ Ángulo entre encéfalo anterior y medio menor a 150°
- ✓ Ángulo entre encéfalo medio y posterior mayor a 160°
- ✓ Tracto olfatorio deprimido dorso-ventralmente y con leve inclinación ventral
- ✓ Hemisferios cerebrales látero-medialmente anchos y dorso-ventralmente variables
- ✓ Pituitaria relativamente pequeña
- ✓ Región del encéfalo medio con lóbulos ópticos con desarrollo lateral marcado
- ✓ Región del encéfalo posterior con flóculos del cerebelo reducidos
- ✓ Seno venoso longitudinal dorsal y ventral con desarrollo amplio

**6.2.1.3. Molde endocraneano tipo III: Peirosaurooides o afín a *Lomasuchus***

- ✓ Ángulo entre encéfalo anterior y medio menor a 150°
- ✓ Ángulo entre encéfalo medio y posterior mayor a 150°
- ✓ Tracto olfatorio alto dorso-ventralmente y subhorizontal
- ✓ Hemisferios cerebrales látero-medial y dorso-ventralmente anchos
- ✓ Pituitaria relativamente pequeña
- ✓ Región del encéfalo medio con lóbulos ópticos con desarrollo lateral reducido

- ✓ Región del encéfalo posterior con flóculos del cerebelo marcados
- ✓ Seno venoso longitudinal dorsal y ventral con desarrollo amplio

### 6.3. NOTOSÚQUIOS RELACIONADOS A HÁBITOS NOCTURNOS

En esta sección se presenta una breve discusión y síntesis integradora basada en las capacidades sensoriales (olfato, visión, audición y encefalización) inferidas para estos cocodrilos relacionados con hábitos terrestres, las cuales fueron descritas, analizadas y discutidas en el Capítulo V. La información disponible vincula a algunos notosúquios con hábitos nocturnos (o ambientes limitados de luz), una característica hasta ahora inédita para este grupo.

En los notosúquios de tamaño corporal pequeño (masa corporal igual o menor a 10 kg), *Notosuchus*, *Araripesuchus* y *Yacarerani*, se calcularon capacidades olfativas, capacidades visuales, capacidades auditivas, y encefalización superior a otros notosúquios de tamaño corporal mayor (masa corporal mayor a 10 kg; como en Peirosauridae), como así también superior a *Crocodylia* actuales (Capítulo V). Estas capacidades sensoriales superiores también son inferidas en otros notosúquios de pequeño tamaño, como *Comahuesuchus*, *Caipirasuchus*, *Anatosuchus*, *Uruguaysuchus*, *Pakasuchus*, *Simosuchus* etc. En esta Tesis Doctoral se considera estas capacidades sensoriales como adaptaciones a hábitos terrestres nocturnos para estos notosúquios de tamaño pequeño, como ocurre en otros vertebrados, donde el olfato, la visión, la audición y la encefalización tienen un rol preponderante (ej., Healy y Guilford, 1990; Dooling et al., 2000; Garamszegi et al., 2002; Gleich et al., 2005; Hall, 2009; Schmitz y Motani, 2011; Hall et al., 2012).

#### 6.3.1. Olfato

En ambientes con luz limitada, una mayor capacidad olfativa es importante para el reconocimiento de olores, búsqueda de alimento, orientación, y para compensar la efectividad reducida de la visión (ej., Healy y Guilford, 1990). En los notosúquios de

pequeño tamaño corporal (ej., *Notosuchus*, *Araripesuchus*, *Comahuesuchus*, *Yacarerani*), esta capacidad olfativa es inferida por el mayor desarrollo relativo de los bulbos olfatorios (Capítulos III y V), como así también por la orientación de la narina externa (dirigida hacia adelante) (ej., Pol et al., 2014; Barrios et al., 2018). Esta adaptación es compartida con otros Ziphosuchia como los Baurusuchidae (ej., *Wargosuchus*, *Campinasuchus*; Fonseca et al., 2020).

### 6.3.2. Visión

Una mayor capacidad visual es importante en ambientes con luz limitada (visión nocturna o escotópica), y está relacionada con ojos y lóbulos ópticos de mayor tamaño (para una mayor sensibilidad visual y procesamiento de dichos estímulos) (ej., Walls, 1942; Garamszegi et al., 2002; Hall et al., 2012; Torres y Clarke, 2018). En los notosúquios de pequeño tamaño, la mayor capacidad visual es debida por unos lóbulos ópticos relativamente grande en sus respectivos moldes endocraneanos, lo cual también se corresponde con unos ojos grandes inferidos por el tamaño relativamente mayor de sus órbitas (Capítulos III y V). Además, en los vertebrados, el ojo generalmente presenta alometría negativa con respecto al tamaño corporal (ej., Walls, 1942; Hall, 2008). Por otro lado, los ojos de los Crocodylia actuales están adaptados a la visión nocturna (ej., Grigg y Kirshner, 2015), y los notosúquios de pequeño tamaño presentaban dicha adaptación pero maximizada.

### 6.3.3. Audición

En ambientes con luz limitada, una mayor capacidad auditiva es importante para la localización de sonidos, detectar alimento y peligro (ej., Dooling et al., 2000; Bierman y Carr, 2015; Heffner y Heffner, 2016). En los notosúquios de pequeño tamaño corporal,

la capacidad auditiva (inferida de la longitud lagenar de sus respectivos moldes endocraneanos) es superior en el sentido de tener una sensibilidad a un rango de frecuencias de sonidos más amplio (hasta 3 kHz) (Capítulos III y V). Por su parte, los *Crocodylia* actuales tiene una capacidad auditiva adaptada para captar sonido en aire y en agua, con un óptimo de audición entre 0.2 y 1 kHz (ej., Vergne et al., 2009; Young et al., 2013). Sin embargo, los cocodrilos actuales tiene una longitud lagenar mayor, lo que sugiere que esta medida no es tan importante en la determinación del rango de frecuencias auditivas (ej., Manley, 1970).

No obstante, en los notosúquios de pequeño tamaño corporal una mayor capacidad auditiva es inferida también por la presencia de un número mayor de fenestras del cuadrado (ej., *Notosuchus*) o un tamaño mayor del foramen sifoneal (ej., *Araripesuchus*), que funcionan como resonador acústico y que es importante en la localización de sonidos (ej., Dufeu y Witmer, 2015). También, la neumatización de la cavidad timpánica de esos notosúquios es profusa, y esto contribuye ampliando las propiedades acústicas como caja de resonancia (ej., Dufeu, 2011). Además, la sensibilidad a frecuencia auditivas más altas estarían relacionadas con la endotermia (ej., Dooling et al., 2000; Manley, 2000); inferencia también sugerida para estos notosúquios a partir de su neumatización y ornamentación craneana, lo cual se relacionaría con los hábitos terrestres y nocturnos inferidos.

#### **6.3.4. Encefalización**

En ambientes con luz limitada, una encefalización relativamente mayor es importante para un mayor procesamiento de una mayor cantidad de información proveniente de los estímulos sensoriales olfativos, visuales y auditivos (entre otros estímulos), repercutiendo en el comportamiento de los animales adaptados a ese ambiente

(ej., Garamszegi et al., 2002; Franzosa, 2004; Sayol et al., 2016). Una encefalización mayor hace referencia a un desarrollo relativo mayor del encéfalo en general, y de determinadas regiones del mismo en particular (ej., Hopson, 1979; Franzosa, 2004). En el caso de los notosúquios de pequeño tamaño (ej., *Notosuchus*, *Araripesuchus*, *Yacarerani*), una encefalización mayor está dada por el desarrollo mayor de los bulbos olfatorios, de los hemisferios cerebrales, de los lóbulos ópticos y de los flóculos del cerebelo (Capítulo V).

La encefalización de *Notosuchus*, *Araripesuchus* y *Yacarerani* es mayor que la encefalización de otros notosúquios analizados, como los Peirosauridae (ej., *Lomasuchus*), e incluso mayor al de los Crocodylia actuales (Fig. 5.15); a pesar que estos últimos tienen una encefalización mayor entre los saurópsidos actuales (ej., Platel, 1979). Esta encefalización mayor de los notosúquios de pequeño tamaño, como una adaptación a hábitos terrestres nocturnos, tiene implicancias en una mayor coordinación de los reflejos vestíbulo-ocular y vestíbulo-cólico, mayor coordinación de movimientos complejos, mayor agilidad, mayor orientación espacial, mayor capacidad olfativa, visual y auditiva, combinación necesaria para la búsqueda y capturar de presas más pequeñas, más rápida y más ágiles, como así también para el escape de predadores; como fuera sugerido para otros arcosaurios (ej., Franzosa, 2004). Una encefalización mayor se relaciona con la endotermia en aves y mamíferos (ej., Hopson, 1980), capacidad también inferida para esos notosúquios de pequeño tamaño corporal.

#### 6.4. EL NEUROCRÁNEO DE LOS NOTOSUCHIA DE ARGENTINA Y SUS IMPLICANCIAS FILOGENÉTICAS

En esta Tesis Doctoral, la descripción y comparación del neurocráneo de los Notosuchia del Cretácico de Argentina (*Notosuchus*, *Comahuesuchus*, *Araripesuchus*, *Lomasuchus*, *Gasparinisuchus* y *Wargosuchus*), brindó nueva información hasta ahora desconocida o poco explorada (ej., Pol et al., 2014; Barrios, et al., 2018; Capítulo III). A partir del análisis filogenético realizado en esta Tesis Doctoral, derivado de la descripción y comparación detallada del neurocráneo de los Notosuchia analizados, se discutieren las relaciones filogenéticas de los mismos y las implicancias de los caracteres neurocraneanos utilizados (Capítulo IV). En esta sección se discuten algunas generalidades de los resultados del análisis filogenético, como así también algunas diferencias con respecto algunas diferencias con respecto a filogenias previas.

En general, no hay grandes diferencias en cuanto a las relaciones filogenéticas obtenidas con respecto a hipótesis previas, para los Notosuchia del Cretácico de Argentina. *Notosuchus terrestris* y *Comahuesuchus brachybuccalis* están agrupados con los Ziphosuchia (notosúquios avanzados y Sebecosuchia), y cercanamente emparentados con *Yacarerani*, *Mariliasuchus*, *Caipirasuchus*, *Sphagesaurus*, entre otros notosúquios avanzado (como en Nascimento y Zaher, 2011; Holliday y Gardner, 2012; Sertich y O'Connor, 2014). En filogenias previa, *Comahuesuchus* está más cercanamente emparentado con los Sebecosuchia (Baurusuchidae y Sebecidae) (ej., Pol et al., 2014; Leardi et al., 2015b; Fiorelli et al., 2016). Esta diferencia sobre la relación de parentesco de *Comahuesuchus* es debida, principalmente, a las características del neurocráneo no descritas antes para éste taxón (como las fenestras del cuadrado, la morfología del canal olfatorio, la morfología de la fosa del trigémino); sin embargo, no se descarta en futuros análisis una relación cercana con Baurusuchidae. Por otro lado, *Wargosuchus australis*

está agrupado dentro Baurusuchidae, cercanamente emparentado a *Pissarrachampsia*, como en hipótesis previas (ej., Martinelli y Pais, 2008; Montefeltro et al., 2011).

Las especies argentinas de *Araripesuchus*, *A. patagonicus* y *A. buitreaensis*, están agrupadas dentro de Uruguaysuchidae, cercanamente emparentadas a las otras especies del género, como en análisis previos (ej., Soto et al., 2011; Pol et al., 2014; Leardi et al., 2015b; Sertich y O'Connor, 2014). Por su parte, *Lomasuchus palpebrosus* y *Gasparinisuchus peirosauroides* están agrupados dentro de Peirosauridae, como en hipótesis previas (ej., Pol et al., 2014; Leardi et al., 2015b; Sertich y O'Connor, 2014). En cuanto a los especímenes inéditos MCF-PVPH-160, MCF-PVPH-413, MPCA-PV-240 y MPCA-PV-241, son recuperados agrupados juntos con los otros peirosáuridos, como fuera sugerido por estudios previos para el caso de MCF-PVPH-160, MCF-PVPH-413 y MPCA-PV-241 (ej., Pais, 2005; Ortega et al., 2012; Barrios y Bona, 2014).

El neurocráneo, y su variación morfológica, es una fuente importante de información filogenética poco explorada (ej., Clark, 1986; Franzosa, 2004). Los caracteres neurocraneanos, tanto novedosos de esta Tesis Doctoral como de publicaciones previas, son informativos en el sentido que recuperan relaciones de parentesco similares para la mayoría de los Notosuchia estudiados, descritas en el párrafo anterior; con algunas excepciones, *A. buitreaensis* es agrupado con los peirosáuridos y *Wargosuchus* es agrupado en una politomía por fuera de Baurusuchidae. Incluso, algunos caracteres neurocraneanos son potenciales sinapomorfias (ej., canal olfatorio, foramen para la arteria orbital, fenestras del cuadrado, *crista tuberalis* y/o *pseudotuberalis*, desarrollo del flóculos del cerebelo) o autapomorfias (ej., elementos etmoidales, morfología de la fosa del trigémino, presencia de epipterigoides, abultamiento sobre el frontal, desarrollo de la pituitaria), las cuales podrán corroborarse con un muestreo más exhaustivo de taxones en análisis filogenéticos futuros.

## 6.5. EL NEUROCRÁNEO DE LOS NOTOSUCHIA DEL CRETÁCICO DE ARGENTINA

En esta sección se presenta un resumen de las principales características de la neuroanatomía de los Notosuchia del Cretácico de Argentina, que fueron analizados en esta Tesis Doctoral (Capítulo III).

*Notosuchus terrestris*. Notosúquio de tamaño corporal pequeño. Hocico corto. Ornamentación de surcos y crestas vermiformes. Dos huesos palpebrales formando parcialmente el techo de la órbita. Órbitas relativamente grandes. Frontal relativamente amplio transversalmente y con cresta sagital dorsal. Canal olfatorio con convexidad posterior. Superficie ventral del frontal con depresión marcada para los dos bulbos olfatorios. Tabla craneana más ancha que el hocico y sin contacto entre postorbital y parietal. Fenestras supratemporales alargadas y con surcos vasculares anterior y posterior. Barra sagital interfenestral. Supraoccipital con exposición en la tabla craneana. Proceso póstero-lateral del escamoso alargado y con cresta sobre su superficie dorsal. Fenestras del cuadrado numerosas. Incisura ótica amplia y semicircular. Foramen metótico y foramen carotideo posterior dentro de una fosa. *Crista tuberalis* alta dorso-ventralmente. *Crista pseudotuberalis* robusta. Proceso paraoccipital con extremo redondeado y dispuesto verticalmente. Lateroesfenoides con proceso capitado corto látero-medialmente. Puente lateral del lateroesfenoides ancho. Ausencia de puente caudal del lateroesfenoides. Fosa del ganglio del trigémino pequeña y de contorno bilobulado. Basiesfenoides con exposición ventral más corta transversalmente que el basioccipital. Neurocráneo con neumatización profusa y extendida anteriormente. Molde endocraneano con bulbos olfatorios y región de los lóbulos ópticos bien desarrollados (longitudinalmente) con flóculo del cerebelo reducido, hemisferios cerebrales bajo dorso-ventralmente, pituitaria alargada y ganglio del trigémino reducido.

*Comahuesuchus brachybuccalis*. Notosúquio de tamaño corporal pequeño. Hocico corto y ancho. Ornamentación de surcos y crestas vermiformes. Dos huesos palpebrales inferidos. Órbitas relativamente grandes. Frontal relativamente estrecho transversalmente y con cresta sagital dorsal rugosa. Canal olfatorio con convexidad posterior. Superficie ventral del frontal con depresión marcada para los dos bulbos olfatorios. Tabla craneana más ancha que el hocico y sin contacto entre postorbital y parietal. Fenestras supratemporales relativamente amplias. Supraoccipital con exposición en la tabla craneana. Proceso póstero-lateral del escamoso relativamente amplio. Fenestras del cuadrado numerosas. Incisura ótica amplia y circular. Foramen metótico y foramen carotideo posterior muy próximos y dentro de depresión. *Crista tuberalis* alta dorso-ventralmente. *Crista pseudotuberalis* robusta. Proceso paraoccipital con extremo redondeado y dispuesto verticalmente. Lateroesfenoides con proceso capitado corto látero-medialmente. Fosa del ganglio del trigémino pequeña. Basiesfenoides con exposición ventral más corta transversalmente que el basioccipital.

*Araripesuchus patagonicus*. Uruguaysúquido de tamaño corporal pequeño. Hocico relativamente corto. Ornamentación de pocitos y crestas irregulares. Dos huesos palpebrales formando parcialmente el techo de la órbita. Órbitas relativamente grandes. Frontal relativamente amplio transversalmente y sin cresta sagital dorsal. Canal olfatorio cóncavo en toda su longitud. Superficie ventral del frontal con depresión marcada para los dos bulbos olfatorios. Tabla craneana más ancha que el hocico y sin contacto entre postorbital y parietal. Escamoso se extiende hasta el extremo del proceso anterior del postorbital. Fenestras supratemporales amplias. Espacio interfenestral amplio transversalmente. Supraoccipital con exposición en la tabla craneana. Proceso póstero-

lateral del escamoso alargado y ornamentado. Foramen sifoneal amplio. Incisura ótica amplia y semicircular. Foramen metótico y foramen carotideo muy próximos y dentro de una depresión. *Crista tuberalis* baja dorso-ventralmente. *Crista pseudotuberalis* robusta. Proceso paraoccipital bajo dorso-ventralmente. Lateroesfenoides con proceso capitado corto látero-medialmente. Puente lateral del lateroesfenoides ancho. Con puente caudal del lateroesfenoides. Fosa del ganglio del trigémino pequeña y de contorno oval. Basiesfenoides con exposición ventral más ancha que el basioccipital. Neurocráneo con neumatización profusa pero restringida posteriormente. Molde endocraneano con bulbos olfatorios y región de los lóbulos ópticos bien desarrollados (lateralmente), con flóculo del cerebelo reducido, hemisferios cerebrales relativamente altos dorso-ventralmente, pituitaria relativamente grande y ganglio del trigémino reducido.

*Araripesuchus buitreaensis*. Uruguaysúquido de tamaño corporal pequeño. Hocico relativamente corto. Ornamentación de pocitos y crestas irregulares. Dos huesos palpebrales formando parcialmente el techo de la órbita. Órbitas relativamente grandes. Frontal relativamente amplio transversalmente. Canal olfatorio cóncavo en toda su longitud. Superficie ventral del frontal con depresión marcada para los dos bulbos olfatorios. Tabla craneana más ancha que el hocico. Fenestras supratemporales ovales y amplias. Barra sagital interfenestral. Cuadrado con foramen sifoneal amplio y con fenestra adicional. Incisura ótica amplia y romboidal. Basiesfenoides con exposición ventral más ancha que el basioccipital. Neurocráneo con neumatización profusa pero restringida posteriormente. Molde endocraneano con bulbos olfatorios y región de los lóbulos ópticos bien desarrollados (lateralmente), con flóculo del cerebelo reducido y hemisferios cerebrales relativamente bajos dorso-ventralmente.

*Lomasuchus palpebrosus*. Peirosáurido de tamaño corporal mediano. Hocico relativamente largo y ancho. Ornamentación de pocitos y crestas irregulares. Dos huesos palpebrales formando completamente el techo de la órbita. Órbitas relativamente medianas. Frontal relativamente ancho y largo, con cresta sagital dorsal ornamentada. Canal olfatorio cóncavo en toda su longitud. Superficie ventral del frontal con depresión para los dos bulbos olfatorios marcada. Tabla craneana menor al ancho del hocico y sin contacto entre postorbital y parietal. Fenestras supratemporales ovas y con surcos vasculares anterior y posterior sutiles. Espacio interfenestral relativamente ancho. Supraoccipital sin exposición en la tabla craneana. Proceso póstero-lateral del escamoso alargado y ornamentado. Foramen sifoneal pequeño. Incisura ótica pequeña y romboidal. Foramen metótico y foramen carotideo posterior muy próximos y dentro de una depresión superficial. *Crista tuberalis* estrecha dorso-ventralmente. *Crista pseudotuberalis* afilada. Proceso paraoccipital con extremo rectangular y curvado lateralmente. Lateroesfenoides con proceso capitado corto látero-medialmente. Puente lateral del lateroesfenoides relativamente estrecho. Presencia de puente caudal del lateroesfenoides. Fosa del ganglio del trigémino relativamente pequeña y de contorno oval. Basiesfenoides con foramen para la arteria orbital. Exposición ventral del basiesfenoides más ancha que el basioccipital. Neurocráneo con neumatización restringida posteriormente. Molde endocraneano con bulbos olfatorios y región de los lóbulos ópticos bien desarrollados (longitudinalmente), con flóculo del cerebelo más desarrollado, hemisferios cerebrales relativamente altos dorso-ventralmente, y ganglio del trigémino voluminoso.

*Gasparinisuchus peirosauroides*. Peirosáurido de tamaño corporal mediano. Hocico relativamente largo y ancho. Ornamentación de pocitos y crestas irregulares. Dos huesos palpebrales formando completamente el techo de la órbita, son inferidos. Órbitas

relativamente medianas. Frontal relativamente ancho y largo. Canal olfatorio cóncavo en toda su longitud. Fenestras supratemporales ovales. Espacio interfenestral relativamente ancho. Supraoccipital sin exposición en la tabla craneana. Proceso póstero-lateral del escamoso ornamentado sobre su superficie dorsal. Foramen sifoneal pequeño. Incisura óptica pequeña y romboidal. *Crista pseudotuberalis* robusta. Lateroesfenoides con proceso capitado corto látero-medialmente. Puente lateral del lateroesfenoides estrecho. Presencia de puente caudal del lateroesfenoides. Fosa del ganglio del trigémino pequeña. Basiesfenoides con foramen para la arteria orbital. Exposición ventral del basiesfenoides más ancha que el basioccipital. Neurocráneo con neumatización restringida posteriormente. Molde endocraneano con región de los lóbulos ópticos bien desarrollados (longitudinalmente), con flóculo del cerebelo más desarrollado, y hemisferios cerebrales relativamente altos dorso-ventralmente.

***Wargosuchus australis***. Baurusúquido de tamaño corporal mediano. Ornamentación de surcos y crestas vermiformes. Dos huesos palpebrales formando parcialmente el techo de la órbita, son inferidos. Frontal con surco sagital dorsal. Superficie ventral del frontal con depresión marcada para los dos bulbos olfatorios. Molde endocraneano con bulbos olfatorios bien desarrollados.

**MCF-PVPH-160**. Peirosáurido de tamaño corporal mediano. Hocico relativamente largo y estrecho. Ornamentación de pocitos y crestas irregulares. Dos huesos palpebrales formando completamente el techo de la órbita, son inferidos. Órbitas relativamente medianas. Frontal relativamente ancho y largo, con cresta sagital dorsal rugosa e incipiente. Canal olfatorio cóncavo en toda su longitud. Superficie ventral del frontal con

depresión marcada para los dos bulbos olfatorios. Tabla craneana de ancho similar al ancho del hocico. Fenestras supratemporales ovals. Espacio interfenestral ancho. Supraoccipital sin exposición en la tabla craneana. Proceso pósterolateral del escamoso alargado y ornamentado. Foramen sifoneal pequeño. Incisura ótica pequeña y romboidal. Foramen metótico y foramen carotideo posterior muy próximos y dentro de una depresión. *Crista tuberalis* baja dorso-ventralmente. *Crista pseudotuberalis* afilada. Proceso paraoccipital con extremo rectangular y curvado lateralmente. Basiesfenoides con exposición ventral más ancha que el basioccipital. Molde endocraneano con bulbos olfatorios y región de los lóbulos ópticos bien desarrollados (longitudinalmente), con flóculo del cerebelo reducido, hemisferios cerebrales relativamente altos dorso-ventralmente, y ganglio del trigémino voluminoso.

**MCF-PVPH-413.** Peirosáurido de tamaño corporal mediano. Hocico largo y ancho. Ornamentación de pocitos y crestas irregulares. Dos huesos palpebrales formando completamente el techo de la órbita, son inferidos. Órbitas relativamente medianas. Frontal relativamente ancho y largo, con cresta sagital dorsal incipiente. Tabla craneana menos ancha que el hocico. Fenestras supratemporales ovals. Proceso pósterolateral del escamoso alargado y ornamentado. Foramen sifoneal pequeño. Incisura ótica pequeña y romboidal. Foramen metótico y foramen carotideo posterior muy próximos y dentro de una depresión. *Crista tuberalis* baja dorso-ventralmente. *Crista pseudotuberalis* afilada. Lateroesfenoides con proceso capitado corto látero-medialmente. Puente lateral del lateroesfenoides estrecho. Presencia de puente caudal del lateroesfenoides. Fosa del ganglio del trigémino pequeña y de contorno oval. Basiesfenoides con exposición ventral más ancha que el basioccipital. Neurocráneo con neumatización restringida

posteriormente. Cavidad endocraneana con hemisferios cerebrales y región de los lóbulos ópticos bien desarrollados (longitudinalmente).

**MPCA-PV-240.** Peirosáurido de tamaño corporal mediano. Hocico relativamente largo y ancho. Ornamentación de pocitos y crestas irregulares. Dos huesos palpebrales formando completamente el techo de la órbita, son inferidos. Órbitas relativamente pequeñas. Frontal relativamente ancho y largo, con cresta sagital dorsal rugosa e incipiente y protuberancia dorsal. Canal olfatorio cóncavo en toda su longitud. Superficie ventral del frontal con depresión marcada para los dos bulbos olfatorios, y delimitada por una cresta. Tabla craneana menos ancha que el hocico. Fenestras supratemporales ovales y con surcos vasculares posteriores incipientes. Espacio interfenestral estrecho. Supraoccipital sin exposición en la tabla craneana. Proceso póstero-lateral del escamoso alargado y ornamentado. Foramen sifoneal pequeño. Incisura ótica pequeña y romboidal. Foramen metótico y foramen carotideo posterior muy próximos y dentro de una depresión. *Crista tuberalis* baja dorso-ventralmente. *Crista pseudotuberalis* afilada. Proceso paraoccipital con extremo rectangular y curvado lateralmente. Lateroesfenoides con proceso capitado corto látero-medialmente. Puente lateral del lateroesfenoides estrecho. Presencia de puente caudal del lateroesfenoides. Fosa para un epipterigoides. Fosa del ganglio del trigémino amplia y de contorno triangular. Basiesfenoides con foramen para la arteria orbital. Exposición ventral del basiesfenoides más ancha que el basioccipital. Neurocráneo con neumatización restringida posteriormente. Molde endocraneano con bulbos olfatorios bien desarrollados, con flóculo del cerebelo reducido, hemisferios cerebrales altos dorso-ventralmente, y ganglio del trigémino voluminoso.

**MPCA-PV-241.** Peirosáurido de tamaño corporal mediano. Ornamentación de pocitos y crestas irregulares. Dos huesos palpebrales formando parcialmente el techo de la órbita, son inferidos. Frontal relativamente amplio transversalmente y sin cresta sagital dorsal. Canal olfatorio cóncavo en toda su longitud. Superficie ventral del frontal con depresión marcada para los dos bulbos olfatorios. Fenestras supratemporales ovales. Espacio interfenestral relativamente ancho. Proceso póstero-lateral del escamoso alargado y ornamentado. Foramen sifoneal pequeño. Incisura ótica pequeña y romboidal. *Crista tuberalis* baja dorso-ventralmente. *Crista pseudotuberalis* afilada. Proceso paraoccipital con extremo rectangular y curvado lateralmente. Lateroesfenoides con proceso capitado ancho látero-medialmente. Puente lateral del lateroesfenoides estrecho. Presencia de puente caudal del lateroesfenoides. Neurocráneo con neumatización restringida posteriormente. Molde endocraneano con bulbos olfatorios y región de los lóbulos ópticos bien desarrollados (longitudinalmente), con flóculo del cerebelo reducido, hemisferios cerebrales relativamente altos dorso-ventralmente, y ganglio del trigémino voluminoso.

# **CAPÍTULO VII:**

## **CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS FUTURAS**

## 7.1. CONCLUSIONES

A partir de los objetivos planteados y las hipótesis puestas a prueba en esta Tesis Doctoral, se listan las siguientes conclusiones:

- En el marco del primer objetivo: **Contribuir al conocimiento del neurocráneo de los Notosuchia del Cretácico de Argentina:**
  - ✓ Se realizó una revisión y descripción detallada del neurocráneo de *Notosuchus terrestris*, *Comahuesuchus brachybuccalis*, *Araripesuchus patagonicus*, *A. buitreaensis*, *Lomasuchus palpebrosus*, *Gasparinisuchus peirosauroides* y *Wargosuchus australis*.
  - ✓ Para todos los taxones se estudió el holotipo, y en el caso de *Notosuchus*, *Araripesuchus* y *Comahuesuchus* también se estudiaron especímenes referidos, muchos de ellos inéditos.
  - ✓ Para *Notosuchus* se estudiaron más treinta especímenes de diferentes estadios ontogenéticos y grado de preservación.
  - ✓ Para el estudio detallado del neurocráneo, se prepararon mecánicamente tanto holotipo como especímenes referidos de *Notosuchus*, *Comahuesuchus*, *Araripesuchus*, *Lomasuchus*, *Gasparinisuchus* y *Wargosuchus*, revelando característica hasta ahora inéditas de esta parte del cráneo, como ser forámenes neurovasculares, fenestras, suturas, cavidades, surcos, depresiones, y crestas.
  - ✓ También se estudiaron especímenes inéditos de Peirosauridae: MCF-PVPH-160, MCF-PVPH-413, MPCA-PV-240 y MPCA-PV-241. Estos dos últimos especímenes fueron preparados mecánicamente en el marco de esta Tesis Doctoral.

- ✓ La evidencia analizada soporta la primera hipótesis: *El neurocráneo de los Notosuchia presenta una gran variación morfológica*. De esta manera, se identificaron y describieron:
- i. Depresión para los dos bulbos olfatorios
  - ii. Morfología del canal olfatorio
  - iii. Surcos vasculares sobre la tabla craneana (principalmente en *Notosuchus*)
  - iv. Morfología y extensión de la exposición del supraoccipital en la tabla craneana
  - v. Morfología del lateroesfenoides: proceso capitado, puente lateral y puente caudal
  - vi. Morfología de la fosa del trigémino y huesos que la delimitan
  - vii. Cresta tensor y témporo-orbital en el lateroesfenoides
  - viii. Forámenes de los diferentes nervios craneanos y tractos. No en todos los especímenes fue posible identificar todos estos forámenes, en algunos más que en otros
  - ix. Forámenes y/o surcos para las diferentes ramas del ganglio del trigémino
  - x. Forámenes y surcos vasculares: arteria carótida cerebral, arteria y vena témporo-orbital, arteria orbital
  - xi. Forámenes de Eustaquio (laterales y medio)
  - xii. Crestas del cuadrado y del basiesfenoides
  - xiii. Morfología del proceso paraoccipital
  - xiv. Fenestras del cuadrado
  - xv. Morfología de la incisura ótica
  - xvi. Desarrollo de la *crista tuberalis* y *crista pseudotuberalis*
  - xvii. Foramen cráneo-cuadrado: posición, morfología y huesos que lo delimitan

- xviii. Morfología de los huesos palpebrales en *Notosuchus*
- ✓ El espécimen MPCA-PV-240 resultó en un nuevo género y especie, con características notables del neurocráneo, como las siguientes autapomorfias:
    - i. Protuberancia media sobre el frontal
    - ii. Depresión para los bulbos olfatorios delimitada por una cresta
    - iii. Extremo del proceso póstero-lateral del escamoso con proceso triangular
    - iv. Basioccipital con receso subcondilar
    - v. Fosa para un epipterigoides
  - ✓ Las Tomografías Computadas realizadas en *Notosuchus terrestris*, *Araripesuchus patagonicus*, *A. buitreaensis*, *Lomasuchus palpebrosus*, *Gasparinisuchus peirosauroides*, y especímenes inéditos de Peirosauridae (MCF-PVPH-160, MPCA-PV-240, MPCA-PV-241), revelaron o comprobaron características notables e inéditas del neurocráneo de los Notosuchia, como ser:
    - i. Desarrollo del sistema de senos faringotimpánicos (neumaticidad)
    - ii. Elementos etmoidales en *Lomasuchus*
    - iii. Recorrido intracraneano de la arteria carótida cerebral
    - iv. Foramen para la arteria orbital en especímenes de Peirosauridae
    - v. Morfología de los huesos palpebrales de *Araripesuchus* y *Lomasuchus*
    - vi. Morfología de la cavidad endocraneana
    - vii. Posición y recorrido de los nervios craneanos
  - ✓ Las Tomografías Computadas permitieron segmentar y reconstruir digitalmente el molde endocraneano de *Notosuchus*, *Araripesuchus*, *Lomasuchus*, MCF-PVPH-160, MPCA-PV-240 y MPCA-PV-241.

- ✓ El estudio del molde endocraneano de los *Notosuchia* analizados, permitió reconocer las siguientes características y corroborar otras inferidas de su correlato óseo:
  - i. Desarrollo relativo de la regiones del encéfalo: anterior, medio y posterior
  - ii. Bulbos olfatorios desarrollados
  - iii. Desarrollo del tracto olfatorio
  - iv. Lóbulos ópticos relativamente desarrollados (principalmente *Araripesuchus*)
  - v. Flóculos del cerebelo relativamente desarrollados (principalmente en *Lomasuchus*)
  - vi. Hemisferios cerebrales relativamente desarrollados (principalmente en *Araripesuchus*)
  - vii. Desarrollo del seno venoso longitudinal dorsal tanto dorsalmente como transversalmente
  - viii. Morfología y desarrollo de la pituitaria
  - ix. Desarrollo del ganglio del trigémino
  - x. Morfología del oído interno en *Notosuchus*, *Araripesuchus*, *Gasparinisuchus* y MPCA-PV-240
- ✓ En los casos de algunos especímenes de pequeño tamaño, de *Notosuchus*, *Comahuesuchus* y *Araripesuchus*, las Tomografías Computadas realizadas no permitieron identificar y reconstruir estructuras pequeñas como algunos forámenes de neurovasculares o el oído interno.
- ✓ Para el holotipo de *Gasparinisuchus* y un espécimen juvenil del *Notosuchus*, se describió el molde endocraneano natural; en el primero del encéfalo y en el segundo del oído interno, información anatómica hasta ahora inédita.

➤ En el marco del segundo objetivo planteado: **Identificar la variación morfológica del neurocráneo dentro de los principales grupos de Notosuchia sensu Pol et al. (2014), Uruguaysuchidae, Peirosauridae, Baurusuchidae, y “notosúquios avanzados”, los cuales poseen adaptaciones tróficas diferentes,** la evidencia analizada soporta la primera hipótesis: *El neurocráneo de los Notosuchia presenta una gran variación morfológica*, como así también la segunda hipótesis: *Existe variación del volumen encefálico y la forma de endocráneo en los cocodriliformes Notosuchia relacionada con el desarrollo relativo de distintos rangos de capacidad sensorial (vista, oído y olfato)*. De esta manera:

- ✓ Se reconocen tres morfotipos del neurocráneo: notosuchoides, araripesuchoides y peirosauroides. El morfotipo notosuchoides correspondería al presente en notosúquios avanzados (Sphagesauridae y afines a *Notosuchus*), el morfotipo araripesuchoides en Uruguaysuchidae (afines a *Araripesuchus*), y el morfotipo peirosauroides en Peirosauridae (afines a *Lomasuchus*).
- ✓ Estos morfotipos de neurocráneo de los Notosuchia analizados varían en las siguientes características, principalmente:
  - i. Ornamentación
  - ii. Morfología de los huesos palpebrales
  - iii. Ancho de la tabla craneana
  - iv. Presencia y desarrollo de una cresta sagital sobre el frontal
  - v. Ancho del espacio interfenestral
  - vi. Morfología de las fenestras supratemporales
  - vii. Fenestras del cuadrado

- viii. Desarrollo de surcos vasculares en la tabla craneana
- ix. Morfología y extensión del proceso póstero-lateral del escamoso
- x. Morfología de la incisura ótica
- xi. Desarrollo relativo de la *crista tuberalis* y *crista pseudotuberalis*
- xii. Relación de posición entre el foramen metótico y el foramen carotideo posterior
- xiii. Exposición ventral del basiesfenoides: ancho e inclinación
- xiv. Ancho del puente lateral del lateroesfenoides
- xv. Morfología de la fosa del ganglio del trigémino
- xvi. Neumaticidad
- ✓ De igual modo, en la variación observada, se reconocen tres morfotipos de moldes endocraneanos, que se corresponden con los morfotipos de neurocráneos: notosuchoides, araripesuchoides y peirosauroides.
- ✓ Los moldes endocraneanos de los *Notosuchia* analizados varían en las siguientes características, principalmente:
  - i. Ángulo entre el encéfalo anterior, medio y posterior
  - ii. Longitud y ancho del tracto olfatorio
  - iii. Desarrollo lateral y dorso-ventral de los hemisferios cerebrales
  - iv. Desarrollo lateral de los lóbulos ópticos
  - v. Desarrollo lateral de los flóculos del cerebelo
  - vi. Desarrollo dorsal y transversal del seno venoso longitudinal dorsal
  - vii. Desarrollo ventral del seno venoso longitudinal ventral
  - viii. Tamaño de la pituitaria
  - ix. Tamaño del ganglio del trigémino

- En el marco del tercer objetivo planteado: **Determinar las capacidades sensoriales (ej., olfacción, visión y audición), analizando la relación de la variación relativa de la morfología (forma y volumen) del molde endocraneano de los cocodriliformes bajo estudio**, la evidencia analizada soporta la segunda hipótesis: *Existe variación del volumen encefálico y la forma de endocráneo en los cocodriliformes Notosuchia relacionada con el desarrollo relativo de distintos rangos de capacidad sensorial (vista, oído y olfato)*. De esta manera:
- ✓ En general, los Notosuchia presentan una agudeza olfativa mayor en comparación con los Crocodylia, de tamaño corporal similar.
  - ✓ En general, los Notosuchia presentan una mayor agudeza visual en comparación con los Crocodylia (hasta 7% en adultos y 13% en juveniles). El uruguaysúquido *Araripesuchus* presenta la mayor agudeza visual (hasta 22%), seguido por *Notosuchus* (hasta 19%) y luego el peirosáurido MCF-PVPH-160 (hasta 14%).
  - ✓ Considerando la longitud de la lagena, los Notosuchia presentan una menor agudeza auditiva en comparación con los Crocodylia (hasta -0.79). Entre los Notosuchia analizados, *Araripesuchus* presenta la mayor agudeza auditiva (-0.88), seguido por el peirosáurido MPCA-PV-240 (-0.90), y luego *Notosuchus* (hasta -1.00).
  - ✓ También se determinaron las frecuencias auditivas de los Notosuchia analizados. Los notosúquios presentan un rango más amplio de sensibilidad a frecuencias auditivas en comparación con los Crocodylia (hasta 0.90 kHz en adultos y 2.19 kHz en juveniles). En el caso del uruguaysúquido *Araripesuchus* hasta 3.60 kHz, y en *Notosuchus* hasta 2.60 kHz, y por lo tanto una capacidad

auditiva mayor. Para estos notosúquios de tamaño corporal pequeño, las capacidades auditivas son incrementadas por la posesión de una membrana timpánica relativamente más grande, fenestras del cuadrado más grandes o numerosas, y una cavidad timpánica más amplia.

- ✓ Los Notosuchia presentan una mayor encefalización en comparación con los Crocodylia (que tienen un coeficiente entre 0.710 y 0.854 en adultos y de 2.340 en juveniles). Entre los notosúquios analizados, el uruguaysúquido *Araripesuchus* presenta el mayor coeficiente de encefalización (hasta 2.049), seguido por *Notosuchus* (hasta 1.725), y luego el peirosáurido MCF-PVPH-160 (1.249).
- ✓ En general, los Notosuchia presentan un menor volumen del ganglio del trigémino en comparación con los Crocodylia actuales. Entre los notosúquios analizados, los Peirosauridae son lo que presentan relativamente un mayor volumen del ganglio del trigémino, y por lo tanto una mayor sensibilidad rostral.
- En el marco del cuarto objetivo planteado: **Realizar inferencias paleobiológicas a partir de la interpretación del desarrollo relativo de las diversas partes del encéfalo (su correspondencia en cuanto a su capacidad auditiva, visual, olfato equilibrio y balance, entre otros), y testear si los datos soportan las hipótesis previas para el grupo sobre alimentación, hábitos, postura, y ambientes donde vivían**, la evidencia analizada soporta la segunda hipótesis: *Existe variación del volumen encefálico y la forma de endocráneo en los cocodriliformes Notosuchia relacionada con el desarrollo relativo de distintos rangos de capacidad sensorial (vista, oído y olfato)*, como así también la cuarta hipótesis: *Los cambios morfológicos del endocráneo en la evolución de los*

*notosúquios se asocian a innovaciones neurológicas y sensoriales adquiridas a lo largo de la historia evolutiva del grupo, relacionadas con los diferentes hábitos de vida o roles tróficos de este diverso grupo.* De esta manera:

- ✓ Para los *Notosuchia* analizados se hicieron diferentes inferencias paleobiológicas a partir del desarrollo relativo del encéfalo y órganos asociados, como adaptaciones neurosensoriales a la terestrialidad:
- ✓ A partir de sus capacidades sensoriales, se propone que los notosúquios de tamaño corporal relativamente pequeño (masa corporal igual o menor a 10 kg), como *Notosuchus*, *Araripesuchus* y *Comahuesuchus*, habrían presentado hábitos terrestres nocturnos, y probablemente algún grado de endotermia:
  - i. Mayor capacidad olfativa
  - ii. Mayor capacidad visual
  - iii. Mayor capacidad auditiva
  - iv. Mayor encefalización
  - v. Mayor neumaticidad
  - vi. Mayor agilidad en movimientos
- ✓ En el caso de *Notosuchus*, según el tamaño máximo que podría alcanzar la pituitaria, también presentaría unas mayores tasas de reproducción y de crecimiento (ej., Grigg y Krishner, 2015; Kamilar y Tecot, 2015).
- ✓ Los notosúquios de tamaño corporal relativamente grande (masa corporal mayor a 10 kg), como los peirosáuridos *Lomasuchus* y *Gasparinisuchus*, presentan características propias de animales con hábitos semi-acuáticos y ectotermos, como los *Crocodylia*. Esto de acuerdo a:
  - i. Tipo de ornamentación, con numerosos pocitos
  - ii. Mayor desarrollo de osteodermos

- iii. Morfología del hocico, más largo y relativamente ancho
- iv. Mayor volumen del ganglio del trigémino
- ✓ En conjunción con otras características (como postura erecta y dentición zifodonta), para los Peirosauridae analizados, como *Lomasuchus*, también se infiere una mayor agilidad en movimientos y estabilidad visual probablemente vinculada con hábitos de predadores activos. Esto último basado en:
  - i. Mayor desarrollo relativo del flóculo del cerebelo
  - ii. Mayor altura relativa del canal semicircular anterior
- En el marco del quinto objetivo planteado: **Determinar las implicancias de los caracteres neurocraneanos en la relaciones filogenéticas de los Notosuchia**, la evidencia analizada soporta parcialmente la tercera hipótesis: *Los caracteres neurocraneanos tienen incidencias en la resolución de las relaciones filogenéticas de los Notosuchia*. Este es soportado por:
  - ✓ Los caracteres neurocraneanos por sí solos no mantienen la monofilia de los Notosuchia, pero si afectan en gran medida las relaciones internas de este grupo. De esta manera al tenerlos en cuenta en los análisis filogenéticos se recuperan ciertas relaciones de parentesco propuestas en hipótesis previas:
    - i. *Notosuchus* y *Comahuesuchus* cercanamente emparentados a los notosúquios avanzados
    - ii. *Araripesuchus patagonicus* como un Uruguaysuchidae, pero *A. buitreaensis* afín a Peirosauridae
    - iii. *Lomasuchus*, *Gasparinisuchus*, MCF-PVPH-160, MCF-PVPH-413, MPCA-PV-240 y MPCA-PV-241 como Peirosauridae
  - ✓ Muchos de los caracteres neurocraneanos novedosos son potenciales sinapomorfias o autapomorfias de algunos de los taxones analizados, a pesar

de no haber sido recuperados como tales en el análisis filogenético, lo cual podrá ser modificado con una revisión más exhaustiva de la matriz de datos, y/o con un mayor muestreo taxonómico.

- En el marco del sexto y último objetivo planteado: **Identificar patrones de cambio morfológico en el neurocráneo y endocráneo de este grupo en base a las hipótesis filogenéticas obtenidas e interpretar las posibles novedades neurológicas y sensoriales adquiridas en la filogenia de Notosuchia**, si bien la cuarta hipótesis: *Los cambios morfológicos del endocráneo en la evolución de los notosúquios se asocian a innovaciones neurológicas y sensoriales adquiridas a lo largo de la historia evolutiva del grupo, relacionadas con los diferentes hábitos de vida o roles tróficos de este diverso grupo*, no fue testada debido a la falta de un muestreo más exhaustivo (ver Perspectivas Futuras), de acuerdo a los resultados de los análisis realizados en esta Tesis Doctoral, puede concluirse se manera preliminar:
- ✓ La neuroanatomía de los Notosuchia podría reflejar adaptaciones neurosensoriales como especializaciones vinculadas a sus hábitos terrestres.
  - ✓ Los Uruguaysuchidae, Sphagesauridae, otros notosúquios basales y avanzados de masa corporal pequeña, presentan tipos morfológicos del neurocráneo y endocráneo que podrían ser interpretados como adaptaciones a hábitos nocturnos y probablemente a la endotermia.
  - ✓ Los Peirosauridae y Mahajangasuchidae muestran características neurocraneanas y endocraneanas que podrían ser adaptaciones a hábitos semi-acuáticos, ectotérmicos y de predadores activos.

## CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS FUTURAS

- ✓ Si bien los Sebecosuchia necesitan ser mejor estudiados en términos de su neuroanatomía, la morfología de su neurocráneo y endocráneo podrían estar vinculadas a hábitos predadores activos y endotérmicos.
- ✓ Es necesario realizar más estudios neuroanatómicos y paleoneurológicos, ampliando la muestra de taxones de Notosuchia, para una mejor interpretación de la variación neurológica y sensorial aquí observada.

## 7.2. PERSPECTIVAS FUTURAS

A partir de los estudios y discusiones presentados en esta Tesis Doctoral, las perspectivas de trabajos y líneas de investigaciones futuras se orientan en dos direcciones interrelacionadas. Para esto se desea profundizar en:

### ➤ **El conocimiento de la neuroanatomía y la adaptación neurosensorial de los**

#### **Notosuchia:**

- ✓ Aumentar el muestreo taxonómico y continuar con una revisión detallada del neurocráneo de taxones para los cuales es pobremente conocida dicha región. Para esto se pretende ampliar la muestra de taxones, no solo de notosúquios sino también de mesoeucocodrilianos basales y derivados, y cocodriliformes basales, con fines comparativos, como una aproximación al conocimiento de su neuroanatomía.
- ✓ Para un mejor conocimiento de la neuroanatomía, en los casos que sea posible, también se pretende incluir descripciones de Tomografía Computada y/o Microtomografía de Alta Resolución. También relacionado a esta fuente de información, generar y describir moldes endocraneanos (encéfalo y oído interno) inéditos o nuevas interpretaciones para aquellos ya conocidos. En los taxones que sea posible, el estudio de su cavidad endocraneana en primera mano.
- ✓ Incluir los datos neuroanatómicos, junto con los índices sensoriales estimados y los distintos hábitos de vida, en un análisis filogenético de los Notasuchia a fin de testear si las novedades anatómicas propuestas en este trabajo de Tesis Doctoral responden a adaptaciones relacionadas a la terrestrialidad o la vida anfibia.
- ✓ Analizar la homología de elementos y estructuras del neurocráneo. Por ejemplo: supraoccipital, epipterigoides, etmoidales, vasculatura, etc. Para esto también se pretende encarar estudios anatómicos en representantes actuales de Crocodylia.

- ✓ Anatomía del encéfalo y órganos asociados en Crocodylia, disecciones y más evidencias.
- ✓ Ontogenia y la variación de la morfología neurocraneana y endocraneana. Casos de pedomorfismo. Descripciones comparativas y análisis morfométricos.
- ✓ La variación neuroanatómica y sus modificaciones en la inserción muscular aductora y mandibular, como así también del cuello, y sus implicancias en la masticación, alimentación, y postura de la cabeza. Por ejemplo: extensión ventral de los cóndilos del cuadrado con respecto al nivel de la hilera alveolar superior y del cóndilo occipital, división de la tabla occipital, extensión de la fenestra y fosa supratemporal, superficie externa del lateroesfenoides, morfología del proceso paraoccipital, variación de las crestas del cuadrado y la presencia de la *crista pseudotuberalis*.
- ✓ Relación entre las dimensiones del foramen magnum y el cóndilo occipital y sus implicancias anatómicas.
- ✓ Estudios sobre la neumaticidad craneana y sus implicancias paleobiológicas.
- ✓ Estudios sobre la morfología de la eminencia vestibular y sus implicancias funcionales.
- ✓ Elementos etmoidales en arcosaurios, homología y evolución.
- ✓ Estudio y estimaciones de las capacidades neurosensoriales (olfato, visión, audición, encefalización) en más taxones, con más evidencias, y sus implicancias a la paleobiología de los Notosuchia.
- ✓ Estudios sobre termorregulación (endotermia y ectotermia) y sus implicancias a la paleobiología de los Notosuchia.
- **Las implicancias de la información neuroanatómica y paleoneurológica en la filogenia de los Notosuchia:**

## CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS FUTURAS

- ✓ Chequear la información neuroanatómica novedosa en más taxones en análisis filogenético, y su impacto en las relaciones de los Notosuchia.
- ✓ Revisión y comparación de los caracteres neurocraneanos de análisis filogenéticos publicados y su relación con la información novedosa generada.
- ✓ Identificar patrones de cambio morfológico de la neuroanatomía en Notosuchia en particular y en Crocodyliformes en un contexto más amplio, en relación a hipótesis filogenéticas generadas.

# REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ali, F., Zelenitsky, D.K., Therrien, F. y Weishampel, D.B.** 2008. Homology of the “ethmoid complex” of tyrannosaurids and its implications for the reconstruction of the olfactory apparatus of non-avian theropods. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28 (1): 123 – 133.
- Allen, E.R.** 2012. [Analysis of North American goniopholidid crocodyliforms in a phylogenetic context. University of Iowa, Tesis, 100 p.]
- Almeida, L.M. y Campos, R.** 2010. Systematization, description and territory of the middle and rostral cerebral arteries in broad-snouted caimans (*Caiman latirostris*). *Acta Scientiae Veterinariae* 38 (3): 265 – 271.
- Almeida, L.M. y Campos, R.** 2011a. A systematic study of the brain base arteries in broad-snouted caiman (*Caiman latirostris*). *Journal of Morphological Sciences* 28 (1): 62 – 68.
- Almeida, L.M. y Campos, R.** 2011b. Systematization, description and territory of the caudal cerebral artery of the brain in broad-snouted Caiman (*Caiman latirostris*). *Pesquisa Veterinária Brasileira* 31 (9): 817 – 822.
- Alonso, P.D., Milner, A., Ketcham, M., Cookson, J. y Rowe, T.** 2004. The avian nature of the brain and inner ear of *Archaeopteryx*. *Nature* 430: 666 – 669.
- Álvarez del Villar, J.A., Álvarez, T. y Álvarez-Castañeda, S.T.** 2007. Diccionario de Anatomía Comparada de Vertebrados. Instituto Politécnico Nacional, Dirección de Publicaciones, México, DF. 250 p.
- Andrade, M.B.** 2005. [Revisão sistemática e taxonômica dos *Notosuchia* (*Metasuchia*, *Crocodylomorpha*). Univerisdade Estadual Paulista, Tesis, 280 p.]
- Andrade, M.B., y Bertini, R.J.** 2008a. Morphological and anatomical observations about *Mariliasuchus amarali* and *Notosuchus terrestris* (Mesoeucrocodylia) and their relationships with other South American notosuchians. *Arquivos do Museu Nacional* 66 (1): 5 – 62.
- Andrade, M.B. y Bertini, R.J.** 2008b. A new *Sphagesaurus* (Mesoeucrocodylia: Notosuchia) from the Upper Cretaceous of Monte Alto City (Bauru Group, Brasil), and a revision of the Sphagesauridae. *Historical Biology* 20 (2): 101 – 136.
- Andrade, M.B., y Bertini, R.J.** 2008c. Morphology of the dental carinae in *Mariliasuchus amarali* (Crocodylomorpha: Notosuchia) and the pattern of tooth serration among basal Mesoeucrocodylia. *Arquivos do Museu Nacional* 66 (1): 63 – 82.
- Andrade, M.B., Bertini, R.J., y Pinheiro, A.E.P.** 2006. Observations on the palate and choanae structures in Mesoeucrocodylia (Archosauria, Crocodylomorpha): phylogenetic implications. *Revista Brasileira de Paleontologia* 9 (3): 323 – 332.
- Apesteguía, S.** 2007. Los saurópodos (Dinosauria, Reptilia) de la Sierra del Portezuelo (Coniaciano – Santoniano), Neuquén, Argentina. *Las Ciencias, Revista de la Universidad Maimónides* p. 25 – 36.
- Apesteguía, S.** 2015. La Buitrera: El Gobi Sudamericano. *Ameghiniana* 52 (4): 3R, Suplemento Resúmenes.
- Apesteguía, S., Garrido, a.C., Krause, J.M., de Valais, S., y Makovicky, P.J.** 2007a. Mirando al sol: aspectos tafonómicos de tetrápodos cretácicos en la facies “La Buitrera” de la Formación Candeleros, Río Negro, Argentina. *Ameghiniana* 44 (4): 5R, Suplemento Resúmenes.
- Apesteguía, S., Makovicky, P.J., Gaetano, L., Smith, N., y Rougier, G.W.** 2007b. Cerro Bandera: una nueva localidad con micro y mesovertebrados limayenses (Subgrupo Río Limay, Cenomaniano-Turoniano) en Río Negro y la distribución de la fauna de “La Buitrera”. *Ameghiniana* 44 (4): 5R, Suplemento Resúmenes.
- Arregui, C., Carbone, O. y Leanza, H.A.** 2011. Contexto tectosedimentario. *Relatorio del XVIII Congreso Geológico Argentino*, Neuquén, p. 29 – 36.
- Atkins, J.B. y Franza-Odendaal, T.A.** 2016. The evolutionary and morphological history of the parasphenoid bone in vertebrates. *Acta Zoologica* (Stockholm) 97: 255 – 263. Doi: 10.1111/azo.12131

- Augusta, B.G.** 2013. [Revisão sistemática e ontogenética dos materiais cranianos atribuídos ao gênero *Marilia* (*Crocodyliformes*, *Notosuchia*) e suas implicações taxonômicas e paleobiológicas. Universidade de São Paulo, Tesis, 303 p.]
- Aureliano, T., Ghilardi, A.M., Guilherme, E., Souza-Filho, J.P., Cavalcanti, M. y Riff, D.** 2015. Morphometry, bite-force, and paleobiology of the Late Miocene caiman *Purussaurus brasiliensis*. *PLoS ONE* 10 (2): e0117944. Doi: 10.1371/journal.pone.0117944
- Baird, I.L.** 1970. The anatomy of the reptilian ear. En: Gans, C. y Parsons, T.S. (Editores): *Biology of the Reptilia*, Volume 2, Morphology B, Chapter 3, Academic Press, p. 193 – 275.
- Balanoff, A.M. y Bever, G.S.** 2017. The role of endocasts in the study of brain evolution. En: Kaas, J. (Editor): *Evolution of Nervous Systems*. Segunda edición, vol. 1, p. 223 – 241.
- Barrios, F. y Bona, P.** 2014. Sobre un nuevo Mesoeucrocodylia (Crocodyliformes) del Cretácico de Río Negro, Patagonia. *Ameghiniana* 52 (1): 4, Suplemento Resúmenes.
- Barrios, F.** 2015. Primera reconstrucción digital del endocráneo de un Crocodyliformes del Cretácico de Patagonia: análisis morfológico-comparativo. *Ameghiniana* 52 (4): 8, Suplemento Resúmenes.
- Barrios, F., Paulina-Carabajal, A. y Bona, P.** 2015. A new peirosaurid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 53 (1): 14 – 25. Doi: 10.5710/AMGH.03.09.2015.2903
- Barrios, F., Bona, P. y Paulina-Carabajal, A.** 2016. Nueva interpretación de la anatomía craneana de *Notosuchus terrestris* (Mesoeucrocodylia) del Cretácico de Argentina. *Ameghiniana* 53 (6): 6, Suplemento Resúmenes.
- Barrios, F., Paulina-Carabajal, A., Novas, F., de Souza Carvalho, I. y Suarez Riglos, M.** 2016. Paleoneurology of *Yacarerani boliviensis* (Notosuchia) from the Cretaceous of Bolivia. *Ameghiniana* 53 (6): 7, Suplemento Resúmenes.
- Barrios, F., Paulina-Carabajal, A., Bona, P., Gasparini, Z. y Garrido, A.C.** 2017. Moldes endocraneanos naturales de Crocodyliformes continentales de la Cuenca Neuquina. 1° Reunión de Paleovertebrados de la Cuenca Neuquina, Rincón de los Sauces, Neuquén.
- Barrios, F., Bona, P., Paulina-Carabajal, A. y Gasparini, Z.** 2018. Re-description of the cranio-mandibular anatomy of *Notosuchus terrestris* (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Cretaceous Research* 83: 3 – 39. Doi: 10.1016/j.cretres.2017.08.016
- Beer, G.R. de.** 1923. The evolution of the pituitary. *Journal of Experimental Biology* 1: 271 – 291.
- Beer, G.R. de.** 1937. The development of the Vertebrate Skull. Oxford University Press, Oxford, 754 p.
- Bellairs, A.d'A.** 1949. The anterior brain-case and interorbital septum of Sauropsida, with a consideration of the origin of snake. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology* 41 (281): 482 – 512. Doi: 10.1111/j.1096-3642.1940.tb02418.x
- Bellairs, A.d'A. y Kamal, A.M.** 1981. The chondrocranium and the development of the skull in recent reptiles. En: Gans, C. y Parsons, T.S. (Editores). *Biology of the Reptilia*, Volumen 11, Morphology F, Chapter 1, Academic Press, p. 1 – 283.
- Benton, M.J.** 2000. Stems, nodes, crown clades, and rank-free lists: is Linnaeus dead? *Biological Reviews* 75 (4): 633 – 648. Doi: 10.1111/j.1469-185X.2000.tb00055.x
- Benton, M.J.** 2015. Vertebrate Paleontology. Fourth Edition. Wiley Blackwell, 506 p.
- Benton, M.J. y Clark, J.M.** 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. En: Benton, M.J. (Editor). *The phylogeny and classification of the tetrapods*, Clarendon Press, Oxford. p. 295 – 338.

- Bertini, R.J.** y Carvalho, I.S. 1998. Paleobiological and phylogenetical comments about notosuchians, Cretaceous crocodylomorphs. *Crocodylian Biology and Evolution Conference*, University of Queensland, Programme and abstracts, p. 15.
- Bertini, R.J.**, Nava, W.R. y Carvalho, I.S. 1997. Notosuchians (Crocodylomorpha) from the Cretaceous Bauru Group (Marília County, São Paulo State – Brazil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Resumos das comunicações, 69 (1): 142.
- Bhullar, B.S.**, Marugán-Lobón, J., Racimo, F., Bever, G.S., Rowe, T.B., Norell, M.A. y Abzhanov, A. 2012. Birds have paedomorphic dinosaur skulls. *Nature*. Doi: 10.1038/nature11146
- Bierman, H.S.** y Carr, C.E. 2015. Sound localization in the alligator. *Hearing Research*. Doi: 10.1016/j.heares.2015.05.009
- Bona, P.** y Desojo, J.B. 2011. Osteology and cranial musculature of *Caiman latirostris* (Crocodylia: Alligatoridae). *Journal of Morphology* 272: 780 – 795. Doi: 10.1002/jmor.10894
- Bona, P.** y Paulina-Carabajal, A. 2013. *Caiman gasparinae* sp. nov., a huge alligatorid (Caimaninae) from the Late Miocene of Paraná, Argentina. *Alcheringa*. Doi: 10.1080/03115518.2013.785335
- Bona, P.**, Degrange, F. y Fernández, M.S. 2013a. Skull anatomy of the bizarre crocodylian *Mourasuchus nativus* (Alligatoridae, Caimaninae). *The Anatomical Record* 296 (2): 227 – 239.
- Bona, P.**, Riff, D. y Gasparini, Z.B. 2013b. Late Miocene crocodylians from northeast Argentina: new approaches about the austral components of the Neogene South American crocodylian fauna. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, p. 1 – 20. Doi: 10.1017/S175569101300042X
- Bona, P.**, Riff, D. y Gasparini, Z.B. 2013c. Los Alligatoridae del Mioceno Tardío de Argentina: el registro más austral de cocodrilos neógenos en América del Sur. En: Brandoni, D. y Noriega, J.I. (Editores). *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 14: 84 – 96.
- Bona, P.**, Barrios, F. y Gasparini, Z.B. 2016. Los Crocodylia (Mesoeucrocodylia, Neosuchia) de la Argentina: estado actual de su registro fósil. En: Agnolin, F., Lio, G., Brissón Egli, F., Chimento, N.R. y Novas, F. (Editores). *Historia evolutiva y paleobiogeográfica de los vertebrados de América del Sur*. Contribuciones del MACN, Número 6: 67 – 83.
- Bona, P.**, Paulina-Carabajal, A. y Gasparini, Z. 2017. Neuroanatomy of *Gryposuchus neogaeus* (Crocodylia, Gavialoidea): a first integral description of the braincase and endocranial morphological variation in extinct and extant gavialoids. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, p. 1 – 12.
- Bonaparte, J.F.** 1967. Dos nuevos “faunas” de reptiles triásicos de Argentina. *Gondwana Stratigraphy*. I.U.G.S. Symposium, Paris: UNESCO, p. 283 – 306.
- Bonaparte, J.F.** 1971. Los Tetrápodos del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, Argentina. (Triásico Superior). I Parte. *Opera Lilloana* XXII. Universidad Nacional de Tucumán, Fundación Miguel Lillo. Tucumán, Argentina, 183 p.
- Bonaparte, J.F.** 1991. Los vertebrados fósiles de la Formación Río Colorado, de la ciudad de Neuquén y cercanía, Cretácico Superior, Argentina. *Revista del Museo Argentina de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”* 4 (3): 1 – 123.
- Bonaparte, J.F.** 1996. Cretaceous tetrapods of Argentina. En: Pfiel, F. y Arratia, G. (Editores). *Contributions of southern South America to Vertebrate Paleontology*. Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, Geologie und Paläontologie 30, p. 73 – 130.
- Bond, M.** 1998. Santiago Roth. *Revista MUSEO*, Fundación Museo de La Plata, (13): 33 – 37.

- Brochu, C.A.** 1997. A review of “*Leidyosuchus*” (Crocodyliformes, Eusuchia) from the Cretaceous through Eocene of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17 (4): 679 – 697.
- Brochu, C.A.** 1999. Phylogenetics, taxonomy, and historical biogeography of Alligatoroidea. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir 6, Journal of Vertebrate Paleontology* 19 (2): 9 – 100.
- Brochu, C.A.** 2000. Phylogenetic relationships and divergence timing of *Crocodylus* based on morphology and the fossil record. *Copeia* 3: 657 – 673. Doi: 10.1643/0045-8511(2000)[0657:PRADTO]2.0.CO;2
- Brochu, C.A.** 2001. Crocodylian snouts in space and time: phylogenetic approaches toward adaptive radiation. *Integrative and Comparative Biology* 41 (3): 564 -587.
- Brochu, C.A.** 2003. Phylogenetic approaches toward crocodylian history. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 31 (1): 357 – 397. Doi: 10.1146/annurev.earth.31.100901.141308
- Brochu, C.A.** 2004a. Alligatorinae phylogeny and the status of *Allognathosuchus* Mook, 1921. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24 (4): 857 – 873.
- Brochu, C.A.** 2004b. A new Late Cretaceous gavialoid crocodylian from Eastern North America and the phylogenetic relationships of thoracosaurids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24 (3): 610 – 633.
- Brochu, C.A.** 2013. Phylogenetic relationships of Palaeogene ziphodont eusuchians and the status of *Pristichampsus* Gervais, 1853. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 103: 1 – 30.
- Brochu, C.A., Bouaré, M.L., Sissoko, F., Roberts, E.M. y O’Leary, M.A.** 2002. A dyrosaurid crocodyliform braincase from Mali. *Journal of Paleontology* 76 (6): 1060 – 1071.
- Brochu, C.A., Wagner, J.R., Jouve, S., Sumrall, C.D. y Densmore, L.D.** 2009. A correction corrected: consensus over the meaning of Crocodylia and why it matters. *Systematic Biology* 58 (5): 537 – 543. Doi: 10.1093/sysbio/syp053
- Bronzati, M., Montefeltro, F.C. y Langer, M.C.** 2015. Diversification events and the effects of mass extinctions on Crocodyliformes evolutionary history. *Royal Society Open Science* 2: 140385. Doi: 10.1098/rsos.140385
- Brown, B.** 1933. An ancestral crocodile. *American Museum Novitates* 638, 4 p.
- Bruhl, C.B.** 1862. Das Skelet der Krokodilinen: dargestellt in zwanzig Tafeln zur Erleichterung des Selbststudiums, sammtlich nach der Natur gezeichnet, in Zink gestochen und erläutert. Wien: W. Braumüller, 100 p. Doi: 10.5962/bhl.title.60109
- Brusatte, S.L., Muir, A., Young, M.T., Walsh, S., Steel, L. y Witmer, L.M.** 2016. The braincase and neurosensory anatomy of an Early Jurassic marine Crocodylomorph: implications for crocodylian sinus evolution and sensory transitions. *The Anatomical Record*. Doi: 10.1002/ar.23462
- Buchholtz, E.A. y Seyfarth, E.A.** 1999. The gospel of the fossil brain: Tilly Edinger and the science of paleoneurology. *Brain Research Bulletin* 48 (4): 351 – 361.
- Buchholtz, E.A. y Seyfarth, E.A.** 2001. The study of “fossil brains”: Tilly Edinger (1897 – 1967) and the beginnings of paleoneurology. *BioScience* 51 (8): 674 – 682.
- Buckley, G.A. y Brochu, C.A.** 1999. An enigmatic new crocodile from the Upper Cretaceous of Madagascar. *Special Papers in Palaeontology* 60: 149 – 175.
- Buckley, G.A., Brochu, C.A., Krause, D.W. y Pol, D.** 2000. A pug-nosed crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature* 405: 941 – 944.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Buffetaut, E.** 1974. *Trematochampsia taqueti*, un crocodilien nouveau du Sénonien inférieur du Niger. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 279 (Serie D): 1749 – 1752.
- Buffetaut, E.** 1976a. Ostéologie et affinités de *Trematochampsia taqueti* (Crocodylia, Mesosuchia) du Sénonien Inférieur d'in Beceten (République du Niger). *Géobios* 9 (2): 143 – 198.
- Buffetaut, E.** 1976b. Der land-krokodilier *Libycosuchus* Stromer und die familie Libycosuchidae (Crocodylia, Mesosuchia) aus der Kreide Afrikas. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung fuer Palaeontologie und Historische Geologie* 16: 17 – 28.
- Buffetaut, E.** 1979. *Sokotosuchus ianwilsoni* and the evolution of the dyrosaurid crocodilians. *The Nigerian Field Monograph* 1: 31 – 41.
- Buffetaut, E.** 1980. Historie biogéographique des Sebecosuchia (Crocodylia, Mesosuchia): un essai d'interprétation. *Annales de Paleontologie (Vertébrés)* 66 (1): 1 – 18.
- Buffetaut, E.** 1981. Die biogeographische Geschichte der Krokodilier, mit Beschreibung einer neuen Art, *Araripesuchus wegeneri*. *Sonderdruck Geologischen Rundschau* 70: 611 – 624.
- Buffetaut, E.** 1982. Radiation évolutive, paléoécologie et biogéographie des crocodiliens mésosuchiens. *Mémoires de la Société Géologique de France* (Nouvelle Série). Mémoire N° 142. Paris, Francia, 82 p.
- Buffetaut, E.** 1994. A new crocodilian from the Cretaceous of southern Morocco. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 319 (Serie II): 1563 – 1568.
- Buffetaut, E. y Taquet, P.** 1979a. Un nouveau crocodilien mésosuchien dans le Campanien de Madagascar: *Trematochampsia oblita*, n. sp. *Bulletin de la Société Géologique de France* 2: 183 – 188.
- Buffetaut, E. y Taquet, P.** 1979b. An early Cretaceous terrestrial crocodilian and the opening of the South Atlantic. *Nature* 280: 486 – 487.
- Busbey III, A.B.** 1995. The structural consequences of skull flattening in crocodilians. En: Thomson J.J. (Editor), *Functional morphology in vertebrate paleontology*. Cambridge University Press. p. 173 – 192.
- Busbey III, A.B. y Gow, C.** 1984. A new protosuchian crocodile from the Upper Triassic Elliot Formation of South Africa. *Palaeontologia Africana* 25: 127 – 149.
- Buscalioni, A.D. y Sanz, J.L.** 1988. Phylogenetic relationships of the Atoposauridae (Archosauria, Crocodylomorpha). *Historical Biology* 1 (3): 233 – 250.
- Buscalioni, A.D. y Sanz, J.L.** 1990. The small crocodile *Bernissartia fagesii* from the Lower Cretaceous of Galve (Teruel, Spain). *Bulletin de L'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 60: 129 – 150.
- Buscalioni, A.D., Pérez-Moreno, B.P. y Sanz, J.L.** 2003. Pattern of biotic replacement in modern crocodiles during the Late Cretaceous. *Coloquios de Paleontología, Vol Ext. 1*: 77 – 93.
- Caldwell, M.W. y Albino, A.M.** 2001. Palaeoenvironment and palaeoecology of three Cretaceous snakes: *Pachyophis*, *Pachyrhachis*, and *Dinilysia*. *Acta Paleontologica Polonica* 46 (2): 203 – 218.
- Calvo, J.O.** 1991. Huellas de Dinosaurios en la Formación Río Limay (Albiano – Cenomaniano), Picún Leufú, provincia del Neuquén, Argentina (Ornithischia – Saurischia – Sauropoda – Theropoda). *Ameghiniana* 28: 241 – 258.
- Calvo, J.O.** 1999. Dinosaurs and other vertebrates of the Lake Ezequiel Ramos Mexia area, Neuquén – Patagonia, Argentina. En: Tomida, Y., Rich, T.H. y Vickers-Rich, P. (Editores), *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium*, National Science Museum Monographs, Tokyo, 15: 13 – 45.
- Calvo, J.O. y Porfiri, J.D.** 2010. New material of peirosaurids from Neuquén, Patagonia: its age. *Brazilian Geographical Journal* 1: 50 – 64.

- Calvo, J.O., Porfiri, J.D., González-Riga, B.J. y Kellner, A.W.A.** 2007. A new Cretaceous terrestrial ecosystem from Gondwana with the description of a new sauropod dinosaur. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 79 (3): 529 – 541.
- Calvo, J.O., Porfiri, J.D., Pol, D., González-Riga, B.J., de la Fuente, M. y Rougier, G.W.** 2011. Vertebrados continentales mesozoicos. *Relatorio del XVIII Congreso Geológico Argentino*, Neuquén, p. 539 – 556.
- Campos, D.A., Suarez, J.M., Riff, D. y Kellner, A.W.A.** 2001. Short note on a new Baurusuchidae (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Geologia* 57: 1 – 7.
- Campos, D.A., Oliveira, G.R., Figueiredo, R.G., Riff, D., Azevedo, S.A.K., Carvalho, L.B., y Kellner, A.W.A.** 2011. On a new peirosaurid crocodyliform from the Upper Cretaceous, Bauru Group, southeastern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83 (1): 317 – 327.
- Candeiro, C.R., y Martinelli, A.G.** 2006. A review of paleogeographical and chronostratigraphical distribution of mesoeucrocodylian species from the upper Cretaceous beds from the Bauru (Brazil) and Neuquén (Argentina) groups, Southern South America. *Journal of South America earth Sciences* 22: 116 – 129.
- Candia Halupczok, D.J., Sánchez, M.L., Veiga, G.D. y Apesteguía, S.** 2017. Dinosaur tracks in the Kokorkom Desert, Candeleros Formation (Cenomanian, Upper Cretaceous), Patagonia Argentina: Implications for deformation structures in dune fields. *Cretaceous Research* 83: 194 – 206. Doi: 10.1016/j.cretres.2017.10.017.
- Carignano, A.P., Pol, D., Apesteguía, S. y Novas, F.E.** 2002. La diversidad de cocodrilos de La Buitrera (Formación Candeleros), provincia de Río Negro. *Ameghiniana* 39 (4): 7R, Suplemento Resúmenes.
- Carr, C.E. y Code, R.A.** 2000. The central auditory system of reptiles and birds. En: Dooling, R.J., Fay, R.R. y Popper, A.N. (Editores), *Comparative hearing: birds and reptiles*, Springer, New York, Volume 13: 197 – 248.
- Carvalho, I.S. y Bertini, R.J.** 1998. Paleoenvironments of the Brazilian Cretaceous notosuchians. *Crocodylian Biology and Evolution Conference*, University of Queensland, Programme and abstracts, p. 19.
- Carvalho, I.S. y Bertini, R.J.** 1999. *Mariliasuchus*: um novo Crocodylomorpha (Notosuchia) do Cretáceo da Bacia Bauru, Brasil. *Geologia Colombiana* 24: 83 – 105.
- Carvalho, I.S. y Bertini, R.J.** 2000. Contexto geológico dos notossúquios (Crocodylomorpha) cretácicos do Brasil. *Geologia Colombiana* 25: 163 – 184.
- Carvalho, I.S., Ribeiro, L.C.B. y Avilla, L.S.** 2004. *Uberabasuchus terrificus* sp. nov., a new Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Upper Cretaceous), Brazil. *Gondwana Research* 7 (4): 975 – 1002.
- Carvalho, I.S., Arruda Campos, A.C. y Nobre, P.H.** 2005. *Baurusuchus salgadoensis*, a new Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Cretaceous), Brazil. *Gondwana Research* 8 (1): 11 – 30.
- Carvalho, I.S., Vasconcellos, F.M. y Tavares, S.A.S.** 2007. *Montealtosuchus arrudacamposi*, a new peirosaurid crocodile (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous Adamantina Formation of Brazil. *Zootaxa* 1607: 35 – 46.
- Carvalho, I.S., Gasparini, Z., Salgado, L., Vasconcellos, F.M. y Marinho, T.S.** 2010. Climate's role in the distribution of the Cretaceous terrestrial Crocodyliformes throughout Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 297: 252 – 262.
- Carvalho, I.S., Teixeira, V.P.A., Ferraz, M.L.F., Ribeiro, L.C.B., Martinelli, A.G., Neto, F.M., Sertich, J.J.W., Cunha, G.C., Cunha, I.C. y Ferrz, P.F.** 2011. *Campinasuchus dinizi* gen. et sp. nov., a new Late Cretaceous baurusuchid (Crocodyliformes) from the Bauru Basin, Brazil. *Zootaxa* 2871: 19 – 42.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Casadío**, S. y Montagna, A.O. 2015. Estratigrafía de la Cuenca Neuquina. En: Ponce, J.J., Montagna, A.O. y Carmona, N. (Editores), *Geología de la Cuenca Neuquina y sus sistemas petroleros: una mirada integradora desde los afloramientos al subsuelo*. Fundación YPF – Universidad Nacional de Río Negro, p. 8 – 21.
- Case**, E.C. 1921. On an endocranial cast from a reptile, *Desmatosuchus spurensis*, from the Upper Triassic of Western Texas. *Journal Comparative Neurology* 33 (2): 132 – 147. Doi: 10.1002/cne.900330203
- Chapman**, H.C. 1894. Homologies of the alisphenoid and petromastoid bones in Vertebrates. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 46: 32 – 52.
- Chiasson**, R.B. 1962. *Laboratory anatomy of the alligator*. W.M.C. Brown Company Publishers. Dubuque, Iowa, 56 p.
- Clack**, J.A. 1997. The evolution of tetrapod ears and the fossil record. *Brain, Behavior and Evolution*. 50: 198 – 212.
- Clack**, J.A., Fay, R.R. y Popper, A.N. 2016. *Evolution of the Vertebrate Ear: evidence from the fossil record*. Springer Handbook of Auditory Research Vol. 59, 366 p.
- Clarac**, F. y Quilhac, A. 2019. The crocodylian skull and osteoderms: a functional exaptation to ectothermy? *Zoology*. Doi: 10.1016/j.zool.2018.12.001
- Clarac**, F., de Buffrénil, V., Brochu, C. y Cubo, J. 2017a. The evolution of bone ornamentation in Pseudosuchia: morphological constraints versus ecological adaptation. *Biological Journal of the Linnean Society* 121: 395 – 408.
- Clarac**, F., de Buffrénil, V., Cubo, J. y Quilhac, A. 2017b. Vascularization in ornamented osteoderms: physiological implications in ectothermy and amphibious lifestyle in the Crocodylomorphs? *The Anatomical Record*. Doi: 10.1002/ar.23695
- Clark**, J.M. 1986. [*Phylogenetic relationships of the crocodylomorph archosaurs*. University of Chicago, Tesis, 556 p.]
- Clark**, J.M. 1994. Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. En: Fraser, N.C. y Sues, H.D. (Editores), *In the shadow of the dinosaurs: early Mesozoic tetrapods*, Cambridge University Press, p. 84 – 97.
- Clark**, J.M. 2011. A new shartegosuchid crocodyliform from the upper Jurassic Morrison Formation of western Colorado. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: S152 – S172.
- Clark**, J.M. y Norell, M.A. 1992. The early Cretaceous crocodylomorph *Hylaeochampsia vectiana* from the Wealden of the Isle of Wight. *American Museum Novitates* 3032, 19 p.
- Clark**, J.M., Welman, J., Gauthier, J.A. y Parrish, J.M. 1993. The laterosphenoid bone of early archosauriforms. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13 (1): 48 – 57.
- Cleuren**, J., y De Vree, F. 2000. Feeding in crocodylians. En: Schwenk, K. (Editor), *Feeding: Form, Function, and Evolution in Tetrapod Vertebrate*, Academic Press, San Diego, California, p. 337 – 358.
- Cobb**, S. 1959. A note on the size of the avian olfactory bulb. *Epilepsia* 1 (1 – 5): 394 – 402.
- Coelho**, A.F. do Amaral, Calvo, J.O., Porfiri, J.D. y Santos, D.D. 2011. Diferencias ontogenéticas en cráneos de *Notosuchus terrestris*, Notosuchidae, Crocodylomorpha, Cretácico de Argentina. *XVIII Congreso Geológico Argentino*, Neuquén, Argentina.
- Colbert**, E.H. 1946a. The Eustachian Tubes in the Crocodylia. *Copeia* (1): 12 – 14.
- Colbert**, E.H. 1946b. *Sebecus*, representative of a peculiar suborder of fossil Crocodylia from Patagonia. *Bulletin American Museum Natural History* 87 (4): 217 – 280.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Colbert**, E.H. y Mook, C.C. 1951. The ancestral crocodylian *Protosuchus*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 97 (3): 149 – 182.
- Colbert**, E.H. y Ostrom, J.H. 1958. Dinosaur stapes. *American Museum Novitates* 1900, 20 p.
- Cong**, L. 1998. *The gross anatomy of Alligator sinensis Fauvel*. China Science and Technology Press, Beijing, 388 p.
- Corfield**, J.R., Price, K., Iwaniuk, A.N., Gutiérrez-Ibáñez, C., Birkhead, T. y Wylie, D.R. 2015. Diversity in olfactory bulb size in birds reflects allometry, ecology, and phylogeny. *Frontiers in Neuroanatomy* 9 (102): 1 – 17. Doi: 10.3389/fnana.2015.00102
- Coria**, R.A., Currie, P.J., Eberth, D., Garrido, A. y Koppelhus, E. 2001. Nuevos vertebrados fósiles del Cretácico Superior de Neuquén. *Ameghiniana* 38 (4): 6, Suplemento Resúmenes.
- Cotts**, L., Pinheiro, A.E.P., Marinho, T.S., Carvalho, I.S. y Dario, F. 2017. Postcranial skeleton of *Campinasuchus dinizi* (Crocodyliformes, Baurusuchidae) from the Upper Cretaceous of Brazil, with comments on the ontogeny and ecomorphology of the species. *Cretaceous Research* 70: 163 – 188. Doi: 10.1016/j.cretres.2016.11.003
- Cox**, P.G. y Jeffery, N. 2010. Semicircular canals and agility: the influence of size and shape measures. *Journal of Anatomy*. Doi: 10.1111/j.1469-7580.2009.01172.x
- Crompton**, A.W. y Smith, K.K. 1980. A new genus and species of crocodylian from the Kayenta Formation (Late Triassic?) of Northern Arizona. En: Jacobs, L. (Editor). *Aspects of Vertebrate History, Essays in Honor of E.H. Colbert*. Museum of Northern Arizona Press, p. 193 – 217.
- Crush**, P.J. 1984. A Late Upper Triassic sphenosuchid crocodylian from Wales. *Palaeontology* 27 (1): 131 – 157.
- Currie**, P.J. y Zhao, X.-J. 1993. A new troodontid (Dinosauria, Theropoda) braincase from the Dinosaur Park Formation (Campanian) of Alberta. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30 (10): 2231 – 2247. Doi: 10.1139/e93-194
- Dal Sasso**, C., Pasini, G., Fleury, G. y Maganuco, S. 2017. *Razanandrongobe sakalavae*, a gigantic mesoeucrocodylian from the Middle Jurassic of Madagascar, is the oldest known notosuchian. *PeerJ* 5:e3481. Doi: 10.7717/peerj.3481
- Danieli**, J.C., Carbone, O., Franchini, M., Garrido, A., Gingsins, M. y Leanza, H.A. 2011. Sitios de interés geológico. *Relatorio del XVIII Congreso Geológico Argentino*, Neuquén, p. 881 – 893.
- Daudin**, F.M. 1802. *Histoire Naturelle, Générale et Particulière des Reptiles*, Volumen 2. F. Dufart, Paris, 452 p.
- De Buffrénil**, V., Clarac, F., Fau, M., Martin, S., Martin, B., Pellé, E. y Laurin, M. 2015. Differentiation and growth of bone ornamentation in vertebrates: a comparative histological study among the Crocodylomorpha. *Journal of Morphology* 276: 425 – 445.
- De Iuliis**, G. 2011. *The Dissection of Vertebrate: a laboratory manual*. Second Edition. Academic Press, 338 p.
- De Queiroz**, K. y Gauthier, J. 1992. Phylogenetic taxonomy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 449 – 480.
- Desojo**, J.B. y Ezcurra, M.E. 2016. Triassic pseudosuchian archosaurs of South America. En: Agnolin, F., Lio, G., Brissón Egli, F., Chimento, N.R. y Novas, F. (Editores). *Historia evolutiva y paleobiogeográfica de los vertebrados de América del Sur*. Contribuciones del MACN, Número 6: 57 – 66.
- Dolgopol de Saez**, M. 1957. Crocodyloideos fósiles argentinos – Un nuevo crocodilo del Mesozoico argentino. *Ameghiniana* 1 (1 y 2): 48 – 50.

- Dollo**, L. 1914. Sur la découverte de Téléosauriens tertiaires au Congo. *Bulletin de la Classe des Sciences de l'Académie Royale de Belgique*, p. 288 – 298.
- Donkelaar**, H.J. y Bangma, G.C. 1992. The cerebellum. En: Gans, C. y Ulinski, S. (Editores), *Biology of the Reptilia*, Volume 17, Neurology C, Sensorimotor Integration, Chapter 7, University of Chicago Press, p. 496 – 586.
- Donkelaar**, H.J. y Nieuwenhuys, R. 1979. The brainstem. En: Gans, C., Northcutt, R.G. y Uliski, P. (Editor), *Biology of the Reptilia*, Volume 10, Neurology B, Chapter 4, University of Chicago Press, p. 133 – 200.
- Dooling**, R.J., Lohr, B. y Dent, M.L. 2000. Hearing in birds and reptiles. En: Dooling, R.J., Fay, R.R. y Popper, A.N. (Editores), *Comparative hearing: birds and reptiles*, Springer, New York, Volume 13: 308 – 359.
- Dufeau**, D.L. y Witmer, L.M. 2007. Ontogeny and phylogeny of the tympanic pneumatic system of crocodyliform archosaurs. *Journal of Morphology* 268: 12.
- Dufeau**, D.L. 2011. [The evolution of cranial pneumaticity in Archosauria: patterns of paratympanic sinus development. Ohio University, Tesis, 174 p.]
- Dufeau**, D.L., y Witmer, L.M. 2015. Ontogeny of the Middle-Ear Air-Sinus System in *Alligator mississippiensis* (Archosauria: Crocodylia). *PLoS ONE* 10 (9): e0137060. Doi:10.1371/journal.pone.0137060
- Duméril**, A.M.C. y Bibron, G. 1836. *Erpétologie Générale ou Histoire Naturelle Complète des Reptiles*. Volume 3, Paris, Francia, 517 p.
- Edinger**, T. 1938. Über Steinkerne von Hirn-und Ohr-Höhlen der Mesosuchier *Goniopholis* und *Pholidosaurus* aus dem Bückeberger Wealden. *Acta Zoologica* 19: 467 – 505.
- Edinger**, T. 1942. The pituitary body in giant animals fossil and living: a survey and a suggestion. *The Quarterly Review of Biology* 17 (1): 31 – 45.
- Edinger**, T. 1966. Paleoneurology versus comparative brain anatomy. *Confinia Neurologica Separatum* 9: 5 – 24.
- Ekdale**, E.G. 2016. Form and function of the mammalian inner ear. *Journal of Anatomy* 228: 324 – 337. Doi: 10.1111/joa.12308
- Endres**, F.N. y Apesteguía, S. 2013. Un primer vistazo al endocráneo y estructuras asociadas de *Araripesuchus buitreraensis* Pol y Apesteguía, 2005 (Crocodyliformes). XXVII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, La Rioja.
- Erickson**, B.R. 1976. Osteology of the early eusuchian crocodile *Leidyosuchus formidabilis*, sp. nov. *Monograph of the Science Museum of Minnesota*, Paleontology 2, 61 p.
- Eudes-Deslongchamps**, J.A. 1863. Mémoires sur les Téléosauriens de l'Époque Jurassique du Département du Calvados. Premier Mémoire contenant l'exposé des caracteres généraux des Téléosauriens comparés a ceux des crocodiliens et la description particulière des espèces du Lias Supérieur. Hardel, Caen 138 p.
- Evans**, D.C. 2005. New evidence on brain–endocranial cavity relationships in ornithischian dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica* 50 (3): 617 – 622.
- Farris**, J. 1983. The Logical Basis of Phylogenetic Analysis. En: Platnick, N.I. y Funk, V.A. (Editores), *Advances in Cladistics II*, Columbia University Press, p. 7 – 36.
- Fernández**, M.S., Archuby, F., Talevi, M. y Ebner, R. 2005. Ichthyosaurian eyes: paleobiological information content in the sclerotic ring of *Caypullisaurus* (Ichthyosauria, Ophthalmosauria). *Journal of Vertebrate Paleontology* 25 (29): 330 – 337.

- Fernández, M.** y Gasparini, Z. 2008. Salt glands in the Jurassic metriorhynchid *Geosaurus*: implications for the evolution of osmoregulation in Mesozoic marine crocodyliforms. *Naturwissenschaften* 95: 79 – 84.
- Fernández, M.** y Herrera, Y. 2009. Paranasal sinus system of *Geosaurus araucanensis* and the homology of the antorbital fenestra of metriorhynchids (Thalattosuchia: Crocodylomorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology* 29 (3): 702 – 714.
- Fernández, M.,** Paulina Carabajal, A., Gasparini, Z. y Chong Díaz, G. 2011. A metriorhynchid crocodyliform braincase from northern Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32 (2): 369 – 377.
- Fernández-Dumont, M.L.,** Bona, P., Barrios, F., Paulina-Carabajal, A. y Apesteguía, S. 2017a. Estudio preliminar del endocast de un ejemplar de *Araripesuchus* (Crocodyliformes, Uruguaysuchidae): aportes al conocimiento de la neuroanatomía de los notosuchios. *Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina*, San Luís.
- Fernández-Dumont, M.L.,** Bona, P., Barrios, F., Paulina-Carabajal, A. y Apesteguía, S. 2017b. Anatomía endocraneana de *Araripesuchus* sp. (Crocodyliformes, Notosuchia) del Cretácico tardío de la Cuenca Neuquina. *1° Reunión de Paleovertebrados de la Cuenca Neuquina*, Rincón de los Sauces, Neuquén.
- Fernández-Dumont, M.L.,** Bona, P., Pol, D. y Apesteguía, S. 2020. New anatomical information on *Araripesuchus buitreaensis* with implications for the systematics of Uruguaysuchidae (Crocodyliformes, Notosuchia). *Cretaceous Research*. Doi: 10.1016/j.cretres.2020.104494
- Ferreira-Cardoso, S.,** Araújo, R., Martins, N.E., Martins, G.G., Walsh, S., Martins, R.M.S., Kardjilov, N., Manke, I., Hilger, A. y Castanhinha, R. 2017. Floccular fossa size is not a reliable proxy of ecology and behaviour in vertebrates. *Scientific Reports* 7: 2005. Doi: 10.1038/s41598-017-019841-0
- Filippi, L.S.,** Cerda, I.A. y Garrido, A.C. 2013. Morfología e histología de osteodermos de un Peirosauridae de la Cuenca Neuquina. *Ameghiniana* 50 (1): 3 – 13.
- Filippi, L.S.,** Barrios, F. y Garrido, A.C. 2018. A new peirosaurid from the Bajo de la Carpa Formation (Upper Cretaceous, Santonian) of Cerro Overo, Neuquén, Argentina. *Cretaceous Research* 83: 75 – 83. Doi: 10.1016/j.cretres.2017.10.021
- Fiorelli, L.E.** 2010. Predation bite-marks on a peirosaurid crocodyliform from the Upper Cretaceous of Neuquén Province, Argentina. *Ameghiniana* 47 (3): 387 – 400.
- Fiorelli, L.E.** y Calvo, J.O. 2007. The first “protosuchian” (Archosauria: Crocodyliformes) from the Cretaceous (Santonian) of Gondwana. *Arquivos do Museu Nacional*, Rio de Janeiro 65 (4): 417 – 459.
- Fiorelli, L.E.** y Calvo, J.O. 2008. New remains of *Notosuchus terrestris* Woodward, 1896 (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from Late Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional*, Rio de Janeiro 66 (1): 83 – 124.
- Fiorelli, L.E.,** Amelotti Bonaparte, I., Juárez Valieri, R.D. y Salinas, G.C. 2006. Relaciones paleoecológicas en Norpatagonia hace 80 millones de años: el caso de *Notosuchus terrestris* Woodward. *Ameghiniana* 43 (4): 39, Suplemento Resúmenes.
- Fiorelli, L.E.,** Leardi, J.M., Hechenleitner, E.M., Pol, D., Basilici, G. y Grellet-Tinner, G. 2016. A new Late Cretaceous crocodyliform from the western margin of Gondwana (La Rioja Province, Argentina). *Cretaceous Research* 60: 194 – 209. Doi: 10.1016/j.cretres.2015.12.003
- Fonseca, P.H.M.,** Martinelli, A.G., Marinho, T.S., Ribeiro, L.C.B., Schultz, C.L. y Soares, M.B. Morphology of the endocranial cavities of *Campinasuchus dinizi* (Crocodyliformes: Baurusuchidae) from the Upper Cretaceous of Brazil. *Geobios* 58: 1 – 16. Doi: 10.1016/j.geobios.2019.11.001
- Fortier, D.C.** y Schultz, C.L. 2009. A new neosuchian crocodylomorph (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Early Cretaceous of North-East Brazil. *Palaeontology* 52 (5): 991 – 1007.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Fraas**, E. 1902. Die Meer-Crocodilier (Thalattosuchia) des oberen Jura unter specieller Berücksichtigung von *Dacosaurus* und *Geosaurus*. *Paleontographica* 49: 1 – 72.
- Franzosa**, J. 2001. Constructing digital endocasts of theropods using a high-resolution X-ray computed tomography scanner. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21: 51A.
- Franzosa**, J. 2004. [*Evolution of the brain in Theropoda (Dinosauria)*. University of Texas, Tesis, 357 p.]
- Garamszegi**, L.Z., Møller, A.P. y Erritzøe, J. 2002. Coevolving avian eye size and brain size in relation to prey capture and nocturnality. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269: 961 – 967. Doi: 10.1098/rspb.2002.1967
- Garrido**, A.C. 2000. [*Estudio Estratigráfico y reconstrucción paleoambiental de las secuencias fosilíferas continentales del Cretácico Superior en las inmediaciones de Plaza Huincul, provincia del Neuquén*. Universidad Nacional de Córdoba, Tesis, 133 p.].
- Garrido**, A.C. 2010a. Estratigrafía del Grupo Neuquén, Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Argentina): nueva propuesta de ordenamiento litoestratigráfico. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 12 (2): 121 – 177.
- Garrido**, A.C. 2010b. Paleoenvironment of the Auca Mahuevo and Los Barreales sauropod nesting-sites (Late Cretaceous, Neuquén Province, Argentina). *Ameghiniana* 47 (1): 99 – 106.
- Garrido**, A.C. 2011. El Grupo Neuquén (Cretácico Tardío) en la Cuenca Neuquina. *Relatorio del XVIII Congreso Geológico Argentino*, Neuquén, p. 231 – 244.
- Gasparini**, Z.B. 1971. Los Notosuchia del Cretácico de América del Sur como un Nuevo Infraorden de los Mesosuchia (Crocodylia). *Ameghiniana* 8 (1): 83 – 103.
- Gasparini**, Z.B. 1972. Los Sebecosuchia (Crocodylia) del territorio argentino. Consideraciones sobre su “status” taxonómico. *Ameghiniana* 9 (1): 23 – 34.
- Gasparini**, Z.B. 1981. Los Crocodylia fósiles de la Argentina. *Ameghiniana* 18 (3 – 4): 177 – 205.
- Gasparini**, Z.B. 1982. Una nueva familia de cocodrilos zifodontes cretácicos de América del Sur. *V Congreso Latinoamericano de Geología*, Buenos Aires, Actas 4: 317 – 329.
- Gasparini**, Z.B. 1984. New Tertiary Sebecosuchia (Crocodylia: Mesosuchia) from Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 4 (1): 85 – 95.
- Gasparini**, Z.B. 1996. Biogeographic evolution of the South American crocodylians. En: Pfeil, F. y Arratia, G. (Editores). *Contributions of southern South America to Vertebrate Paleontology*. Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, Geologie und Paläontologie 30, p. 159 – 184.
- Gasparini**, Z.B. y Dellapé, D. 1976. Un nuevo cocodrilo marino (Thalattosuchia, Metriorhynchidae) de la Formación Vaca Muerta (Jurásico, Tithoniano) de la provincia de Neuquén (República Argentina). *I Congreso Geológico Chileno*, Santiago, 21 p.
- Gasparini**, Z.B., Chiappe, L.M. y Fernandez, M. 1991. A new Senonian peirosaurid (Crocodylomorpha) from Argentina and a synopsis of the South America Cretaceous crocodylian. *Journal of Vertebrate Paleontology* 11 (3): 316 – 333.
- Gasparini**, Z.B., Fernández, M. y Powell, J. 1993. New Tertiary sebecosuchians (Crocodylomorpha) from South America: phylogenetic implications. *Historical Biology* 7: 1 – 19.
- Gasparini**, Z.B., Paulina-Carabajal, A. y Chong, G. 2008. Un nuevo espécimen de cocodrilo marino del Jurásico Medio del norte de Chile: revalidación de *Metriorhynchus westermanni* (Crocodyliformes: Metriorhynchidae). *Revista Geológica de Chile* 35 (2): 335 – 346.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Gavrilov, K.** 1959. *Curso de anatomía y fisiología comparadas*. Capítulo IV: Esqueleto. Universidad Nacional del Tucumán. p. 223 – 302.
- George, I.D.** y Holliday, C.M. 2013. Trigeminal nerve morphology in *Alligator mississippiensis* and its significance for crocodyliform facial sensation and evolution. *The Anatomical Record* 296 (4):670 – 80. Doi: 10.1002/ar.22666
- Georgi, J.A.** 2008. [*Semicircular canal morphology as evidence of locomotor environment in amniotes*. Stony Brook University, Tesis, 235 p.]
- Georgi, J.A., Sipla, J.S.** y Forster, C.A. 2013. Turning semicircular canal function on its head: dinosaurs and a novel vestibular analysis. *PLoS ONE* 8 (3): e58517. Doi: 10.1371/journal.pone.0058517
- Georig, J.A.** y Sipla, J.S. 2008. Comparative and functional anatomy of balance in aquatic reptiles and birds. En: Thewissen, J.G.M. y Nummela, S. (Editores), *Sensory evolution on the threshold – adaptations in secondarily aquatic vertebrates*, University of California Press, p. 233 – 256.
- Giachino, A.** y Gurovich, Y. 2001. Homenaje al Dr. Santiago Roth a 150 años de su natalicio. *Agora Philosophica: Revista Marplatense de Filosofía* 2: 81 – 96.
- Girons, H.S.** 1970. The Pituitary Gland. En: Gans, C. y Parsons, T.S. (Editores.), *Biology of the Reptilia*, Morphology C, Volume 3, Chapter 5, Academic Press, p. 135 – 199.
- Gittleman, J.L.** 1991. Carnivore olfactory bulb size: allometry, phylogeny and ecology. *Journal of Zoology* 225: 253 – 272.
- Gleich, O.** y Manley, G.A. 2000. The Hearing Organ of Birds and Crocodylia. En: Dooling, R.J. y Fay, R.R. (Editores), *Comparative Hearing: Birds and Reptiles*. Springer Handbook of Auditory Research, Volume 13, p. 70 – 138.
- Gleich, O., Fischer, F.P., Köppl, C.** y Manley, G.A. 2004. Hearing organ evolution and specialization: archosaurs. En: Manley, G.A., Popper, A.N. y Fay, R.R. (Editores), *Evolution of the vertebrate auditory system*. Springe Handbook of Auditory Research, Chapter 8, p. 224 – 255.
- Gleich, O., Dooling, R.J.** y Manley, G.A. 2005. Audiogram, body mass, and basilar papilla length: correlations in bird and predictions for extinct archosaurs. *Naturwissenschaften* 92: 595 – 598. Doi: 10.1007/s00114-005-0050-5
- Gmelin, J.F.** 1789. Tomo I. Pars III. En: Beer, (Editor), *Caroli a Linné, Systema Naturae*. Leipzig, Germany, p. 1033 – 1516.
- Godoy, P.L., Montefeltro, F.C., Norell, M.A.** y Langer, M.C. 2014. An additional baurusuchid from the Cretaceous of Brazil with evidence of interspecific predation among Crocodyliformes. *PLoS ONE* 9 (5): e97138. Doi: 10.1371/journal.pone.0097138
- Godoy, P.L., Bronzati, M., Eltink, E., Marsola, J.C.A., Cidade, G.M., Langer, M.C.** y Montefeltro, F.C. 2016. Postcranial anatomy of *Pissarrachampsia sera* (Crocodyliformes, Baurusuchidae) from the Late Cretaceous of Brazil: insights on lifestyle and phylogenetic significance. *PeerJ* 4:e2075. Doi: 10.7717/peerj.2075
- Goldby, F.** y Gamble, H.J. 1957. The reptilian cerebral hemispheres. *Biological Reviews* 32 (4): 383 – 420.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S.** y Nixon, K. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 27: 774 – 786.
- Goloboff, P.A.** y Catalano, S.A. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*. Doi: 10.1111/cla.12160.
- Gomani, E.M.** 1997. A crocodyliform from the Early Cretaceous dinosaur beds, northern Malawi. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17 (2): 280 – 294.

- Goodrich**, E.S. 1930. *Studies on the structure & development of Vertebrates*. MacMillan and Co., Limited St. Martin's Street, London, 882 p.
- Gow**, C.E. 2000. The skull of *Protosuchus haughtoni*, an Early Jurassic crocodyliform from southern Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20 (1): 49 – 56.
- Gower**, D.J. y Weber, E. 1998. The braincase of *Euparkeria*, and the evolutionary relationships of birds and crocodylians. *Biological Reviews* 73 (4): 367 – 411. Doi: 10.1111/j.1469-185X.1998.tb00177.x
- Gregory**, W.K. y Kingsley Noble, G. 1924. The origin of the mammalian alisphenoid bone. *Journal of Morphology and Physiology* 39: 435 – 463.
- Grigg**, G. y Gans, C. 1993. Morphology and physiology of the Crocodylia. *Fauna of Australia*, Amphibia and Reptilia, Volume 2A, Australian Government Publishing Service, Canberra, p. 326 – 336.
- Grigg**, G. y Kirshner, D. 2015. *Biology and evolution of crocodylians*. Cornell University Press, Ithaca and London, 649 p.
- Hall**, M.I. 2008. The anatomical relationships between the avian eye, orbit and sclerotic ring: implications for inferring activity patterns in extinct birds. *Journal of Anatomy* 212: 781 – 794.
- Hall**, M.I. 2009. The relationship between the lizard eye and associated bony features: a cautionary note for interpreting fossil activity patterns. *The Anatomical Record* 292: 798 – 812.
- Hall**, M.I. y Ross, C.F. 2006. Eye shape and activity pattern in birds. *Journal of Zoology* 271: 437 – 444.
- Hall**, M.I., Kamilar, J.M. y Kirk, E.C. 2012. Eye shape and the nocturnal bottleneck de mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279: 4962 - 4968. Doi: 10.1098/rspb.2012.2258
- Hay**, O.P. 1930. *Second Bibliography and Catalogue of the Fossil Vertebrata of North America*, Volume 2, Carnegie Institution of Washington, Washington DC 2, 1094 p.
- Healy**, S. y Guilford, T. 1990. Olfactory-bulb size and nocturnality in birds. *Evolution* 44 (2): 339 – 346.
- Hecht**, M.K. 1991. *Araripesuchus* Price. En: Maisey, J.G. (Editor). *Santana fossils: An illustrated guide*. New Jersey: T.F.H. Publications, p. 342 – 347.
- Hecht**, M.K. y Tarsitano, S.F. 1983. On the cranial morphology of the Protosuchia, Notosuchia and Eusuchia. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 11: 657 – 668.
- Heffner**, H.E. y Heffner, R.S. 2016. The evolution of mammalian sound localization. *Acoustics Today* 12 (1): 20 – 27.
- Hennig**, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Editorial Universitaria de Buenos Aires, 353 p.
- Heredia**, S. y Calvo, J.O. 2002. Estratigrafía de las bardas de la ciudad de Neuquén, Argentina. *XV congreso Geológico Argentino*, Actas, El Calafate, 1 – 7 p.
- Herrera**, Y. 2015. Metriorhynchidae (Crocodylomorpha: Thalattosuchia) from Upper Jurassic-Lower Cretaceous of Neuquén Basin (Argentina), with comments on the natural casts of the brain. En: Fernández, M. y Herrera, Y. (Editores), *Reptiles Extintos – Volumen en Homenaje a Zulma Gasparini*. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina 15 (1): 159 – 171.
- Herrera**, Y., Leardi, J.M. y Fernández, M.S. 2018. Braincase and endocranial anatomy of two thalattosuchian crocodylomorphs and their relevance in understanding their adaptations to the marine environment. *PeerJ* 6:65686. Doi: 10.7717/peerj.5686.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Hill**, R.V. Osteoderms of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. En: Krause, D.W. y Kley, N.J. (Editores.), *Simosuchus clarki (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar*. *Memoir of the Society of Vertebrate Paleontology* 10: 154 – 176.
- Hillenius**, W.J. y Ruben, J.A. 2004. The evolution of endothermy in terrestrial vertebrates: Who? When? Why? *Physiological and Biochemical Zoology* 77 (6): 1019 – 1042.
- Hochstetter**, F. 1906. Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystemes der Krokodile. *Reise in Ostafrika* 4: 1 – 139.
- Holliday**, C.M., y Witmer, L.M. 2007. Archosaur adductor chamber evolution: integration of musculoskeletal and topological criteria in jaw muscle homology. *Journal of Morphology* 268 (6): 457 – 484.
- Holliday**, C.M., y Witmer, L.M. 2008. Cranial kinesis in dinosaurs: intracranial joints, protractor muscles, and their significance for cranial evolution and function in diapsids. *Journal Vertebrate Paleontology* 28 (4): 1073 – 1088.
- Holliday**, C.M., y Witmer, L.M. 2009. The epipterygoid of crocodyliforms and its significance for the evolution of the orbitotemporal region of eusuchians. *Journal Vertebrate Paleontology* 29 (3): 715 – 733.
- Holliday**, C.M., y Gardner, N.M. 2012. A New Eusuchian Crocodyliform with Novel Cranial Integument and Its Significance for the Origin and Evolution of Crocodylia. *PLoS ONE* 7 (1): e30471. Doi:10.1371/journal.pone.0030471
- Holliday**, C.M., Tsai, H.P., Skiljan, R.J., George, I.D. y Pathan, S. (2013). A 3D Interactive Model and Atlas of the Jaw Musculature of *Alligator mississippiensis*. *PLoS ONE* 8 (6): e62806. Doi:10.1371/journal.pone.0062806 2013
- Holloway**, R.L., Sherwood, C.C., Hof, P.R. y Rilling, J.K. 2009. Evolution of the brain in humans – Paleoneurology. En: Binder, M.D., Hirokawa, N. y Windhorst, U. (Editores), *Encyclopedia of Neuroscience*, Springer, Berlin, p. 1326 – 1338.
- Hopson**, J.A. 1977. Relative brain size and behavior in archosaurian reptiles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 429 – 448. Doi: 10.1146/annurev.es.08.110177.002241.
- Hopson**, J.A. 1979. Paleoneurology. En: Gans, C., Northcutt, R.G. y Uliski, P. (Editores), *Biology of the Reptilia*, Volume 9, Neurology A, Chapter 2, Academic Press, p. 39 – 146.
- Hopson**, J.A. 1980. Relative brain size in Dinosaurs. En: Thomas, R.D.K. y Olson, E.C., *A Cold Look at the Warm Blooded Dinosaurs*. *American Association for the Advancement of Science*, Selected Symposium 28: 287 – 310.
- Howell**, J.A., Schwarz, E., Spalletti, L.A. y Veiga, G.D. 2005. The Neuquén Basin: an overview. En: Veiga, G.D., Spalletti, L.A., Howell, J.A. y Schwarz, E. (Editores), *The Neuquén Basin, Argentina: a case study in sequence stratigraphy and basin dynamics*, Geological Society, London, Special Publications, 252: 1 – 14.
- Hua**, S. y Jouve, S. 2004. A primitive marine gavialoid from the Paleocene of Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24 (2): 341 – 350.
- Huber**, G.C. y Crosby, E.C. 1933. The reptilian optic tectum. *The Journal of Comparative Neurology* 57 (1): 57 – 163.
- Hugo**, C.A. y Leanza, H.A. 2001. Hoja Geológica 3969-IV, General Roca. Provincias de Río Negro y Neuquén. *Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino*, Buenos Aires. Boletín 308, 64 p.
- Hurlburt**, G.R. 1996. [Relative brain size in recent and fossil amniotes: determination and interpretation. University of Toronto, Tesis, 250 p.]

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Hurlburt**, G.R. y Waldorf, L. 2002. Endocast volume and brain mass in a size series of alligators (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Vertebrate Paleontology* 23 (3): 69A, Suplemento.
- Hurlburt**, G.R., Heckert, A.B. y Farlow, J.O. 2003. Body mass estimates of phytosaurs (Archosauria: Parasuchidae) from the Petrified Forest Formation (Chinle Group: Revueltian) based on skull and limb bone measurements. En: Zeigler, K.E., Heckert, A.B. y Lucas, S.G. (Editores), *Paleontology and Geology of the Snyder Quarry, New Mexico*, Museum of Natural History and Science Bulletin 24: 105 – 113.
- Hurlburt**, G.R., Ridgley, R.C. y Witmer, L.M. 2013. Relative size of brain and cerebrum in tyrannosaurid dinosaurs: an analysis using brain-endocast quantitative relationships in extant alligators. En: Parrish, J.M., Henderson, M., Currie, P.J. y Koppelhus, E. (Editores), *Origin, Systematics, and Paleobiology of the Tyrannosauridae*, Northern Illinois University Press, p. 134 – 154.
- Huxley**, T.H. 1864. *Lectures on the Elements of Comparative Anatomy: On the classification of animals and on the vertebrate skull*. John Churchill and Sons, London, 303 p.
- Huxley**, T.H. 1872. *A Manual of the Anatomy of Vertebrated Animals*. D. Appleton and Company, New York, 444 p.
- Iordansky**, N.N. 1964. The jaw muscles of the crocodiles and some relating structures of the crocodilian skull. *Anatomischer Anzeiger* 115 (3): 256 – 280.
- Iordansky**, N.N. 1973. The skull of the Crocodylia. En: Gans, C. y Parsons, T.S. (Editores), *Biology of the Reptilia*, Volume 4, Morphology D, Chapter 3, Academic Press, p. 201 – 262.
- Iordansky**, N.N. 2000. Jaw muscles of the crocodiles: structure, synonymy, and some implications on homology and functions. *Russian Journal of Herpetology* 7 (1): 41 – 50.
- Iori**, F.V. y Carvalho, I.S. 2011. *Caipirasuchus paulistanus*, a new sphagesaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Adamantina Formation (Upper Cretaceous, Turonian–Santonian), Bauru Basin, Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31 (6): 1255 – 1264. Doi: 10.1080/02724634.2011.602777
- Iori**, F.V., Marinho, T.S., Carvalho, I.S. y Arruda Campos, A.C. 2011. Padrão dentário dos esfagesaurídeos (Crocodyliformes, Sphagesauridae). En: Carvalho, I.S., Srivastava, N.K., Strochschoen Jr., O. y Lana, C.C. (Editores), *Paleontologia: Cenários de Vida*, Editorial Interciência, Volume 4 (1): 585 – 594.
- Iori**, F.V., Marinho, T.S., Carvalho, I.S. y Arruda Campos, A.C. 2013. Taxonomic reappraisal of the sphagesaurid crocodyliform *Sphagesaurus montealtensis* from the Late Cretaceous Adamantina Formation of São Paulo State, Brazil. *Zootaxa* 3686 (2): 183 – 200. Doi: 10.11646/zootaxa.3686.2.4
- Iori**, F.V., Carvalho, I.S. y Marinho, T.S. 2015. Postcranial skeletons of *Caipirasuchus* (Crocodyliformes, Notosuchia, Sphagesauridae) from the Upper Cretaceous (Turonian – Santonian) of the Bauru Basin, Brazil. *Cretaceous Research* 60: 109 – 120. Doi: 10.1016/j.cretres.2015.11.017
- Ito**, M. 1998. Cerebellar learning in the vestibular-ocular reflex. *Trends in Cognitive Sciences* 2 (9): 313 – 321.
- Iurino**, D.A., Danti, M., Della Sala, S.W. y Sardella, R. 2013. Modern techniques for ancient bones: vertebrate palaeontology and medical CT analysis. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 11 p.
- Jerison**, H.J. 1969. Relative brain size and behaviour in archosaurian reptiles. *American Naturalist* 103: 575 – 588.
- Jerison**, H.J. 1973. *Evolution of the Brain and Intelligence*. Academic Press, New York, 482 p.
- Jerison**, H.J. 1976. Paleoneurology and the evolution of mind. *Scientific American* 234 (1): 90 – 101.
- Jerison**, H.J. 1977. The theory of encephalization. *Annals of the New York Academy of Sciences* 299 (1): 146 – 160.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Jirak**, D. y Janacek, J. 2017. Volume of the crocodylian brain and endocast during ontogeny. *PLoS ONE* 12 (6): e0178491. DOI: 10.1371/journal.pone.0178491
- Jouve**, S. 2005. A new description of the skull of *Dyrosaurus phosphaticus* (Thomas, 1893) (Mesoeucrocodylia: Dyrosauridae) from the Lower Eocene of North Africa. *Canadian Journal of Earth Sciences* 42: 323 – 337. Doi: 10.1139/E05-008
- Jouve**, S. 2007. Taxonomic revision of the dyrosaurid assemblage (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Paleocene of the Iullemeden Basin, West Africa. *Journal of Paleontology* 81 (1): 163 – 175.
- Jouve**, S., Iarochène, M., Bouya, B. y Amaghaz, M. 2006a. A new species of *Dyrosaurus* (Crocodylomorpha, Dyrosauridae) from the early Eocene of Morocco: phylogenetic implications. *Zoological Journal of the Linnean Society* 148: 603 – 656.
- Jouve**, S., Iarochène, M., Bouya, B. y Amaghaz, M. 2006b. New material *Argochampsia krebsi* (Crocodylia: Gavialoidea) from the Lower Paleocene of the Oulad Abdoun Basin (Morocco): phylogenetics implications. *Geobios* 39: 817 – 832.
- Kälin**, J.A. 1933. Beiträge zur vergleichenden Osteologie des Crocodylidenschädels. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere* 57 (4): 535 – 714.
- Kälin**, J.A. 1955. Crocodylia. En: Pivetau, J. (Editor), *Traite de Paleantologie*, Volume 5: 695 – 784.
- Kamilar**, J.M. y Tecot, S.R. 2015. Connecting proximate mechanisms and evolutionary patterns: pituitary gland size and mammalian life history. *Journal of Evolutionary Biology* 28: 1997 – 2008. Doi: 10.1111/jeb.12715
- Kardong**, K.V. 2007. *Vertebrados: anatomía comparada, función y evolución*. Cuarta Edición, McGraw-Hill-Interamericana de España, 782 p.
- Kawabe**, S., Shimokawa, T., Miki, H., Okamoto, T. y Matsuda, S. 2009. A simple and accurate method for estimating the brain volume of birds: possible application in paleoneurology. *Brain, Behavior and Evolution* 74: 295 – 301. Doi: 10.1159/000270906
- Kellner**, A.W.A., Pinheiro, A.E.P. y Campos, D.A. 2013. A new sebecid from Paleogene of Brazil and the crocodyliform radiation after the K-Pg boundary. *PLoS ONE* 9 (1): e81386. Doi: 10.1371/journal.pone.0081386
- Kesteven**, H.L. 1957. On the development of the crocodylian skull. *The Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 82: 117 – 124.
- Kitching**, I.J., Forey, P.L., Humphries, C.J. y Willimas, D.M. 1998. *Cladistics. The Theory and Practice of Parsimony Analysis*. Second Edition. Oxford University Press, 228 p.
- Klembara**, J. 1991. The cranial anatomy of early ontogenetic stages of *Alligator mississippiensis* (Daudin, 1802) and the significance for the evolution of tetrapods. *Palaeontographica* 215: 103 – 171.
- Klembara**, J. 1993. The parasphenoid and associated dermal structures of the parabasisphenoid of *Alligator mississippiensis* (Daudin, 1802). *Palaeontographica* 228: 143 – 164.
- Klembara**, J. 2001. Postparietal and prehatching ontogeny of the supraoccipital in *Alligator mississippiensis* (Archosauria, Crocodylia). *Journal of Morphology* 249: 147 – 153.
- Klembara**, J. 2004. Ontogeny of the palatoquadrate and adjacent lateral cranial wall of the endocranium in prehatching *Alligator mississippiensis* (Archosauria: Crocodylia). *Journal of Morphology* 262: 644 – 658.
- Klembara**, J. 2005. Ontogeny of the partial secondary wall of the otoccipital region of the endocranium in prehatching *Alligator mississippiensis* (Archosauria, Crocodylia). *Journal of Morphology* 266: 319 – 330.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Kley, N.J., Sertich, J.J.W., Turner, A.H., Krause, D.W., O'Connor, P.M., y Georgi, J.A.** 2010. Craniofacial morphology of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. En: Krause, D.W. y Kley, N.J. (Editores.), *Simosuchus clarki (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar*. Memoir of the Society of Vertebrate Paleontology 10: 13 – 98.
- Koken, E.** 1887. Die Dinosaurier, Crocodyliden und Sauropterygier des norddeutschen Wealden. *Palaeontologische Abhandlungen*, 138 p.
- Krause, D.W., O'Connor, P.M., Rogers, K.C., Sampson, S.D., Buckley, G.A. y Rogers, R.R.** 2006. Late Cretaceous terrestrial vertebrates from Madagascar: implications for Latin American biogeography. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93 (2): 178 -208.
- Kundrát, M., Janáček, J. y Russell, A.P.** 2009. Developmental patterns of the crocodylian and avian columella auris: reappraisal of interpretations of the derivation of the dorsal hyoid arch in archosaurian tetrapods. *Zoological Journal of the Linnean Society* 156: 384 – 410.
- Ladich, F.** 2018. Ears and hearing in vertebrates. *Encyclopedia of Animal Behavior*, Second Edition, 7 p. Doi: 10.1016/B978-0-12-809633-8.01295-4
- Langston, W. Jr.** 1973. The crocodylian skull in historical perspective. En: Gans, C. y Parsons, T.S. (Editores), *Biology of the Reptilia*. Volume 4, Morphology D, Chapter 4, Academic Press, p. 263 – 284.
- Langston, W. Jr.** 1975. Ziphodont crocodiles: *Pristichampsus vorax* (Troxell), new combination, from the Eocene of North America. *Fieldiana, Geology* 33 (16): 291 – 314.
- Larsell, O.** 1932. The cerebellum of reptiles: chelonians and alligator. *The Journal of Comparative Neurology* 56 (2): 299 – 345.
- Larsson, H.C.E.** 2000. [Ontogeny and phylogeny of the archosauriform skeleton. University of Chicago, Tesis, 489 p.]
- Larsson, H.C.E.** 2001. Endocranial anatomy of *Carcharodontosaurus saharicus* (Theropoda, Allosauroidea) and its implications for theropod brain evolution. En: Tanke, D.H. y Carpenter, K. (Editores), *Mesozoic Vertebrate Life*, Indiana University Press, USA, p. 19 – 33.
- Larsson, H.C.E., y Gado, B.** 2000. A new Early Cretaceous crocodyliform from Niger. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 217: 131 – 141.
- Larsson, H.C.E., Sereno, P.C. y Wilson, J.A.** 2000. Forebrain enlargement among nonavian theropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20 (3): 615 – 618.
- Larsson, H.C.E., y Sues, H.D.** 2007. Cranial osteology and phylogenetic relationships of *Hamadasuchus rebouli* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Cretaceous of Morocco. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149: 533 – 567.
- Laurenti, J.N.** 1768. *Specimen medicum exhibens synopsis reptilium emendatam cum experimentis circa venena et antidota reptilium austriacorum*. Viennae J.T.N. de Trattnern. 214 p.
- Leanza, H.A. y Hugo, C.A.** 2001. Cretaceous red beds from southern Neuquén Basin (Argentina): age, distribution and stratigraphic discontinuities. VII° International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems. Asociación Paleontológica Argentina, *Publicación Especial* 7: 111 – 122.
- Leanza, H.A., Apesteguía, S., Novas, F.E., y de la Fuente, M.S.** 2004. Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. *Cretaceous Research* 25: 61 – 87.
- Leanza, H.A., Apesteguía, S. y Garrido, A.C.** 2008. El Anfiteatro de Rentería – Escenario de gigantes. En: *Sitios de interés geológico de la República Argentina. Los geólogos nos cuentan... Tomo II – Sur*, Anales 46, Servicio Geológico Minero Argentino.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Leardi, J.M.** y Pol, D. 2009. The first crocodyliform from the Chubut Group (Chubut Province, Argentina) and its phylogenetic position within basal Mesoeucrocodylia. *Cretaceous Research* 30: 1346 – 1386.
- Leardi, J.M.**, Fiorelli, L.E. y Gasparini, Z.B. 2015a. Redescription and reevaluation of the taxonomical status of *Microsuchus schilleri* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous of Neuquén, Argentina. *Cretaceous Research* 52: 153 – 166. Doi: 10.1016/j.cretres.2014.09.007
- Leardi, J.M.**, Pol, D., Novas, F.E. y Riglos, M.S. 2015b. The postcranial anatomy of *Yacarerani boliviensis* and the phylogenetic significance of the notosuchians postcranial skeleton. *Journal of Vertebrate Paleontology*. Doi: 10.1080/02724634.2014.995187
- Leardi, J.M.**, Pol, D. y Clark, J.M. 2017. Detailed anatomy of the braincase of *Macelognathus vagans* Marsh, 1884 (Archosauria, Crocodylomorpha) using high resolution tomography and new insights on basal crocodylomorph phylogeny. *PeerJ* 5:e2801. Doi: 10.7717/peerj.2801.
- Leardi, J.M.**, Pol, D. y Gasparini, Z. 2018. New Patagonian baurusuchids (Crocodylomorpha; Notosuchia) from the Bajo de la Carpia Formation (Upper Cretaceous; Neuquén, Argentina): new evidences of the early sebecosuchian diversification in Gondwana. *Comptes Rendus Palevol*. Doi: 10.1016/j.crpv.2018.02.002
- Leardi, J.M.**, Pol, D. y Clark, J.M. 2020. Braincase anatomy of *Almadasuchus figarii* (Archosauria, Crocodylomorpha) and a review of the cranial pneumaticity in the origins of Crocodylomorpha. *Journal of Anatomy*. Doi: 10.1111/joa.13171
- Lecuona, A.** 2013. [Anatomía y relaciones filogenéticas de *Gracilisuchus stipanicicorum* y sus implicancias en el origen de Crocodylomorpha. Universidad de Buenos Aires, Tesis, 758 p., Tomo I y II]
- Lecuona, A.**, y Pol, D. 2008. Tooth morphology of *Notosuchus terrestris* (Notosuchia: Mesoeucrocodylia): new evidence and implications. *Comptes Rendus Palevol* 7: 407 – 417.
- Legendre, L.J.**, Guénard, G., Botha-Brink, J. y Cubo, J. 2016. Palaeohistological evidence for ancestral high metabolic rate in archosaurs. *Systematic Biology* 65 (6): 989 – 996. Doi: 10.1093/sysbio/syw033
- Leitch, D.B.** y Catania, K.C. 2012. Structure, innervation and response properties of integumentary sensory organs in crocodylians. *Journal of Experimental Biology* 215: 4217 – 4230. Doi: 10.1242/jeb.076836.
- Lemoine, V.** 1883 – 84. Note sur l'encephale du gavial du Mont-Aime, étudié sur trois moulages naturels. *Bulletin de la Société Géologique de France* 12 (3): 158 – 162.
- Li, J.**, Wu, X. y Li, X. 1994. New material of *Hsisosuchus chungkingensis* from Sichuan, China. *Vertebrata Palasiatica* 32 (2): 107 – 126.
- Liem, K.**, Bemis, W., Walker, W. y Grande, L. 2001. *Functional anatomy of the vertebrates. An evolutionary perspective*. Harcourt College Publishers, 784 p.
- Lio, G.**, Agnolin, F.L., Juárez Valieri, R., Filippi, L. y Rosales, D. 2015. A new peirosaurid (Crocodyliformes) from the Late Cretaceous (Turonian-Coniacian) of Patagonia, Argentina. *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology*. Doi: 10.1080/08912693.2015.1043999
- Longrich, N.** 2010. The function of large eyes in *Protoceratops*: a nocturnal ceratopsian? En: Ryan, M.J., Chinnery-Allgeier, B.J. y Eberth, D.A. (Editores), *New perspectives on horned dinosaurs*, The Royal Tyrrell Museum Ceratopsian Symposium, Indiana University Press, p. 308 – 327.
- Mace, G.M.**, Harvey, P.H. y Clutton-Brock, T.H. 1981. Brain size and ecology in small mammals. *Journal of Zoology* 193: 333 – 354.
- Mackay-Sim, A.** y Royet, J.P. 2006. Structure and function of the olfactory system. En: Brewer, W., Castle, D. y Pantelis, C. (Editores), *Olfaction and the brain*, Cambridge University Press, p. 3 – 27.
- Macrini, T.E.** 2006. [The evolution of endocranial space in mammals and non-mammalian cynodonts. University of Texas, Tesis, 295 p.]

- Manley, G.A.** 1970. Frequency sensitivity of auditory neurons in the *Caiman* cochlear nucleus. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 66: 251 – 256.
- Manley, G.A.** 1971. Some Aspects of the Evolution of hearing in Vertebrates. *Nature* 230: 506 – 509.
- Manley, G.A.** 2000. Cochlear mechanisms from a phylogenetic viewpoint. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97 (22): 11736 – 11743.
- Manley, G.A.** 2004a. The lizard basilar papilla and its evolution. En: Manley, G.A., Popper, A.N. y Fay, R.R. (Editores), *Evolution of the vertebrate auditory system*. Springe Handbook of Auditory Research, Chapter 7, p. 200 – 223.
- Manley, G.A.** 2004b. Advances and perspectives in the study of the evolution of the vertebrate auditory system. En: Manley, G.A., Popper, A.N. y Fay, R.R. (Editores), *Evolution of the vertebrate auditory system*. Springe Handbook of Auditory Research, Chapter 11, p. 360 – 368.
- Manley, G.A.** 2012. Vertebrate hearing: origin, evolution and functions. En: Barth, F.G., Giampieri-Deustch, P. y Klein, H.-D. (Editores), *Sensory Perception, Mind and Matter*, p. 23 – 40.
- Mansharamani, D.K.** 1965. Foramina-fossa and vacuities in the skull of *Crocodylus porosus* Schneider. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences, Section B* 62 (6): 280 – 290.
- Mansharamani, D.K.** 1966. Cranial peculiarities of *Gavialis gangeticus* with special reference to foramina, fossa and vacuities. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences, Section B* 64 (6): 320 – 333.
- Marinho, T.S. y Carvalho, I.S.** 2007. Revision of the Sphagesauridae Kuhn, 1968 (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia). En: I.S. Carvalho, R.C.T. Cassab, C. Schwanke, M.A. Carvalho, A.C.S., A.C.S. Fernandes, M.A.C. Rodrigues, M.S.S. Carvalho, M.M. Arai, y M.E.Q. Oliveira (Editores), *Paleontologia: Cenários de Vida*. Interciência 1: 319 – 332.
- Marinho, T.S. y Carvalho, I.S.** 2009. An armadillo-like sphagesaurid crocodyliform from the Late Cretaceous of Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 27: 36 – 41. Doi: 10.1016/j.jsames.2008.11.005
- Marinho, T.S., Iori, F.V., Carvalho, I.S. y Vasconcellos, F.M.** 2013. *Gondwanasuchus scabrosus* gen. et. sp. nov., a new terrestrial predatory crocodyliform (Mesoeucrocodylia: Baurusuchidae) from the Late Cretaceous Bauru Basin of Brazil. *Cretaceous Research* 44: 104 – 111. Doi: 10.1016/j.cretres.2013.03.010
- Martin, R.D.** 1981. Relative brain size and basal metabolic rate in terrestrial vertebrates. *Nature* 293 (5827): 57 – 60.
- Martin, J.E. y Lapprent de Broin, F.** 2016. A miniature notosuchian with multicuspid teeth from the Cretaceous of Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology* e1211534. Doi: 10.1080/02724634.2016.12.11534
- Martin, J.E., Rabi, M., Csiki-Sava, Z. y Vasile, S.** 2014. Cranial morphology of *Theriosuchus sympiestodon* (Mesoeucrocodylia, Atoposauridae) and the widespread occurrence of *Theriosuchus* in the Late Cretaceous of Europe. *Journal of Paleontology* 88 (3): 444 – 456.
- Martin, J.E., Raslan-Loubatié, J. y Mazin, J-M.** 2016. Cranial anatomy of *Pholidosaurus purbeckensis* from the Lower Cretaceous of France and its bearing on pholidosaurid affinities. *Cretaceous Research* 66: 43 – 59. Doi: 10.1016/j.cretres.2016.05.008
- Martinelli, A.G.** 2003. New cranial remains of the bizarre notosuchid *Comahuesuchus brachybuccalis* (Archosauria, Crocodyliformes) from the Late Cretaceous of Río Negro Province (Argentina). *Ameghiniana* 40 (4): 559 – 572.
- Martinelli, A.G. y Pais, D.F.** 2008. A new baurusuchid crocodyliform (Archosauria) from the Late Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Comptes Rendus Palevol* 7: 191 – 200.

- Martinelli**, A.G., Sertich, J.J.W., Garrido, A.C. y Praderio, A.M. 2012. A new peirosaurid from the Upper Cretaceous of Argentina: Implications for specimens referred to *Peirosaurus torminni* Price (Crocodyliformes: Peirosauridae). *Cretaceous Research*. Doi: 10.1016/j.cretres.2012.03.017
- Martinelli**, A.G., Marinho, T.S., Iori, F.V., Ribeiro, L.C.B., Fonseca, P.H.M., y Gonçalves, J.C. 2016a. El primer registro de *Caipirasuchus* (Mesoeucrocodylia, Notosuchia) en el Cretácico Superior de Minas Gerais, Brasil. *Ameghiniana* 53 (6), Suplemento Resúmenes, p. 28.
- Martinelli**, A.G., Marinho, T.S., Iori, F.V. y Ribeiro, L.C.B. 2018. The first *Caipirasuchus* (Mesoeucrocodylia, Notosuchia) from the Late Cretaceous of Minas Gerais, Brazil: new insights on sphagesaurid anatomy and taxonomy. *PeerJ* 6:e5594. Doi: 10.7717/peerj.5594.
- Marugán-Lobón**, J., Chiappe, L.M. y Farke, A.A. 2013. The variability of inner ear orientation in saurischian dinosaurs: testing the use of semicircular canals as a reference system for comparative anatomy. *PeerJ* 1: e124. Doi: 10.7717/peerj.124
- Mathew**, J.C. y Samonds, K.E. 2016. A juvenile subfossil crocodylian from Anjohibe Cave, Northwestern Madagascar. *PeerJ* 4: e2296. Doi: 10.7717/peerj.2296
- Mathur**, P.N. 1960. The skull of *Crocodylus palustris* Lesson. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences*, Section B 51 (1): 37 – 51.
- Medem**, F.J. 1958. The crocodylian genus *Paleosuchus*. *Fieldiana, Zoology* 39 (21): 227 – 247.
- Medem**, F.J. 1960. Notes on the Paraguay caiman, *Caiman yacare* Daudin. *Mitteilugen aus dem Zoologische Museum in Berlin* 36 (1): 129 – 142. Doi: 10.1002/mmnz.19600360106
- Medem**, F.J. 1963. Osteología craneal, distribución geográfica y ecología de *Melanosuchus niger* (Spix) (Crocodylia, Alligatoridae). *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 12 (45): 5 – 19.
- Meunier**, L.M.V. y Larsson, H.C.E. 2016. Revision and phylogenetic affinities of *Elosuchus* (Crocodyliformes). *Zoological Journal of the Linnean Society* 179 (1): 169 – 200.
- Miall**, L.C. 1878. The skull of the crocodile: a manual for students. *Studies in Comparative Anatomy* N° 1, MacMillan and Co, 50 p.
- Montefeltro**, F.C. 2013. [Revisão filogenética de Mesoeucrocodylia: irradiação basal e principais controversias. Universidade de São Paulo, Tesis, 294 p.]
- Montefeltro**, F.C., Larsson, H.C.E. y Langer, M.C. 2011. A new baurusuchid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of Baurusuchidae. *PLoS ONE* 6 (7): e21916. Doi:10.1371/journal.pone.0021916
- Montefeltro**, F.C., Andrade, D.V. y Larsson, H.C.E. 2016. The evolution of the meatal chamber in crocodyliforms. *Journal of Anatomy* 228 (5): 838 – 863. Doi: 10.1111/joa.12439
- Mook**, C.C. 1921a. The dermo-supraoccipital bone in the Crocodylia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 44 (9): 101 – 103.
- Mook**, C.C. 1921b. Individual and age variations in the skulls of recent Crocodylia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 44 (7): 51 – 73.
- Mook**, C.C. 1921c. Skull characters of recent Crocodylia, with notes on the affinities of the recent genera. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 44 (13): 123 – 268.
- Mook**, C.C. 1924. A new crocodylian from Mongolia. *American Museum Novitates* 117, 5 p.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Mook**, C.C. 1934. A new species of *Teleorhinus* from the Benton Shales. *American Museum Novitates* 702, 12 p.
- Müller**, F. 1967. Zur embryonalen Kopfentwicklung von *Crocodylus cataphractus* CUV. *Revue Suisse de Zoologie* 74 (3): 189 – 294.
- Nascimento**, P.M. y Zaher, H. 2010. A new species of *Baurusuchus* (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous of Brazil, with the first complete postcranial skeleton described for the family Baurusuchidae. *Papéis Avulsos de Zoologia* 50 (21): 323 – 361.
- Nascimento**, P.M. y Zaher, H. 2011. The skull of the Upper Cretaceous baurusuchid crocodile *Baurusuchus albertoi* Nascimento & Zaher 2010, and its phylogenetic affinities. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: S116 – S131. Doi: 10.1111/j.1096-3642.2011.00708.x
- Nascimento**, P.M. 2014. [Revisão da família Baurusuchidae e seu posicionamento filogenético dentro do clado Mesoeucrocodylia. Universidade de São Paulo, Tesis, 572 p.]
- Nash**, D.S. 1968. A crocodile from the Upper Triassic of Lesotho. *Journal of Zoology* 156: 163 – 179.
- Nash**, D.S. 1975. The morphology and relationships of a crocodylian, *Orthosuchus stormbergi*, from the Upper Triassic of Lesotho. *Annals of the South America Museum* 67 (7): 227 – 329.
- Neenan**, J.M., Reich, T., Evers, S.W., Druckenmiller, P.S., Voeten, D.F.A.E., Choiniere, J.N., Barrett, P.M., Pierce, S.E. y Benson, R.B.J. 2017. Evolution of the sauropterygian labyrinth with increasingly pelagic lifestyles. *Current Biology* 27: 1 – 7. Doi: 10.1016/j.ucb.2017.10069
- 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, 292 p.
- Nesbitt**, S.J., Turner, A.H. y Weinbaum, J.C. 2013. A survey of skeletal elements in the orbit of Pseudosuchia and the origin of the crocodylian palpebral. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburg* 103: 365 – 381. Doi: 10.1017/S1755691013000224
- Nobre**, P.H. y Carvalho, I.S. 2002. Osteologia do crânio de *Candidodon itapecuruense* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) do Cretáceo do Brasil. *Boletim do 6º Simpósio sobre o Cretácico do Brasil / 2do Simposio sobre el Cretácico de América del Sur* p. 77 – 82.
- Nobre**, P.H. y Carvalho, I.S. 2006. *Adamantinasuchus navae*: A new gondwanan Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. *Gondwana Research* 10: 370 – 378.
- Norell**, M.A. 1989. The higher-level relationships of the extant Crocodylia. *Journal of Herpetology* 23 (4): 325 – 335.
- Norell**, M.A. y Clark, J.M. 1990. A reanalysis of *Bernissartia fagesii*, with comments on its phylogenetic position and its bearing on the origin and diagnosis of the Eusuchia. *Bulletin de L'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 60: 115 – 128.
- Northcutt**, R.G. 2013. Variation in reptilian brains and cognition. *Brain, Behavior and Evolution* 82: 45 – 54. Doi: 10.1159/000351996
- Novas**, F.E.; Pais, D.F.; Pol, D.; Carvalho, I.S.; Scanferla, A.; Mones, A. y Riglos, M.S. 2009. Bizarre notosuchian crocodyliform with associated eggs from the upper Cretaceous of Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 1316 – 1320. Doi: 10.1671/039.029.0409.
- Nummela**, S. y Thewissen, J.G.M. 2008. The physics of sound in air and water. En: Thewissen, J.G.M. y Nummela, S. (Editores), *Sensory Evolution on the Threshold, adaptations in secondarily aquatic vertebrates*. University of California Press, p. 175 – 181.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- O'Connor**, P.M., Sertich, J.J.W., Stevens, N.J., Roberts, E.M., Gottfried, M.D., Hieronymus, T.L., Jinnah, Z.A., Ridgely, R., Ngasala, S.E. y Temba, J. 2010. The evolution of mammal-like crocodyliforms in the Cretaceous period of Gondwana. *Nature* 466: 748 – 751. Doi: 10.1038/nature09061
- Ortega**, F. 2004. [*Historia evolutiva de los cocodrilos Mesoeucrocodylia*. Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Madrid, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, 350 p. Inédita]
- Ortega**, F., Gasparini, Z., Buscalioni, A. y Calvo, J. 2000. A new species of *Araripesuchus* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Lower Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20 (1): 57 – 76.
- Ortega**, F., Arcucci, A.B., Coria, R. y Currie, P. 2012. A new and complete specimen of peirosaurid (Archosauria, Mesoeucrocodylia) from the Neuquén Basin, Argentina. *Ameghiniana* 49 (4): R33. Suplemento Resúmenes.
- Osmolska**, H., Hua, S. y Buffetaut, E. 1997. *Gobiosuchus kielanae* (Protosuchia) from the Late Cretaceous of Mongolia: anatomy and relationships. *Acta Palaeontologica Polonica* 42 (2): 257 – 289.
- Owen**, R. 1847. *Report on the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton*. (From the Report of the British Association for the Advancement of Science for 1846) Printed by Richard and John E. Taylor, p. 169 – 340.
- Owen**, R. 1850. On the communications between the cavity of the tympanum and the palate in the Crocodylia (gavials, alligators and crocodiles). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 140: 521 – 527.
- Ösi**, A. (2013). The evolution of jaw mechanism and dental function in heterodont crocodyliforms. *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology*. Doi: 10.1080/08912963.2013.777533
- Padian**, K. y Horner, J.R. 2010. The evolution of “bizarre structures” in dinosaurs: biomechanics, sexual selection, social selection or species recognition? *Journal of Zoology*. Doi: 10.1111/j.1469-7998.2010.00719.x
- Pais**, D.F. 2005. Esqueleto postcraneano de un crocodyliforme de la Formación Portezuelo (Cretácico Superior). *Ameghiniana* 42 (4): 37R, Suplemento Resúmenes.
- Parker**, W.K. 1883. On the Structure and Development of the Skull in the Crocodylia. *The Transactions of the Zoological Society of London* 11: 263 – 325. Doi: 10.1111/j.1096-3642.1883.tb00361.x
- Paulina-Carabajal**, A. 2015. Guía para el estudio de la neuroanatomía de dinosaurios Saurischia, con énfasis en formas sudamericanas. En: Fernández, M. y Herrera, Y. (Editores). *Reptiles Extintos – Volumen en Homenaje a Zulma Gasparini*. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina 15 (1): 108 – 142.
- Paulina-Carabajal**, A., Barrios, F., Bianchi, G., Vittore, B. y Fasano, S. 2016. Consideraciones sobre el uso de tomografías computadas hospitalarias para el estudio de fósiles, con énfasis en paleoneurología de reptiles. XI Congreso de la Asociación Paleontológica Argentina, Gral. Roca, Río Negro, Argentina. Suplemento Resúmenes.
- Peng**, G. 1996. A Late Jurassic protosuchian *Sichuanosuchus huidongensis* from Zigong, Sichuan Province. *Vertebrata Palasiatica* 34 (4): 269 – 278.
- Peng**, G.-Z. y Shu, C.-K. 2004. A new species of *Hsisosuchus* from the Late Jurassic of Zigong, Sichuan, China. *Vertebrata Palasiatica* 43 (4): 312 – 324.
- Pierce**, S.E. y Benton, M.J. 2006. *Pelagosaurus typus* Bronn, 1841 (Mesoeucrocodylia: Thalattosuchia) from the Upper Lias (Toarcian, Lower Jurassic) of Somerset, England. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26 (3): 621 – 635.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Pierce, S.E., Williams, M. y Benson, R.B.J. 2016. Virtual reconstruction of the endocranial anatomy of the early Jurassic marine crocodylomorph *Pelagosaurus typus* (Thalattosuchia). *PeerJ* 5: e3225. Doi: 10.7717/peerj.3225
- Pinheiro, A.E.P., Bertini, R.J., Andrade, M.B., y Neto, R.G.M. 2008. A new specimen of *Stratiotosuchus maxhechti* (Baurusuchidae, Crocodyliformes) from the Adamantina Formation (Upper Cretaceous), Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 11: 37 – 50.
- Pisanó, A. Barbieri, F.D. 1985. *Anatomía comparada de los vertebrados*. 3ª Edición. EUDEBA, Buenos Aires, 340 p.
- Platel, R. 1979. Brain-weight – Body weight relationships. En: Gans, C., Northcutt, R. y Ulinski, P. (Editores), *Biology of the Reptilia*. Volume 9, Neurology A, Chapter 3, Academic Press, p. 147 – 171.
- Pol, D. 2003. New remains of *Sphagesaurus huenei* (Crocodylomorpha: Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 817 – 831.
- Pol, D. 2005. Postcranial remains of *Notosuchus terrestris* (Archosauria: Crocodyliformes) from the upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 42 (1): 21 – 38.
- Pol, D. y Norell, M.A. 2004a. A new gobiosuchid crocodyliform taxón from the Cretaceous of Mongolia. *American Museum Novitates* 3458, 31 p.
- Pol, D. y Norell, M.A. 2004b. A new crocodyliform from Zos Canyon, Mongolia. *American Museum Novitates* 3445, 36 p.
- Pol, D. y Apesteguía, S. 2005. New *Araripesuchus* remains from the early Late Cretaceous (Cenmanian-Turonian) of Patagonia. *American Museum Novitates* 3490, 38 p.
- Pol, D. y Gasparini, Z. 2007. Crocodyliformes. En: Gasparini, Z., Salgado, L., y Coria, R. (Editores.), *Mesozoic Fossil Vertebrates from Patagonia*. Indiana University Press, p. 116 – 142.
- Pol, D. y Gasparini, Z. 2009. Skull anatomy of *Dakosaurus andiniensis* (Thalattosuchia: Crocodylomorpha) and the phylogenetic position of Thalattosuchia. *Journal of Systematic Palaeontology* 7 (2): 163 – 197.
- Pol, D. y Powell, J.E. 2010. Diversidad y evolución de Sebecidae (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) del Paleógeno del noroeste argentino. *X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía – VII Congreso Latinoamericano de Paleontología*, La Plata.
- Pol, D. y Larsson, H.C.E. 2011. 1st Symposium on the evolution of crocodyliforms. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: S1 – S6.
- Pol, D. y Powell, J.E. 2011. A new sebecid mesoeucrocodylian from the Rio Loro Formation (Palaeocene) of northwestern Argentina. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: S7 – S36.
- Pol, D. y Leardi, J.M. 2015. Diversity patterns of Notosuchia (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) during the Cretaceous of Gondwana. En: Fernández, M. y Herrera, Y. (Editores), *Reptiles Extintos – Volumen en Homenaje a Zulma Gasparini*. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 15 (1): 172 – 186.
- Pol, D., Apesteguía, S., Novas, F. y Carignano, A.P. 2002. The record and diversity of the Cretaceous crocodyliforms of Gondwana. *VIII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Corrientes.
- Pol, D., Turner, A.H. y Norell, M.A. 2009. Morphology the Cretaceous crocodylomorph *Shamosuchus djadochtaensis* and a discussion of neosuchians phylogeny as related to the origin of Eusuchia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 324: 103 p.
- Pol, D., Leardi, J.M., Lecuona, A. y Krause, M. 2012. Postcranial anatomy of *Sebecus icaeorhinus* (Crocodyliformes, Sebecidae) from the Eocene of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32 (2): 328 – 354.

- Pol, D., Rauhut, O.W.M., Lecuona, A., Leardi, J.M., Xu, X. y Clark, J.M.** 2013. A new fossil from the Jurassic of Patagonia reveals the early basicranial evolution and the origins of Crocodyliformes. *Biological Reviews* 88: 862 – 872. Doi: 10.1111/brv.12030
- Pol, D., Nascimento, P.M., Carvalho, A.B., Riccomini, C., Pires-Domingues, R.A. y Zaher, H.** 2014. A new notosuchian from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of advanced notosuchians. *PLoS ONE* 9 (4): e93105. Doi: 10.1371/journal.pone.0093105
- Porter, W.R., Sedlmayr, J.C. y Witmer, L.M.** 2016. Vascular patterns in head of crocodylians: blood vessels and sites of thermal exchange. *Journal of Anatomy*. Doi: 10.1111/joa.12539
- Pradeiro, A.M., Martinelli, A.G. y Candeiro, C.R.A.** 2009. Mesoeucrocodylos en el Cretácico de Malargüe: primer registro de *Peirosaurus tormini* (Crocodyliformes, Peirosauridae) para la provincia de Mendoza (Argentina). En: Actas del 4to. Encuentro Internacional del International Center of Earth Sciences, Malargüe, p. 1 – 7.
- Price, L.I.** 1945. A new reptile from the Upper Cretaceous of Brazil. *Serviço Geológico de Mineralogia* 25: 1 – 8.
- Price, L.I.** 1950. On a new crocodylian, *Sphagesaurus*, from the Cretaceous of the State of São Paulo, Brazil. *Anais Academia Brasileira de Ciencias* 22: 77 – 83.
- Price, L.I.** 1955. Novos crocodylídeos dos Arenitos da Serie Bauru, Cretáceo do Estado de Minas Gerais. *Anais Academia Brasileira de Ciências* 27: 487 – 498.
- Price, L.I.** 1959. Sobre um crocodylídeo notossúquio do Cretácico brasileiro. *Departamento Nacional da Produção Mineral. Divisão de Geologia e Mineralogia, Boletim N° 188*, 55 p.
- Pritchard, A.C., Turner, A.H., Allen, E.R. y Norell, M.A.** 2013. Osteology of a north American goniopholidid (*Eutretauranosuchus delfsi*) and palate evolution in Neosuchia. *American Museum Novitates* 3783, 56 p.
- Puértolas, E., Canudo, J.I. y Cruzado-Caballero, P.** 2011. A new crocodylian from the Late Maastrichtian of Spain: implications for the initial radiation of crocodyloids. *PLoS ONE* 6 (6): e20011. Doi: 10.1371/journal.pone.0020011
- Reynolds, S.H.** 1897. *The Vertebrate Skeleton*. Cambridge, University Press. 592 p.
- Ridgely, R. y Witmer, L.** 2006. Dead on arrival: optimizing CT data acquisition of fossils using modern hospital CT scanners. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26 (3): 115A.
- Riff, D.** 2003. [Descrição morfológica do crânio e mandíbula de *Stratiotosuchus maxhecti* (Crocodylomorpha, Cretáceo Superior do Brasil) e seu posicionamento filogenético. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Master Thesis, 144 p.]
- Riff, D. y Kellner, A.W.A.** 2011. Baurusuchid crocodyliforms as theropod mimics: clues from the skull and apendicular morphology of *Stratiotosuchus maxhecti* (Upper Cretaceous of Brazil). *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: S37 – S56. Doi: 10.1111/j.1096-3642.2011.00713.x
- Riff, D., de Souza, R.G., Cidade, G.M., Martinelli, A.G. y Souza-Filho, J.P.** Crocodylomorfos: a maior diversidade de répteis fósseis do Brasil. *TERRÆ* 9: 12 – 40.
- Rieppel, O.** 1993. Studies on skeleton formation in reptiles, V. Patterns of ossification in the skeleton of *Alligator mississippiensis* Daudin (Reptilia, Crocodylia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 109: 301 – 325.
- Rinkwitz, S., Bober, E. y Baker, R.** 2006. Development of the vertebrate inner ear. *Annals New York Academy of Sciences* 942: 1 – 14.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Rogers, S.W.** 1998. Exploring Dinosaur Neuropaleobiology: Computed Tomography Scanning and Analysis of an *Allosaurus fragilis* Endocast. *Neuron* 21: 673 – 679.
- Romer, A.S.** 1956. *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press, 772 p.
- Romer, A.S.** y Parsons, T.S. 1987. *Anatomía Comparada*. Quinta Edición, Nueva Editorial Interamericana, México D.F. 428 p.
- Roth, S.** 1899. Apuntes sobre la geología y la paleontología de los territorios del Río Negro y Neuquén. Reconocimiento de la Región Andina de la República Argentina. *Anales del Museo de La Plata*, Tomo IX: 56 p.
- Rusconi, C.** 1933. Sobre reptiles cretáceos del Uruguay (*Uruguaysuchus Aznarezi* [sic] n. g. n. sp.) y sus relaciones con los notosúquidos de Patagonia. *Boletín del Instituto Geológico del Uruguay* 19: 1 – 64.
- Salgado, L.** y Coria, R.A. 2009. *Barrosasaurus casamiquelai* gen. et sp. nov., a new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Anacleto Formation (Late Cretaceous: early Campanian) of Sierra Barrosa (Neuquén, Argentina). *Zootaxa* 2222: 1 – 16.
- Salisbury, S.W.** y Willis, P.M.A. 1996. A new crocodylian from the Early Eocene of south-eastern Queensland and a preliminary investigation of the phylogenetic relationships of crocodyloids. *Alcheringa: An Australian Journal of Palaeontology* 20 (3): 179 – 226. Doi: 10.1080/03115519608619189.
- Salisbury, S.W.**, Willis, P.M.A., Peitz, S. y Sander, P.M. 1999. The crocodylian *Goniopholis simus* from the lower Cretaceous of north-western Germany. *Papers in Palaeontology* 60: 121 – 148.
- Salisbury, S.W.**, Molnar, R.E., Frey, E. y Willis, P.M.A. 2006. The origin of modern crocodyliforms: new evidence from the Cretaceous of Australia. *Proceeding of the Royal Society B* 273 (1600): 2439 – 2448. doi: 10.1098/rspb.2006.3613
- Sampson, S.D.** y Witmer, L.M. 2007. Craniofacial anatomy of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27 (2): 32 – 102.
- Saunders, J.C.**, Duncan, R.K., Doan, D.E. y Werner, Y.L. 2000. The middle ear of reptiles and birds. En: Dooling, R.J., Fay, R.R. y Popper, A.N. (Editores), *Comparative hearing: birds and reptiles*, Springer, New York, Volume 13, Chapter 3: 13 – 69.
- Sayol, F.**, Maspons, J., Lapiedra, O., Iwaniuk, A.N., Székely, T. y Sol, D. 2016. Environmental variation and the evolution of large brains in birds. *Nature Communications*. Doi: 10.1038/ncomms13971
- Säve-Söderbergh, G.** 1947. Notes on the brain-case in *Sphenodon* and certain Lacertilia. *Särtryck Ur Zoologiska Bidrag Från Uppsala* 25: 489 – 516.
- Schmitz, L.** y Motani, R. 2011. Nocturnality in dinosaurs inferred from scleral ring and orbit morphology. *Science* 332 (6030): 705 – 708. Doi: 10.1126/science.1200043
- Schwab, M.E.** 1979. Variation in the rhombencephalon. En: Gans, C., Northcutt, R.G. y Uliski, P. (Editores), *Biology of the Reptilia*, Neurology B, Volume 10, Chapter 5, Academic Press, p. 201 – 246.
- Schumacher, G.H.** 1973. The head muscles and hyolaryngeal skeleton of turtles and crocodylians. En: Gans, C. y Parsons, T.S. (Editores), *Biology of the Reptilia*. Volume 4, Morphology D, Chapter 2, Academic Press, p. 101 – 199.
- Scott, T.P.** y Weldon, P.J. 1990. Chemoreception in the feeding behavior of adult American alligators, *Alligator mississippiensis*. *Animal Behaviour* 39 (2): 398 – 400.
- Sedlmayr, J.C.** 2002. [Anatomy, evolution, and functional significance of cephalic vasculature in Archosauria]. Doctoral thesis, Ohio University.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Seeley, H.G.** 1880. Note on the cranial characters of a large teleosaur from the Whitby Lias preserved in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge, indicating a new species, *Teleosaurus eucephalus*. *Quarterly Journal of the Geological Society* 36: 627 – 637. Doi: 10.1144/GSL.JGS.1880.036.01-04.46
- Seidel, M.R.** 1979. The osteoderms of the American alligator and their functional significance. *Herpetologica* 35 (4): 375 – 380.
- Senn, D.G.** 1979. Embryonic development of the central nervous system. En: Gans, C., Northcutt, R.G. y Uliski, P. (Editores), *Biology of the Reptilia*, Volume 9, Neurology A, Chapter 4, Academic Press, p. 173 – 244.
- Senter, P.** 2002. Lack of a pheromonal sense in phytosaurs and other archosaurs, and its implications for reproductive communication. *Paleobiology* 28 (4): 544 – 550.
- Senter, P.** 2005. Phylogenetic taxonomy and the names of the major archosaurian (Reptilia) clades. *PaleoBios* 25 (2): 1 – 7.
- Sereno, P.C., Larsson, H.C.E. Sidor, C.A. y Gado, B.** 2001. The giant crocodyliform *Sarcosuchus* from the Cretaceous of Africa. *Science* 294: 1516 – 1519.
- Sereno, P.C., Sidor, C.A., Larsson, H.C. y Gado, B.** 2003. A new notosuchian from the Early Cretaceous of Niger. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 477 – 482.
- Sereno, P.C. y Larsson, C.E.** 2009. Cretaceous crocodyliforms from the Sahara. *Zookeys* 28: 1 – 143.
- Sertich, J.J.W. y Groenke, 2010.** Appendicular skeleton of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the late Cretaceous of Madagascar. En: Krause, D.W. y Kley, N.J. (Editores.), *Simosuchus clarki (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar*. Memoir of the Society of Vertebrate Paleontology 10: 122 – 153.
- Sertich, J.J.W. y O'Connor, P.M.** 2014. A new crocodyliform from the middle Cretaceous Galula Formation, southwestern Tanzania. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34: 576 – 596. Doi: 10.1080/02724634.2013.819808
- Shaker, N.A. y El-Bably, S.H.** 2015. Morphological and radiological studies on the skull of the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*). *International Journal of Advanced Research in Biological Sciences* 2 (9): 149 – 162.
- Shute, C.C.D., y Bellairs Ad'A.** 1955. The external ear in Crocodylia. *Proceedings of the Zoological Society of London* 124: 741–748.
- Sill, W.D.** 1968. The zoogeography of the Crocodylia. *Copeia* 1: 76 – 88.
- Simpson, G.G.** 1937. New reptiles from the Eocene of South America. *American Museum Novitates* 927, 3 p.
- Sipla, J.S.** 2007. [*The semicircular canals of birds and non-avian theropod dinosaurs*. Stony Brook University, Tesis, 241 p.]
- Smith, D.** 2008. The cranial endocast of *Eutretauranosuchus delfsi* (Crocodyliformes, Goniopholidae) and its relationship to other cephalic spaces. 68<sup>th</sup> Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology (Cleveland, Ohio USA) 28 (3).
- Soares, D.** 2002. Neurology: An ancient sensory organ in crocodylians. *Nature* 417: 241 – 242.
- Soares, D.** 2007. The evolution of done pressure receptors in crocodiles. En: Kaas, J.H. (Editor), *Evolution of Nervous System: A comprehensive reference, Volume 2, Non-mammalian vertebrates*. Elsevier and Academic Press, p. 157 -162.

- Sobral, G.** 2014. [*The evolutionary origins of impedance-matching hearing in Archosauria*. Universität zu Berlin, Tesis, 243 p.]
- Sobral, G.** y Müller, J. 2016. Archosaurs and their skin: the ruling reptiles. En: Clack, J.A., Fay, R.R. y Popper, A.N. (Editores), *Evolution of the Vertebrate Ear, Evidence from the Fossil Record*, Springer Handbook of Auditory Research, ASA Press, Chapter 10, p. 285 – 326.
- Sobral, G.**, Sookias, R.B., Bhullar, B.-A.S., Smith, R., Butler, R.J. y Müller, J. 2016. New information on the braincase and inner ear of *Euparkeria capensis* Broom: implications for diapsid and archosaur evolution. *Royal Society Open Science* 3: 160072. Doi: 10.1098/rsos.160072
- Soto, M.**, Pol, D. y Perea, D. 2011. A new specimen of *Uruguaysuchus aznarezi* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the middle Cretaceous of Uruguay and its phylogenetic relationships. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136: S173 – S198. Doi: 10.1111/j.1096-3642.2011.00717.x
- Spix, J.B.** 1825. Animalia nova sive Species novae lacertarum quas in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII–MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae Regis suscepto collegit et descripsit Dr. J.B. de Spix. T.O. Weigel Lipsiae, 26 p.
- Starck, D.** 1979. Cranio-cerebral relations in recent reptiles. En: Gans, C., Northcutt, R.G. y Uliski, P. (Editores), *Biology of the Reptilia*, Volume 9, Neurology A, Chapter 1, Academic Press, p. 1 – 38.
- Steel, R.** 1973. *Handbuch der Paleoherpetologie*, Vol. 16. Crocodylia. Fischer-Verlag, Portland, Oregon, 116 p.
- Storrs, G.W.**, Lucas, S.G. y Schoch, R.M. 1983. Endocranial cast of an Early Paleocene crocodylian from the San Juan, New Mexico. *Copeia* 3: 842 – 845.
- Stromer, E.** 1914. Ergebnisse der Forschungsreisen prof. E. Stromers in den Wüsten Agyptens: II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 1. Einleitung und 2. *Libycosuchus*. *Abhandlungen der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften* 27 (3): 14 p.
- Tarsitano, S.F.** 1985. Cranial metamorphosis and the origin of the Eusuchia. *Neus Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 17: 27 – 44.
- Tarsitano, S.F.**, Frey, E. y Riess, J. 1989. The evolution of the Crocodylia: a conflict between morphological and biochemical data. *American Zoologist* 29: 843 – 856.
- Tavares, S.A.S.**, Branco, F. y Carvalho, I.S. 2015. Osteoderms of *Montealtosuchus arrudacamposi* (Crocodyliformes, Peirosauridae) from the Turonian-Santonian (Upper Cretaceous) of Bauru Basin, Brazil. *Cretaceous Research* 56: 651 – 661. Doi: 10.1016/j.cretres.2015.07.002
- Tavares, S.A.S.**, Branco, F.R., Carvalho, I.S. y Maldanis, L. 2017. The morphofunctional design of *Montealtosuchus arrudacamposi* (Crocodyliformes, Upper Cretaceous) of the Bauru Basin, Brazil. *Cretaceous Research* 79: 64 – 76. Doi: 10.1016/j.cretres.2017.07.003
- Tennant, J.P.**, Mannion, P.D. y Upchurch, P. 2016. Evolutionary relationships and systematics of Atoposauridae (Crocodylomorpha: Neosuchia): implications for the rise of Eusuchia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 177: 854 – 936.
- Torres, C.R.** y Clarke, J.A. 2018. Nocturnal giants: evolution of the sensory ecology in elephant birds and other palaeognaths inferred from digital brain reconstructions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285: 20181540. Doi: 10.1098/rspb.2018.1540
- Torrey, T.W.** 1978. *Morfogénesis de los Vertebrados*. 3a edición, Editorial Limusa, México. 576 p.
- Trotteyn, M.J.**, Bona, P., Barrios, F., von Baczko, B., Lecuona, A., Desojo, J.B. y Paulina-Carabajal, A. 2015. Nuevas evidencias del desarrollo del flóculo en el cerebelo de arcosauriformes: variabilidad e implicancias paleobiológicas. *V Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, Simposio:*

*Nuevas perspectivas en el estudio de la anatomía endocraneana de vertebrados en América del Sur, Uruguay.*

**Turner, A.H.** 2004. Crocodyliform biogeography during the Cretaceous: evidence of Gondwana vicariance from biogeographical analysis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271: 2003 – 2009.

**Turner, A.H.** 2006. Osteology and phylogeny of a new species of *Araripesuchus* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Historical Biology* 18: 255–369.

**Turner, A.H.** y Calvo, J.O. 2005. A new sebecosuchian crocodyliform from the late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25 (1): 87 – 98.

**Turner, A.H.** y Buckley, G.A. 2008. *Mahajangasuchus insignis* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) cranial anatomy and new data on the origin of the eusuchian-style palate. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 382 – 408.

**Turner, A.H.** y Sertich, J.J.W. 2010. Phylogenetics history of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. En: D.W. Krause y N.J. Kley (Editores), *Simosuchus clarki (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar*. Memoir of the Society of Vertebrate Paleontology 10, p. 177–236.

**Turner, A.H.** 2015. A review of *Shamosuchus* and *Paralligator* (Crocodyliformes, Neosuchia) from the Cretaceous of Asia. *PLoS ONE* 10 (2): e0118116. Doi: 10.1371/journal.pone.0118116

**Tykoski, R.S.,** Rowe, T.B., Ketcham, R.A. y Colbert, M.W. 2002. *Calsoyasuchus valliceps*, a new crocodyliform from the early Jurassic Kayenta Formation of Arizona. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22 (3): 593 – 611.

**Ulinski, P.S.,** Dacey, D.M. y Sereno, M.I. 1992. Optic Tectum. En: Gans, C. y Ulinski, P.S. (Editores), *Biology of the Reptilia*, Volume 17, Neurology C, Sensorimotor Integration, Chapter 4, University of Chicago Press, p. 241 – 366.

**Underwood, G.** 1970. The eye. En: Gans, C. y Parsons, T.S. (Editores), *Biology of the Reptilia*, Volume 2, Morphology B, Chapter 1, Academic Press, p. 1 – 97.

**Vasconcellos, F.M.** y Carvalho, I.S. 2007. Cranial features of *Baurusuchus salgadoensis* Carvalho, Campos y Nobre 2005, a Baurusuchidae (Mesoeucrocodylia) from the Adamantina Formation, Bauru Basin, Brazil: paleoichnological, taxonomic and systematic implications. En: I.S. Carvalho, R.C.T. Cassab, C. Schwanke, M.A. Carvalho, A.C.S., A.C.S. Fernandes, M.A.C. Rodrigues, M.S.S. Carvalho, M.M. Arai, y M.E.Q. Oliveira (Editores), *Paleontologia: Cenários de Vida*. Interciência, p. 319 – 332.

**Vélez-Juarbe, J.,** Brochu, C.A. y Santos, H. 2006. A gharial from the Oligocene of Puerto Rico: transoceanic dispersal in the history of a non-marine reptile. *Proceedings of Royal Society B*. doi: 10.1098/rspb.2006.0455

**Vergne, A.L.,** Pritz, M.B. y Mathevon, N. 2009. Acoustic communication in crocodylians: from behaviour to brain. *Biological Reviews* 84: 391 – 411. Doi: 10.1111/j.1469-185X.2009.00079.x

**Vickaryous, M.K.** y Hall, B.K. 2008. Development of the dermal skeleton in *Alligator mississippiensis* (Archosauria, Crocodylia) with comments on the homology of osteoderms. *Journal of Morphology* 269: 398 – 422. Doi: 10.1002/jmor.10575

**von Baczko, B.,** Barrios, F., Desojo, J.B., Paulina Carabajal, A. y Bona, P. 2015. New insights on the development of the flocculus on Pseudosuchia (Archosauria). XXIX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. Diamante, Entre Ríos. Mayo de 2015.

**Walker, A.D.** 1970. A revision of the Jurassic *Hallopus victor* (Marsh), with remarks on the classification of crocodiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B 257: 323–372.

**Walker, A.D.** 1972. New light on the origin of birds and crocodiles. *Nature* 237: 257 – 263.

- Walls, G.L.** 1942. *The vertebrate eye and its adaptive radiation*. Hafner Publishing Company, 785 p.
- Walsh, S.A.** y Knoll, M.A. 2011. Directions in Palaeoneurology. *Palaeontology* 86: 263 – 279.
- Walsh, S.A.** y Knoll, M.A. 2018. The evolution of avian intelligence and sensory capabilities: The fossil evidence. En: Brauner, E., Ogiyara, N. y Tanabe, H. (Editores), *Digital Endocasts, from skulls to brains*. Replacement of Neanderthals by Modern Humans Series. Springer, 59 – 69. Doi: 10.1007/978-4-431-56582-6\_5
- Walsh, S.A.**, Barrett, P.M., Milner, A.C., Manley, G. y Witmer, L.M. 2009. Inner ear anatomy is a proxy for deducing auditory capability and behavior in reptiles and birds. *Proceedings of the Royal Society B* 276: 1355 – 1360. Doi: 10.1098/rspb.2008.1390
- Walsh, S.A.**, Iwaniuk, A.N., Knoll, M.A., Bourdon, E., Barrett, P.M., Milner, A.C., Nudds, R.L., Abel, R.L. y Sterpaio, P.D. 2013. Avian cerebellar floccular fossa size in not a proxy for flying ability in birds. *PLoS ONE* 8 (6): e67176. Doi: 10.1371/journal.pone.0067176
- Walsh, S.A.**, Luo, Z-X. y Barrett, P.M. 2013. Modern imaging techniques as a window to prehistoric auditory worlds. En: Köppl, C., Manley, G., Popper, A. y Fay, R. (Editores), *Insights from Comparative Hearing Research*. Springer Handbook of Auditory Research 49: 227 – 261.
- Watanabe, A.**, Gignac, P.M., Balanoff, A.M., Green, T.L., Kley, N.J. y Norell, M.A. 2019. Are endocasts good proxies for brain size and shape in archosaurs throughout ontogeny? *Journal of Anatomy* 234: 291 – 305. Doi: 10.1111/joa.12918
- Weldon, P.J.** y Ferguson, M.W.J. 1993. Chemoreception in crocodylians: anatomy, natural history, and empirical results. *Brain, Behavior and Evolution* 41 (3-5): 239 – 245.
- Welman, J.** 1995. [*The evolution of the braincase of early diapsids and its bearing on the origin of dinosaurs, crocodiles and birds*. University of the Orange Free State, South Africa, Tesis, 196 p.]
- Wenz, S.** 1968. Contribution a l'étude du genre *Metriorhynchus*: crâne et moulage endocranien de *Metriorhynchus superciliosus*. *Annales de Paléontologie*, Tome LIV (2): 149 – 183.
- Wever, E.G.** 1971. Hearing in the Crocodylia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 68 (7): 1498 – 1500.
- Wever, E.G.** 1978. *The Reptile Ear: Its Structure and Function*. Princeton University Press, 1024 p.
- Wever, E.G.** y Vernon, J.A. 1957. Auditory responses in the spectacled caiman. *Journal of Cellular and Comparative Physiology* 50 (2): 333 – 339.
- Wharton, D.S.** 2000. An enlarged endocranial venous system in *Steneosaurus pictaviensis* (Crocodylia: Thalattosuchia) from the Upper Jurassic of Les Lourdines, France. *Earth and Planetary Sciences* 331: 221 – 226.
- Whetstone, K.N.** y Martin, L.D. 1979. New look at the origin of birds and crocodiles. *Nature* 279: 234 – 236.
- Whetstone, K.N.**, y Whybrow, P.J. 1983. A “cursorial” crocodylian from the Triassic of Lesotho (Basutoland), southern Africa. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas* 106: 1–37.
- Wiedersheim, R.** 1902. Vergleichende anatomie der Wirbelthiere. Für studierende bearbeitet. Fischer, Jena. 724 p.
- Williston, S.W.** 1925. *The Osteology of the Reptiles*. Harvard University Press, Cambridge. 324 p.
- Witmer, L.M.** 1995. Homology of facial structures in extant archosaurs (birds and crocodylians), with special reference to paranasal pneumaticity and nasal conchae. *Journal of Morphology* 225: 269 – 327.

- Witmer, L.M., Chatterjee, S., Franzosa, J. y Rowe, T.** 2003. Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behaviour. *Nature* 425: 950 – 953.
- Witmer, L.M., Ridgely, R.C., Dufeu, D.L, Semones y M.C.** 2008. Using CT to peer into the past: 3D visualization of the brain and ear regions of birds, crocodiles, and noavian dinosaurs. En: Endo, H. & Frey, R. (Editores), *Anatomical Imaging: Towards a New Morphology*. Springer-Verlag, Tokyo, Japan, p. 67 – 88.
- Wyneken, J.** 2007. Reptilian neurology: anatomy and function. *Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice* 10 8(3): 837 – 853. Doi: 10.1016/j.cvex.2007.05.004
- Wyneken, J.** 2015. Reptile cranial structures and functions. *ExoticsCon 2015 Main Conference Proceedings*, p. 553 – 562.
- Woodward, A.S.** 1896. On two Mesozoic crocodylians, *Notosuchus* (genus novum) and *Cynodontosuchus* (genus novum), from the red sandstones of the Territory of Neuquén (Argentine Republic). *Anales del Museo de La Plata* 4:1 – 20.
- Woodward, S.A.** 1898. *Outlines of Vertebrate Palaeontology for students of Zoology*. Cambridge Natural Science Manuals, Biological Series. Cambridge: at the University Press. 470 p.
- Wu, X.-C. y Chatterjee, S.** 1993. *Dibothrosuchus elaphros*, a crocodylomorph from the Lower Jurassic of China and the phylogeny of the Sphenosuchia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13 (1): 58 – 89.
- Wu, X.-C., Brinkman, D.B. y Lu, J.-C.** 1994. A new species of *Shantungosuchus* from the Lower Cretaceous of Inner Mongolia (China), with comments on *S. chuhsienensis* Young, 1961 and phylogenetic position of the genus. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14 (2): 210 – 229.
- Wu, X.-C., Sues, H.-D. y Sun, A.** 1995. A plant-eating crocodyliform reptile from the Cretaceous of China. *Nature* 376: 678 – 680.
- Wu, X.-C., Brinkman, D.B. y Russell, A.P.** 1996. *Sunosuchus junggarensis* sp.nov. (Archosauria: Crocodyliformes) from the Upper Jurassic of Xinjiang, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences* 33: 606 – 630.
- Wu, X.-C., Sues, H.-D. y Dong, Z.-M.** 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.
- Wu, X.-C., Russell, A.P. y Cumbaa, S.L.** 2001a. *Terminonaris* (Archosauria: Crocodyliformes): new material from Saskatchewan, Canada, and comments on its phylogenetic relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21 (3): 492 – 514.
- Wu, X.-C., Cheng, Z.-W. y Russell, A.P.** 2001b. Cranial anatomy of a new crocodyliform (Archosauria: Crocodylomorpha) from the Lower Cretaceous of Song-Liao Plain, northeastern China. *Canadian Journal of Earth Sciences* 28: 1654 – 1663.
- Wu, X.-C., Russell, A.P. y Brinkman, D.B.** 2001c. A review of *Leidyosuchus canadensis* Lambe, 1907 (Archosauria: Crocodylia) and an assessment of cranial variation based upon new material. *Canadian Journal of Earth Sciences* 38: 1665 – 1687.
- Yeh, H.-K.** 1958. A new crocodiles from Maoming Kwangtung. *Vertebrata PalAsiatica* 2 (4): 237 – 243.
- Young, C.-C. y Chow, M.-C.** 1953. New fossil reptiles from Szechuan China. *Acta Paleontologica Sinica* 1 (3): 216 – 259.
- Young, M.T., Brusatte, S.L., Ruta, M. y Andrade, M.B.** 2010. The evolution of Metriorhynchoidea (Mesoeucrocodylia, Thalattosuchia): an integrated approach using geometric morphometrics, analysis of disparity, and biomechanics. *Zoological Journal of the Linnean Society* 158: 801 – 859.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

**Young, B.A., Mathevon, N. y Tang, Y.** 2013. Reptile auditory neuroethology: what do reptiles do with their hearing? En: Köppl, C., Manley, G.A., Popper, A.N. y Fay, R.R. (Editores), *Insights from comparative hearing research*. Springer Handbook of Auditory Research 49: 323 – 346.

**Zaher, H., Pol, D., Carvalho, A.B., Riccomini, C., Campos, D. y Nava, W.** 2006. Redescription of the cranial morphology of *Mariliasuchus amarali*, and its phylogenetic affinities (Crocodyliformes, Notosuchia). *American Museum Novitates* 3512, 40 p.

**Zelenitsky, D.K., Therrien, F. y Kobayashi, Y.** 2009. Olfactory acuity in theropods: palaeontological and evolutionary implications. *Proceedings of Royal Society B: Biological Sciences* 276: 667 – 673. Doi: 10.1098/rspb.2008.1075

**Zelenitsky, D.K., Therrien, F., Ridgley, R.C., McGee, A.R. y Witmer, L.M.** 2011. Evolution of olfaction in non-avian theropod dinosaurs and birds. *Proceedings of Royal Society B: Biological Sciences* 278: 3625 – 3634. Doi: 10.1098/rspb.2011.0238

**ADENDA**

Al finalizar esta Tesis Doctoral, y durante su proceso de revisión, se publicaron algunos trabajos que contribuyen a la anatomía craneana y paleoneurología de los Crocodylomorpha en general y de los Notosuchia en particular. En primer lugar, el espécimen MCF-PVPH-160, que en esta Tesis Doctoral es considerado como Peirosauridae indeterminado, fue descrito como una nueva especie de peirosáurido, *Barrosasuchus neuquenianus*, por Coria et al. (2019); éste registro incrementa la diversidad taxonómica del grupo en el Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina. Además, nuevos materiales de *Araripesuchus buitreaensis* fueron descritos por Fernández-Dumont et al. (2020), incrementando el conocimiento de la anatomía craneana y variación intraespecífica de esta especie de uruguaysúquido. Por otro lado, Leardi et al. (2020) describieron en detalle la caja craneana y el molde endocraneano del Crocodylomorpha basal *Almadasuchus figarii*, contribuyendo al conocimiento de la condición primitiva de estas estructuras e implicancias en Crocodyliformes. Un estudio paleoneurológico, incluyendo variación ontogenética y capacidades sensoriales, fue realizado para el baurusúquido de Brasil *Baurusuchus* sp. (Dumont Jr. et al., 2020), con resultados y conclusiones similares, en gran medida, a los obtenidos en esta Tesis Doctoral. Dos estudios sobre el Crocodylia actual *Alligator mississippiensis*, uno sobre la variación morfológica del molde endocraneano a través de la ontogenia (Hu et al., 2020) y otro sobre la distribución de los nervios craneanos a través de la ontogenia (Lessner y Holliday, 2020), constituyéndose en referencias obligadas para estudios paleoneurológicos en Archosauria extintos. Por último, Schwab et al. (2020) analizaron la morfología del oído interno y su relación con los diferentes hábitos de vida desarrollados por los Crocodylomorpha (terrestres y acuáticos), teniendo una lagena más larga aquellos de hábitos terrestres.

Las referencias de estos trabajos se listan a continuación:

**Coria, R.A., Ortega, F., Arcucci, A.B. y Currie, P.J.** 2019. A new and complete peirosaurid (Crocodyliformes, Notosuchia) from Sierra Barrosa (Santonian, Upper Cretaceous) of the Neuquén Basin, Argentina. *Cretaceous Research* 95: 89 – 105. Doi: 10.1016/j.cretres.2018.11.008

**Dumont Jr., M.V., Santucci, R.M., Andrade, M.B. y Oliveira, C.E.M.** 2020. Paleoneurology of *Baurusuchus* (Crocodyliformes, Baurusuchidae), ontogenetic variation, brain size, and sensorial implications. *The Anatomical Record*. Doi: 10.1002/ar.24567

**Fernández- Dumont, M.L., Bona, P., Pol, D. y Apesteguía, S.** 2020. New anatomical information on *Araripesuchus buitreaensis* with implications for the systematics of Uruguaysuchidae (Crocodyliformes, Notosuchia). *Cretaceous Research* 113: 104494. Doi: 10.1016/j.cretres.2020.104494

**Hu, K., King, J.L., Romick, C.A., Dufeu, D.L., Witmer, L.M., Stubbs, T.L., Rayfield, E.J. y Benton, M.J.** 2020. Ontogenetic endocranial shape change in alligators and ostriches and implications for the development of the non-avian dinosaur endocranium. *The Anatomical Record*. Doi: 10.1002/ar.24579

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

**Leardi**, J.M., Pol, D. y Clark, J.M. 2020. Braincase anatomy of *Almadasuchus figarii* (Archosauria, Crocodylomorpha) and a review of the cranial pneumaticity in the origins of Crocodylomorpha. *Journal of Anatomy*. Doi: 10.1111/joa.13171

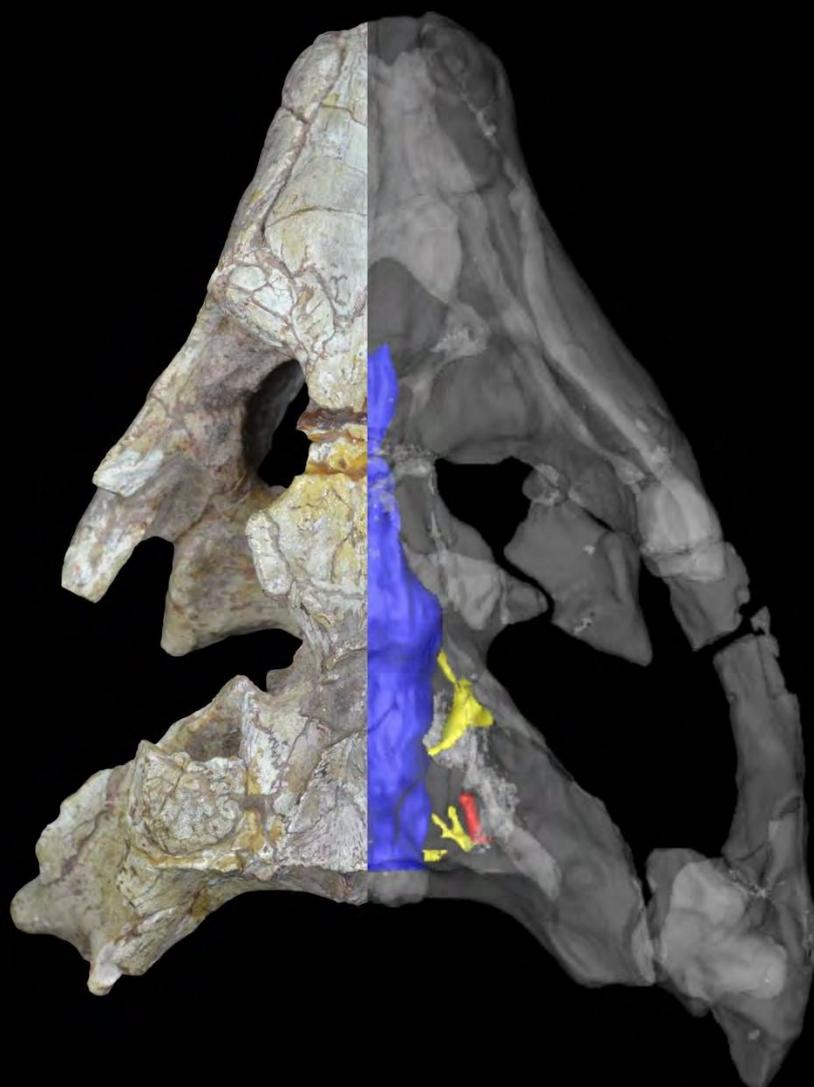
**Lessner**, E.J. y Holliday, C.M. 2020. A 3D ontogenetic atlas of *Alligator mississippiensis* cranial nerves and their significance for comparative neurology of reptiles. *The Anatomical Record*. Doi: 10.1002/ar.24550

**Schwab**, J.A., Young, M.T., Neenan, J.M., Walsh, S.A., Witmer, L.M., Herrera, Y., Allain, R., Brochu, C.A., Choiniere, J.N., Clark, J.M., Dollman, K.N., Etches, S., Fritsch, G., Gignac, P.M., Ruebenstahl, A., Sachs, S., Turner, A.H., Vignaud, P., Wilberg, E.W., Xu, X., Zanno, L.E. y Brusatte, S.L. 2020. Inner ear sensory system changes as extinct crocodylomorphs transitioned from land to water. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. Doi: 10.1073/pnas.2002146117

**Universidad Nacional de La Plata**

**Tesis Doctoral:**

**El neurocráneo de los notosúquios (Crocodyliformes)  
del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina  
(Patagonia, Argentina): morfología endocraneana y sus  
inferencias paleoneurológicas.**



**Lic. Francisco Barrios**

**2021**



**Universidad Nacional de La Plata  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo**

**El neurocráneo de los notosúquios (Crocodyliformes)  
del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina  
(Patagonia, Argentina): morfología endocraneana y sus  
inferencias paleoneurológicas.**

**Tomo II: Figuras, Tablas y Apéndices**

Tesis presentada para optar por el título de Doctor en Ciencias Naturales

Por

**Lic. Francisco Barrios**

**Directores de Tesis:**

Dra. Paula Bona (FCNyMLP – CONICET)

Dra. Ariana Paulina-Carabajal (INIBIOMA – CONICET)

**Abril, 2021**

## ÍNDICE

<b>FIGURAS.....</b>	<b>1</b>
<b>    Capítulo I.....</b>	<b>2</b>
<b>Figura 1.1.....</b>	<b>3</b>
<b>Figura 1.2.....</b>	<b>4</b>
<b>Figura 1.3.....</b>	<b>5</b>
<b>Figura 1.4.....</b>	<b>6</b>
<b>Figura 1.5.....</b>	<b>7</b>
<b>Figura 1.6.....</b>	<b>8</b>
<b>Figura 1.7.....</b>	<b>9</b>
<b>Figura 1.8.....</b>	<b>10</b>
<b>Figura 1.9.....</b>	<b>11</b>
<b>Figura 1.10.....</b>	<b>12</b>
<b>Figura 1.11.....</b>	<b>13</b>
<b>    Capítulo II.....</b>	<b>14</b>
<b>Figura 2.1.....</b>	<b>15</b>
<b>Figura 2.2.....</b>	<b>16</b>
<b>Figura 2.3.....</b>	<b>17</b>
<b>Figura 2.4.....</b>	<b>18</b>
<b>Figura 2.5.a.....</b>	<b>19</b>
<b>Figura 2.5.b.....</b>	<b>20</b>
<b>Figura 2.5.c.....</b>	<b>21</b>
<b>Figura 2.6.a.....</b>	<b>22</b>
<b>Figura 2.6.b.....</b>	<b>23</b>
<b>Figura 2.6.c.....</b>	<b>24</b>
<b>Figura 2.7.....</b>	<b>25</b>
<b>Figura 2.8.....</b>	<b>26</b>
<b>Figura 2.9.....</b>	<b>27</b>
<b>Figura 2.10.....</b>	<b>28</b>

<b>Figura 2.11.....</b>	<b>29</b>
<b>Figura 2.12.....</b>	<b>30</b>
<b>Figura 2.13.....</b>	<b>31</b>
<b>Figura 2.14a.....</b>	<b>32</b>
<b>Figura 2.14b.....</b>	<b>33</b>
<b>Figura 2.15a.....</b>	<b>34</b>
<b>Figura 2.15b.....</b>	<b>35</b>
<b>Figura 2.15c.....</b>	<b>36</b>
<b>Figura 2.15d.....</b>	<b>37</b>
<b>Figura 2.16.....</b>	<b>38</b>
<b>Capítulo III.....</b>	<b>39</b>
<b>Figura 3.1.....</b>	<b>40</b>
<b>Figura 3.2.....</b>	<b>41</b>
<b>Figura 3.3.....</b>	<b>42</b>
<b>Figura 3.4.....</b>	<b>43</b>
<b>Figura 3.5.....</b>	<b>44</b>
<b>Figura 3.6.....</b>	<b>45</b>
<b>Figura 3.7.....</b>	<b>45</b>
<b>Figura 3.8.....</b>	<b>46</b>
<b>Figura 3.9.....</b>	<b>47</b>
<b>Figura 3.10.....</b>	<b>47</b>
<b>Figura 3.11.....</b>	<b>48</b>
<b>Figura 3.12.....</b>	<b>48</b>
<b>Figura 3.13.....</b>	<b>49</b>
<b>Figura 3.14.....</b>	<b>50</b>
<b>Figura 3.15.....</b>	<b>50</b>
<b>Figura 3.16.....</b>	<b>51</b>
<b>Figura 3.17.....</b>	<b>51</b>
<b>Figura 3.18.....</b>	<b>52</b>

<b>Figura 3.19.....</b>	<b>52</b>
<b>Figura 3.20.....</b>	<b>53</b>
<b>Figura 3.21.....</b>	<b>53</b>
<b>Figura 3.22a.....</b>	<b>54</b>
<b>Figura 3.22b.....</b>	<b>55</b>
<b>Figura 3.23a.....</b>	<b>56</b>
<b>Figura 3.23b.....</b>	<b>57</b>
<b>Figura 3.24a.....</b>	<b>58</b>
<b>Figura 3.24b.....</b>	<b>58</b>
<b>Figura 3.25.....</b>	<b>59</b>
<b>Figura 3.26.....</b>	<b>60</b>
<b>Figura 3.27.....</b>	<b>61</b>
<b>Figura 3.28.....</b>	<b>62</b>
<b>Figura 3.29.....</b>	<b>63</b>
<b>Figura 3.30.....</b>	<b>64</b>
<b>Figura 3.31.....</b>	<b>64</b>
<b>Figura 3.32.....</b>	<b>65</b>
<b>Figura 3.33.....</b>	<b>65</b>
<b>Figura 3.34.....</b>	<b>66</b>
<b>Figura 3.35.....</b>	<b>66</b>
<b>Figura 3.36.....</b>	<b>67</b>
<b>Figura 3.37.....</b>	<b>68</b>
<b>Figura 3.38.....</b>	<b>69</b>
<b>Figura 3.39.....</b>	<b>70</b>
<b>Figura 3.40.....</b>	<b>71</b>
<b>Figura 3.41.....</b>	<b>72</b>
<b>Figura 3.42.....</b>	<b>73</b>
<b>Figura 3.43.....</b>	<b>73</b>
<b>Figura 3.44.....</b>	<b>74</b>

<b>Figura 3.45.....</b>	<b>74</b>
<b>Figura 3.46.....</b>	<b>75</b>
<b>Figura 3.47.....</b>	<b>75</b>
<b>Figura 3.48.....</b>	<b>76</b>
<b>Figura 3.49.....</b>	<b>77</b>
<b>Figura 3.50.....</b>	<b>77</b>
<b>Figura 3.51.....</b>	<b>78</b>
<b>Figura 3.52.....</b>	<b>79</b>
<b>Figura 3.53.....</b>	<b>80</b>
<b>Figura 3.54.....</b>	<b>81</b>
<b>Figura 3.55.....</b>	<b>82</b>
<b>Figura 3.56.....</b>	<b>83</b>
<b>Figura 3.57.....</b>	<b>84</b>
<b>Figura 3.58.....</b>	<b>85</b>
<b>Figura 3.59.....</b>	<b>85</b>
<b>Figura 3.60.....</b>	<b>86</b>
<b>Figura 3.61.....</b>	<b>87</b>
<b>Figura 3.62.....</b>	<b>88</b>
<b>Figura 3.63.....</b>	<b>89</b>
<b>Figura 3.64.....</b>	<b>90</b>
<b>Figura 3.65.....</b>	<b>91</b>
<b>Figura 3.66.....</b>	<b>92</b>
<b>Figura 3.67.....</b>	<b>93</b>
<b>Figura 3.68.....</b>	<b>93</b>
<b>Figura 3.69.....</b>	<b>94</b>
<b>Figura 3.70.....</b>	<b>94</b>
<b>Figura 3.71.....</b>	<b>95</b>
<b>Figura 3.72.....</b>	<b>95</b>
<b>Figura 3.73.....</b>	<b>96</b>

<b>Figura 3.74.....</b>	<b>97</b>
<b>Figura 3.75.....</b>	<b>98</b>
<b>Figura 3.76.....</b>	<b>99</b>
<b>Figura 3.77.....</b>	<b>100</b>
<b>Figura 3.78.....</b>	<b>101</b>
<b>Figura 3.79.....</b>	<b>102</b>
<b>Figura 3.80.....</b>	<b>103</b>
<b>Figura 3.81.....</b>	<b>104</b>
<b>Figura 3.82.....</b>	<b>105</b>
<b>Figura 3.83.....</b>	<b>106</b>
<b>Figura 3.84.....</b>	<b>107</b>
<b>Figura 3.85.....</b>	<b>108</b>
<b>Figura 3.86.....</b>	<b>109</b>
<b>Figura 3.87.....</b>	<b>110</b>
<b>Figura 3.88a.....</b>	<b>111</b>
<b>Figura 3.88b.....</b>	<b>112</b>
<b>Figura 3.89.....</b>	<b>113</b>
<b>Figura 3.90.....</b>	<b>114</b>
<b>Figura 3.91.....</b>	<b>115</b>
<b>Figura 3.92.....</b>	<b>116</b>
<b>Figura 3.93.....</b>	<b>117</b>
<b>Figura 3.94.....</b>	<b>118</b>
<b>Figura 3.95.....</b>	<b>119</b>
<b>Figura 3.96.....</b>	<b>120</b>
<b>Figura 3.97.....</b>	<b>121</b>
<b>Figura 3.98.....</b>	<b>122</b>
<b>Figura 3.99.....</b>	<b>123</b>
<b>Figura 3.100.....</b>	<b>124</b>
<b>Figura 3.101.....</b>	<b>125</b>

<b>Figura 3.102.....</b>	<b>126</b>
<b>Figura 3.103.....</b>	<b>127</b>
<b>Figura 3.104.....</b>	<b>128</b>
<b>Figura 3.105.....</b>	<b>129</b>
<b>Figura 3.106.....</b>	<b>130</b>
<b>Figura 3.107.....</b>	<b>131</b>
<b>Figura 3.108.....</b>	<b>132</b>
<b>Figura 3.109.....</b>	<b>133</b>
<b>Figura 3.110.....</b>	<b>134</b>
<b>Figura 3.111.....</b>	<b>135</b>
<b>Figura 3.112.....</b>	<b>136</b>
<b>Figura 3.113.....</b>	<b>137</b>
<b>Figura 3.114.....</b>	<b>138</b>
<b>Figura 3.115.....</b>	<b>139</b>
<b>Figura 3.116.....</b>	<b>140</b>
<b>Figura 3.117.....</b>	<b>141</b>
<b>Figura 3.118.....</b>	<b>142</b>
<b>Figura 3.119.....</b>	<b>143</b>
<b>Figura 3.120.....</b>	<b>144</b>
<b>Figura 3.121.....</b>	<b>145</b>
<b>Figura 3.122.....</b>	<b>146</b>
<b>Figura 3.123.....</b>	<b>147</b>
<b>Figura 3.124.....</b>	<b>148</b>
<b>Figura 3.125.....</b>	<b>149</b>
<b>Figura 3.126.....</b>	<b>150</b>
<b>Figura 3.127.....</b>	<b>151</b>
<b>Figura 3.128.....</b>	<b>152</b>
<b>Figura 3.129.....</b>	<b>153</b>
<b>Figura 3.130.....</b>	<b>154</b>

<b>Figura 3.131.....</b>	<b>155</b>
<b>Figura 3.132.....</b>	<b>156</b>
<b>Figura 3.133.....</b>	<b>157</b>
<b>Figura 3.134.....</b>	<b>158</b>
<b>Figura 3.135.....</b>	<b>159</b>
<b>Capítulo IV.....</b>	<b>160</b>
<b>Figura 4.1.....</b>	<b>161</b>
<b>Figura 4.2.....</b>	<b>162</b>
<b>Figura 4.3.....</b>	<b>163</b>
<b>Figura 4.4.....</b>	<b>164</b>
<b>Figura 4.5.....</b>	<b>164</b>
<b>Figura 4.6a.....</b>	<b>165</b>
<b>Figura 4.6b.....</b>	<b>166</b>
<b>Figura 4.7.....</b>	<b>167</b>
<b>Figura 4.8a.....</b>	<b>168</b>
<b>Figura 4.8b.....</b>	<b>169</b>
<b>Figura 4.9a.....</b>	<b>170</b>
<b>Figura 4.9b.....</b>	<b>171</b>
<b>Figura 4.10.....</b>	<b>172</b>
<b>Figura 4.11.....</b>	<b>173</b>
<b>Figura 4.12.....</b>	<b>174</b>
<b>Figura 4.13.....</b>	<b>175</b>
<b>Figura 4.14.....</b>	<b>176</b>
<b>Capítulo V.....</b>	<b>177</b>
<b>Figura 5.1a.....</b>	<b>178</b>
<b>Figura 5.1b.....</b>	<b>179</b>
<b>Figura 5.2.....</b>	<b>180</b>
<b>Figura 5.3.....</b>	<b>181</b>
<b>Figura 5.4.....</b>	<b>182</b>

Figura 5.5.....	183
Figura 5.6.....	184
Figura 5.7.....	184
Figura 5.8.....	185
Figura 5.9.....	186
Figura 5.10.....	186
Figura 5.11.....	187
Figura 5.12.....	187
Figura 5.13.....	188
Figura 5.14.....	188
Figura 5.15.....	189
Capítulo VI.....	190
Figura 6.1a.....	191
Figura 6.1b.....	192
Figura 6.1c.....	193
Figura 6.2.....	194
Figura 6.3.....	195
Figura 6.4.....	196
Figura 6.5.....	197
Figura 6.6.....	198
Figura 6.7.....	199
TABLAS.....	200
Tabla 1.....	201
Tabla 2.1.....	203
Tabla 2.2.....	206
Tabla 2.3.....	208
Tabla 2.4.....	211
Tabla 2.5.....	229
Tabla 2.6.....	230

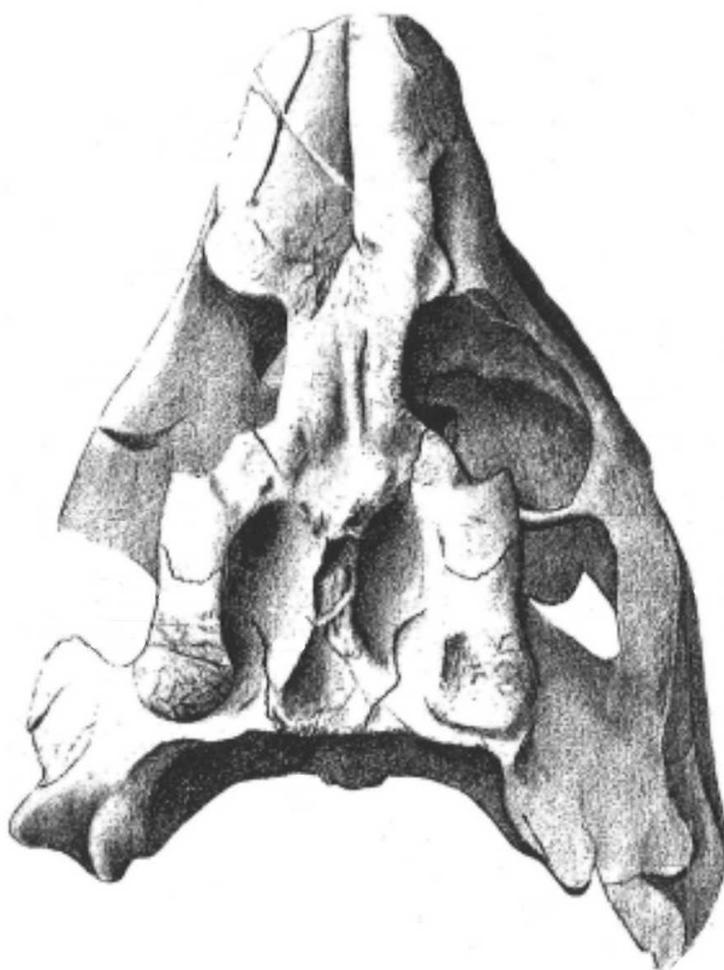
<b>Tabla 2.7</b> .....	<b>231</b>
<b>Tabla 2.8</b> .....	<b>232</b>
<b>Tabla 2.9</b> .....	<b>233</b>
<b>Tabla 2.10</b> .....	<b>235</b>
<b>Tabla 2.11</b> .....	<b>236</b>
<b>Tabla 2.12</b> .....	<b>237</b>
<b>Tabla 2.13</b> .....	<b>238</b>
<b>Tabla 2.14</b> .....	<b>240</b>
<b>Tabla 2.15</b> .....	<b>241</b>
<b>Tabla 3.1a</b> .....	<b>242</b>
<b>Tabla 3.1b</b> .....	<b>244</b>
<b>Tabla 3.2a</b> .....	<b>246</b>
<b>Tabla 3.2b</b> .....	<b>248</b>
<b>Tabla 3.3a</b> .....	<b>250</b>
<b>Tabla 3.3b</b> .....	<b>251</b>
<b>Tabla 3.3c</b> .....	<b>252</b>
<b>Tabla 4.1</b> .....	<b>254</b>
<b>Tabla 4.2</b> .....	<b>255</b>
<b>Tabla 5.1</b> .....	<b>256</b>
<b>Tabla 5.2</b> .....	<b>257</b>
<b>Tabla 5.3a</b> .....	<b>258</b>
<b>Tabla 5.3b</b> .....	<b>259</b>
<b>Tabla 5.3c</b> .....	<b>260</b>
<b>Tabla 5.4</b> .....	<b>261</b>
<b>Tabla 5.5a</b> .....	<b>262</b>
<b>Tabla 5.5b</b> .....	<b>263</b>
<b>Tabla 5.6</b> .....	<b>264</b>
<b>Tabla 5.7</b> .....	<b>265</b>
<b>Tabla 5.8</b> .....	<b>266</b>

<b>Tabla 5.9</b> .....	<b>267</b>
<b>Tabla 5.10</b> .....	<b>268</b>
<b>Tabla 5.11</b> .....	<b>269</b>
<b>Tabla 5.12</b> .....	<b>270</b>
<b>Tabla 6</b> .....	<b>271</b>
<b>APÉNDICES</b> .....	<b>273</b>
<b>Apéndice 1</b> .....	<b>274</b>
<b>Apéndice 2</b> .....	<b>278</b>
<b>Apéndice 3a</b> .....	<b>280</b>
<b>Apéndice 3b</b> .....	<b>293</b>
<b>Figura A3.1</b> .....	<b>293</b>
<b>Figura A3.2</b> .....	<b>294</b>
<b>Figura A3.3</b> .....	<b>295</b>
<b>Figura A3.4</b> .....	<b>296</b>
<b>Figura A3.5</b> .....	<b>297</b>
<b>Figura A3.6</b> .....	<b>298</b>
<b>Figura A3.7</b> .....	<b>299</b>
<b>Figura A3.8</b> .....	<b>301</b>
<b>Figura A3.9</b> .....	<b>302</b>
<b>Figura A3.10</b> .....	<b>303</b>
<b>Figura A3.11</b> .....	<b>304</b>
<b>Figura A3.12</b> .....	<b>305</b>
<b>Figura A3.13</b> .....	<b>306</b>
<b>Apéndice 4</b> .....	<b>307</b>
<b>Apéndice 5</b> .....	<b>323</b>

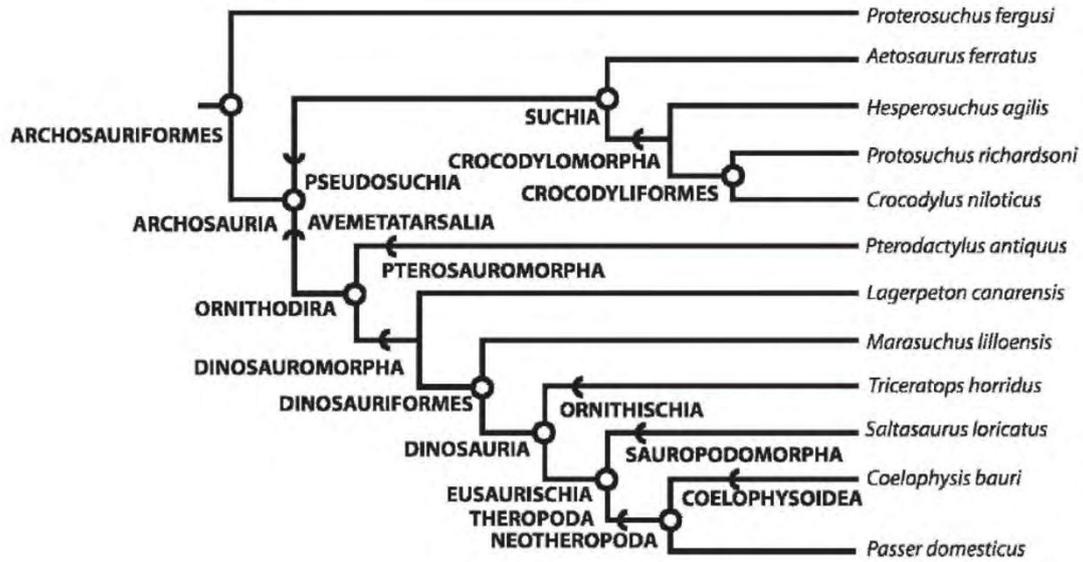
# FIGURAS

# CAPÍTULO I:

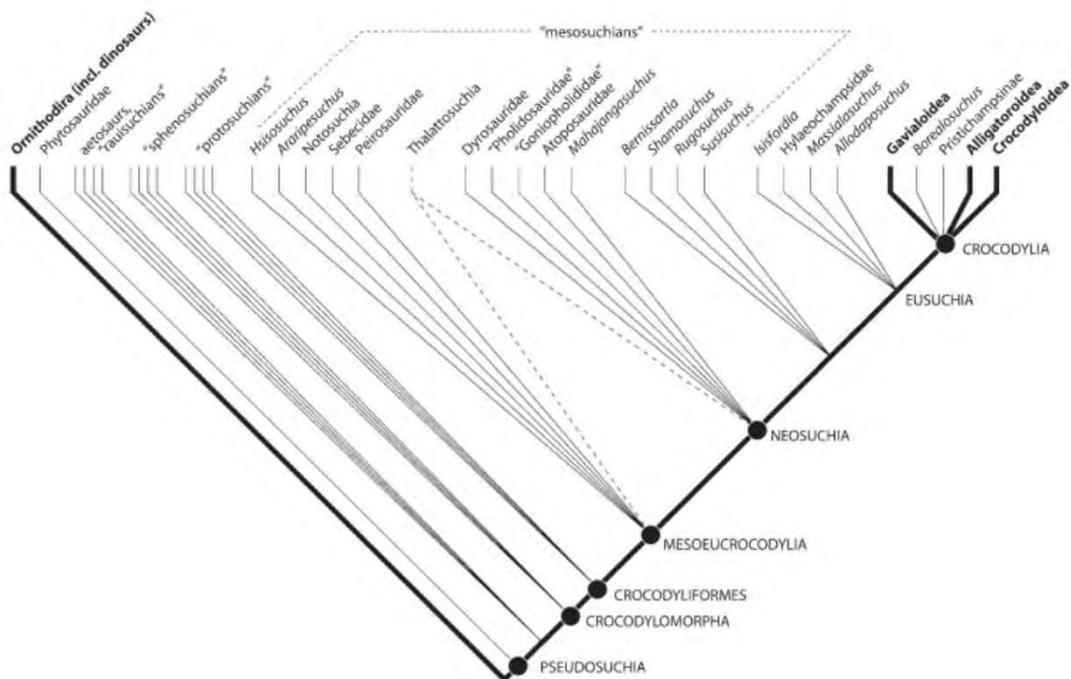
## INTRODUCCIÓN



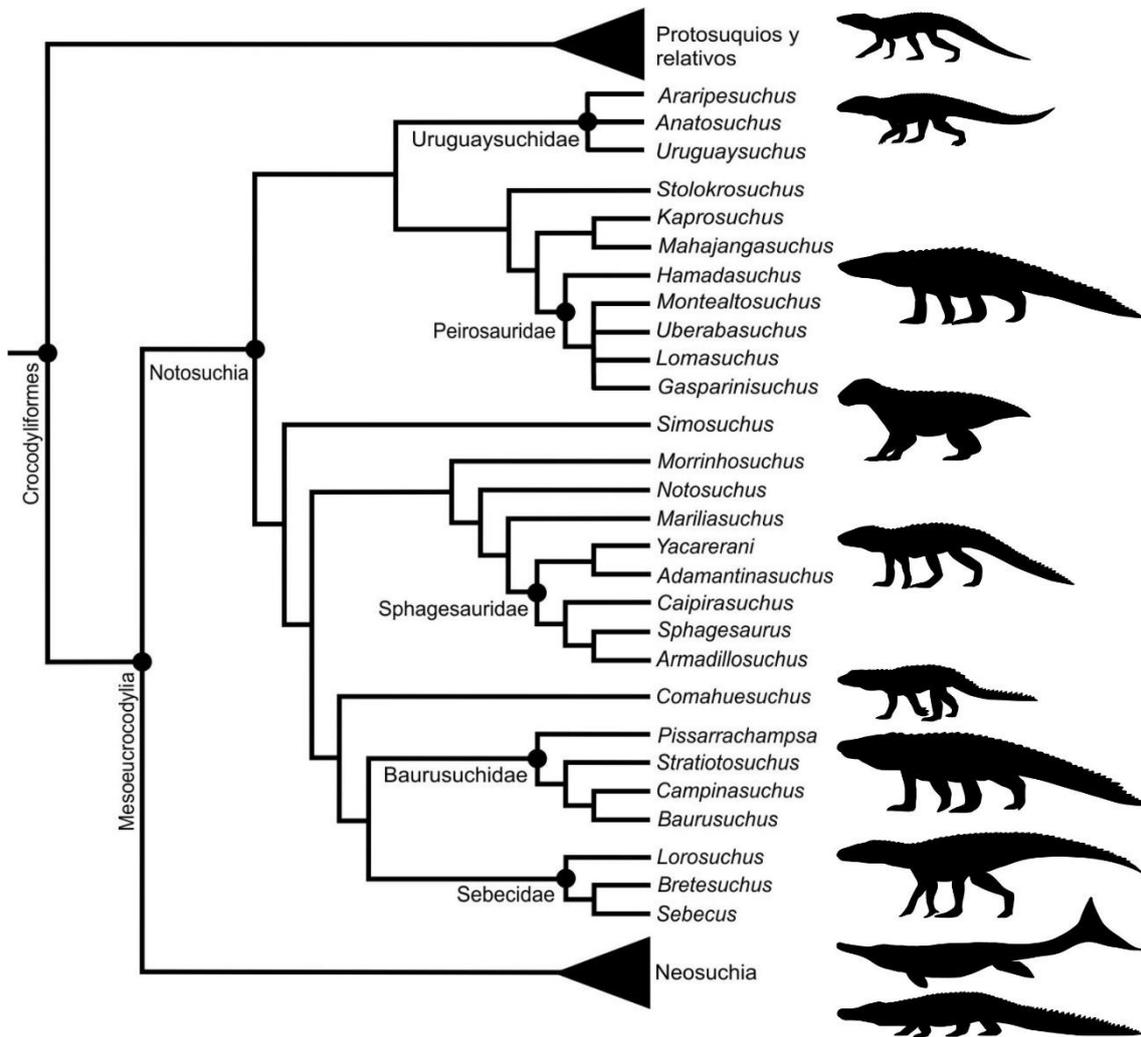
A



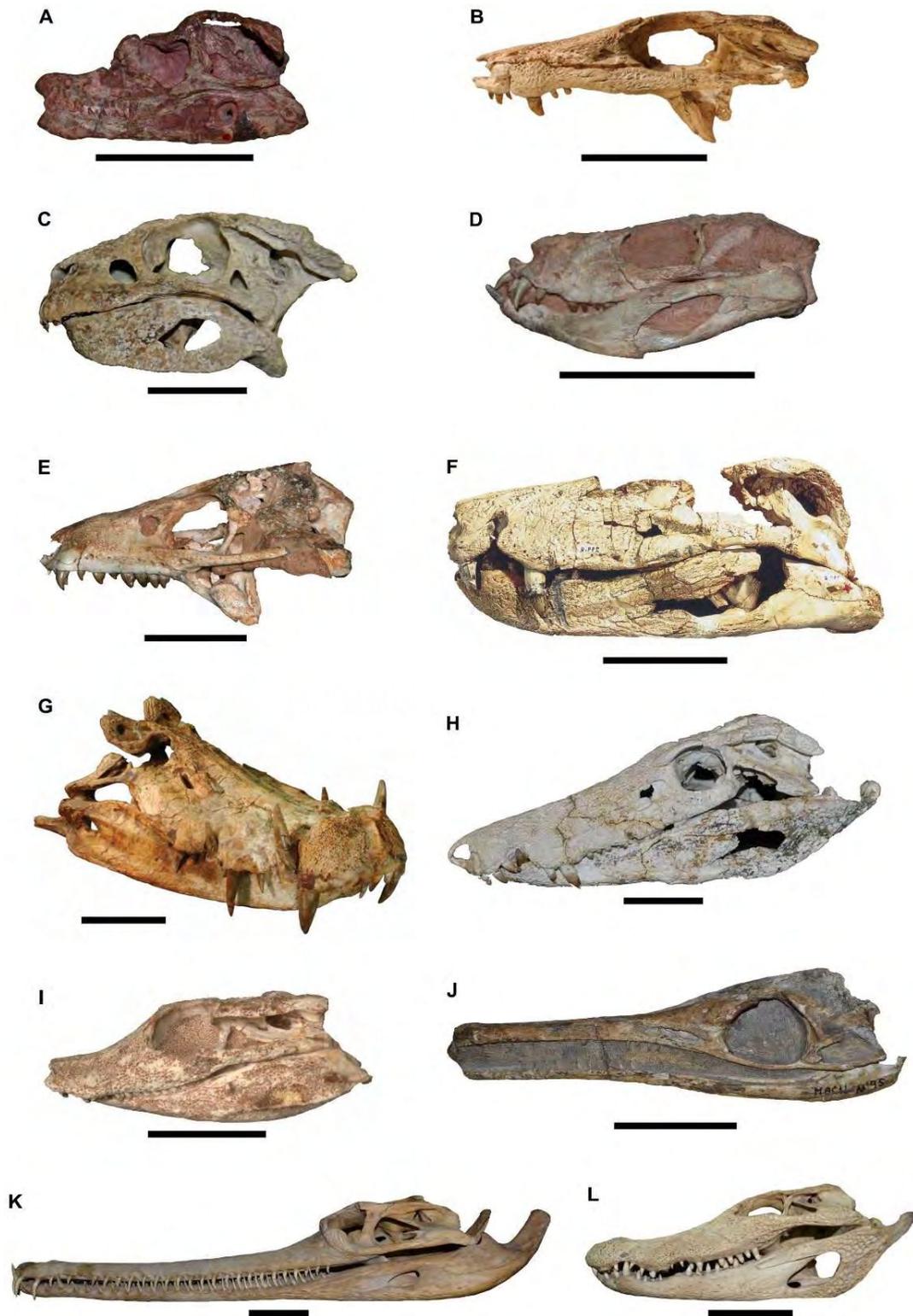
B



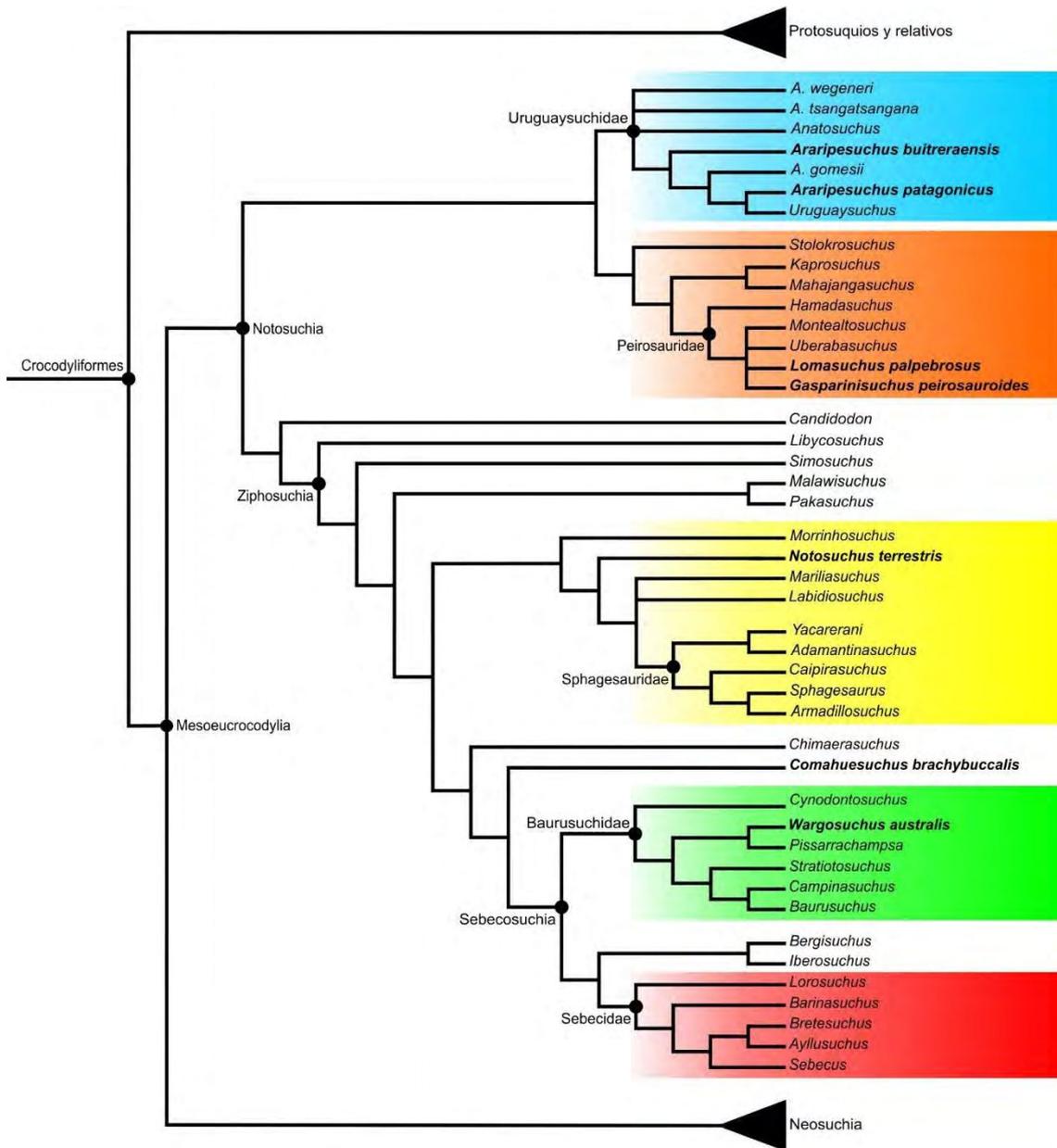
**Figura 1.1.** Cladogramas mostrando las relaciones filogenéticas dentro de: **A**, Archosauria (tomado de Nesbitt, 2011) y **B**, Pseudosuchia (tomado de Brochu et al., 2009).



**Figura 1.2.** Cladograma simplificado mostrando las relaciones filogenéticas dentro de Notosuchia, con siluetas de reconstrucciones en vida de los diferentes morfotipos adaptativos dentro de Crocodyliformes; tomado y modificado de Pol et al. (2014).



**Figura 1.3.** Diversidad craneana dentro de Crocodyliformes. **A**, *Hemiprotosuchus leali* (PVL 3829); **B**, *Araripesuchus wegeneri* (tomada de Sereno y Larsson, 2009; fig. 14A); **C**, *Simosuchus clarki* (UA 8679); **D**, *Yacarerani boliviensis* (MNK-PAL 5063); **E**, *Caipirasuchus stenognathus* (tomada de Pol et al., 2014; fig. 10); **F**, *Baurusuchus pachecoi* (DGM 299-R); **G**, *Kaprosuchus saharicus* (tomada de Sereno y Larsson, 2009; fig. 32); **H**, *Uberabasuchus terrificus* (CPPLIP 630); **I**, *Shamosuchus djadochtaensis* (tomada de Pol et al., 2009; fig. 7); **J**, *Cricosaurus araucanensis* (MACN-PV-N-95); **K**, *Gavialis gangeticus* (MLP 602); **L**, *Caiman yacare* (MACN-HE 43694). Escala de la barra = 5 cm (A,B,C,D, E,I) y 10 cm (F,G,H,J,K,L).



**Figura 1.4.** Cladograma simplificado mostrando las relaciones filogenéticas dentro de Notosuchia, según Pol et al. (2014). En color están resaltados los diferentes grupos monofiléticos dentro del clado y en negrita los taxones argentinos estudiados en esta Tesis Doctoral. En amarillo se indican los “notosuchia avanzados” (*sensu* Pol et al. 2014). Se incluye a *Wargosuchus australis* según Montefeltro et al. (2011).

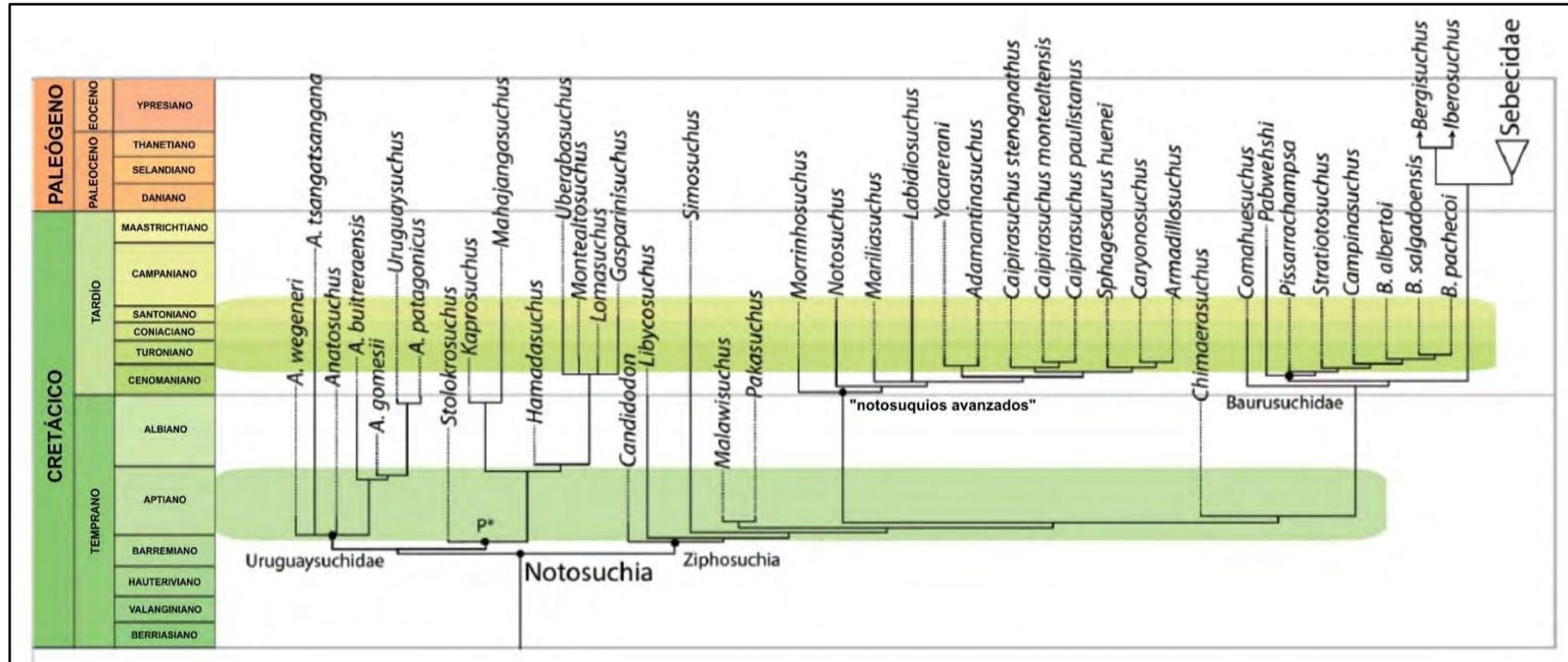
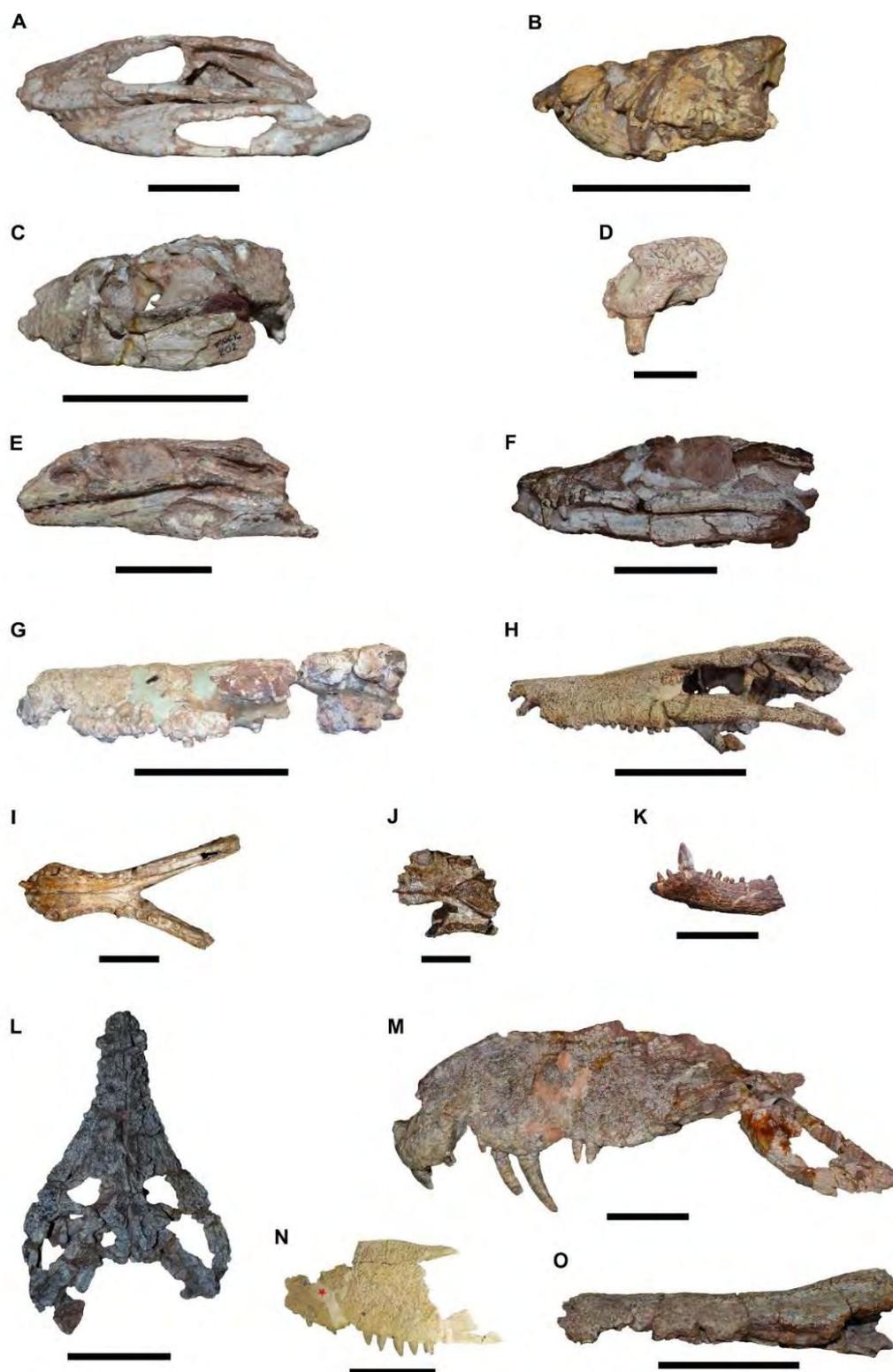
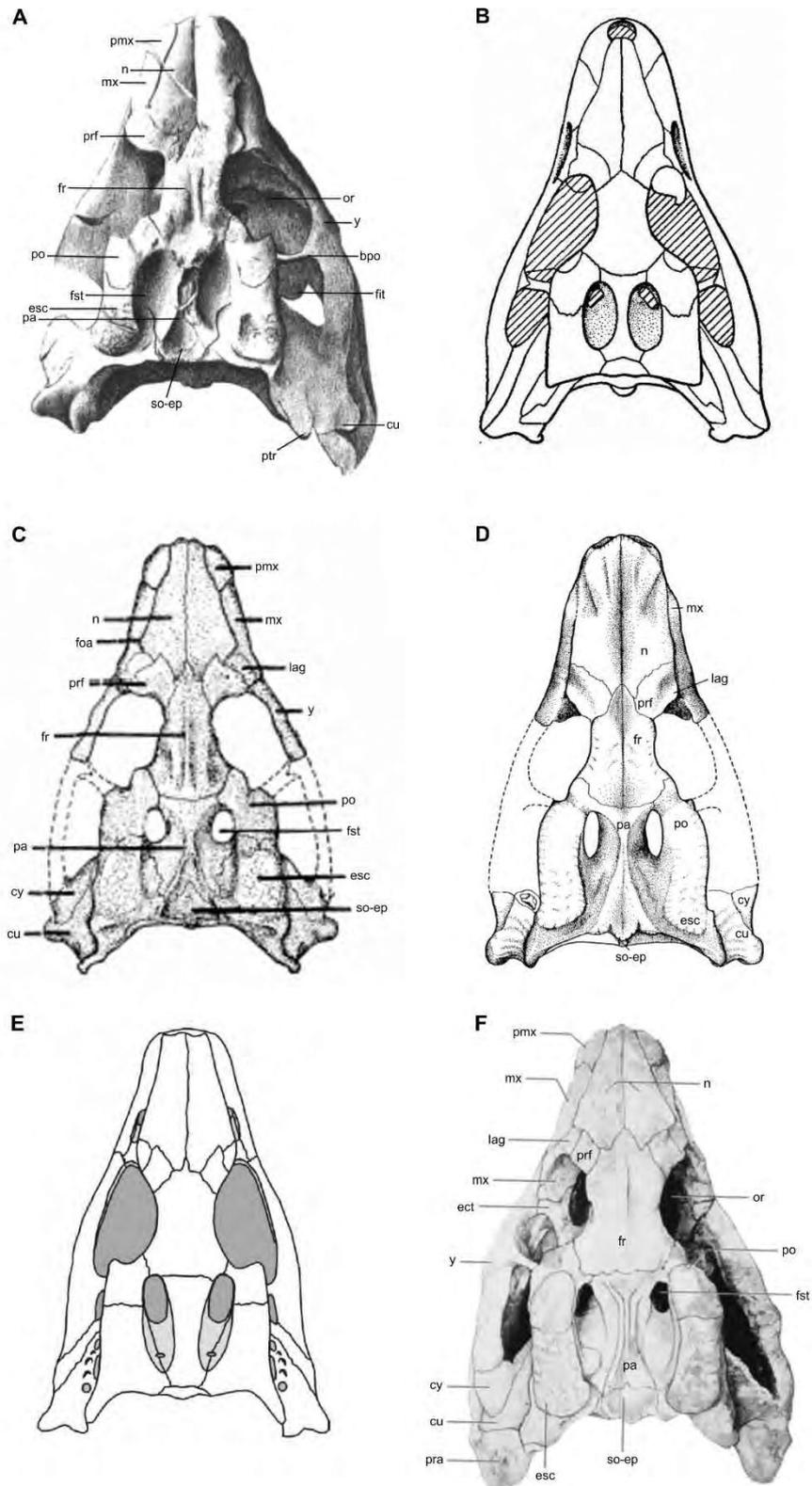


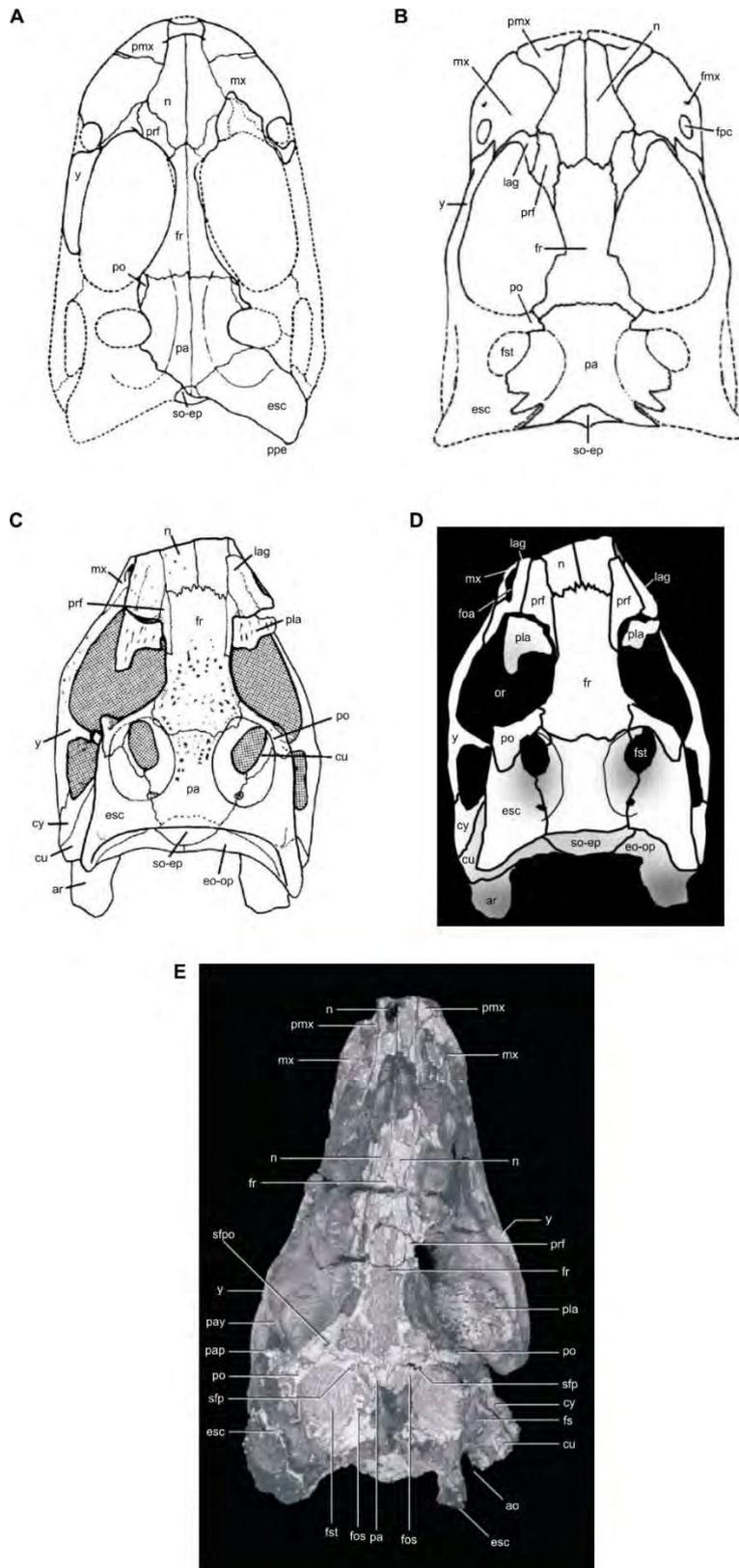
Figura 1.5. Filogenia calibrada de Notosuchia, modificada de Pol y Leardi (2015; fig. 3).



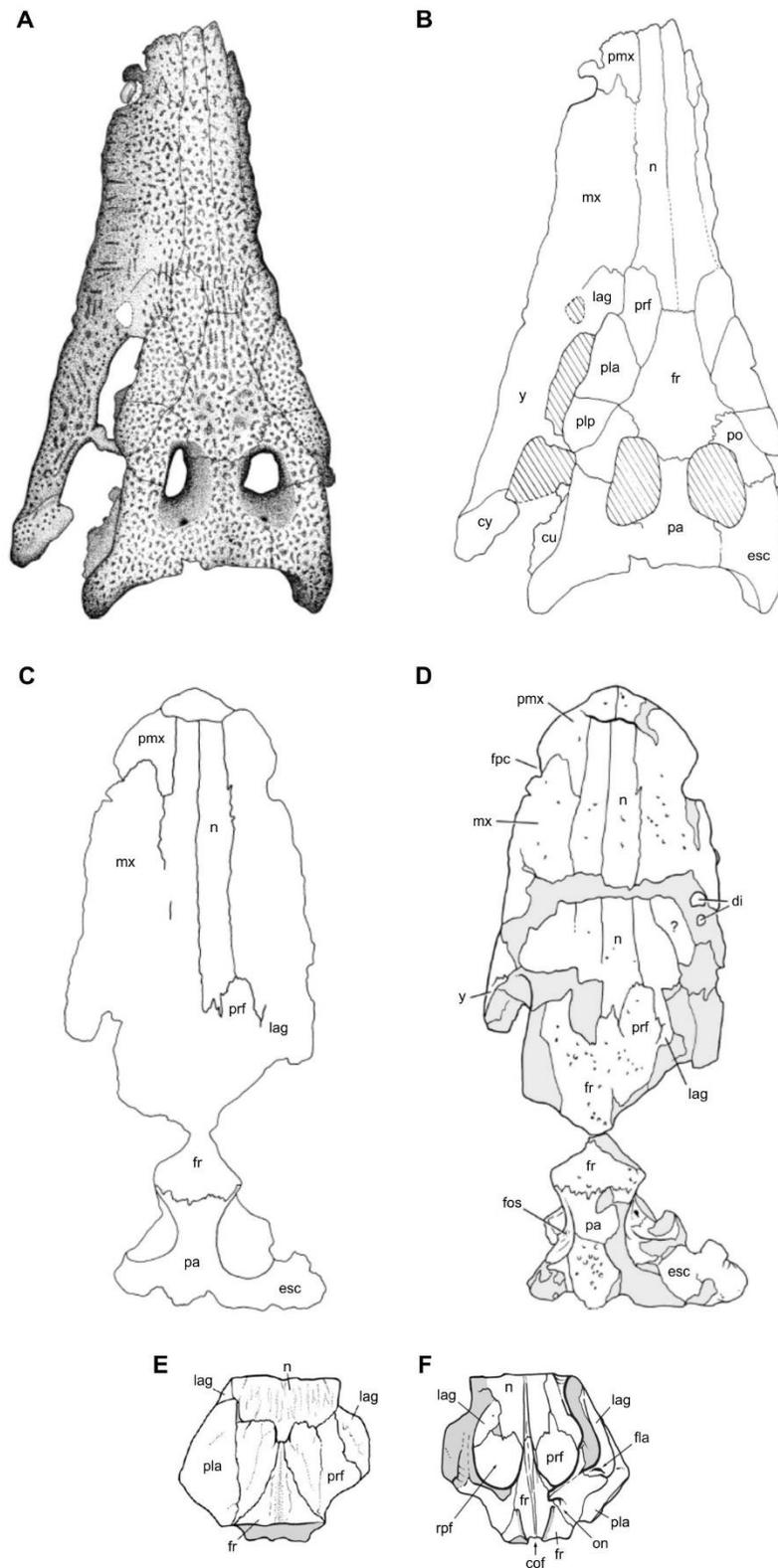
**Figura 1.6.** Los Notosuchia de Argentina. **A**, *Notosuchus terrestris* (MUCPv-147); **B**, *Cynodontosuchus rothi* (MLP 64-IV-16-25); **C**, *Comahuesuchus brachybuccalis* (MUCPv-202); **D**, *Wargosuchus australis* (MOZ-Pv 6134); **E**, *Araripesuchus patagonicus* (MUCPv-269); **F**, *A. buitreaensis* (MPCA-PV-235); **G**, *Gasparinisuchus peirosauroides* (MOZ-Pv 1750); **H**, *Lomasuchus palpebrosus* (MOZ-Pv 4084); **I**, *Kinesuchus overoi* (MAU-Pv-CO-583); **J**, *Bayomesasuchus hernandezii* (MCF-PVPH-822); **K**, *Patagosuchus anielensis* (MAÑE-PV 1); **L**, *Lorosuchus nodosus* (PVL 6219); **M**, *Bretesuchus bonapartei* (4735); **N**, *Sebecus icaeorhinus* (AMNH 3160); **O**, *Ayllusuchus fernandezii* (MLP 72-IV-4-2). Escala de la barra = 2.5 cm (D,E,J), 5 cm (A,B,C,F,I,K), y 10 cm (G,H,L,M,N,O).



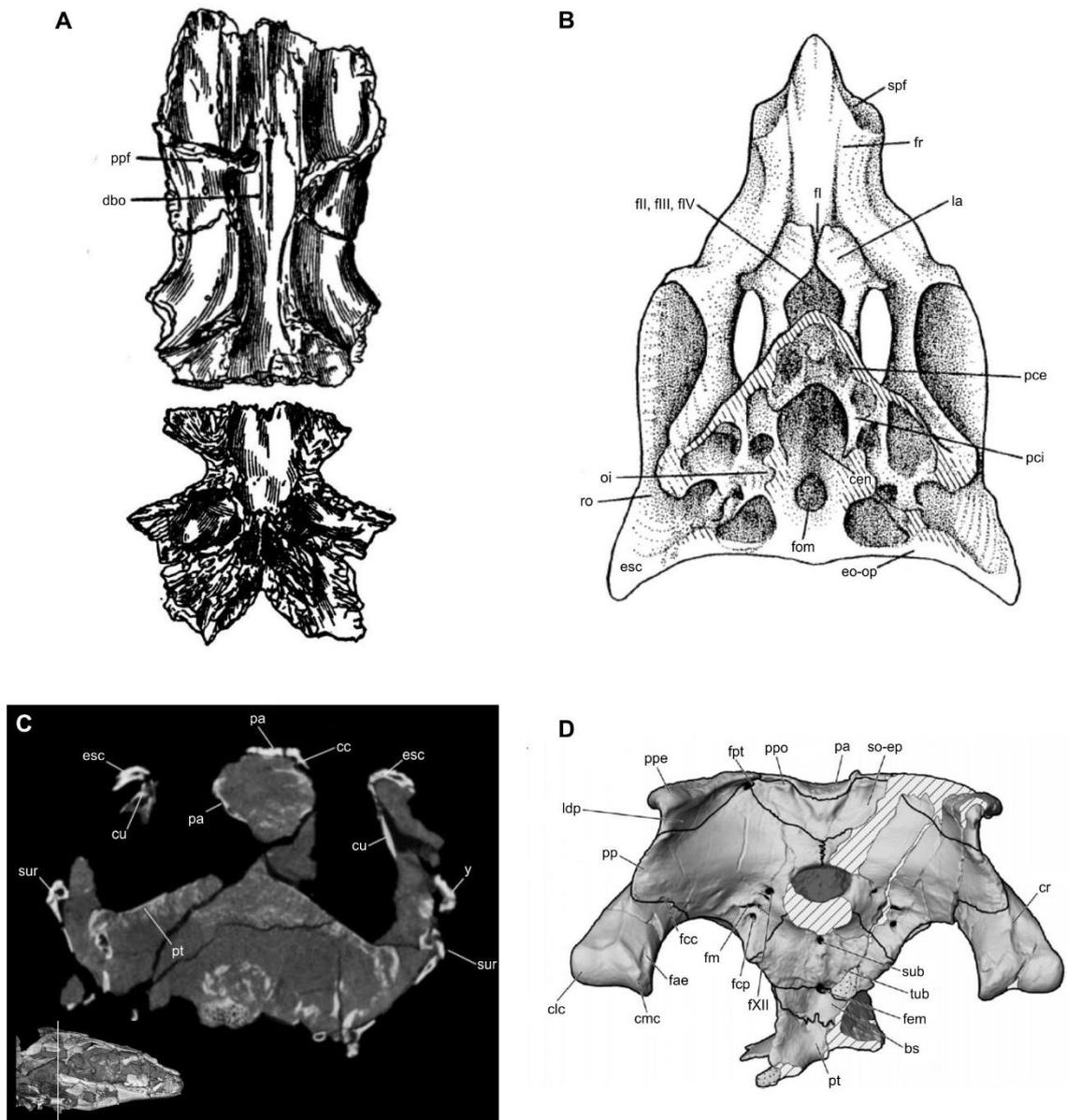
**Figura 1.7.** *Notosuchus terrestris*, antecedentes sobre descripciones e interpretación de su anatomía craneana, todas en vista dorsal. **A**, lectotipo (MLP 64-IV-16-5), figura modificada de Woodward (1896); **B**, figura modificada de Price (1959); **C**, lectotipo (MLP 64-IV-16-5), figura modificada de Gasparini (1971); **D**, espécimen MACN-PV-N-23, figura modificada de Bonaparte (1991); **E**, figura modificada de Ortega (2004, Tesis inédita); **F**, espécimen MUCPv-147, figura modificada de Fiorelli y Calvo (2008). Para las abreviaturas anatómicas ver Apéndice 1.



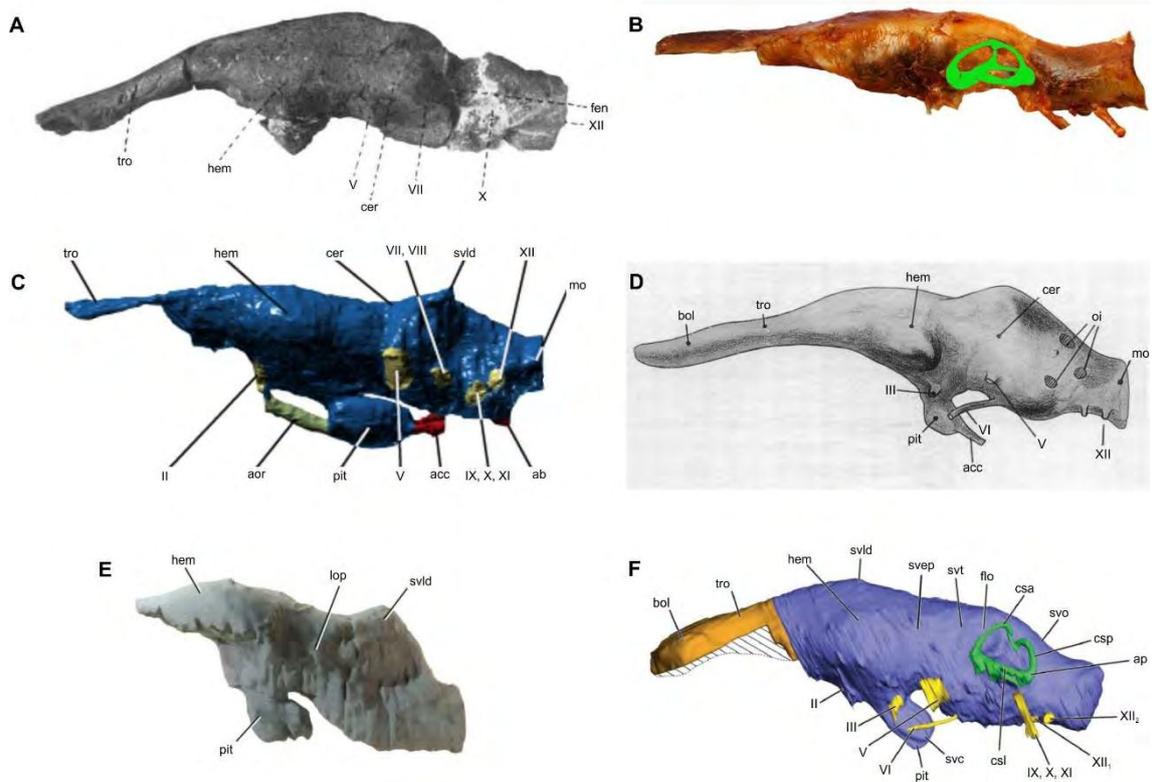
**Figura 1.8.** *Comahuesuchus brachybuccalis* (A y B), *Araripesuchus patagonicus* (C y D) y *A. buitreaensis* (E), antecedentes sobre descripciones e interpretación de su anatomía craneana, todas en vista dorsal. A, holotipo (MUCPv-202), figura modificada de Bonaparte (1991); B, espécimen MOZ-Pv 6131, figura modificada de Martinelli (2003); C, holotipo (MUCPv-269), figura modificada de Ortega et al. (2000); D, ídem, figura modificada de Turner (2006); E, holotipo (MPCA-PV-235), figura modificada de Pol y Apesteguía (2005). Para las abreviaturas anatómicas ver Apéndice 1.



**Figura 1.9.** *Lomasuchus palpebrosus* (A y B), *Gasparinisuchus peirosauroides* (C y D) y *Wargosuchus australis* (E y F), antecedentes sobre descripciones e interpretación de su anatomía craneana. A y B, holotipo (MOZ-Pv 4084), vista dorsal, figuras modificadas de Gasparini et al. (1991); C y D, holotipo (MOZ-Pv 1750), vista dorsal, figuras modificadas de Gasparini et al. (1991) y Martinelli et al. (2012); E y F, holotipo (MOZ-Pv 6134), en vista dorsal (E) y vista ventral (F), figura modificada de Martinelli y Pais (2008). Para las abreviaturas anatómicas ver Apéndice 1.



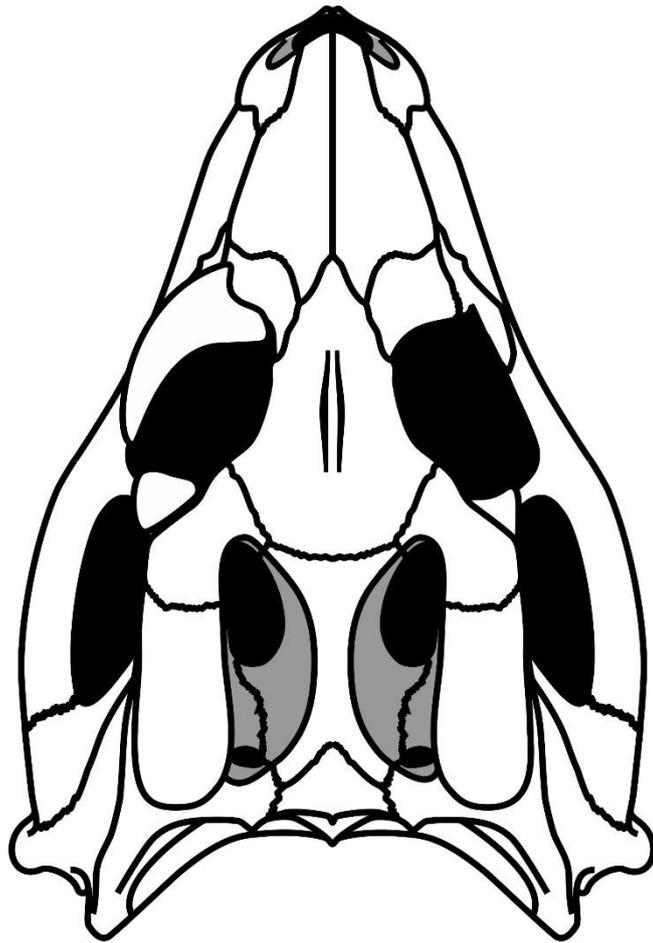
**Figura 1.10.** Antecedentes sobre estudio del neurocráneo en Notosuchia. **A**, *Sebecus icaeorhinus*, figuras modificadas de Colbert (1946b); **B**, *Notosuchus terrestris*, espécimen MACN-PV-N-23, figura modificada de Bonaparte (1991); **C**, *Araripesuchus tsangatsangana*, figura modificada de Turner (2006); **D**, *Rukwasuchus yajabaliyekundu*, figura modificada de Sertich y O'Connor (2014). Para las abreviaturas anatómicas ver Apéndice 1.

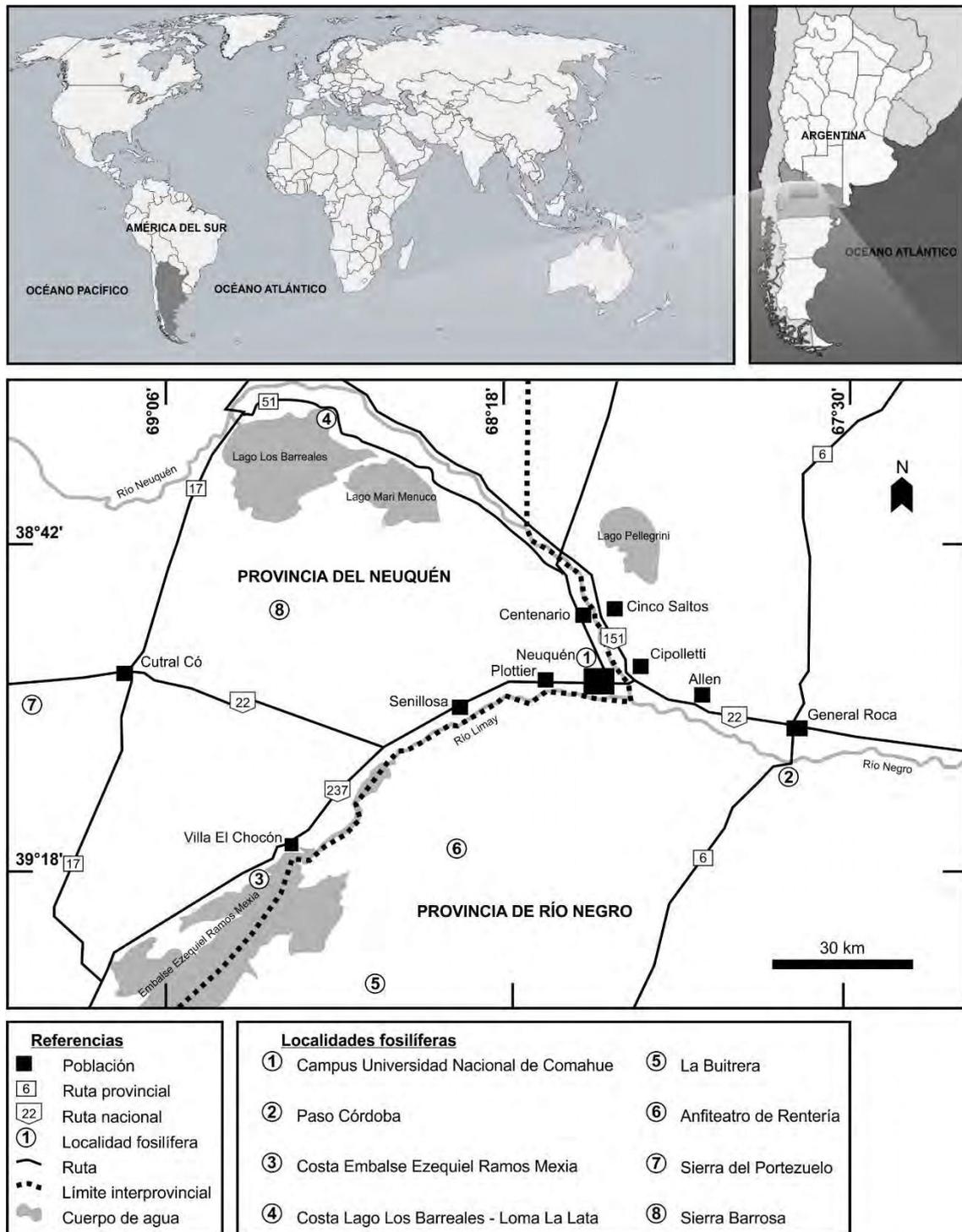


**Figura 1.11.** Antecedentes sobre estudios paleoneurológicos en Crocodyliformes. Todos en vista lateral. **A**, *Goniopholis pugnax*, molde endocraneano natural, figura modificada de Edinger (1938); **B**, *Caiman gasparinae*, molde endocraneano de látex, figura modificada de Bona y Paulina-Carabajal (2013); **C**, *Pelagosaurus typus*, molde endocraneano virtual, figura modificada de Pierce et al. (2016); **D**, *Sebecus icaeorhinus*, molde endocraneano de látex, figura modificada de Colbert (1946b); **E**, *Araripesuchus wegeneri*, molde endocraneano virtual, figura modificada de Sereno y Larsson (2009); **F**, *Simosuchus clarki*, molde endocraneano virtual, figura modificada de Kley et al. (2010). Para las abreviaturas anatómicas ver Apéndice 1.

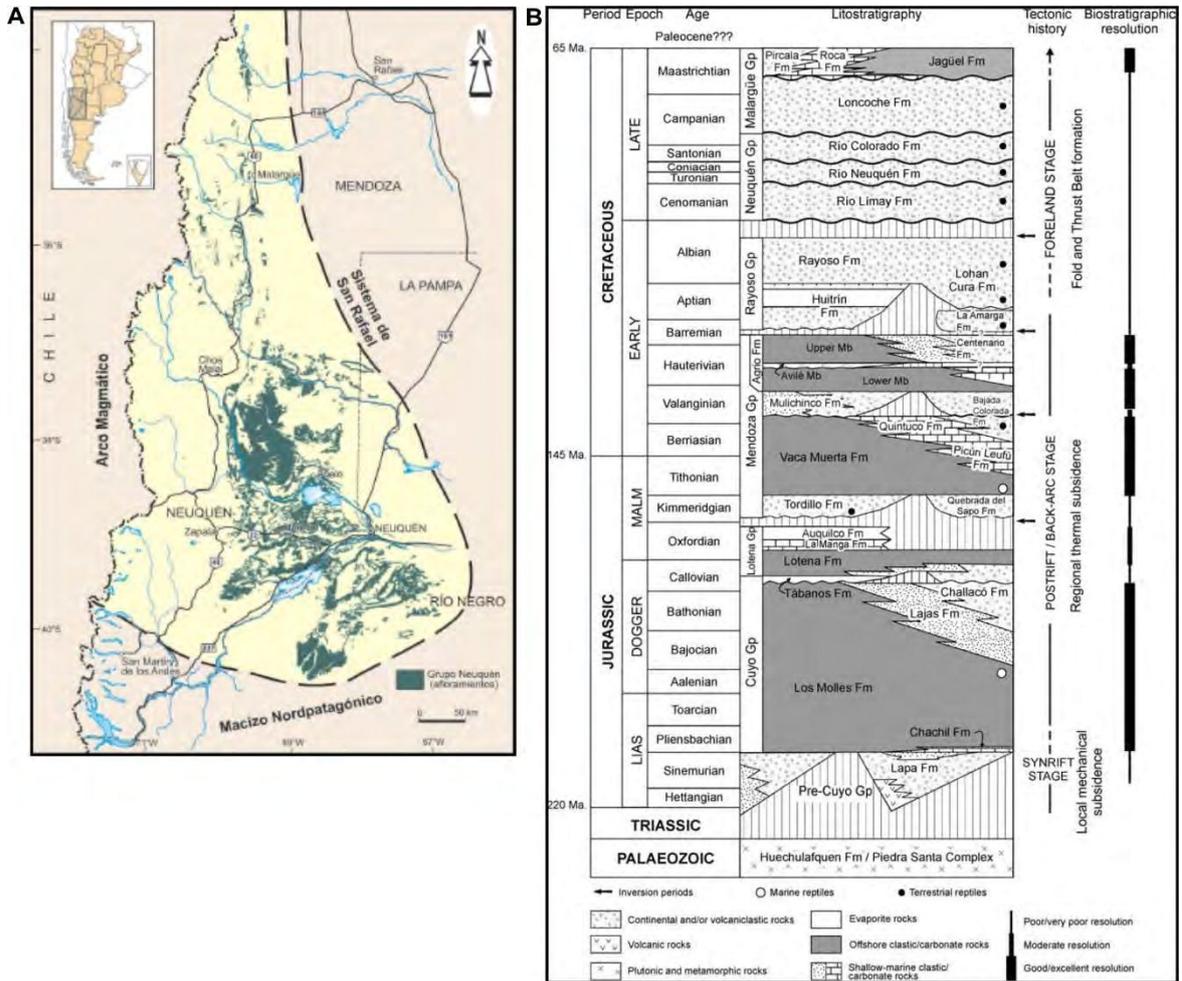
# CAPÍTULO II:

## MATERIALES Y METODOLOGÍAS





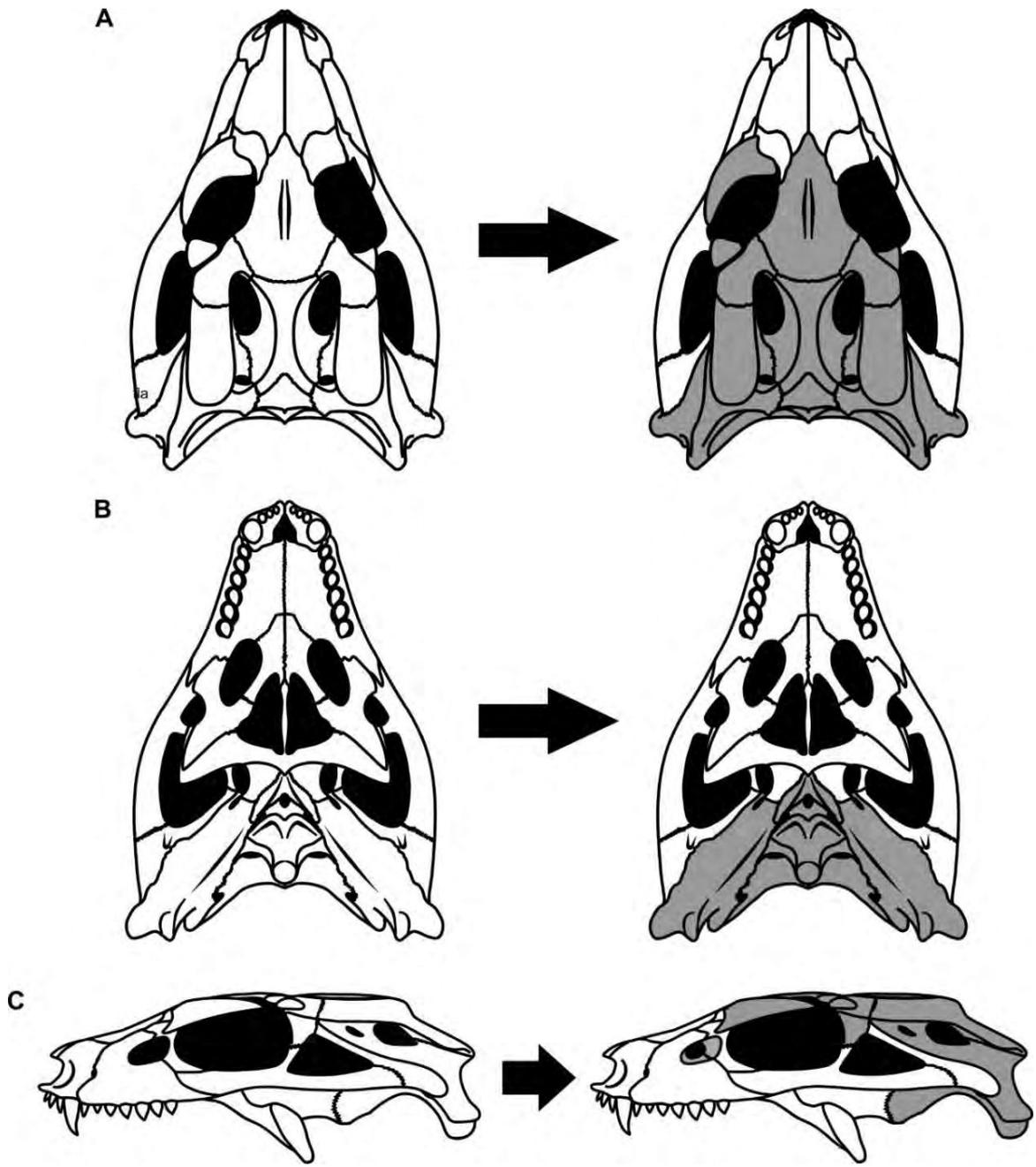
**Figura 2.1.** Mapa de ubicación de las diferentes y principales localidades fosilíferas de notosúquios de la Cuenca Neuquina, mencionadas en el texto.



**Figura 2.2.** Distribución geográfica y estratigráfica de la Cuenca Neuquina. **A**, área de extensión geográfica de la Cuenca Neuquina en territorio argentino, mostrando además la distribución de afloramientos del Grupo Neuquén (tomado de Garrido, 2011). **B**, estratigrafía de la Cuenca Neuquina (tomado de Howell, et al., 2005).

	Piso/Edad	Unidades estratigráficas		Notosuquios	
Cretácico Superior	65.6 Ma				
	Maastrichtiano				
	70.6 Ma	Campaniano	Subgrupo Río Colorado	Formación Anacleto	 7
	83.5 Ma			Formación Bajo de la Carpa	 7, 6, 4, 5
	Santoniano	Subgrupo Río Neuquén	Formación Plottier		
	85.8 Ma		Formación Sierra Barrosa		
	Coniaciano		Formación Los Bastos		
	88.6 Ma		Formación Portezuelo	 3	
	Turoniano	Subgrupo Río Limay	Formación Cerro Lisandro		
	93.6 Ma		Formación Huincul		
Cenomaniano	Formación Candeleros		 1, 2		
99.6 Ma					

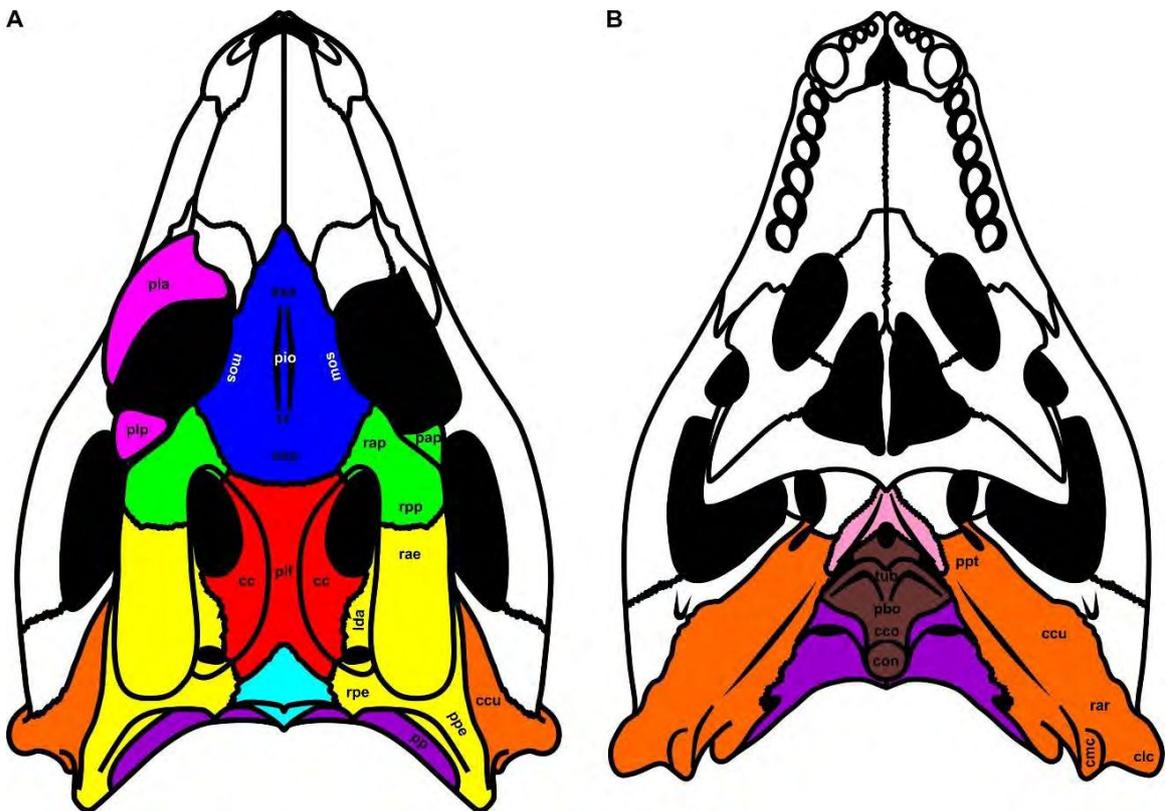
**Figura 2.3.** Distribución cronoestratigráfica de los Notosuchia de la Cuenca Neuquina, publicados hasta el momento; esquema estratigráfico tomado de Garrido (2010). 1, *Araripesuchus buitreaensis*; 2, *Araripesuchus patagonicus*; 3, *Lomasuchus palpebrosus*; 4, *Comahuesuchus brachybuccalis*; 5, *Wargosuchus australis*; 6, *Notosuchus terrestris*; 7, *Gasparinisuchus peirosauroides*.



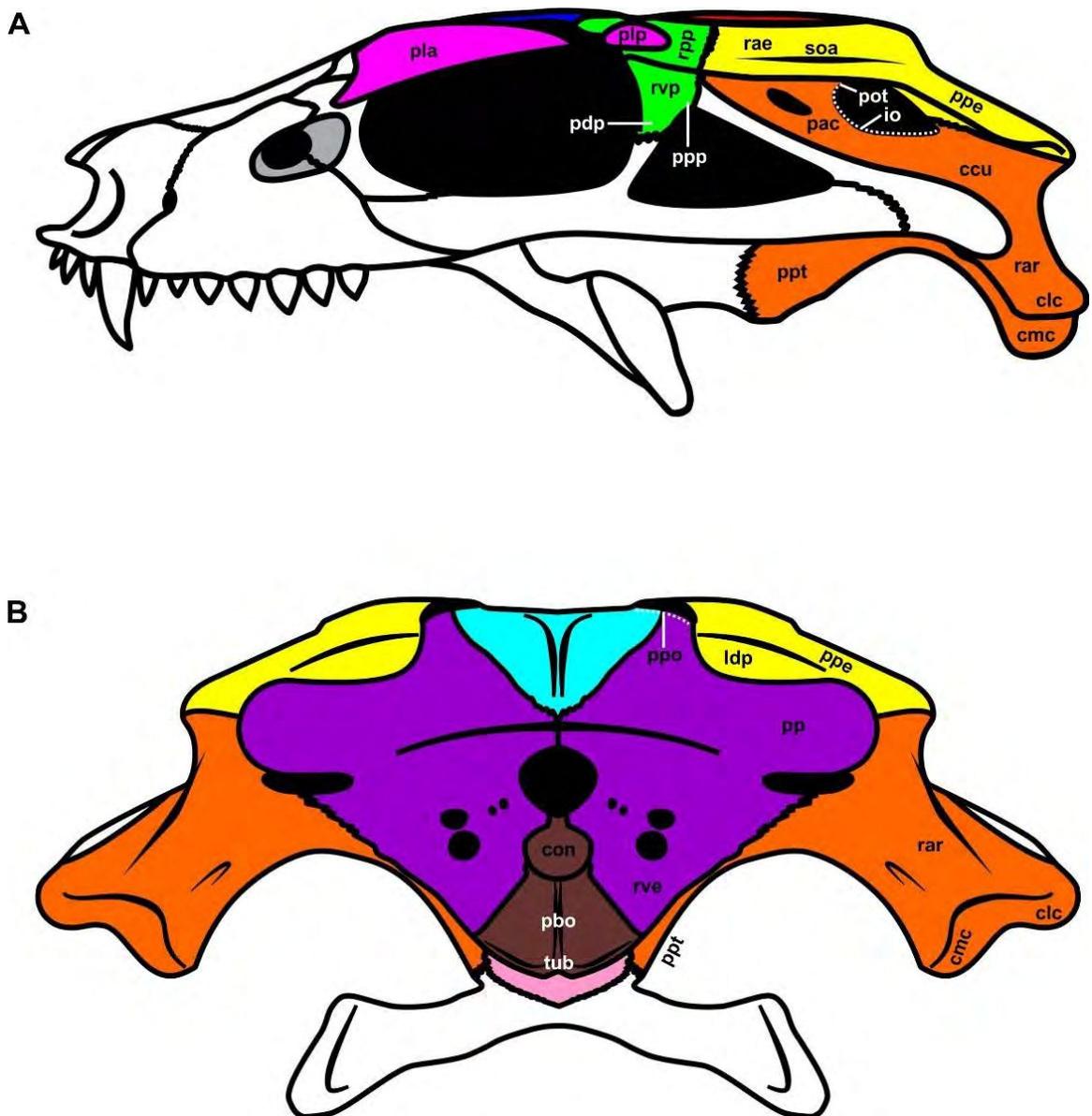
**Figura 2.4.** Neurocráneo de notosúquio generalizado; basado en *Notosuchus terrestris*. A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista posterior. En gris la porción de la caja craneana.

**Referencia de los huesos constituyentes del neurocráneo notosuquiano:**

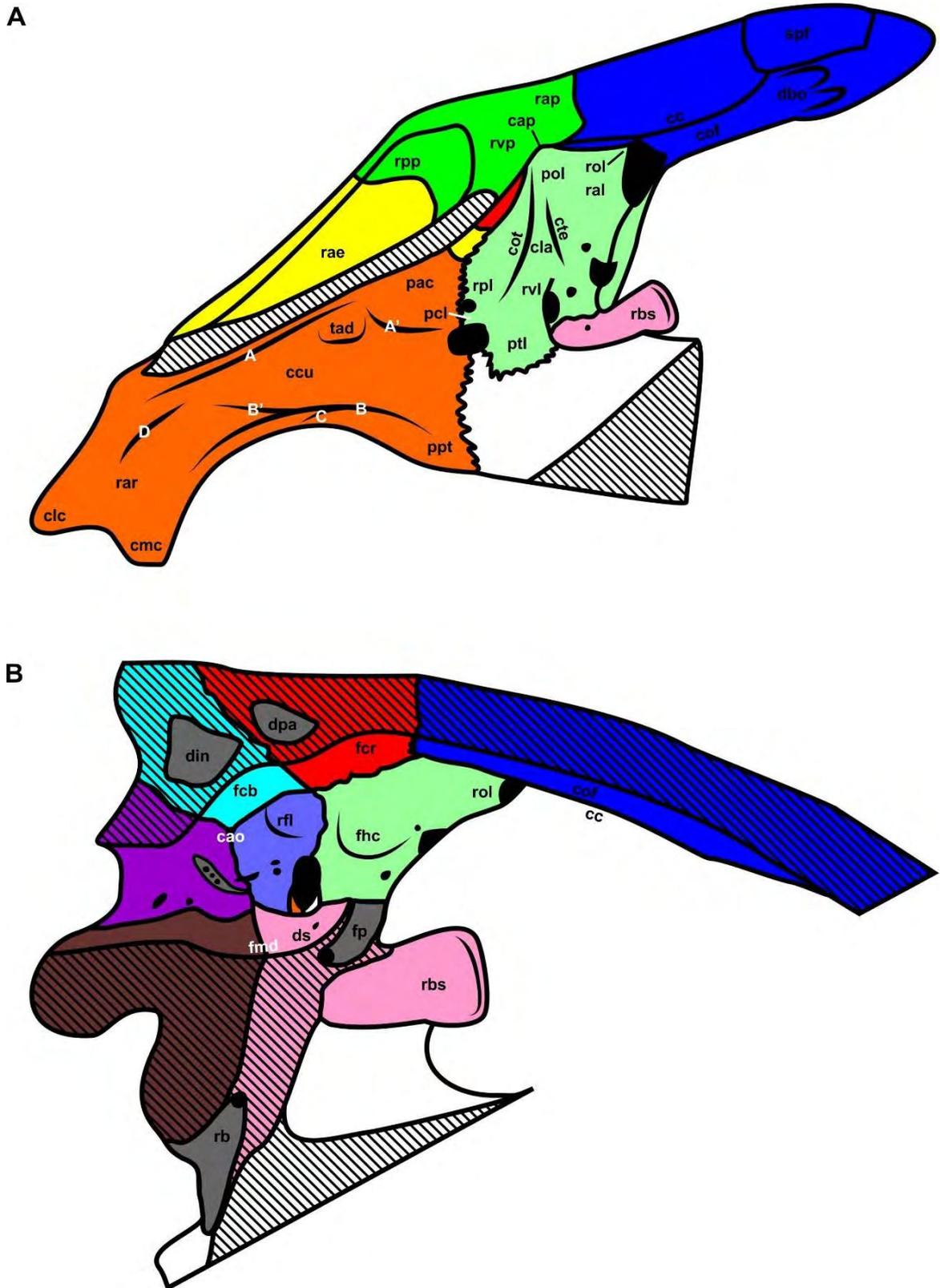
	basiesfenoides		frontal
	basioccipital		lateroesfenoides
	complejo exoccipital-opistótico		palpebral
	complejo supraoccipital-epióticos		parietal
	cuadrado		postorbital
	escamoso		proótico



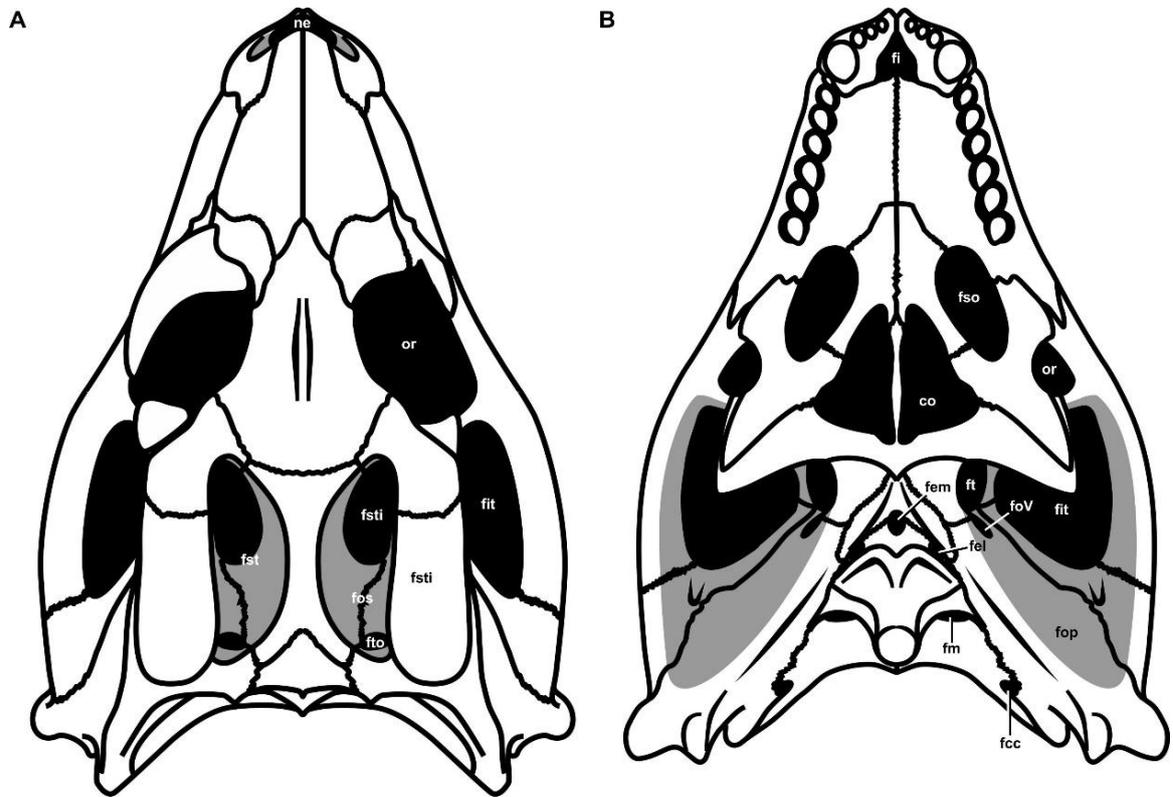
**Figura 2.5.a.** Neurocráneo notosuquiano: elementos y estructuras. A, vista dorsal y B, vista ventral. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



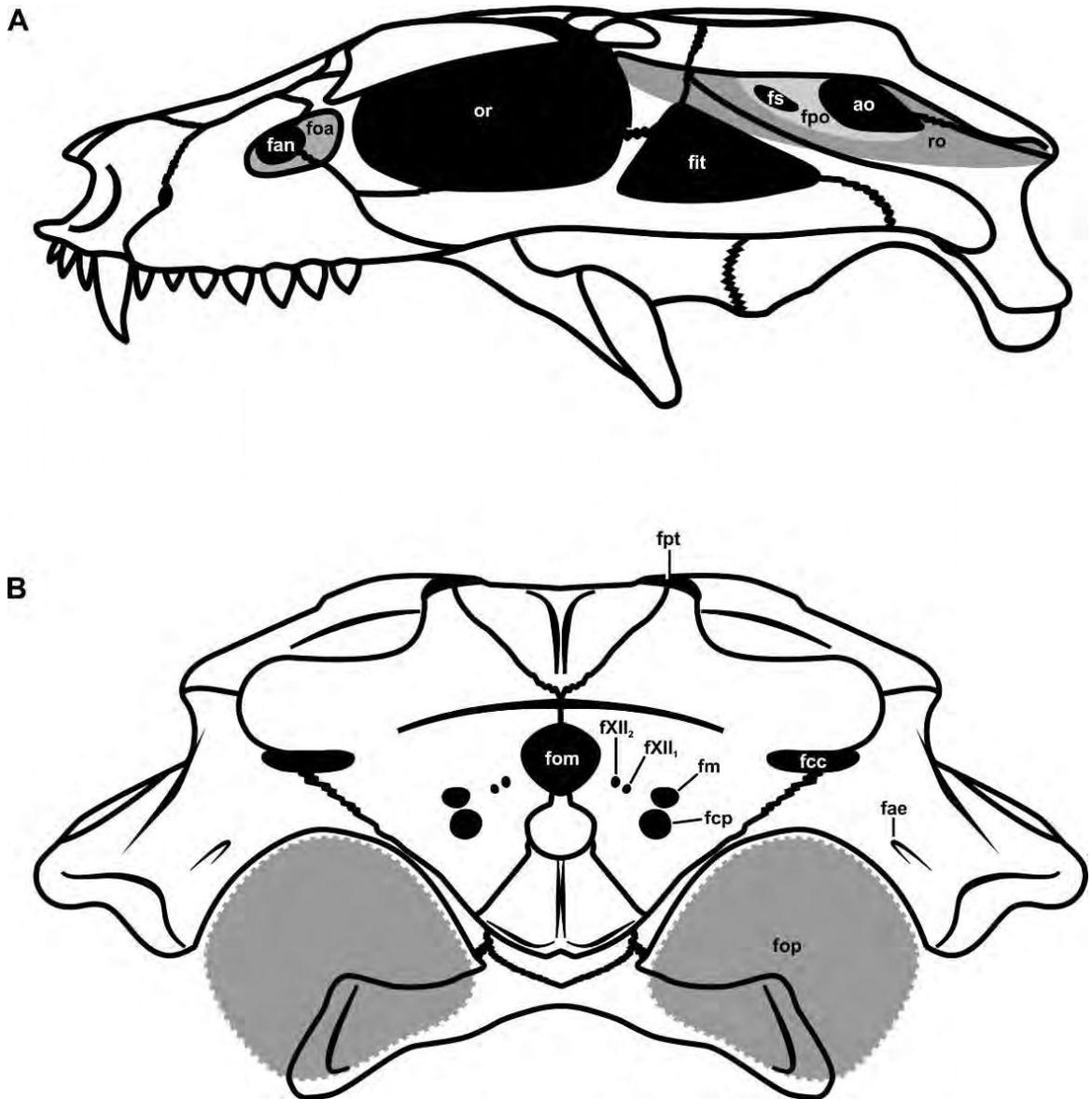
**Figura 2.5.b.** Neurocráneo notosuquiano: elementos y estructuras. **A**, vista lateral y **B**, vista posterior. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



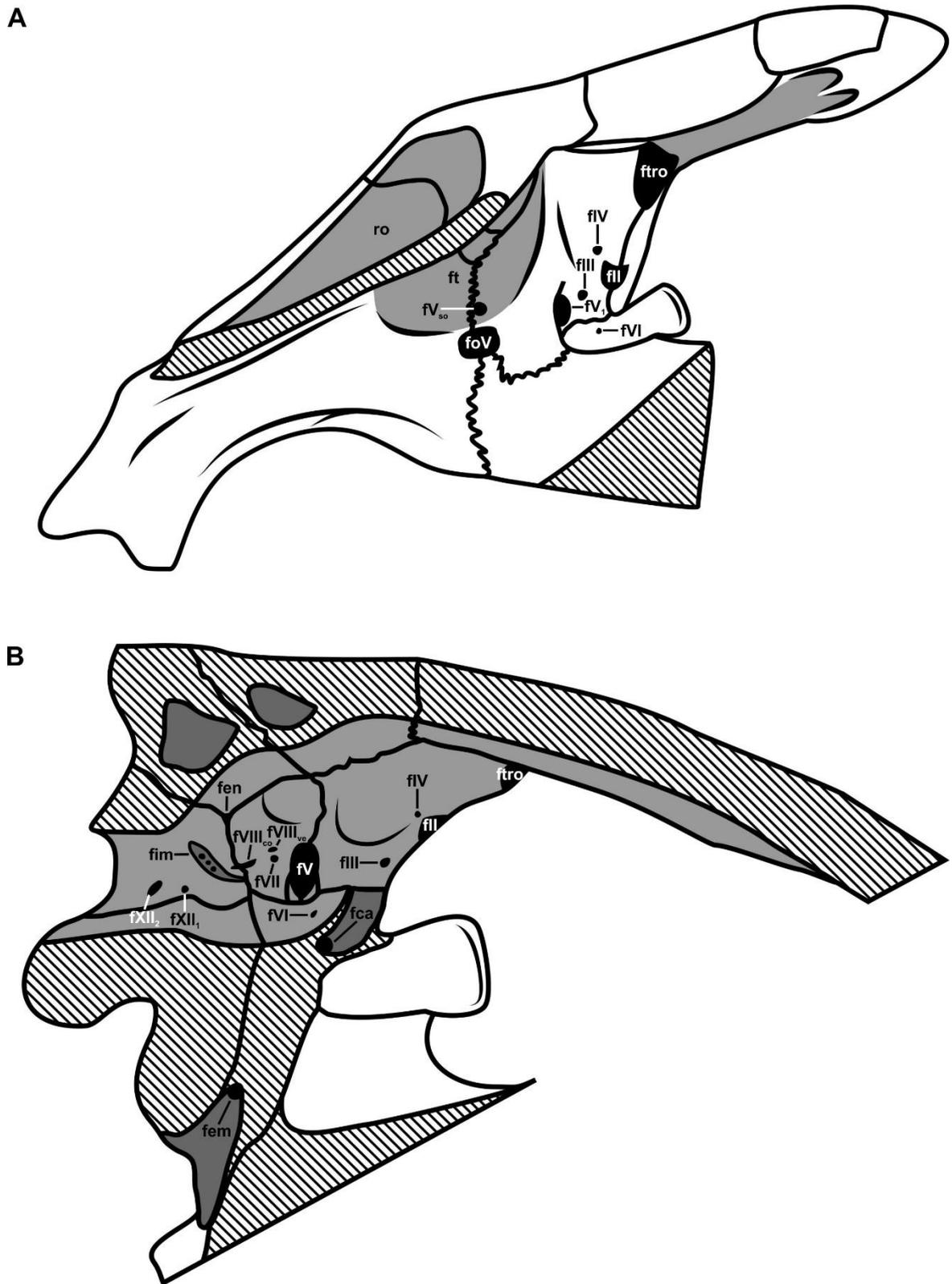
**Figura 2.5.c.** Neurocráneo notosuquiano: elementos y estructuras. **A**, pared lateral y **B**, cavidad endocraneana encefálica (basado en *Caiman yacare*). Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



**Figura 2.6.a.** Neurocráneo notosuquiano: aberturas y forámenes. **A**, vista dorsal y **B**, vista ventral. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.

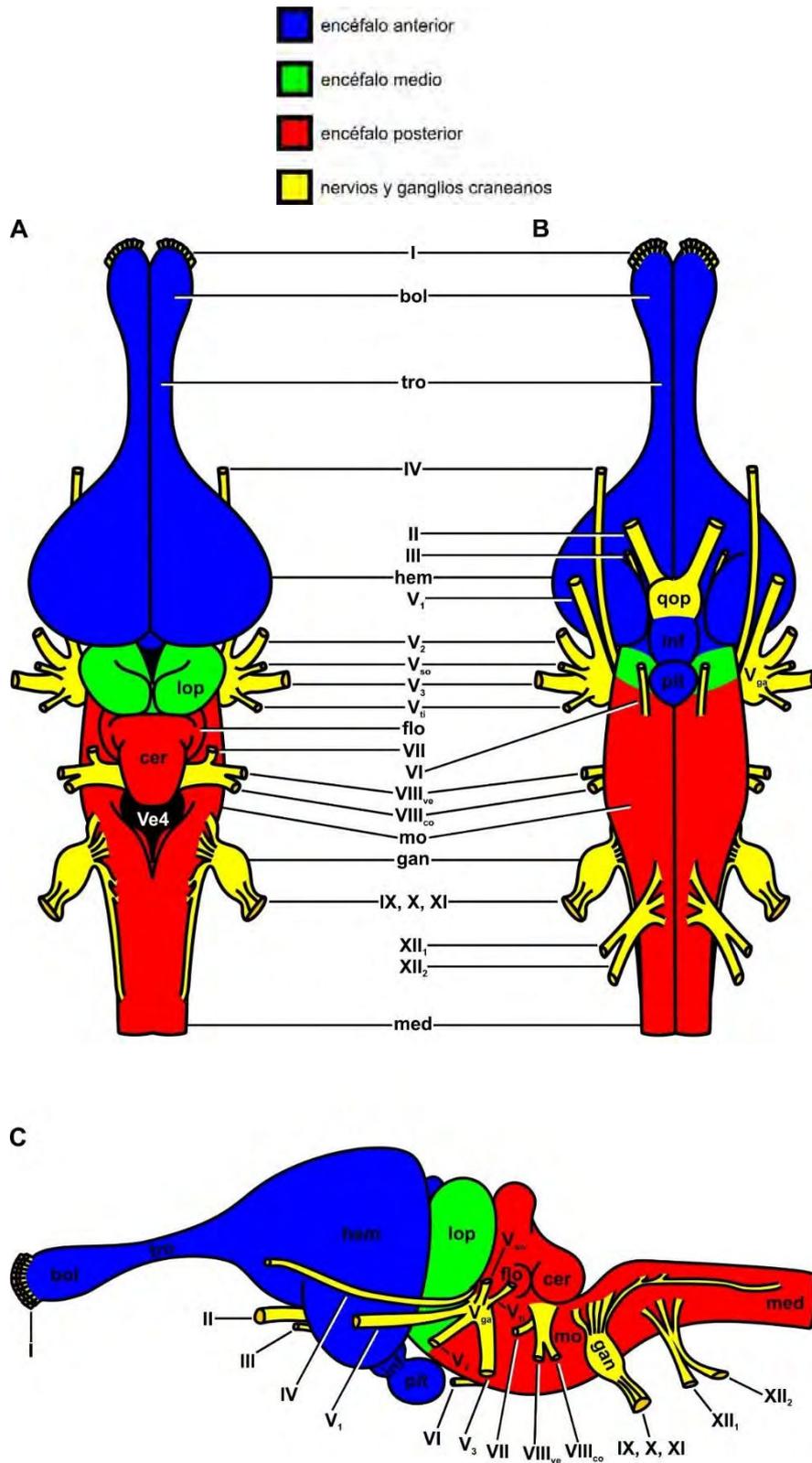


**Figura 2.6.b.** Neurocráneo notosuquiano: aberturas y forámenes. **A**, vista lateral y **B**, vista posterior. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



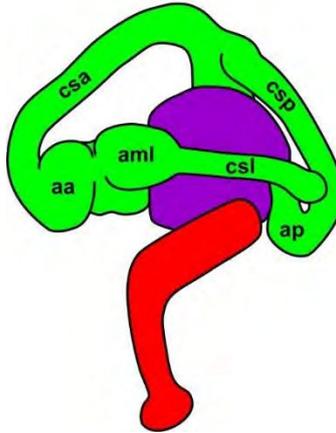
**Figura 2.6.c.** Neurocráneo notosuquiano: aberturas y forámenes. A, pared lateral y B, cavidad endocraneana encefálica. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.

**Referencia para las regiones y elementos del encéfalo cocodriliano:**

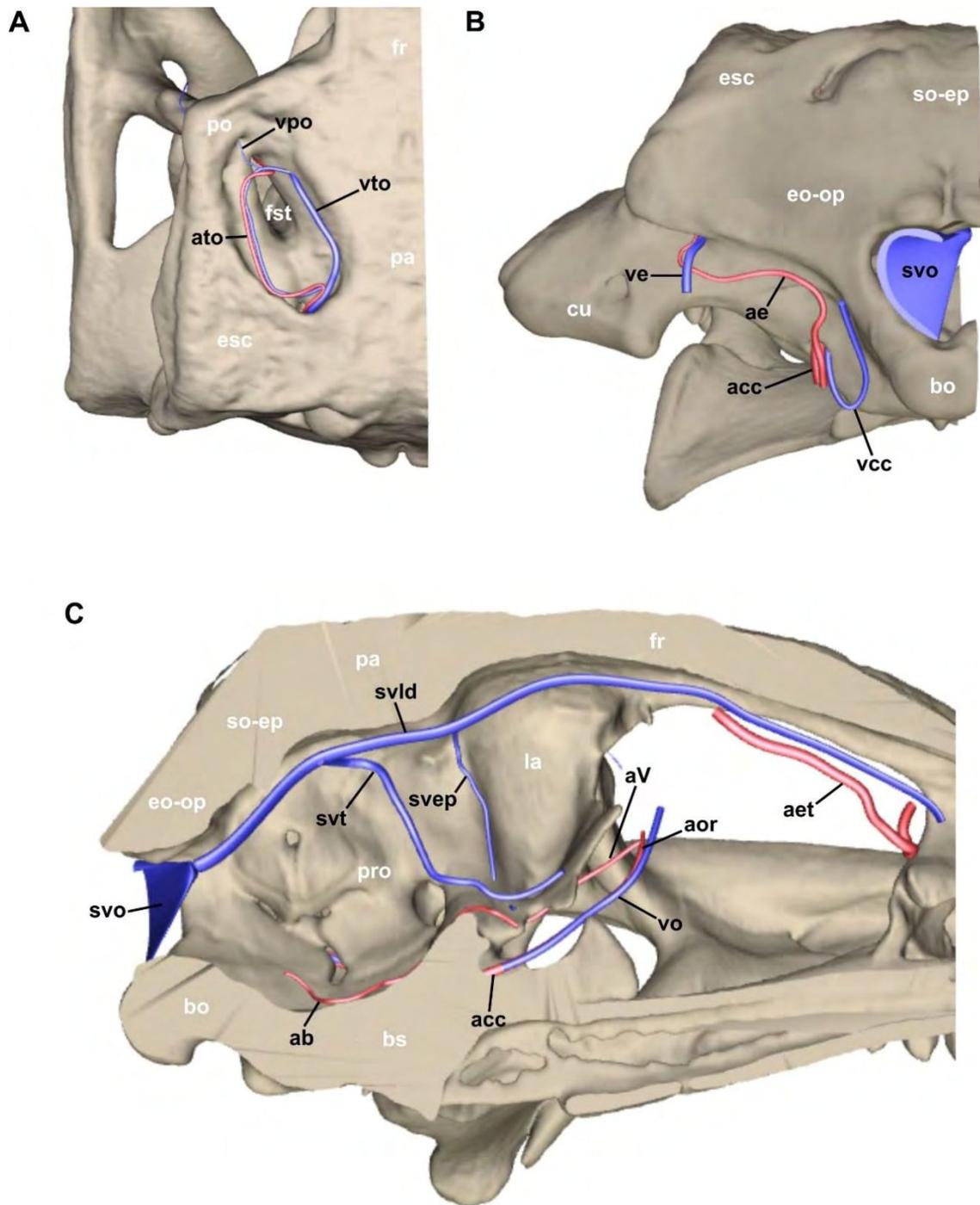


**Figura 2.7.** Encéfalo cocodriliano con sus diferentes regiones y elementos. Basado en *Alligator* con modificaciones (Romer, 1956; Chiasson, 1962). Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.

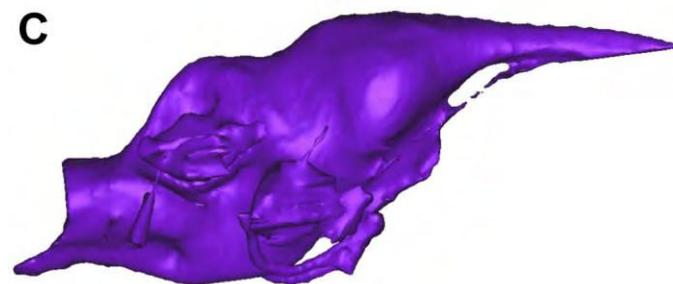
-  vestibulo
-  canales semicirculares
-  lagena



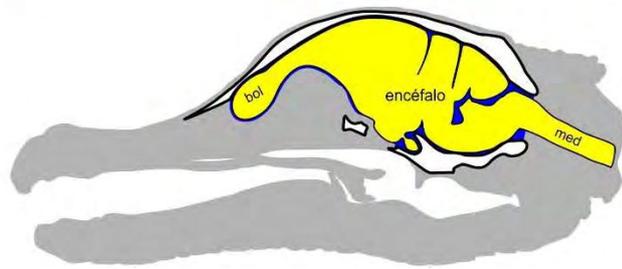
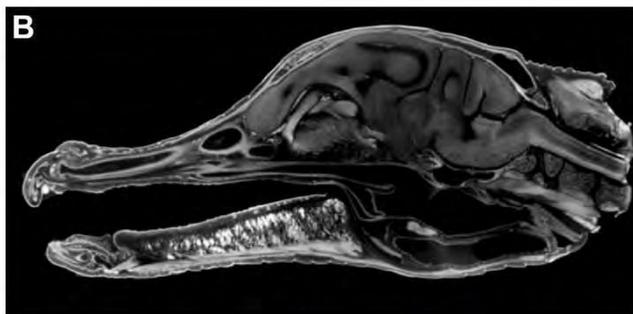
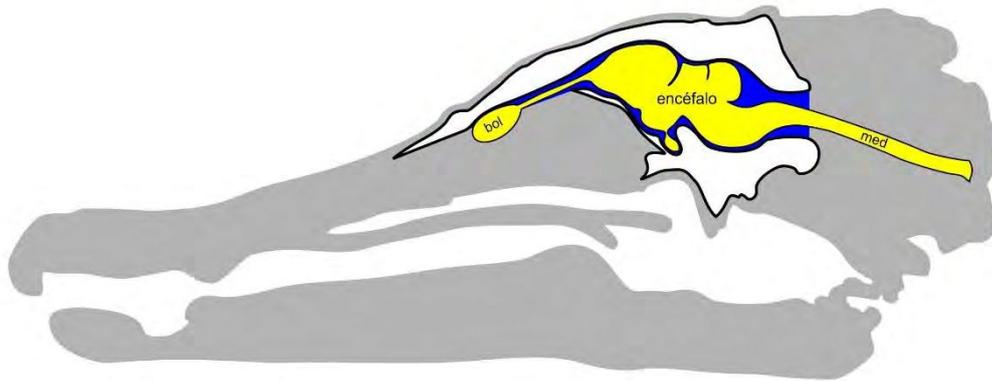
**Figura 2.8.** Oído interno cocodriliano. Tomado y modificado de Kardong (2007). Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



**Figura 2.9.** Vasculatura del neurocráneo cocodriliano, indicando los vasos mencionados en el texto y que dejan correlato óseo. Mitad izquierda del neurocráneo: **A**, en vista dorsal; **B**, vista posterior; y **C**, en sección sagital. Tomado y modificado de Porter et al. (2016). Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



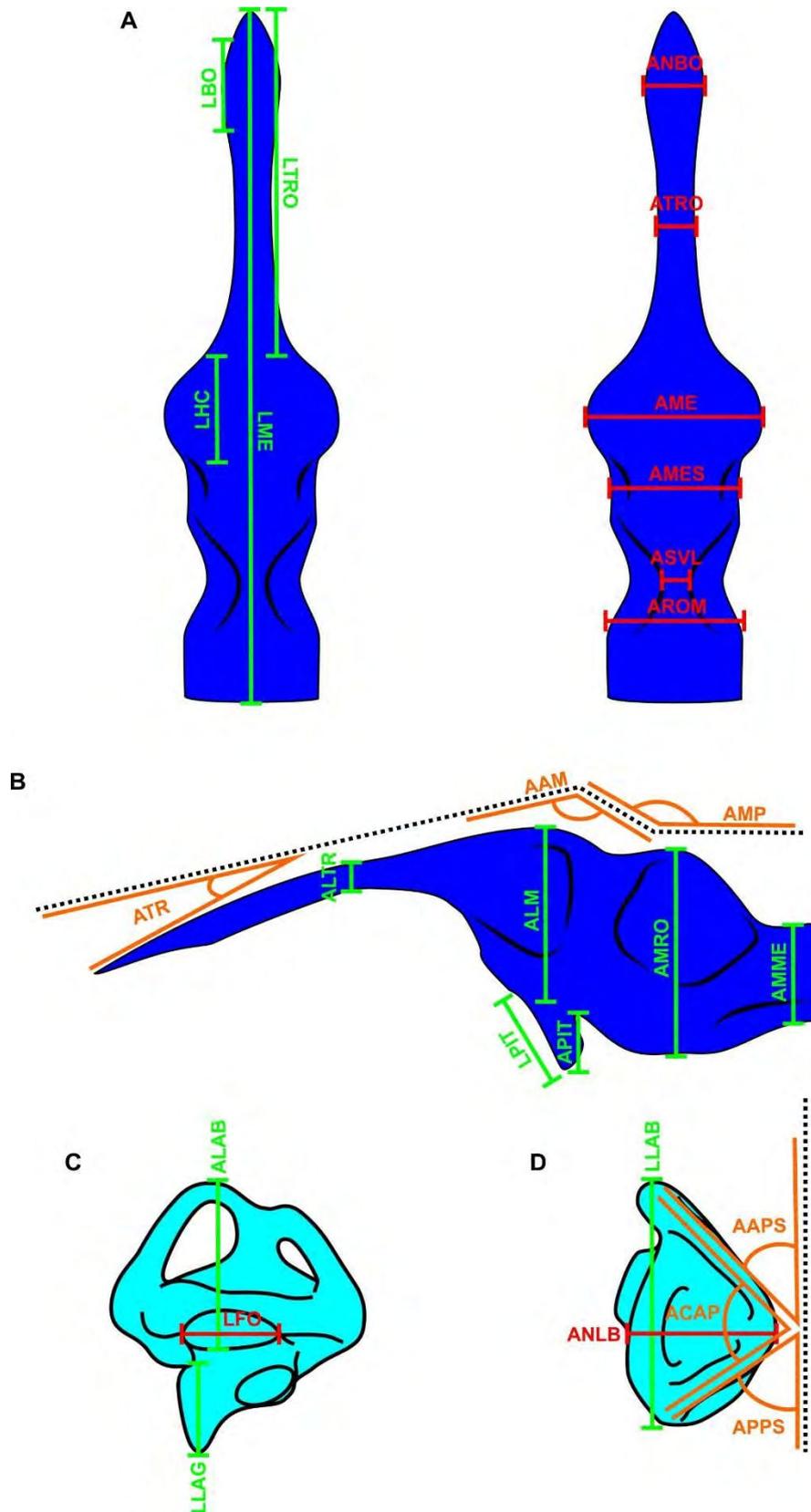
**Figura 2.10.** Morfología endocraneana del eusúquio *Caiman yacare*. **A**, cavidad endocraneana expuesta a partir de sección sagital del neurocráneo; **B**, molde endocraneano artificial de látex; **C**, molde endocraneano artificial virtual.



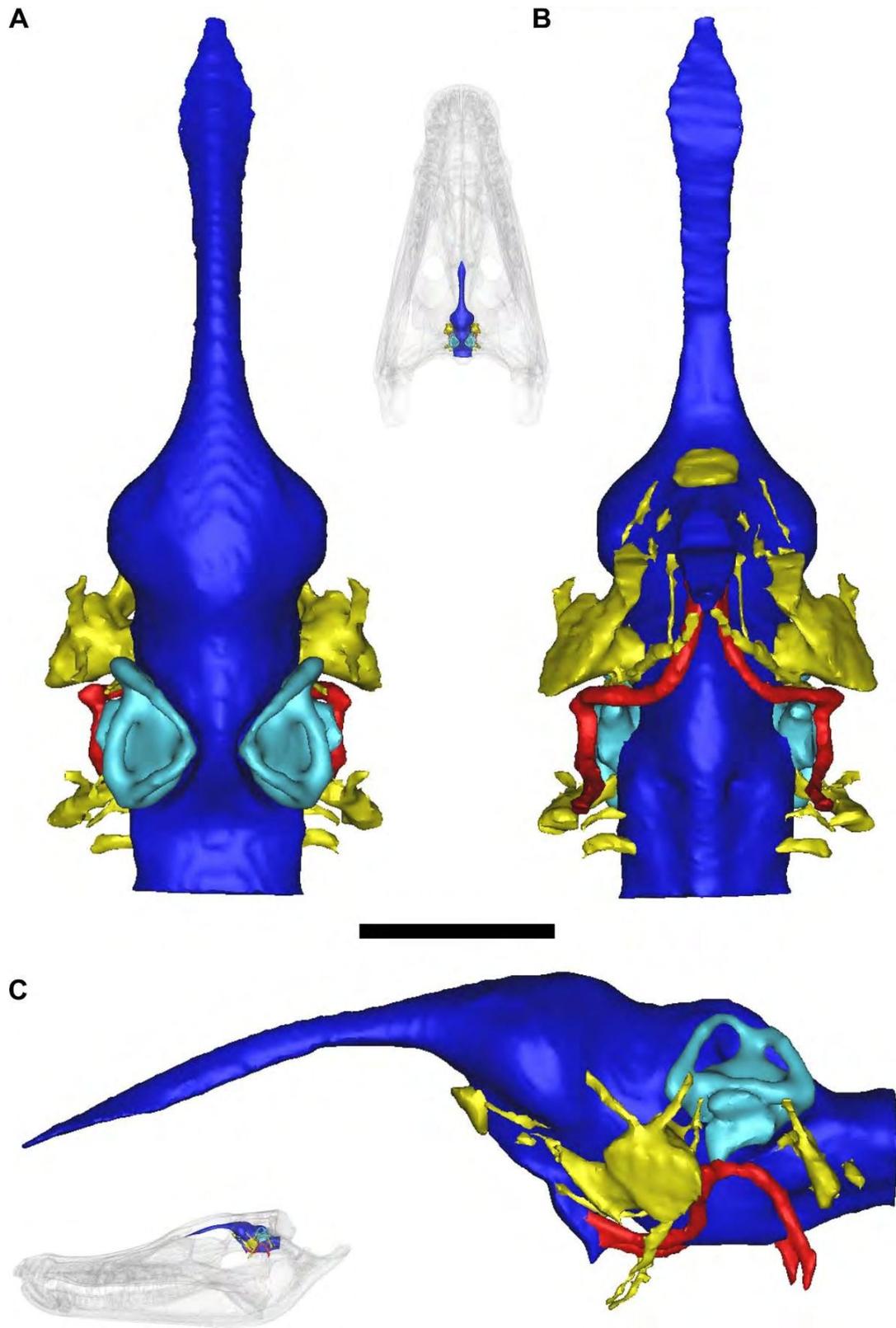
- neurocráneo
- cavidad endocraneana
- sistema nervioso central

**Figura 2.11.** Relación entre la cavidad endocraneana y el encéfalo en el cocodriliano *Alligator mississippiensis*. **A**, subadulto (entre 2 y 3 años) y **B**, juvenil (menor a un año); no están a escala. Las imágenes de Tomografía Computadas fueron tomadas y modificadas de Watanabe et al. (2019). Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.

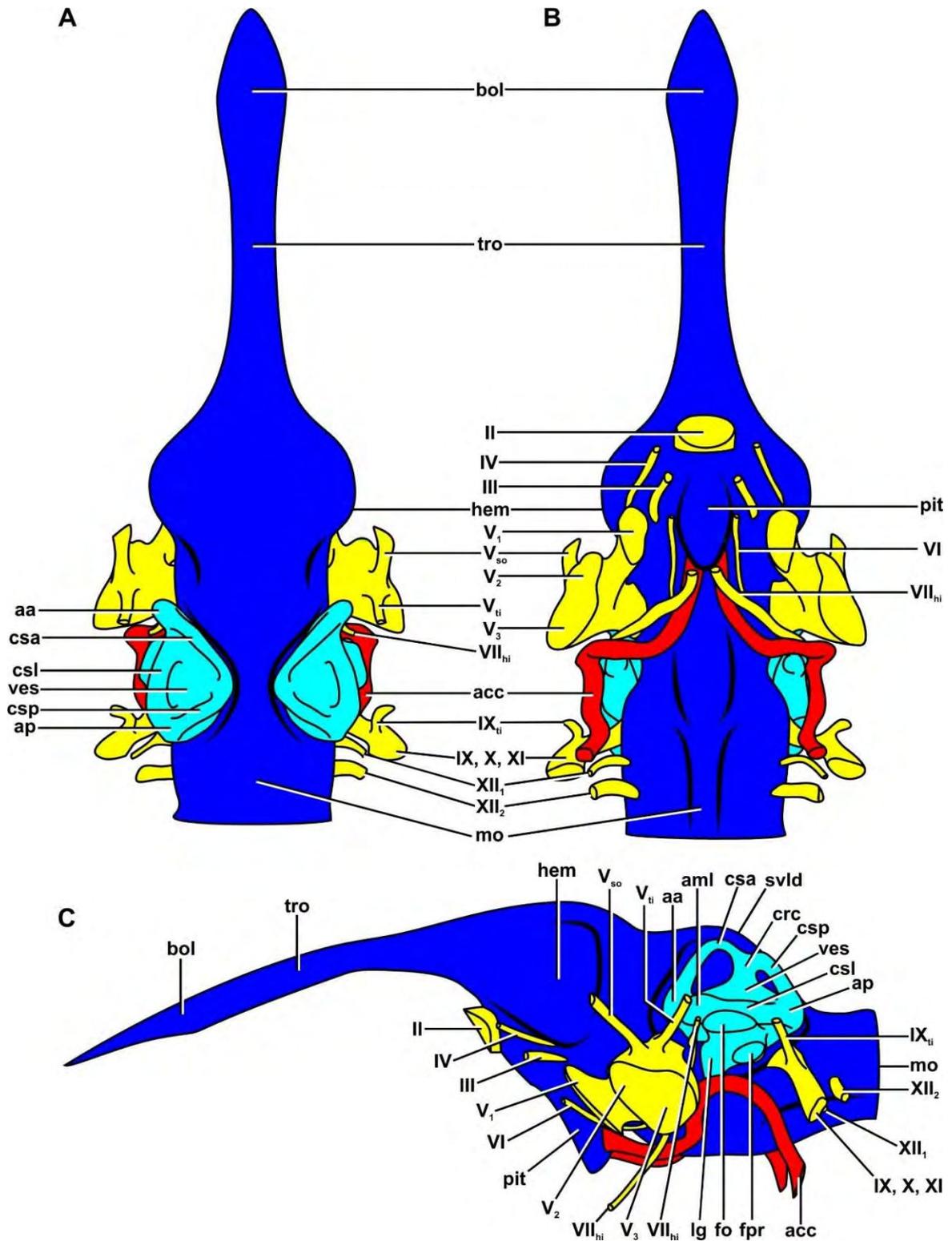




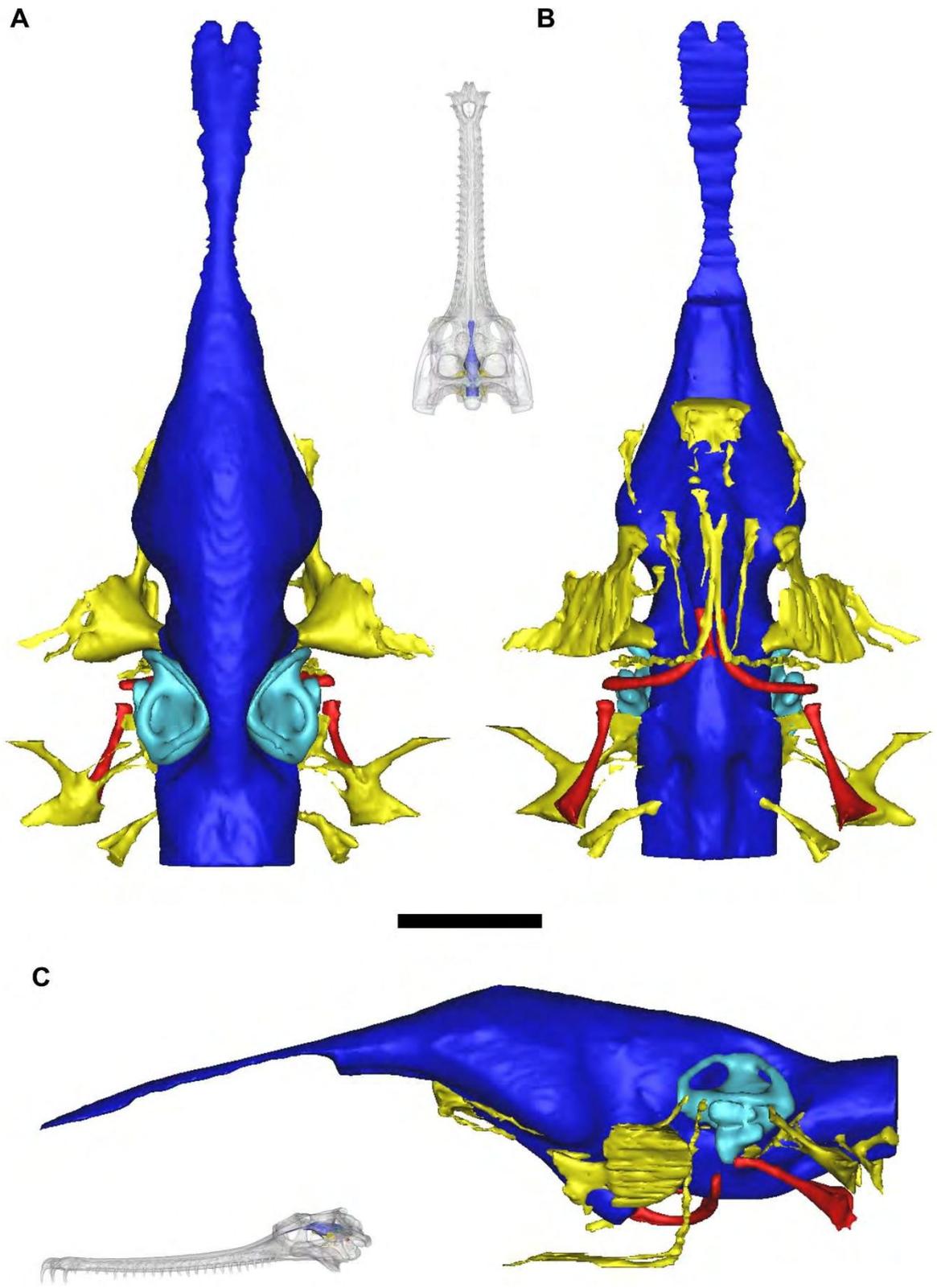
**Figura 2.13.** Diferentes medidas tomadas a los moldes endocraneanos estudiados en esta Tesis Doctoral. A y B, molde endocraneano; C y D molde del oído interno (del lado izquierdo). A y D, vista dorsal; B y C, vista lateral. Basado en *Caiman yacare*. Referencias de las medidas en Tabla 4.6.



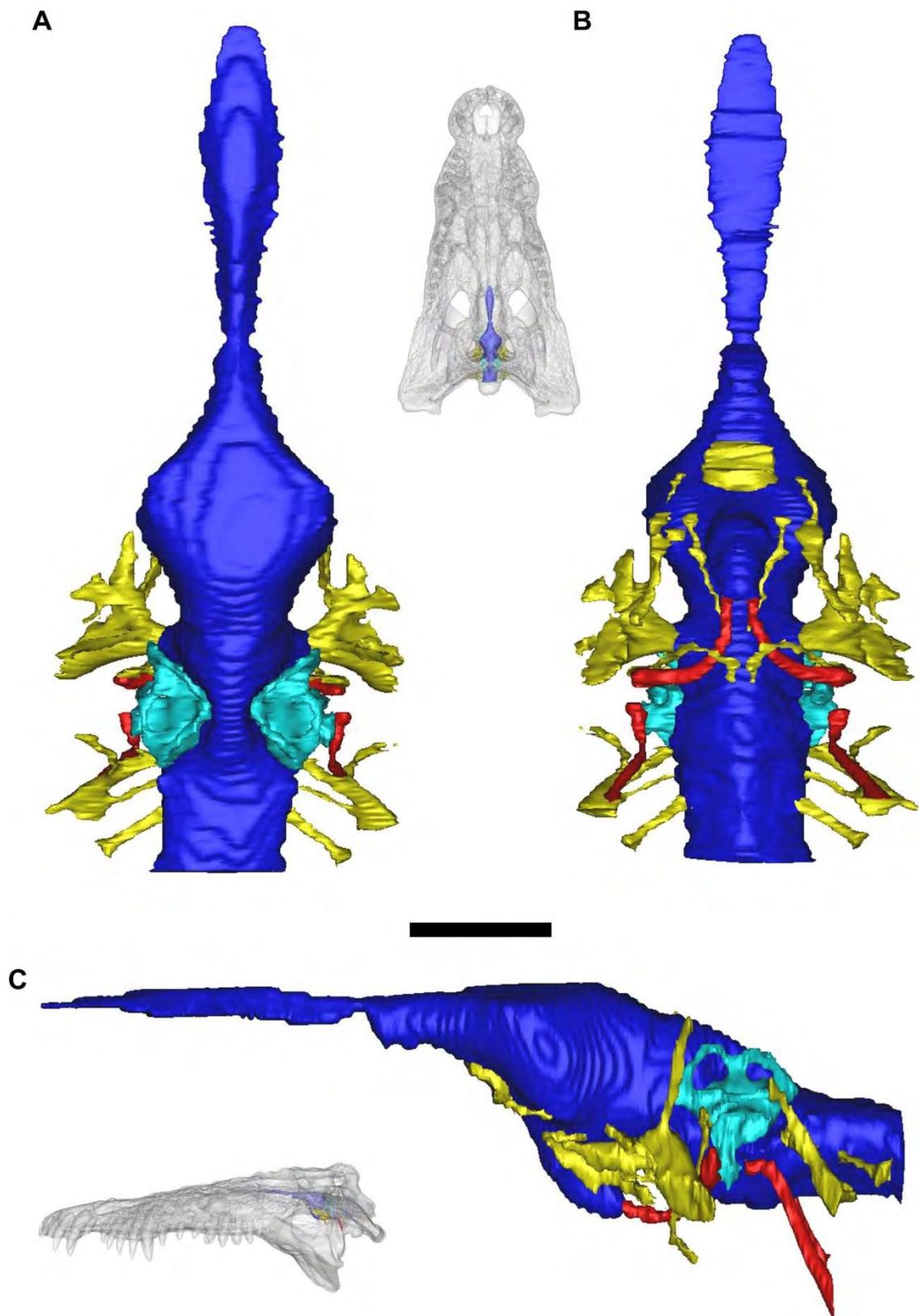
**Figura 2.14a.** *Caiman yacare* (MACN-HE 4394), molde endocraneano virtual (en azul), incluyendo nervios craneanos (en amarillo), arteria carótida (en rojo) y oído interno (en celeste). **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral. Escala de la barra = 2.5 cm.



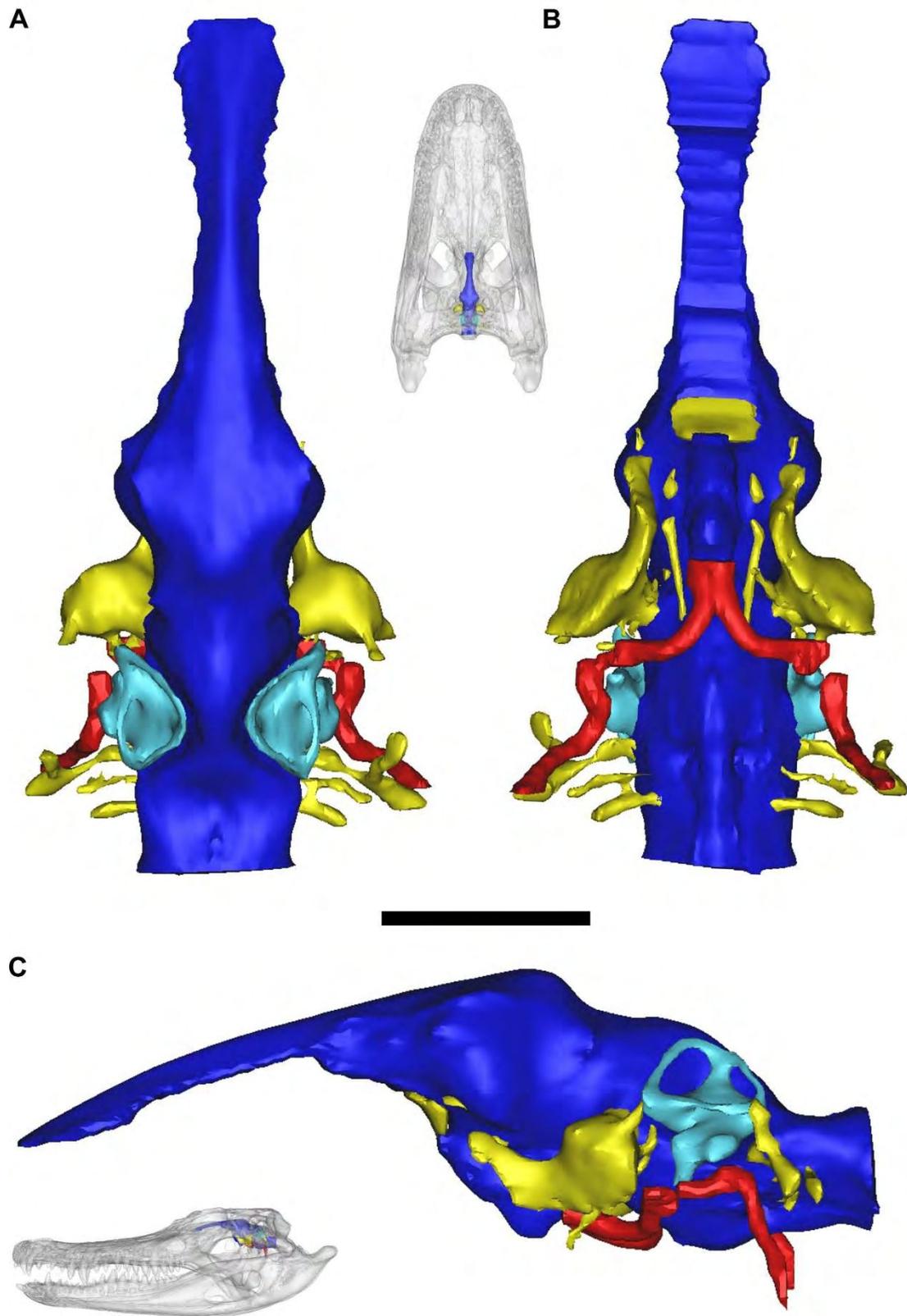
**Figura 2.14b.** *Caiman yacare* (MACN-HE 4394), interpretación del molde endocraneano virtual (en azul), incluyendo nervios craneanos (en amarillo), arteria carótida (en rojo) y oído interno (en celeste. **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



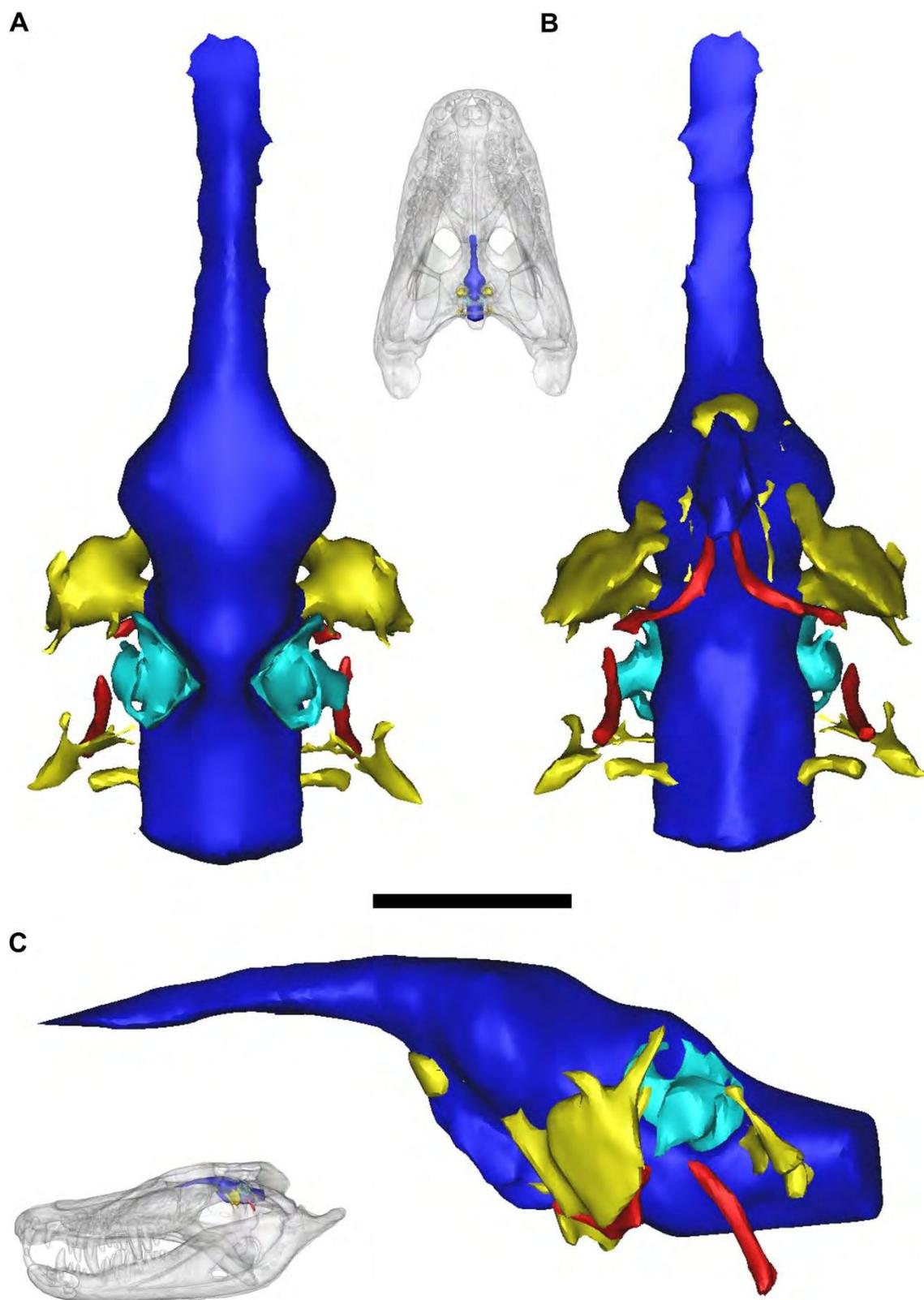
**Figura 2.15a.** Molde endocraneano virtual de *Gavialis gangeticus* (MLP 602). **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral. Escala de la barra = 2.5 cm.



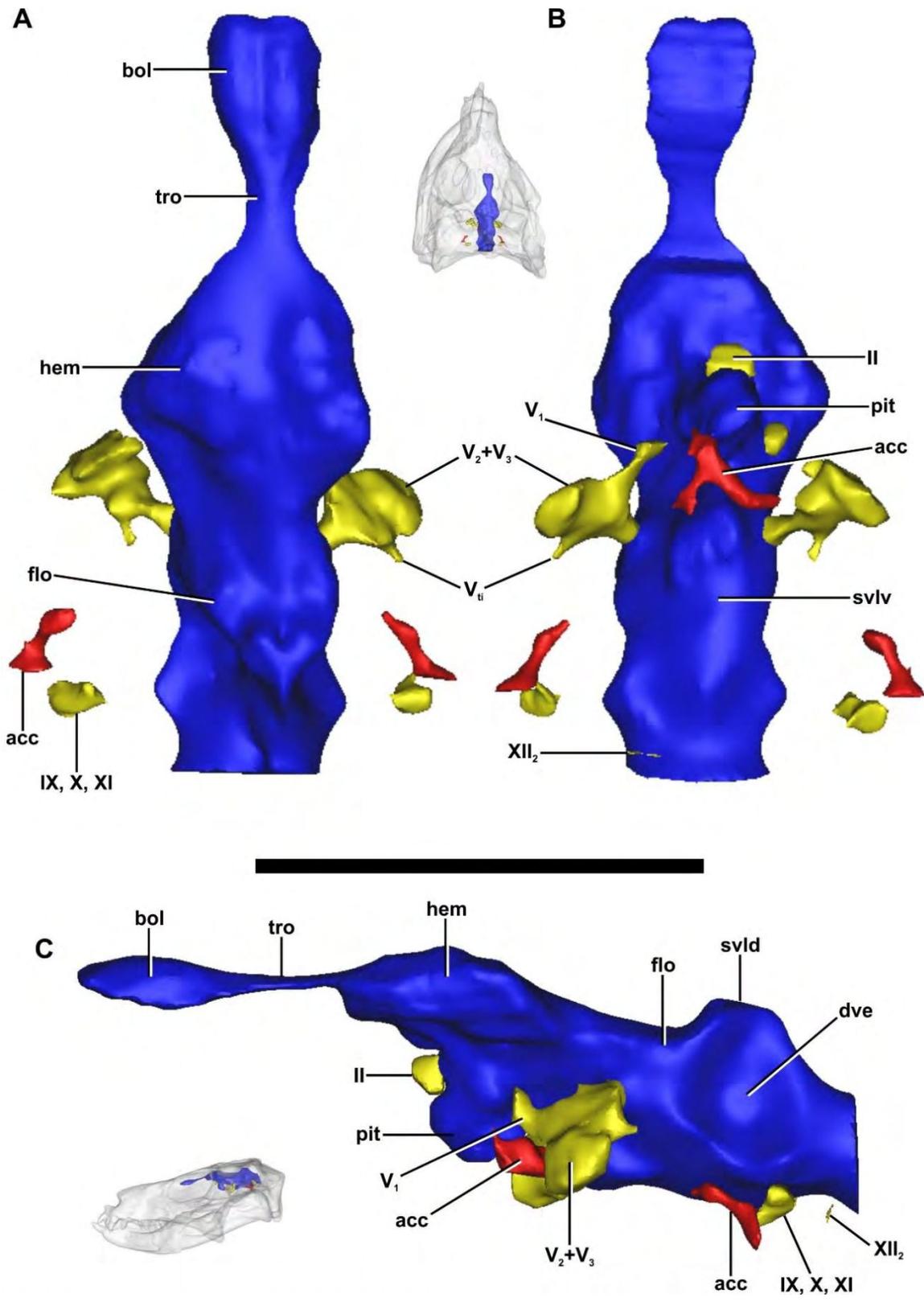
**Figura 2.15b.** Molde endocraneano virtual de *Crocodylus niloticus* (PVL 6524). **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral. Escala de la barra = 2.5 cm.



**Figura 2.15c.** Molde endocraneano virtual de *Alligator mississippiensis* (OUVC 9761). **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral. Escala de la barra = 2.5 cm.



**Figura 2.15d.** Molde endocraneano virtual de *Caiman latirostris* (MACN 1420-7375). A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista lateral. Escala de la barra = 2.5 cm.

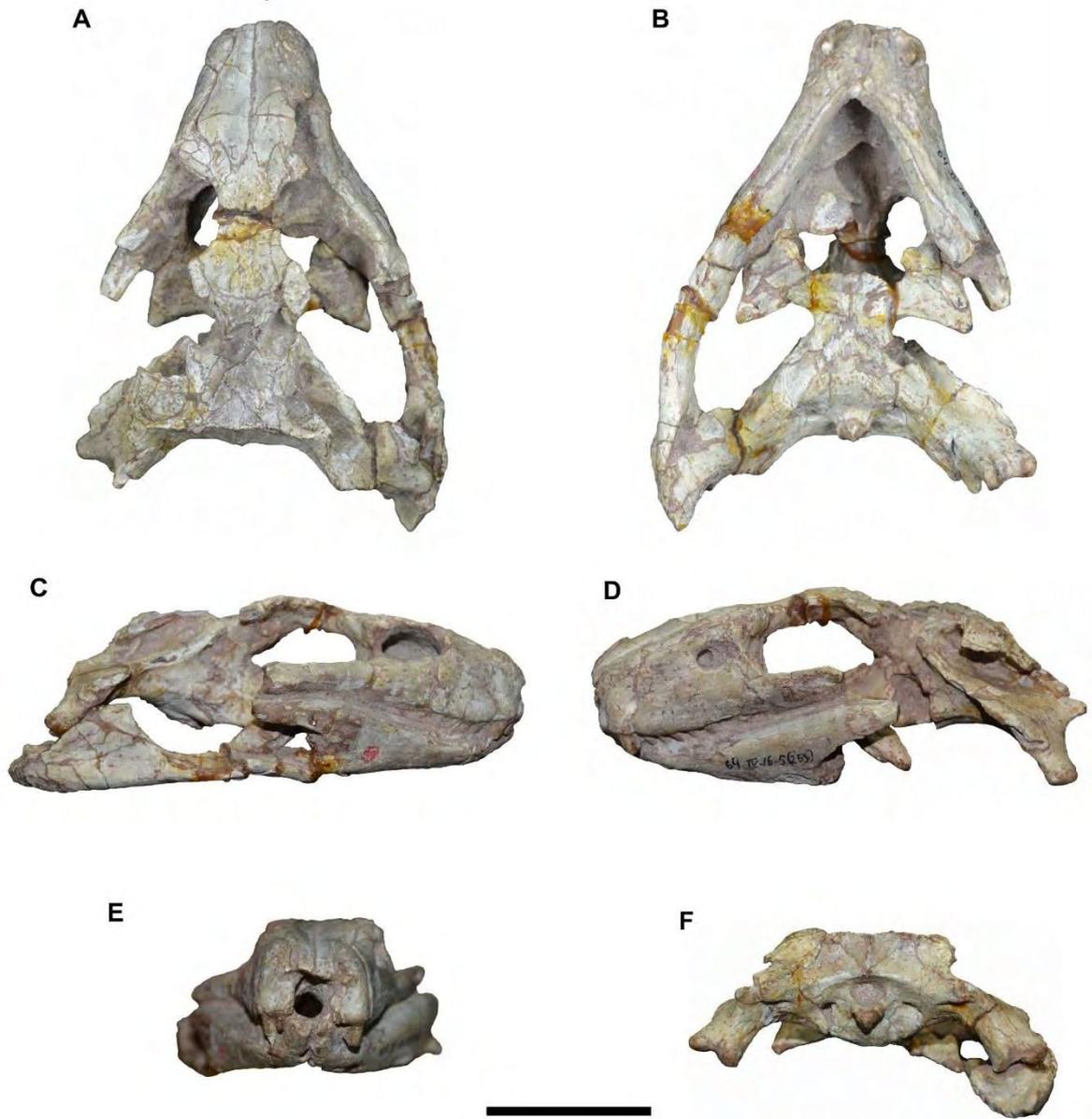


**Figura 2.16.** Molde endocraneano virtual de *Yacarerani boliviensis* (MNK-PAL 5063). A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista lateral. Escala de la barra = 2.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.

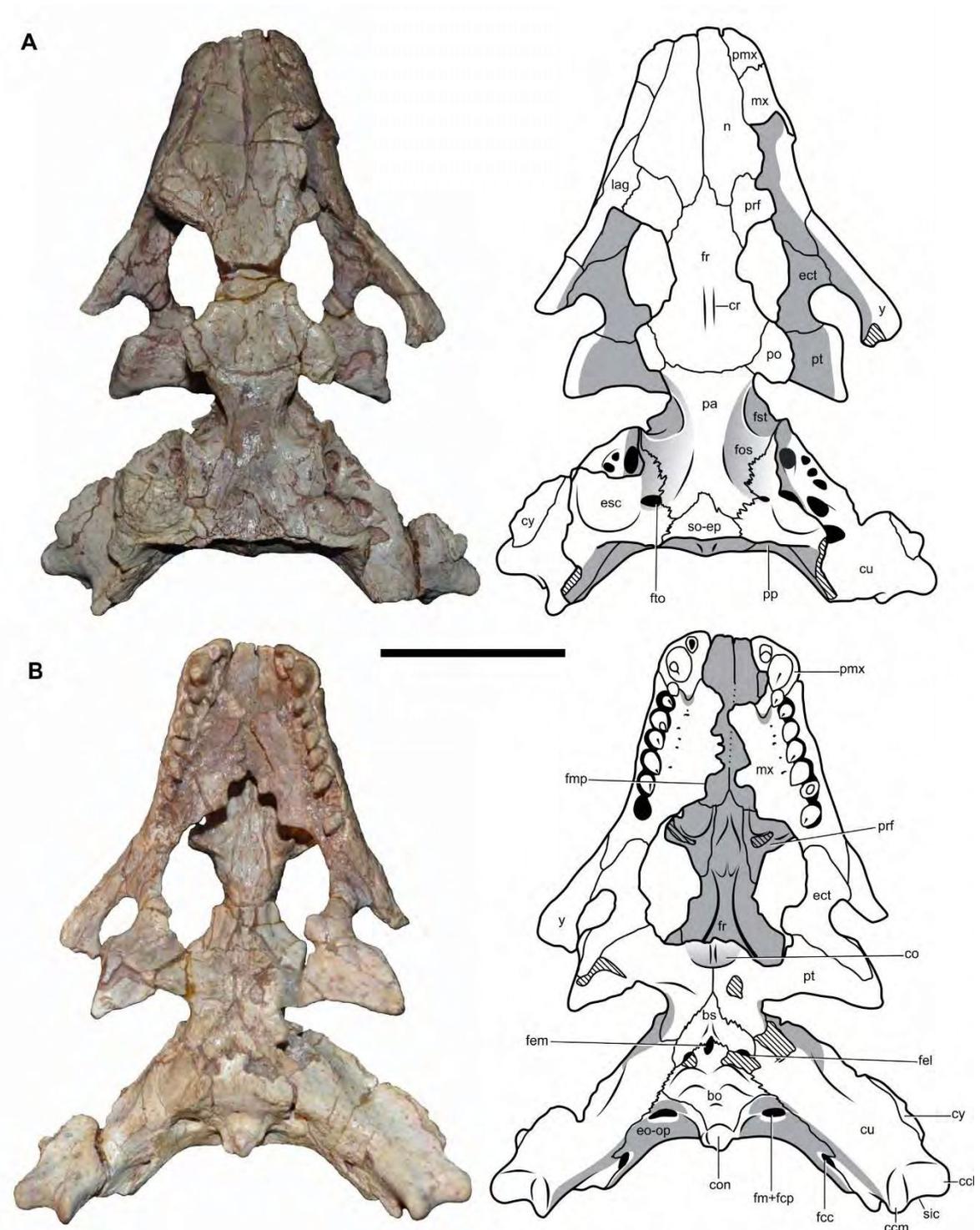
# CAPÍTULO III:

## DESCRIPCIONES

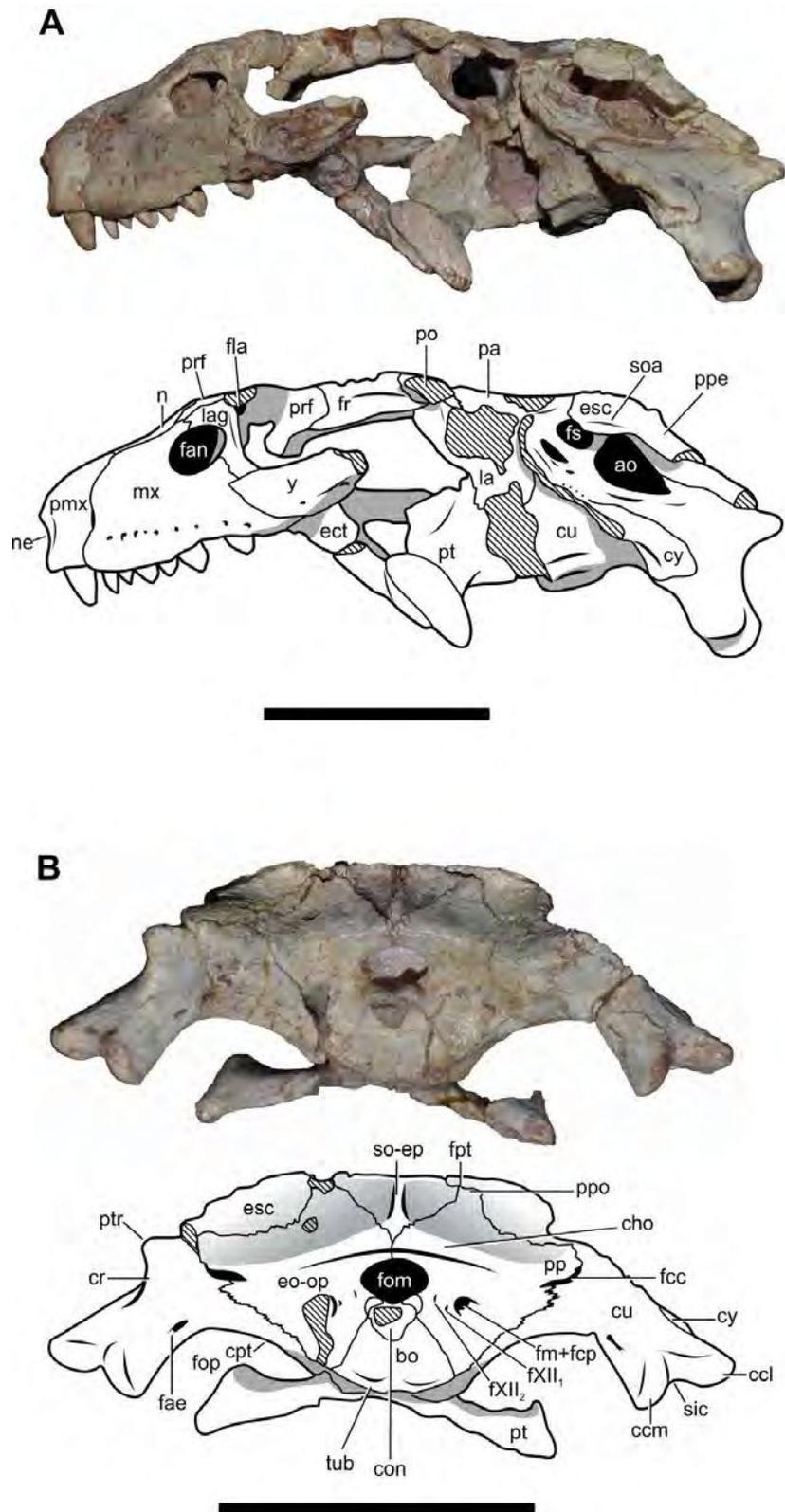




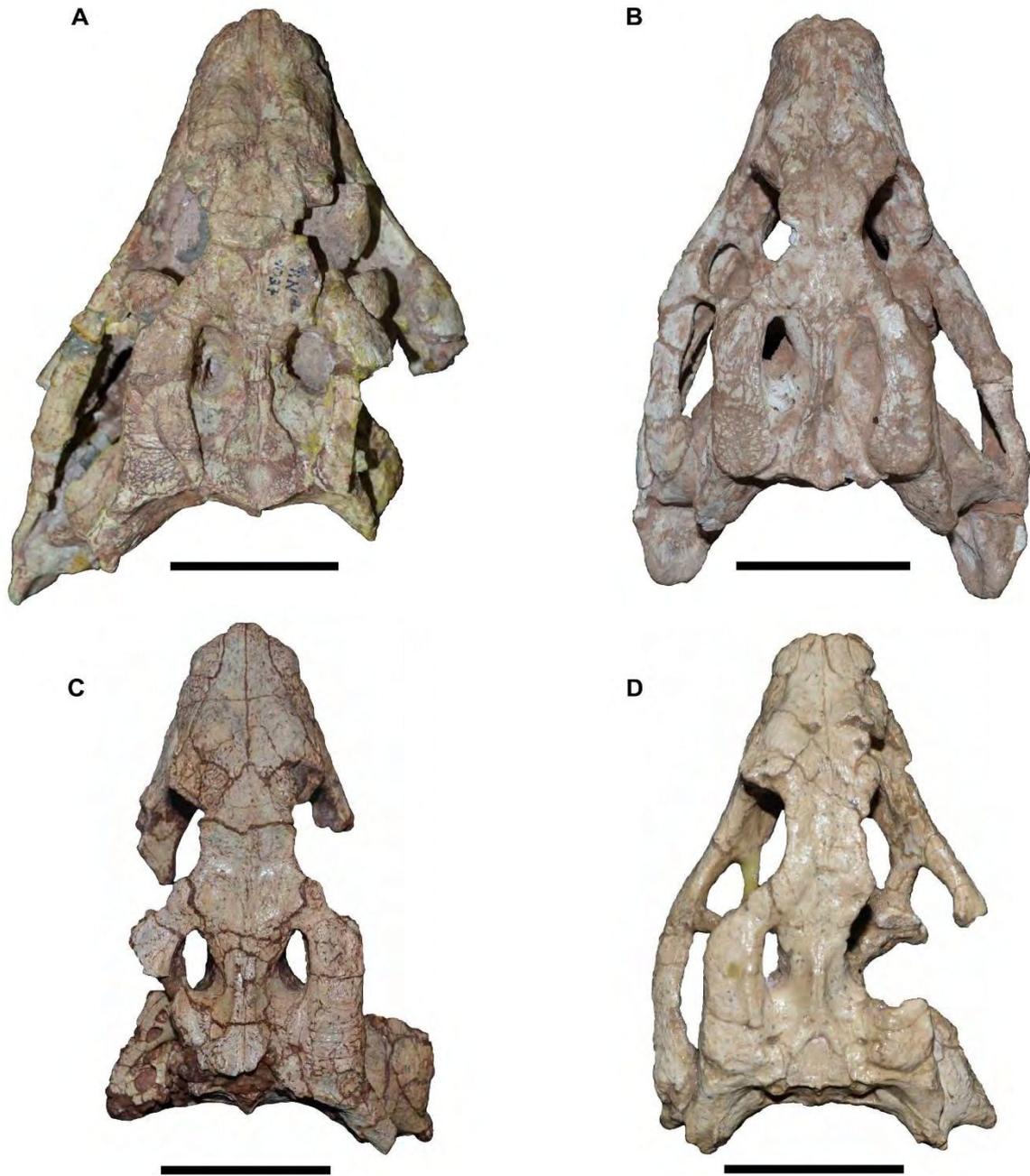
**Figura 3.1.** *Notosuchus terrestris*, espécimen lectotipo MLP 64-IV-16-5 antes de la preparación mecánica. **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral derecha; **D**, vista lateral izquierda; **E**, vista anterior; **F**, vista posterior. Escala de la barra = 5 cm.



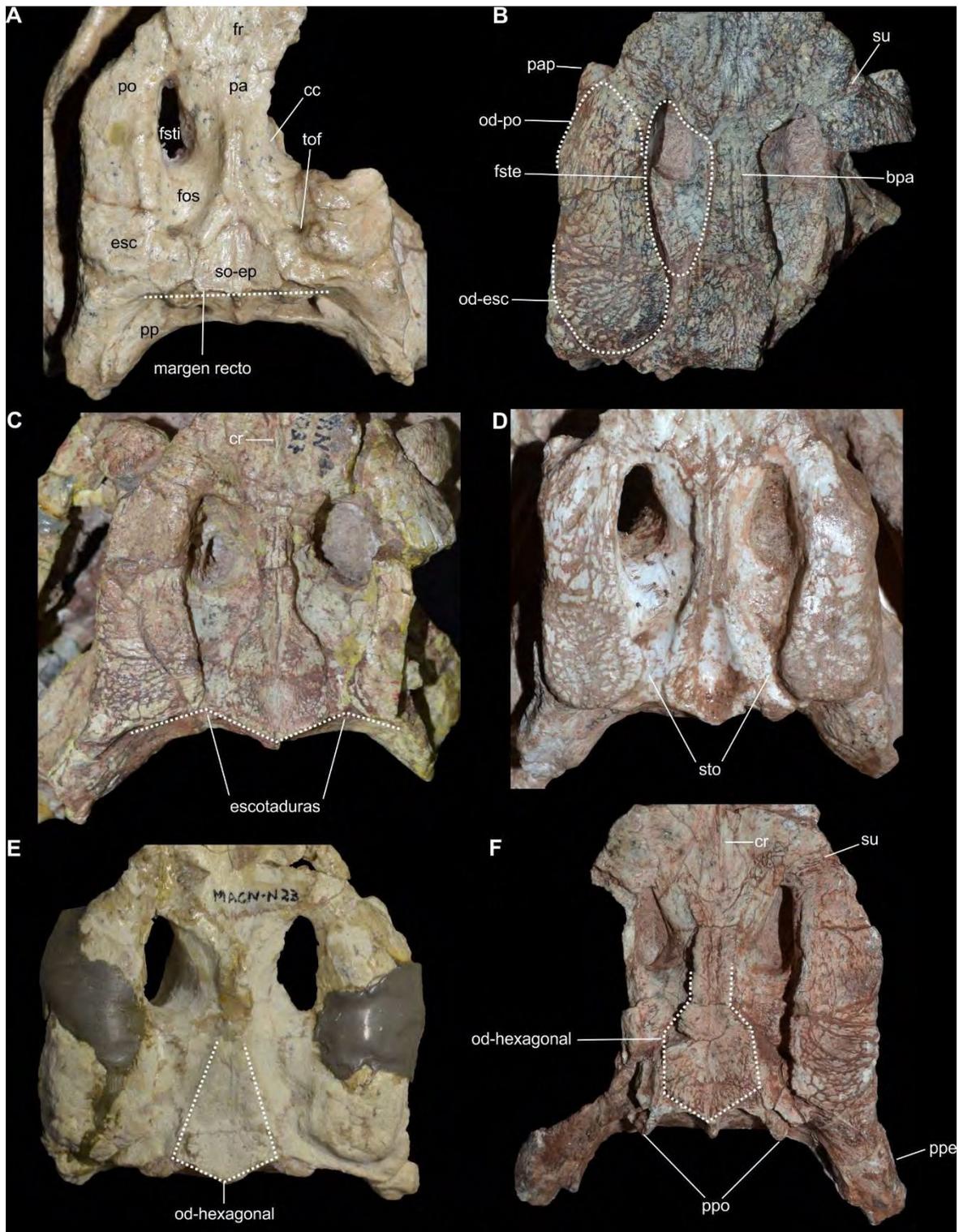
**Figura 3.2.** *Notosuchus terrestris*, espécimen lectotipo MLP 64-IV-16-5 después de la preparación mecánica, imágenes del lado izquierdo; interpretación en el lado derecho. **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



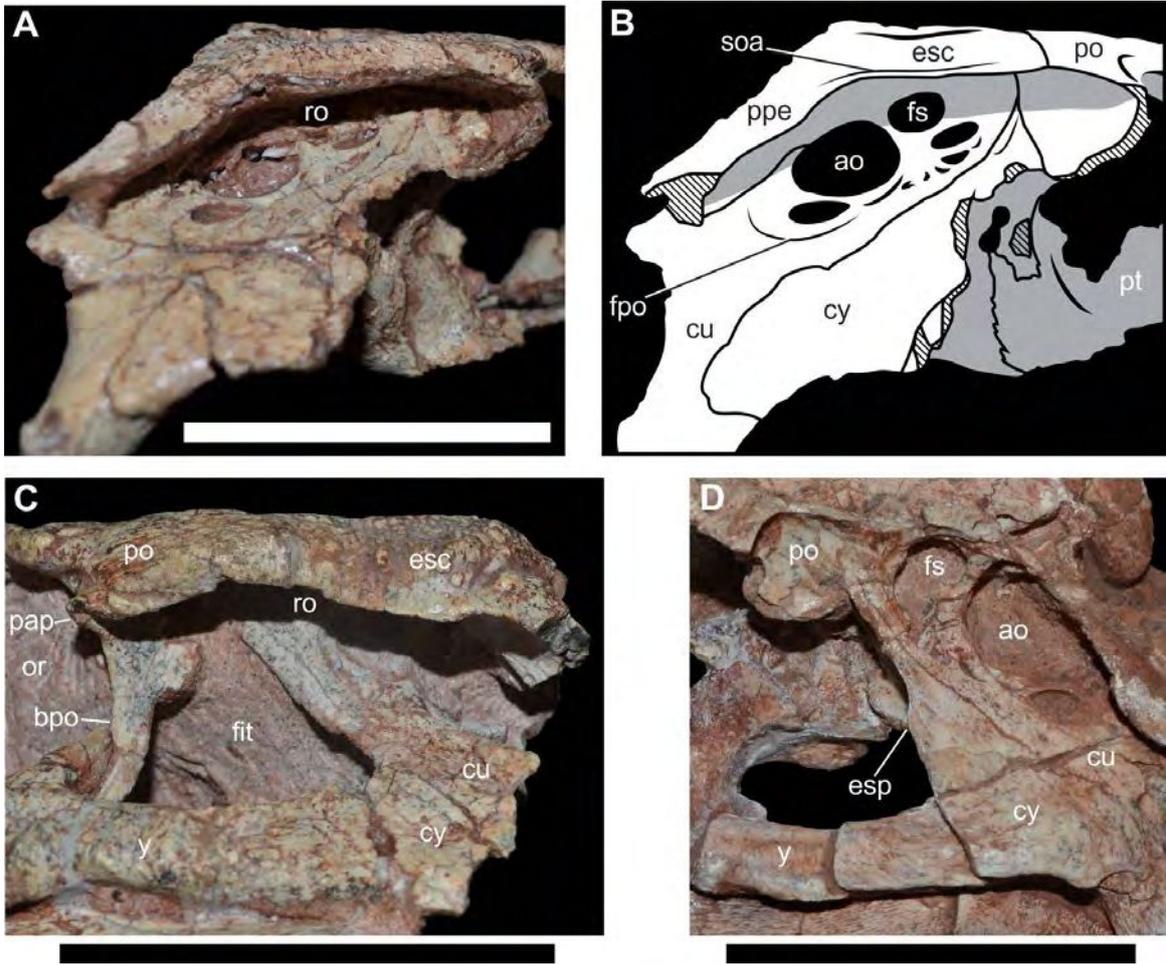
**Figura 3.3.** *Notosuchus terrestris*, espécimen lectotipo MLP 64-IV-16-5 después de la preparación mecánica, interpretación abajo. **A**, vista lateral izquierda; **B**, vista posterior. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



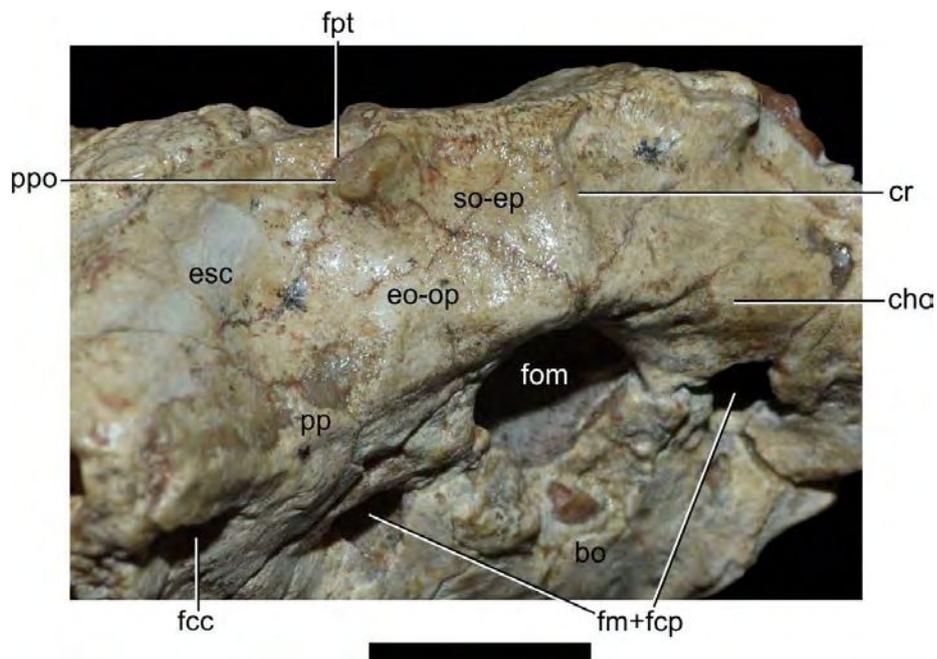
**Figura 3.4.** *Notosuchus terrestris*, especímenes referidos seleccionados en vista dorsal. A, MACN-PV-RN-1037; B, MUCPv-147; C, MPCA-PV-237; D, MCF-PVPH-710. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



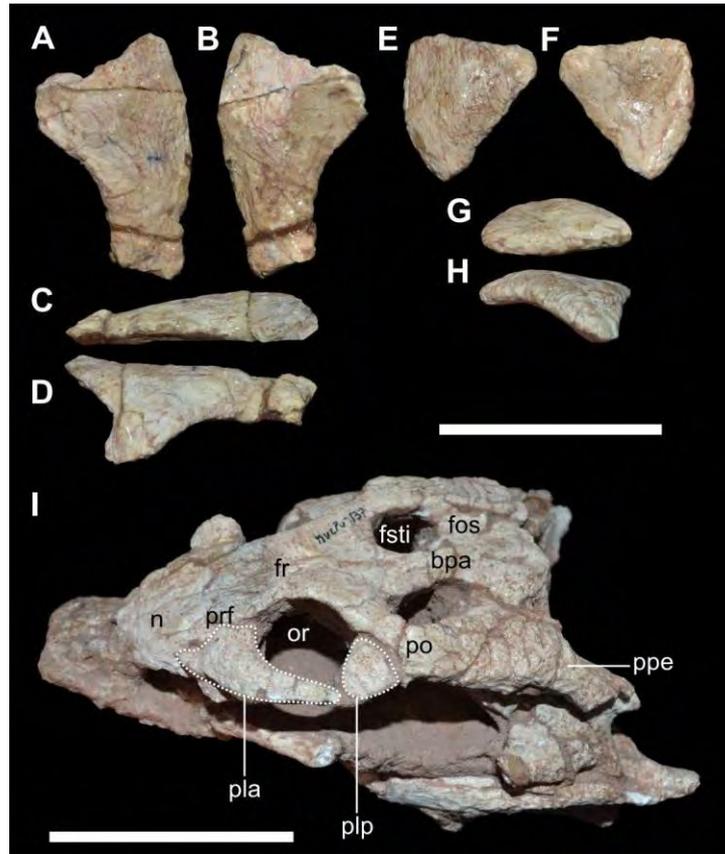
**Figura 3.5.** Tabla craneana de *Notosuchus terrestris*. **A**, MCF-PVPH-710; **B**, MACN-PV-RN-1045; **C**, MACN-PV-RN-1037; **D**, MUCPv-147; **E**, MACN-PV-N-23; **F**, MPCA-PV-528. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



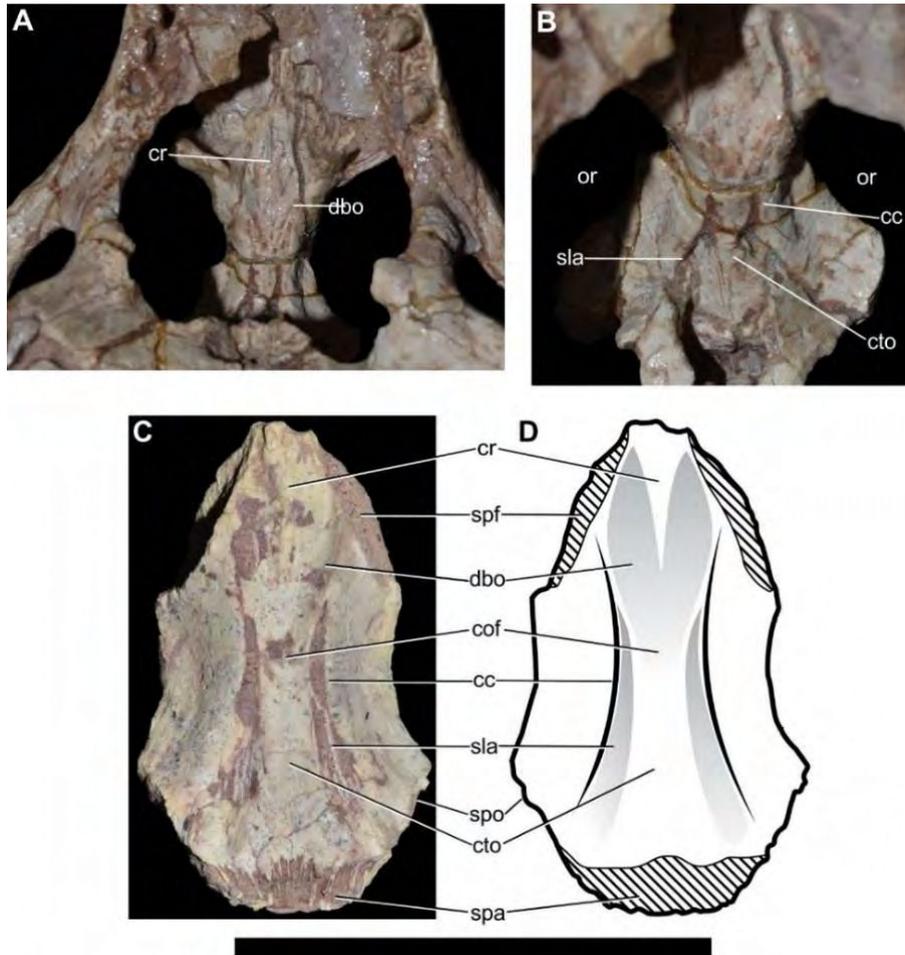
**Figura 3.6.** Fenestra infratemporal de *Notosuchus terrestris*. **A** y **B** (interpretación), MPCA-PV-237; **C**, MACN-PV-RN-1045; **D**, MPCA-PV-528. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



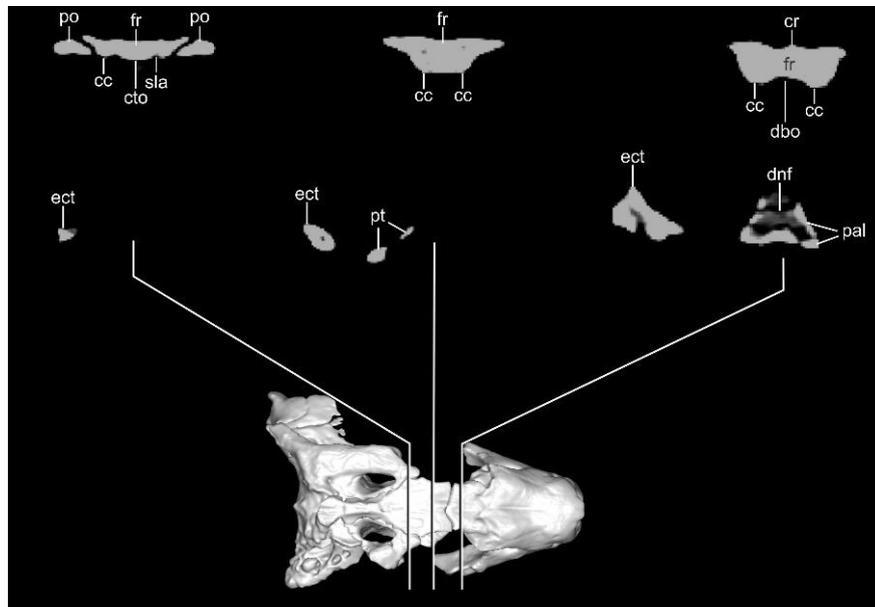
**Figura 3.7.** Tabla occipital de *Notosuchus terrestris*, espécimen MLP-64-IV-16-30, en vista póstero-lateral. Escala de la barra = 2 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



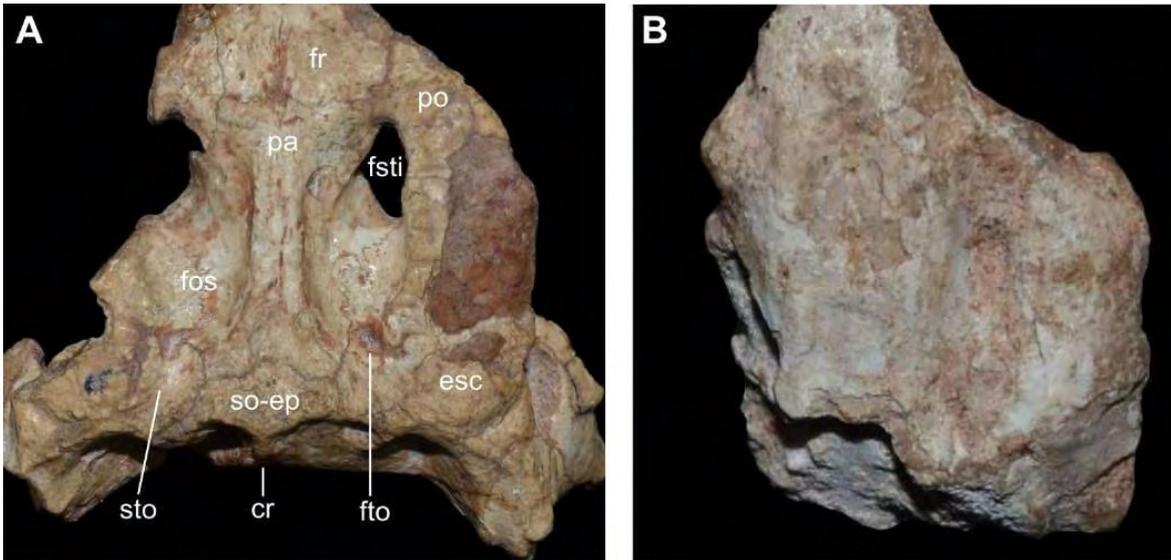
**Figura 3.8.** Huesos palpebrales de *Notosuchus terrestris*. **A – H** espécimen MLP 64-IV-16-5 (lectotipo), e **I** espécimen MUCPv 137. **A** (vista dorsal), **B** (vista ventral), **C** (vista lateral) y **D** (vista medial) de palpebral anterior derecho, **E** (vista dorsal), **F** (vista ventral), **G** (vista lateral) y **H** (vista medial) de palpebral posterior derecho, e **I** (vista latero-dorsal) de los palpebrales anterior y posterior izquierdo en articulación. Escala de la barra = 2 cm (A – H) y 5 cm (I). Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



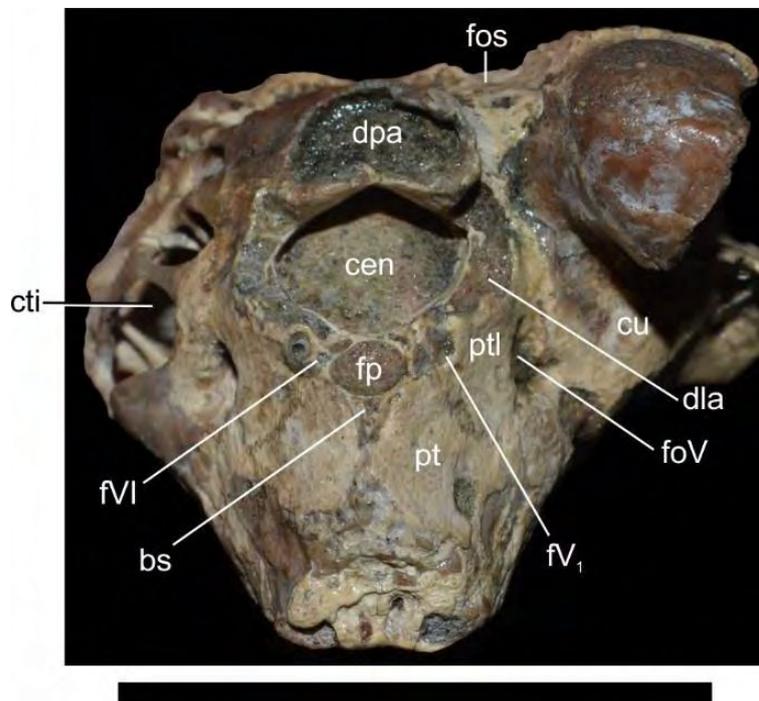
**Figura 3.9.** Superficie ventral del frontal de *Notosuchus terrestris*. **A** (vista ventral) y **B** (vista ántero-ventral) espécimen MLP 64-IV-16-5 (lectotipo), **C** (vista ventral) y **D** (interpretación) de frontal aislado (MACN-PV-sn). Escala de la barra de C y D = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



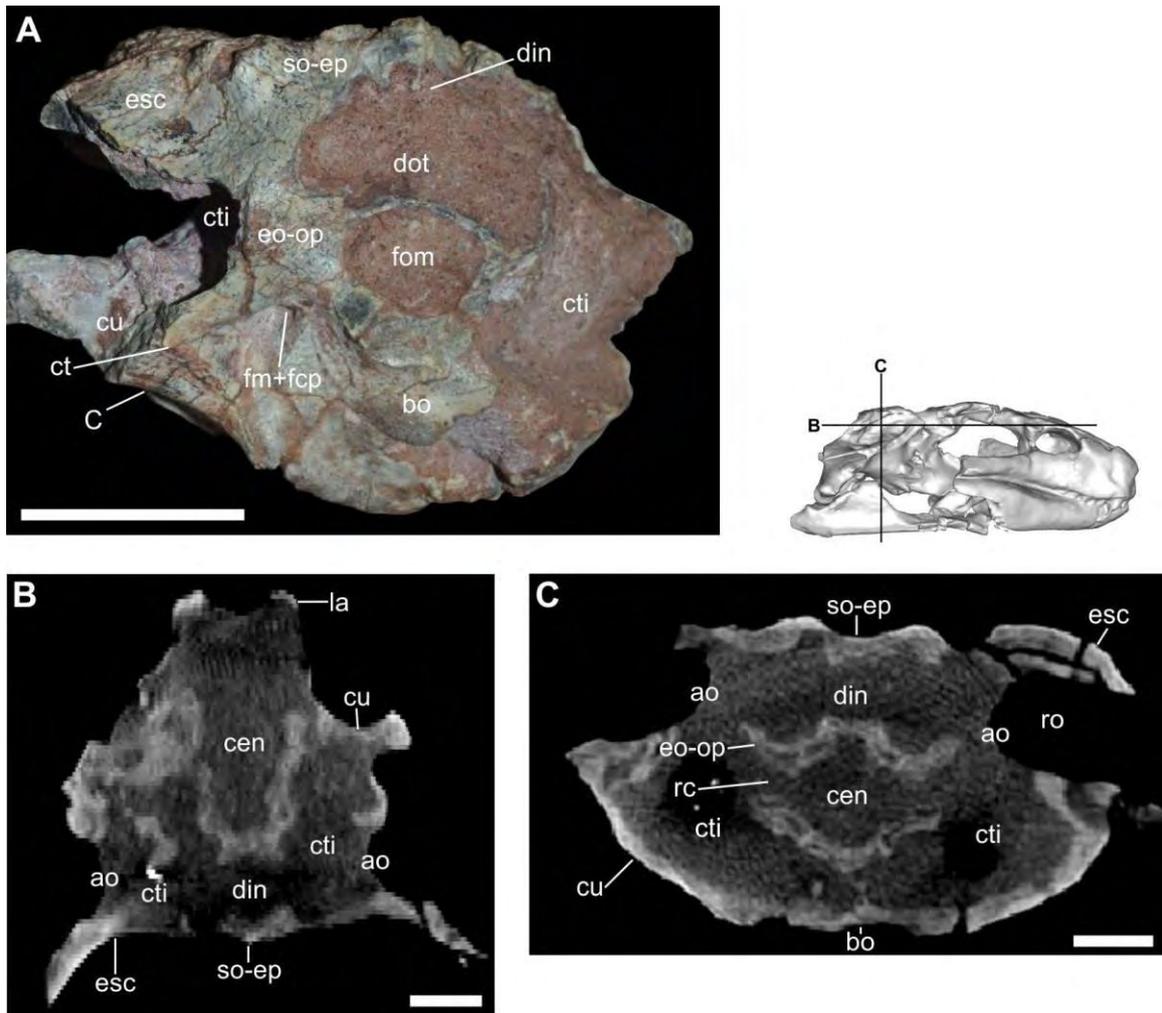
**Figura 3.10.** Frontal de *Notosuchus terrestris*, espécimen MPCA-PV-237, en diferentes secciones transversales. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



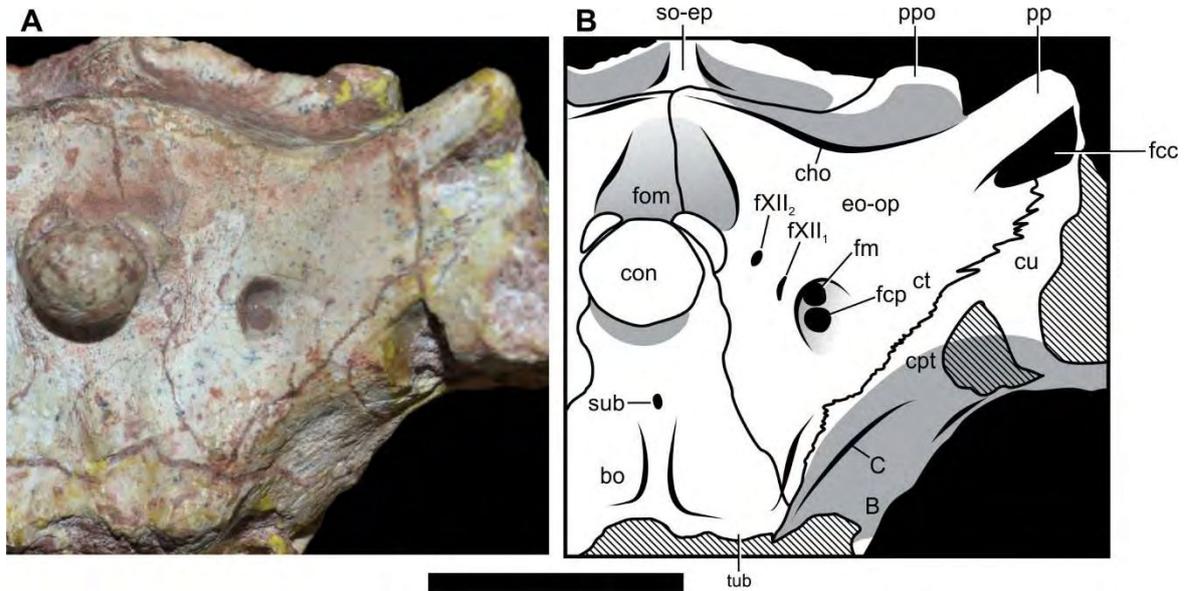
**Figura 3.11.** Tabla craneana de juveniles de *Notosuchus terrestris*. **A**, MLP 64-IV-16-8; **B**, MUCPv 118. Escala de la barra = 2 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



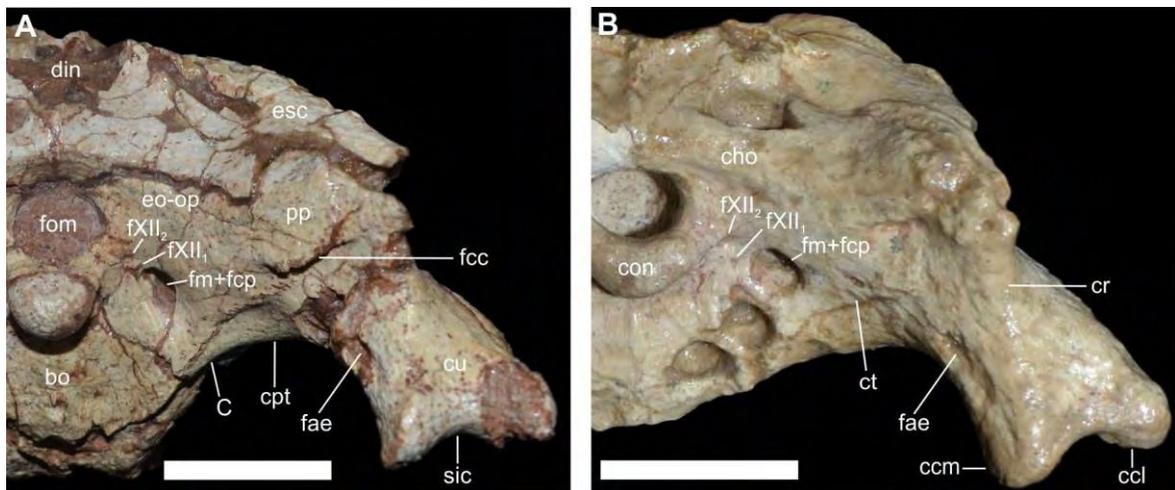
**Figura 3.12.** *Notosuchus terrestris*, espécimen MLP 64-IV-16-30 en vista anterior. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



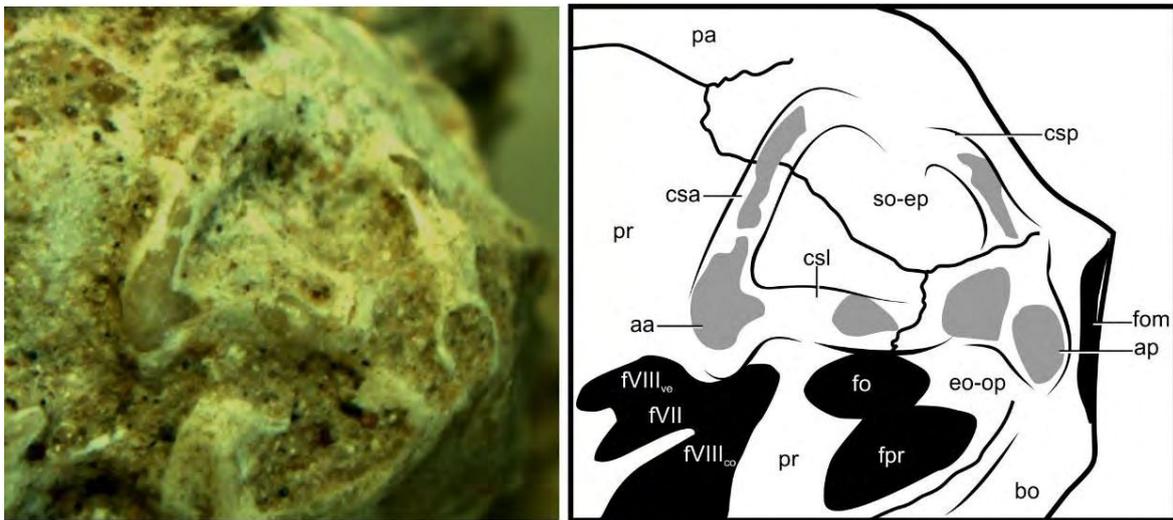
**Figura 3.13.** Neumaticidad de la región posterior de la caja craneana de *Notosuchus terrestris*. **A**, vista posterior de espécimen MACN-PV-RN-1045, **B** (horizontal) y **C** (transversal) secciones de Tomografía Computada del espécimen MLP 64-IV-16-5 (lectotipo). Escala de la barra = 2 cm (A) y 1 cm (B y C). Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



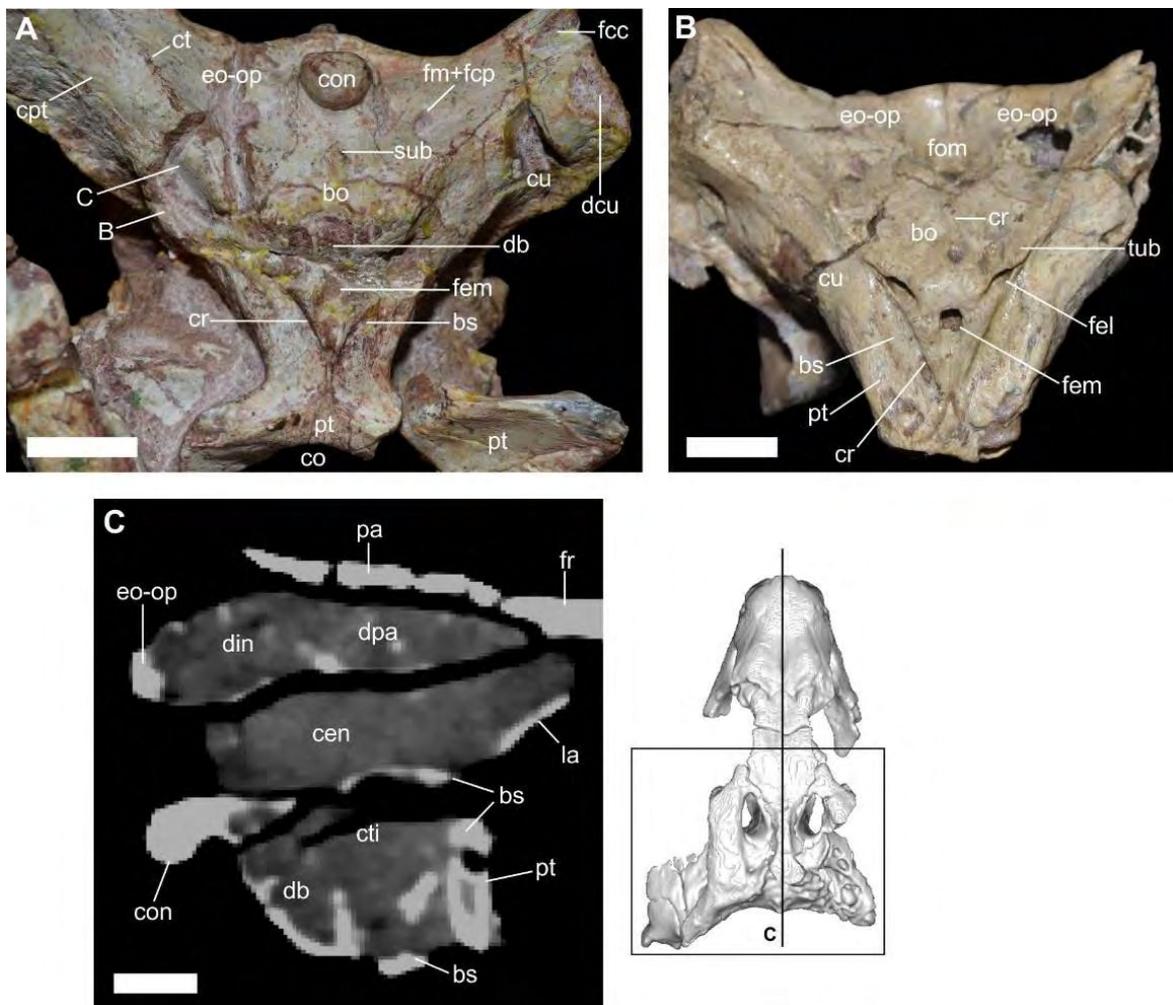
**Figura 3.14.** Tabla occipital de *Notosuchus terrestris* en vista látero-ventral. **A**, espécimen MACN-PV-RN-1037 y **B**, interpretación. Escala de la barra = 2 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



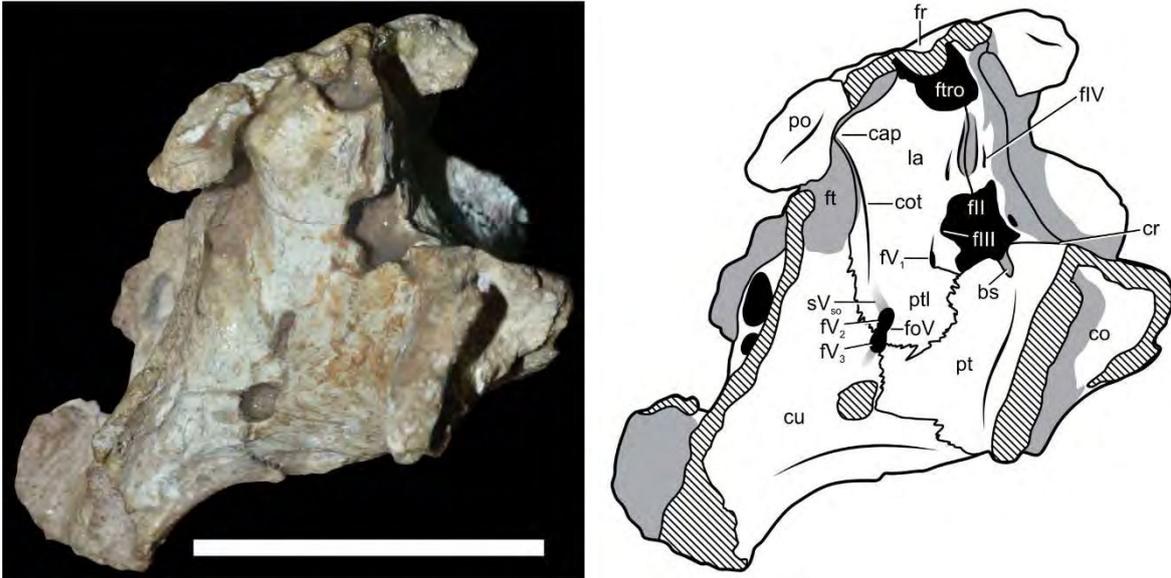
**Figura 3.15.** Porción derecha de la tabla occipital de *Notosuchus terrestris*. **A**, MPCA-PV-237; **B**, MCF-PVPH-710. Escala de la barra = 2 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



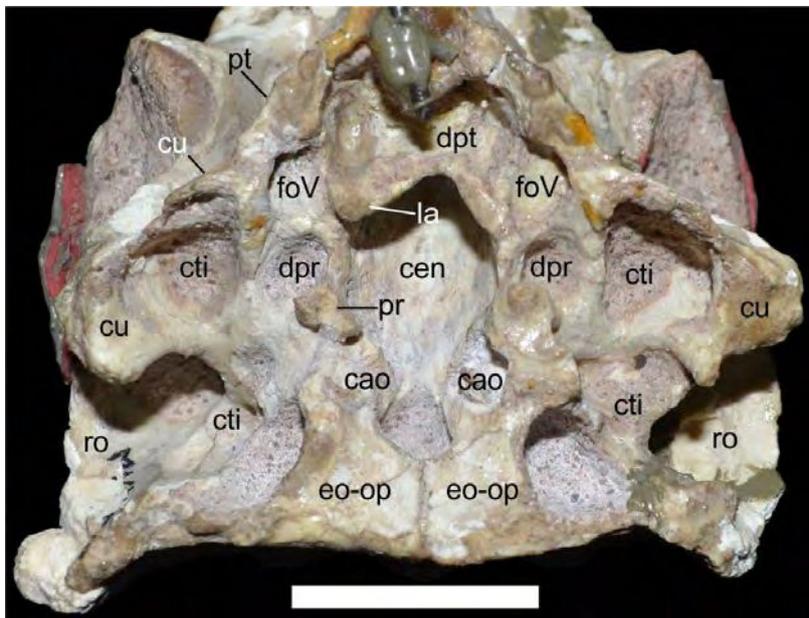
**Figura 3.16.** Pared lateral de la caja craneana en la región del oído interno de *Notosuchus terrestris*, espécimen MUCPV-118. Escala de la barra = 5 mm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



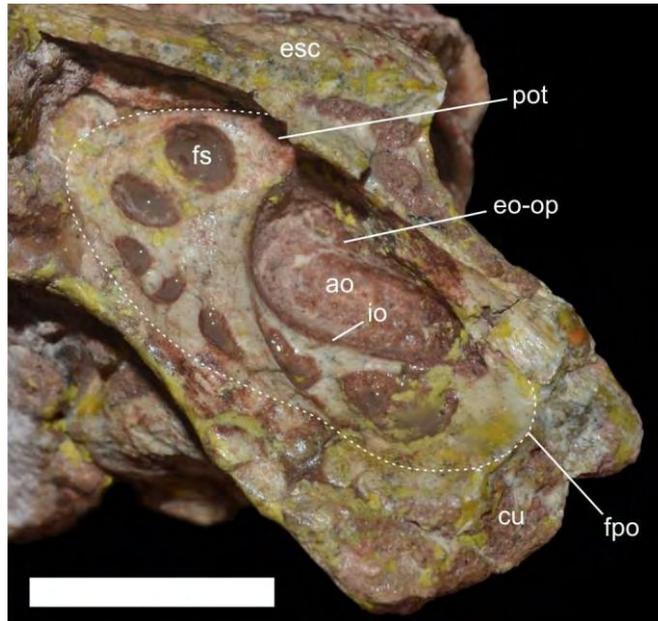
**Figura 3.17.** Basicráneo de *Notosuchus terrestris*. **A**, MACN-PV-RN-1037; **B**, MLP 64-IV-16-30; **C**, sección sagital del espécimen MPCA-PV-237. Escala de la barra = 1 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



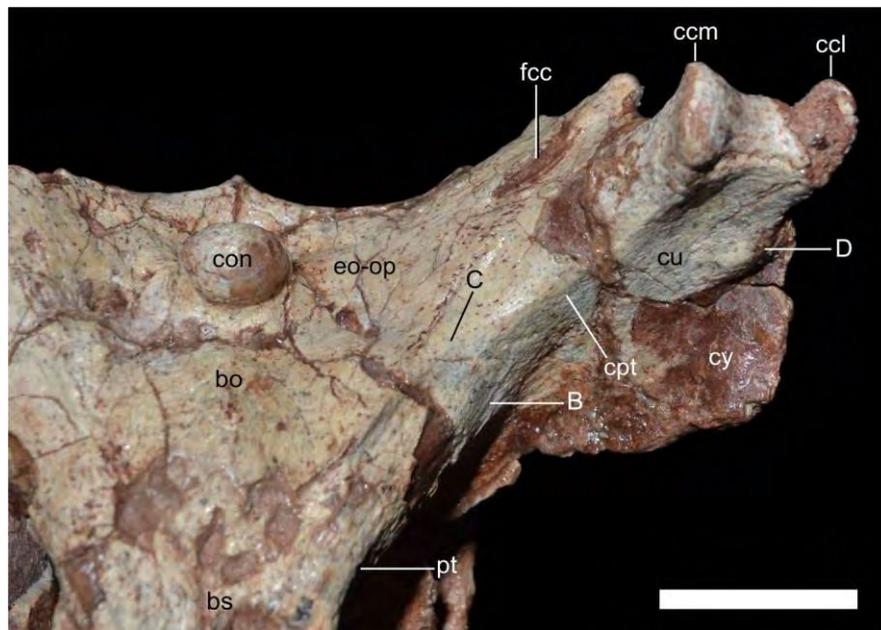
**Figura 3.18.** Pared lateral del neurocráneo de *Notosuchus terrestris*, MACN-PV-N-22 en vista ántero-lateral derecha. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



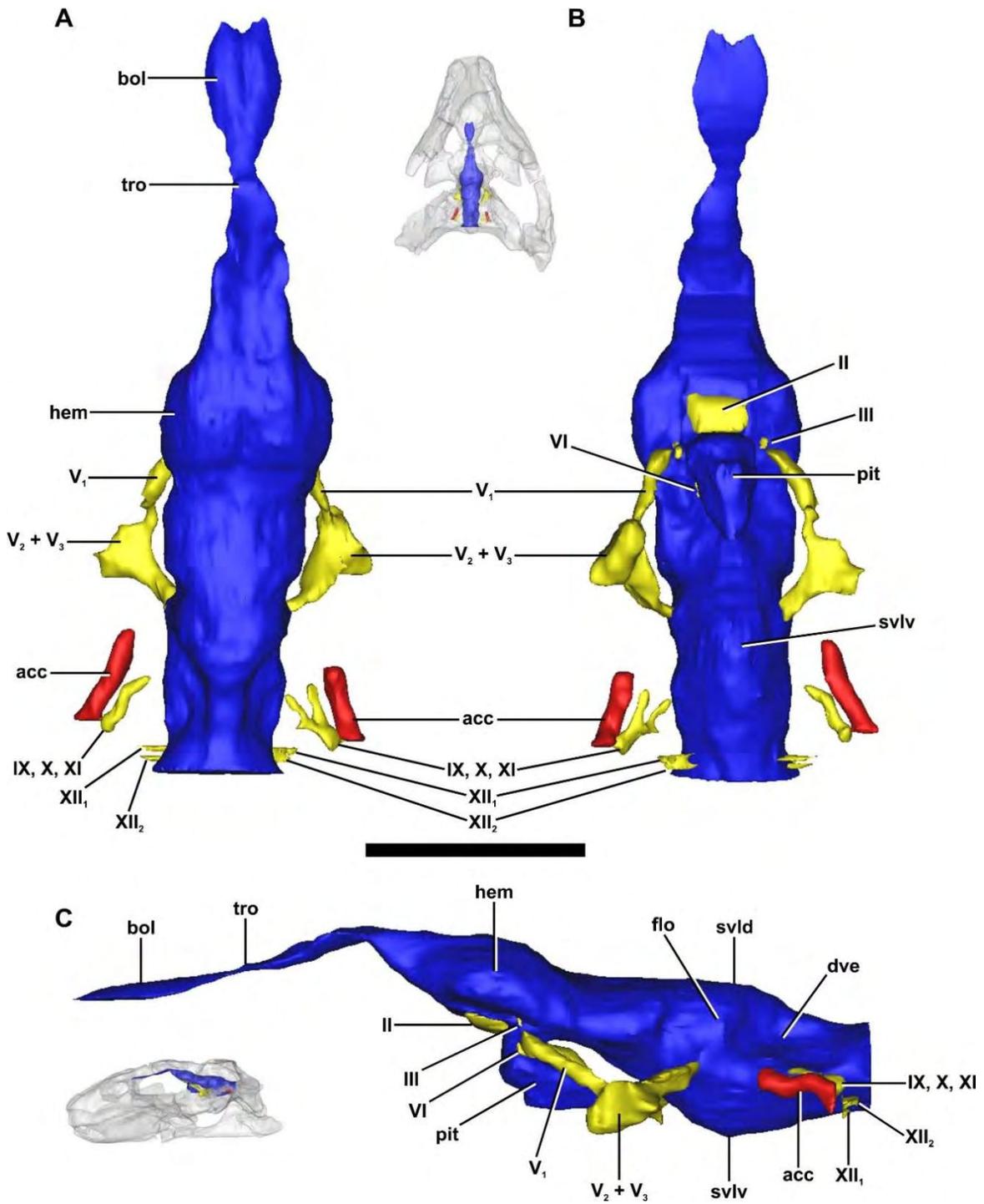
**Figura 3.19.** Neumaticidad de la caja craneana (expuesta por fractura) de *Notosuchus terrestris*, espécimen MACN-PV-N-23 en vista ventral. Escala de la barra = 2 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



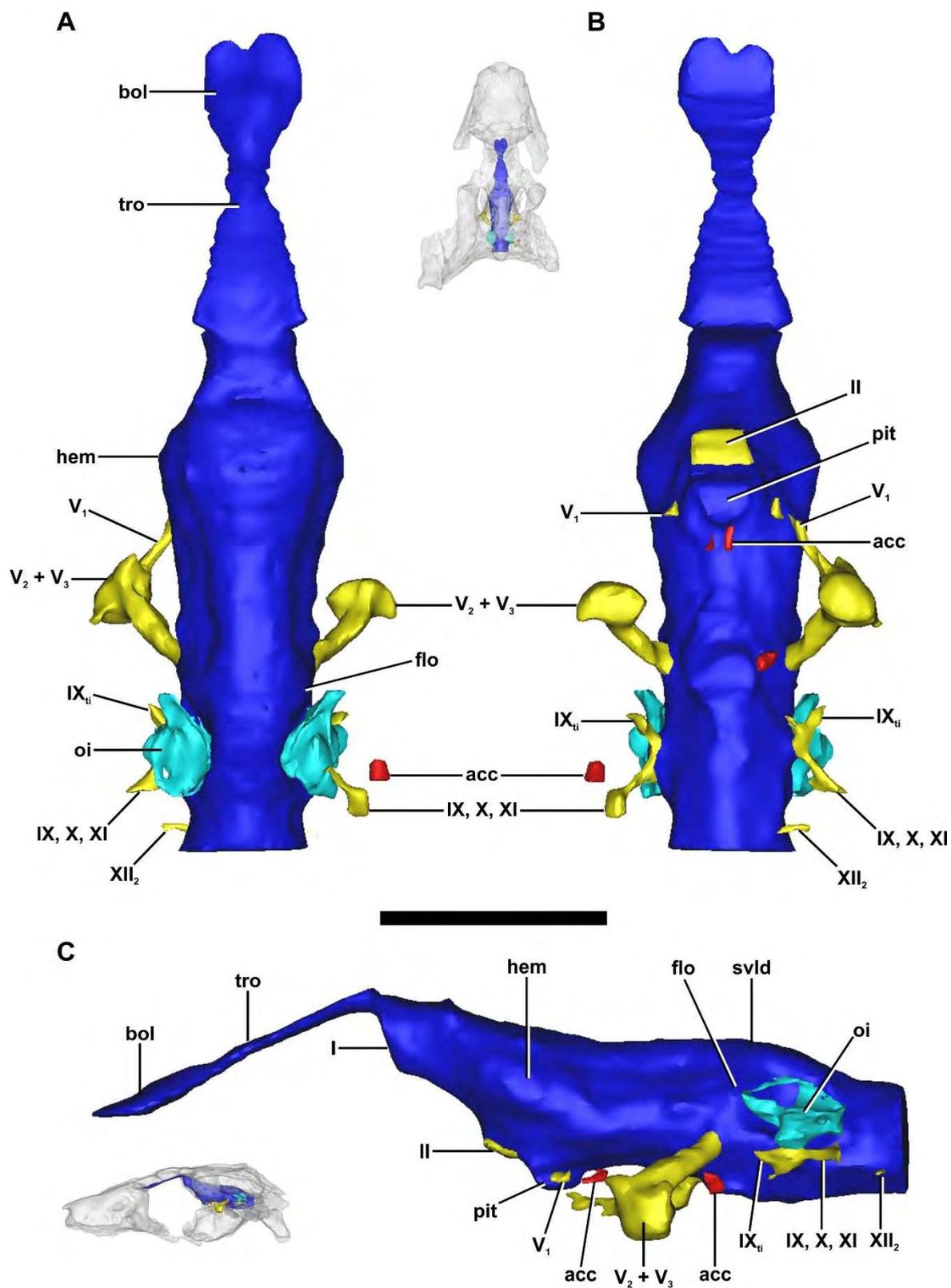
**Figura 3.20.** Vista lateral izquierda del cuadrado dentro del receso ótico de *Notosuchus terrestris*, MACN-PV-RN-1037. Escala de la barra = 2 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



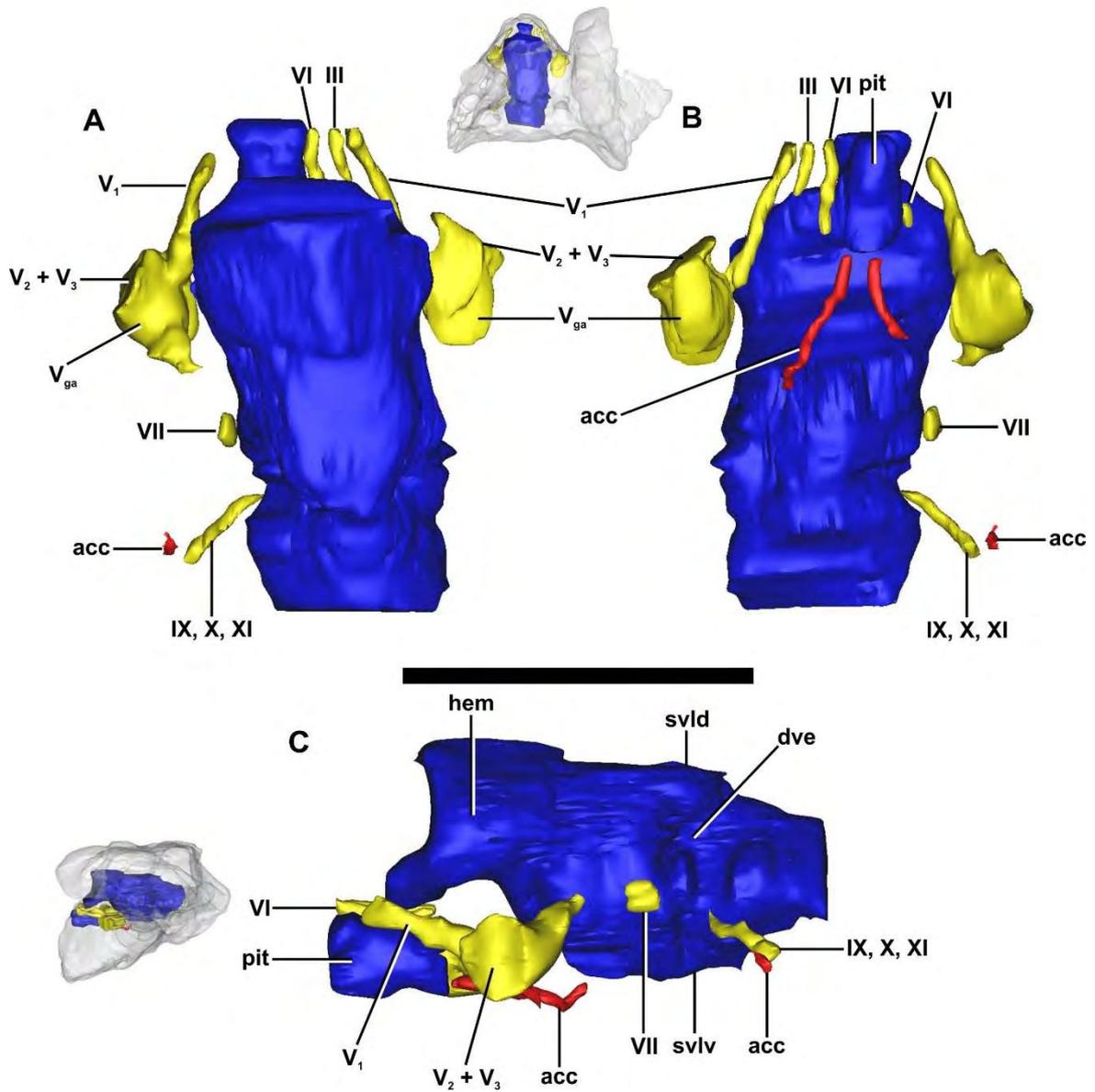
**Figura 3.21.** Cuadrado derecho de *Notosuchus terrestris* (MPCA-PV-237) en vista ventral. Escala de la barra = 2 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



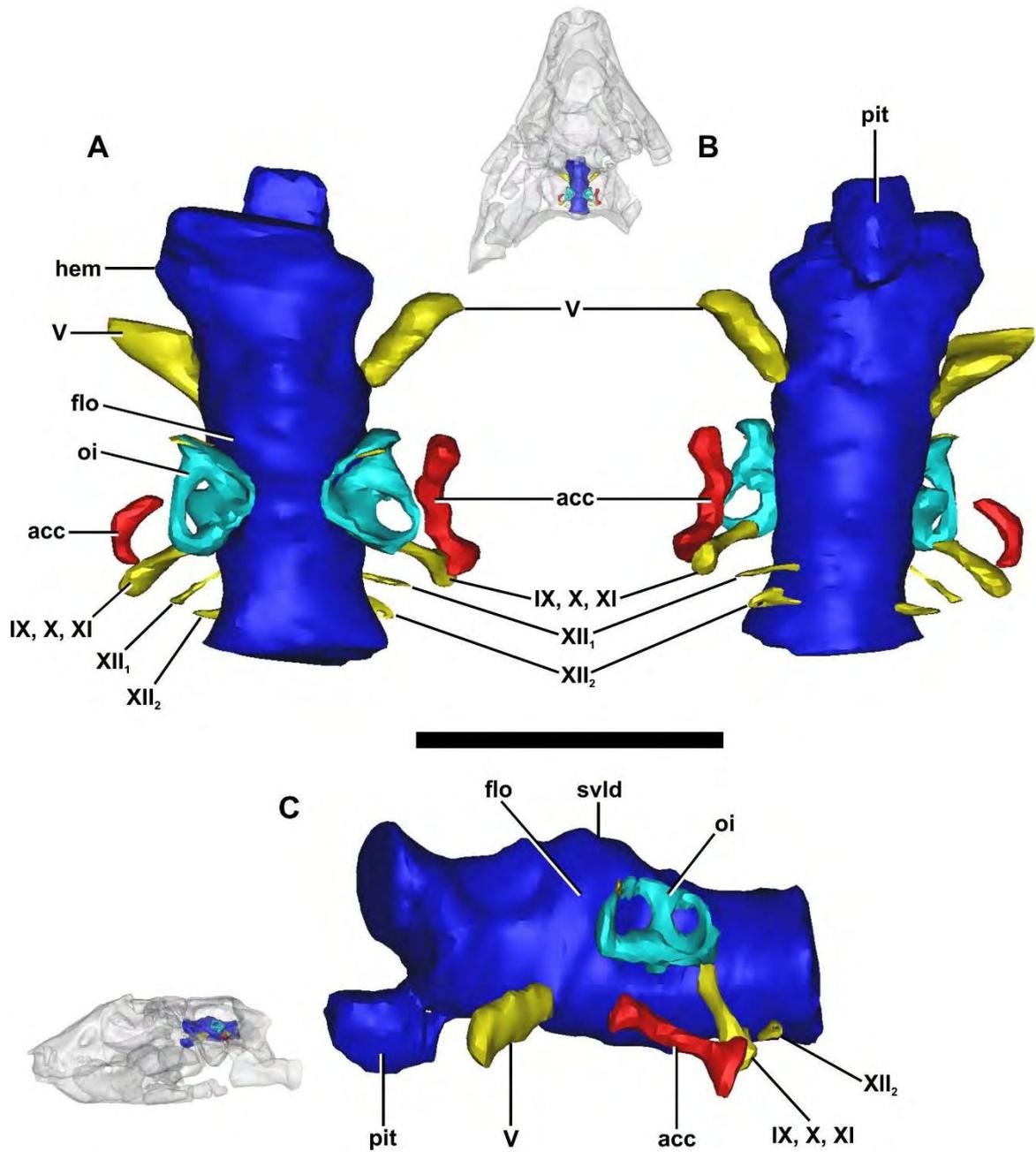
**Figura 3.22a.** Encéfalo, nervios craneanos y arteria carótida de *Notosuchus terrestris* (MLP 64-IV-16-5, lectotipo). **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral. Escala de la barra = 2.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



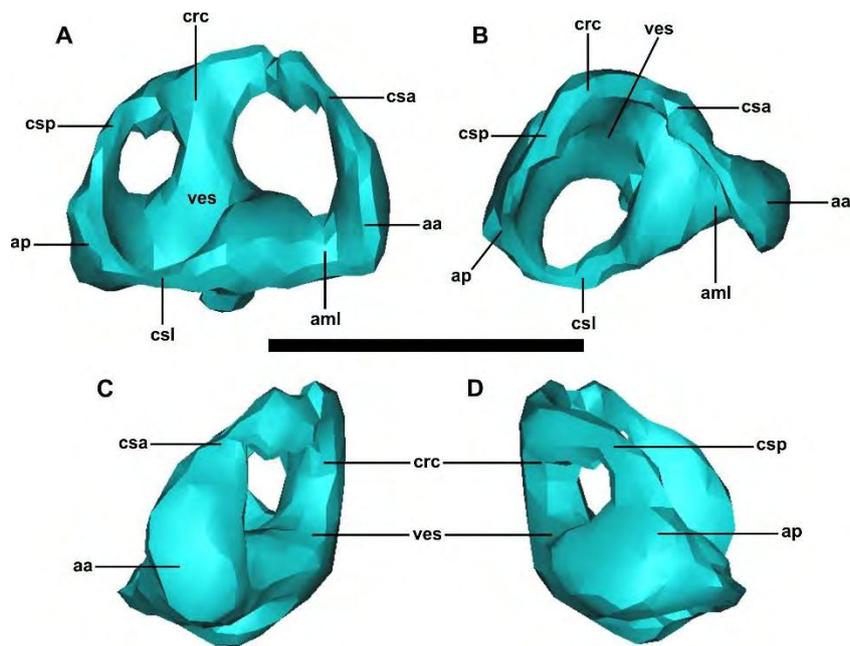
**Figura 3.22b.** Encéfalo, nervios craneanos y arteria carótida de *Notosuchus terrestris* (MPCA-PV-237). **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral. Escala de la barra = 2.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



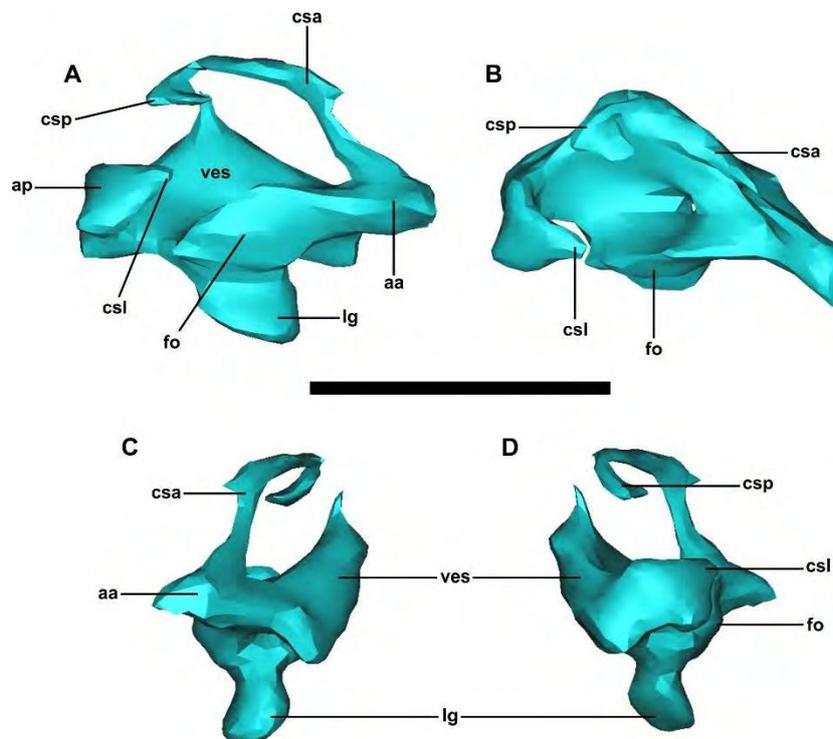
**Figura 3.23a.** Encéfalo, nervios craneanos y arteria carótida de *Notosuchus terrestris* (MLP 64-IV-16-30). **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral. Escala de la barra = 2.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



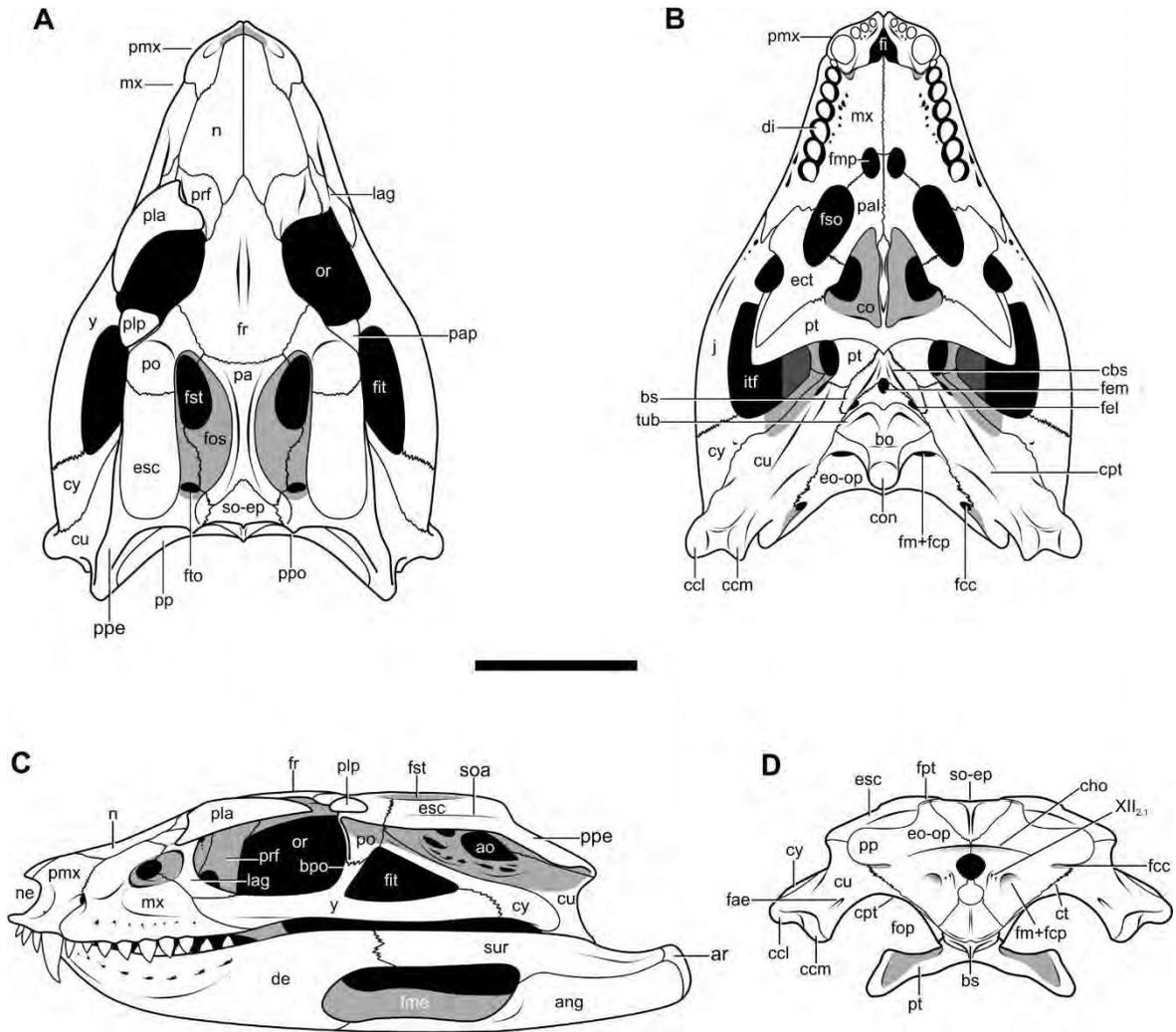
**Figura 3.23b.** Encéfalo, nervios craneanos y arteria carótida de *Notosuchus terrestris* (MACN-PV-RN-1037). **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral. Escala de la barra = 2.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



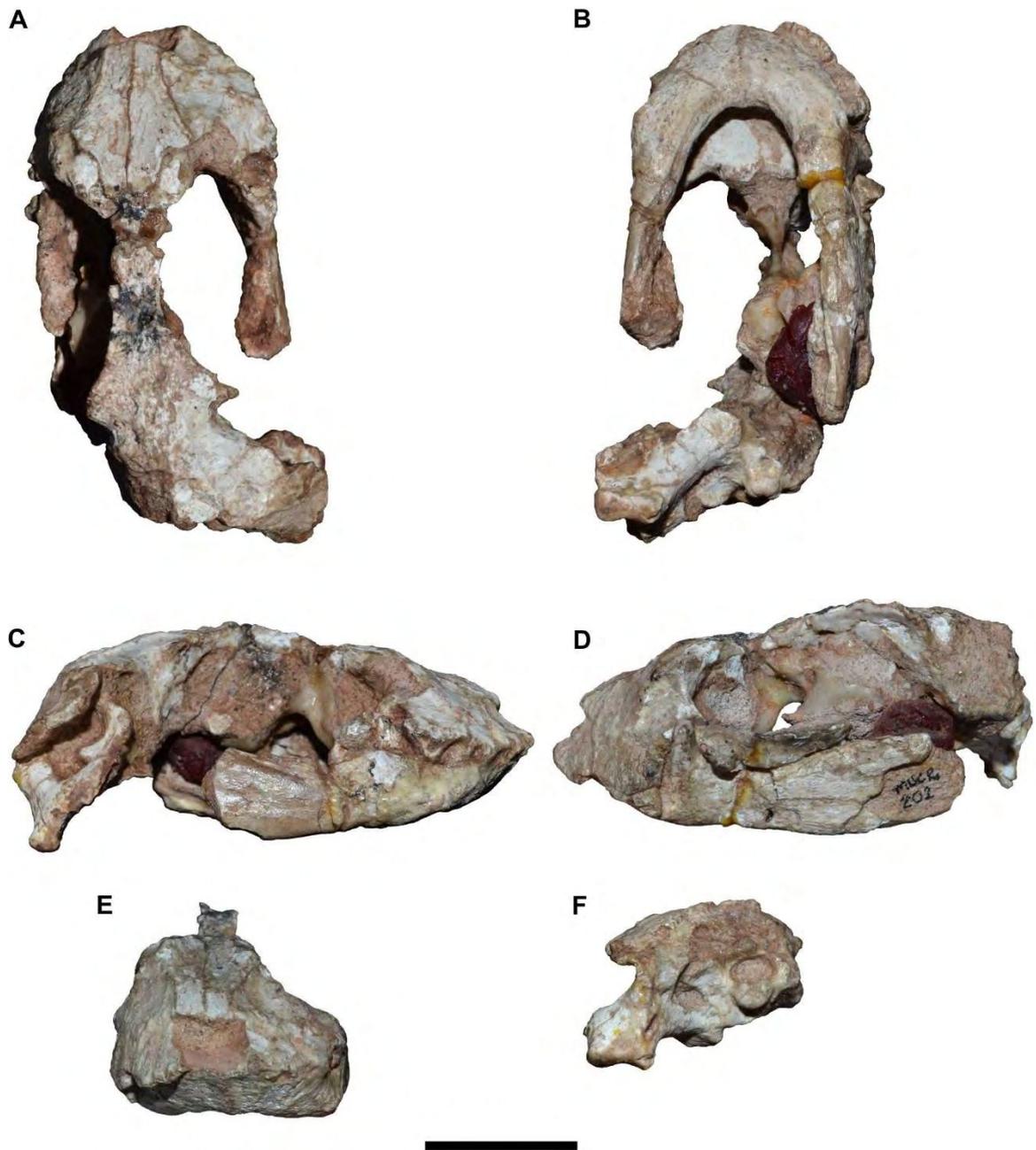
**Figura 3.24a.** Oído interno de *Notosuchus terrestris* (MACN-PV-RN-1037). **A**, vista lateral; **B**, vista dorsal; **C**, vista anterior; **D**, vista posterior. Escala de la barra = 1 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



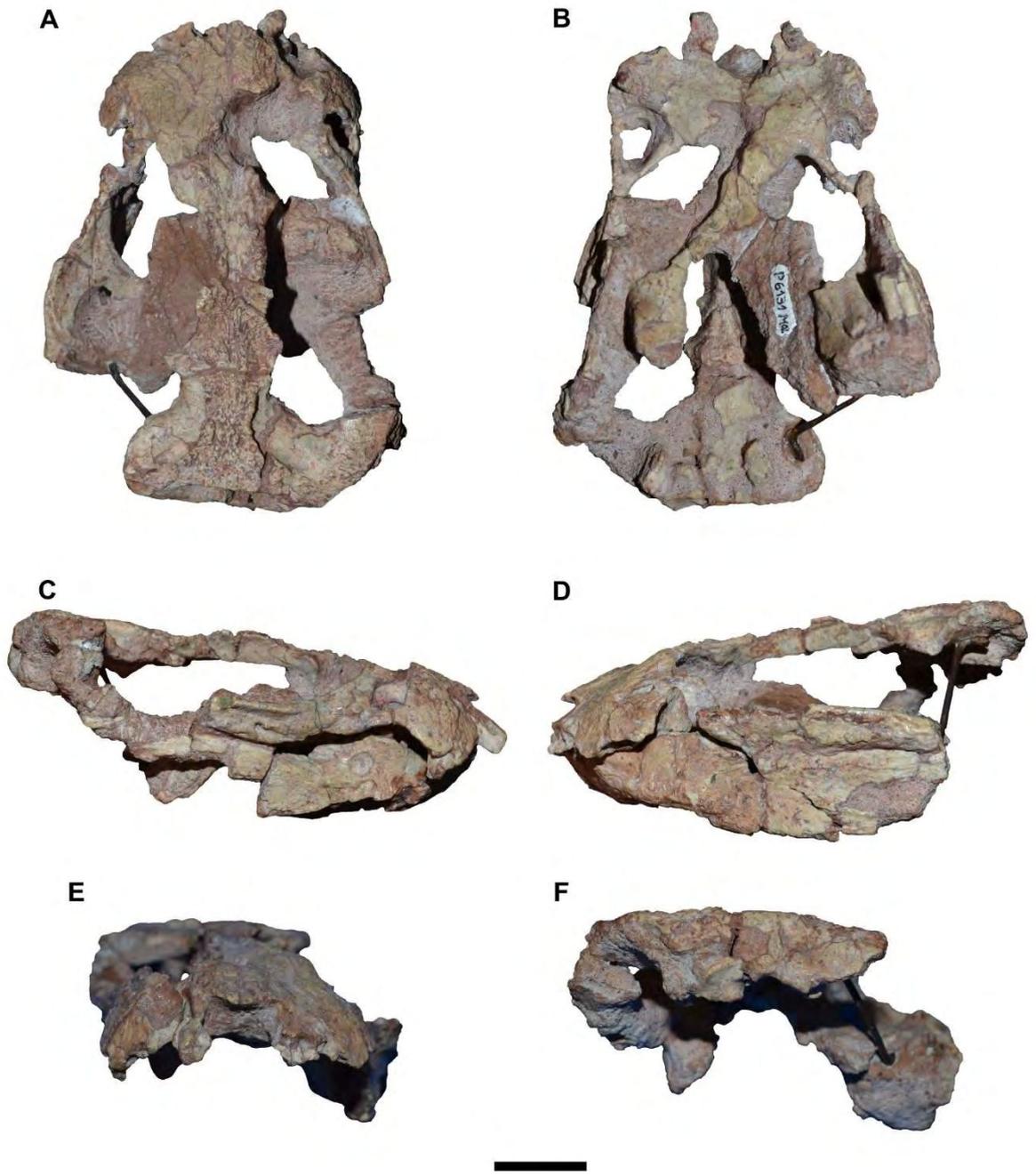
**Figura 3.24b.** Oído interno de *Notosuchus terrestris* (MPCA-PV-237). **A**, vista lateral; **B**, vista dorsal; **C**, vista anterior; **D**, vista posterior. Escala de la barra = 1 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



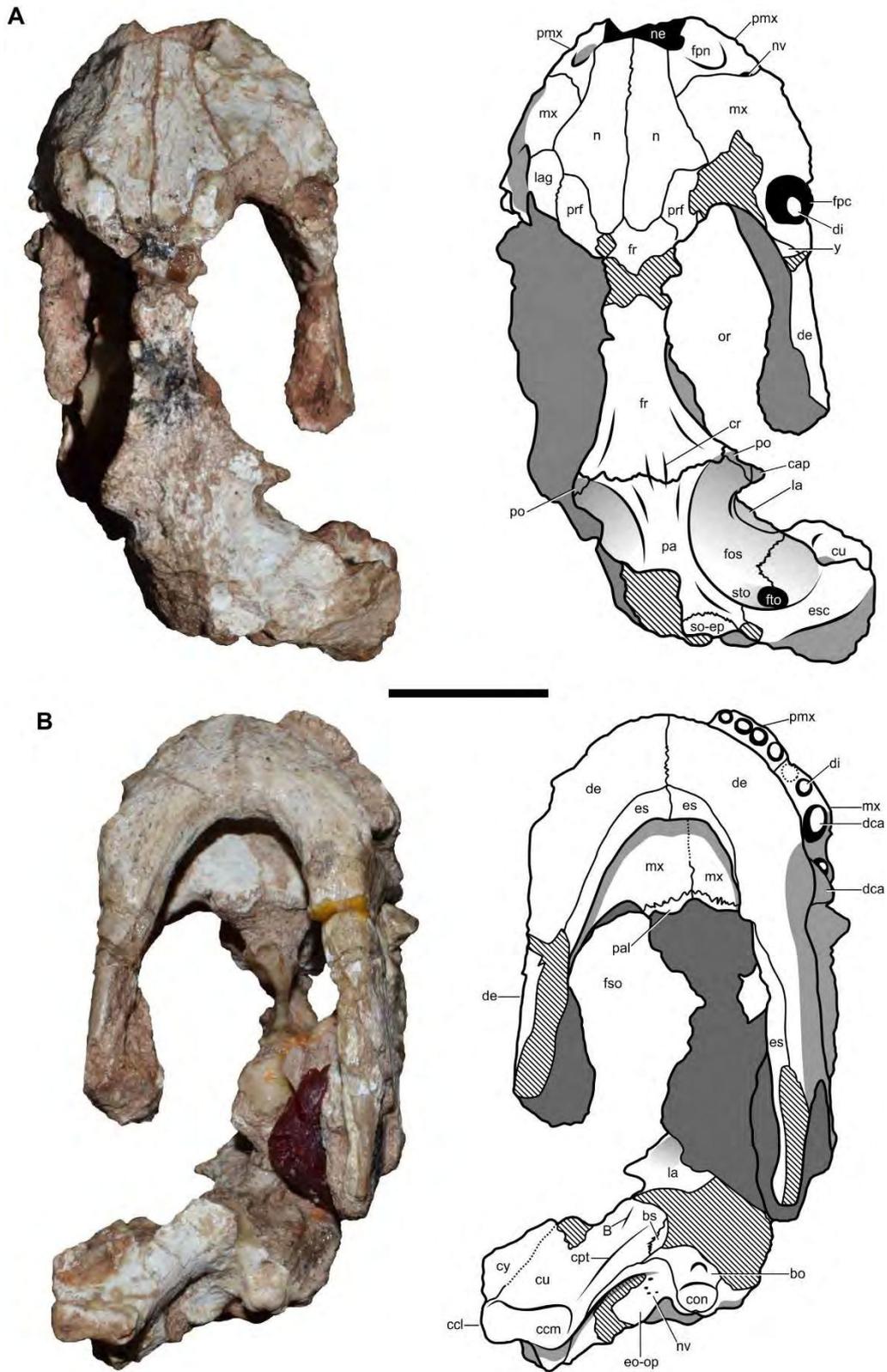
**Figura 3.25.** Nueva reconstrucción de la anatomía craneana de *Notosuchus terrestris*. **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral; **D**, vista posterior. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



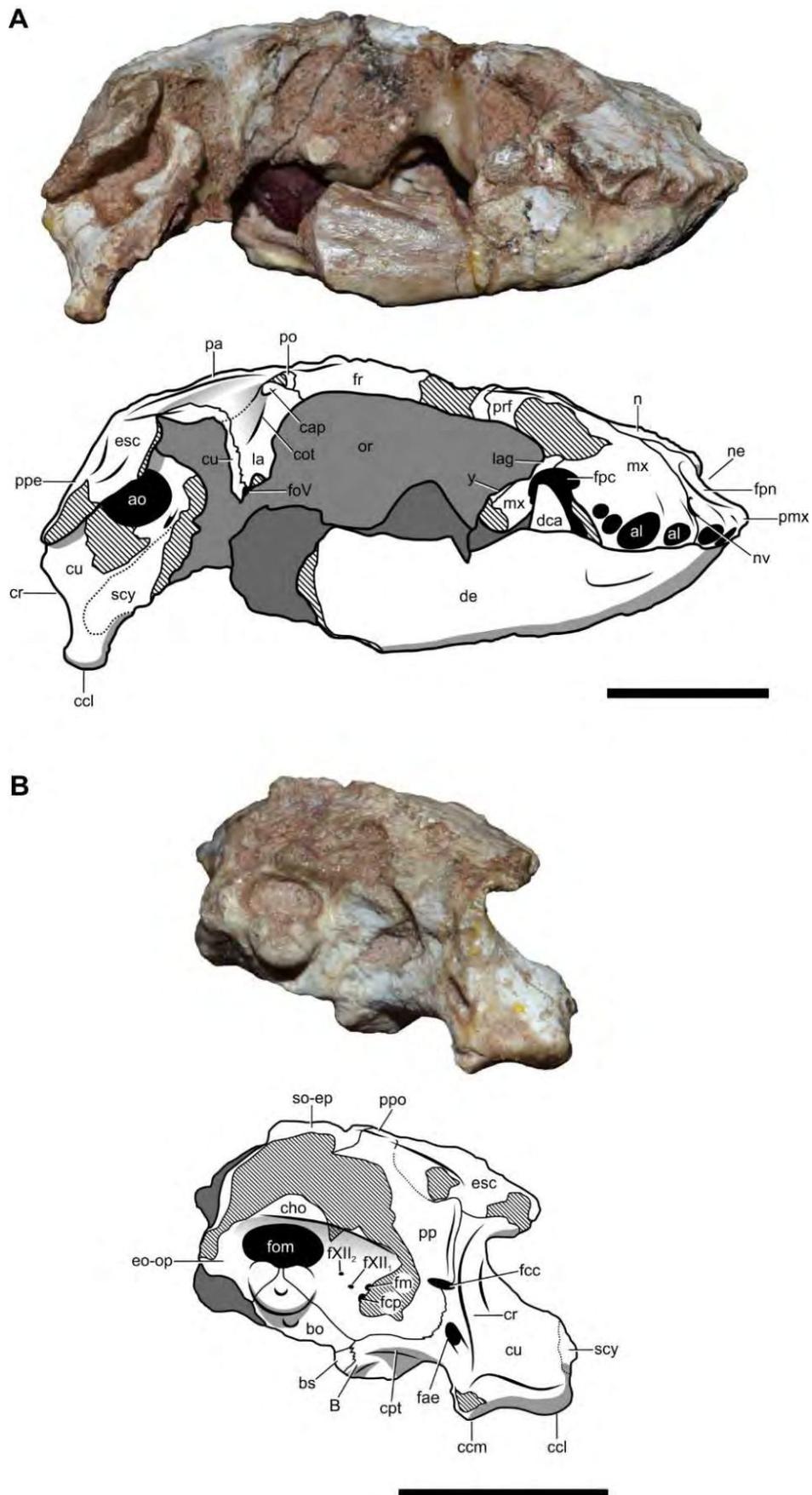
**Figura 3.26.** *Comahuesuchus brachybuccalis*, espécimen holotipo MUCPv-202. **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral derecha; **D**, vista lateral izquierda; **E**, vista anterior; **F**, vista posterior. Escala de la barra = 2 cm.



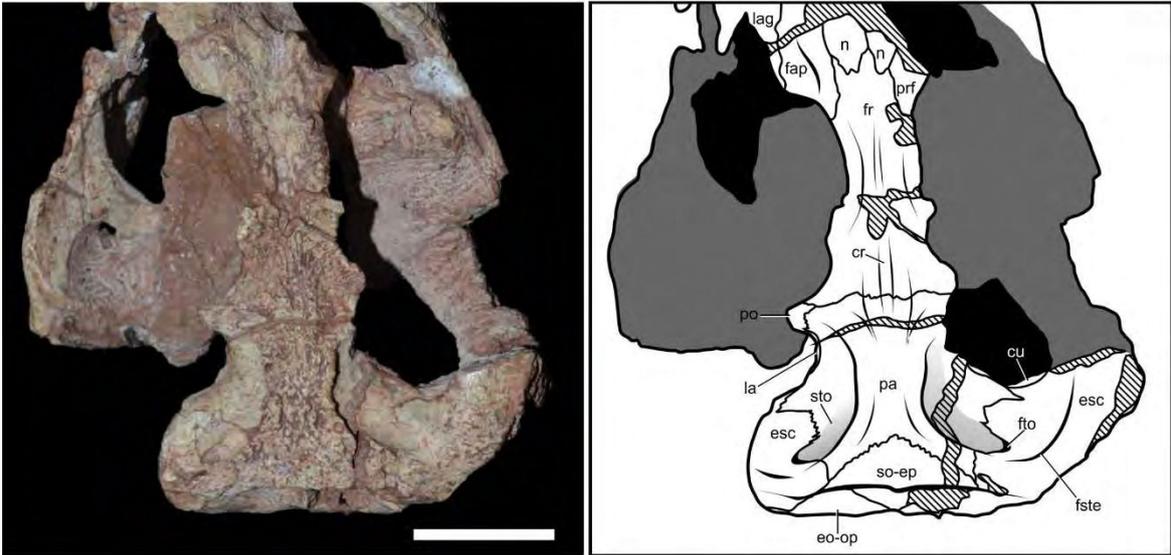
**Figura 3.27.** *Comahuesuchus brachybuccalis*, espécimen MOZ-Pv 6131. **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral derecha; **D**, vista lateral izquierda; **E**, vista anterior; **F**, vista posterior. Escala de la barra = 2 cm.



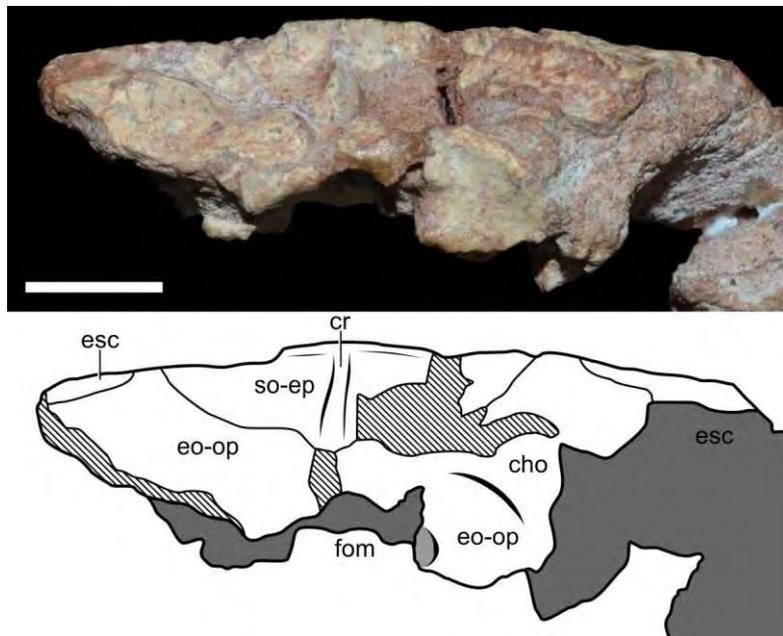
**Figura 3.28.** *Comahuesuchus brachybuccalis*, espécimen holotipo MUCPv-202. **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral. Escala de la barra = 2 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



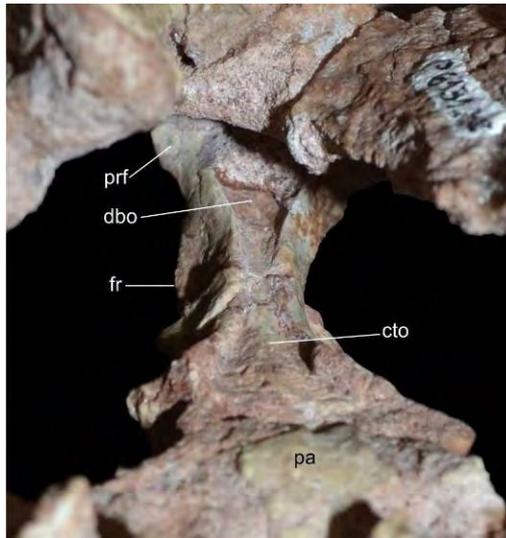
**Figura 3.29.** *Comahuesuchus brachybuccalis*, espécimen holotipo MUCPv-202. **A**, vista lateral derecha; **B**, vista posterior. Escala de la barra = 2 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



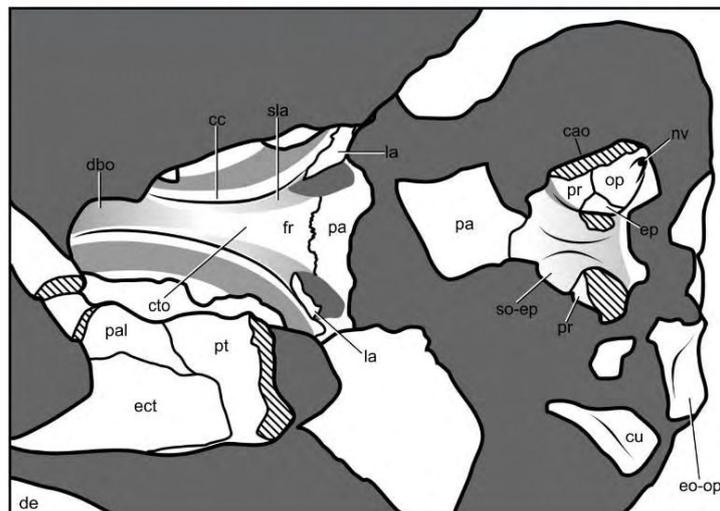
**Figura 3.30.** Tabla craneana de *Comahuesuchus brachybuccalis*, espécimen MOZ-Pv 6131. Escala de la barra = 2 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



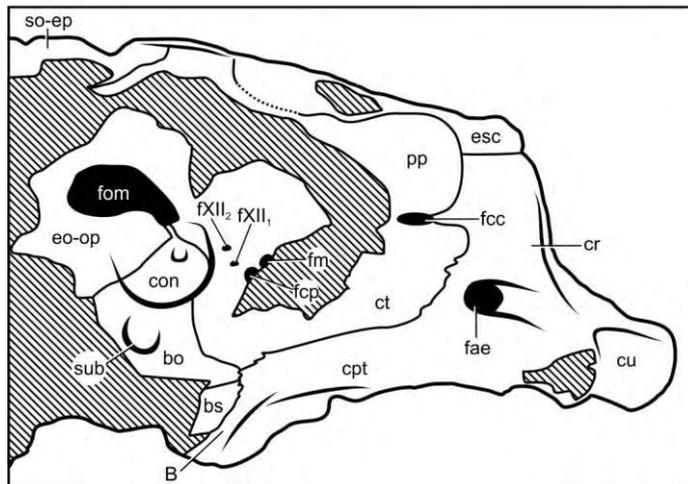
**Figura 3.31.** Tabla occipital de *Comahuesuchus brachybuccalis*, espécimen MOZ-Pv 6131. Escala de la barra = 1 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



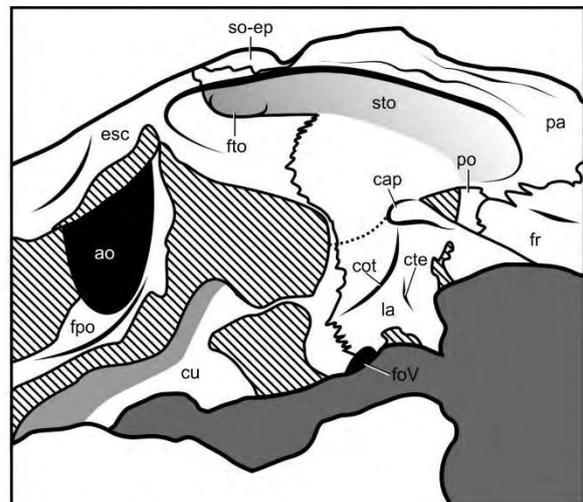
**Figura 3.32.** Frontal de *Comahuesuchus brachybuccalis*, vista póstero-ventral, espécimen MOZ-Pv 6131. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



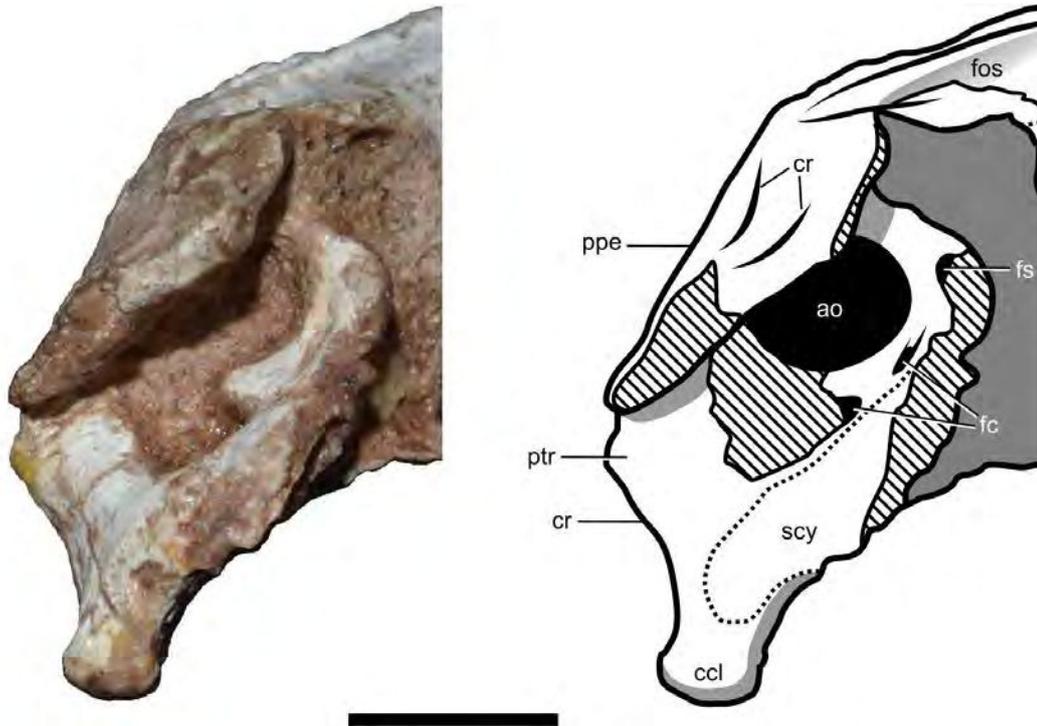
**Figura 3.33.** Vista ventral del techo de la cavidad endocraneana de *Comahuesuchus brachybuccalis*, espécimen MOZ-Pv 6131. Escala de la barra = 2 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



**Figura 3.34.** Tabla occipital de *Comahuesuchus brachybuccalis*, espécimen holotipo MUCPv-202 en vista póstero-lateral. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



**Figura 3.35.** Pared lateral derecha del neurocráneo de *Comahuesuchus brachybuccalis*, en vista ántero-lateral, espécimen holotipo MUCPv-202. Escala de la barra = 1 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



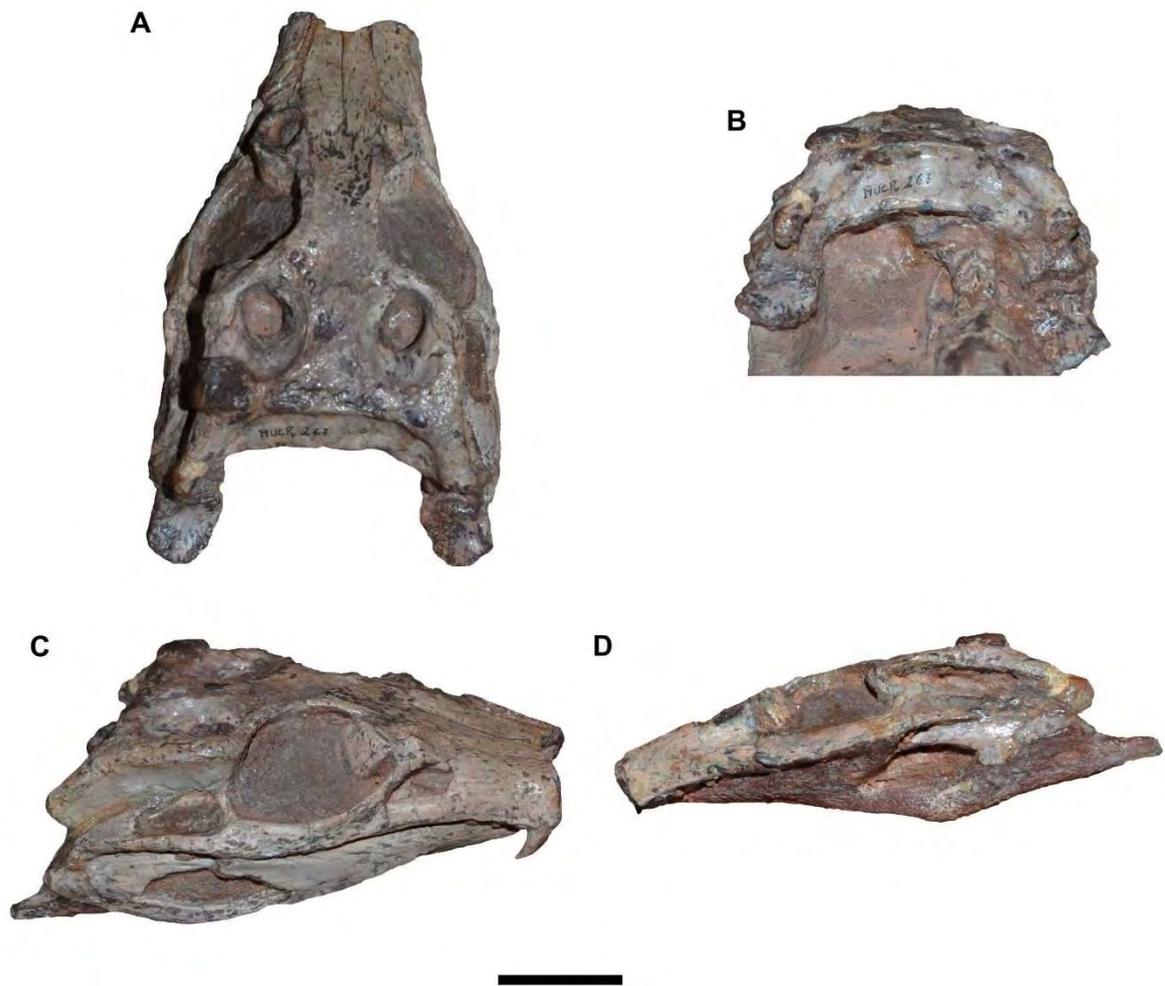
**Figura 3.36.** Región ótica derecha de *Comahuesuchus brachybuccalis* (MUCPv-202). Escala de la barra = 1 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



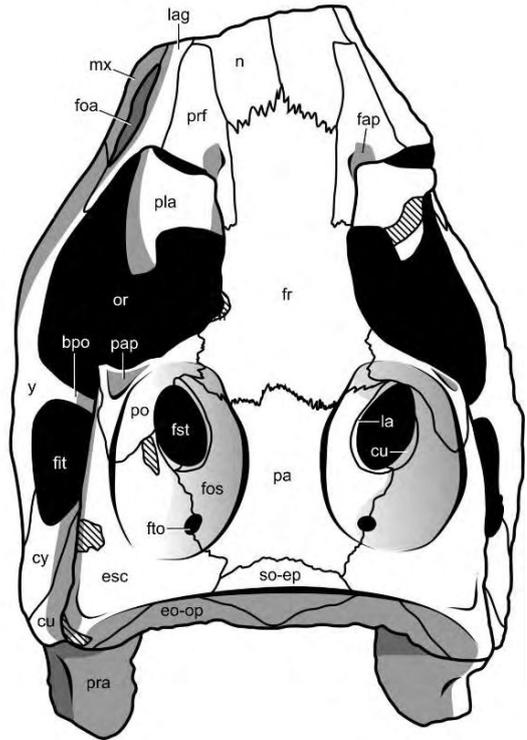
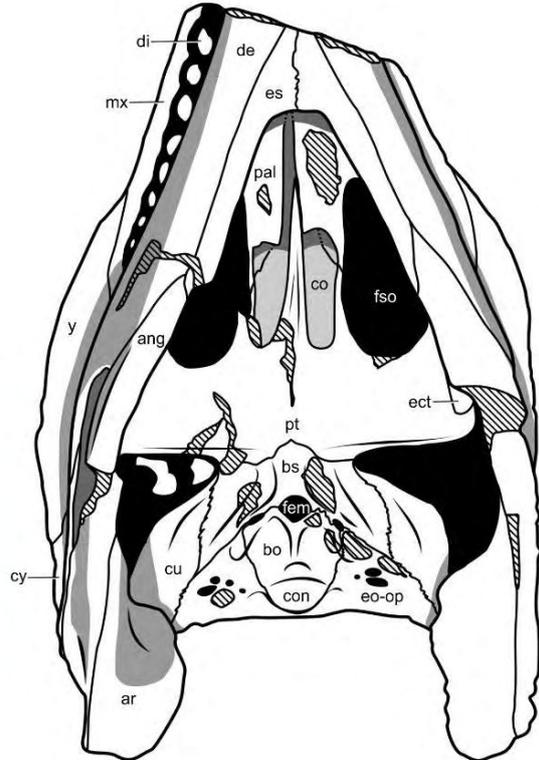
**Figura 3.37.** Cráneo de *Araripesuchus patagonicus*, espécimen holotipo MUCPv-269. **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral derecha; **D**, vista lateral izquierda; **E**, vista anterior; **F**, vista posterior. Escala de la barra = 2 cm.



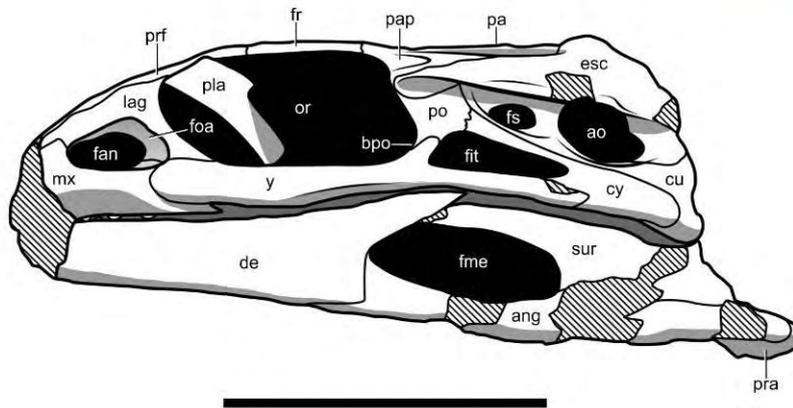
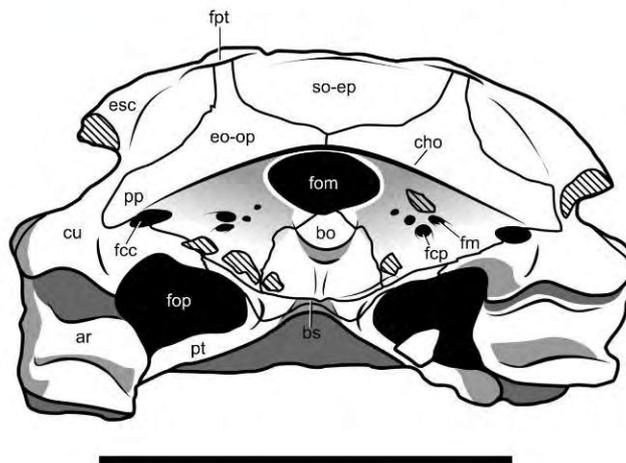
**Figura 3.38.** *Araripesuchus patagonicus*, bloque conteniendo los especímenes MUCPv-267 – 270, en vista dorsal. Escala de la barra = 5 cm.



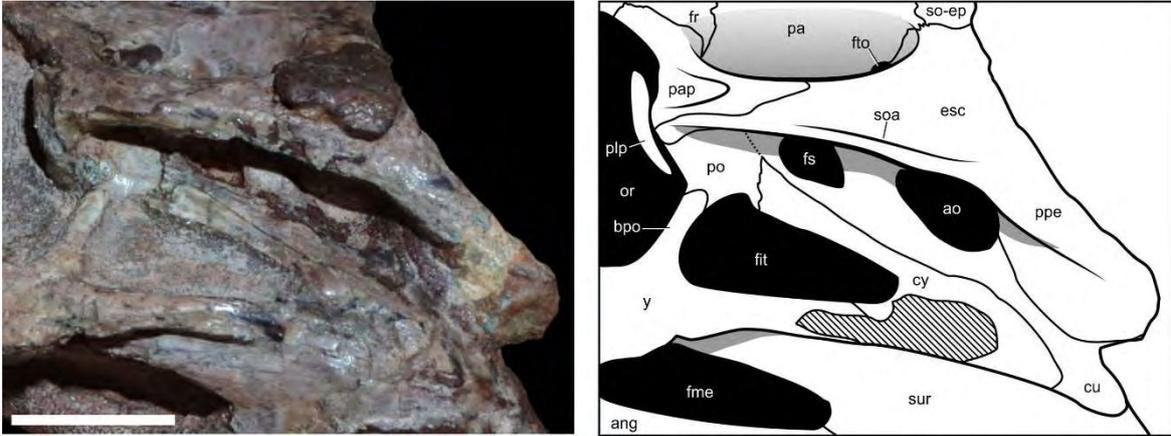
**Figura 3.39.** Cráneo de *Araripesuchus patagonicus*, espécimen MUCPv-267. **A**, vista dorsal; **B**, vista posterior; **C**, vista lateral derecha; **D**, vista lateral izquierda. Escala de la barra = 2 cm.

**A****B**

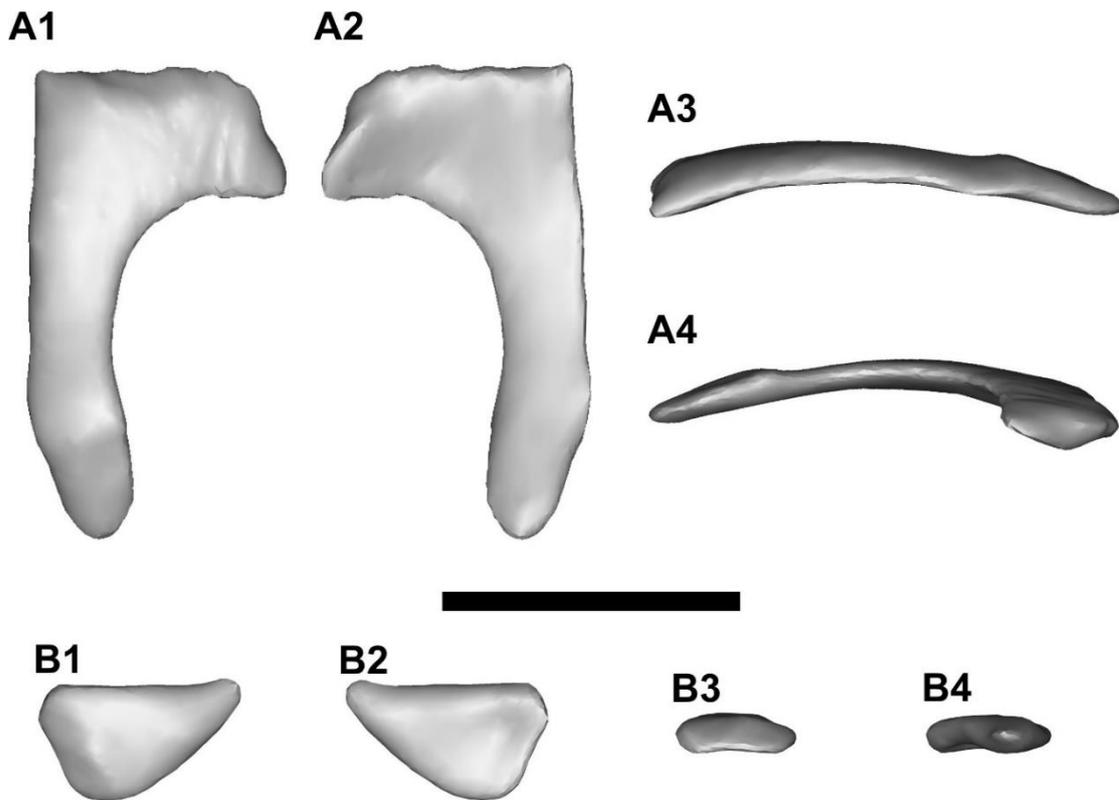
**Figura 3.40.** Cráneo de *Araripesuchus patagonicus*, espécimen holotipo MUCPv-269. **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral. Escala de la barra = 2.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.

**A****B**

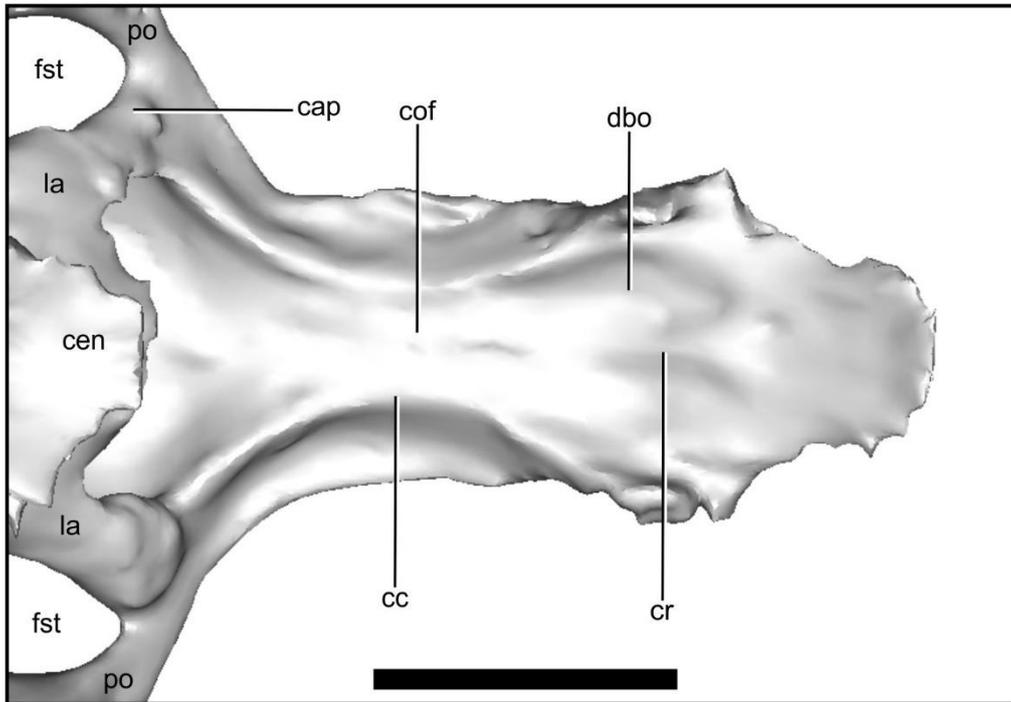
**Figura 3.41.** Cráneo de *Araripesuchus patagonicus*, espécimen holotipo MUCPv-269. **A**, vista lateral izquierda; **B**, vista posterior. Escala de la barra = 2.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



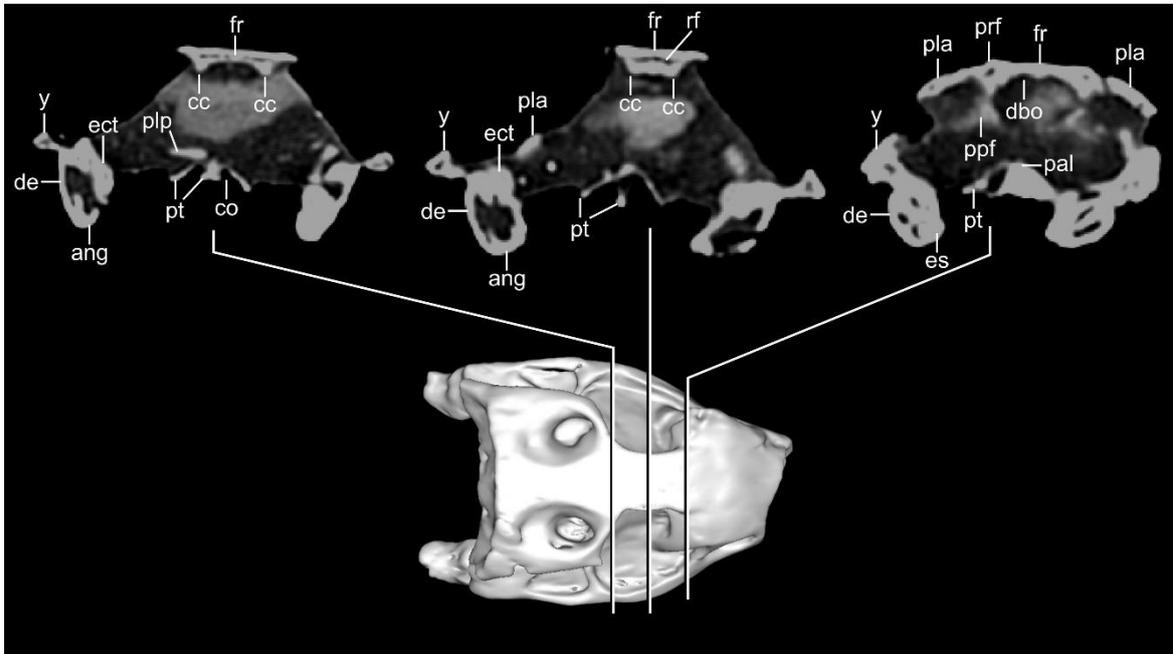
**Figura 3.42.** Región temporal y ótica de *Araripesuchus patagonicus*, espécimen MUCPv-267, en vista lateral. Escala de la barra = 1 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



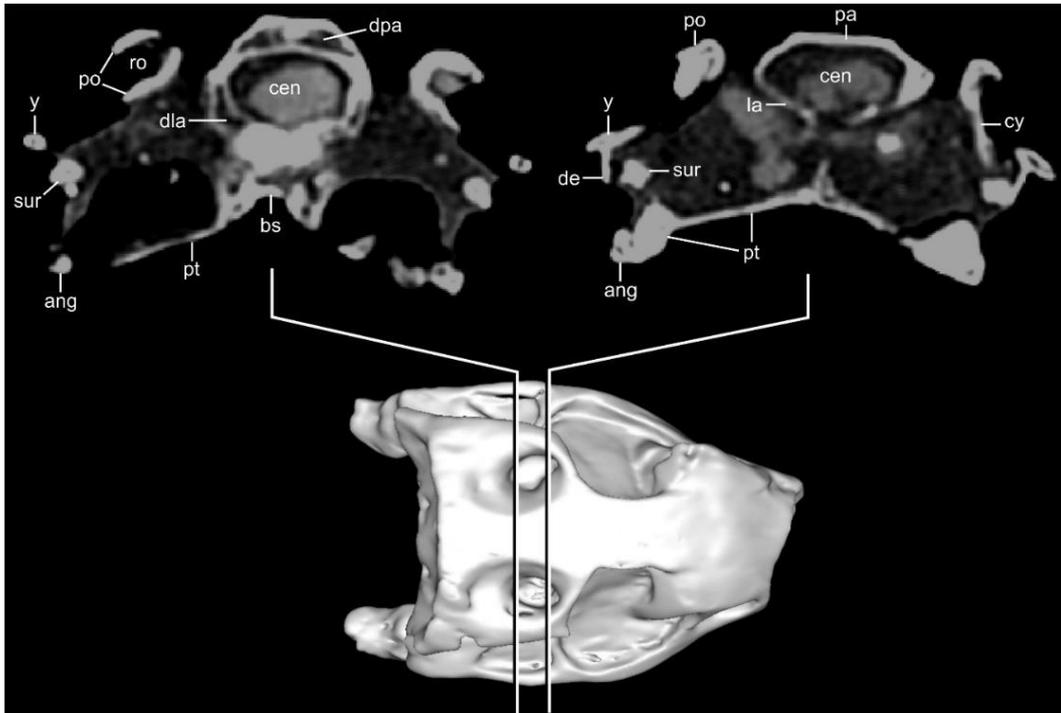
**Figura 3.43.** Huesos palpebrales izquierdos de *Araripesuchus patagonicus*, espécimen holotipo MUCPv-269. **A**, palpebral anterior izquierdo; **B**, palpebral posterior izquierdo. **1**, vista dorsal; **2**, vista ventral; **3**, vista lateral; **4**, vista medial. Escala de la barra = 1 cm.



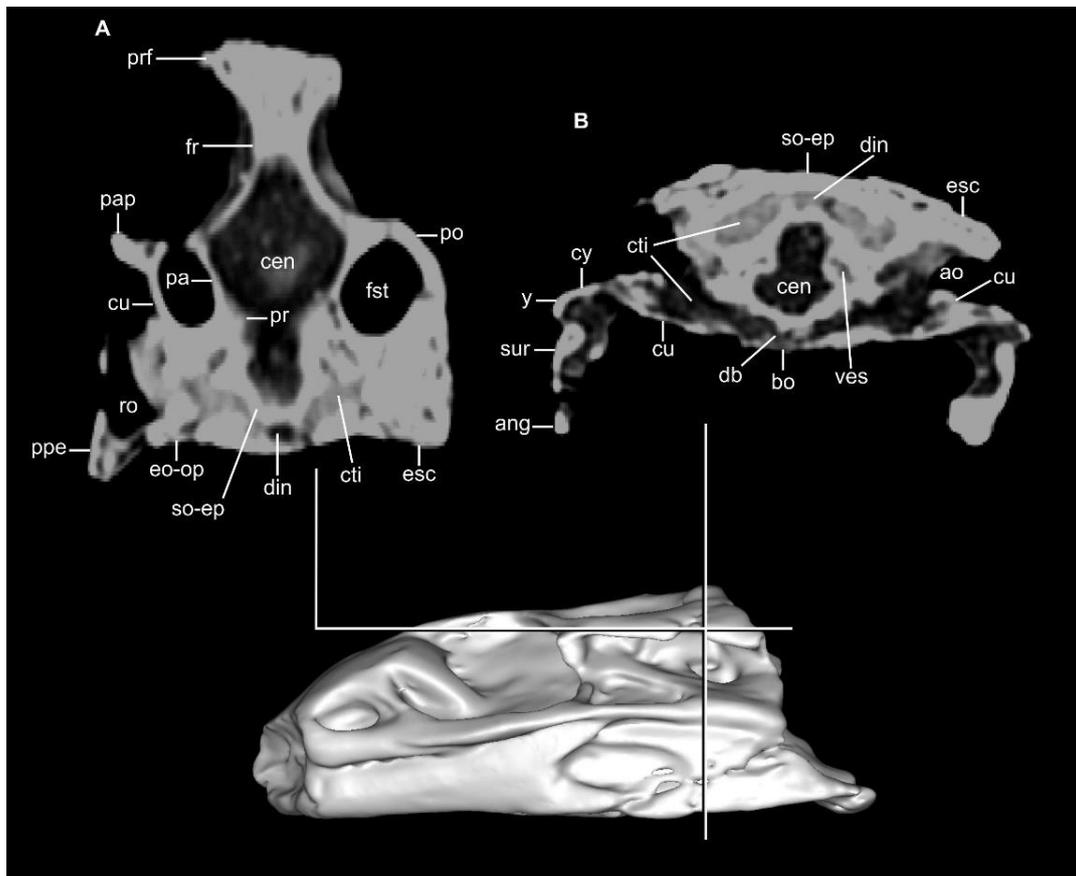
**Figura 3.44.** Frontal de *Araripesuchus patagonicus*, espécimen holotipo MUCPv-269, en vista ventral. Escala de la barra = 1 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



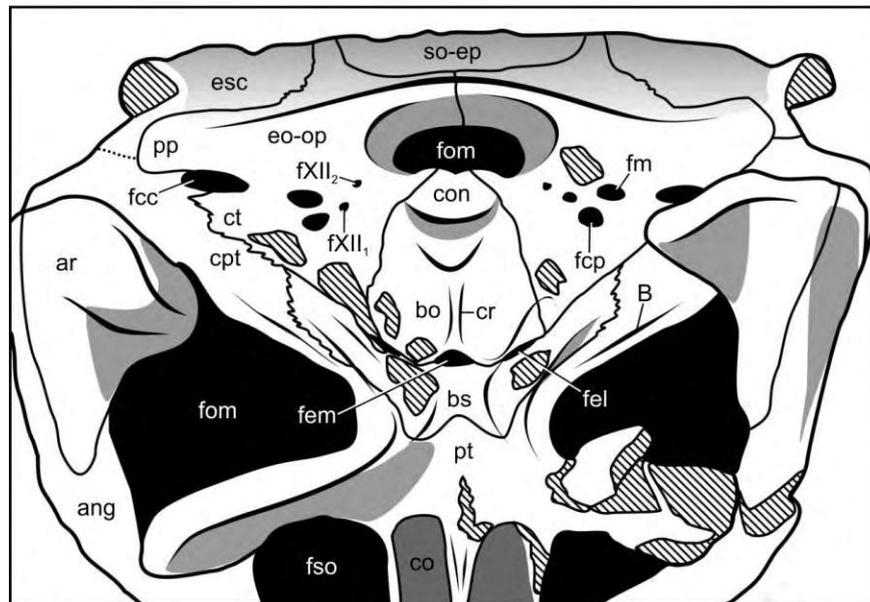
**Figura 3.45.** Frontal de *Araripesuchus patagonicus*, espécimen holotipo MUCPv-269, en diferentes secciones transversales. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



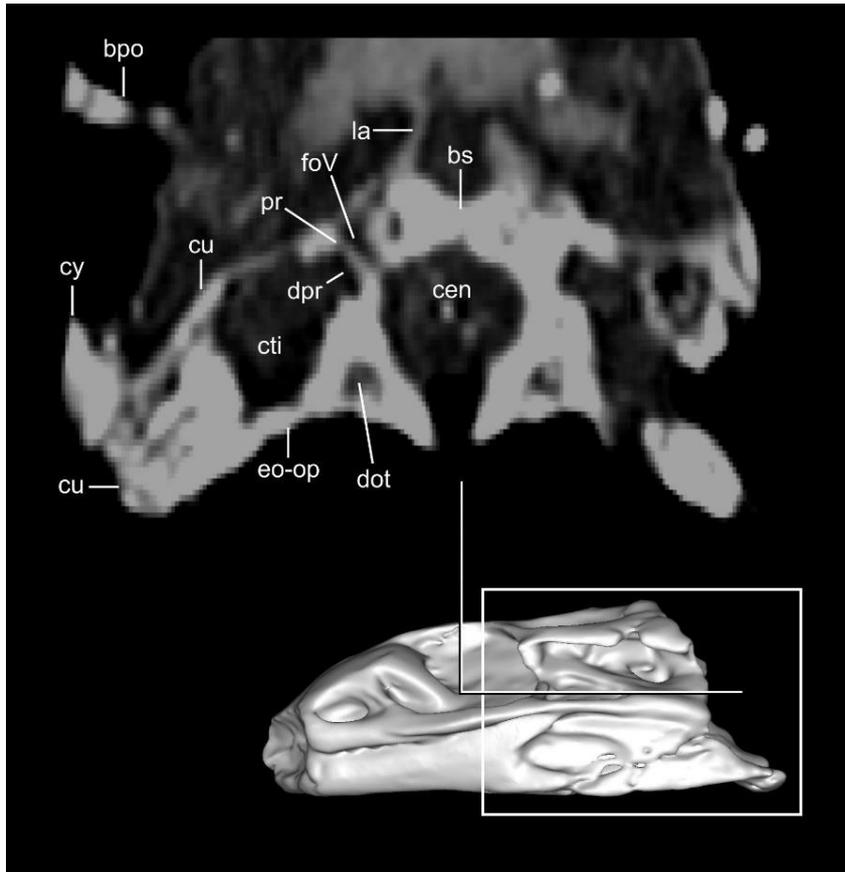
**Figura 3.46.** Parietal de *Araripesuchus patagonicus*, espécimen holotipo MUCPv-269, en diferentes secciones transversales. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



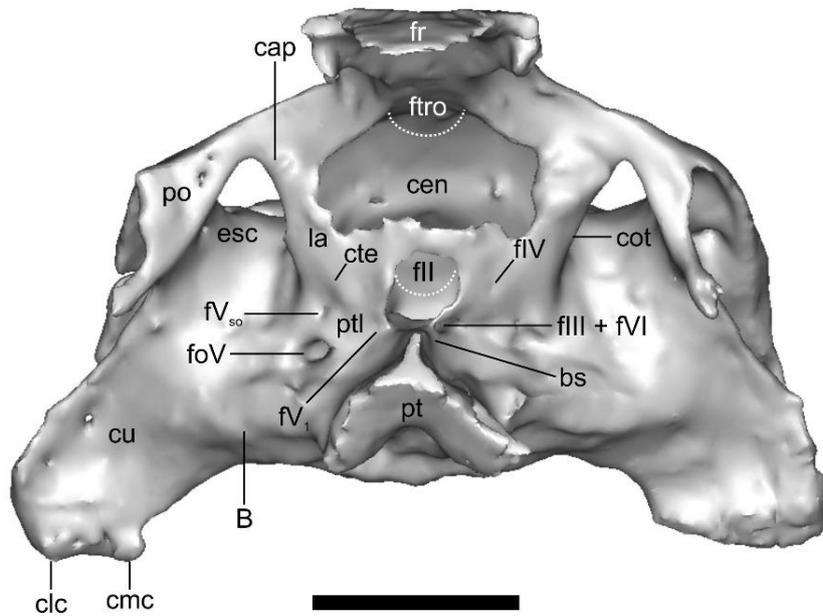
**Figura 3.47.** Complejo supraoccipital-epitóticos de *Araripesuchus patagonicus*, espécimen holotipo MUCPv-269, en sección horizontal (A) y transversal (B). Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



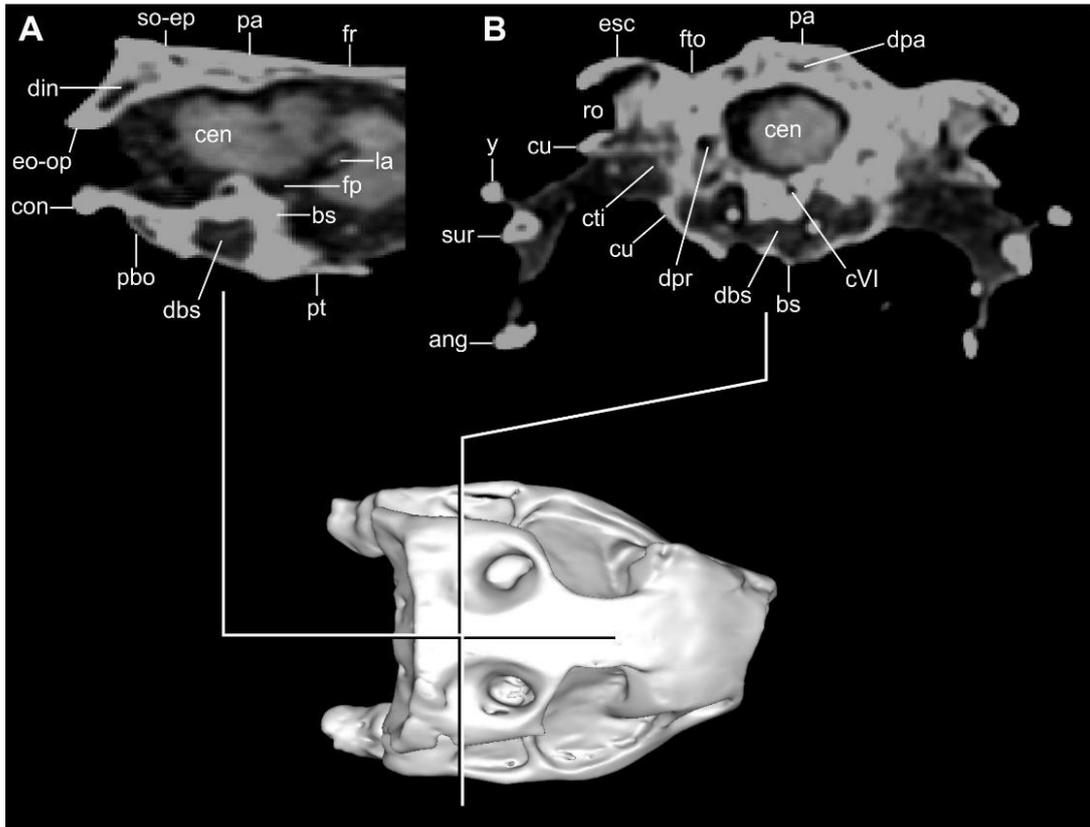
**Figura 3.48.** Basicráneo de *Araripesuchus patagonicus*, espécimen holotipo MUCPv-269, en vista pósteroven-tral. Escala de la barra = 2 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



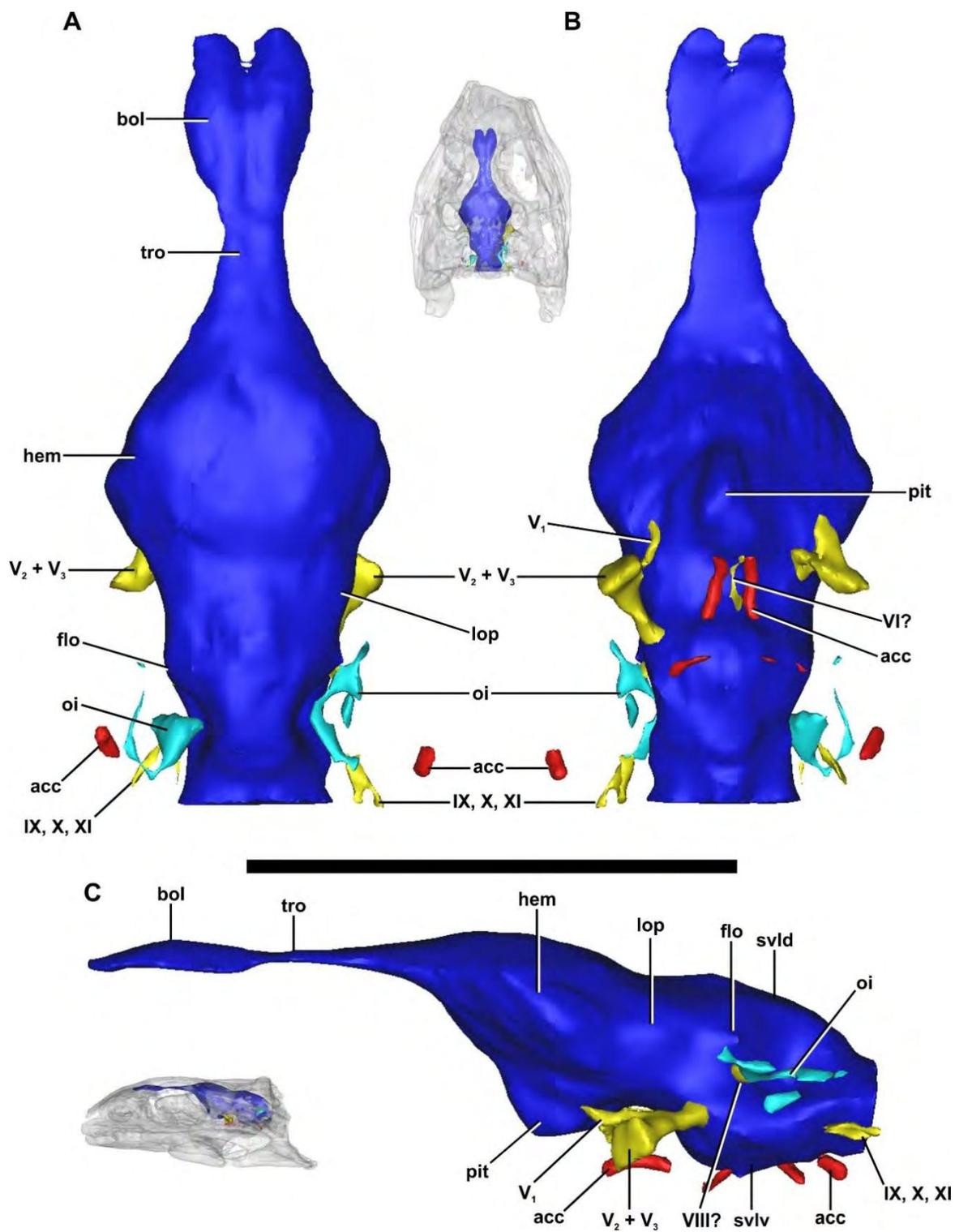
**Figura 3.49.** Neurocráneo de *Araripesuchus patagonicus*, espécimen holotipo MUCPv-269, en sección horizontal. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



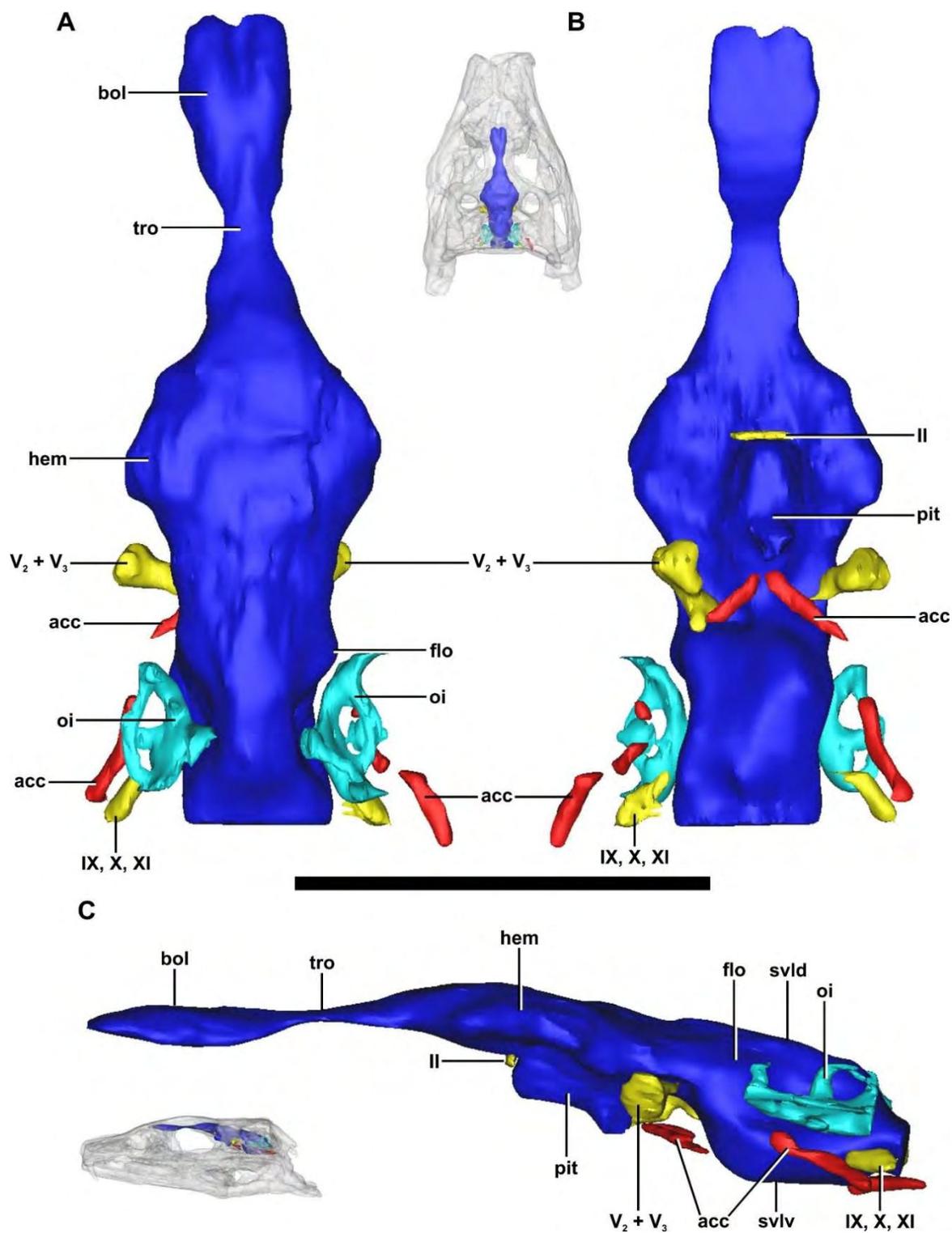
**Figura 3.50.** Neurocráneo de *Araripesuchus patagonicus*, espécimen holotipo MUCPv-269, en vista anterior. Escala de la barra = 1 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



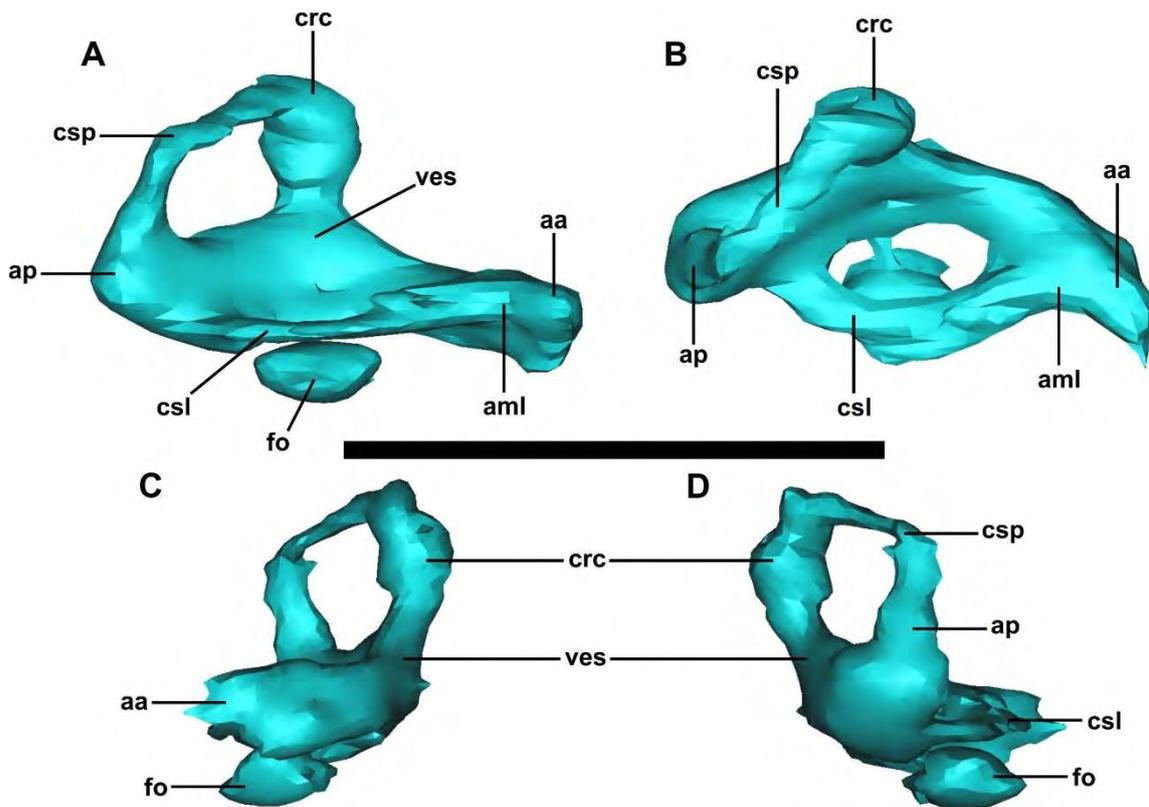
**Figura 3.51.** Neurocráneo de *Araripesuchus patagonicus*, espécimen holotipo MUCPv-269, en sección sagital (A) y sección transversal (B). Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



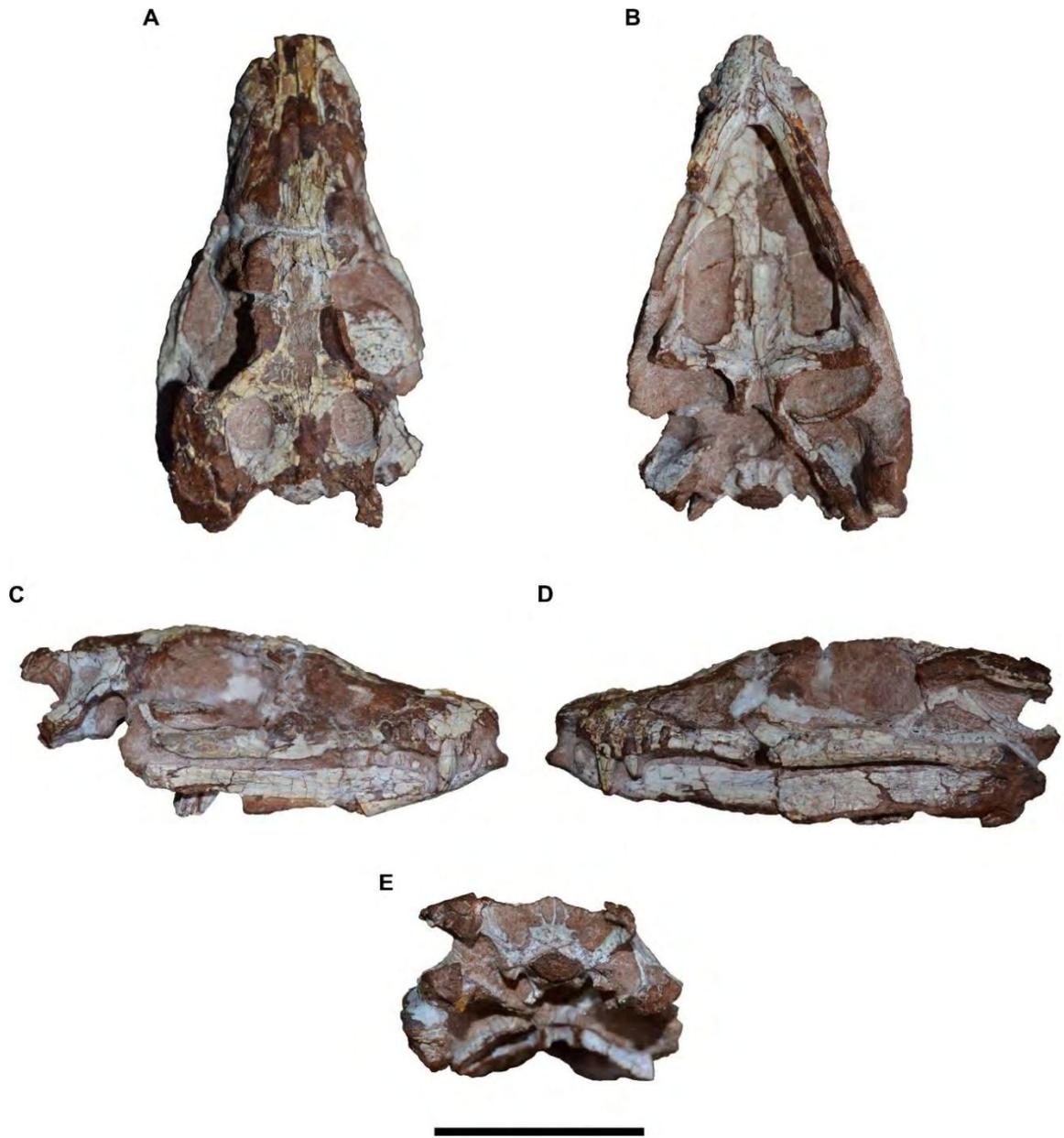
**Figura 3.52.** Encéfalo, nervios craneanos y arteria carótida de *Araripesuchus patagonicus* (MUCPv-269). **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral. Escala de la barra = 2.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



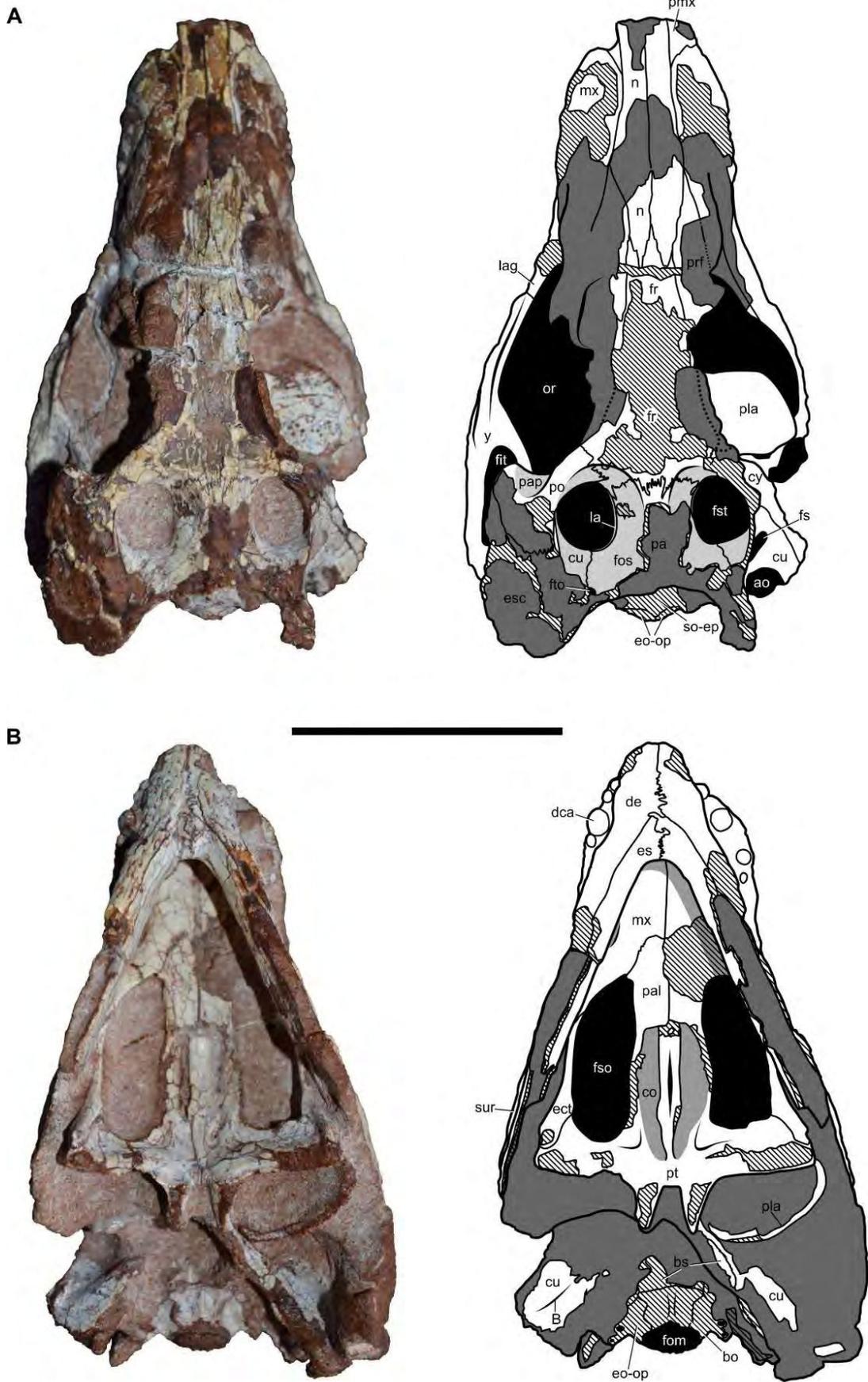
**Figura 3.53.** Encéfalo, nervios craneanos y arteria carótida de *Araripesuchus patagonicus* (MUCPv-267). **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral. Escala de la barra = 2.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



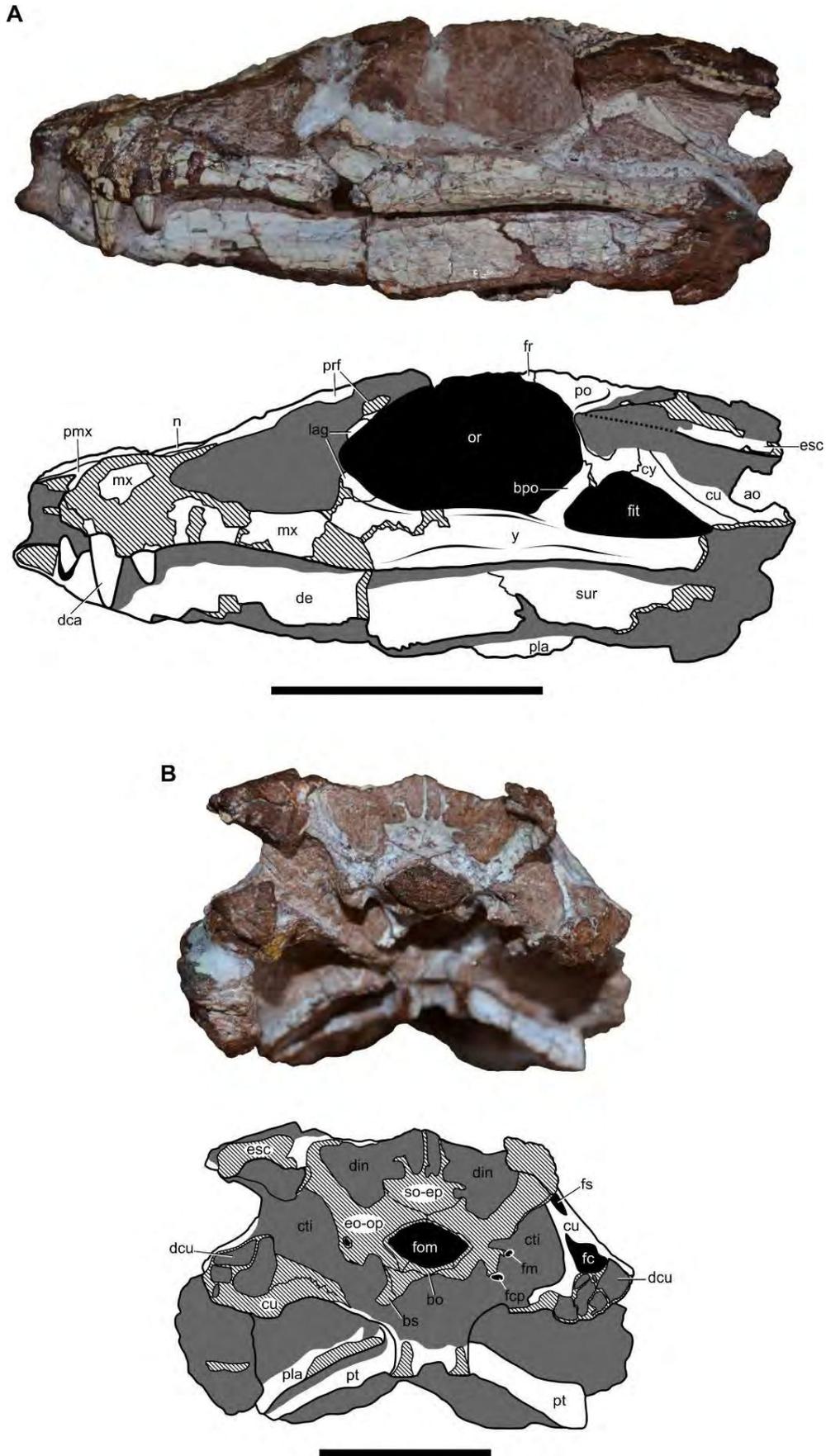
**Figura 3.54.** Oído interno de *Araripesuchus patagonicus* (MUCPv-267). **A**, vista lateral; **B**, vista dorsal; **C**, vista anterior; **D**, vista posterior. Escala de la barra = 1 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



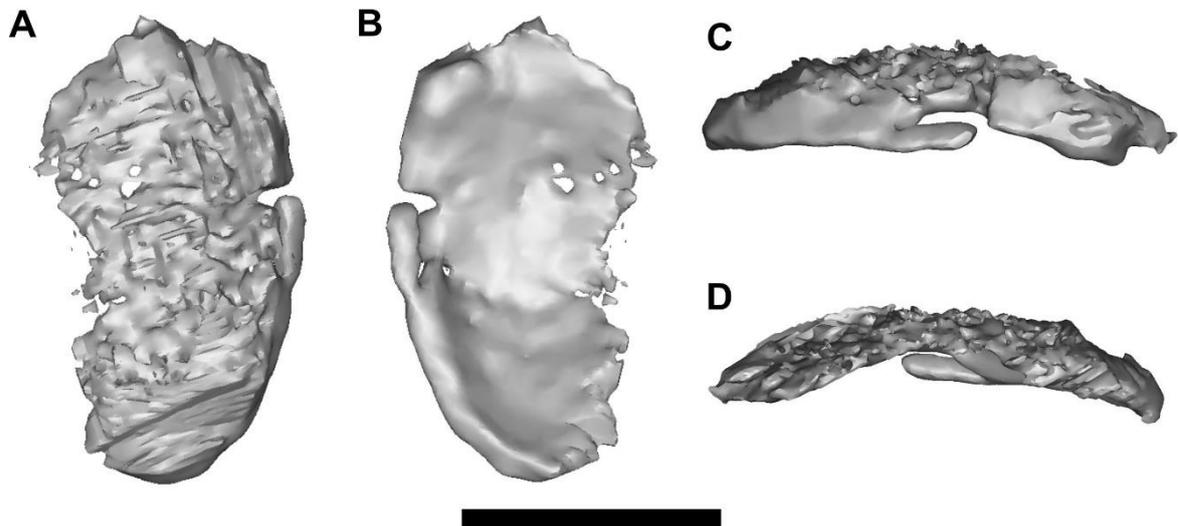
**Figura 3.55.** Cráneo de *Araripesuchus buitreiraensis*, espécimen holotipo MPCA-PV-235. **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral derecha; **D**, vista lateral izquierda; **E**, vista posterior. Escala de la barra = 5 cm.



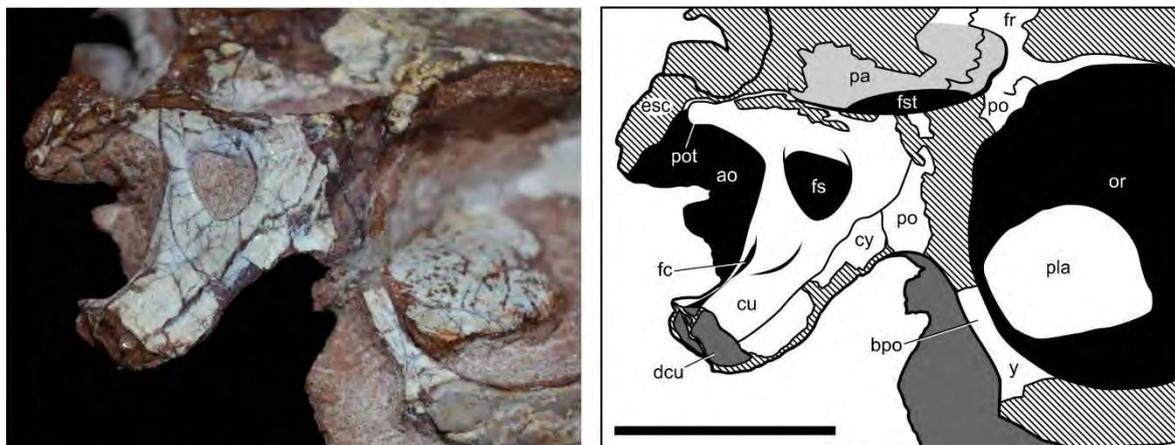
**Figura 3.56.** Cráneo de *Araripesuchus buitreiraensis*, espécimen holotipo MPCA-PV-235. **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1



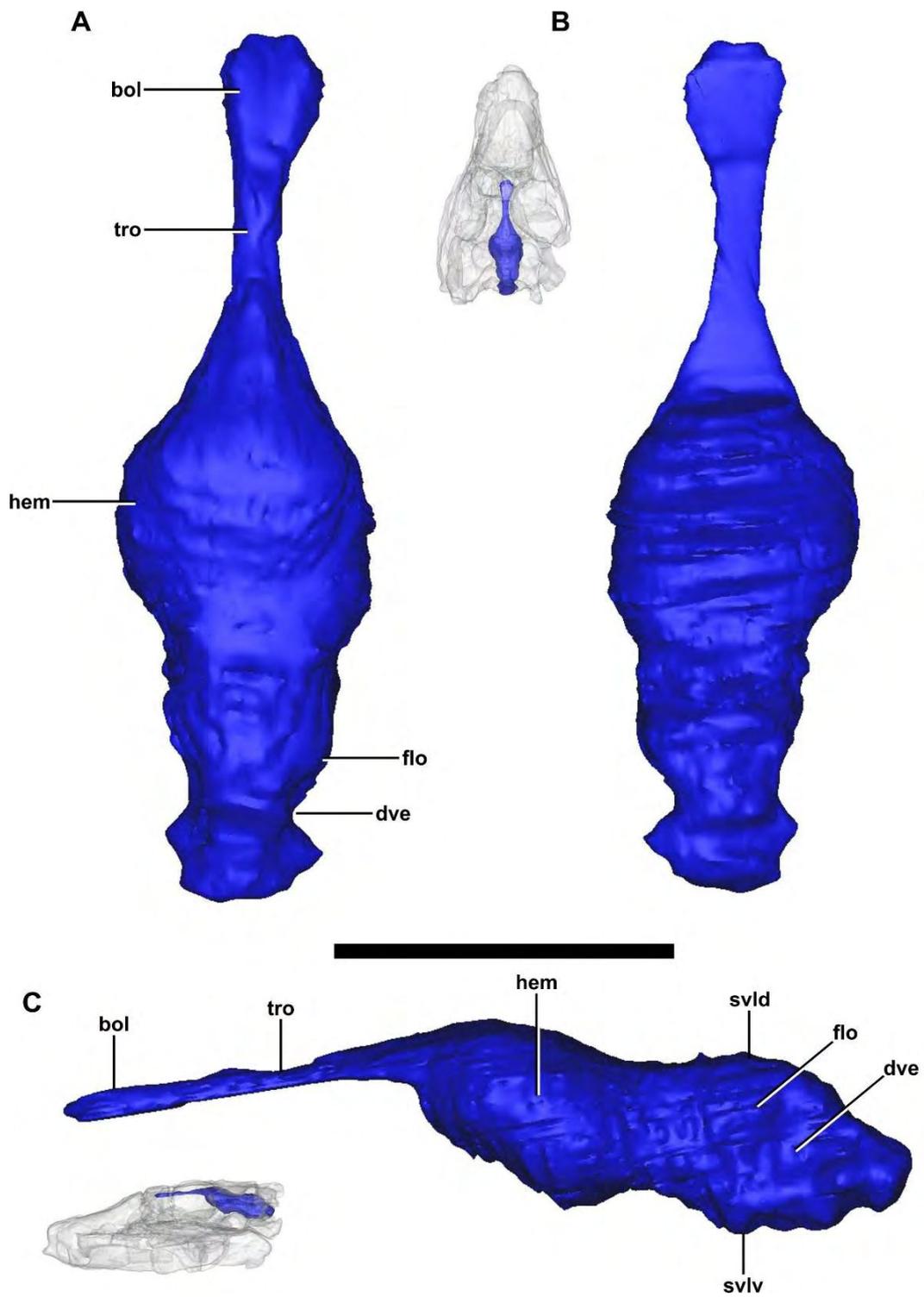
**Figura 3.57.** Cráneo de *Araripesuchus buiterraensis*, espécimen holotipo MPCA-PV-235. **A**, vista lateral; **B**, vista posterior. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



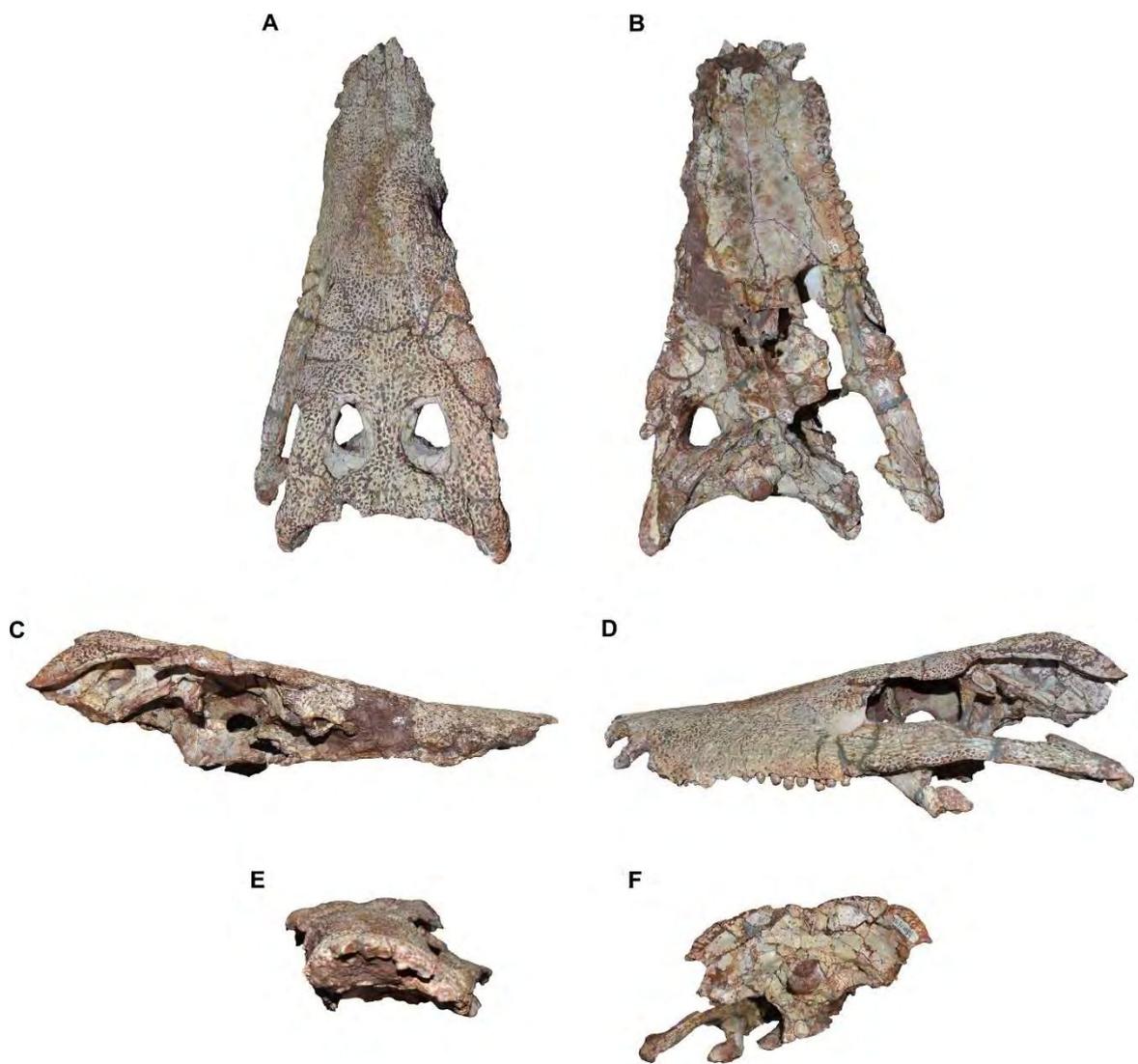
**Figura 3.58.** Palpebral anterior izquierdo de *Araripesuchus buitreaensis*, espécimen holotipo MPCA-PV-235. **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral; **D**, vista medial. Escala de la barra = 2.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



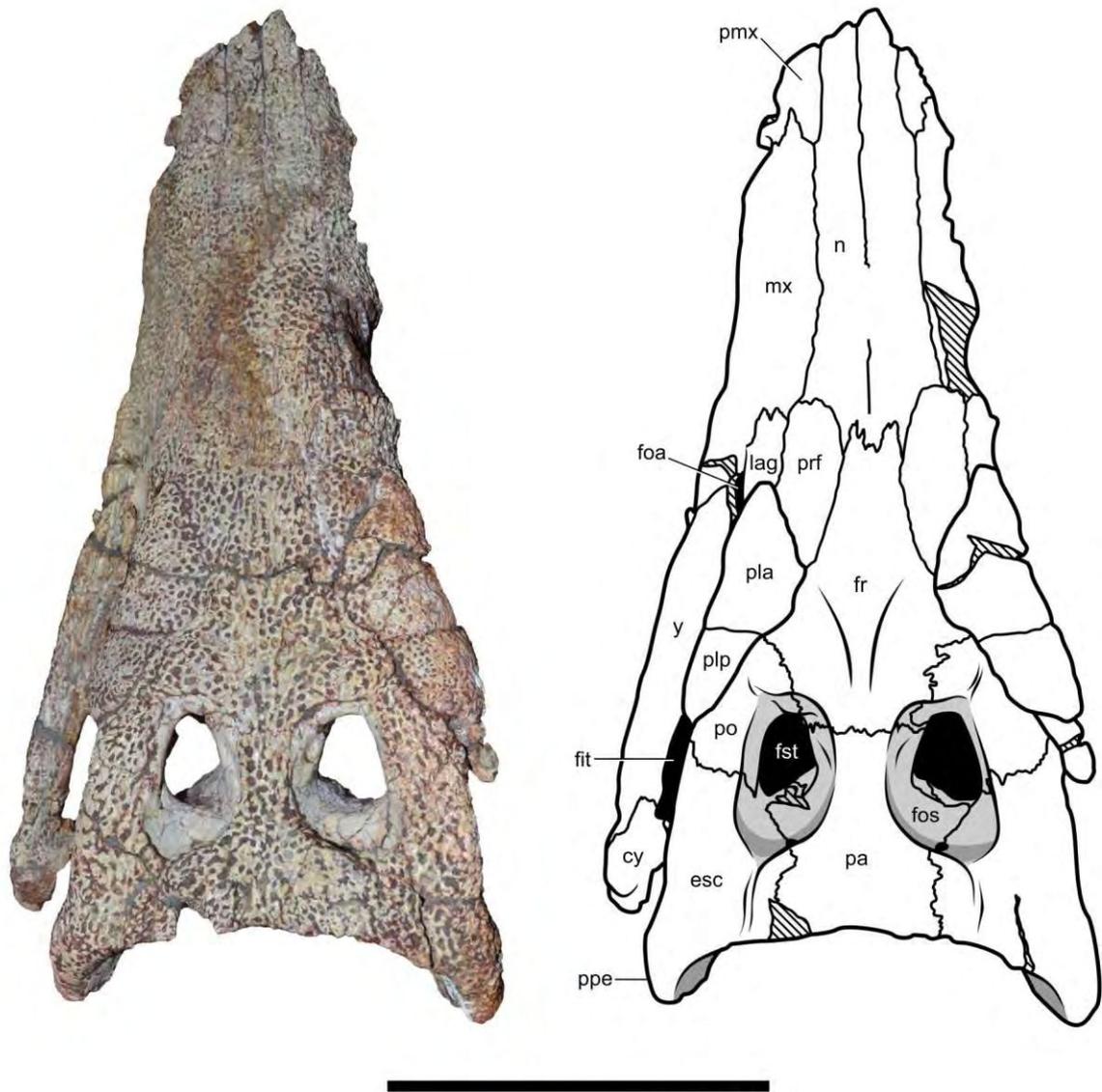
**Figura 3.59.** Región ótica y temporal de *Araripesuchus buitreaensis*, espécimen holotipo MPCA-PV-235. Escala de la barra = 2 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



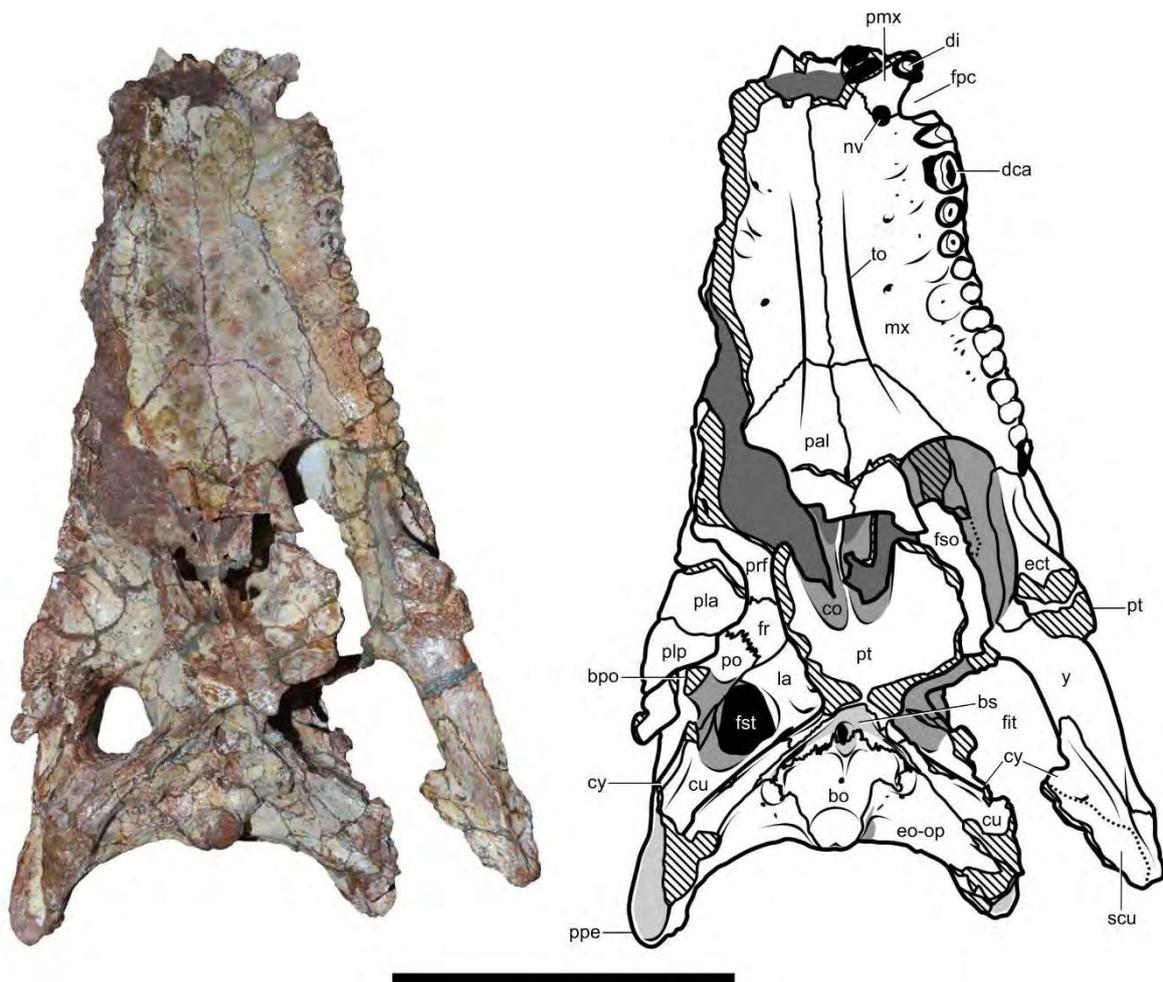
**Figura 3.60.** Encéfalo de *Araripesuchus buitrraensis*, espécimen holotipo MPCA-PV-235. **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral. Escala de la barra = 2.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



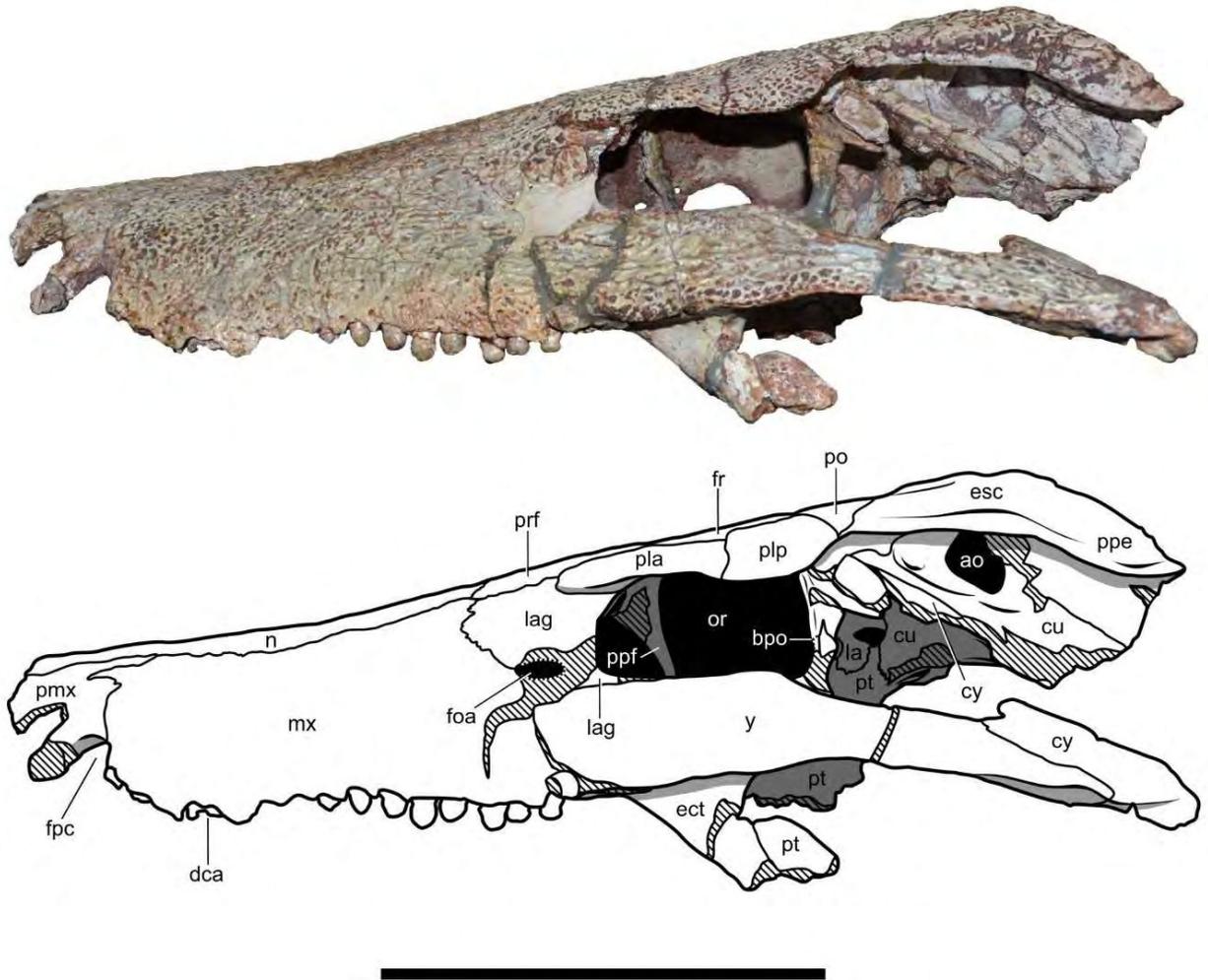
**Figura 3.61.** Neurocráneo de *Lomasuchus palpebrosus*, espécimen holotipo MOZ-Pv 4084. **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral, **C**, vista lateral derecha; **D**, vista lateral izquierda; **E**, vista anterior; **F**, vista posterior. Escala de la barra = 10 cm.



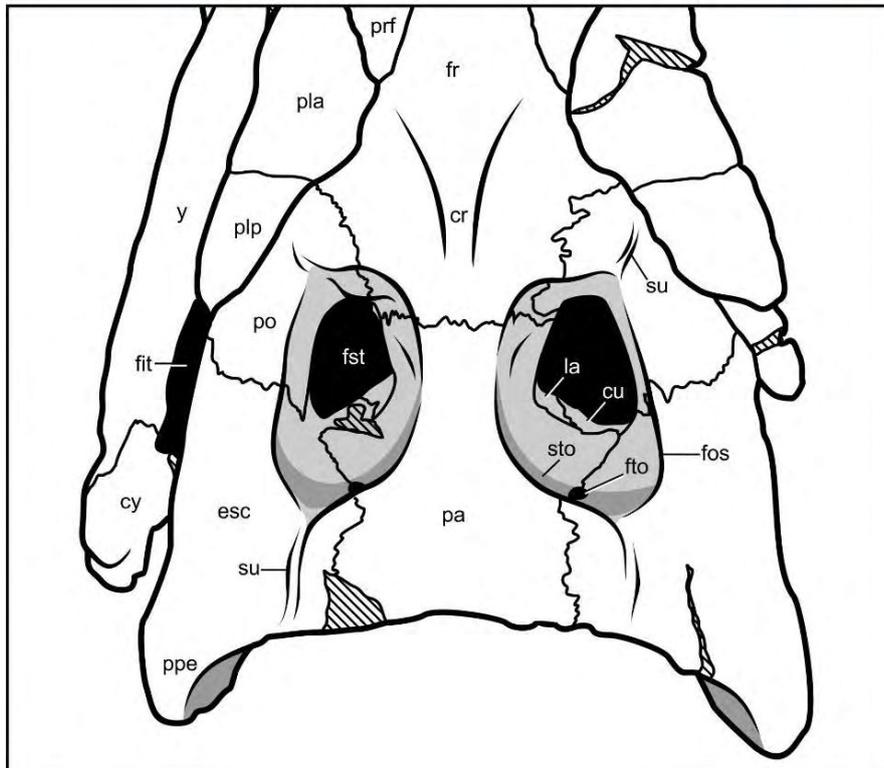
**Figura 3.62.** Neurocráneo de *Lomasuchus palpebrosus*, espécimen holotipo MOZ-Pv 4084, en vista dorsal. Escala de la barra = 10 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



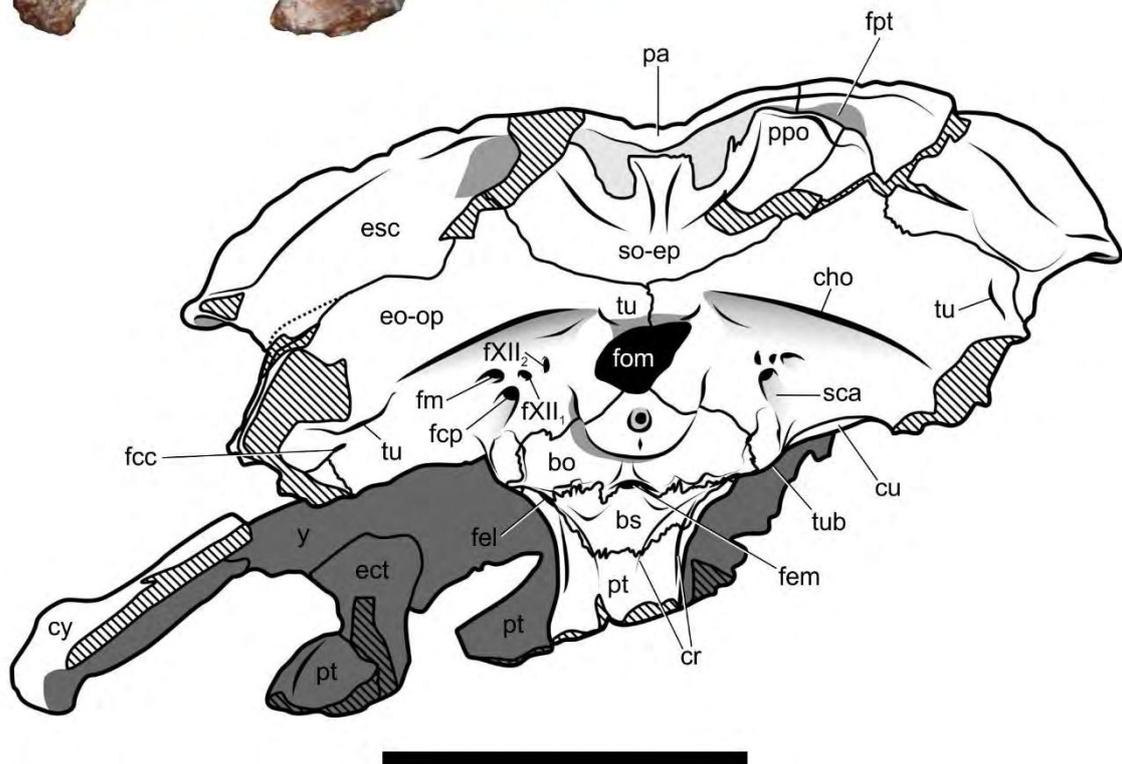
**Figura 3.63.** Neurocráneo de *Lomasuchus palpebrosus*, espécimen holotipo MOZ-Pv 4084, en vista ventral. Escala de la barra = 10 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



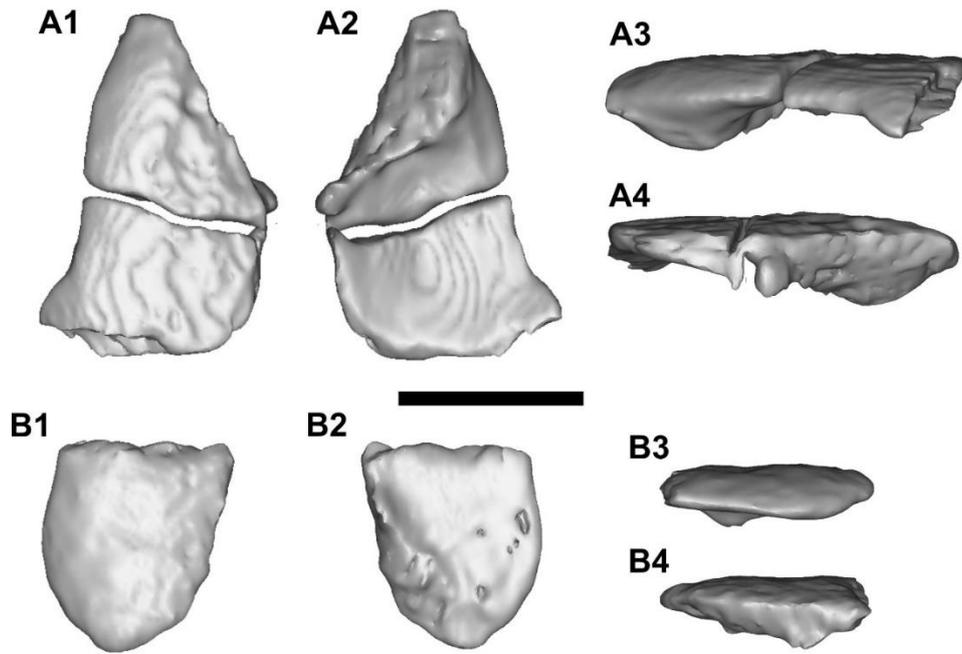
**Figura 3.64.** Neurocráneo de *Lomasuchus palpebrosus*, espécimen holotipo MOZ-Pv 4084, en vista lateral. Escala de la barra = 10 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



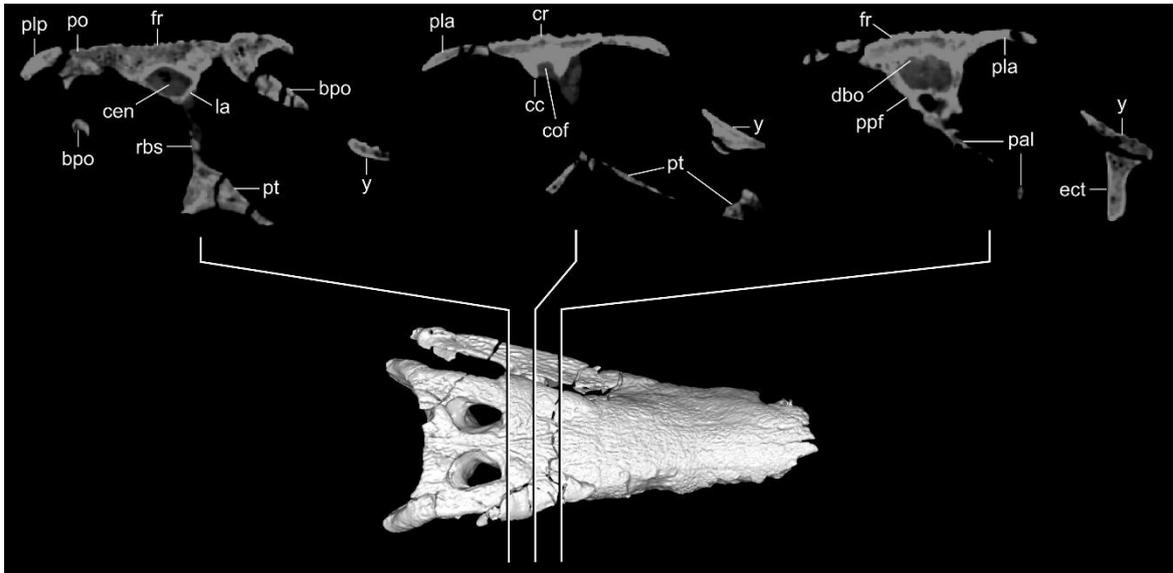
**Figura 3.65.** Tabla craneana de *Lomasuchus palpebrosus*, espécimen holotipo MOZ-Pv 4084. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



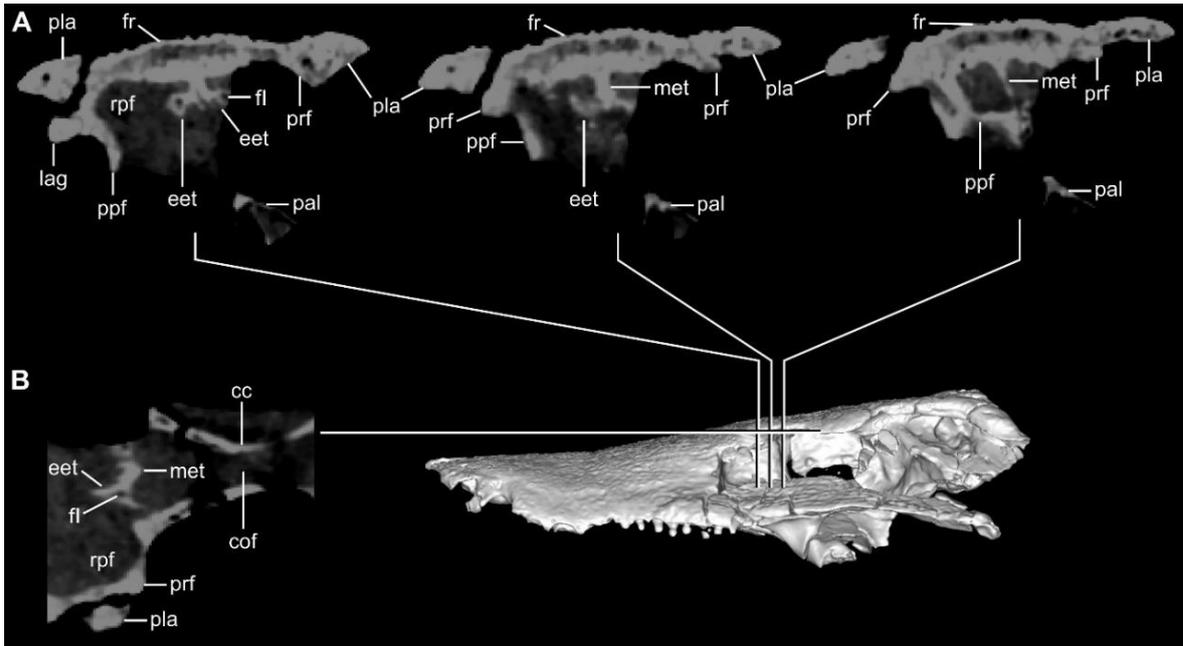
**Figura 3.66.** Neurocráneo de *Lomasuchus palpebrosus*, espécimen holotipo MOZ-Pv 4084, en vista posterior. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



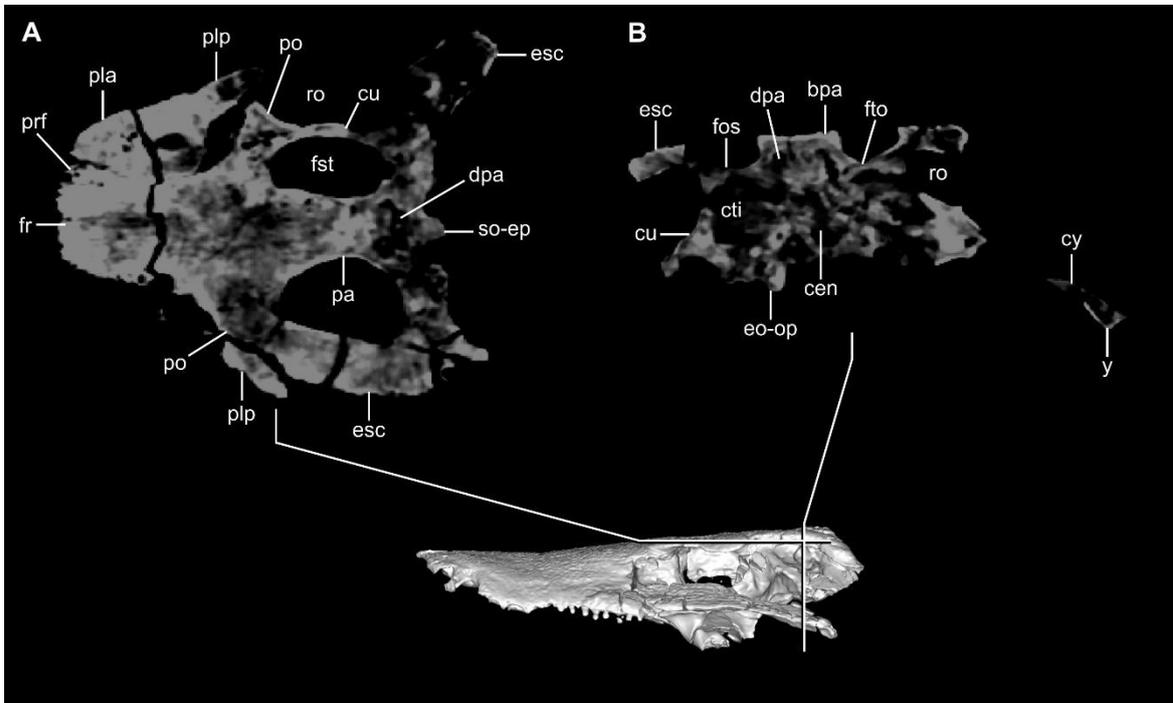
**Figura 3.67.** Huesos palpebrales izquierdos de *Lomasuchus palpebrosus*, espécimen holotipo MOZ-Pv 4084. **A**, palpebrales anterior; y **B**, palpebral posterior, en vista dorsal (1), ventral (2), lateral (3), y medial (4). Escala de la barra = 2.5 cm.



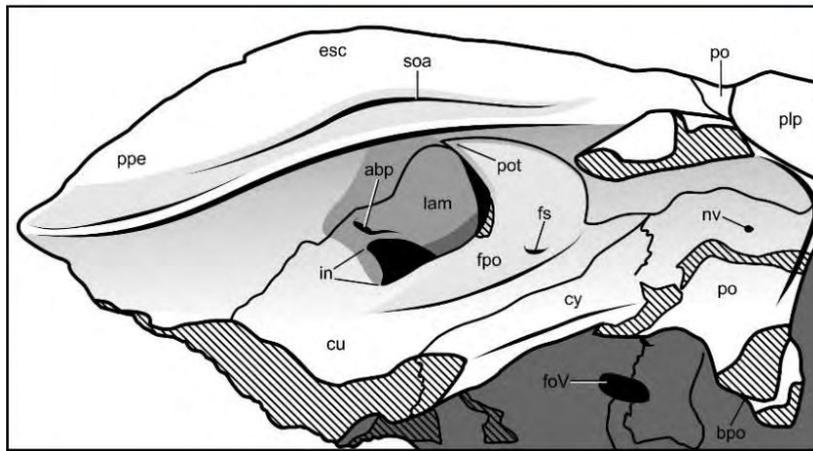
**Figura 3.68.** Frontal de *Lomasuchus palpebrosus*, espécimen holotipo MOZ-Pv 4084, en diferentes secciones transversales. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



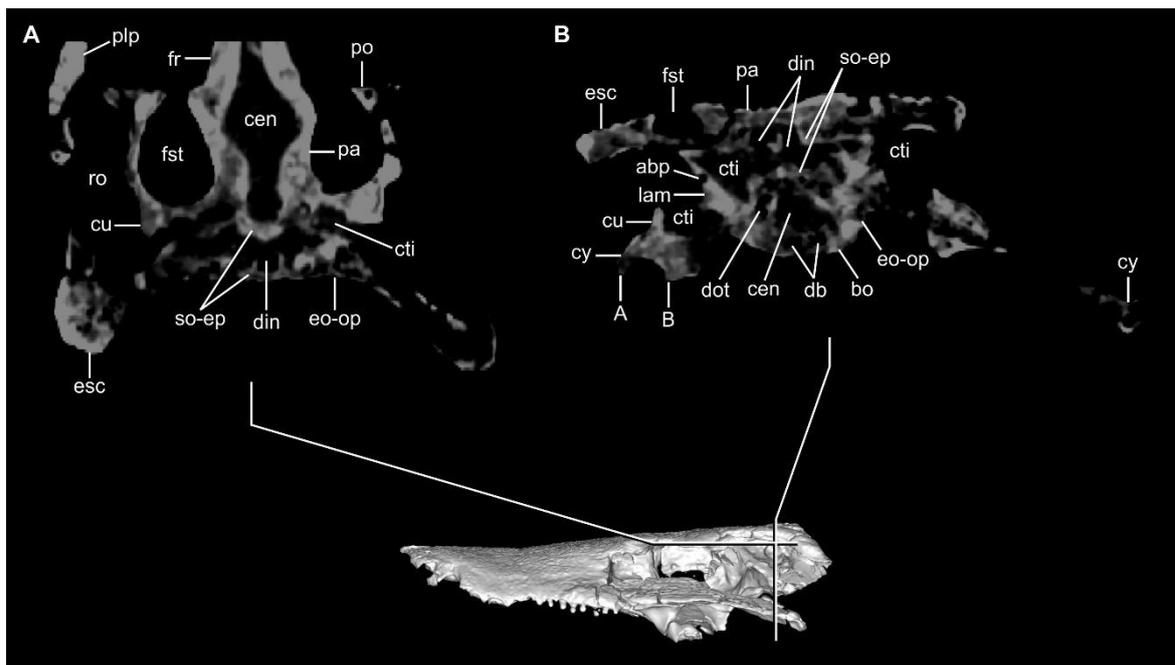
**Figura 3.69.** Elementos etmoidales osificados de *Lomasuchus palpebrosus*, espécimen holotipo MOZ-Pv 4084. **A**, en diferentes secciones transversales; **B**, y en sección horizontal. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



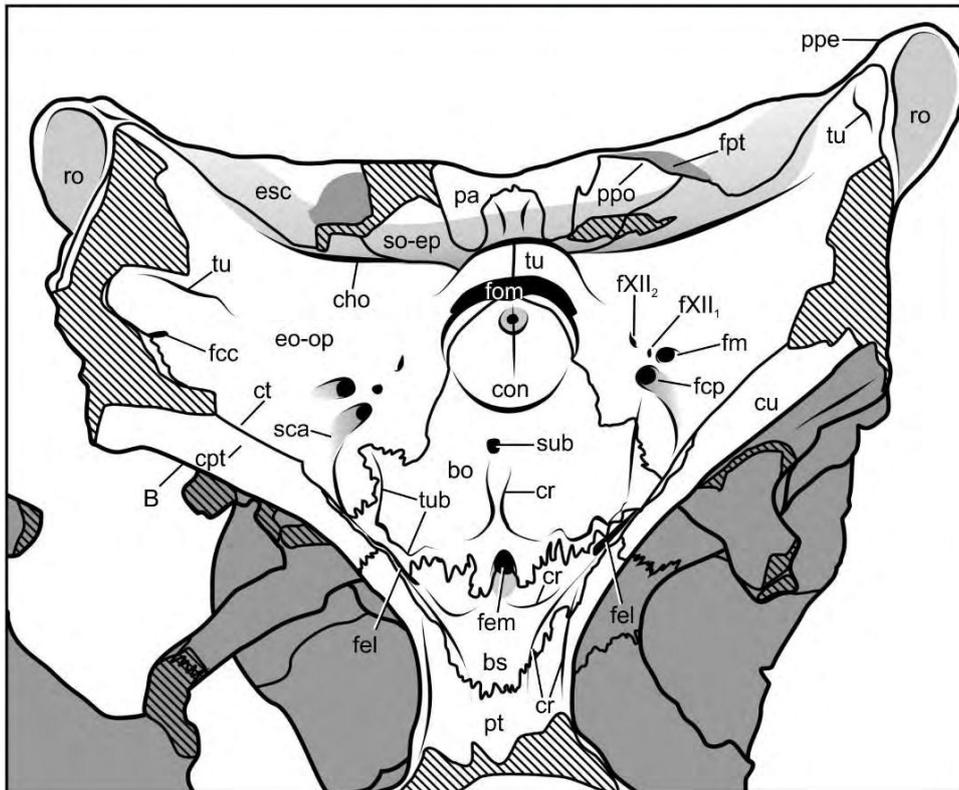
**Figura 3.70.** Divertículo parietal de *Lomasuchus palpebrosus*, espécimen holotipo MOZ-Pv 4084. En sección horizontal (**A**) y en sección transversal (**B**), y en sección horizontal. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



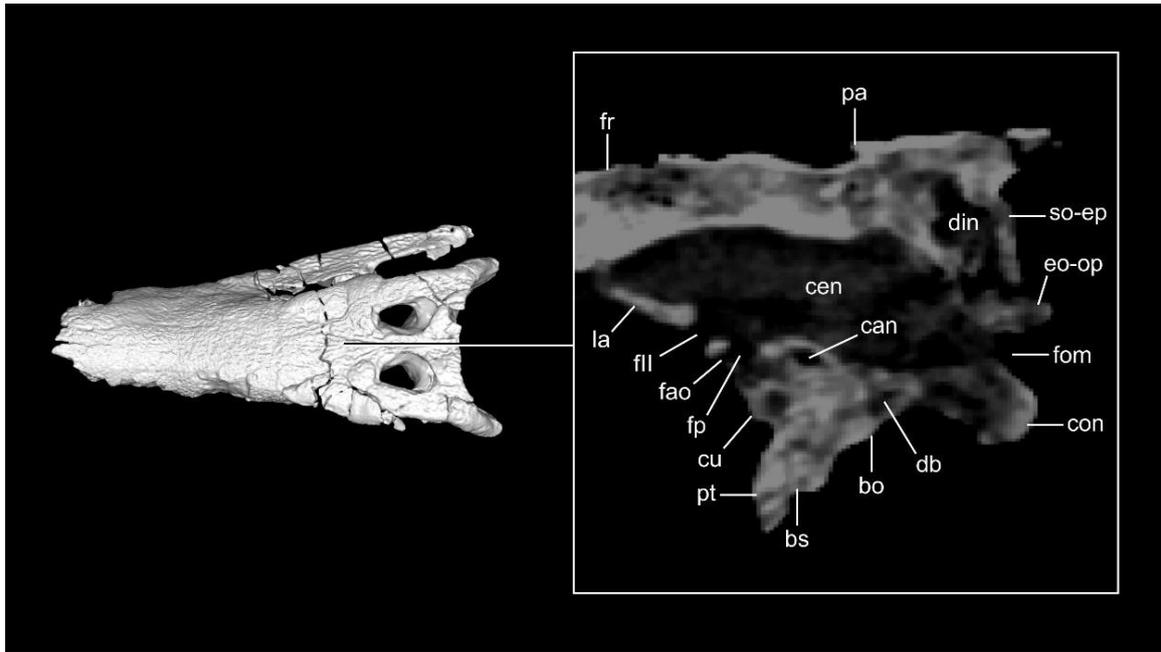
**Figura 3.71.** Región temporal derecha de *Lomasuchus palpebrosus*, espécimen holotipo MOZ-Pv 4084. Escala de la barra = 2.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



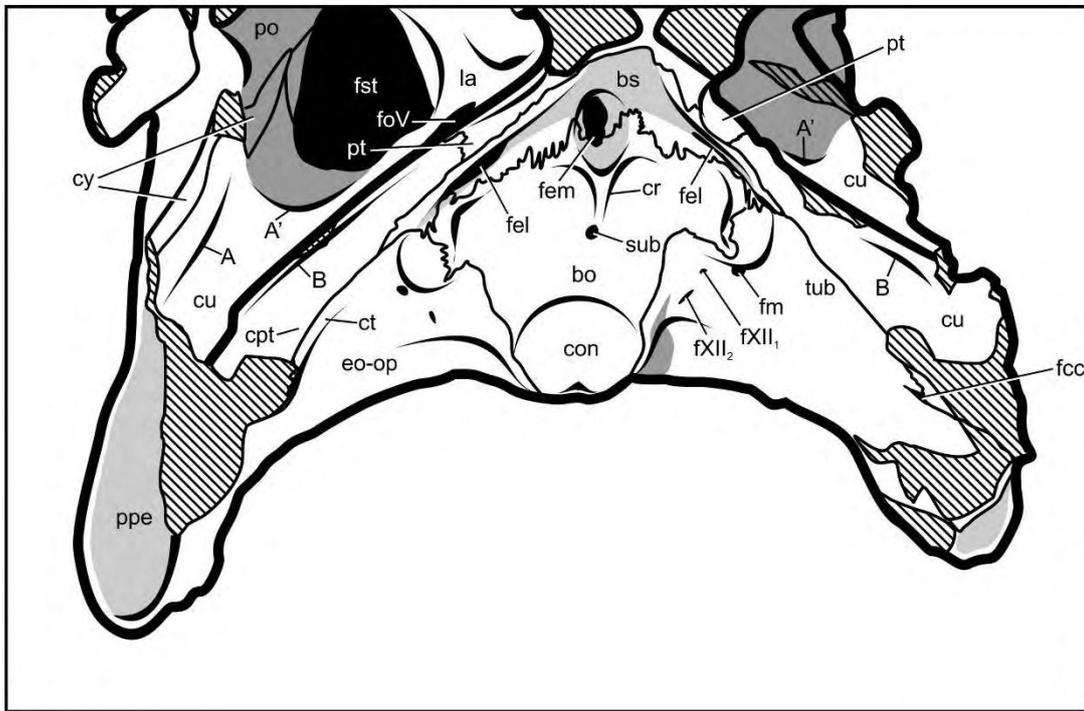
**Figura 3.72.** Divertículo intertimpánico de *Lomasuchus palpebrosus*, espécimen holotipo MOZ-Pv 4084. En sección horizontal (A) y en sección transversal (B). Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



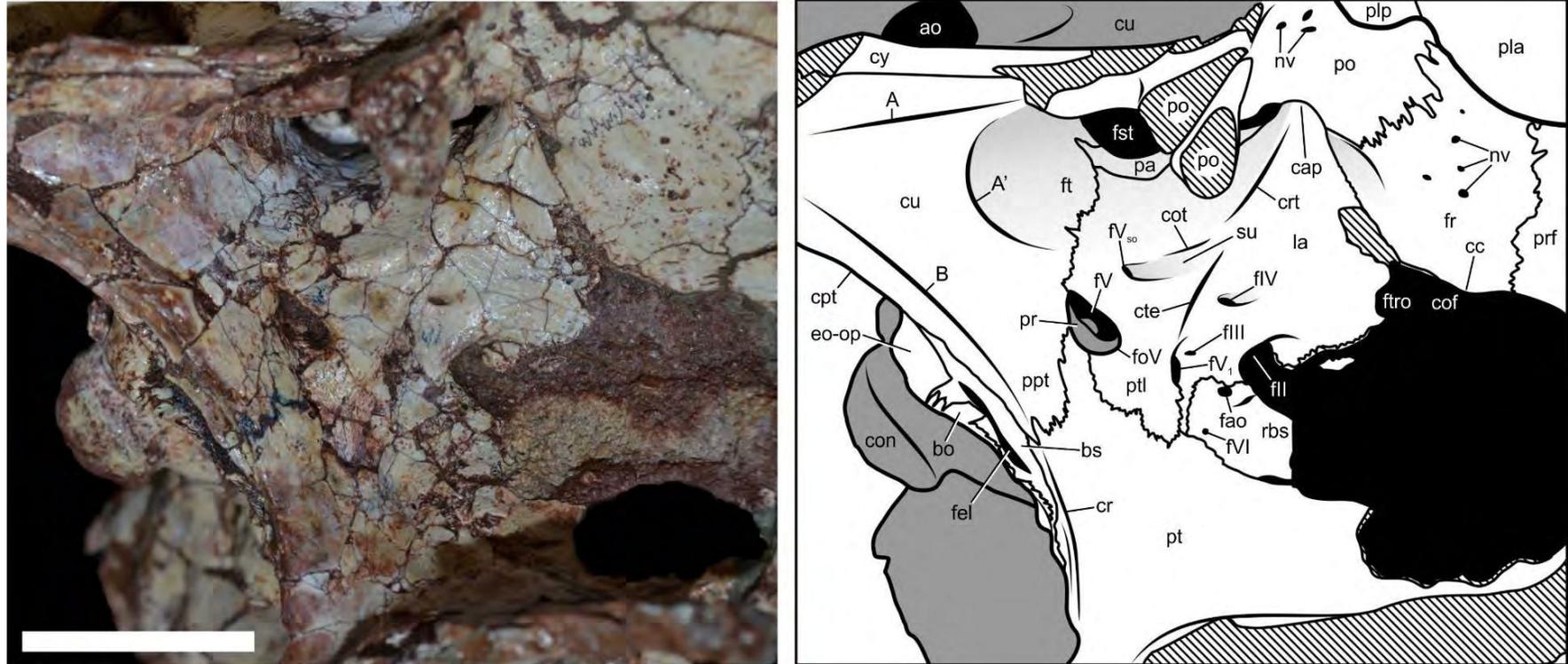
**Figura 3.73.** Región ventral de la tabla occipital de *Lomasuchus palpebrosus*, espécimen holotipo MOZ-Pv 4084. Escala de la barra = 2.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



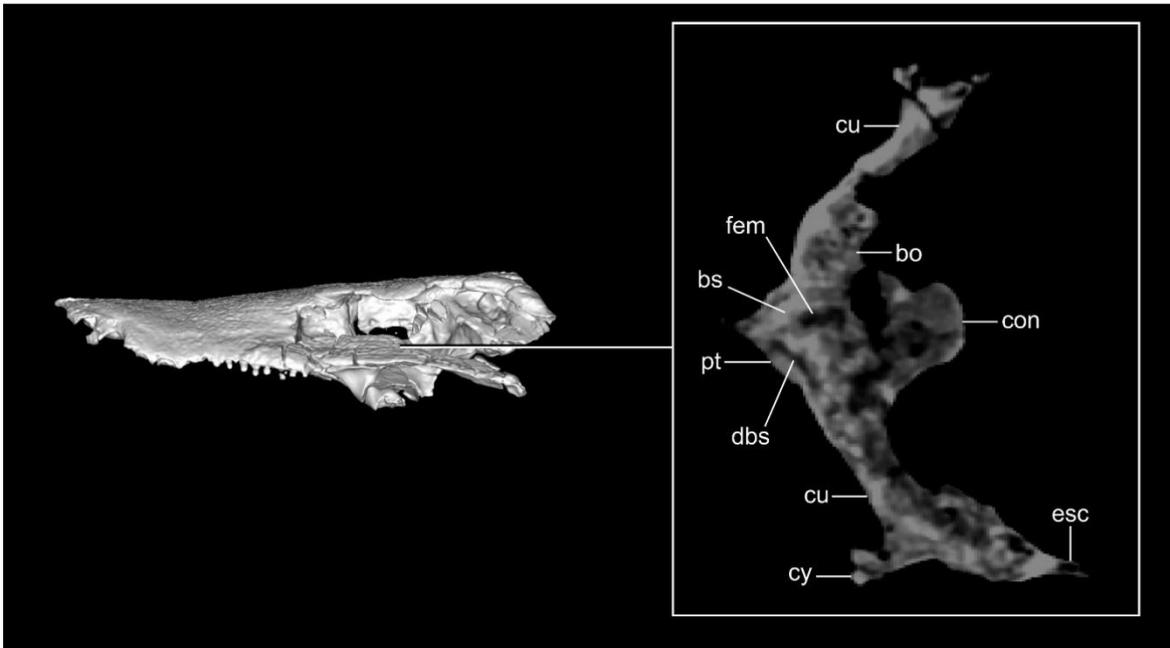
**Figura 3.74.** Neurocráneo de *Lomasuchus palpebrosus*, espécimen holotipo MOZ-Pv 4084, en sección sagital. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



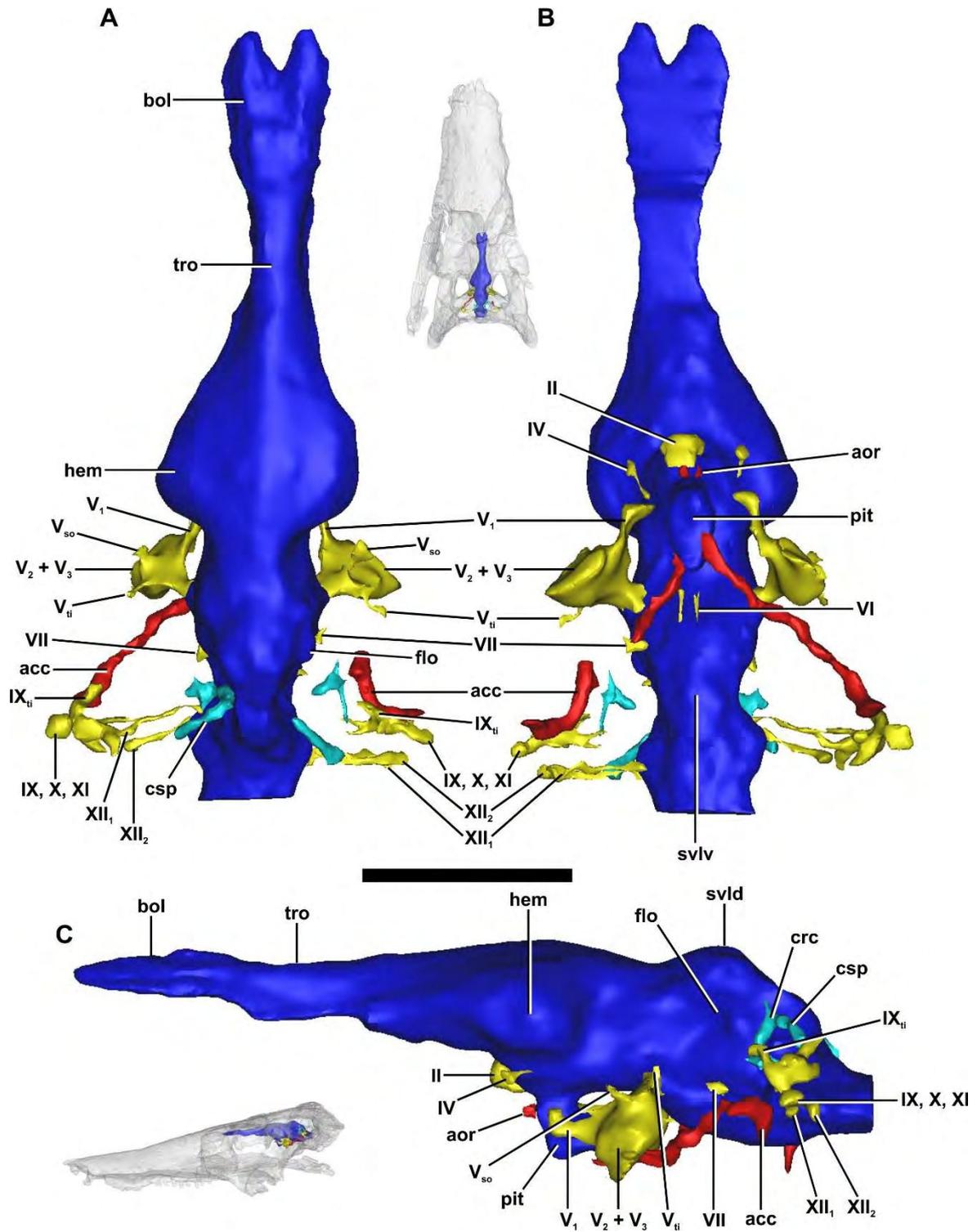
**Figura 3.75.** Basicráneo de *Lomasuchus palpebrosus*, espécimen holotipo MOZ-Pv 4084, en vista ventral. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



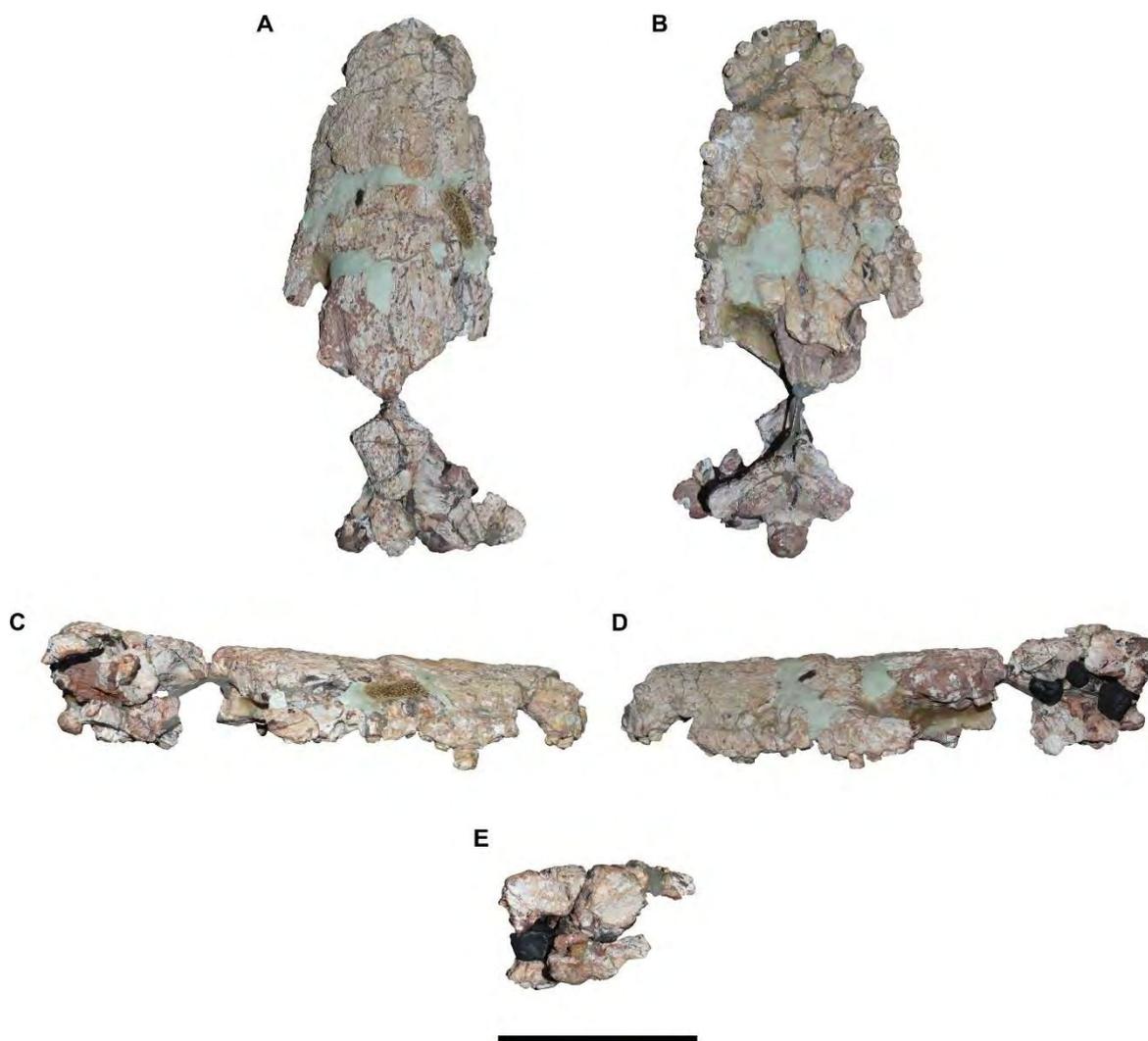
**Figura 3.76.** Pared lateral del neurocráneo de *Lomasuchus palpebrosus*, espécimen holotipo MOZ-Pv 4084. Escala de la barra = 2.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



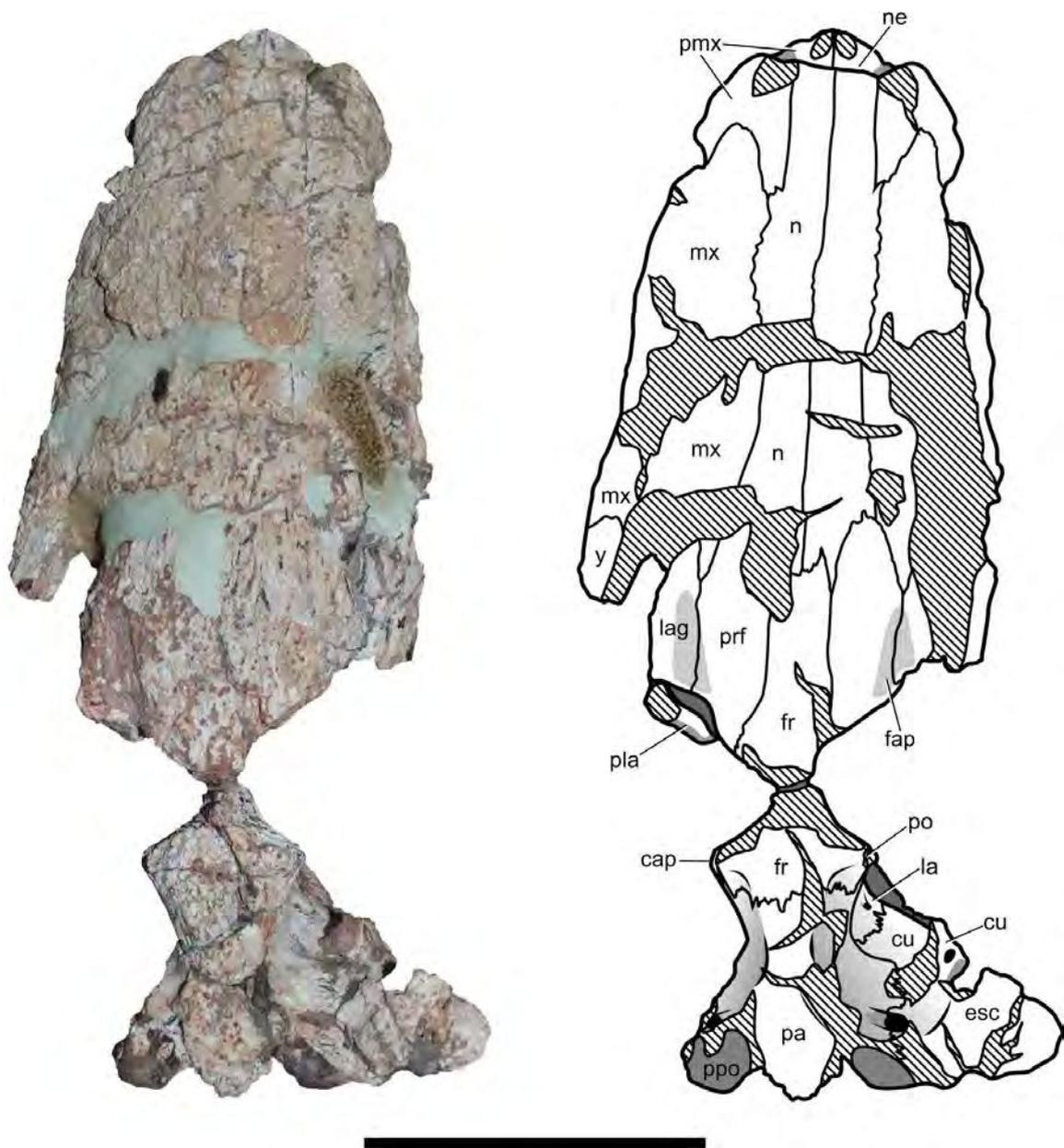
**Figura 3.77.** Basicráneo de *Lomasuchus palpebrosus*, espécimen holotipo MOZ-Pv 4084, en sección horizontal. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



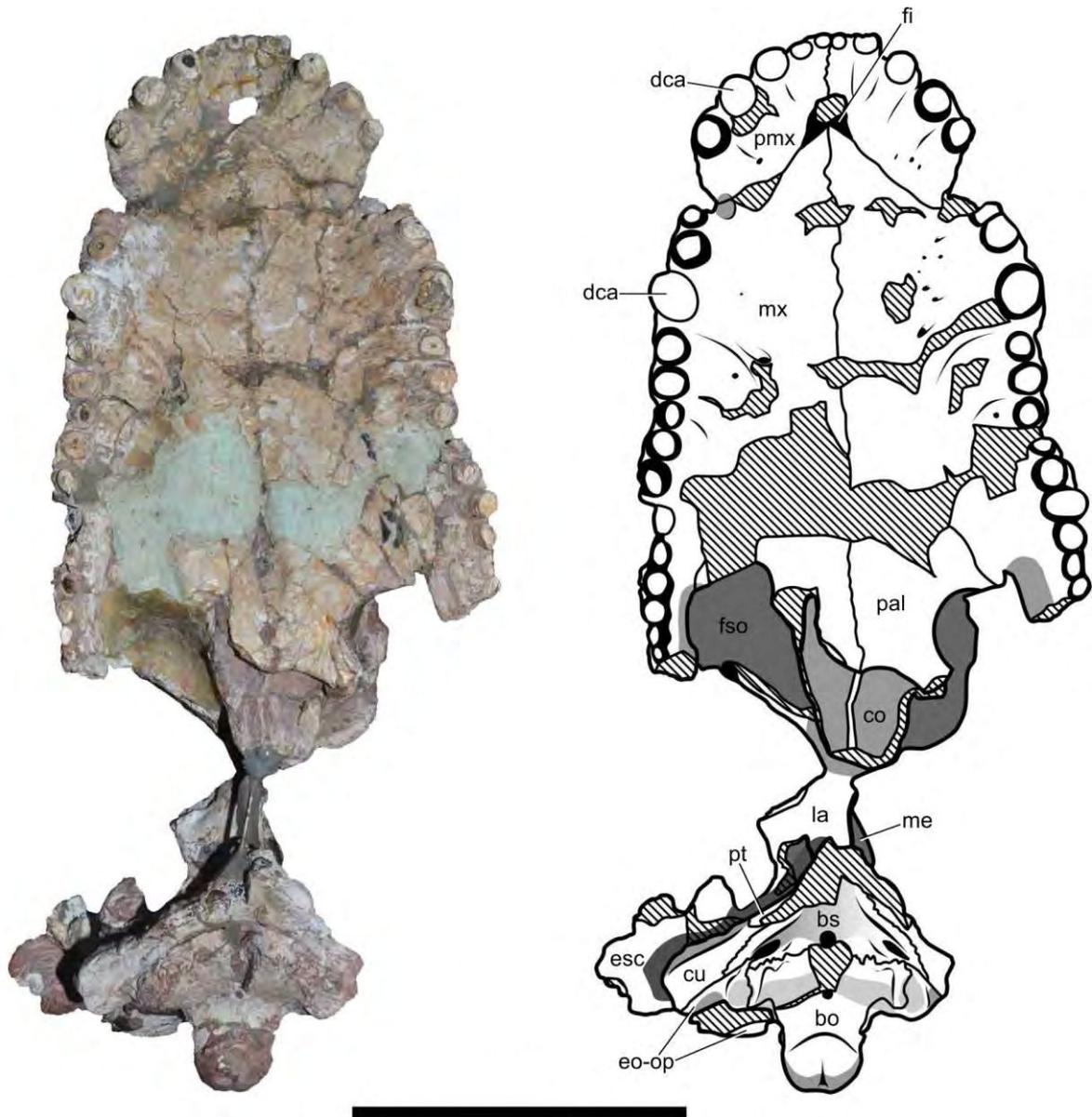
**Figura 3.78.** Encéfalo, nervios craneanos, oído interno y arteria carótida de *Lomasuchus palpebrosus*, espécimen holotipo MOZ-Pv 4084. **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral. Escala de la barra = 2.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



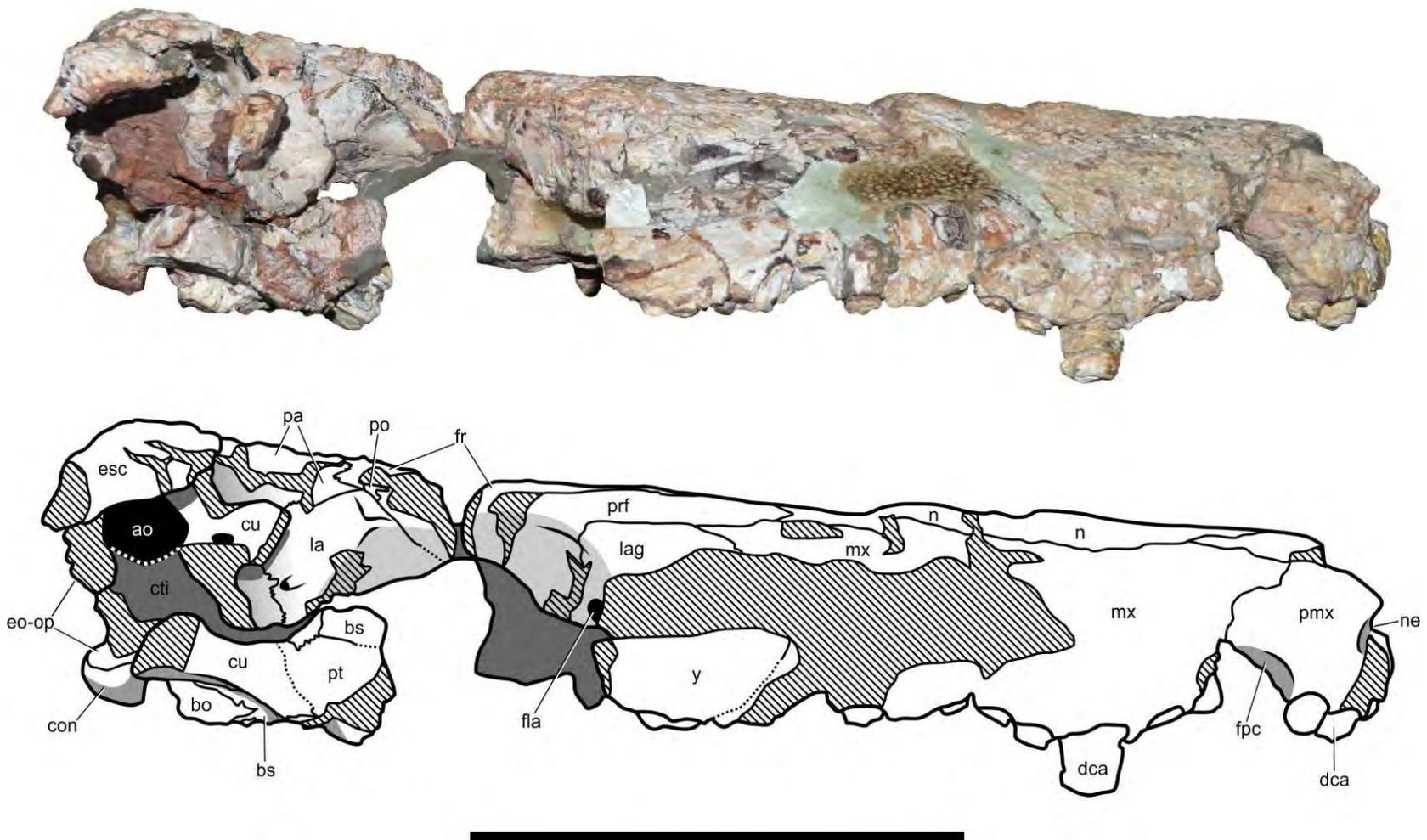
**Figura 3.79.** Neurocráneo de *Gasparinisuchus peirosauroides*, espécimen holotipo MOZ-Pv 1750. **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral, **C**, vista lateral derecha; **D**, vista lateral izquierda; **E**, vista posterior. Escala de la barra = 10 cm.



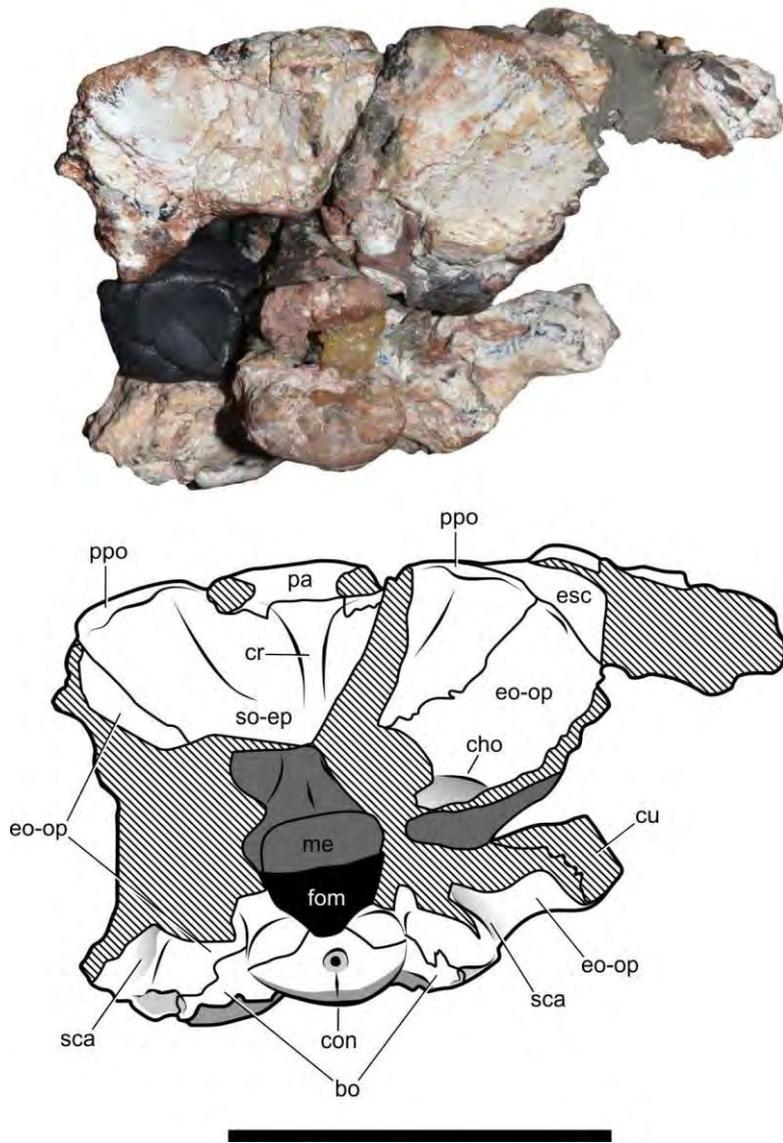
**Figura 3.80.** Neurocráneo de *Gasparinisuchus peirosauroides*, espécimen holotipo MOZ-Pv 1750, en vista dorsal. Escala de la barra = 10 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



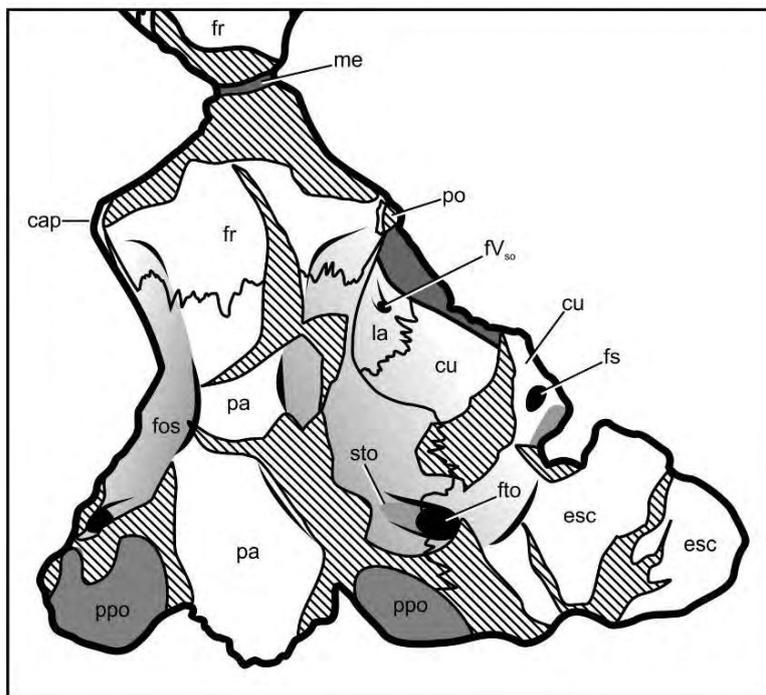
**Figura 3.81.** Neurocráneo de *Gasparinisuchus peirosauroides*, espécimen holotipo MOZ-Pv 1750, en vista ventral. Escala de la barra = 10 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



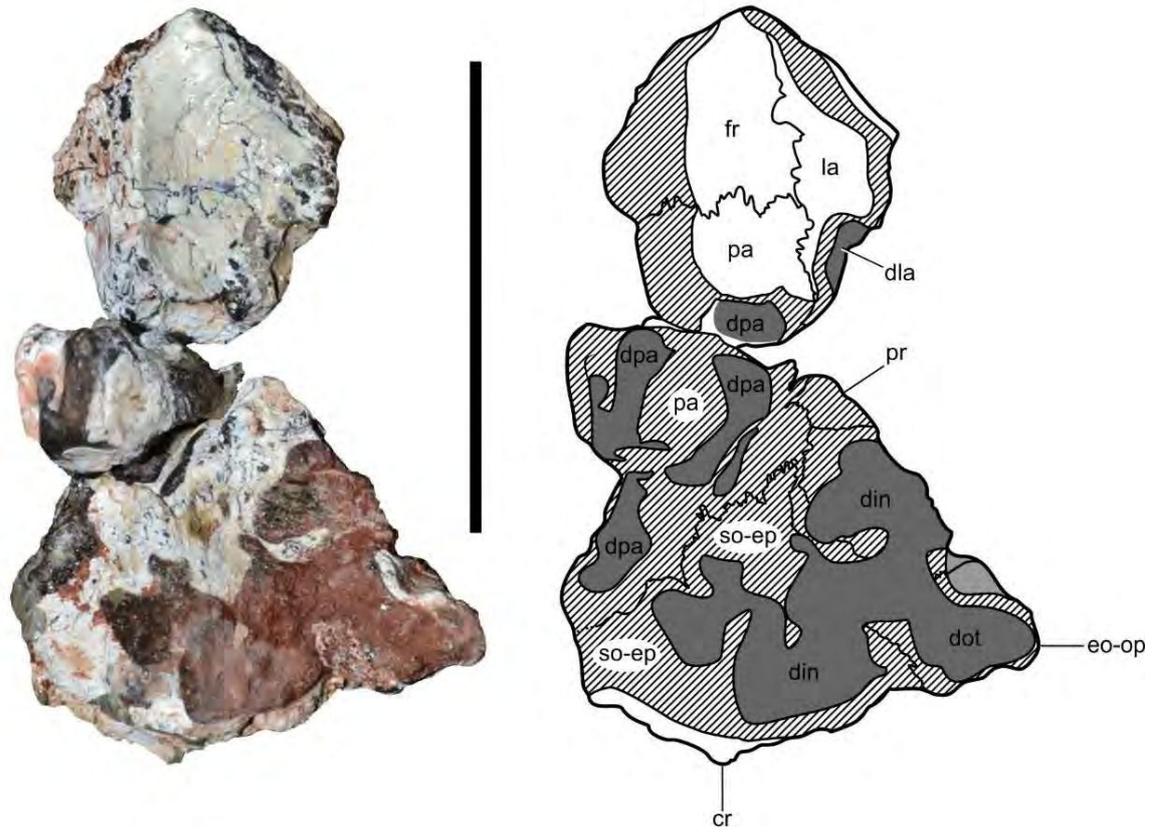
**Figura 3.82.** Neurocráneo de *Gasparinisuchus peirosauroides*, espécimen holotipo MOZ-Pv 1750, en vista lateral. Escala de la barra = 10 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



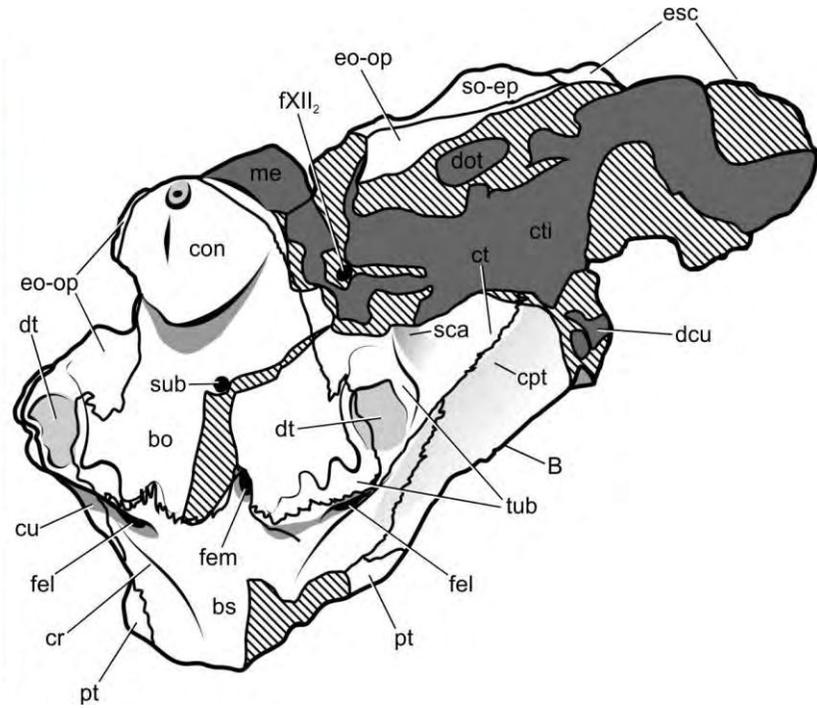
**Figura 3.83.** Neurocráneo de *Gasparinisuchus peirosauroides*, espécimen holotipo MOZ-Pv 1750, en vista posterior. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



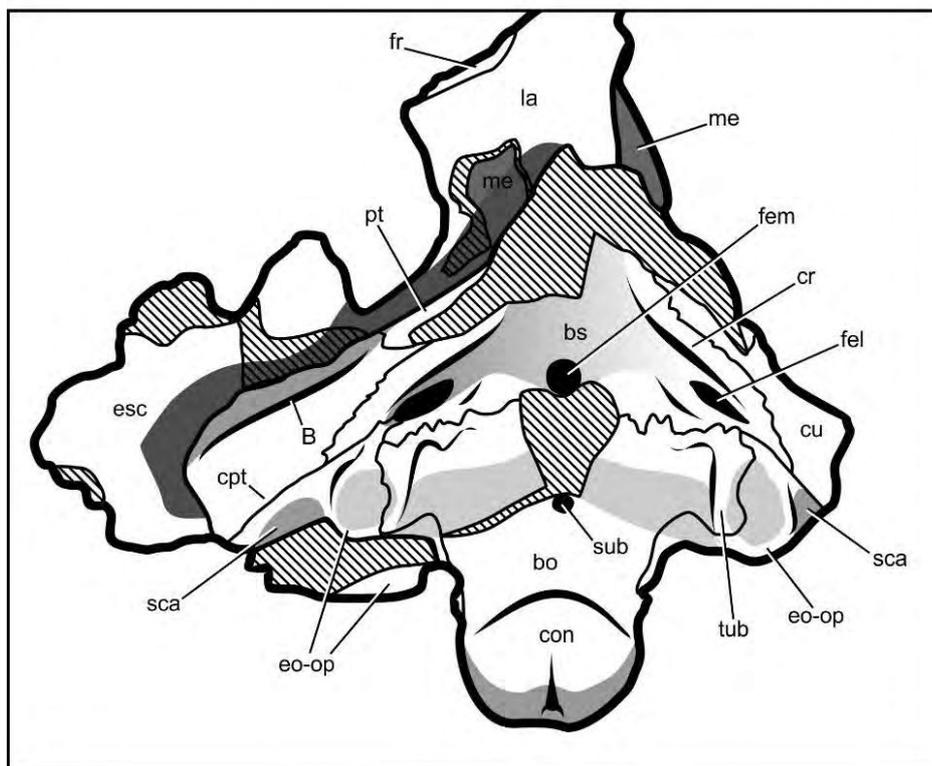
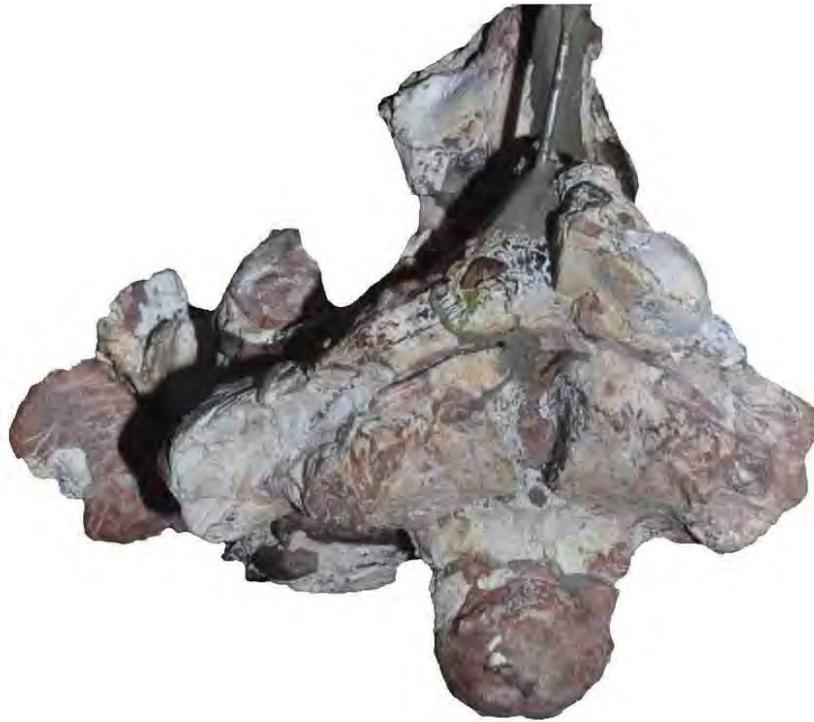
**Figura 3.84.** Tabla craneana de *Gasparinisuchus peirosauroides*, espécimen holotipo MOZ-Pv 1750. **A**, vista lateral; **B**, vista posterior. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



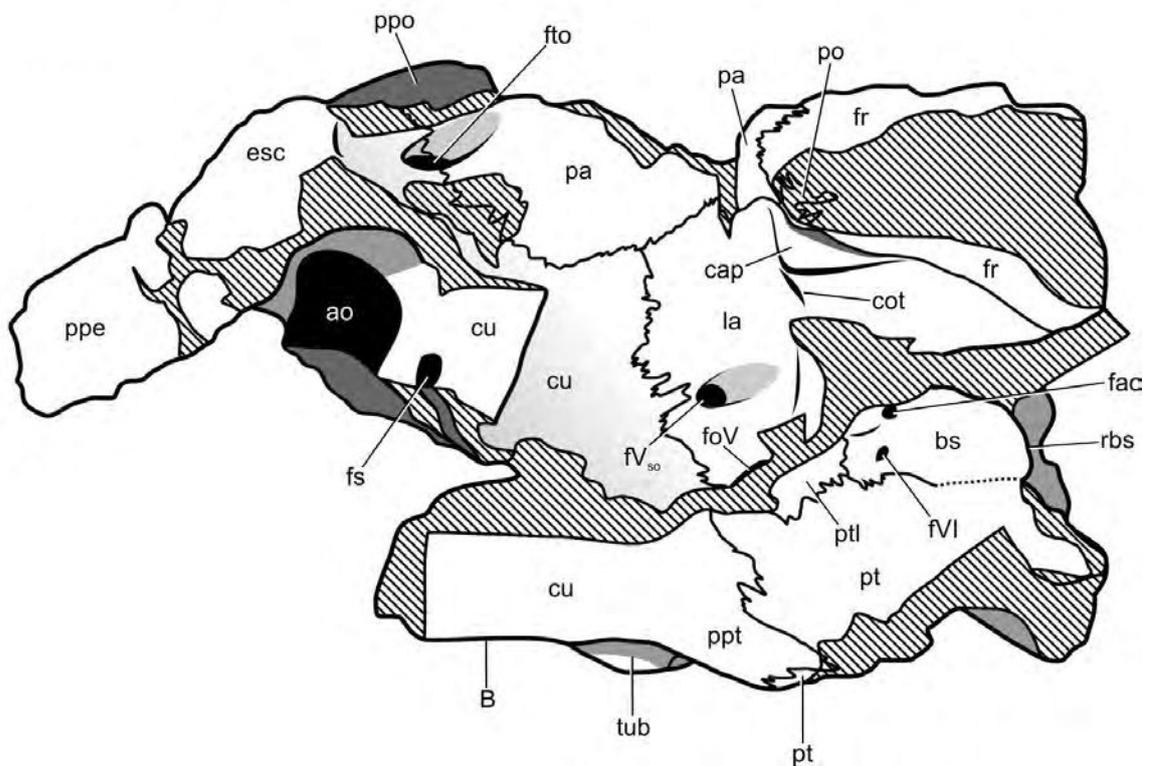
**Figura 3.85.** Techo craneano de *Gasparinisuchus peirosauroides*, espécimen holotipo MOZ-Pv 1750, en vista ventral. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



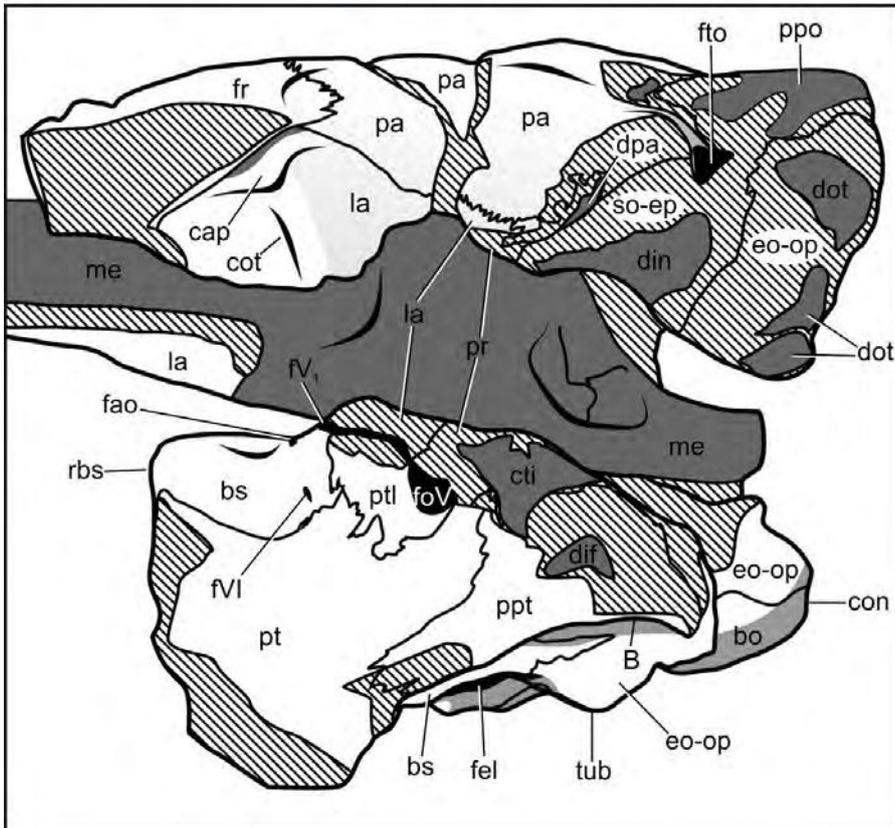
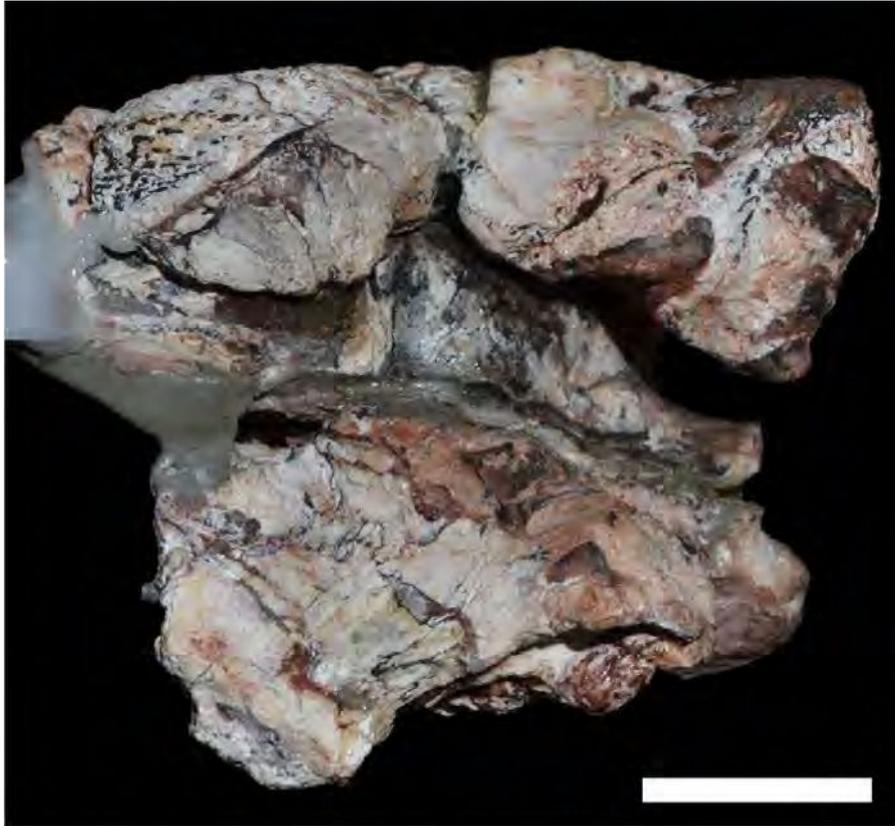
**Figura 3.86.** Tabla occipital de *Gasparinisuchus peirosauroides*, espécimen holotipo MOZ-Pv 1750, en vista póstero-ventral. Escala de la barra = 2.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



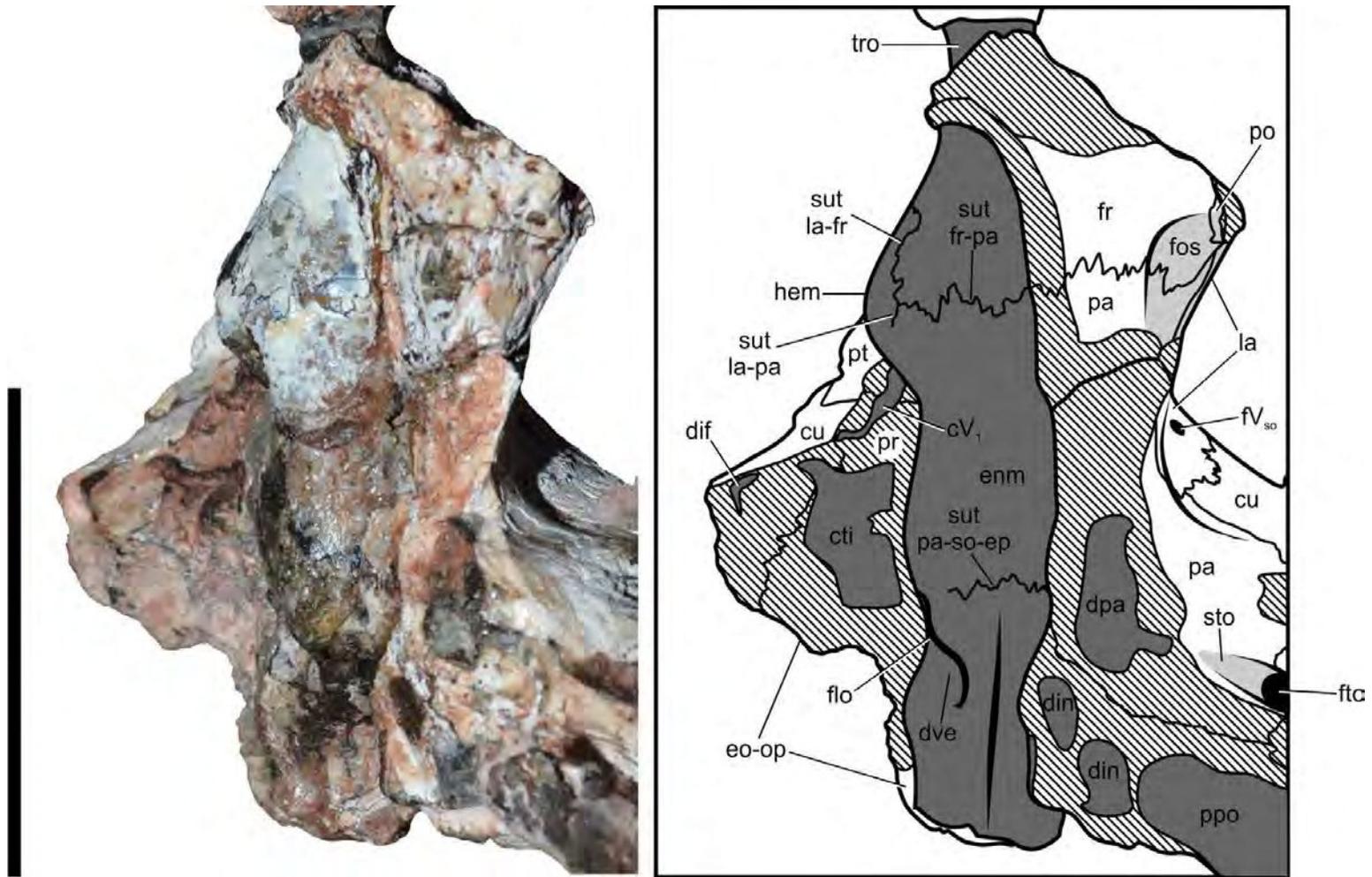
**Figura 3.87.** Basicráneo de *Gasparinisuchus peirosauroides*, espécimen holotipo MOZ-Pv 1750. Escala de la barra = 2.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



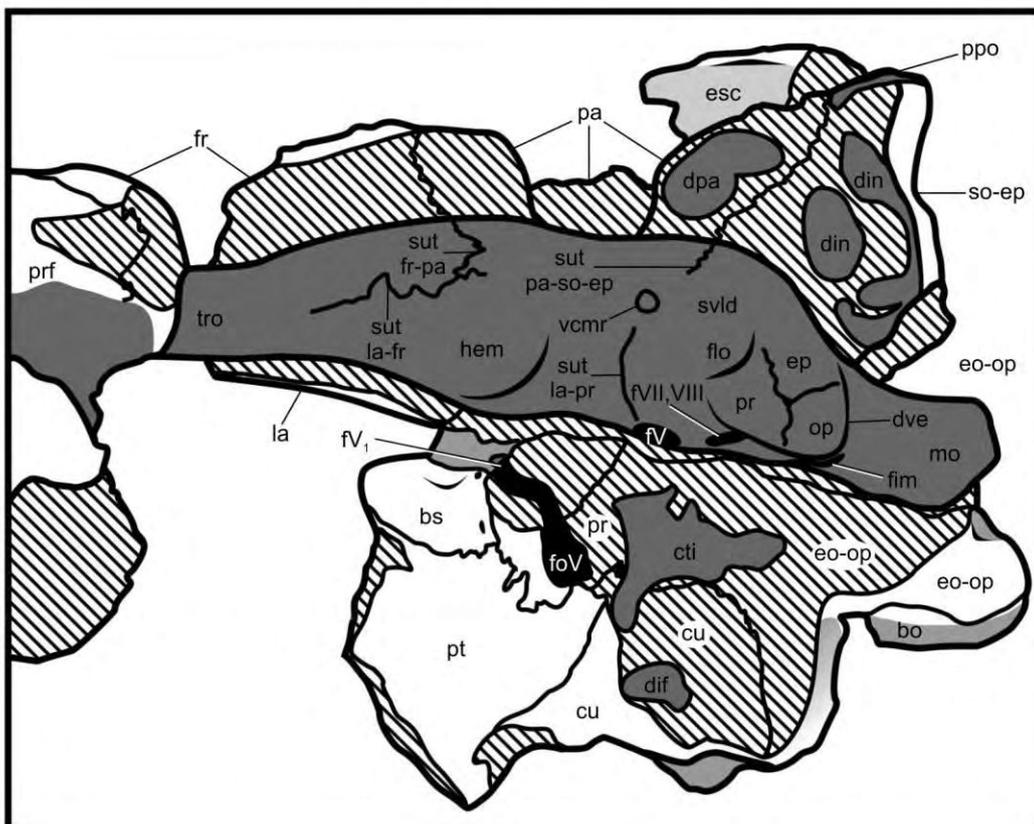
**Figura 3.88a.** Pared lateral derecha del neurocráneo de *Gasparinisuchus peirosauroides*, espécimen holotipo MOZ-Pv 1750. Escala de la barra = 1 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



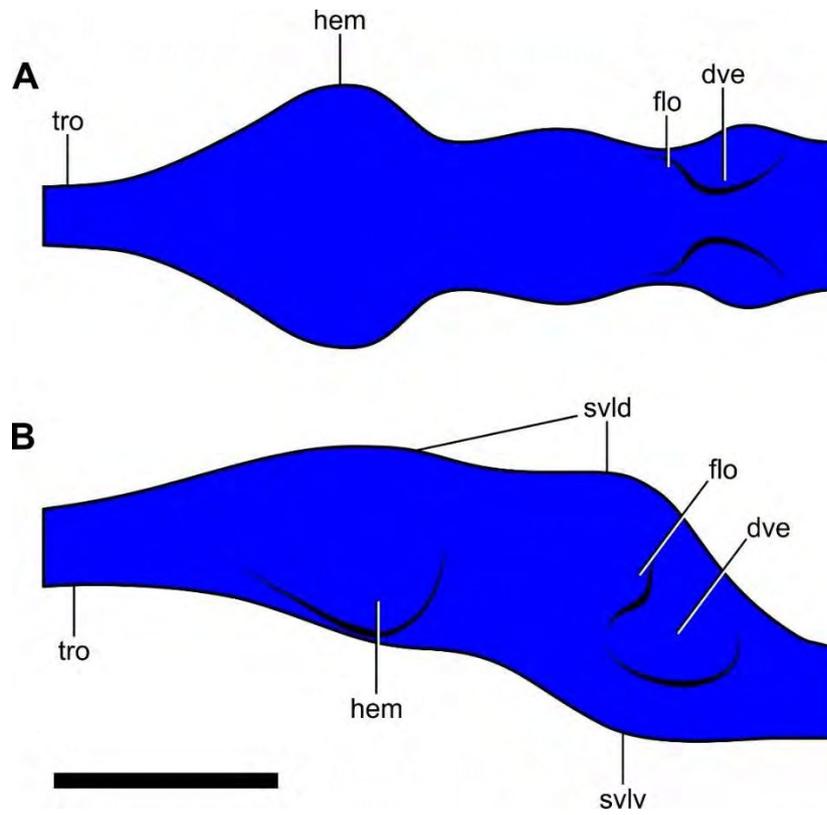
**Figura 3.88b.** Pared lateral izquierda del neurocráneo de *Gasparinisuchus peirosauroides*, espécimen holotipo MOZ-Pv 1750. Escala de la barra = 1.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



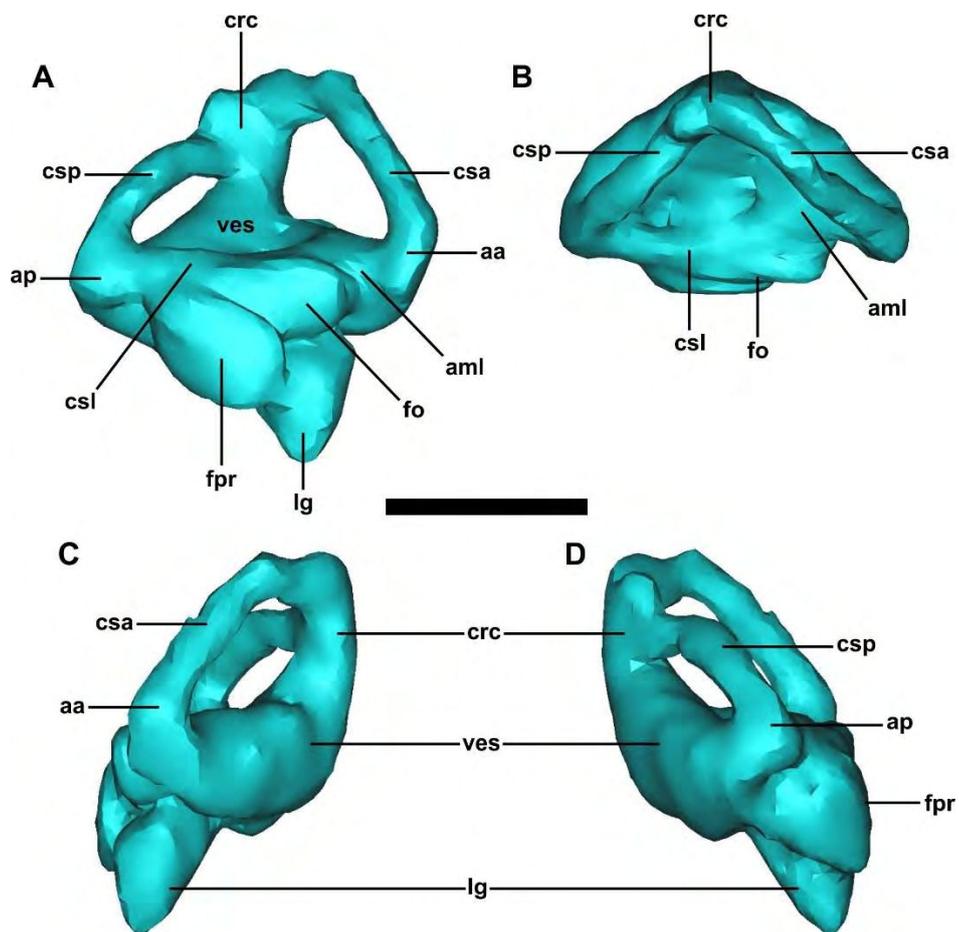
**Figura 3.89.** Neurocráneo y molde endocraneano de *Gasparinisuchus peirosauroides*, espécimen holotipo MOZ-Pv 1750, en vista dorsal. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



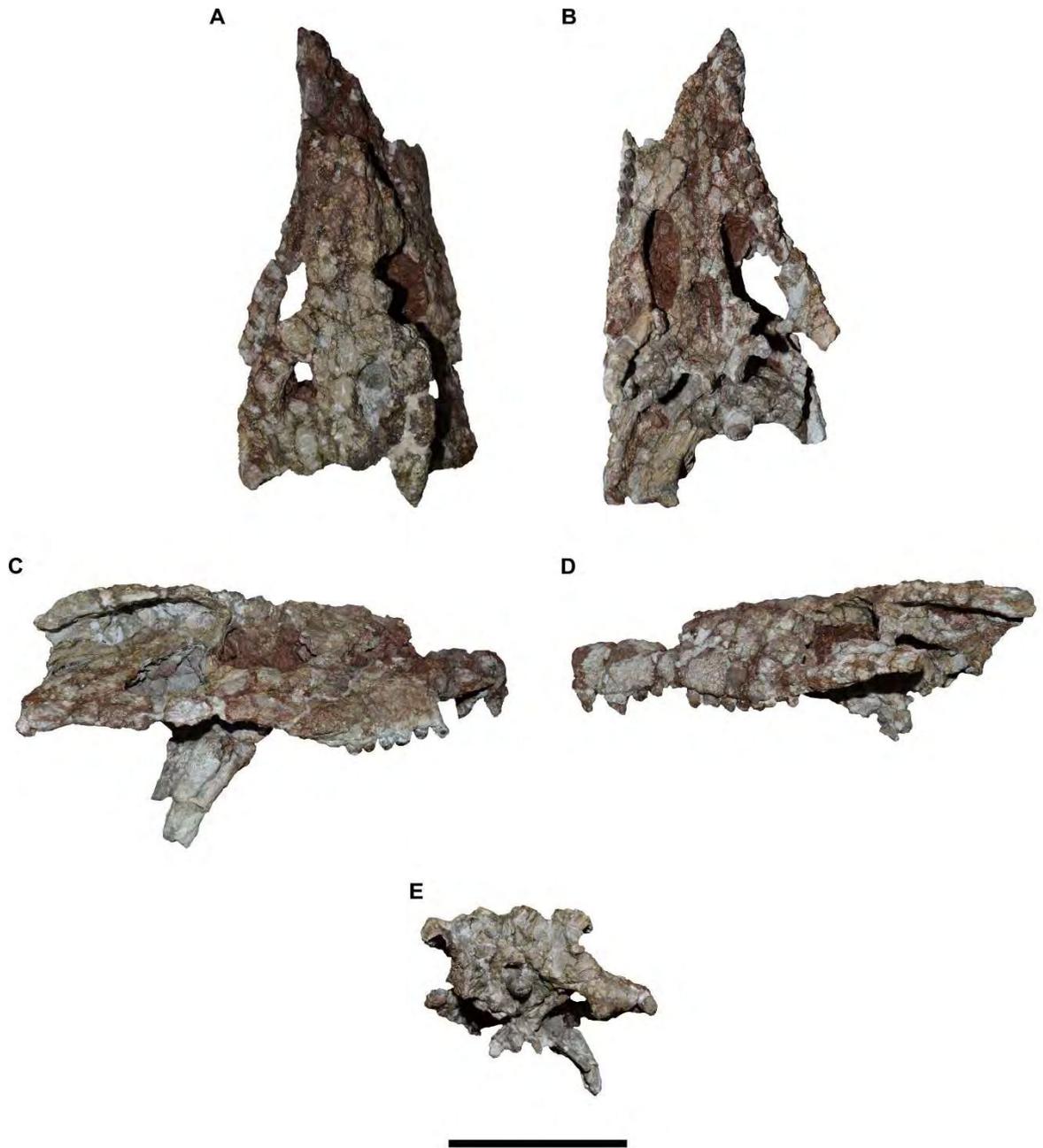
**Figura 3.90.** Neurocráneo y molde endocraneano de *Gasparinisuchus peirosauroides*, espécimen holotipo MOZ-Pv 1750, en vista lateral. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



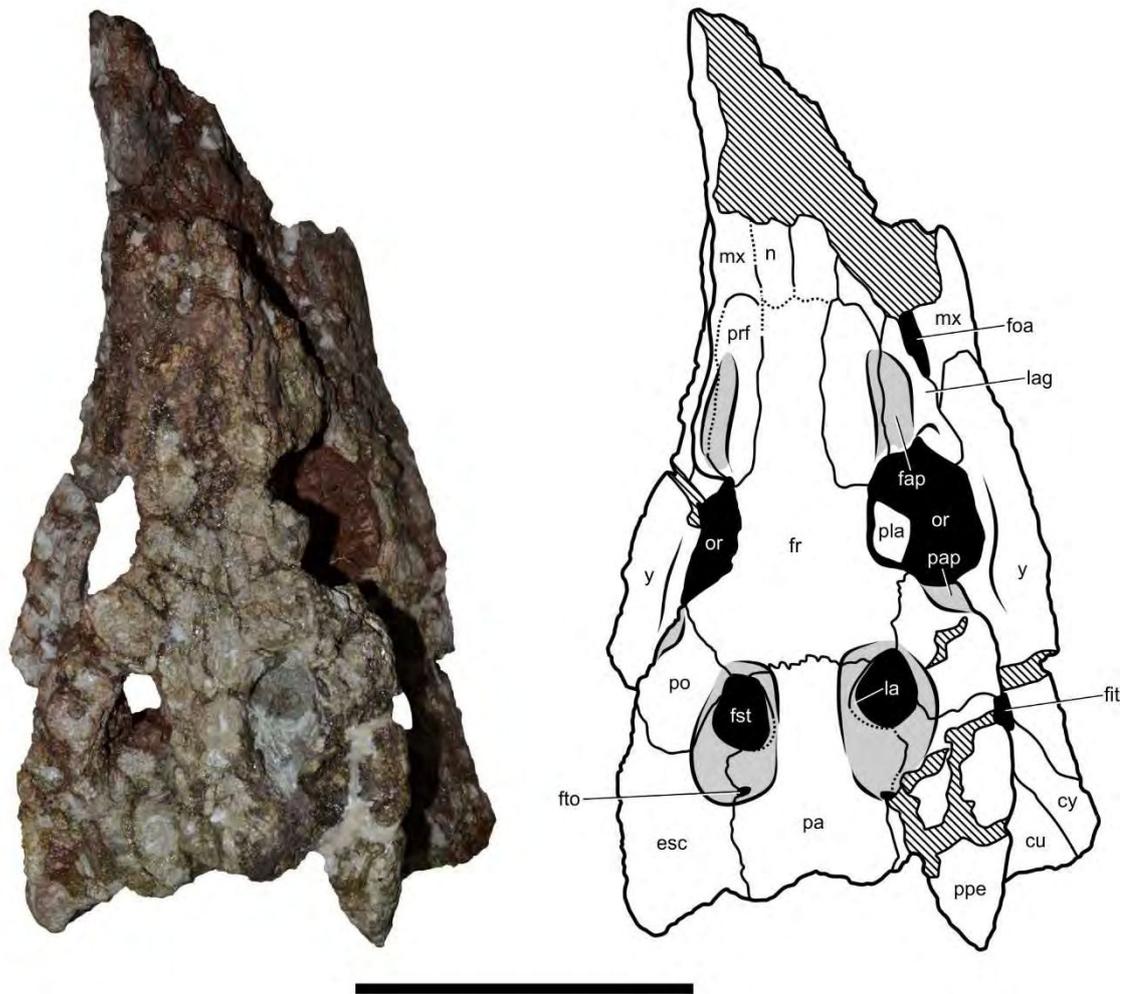
**Figura 3.91.** Encéfalo de *Gasparinisuchus peirosauroides*, espécimen holotipo MOZ-Pv 1750. **A**, vista dorsal; **B**, vista lateral. Escala de la barra = 2.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



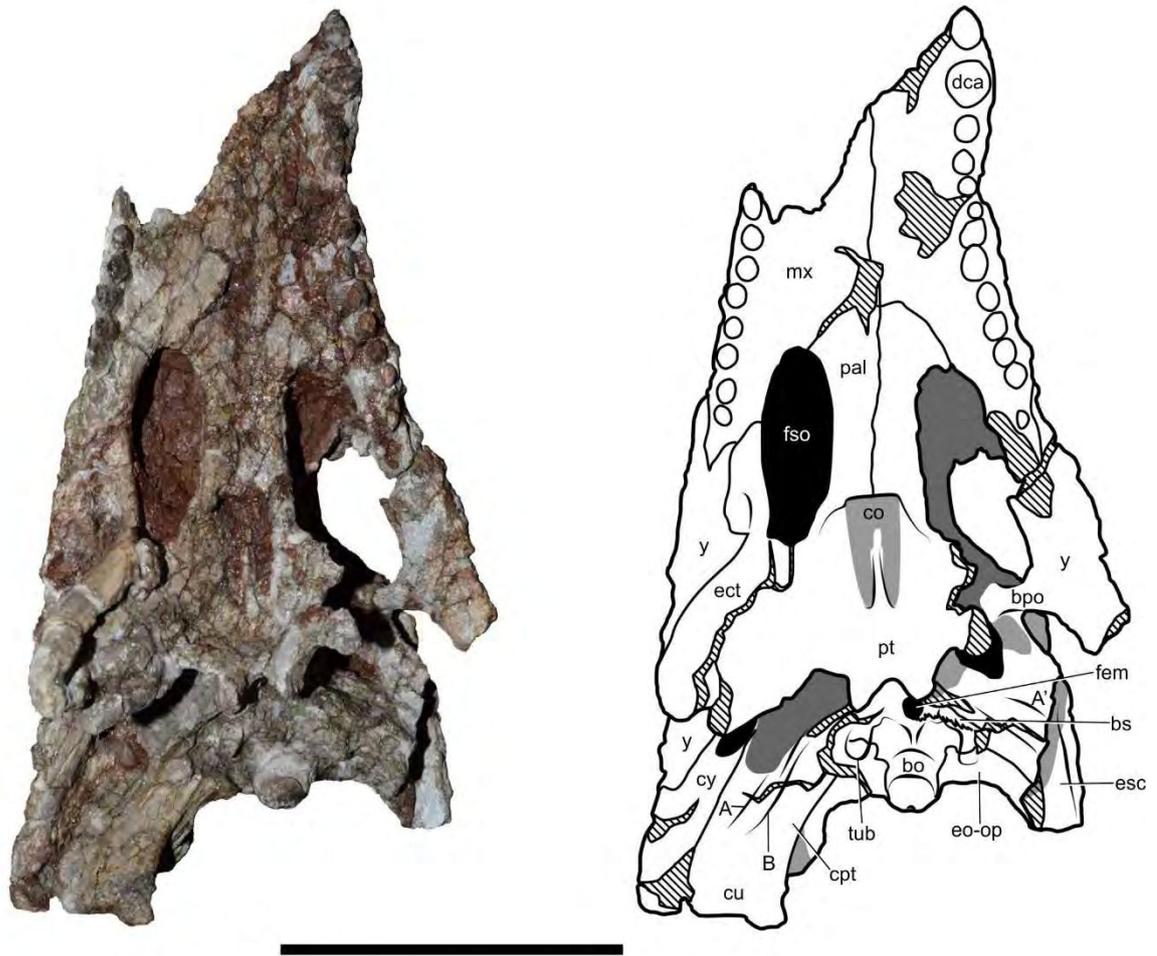
**Figura 3.92.** Oído interno derecho de *Gasparinisuchus peirosauroides*, espécimen holotipo MOZ-Pv 1750. **A**, vista lateral; **B**, vista dorsal; **C**, vista anterior; **D**, vista posterior. Escala de la barra = 1 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



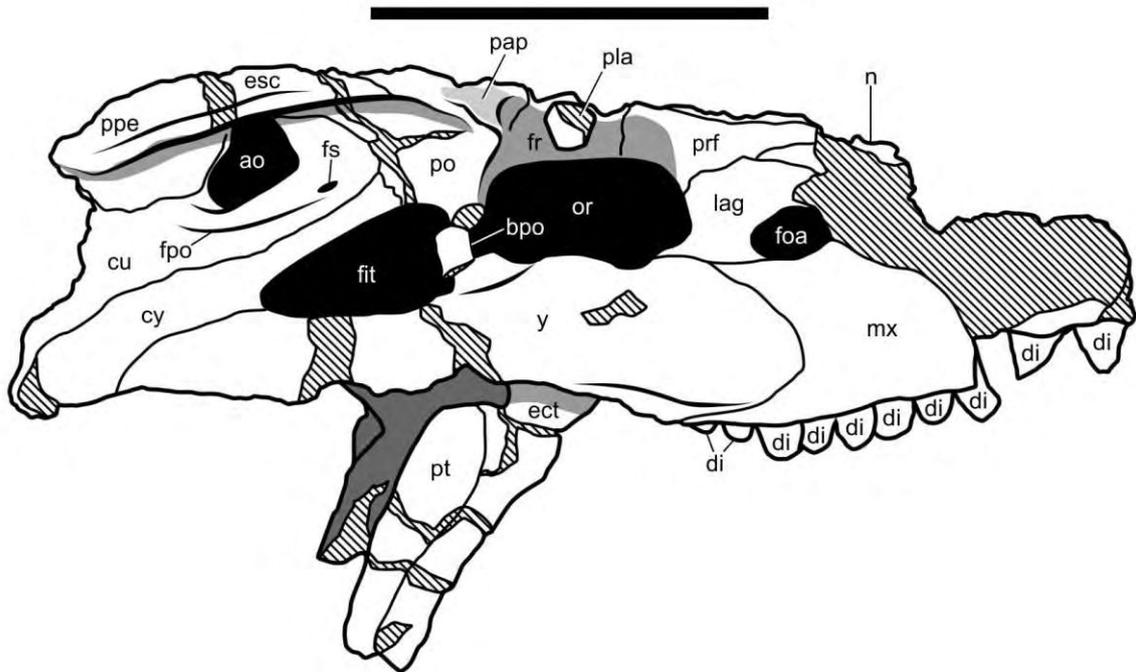
**Figura 3.93.** Neurocráneo de Peirosauridae MCF-PVPH-160. **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**; vista lateral derecha; **D**, vista lateral izquierda; **E**, vista posterior. Escala de la barra = 10 cm.



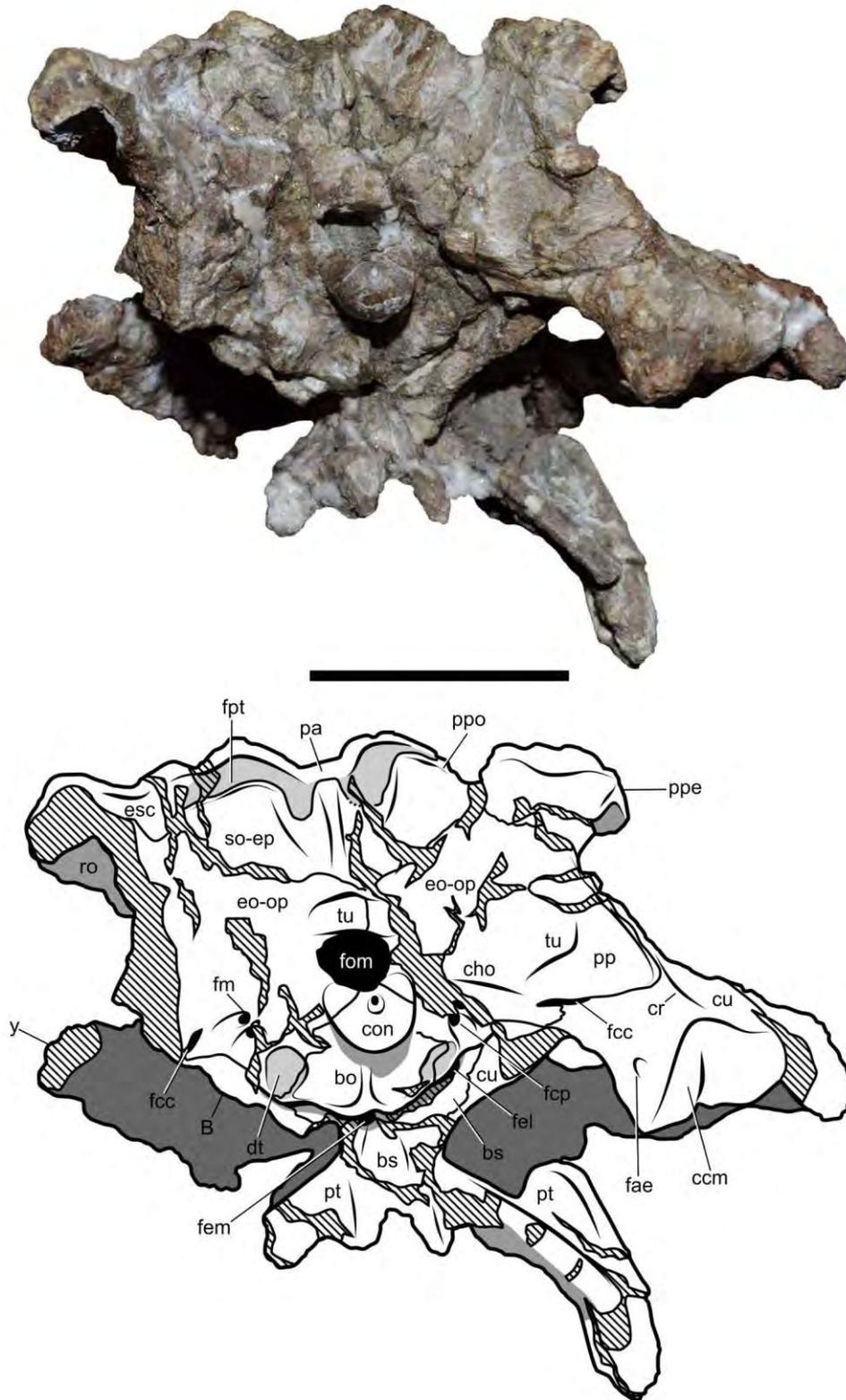
**Figura 3.94.** Neurocráneo de Peirosauridae MCF-PVPH-160, en vista dorsal. Escala de la barra = 10 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



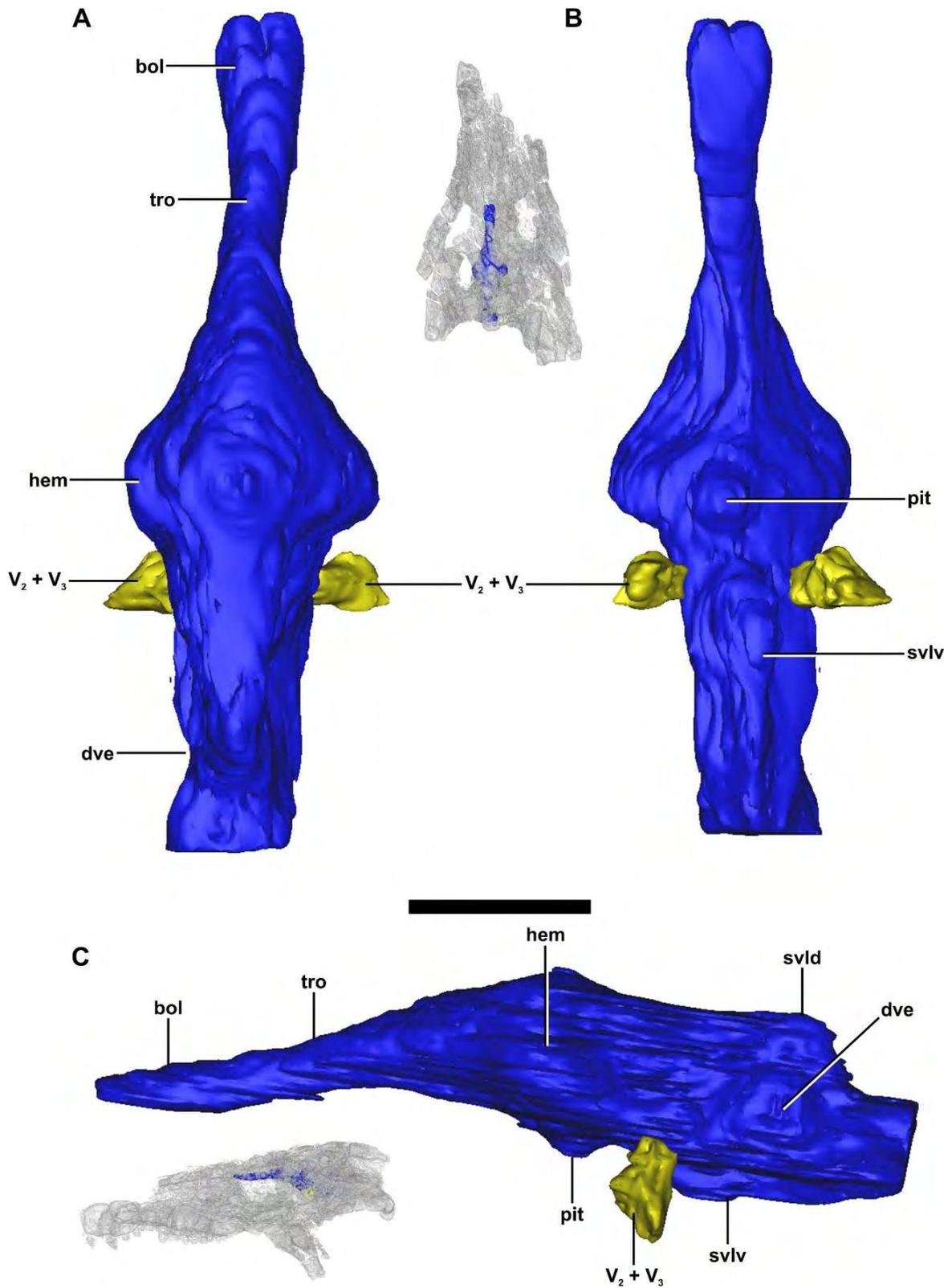
**Figura 3.95.** Neurocráneo de Peirosauridae MCF-PVPH-160, en vista ventral. Escala de la barra = 10 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



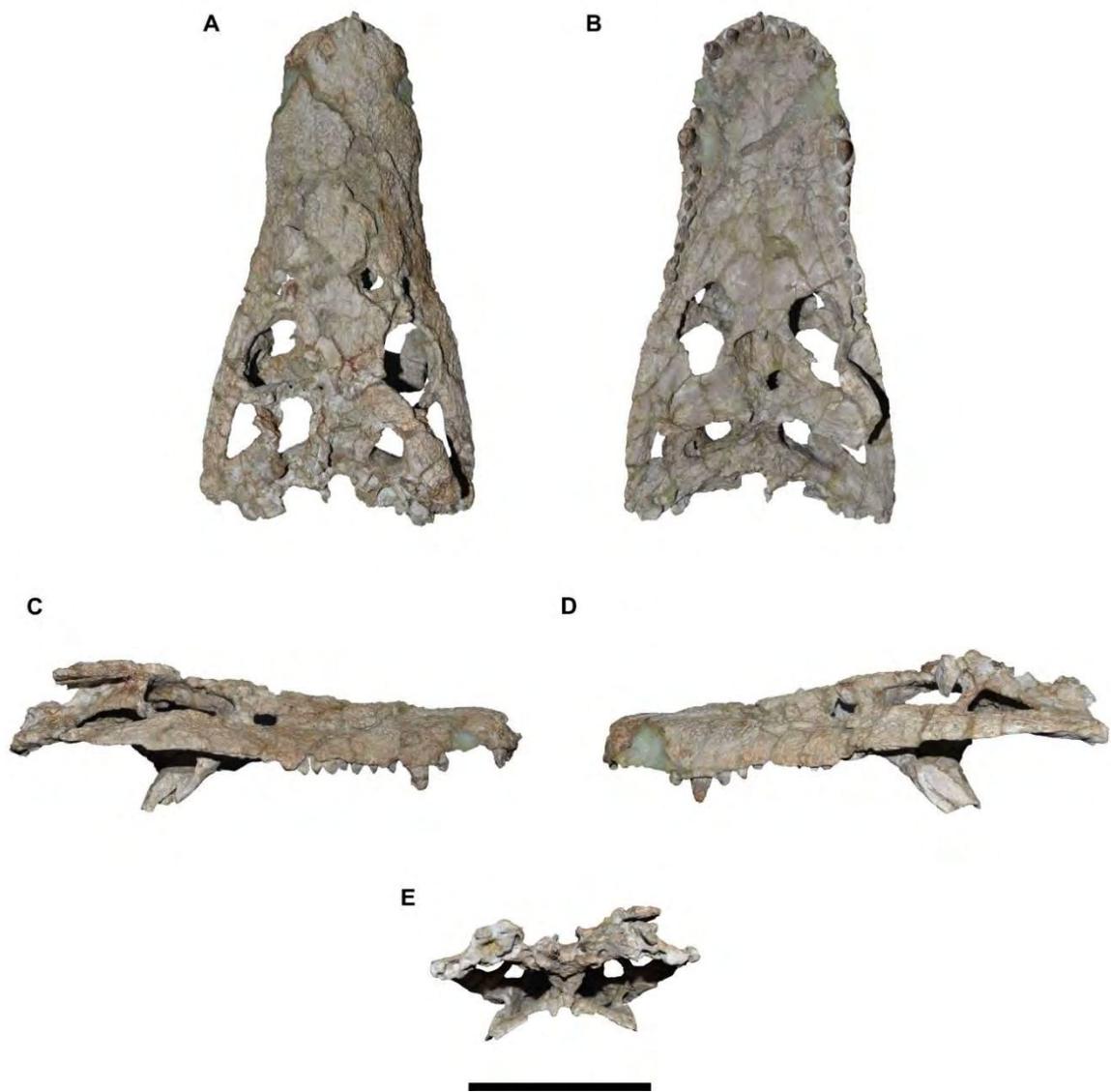
**Figura 3.96.** Neurocráneo de Peirosauridae MCF-PVPH-160, en vista lateral derecha. Escala de la barra = 10 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



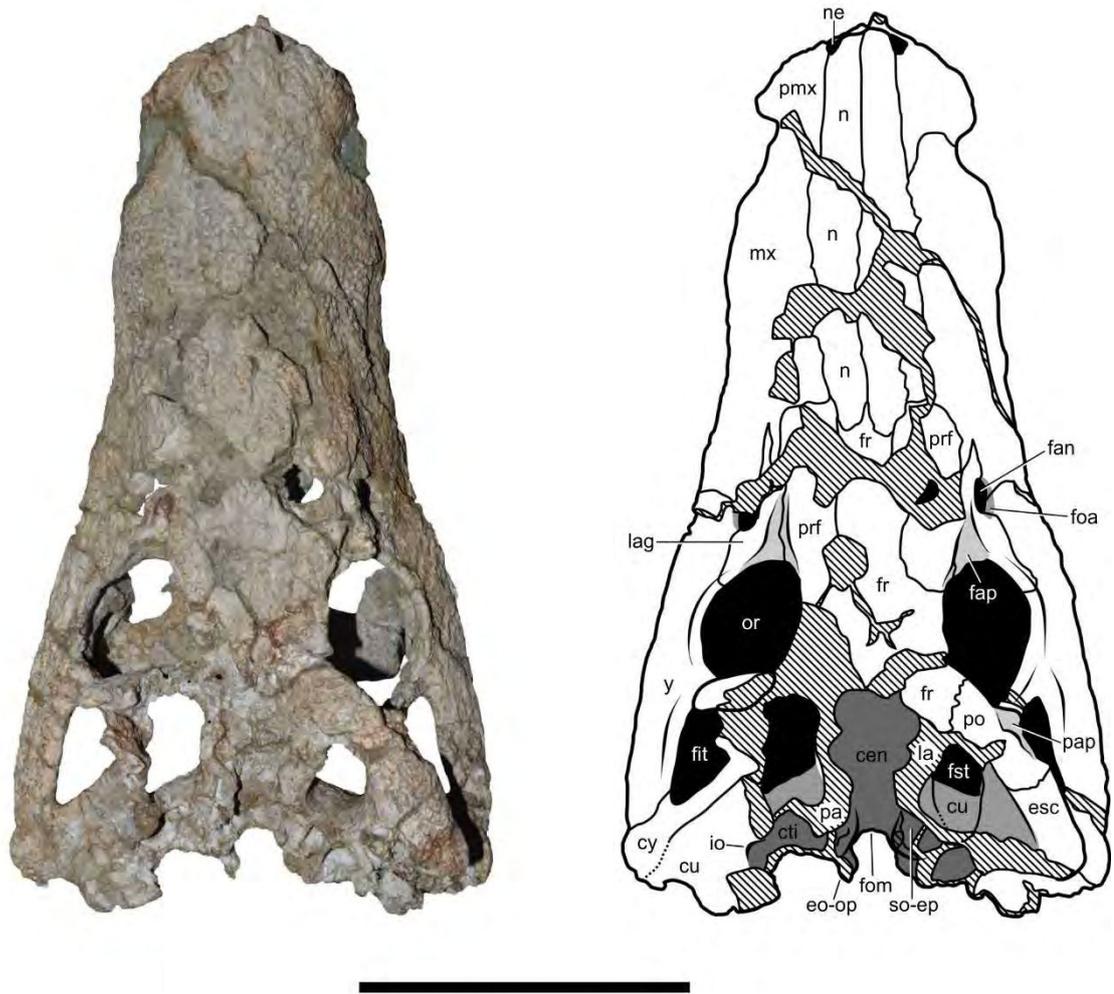
**Figura 3.97.** Neurocráneo de Peirosauridae MCF-PVPH-160, en vista posterior. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



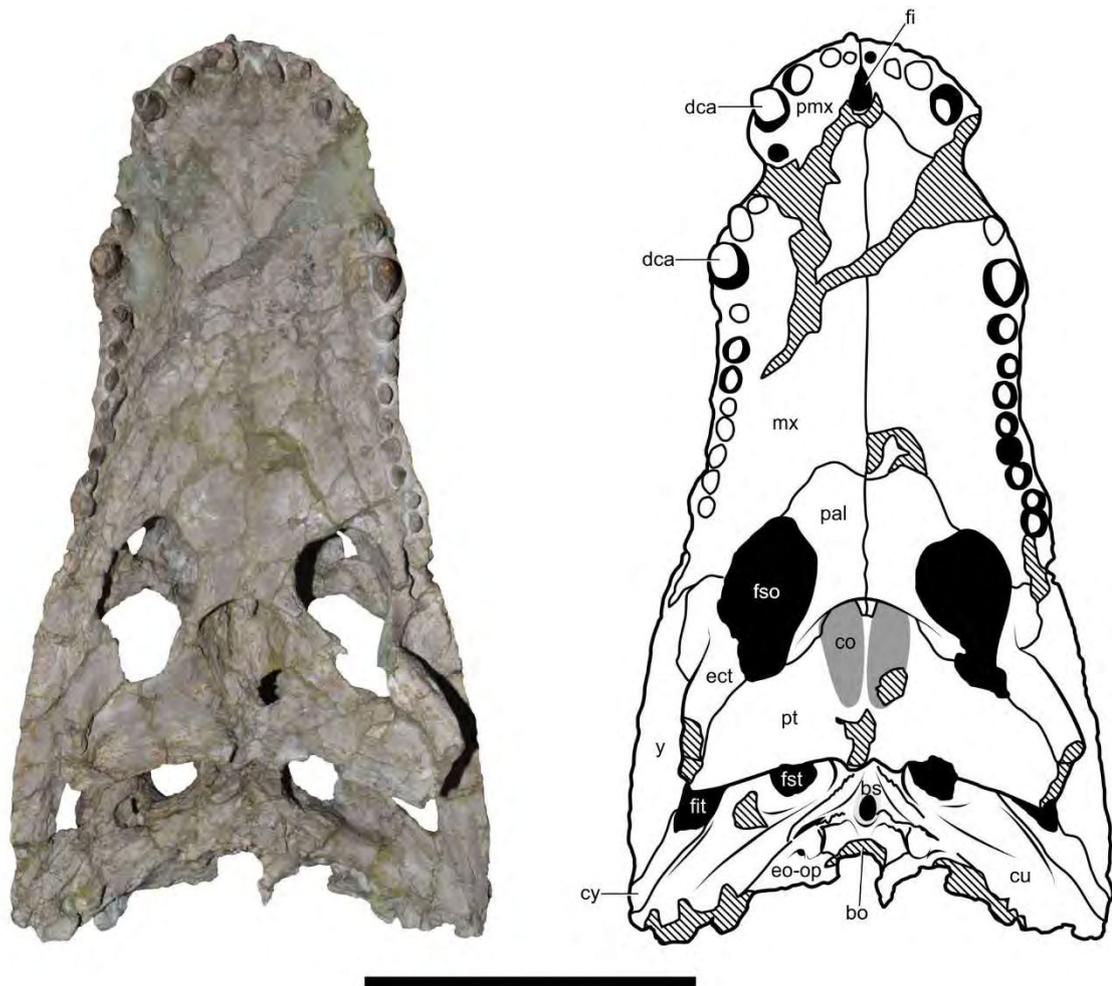
**Figura 3.98.** Encéfalo y nervios craneanos de Peirosauridae MCF-PVPH-160. A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista lateral. Escala de la barra = 2.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



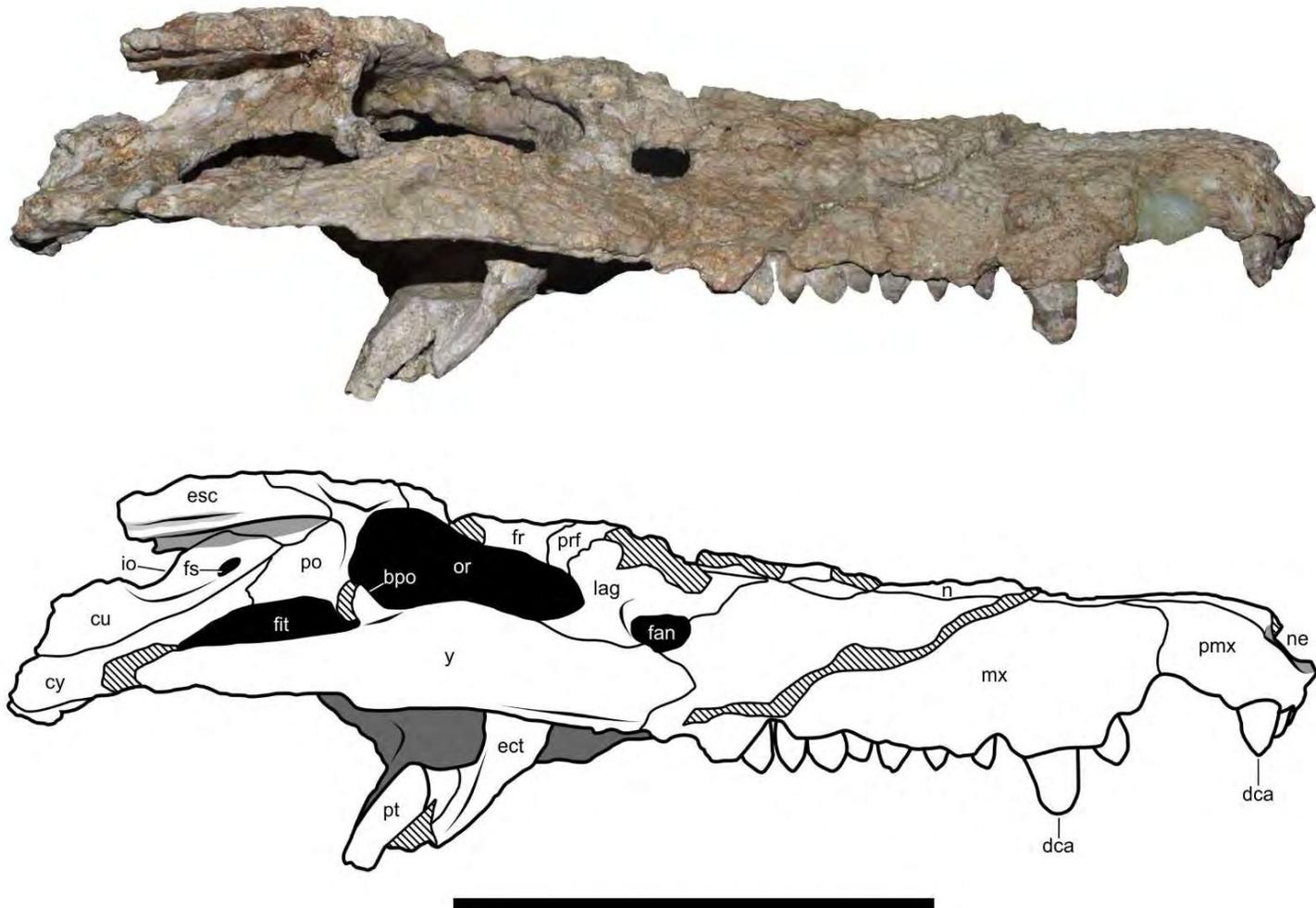
**Figura 3.99.** Neurocráneo de Peirosauridae MCF-PVPH-413. **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral derecha; **D**, vista lateral izquierda; **E**, vista posterior. Escala de la barra = 10 cm.



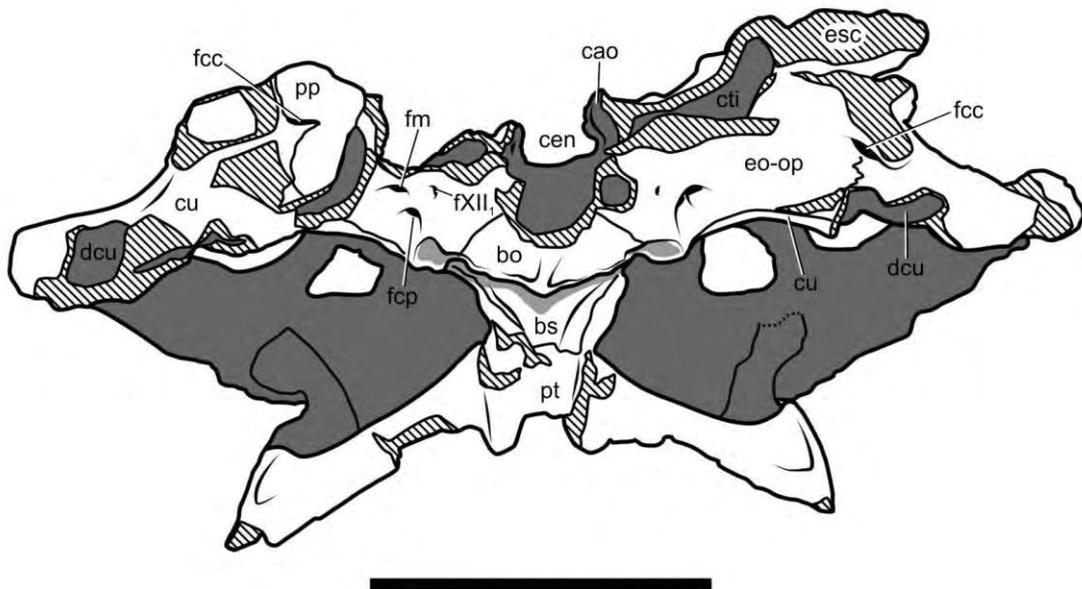
**Figura 3.100.** Neurocráneo de Peirosauridae MCF-PVPH-413, en vista dorsal. Escala de la barra = 10 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



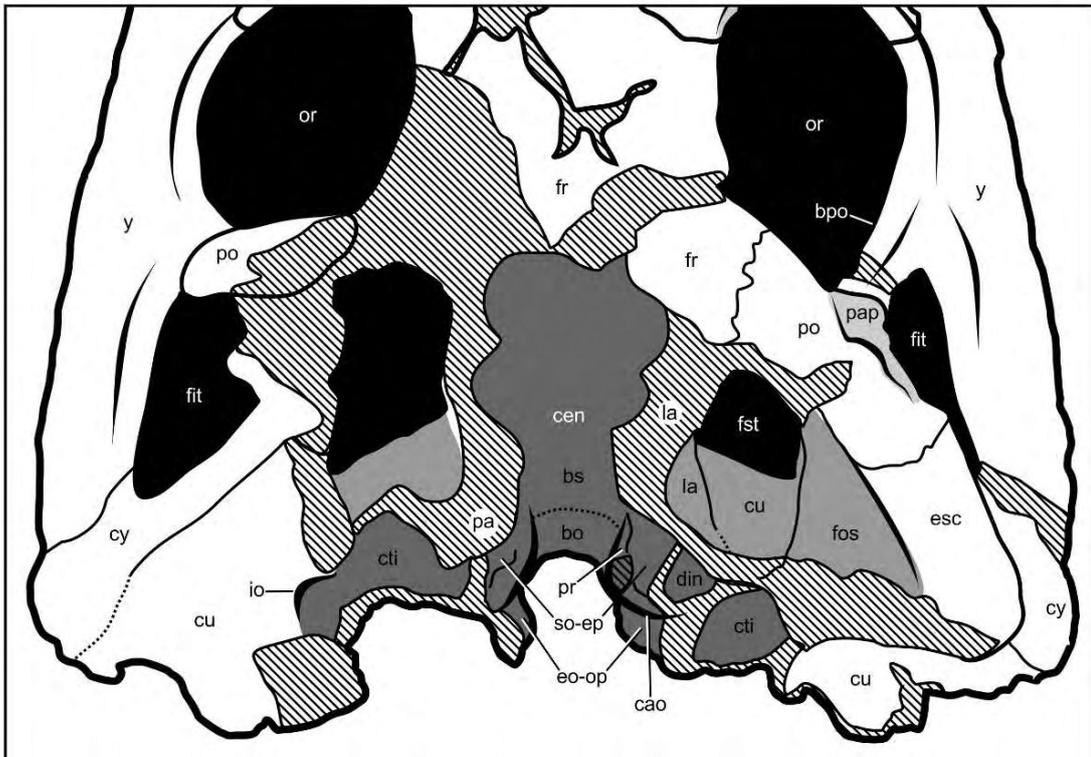
**Figura 3.101.** Neurocráneo de Peirosauridae MCF-PVPH-413, en vista ventral. Escala de la barra = 10 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



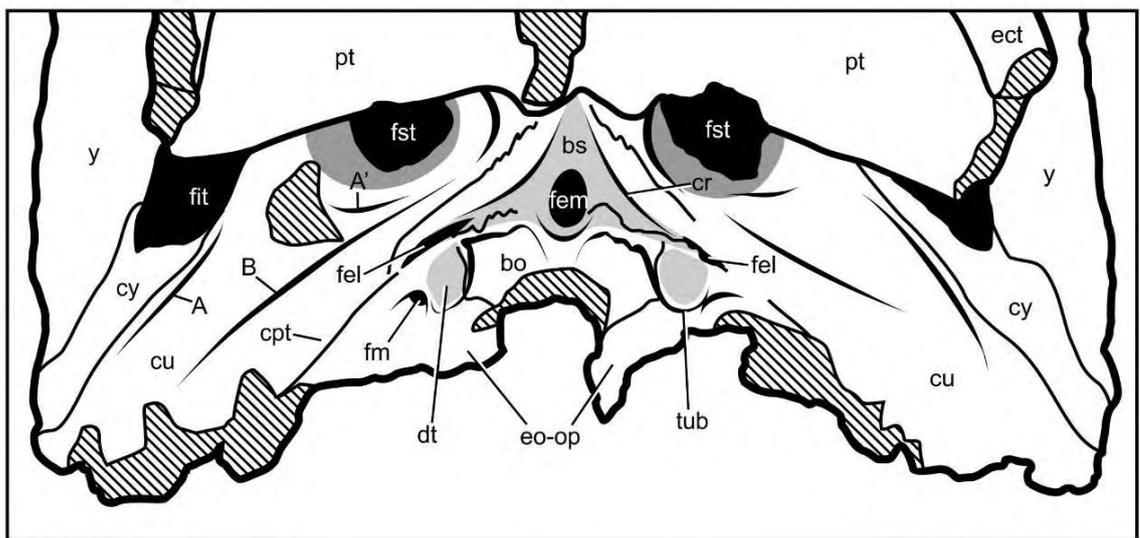
**Figura 3.102.** Neurocráneo de Peirosauridae MCF-PVPH-413, en vista lateral derecha. Escala de la barra = 10 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



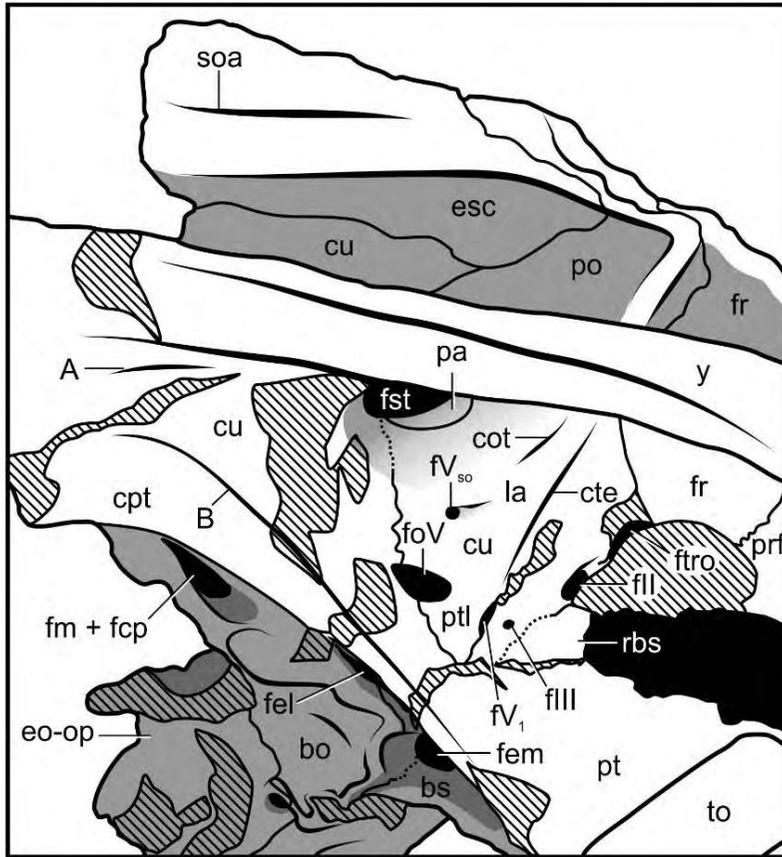
**Figura 3.103.** Neurocráneo de Peirosauridae MCF-PVPH-413, en vista posterior. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



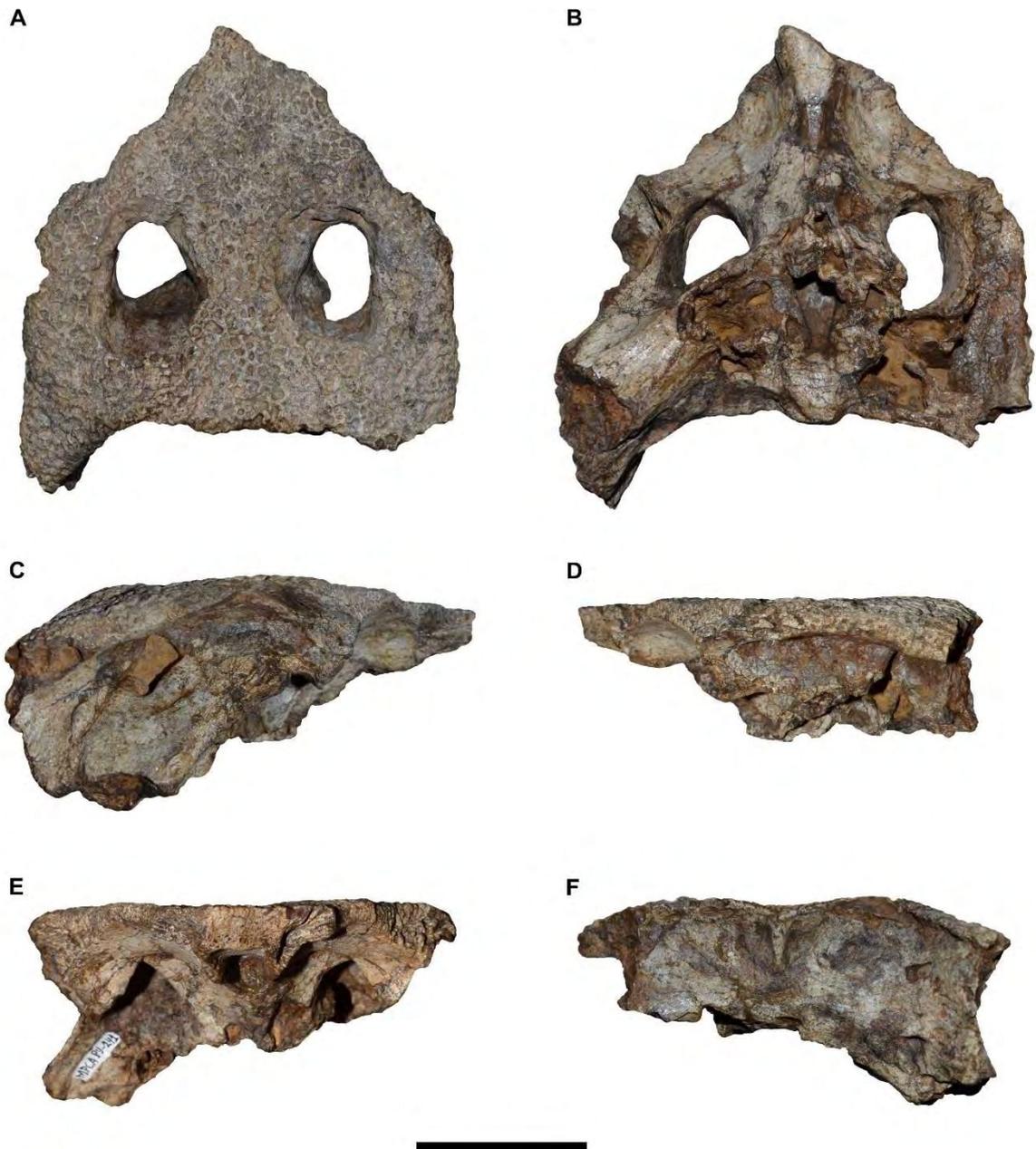
**Figura 3.104.** Tabla craneana de Peirosauridae MCF-PVPH-413. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



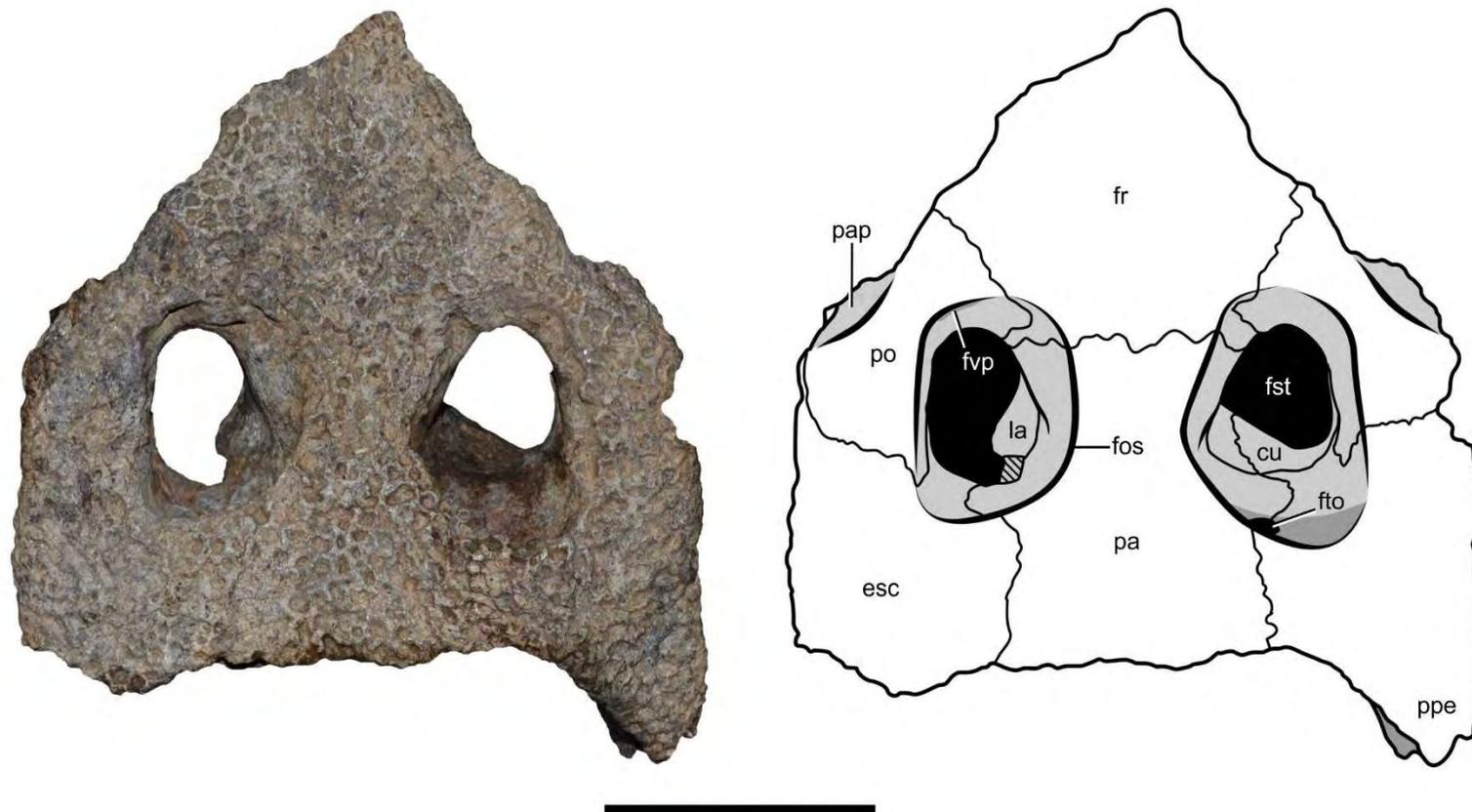
**Figura 3.105.** Basicráneo de Peirosauridae MCF-PVPH-413. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



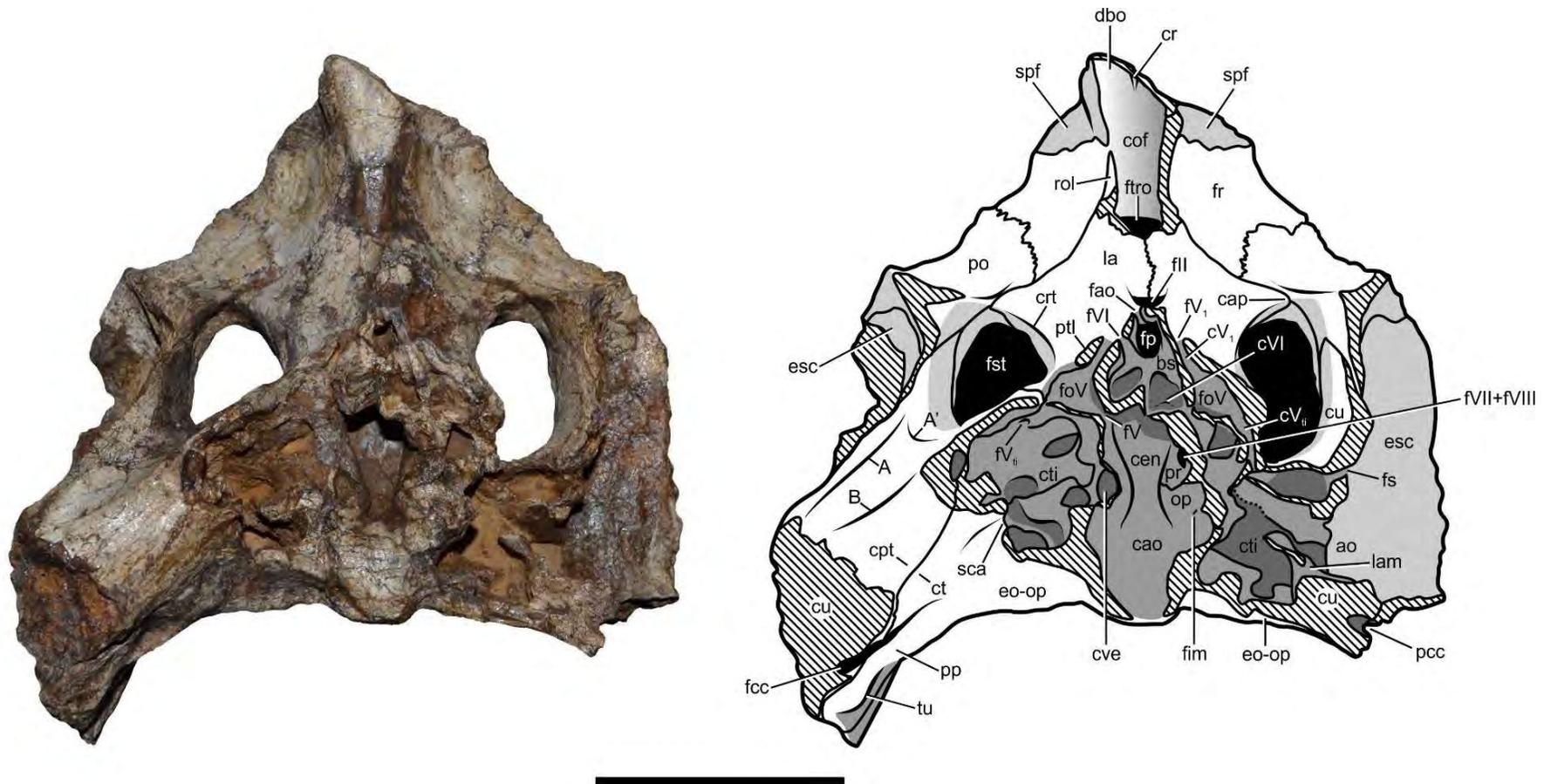
**Figura 3.106.** Pared lateral derecha del neurocráneo de Peirosauridae MCF-PVPH-413. Escala de la barra = 2.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



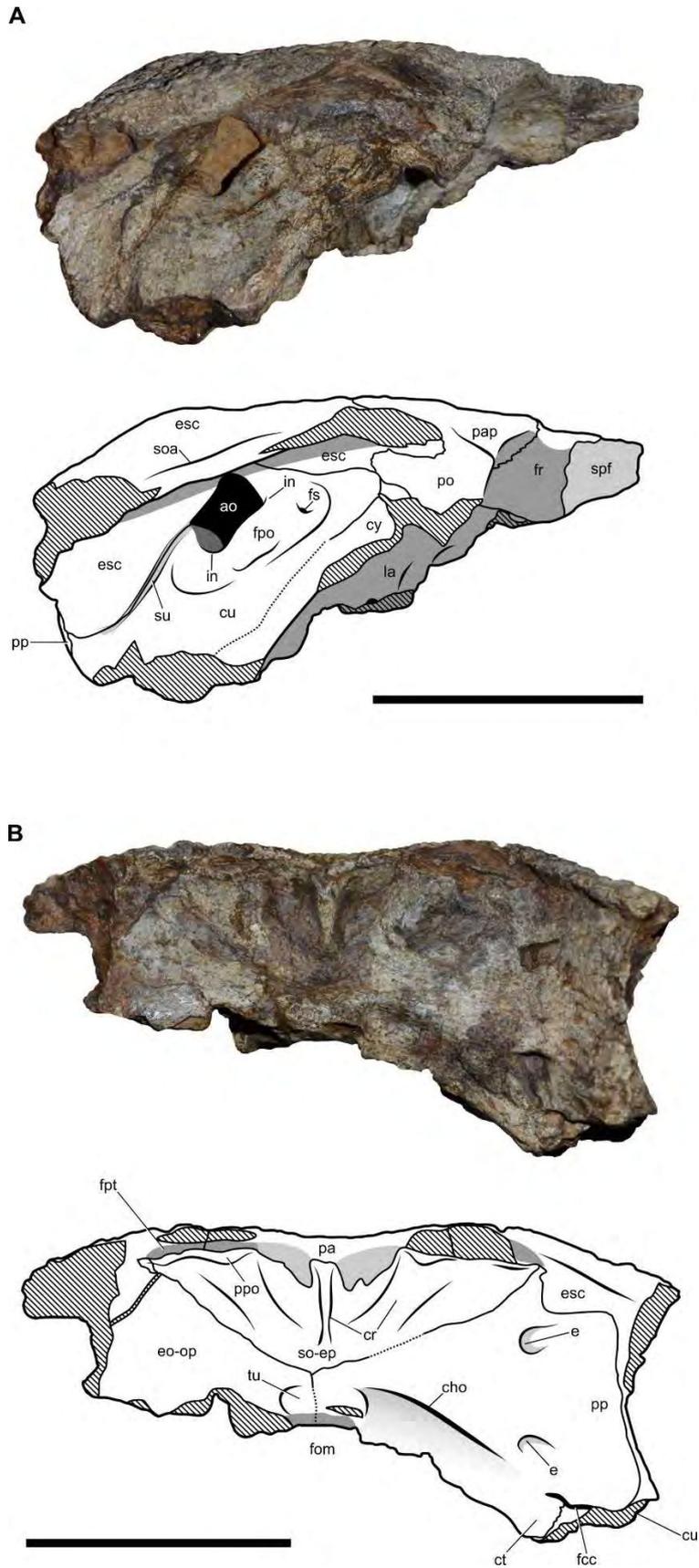
**Figura 3.107.** Neurocráneo de Peirosauridae MPCA-PV-241. **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral derecha; **D**, vista lateral izquierda; **E**, vista anterior; **F**, vista posterior. Escala de la barra = 5 cm.



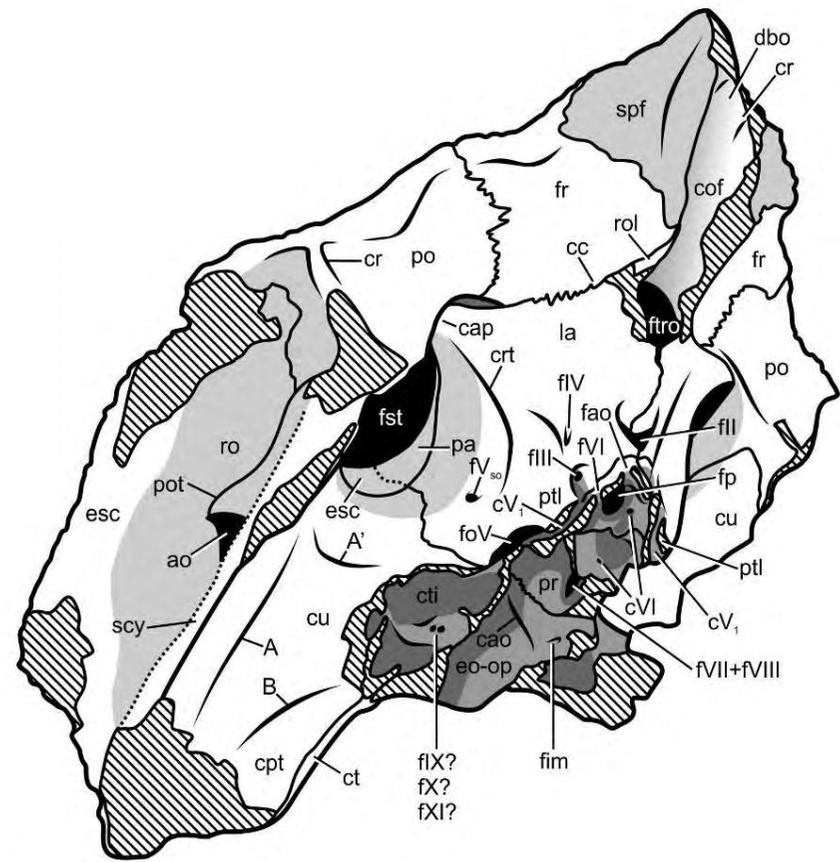
**Figura 3.108.** Neurocráneo de Peirosauridae MPCA-PV-241, en vista dorsal. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



**Figura 3.109.** Neurocráneo de Peirosauridae MPCA-PV-241, en vista ventral. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.

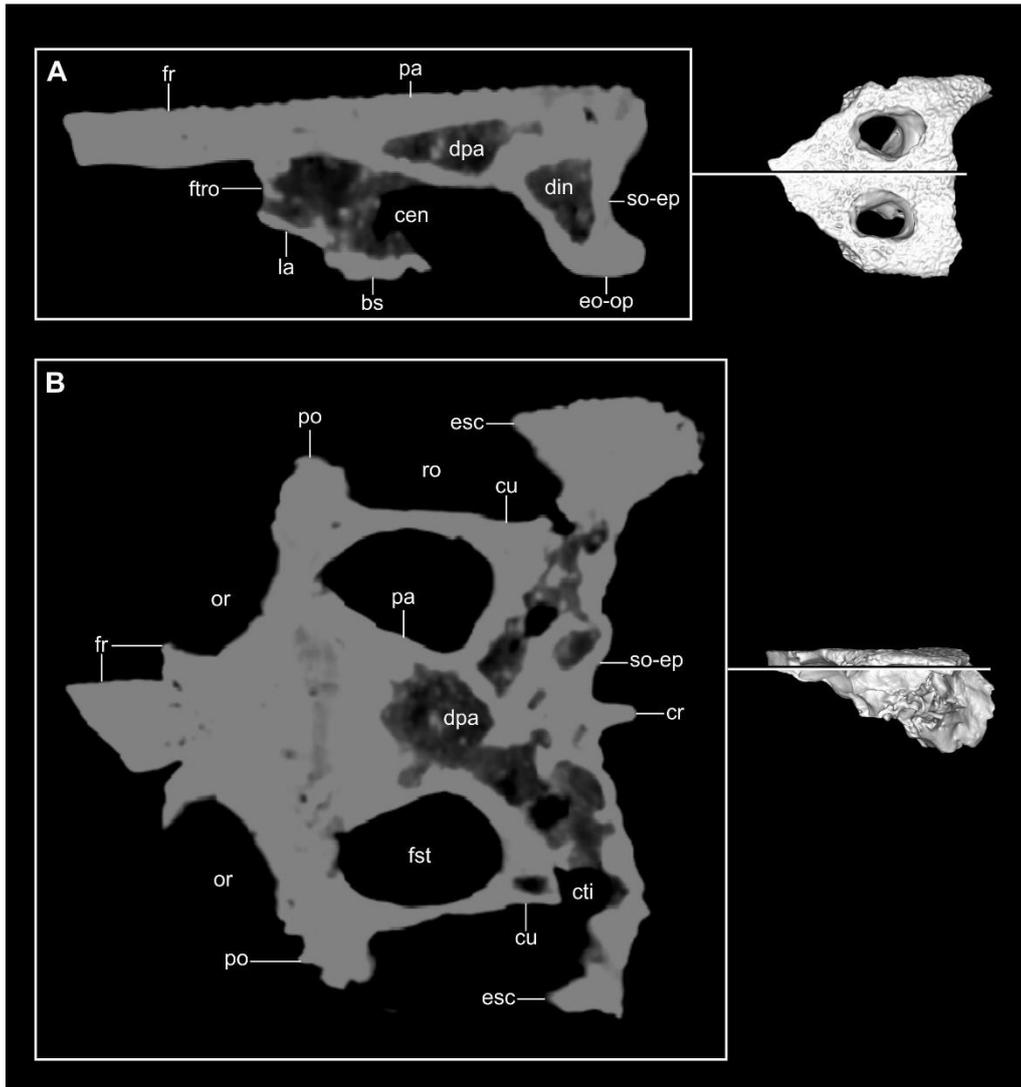


**Figura 3.110.** Neurocráneo de Peirosauridae MPCA-PV-241. **A**, vista lateral derecha; **B**, vista posterior. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.

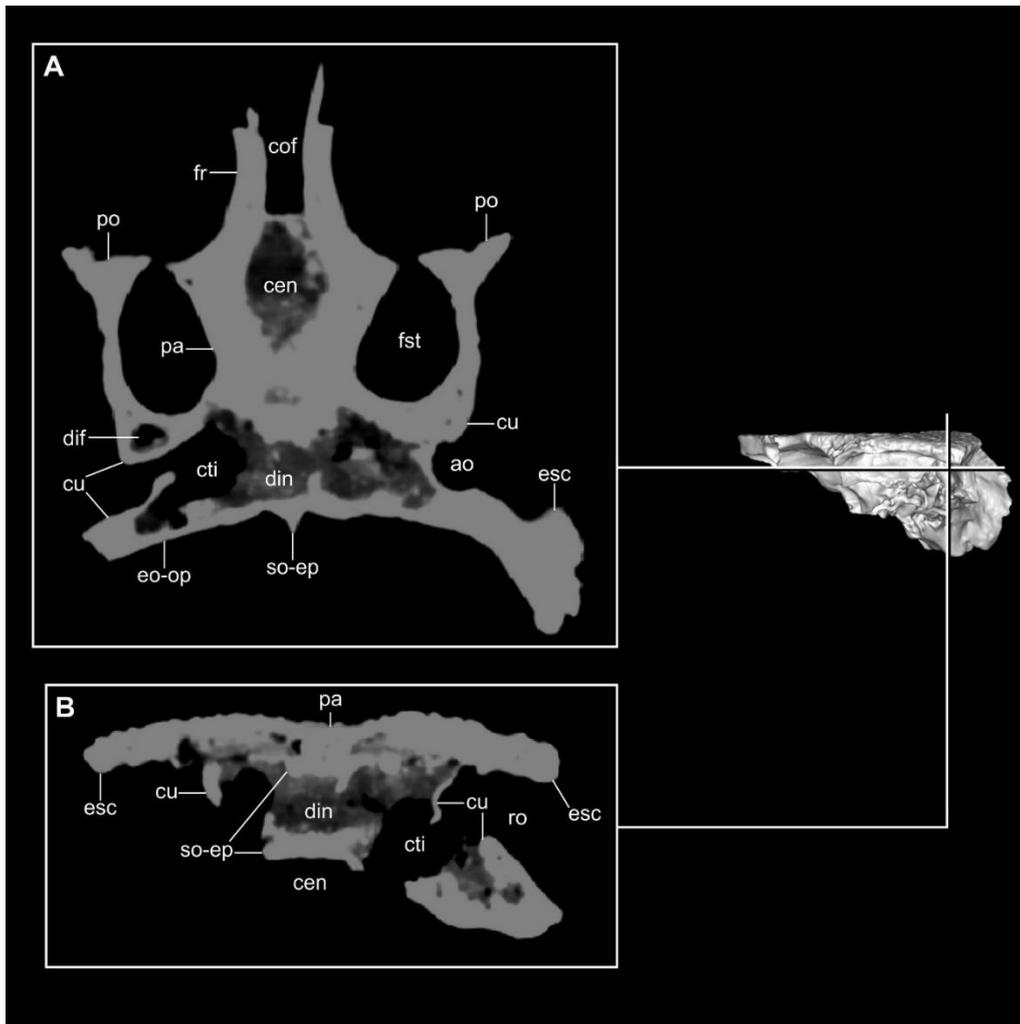


**Figura 3.111.** Pared lateral derecha del neurocráneo de Peirosauridae MPCA-PV-241. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.

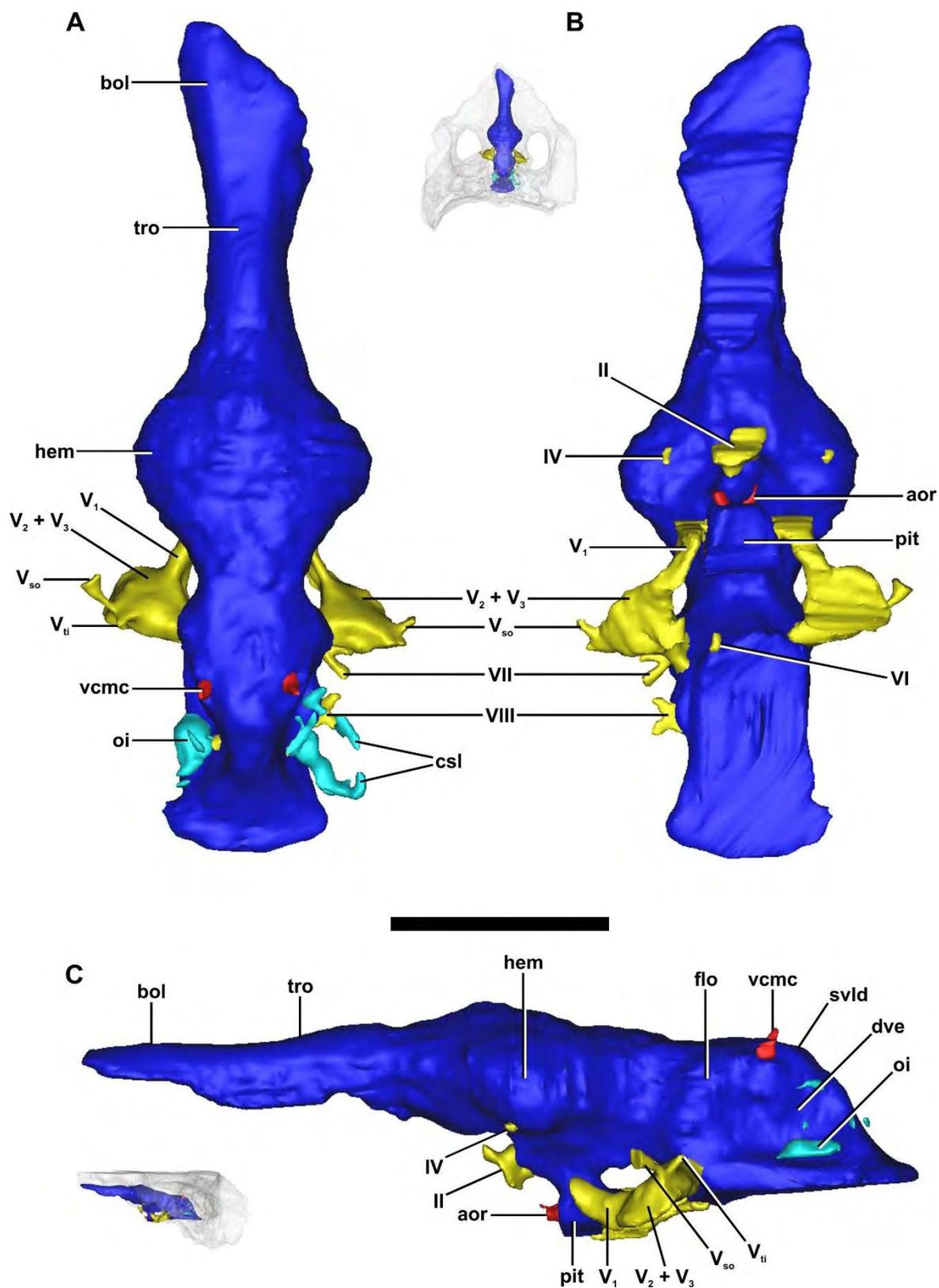




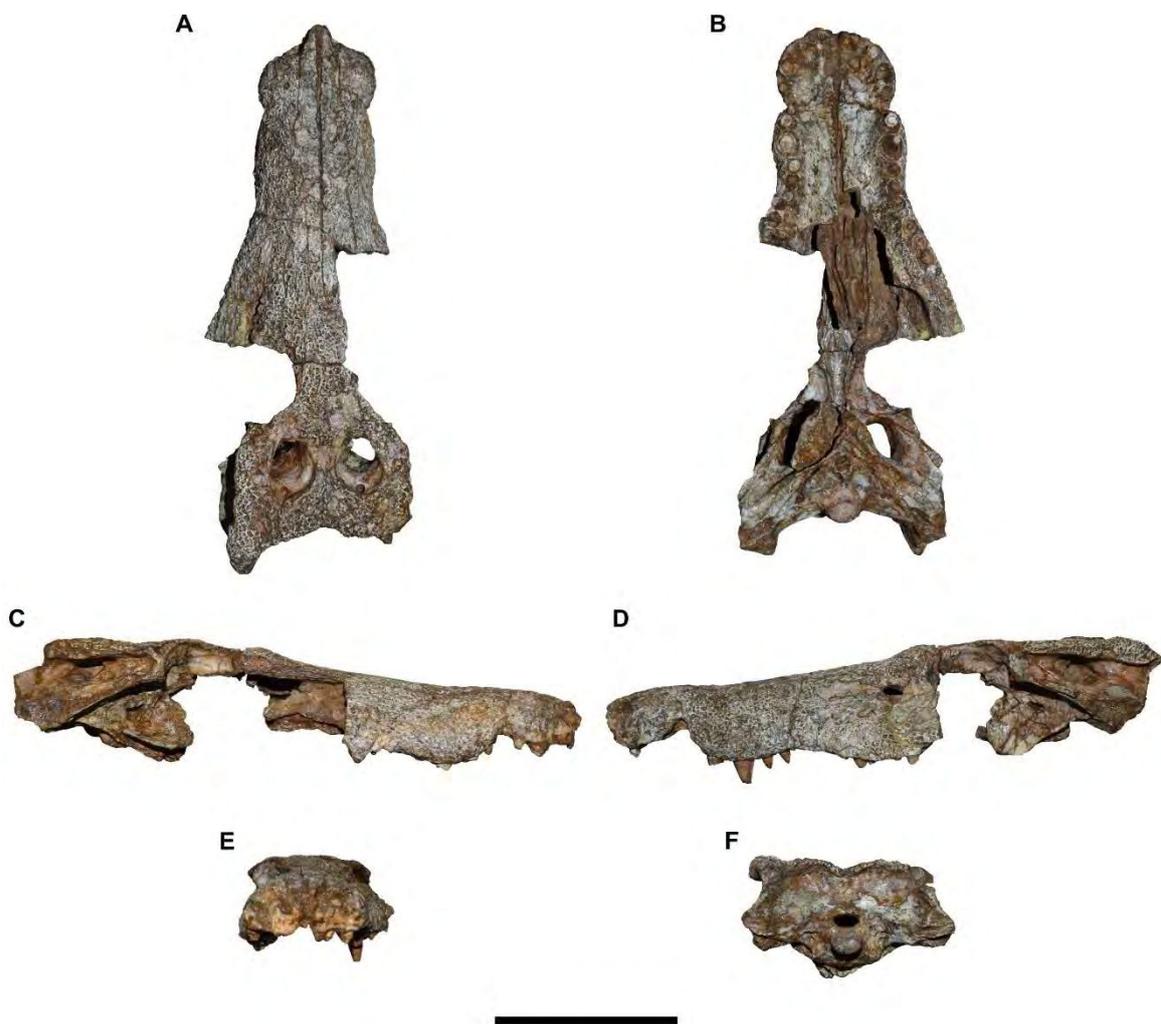
**Figura 3.113.** Divertículo parietal de Peirosauridae MPCA-PV-241. **A**, sección sagital; **B**, sección horizontal. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



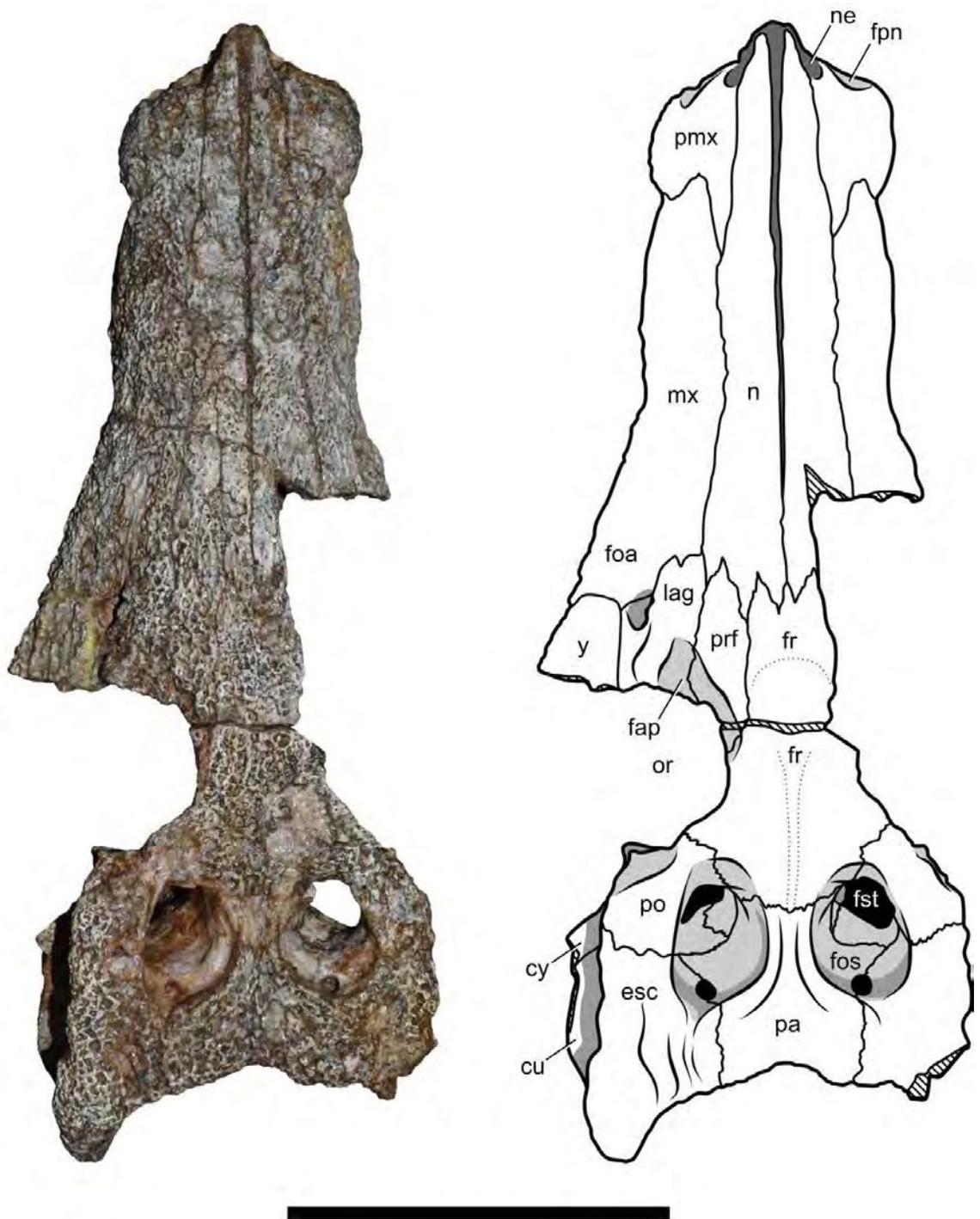
**Figura 3.114.** Divertículo intertimpánico de Peirosauridae MPCA-PV-241. **A**, sección sagital; **B**, sección horizontal. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



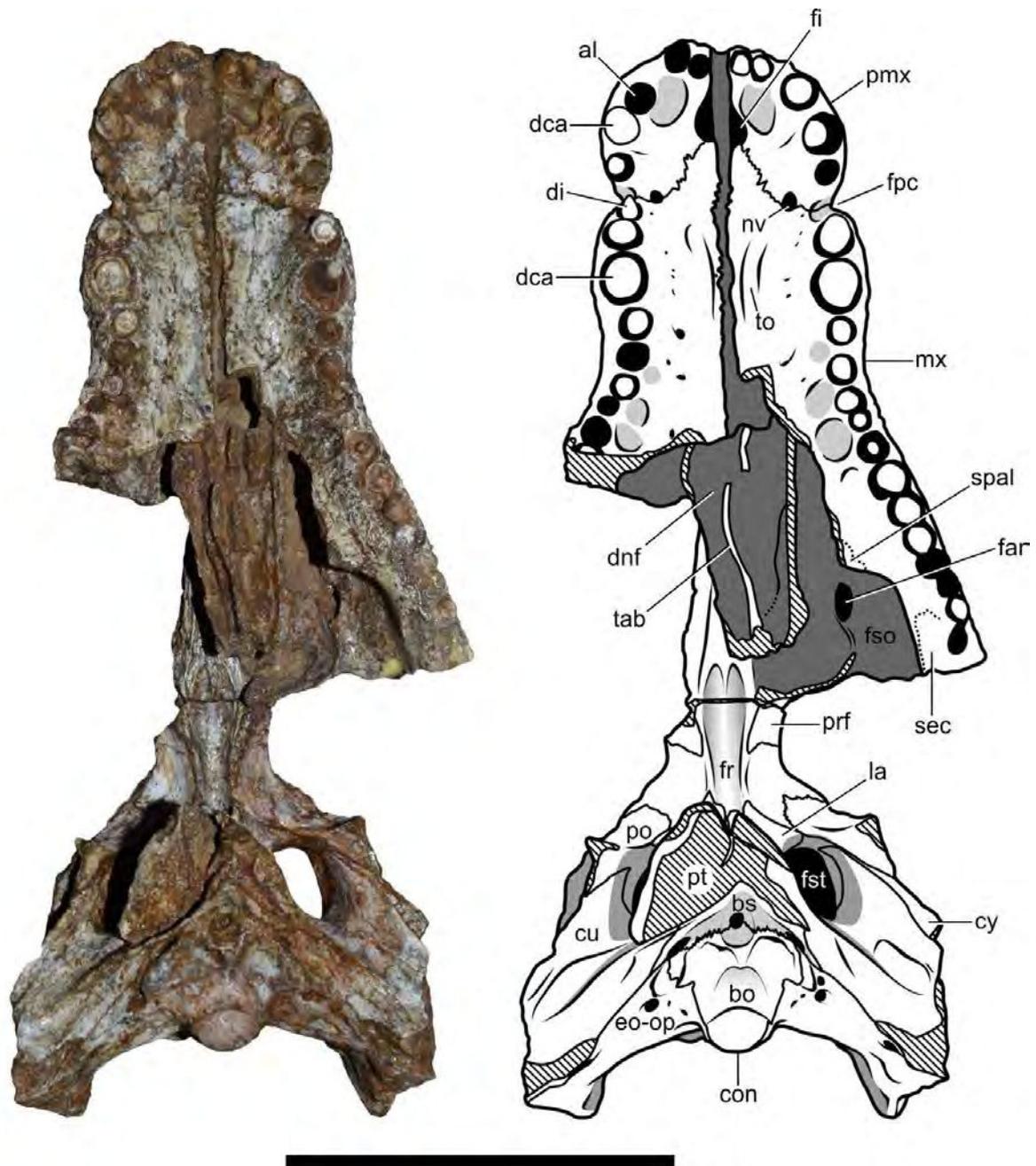
**Figura 3.115.** Encéfalo, nervios craneanos, oído interno y arteria carótida de Peirosauridae MPCV-241. **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral. Escala de la barra = 2.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



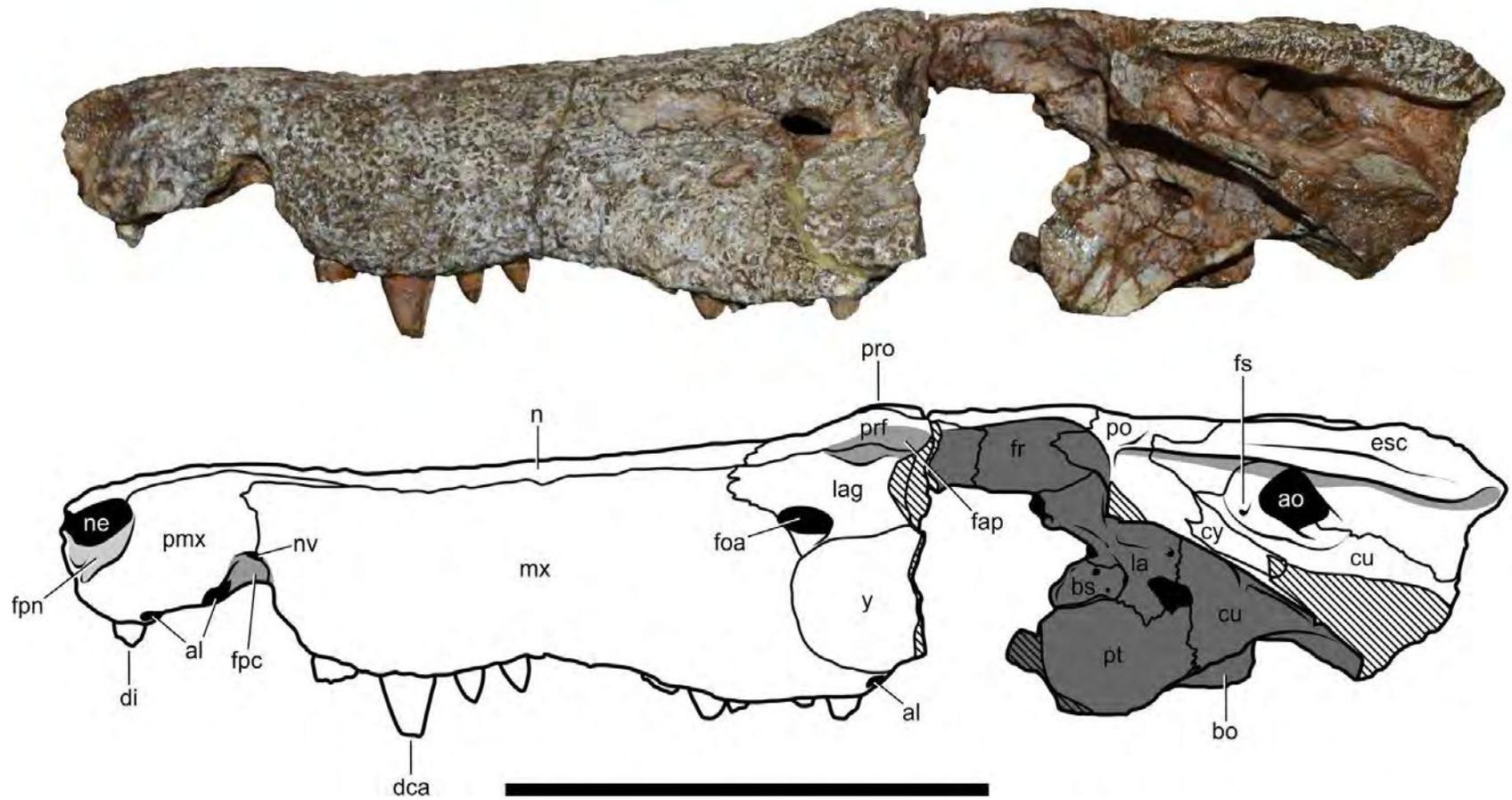
**Figura 3.116.** Neurocráneo de Peirosauridae gen. et sp. nov (especimen MPCA-PV-240). **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**; vista lateral derecha; **D**, vista lateral izquierda; **E**, vista anterior; **F**, vista posterior. Escala de la barra = 10 cm.



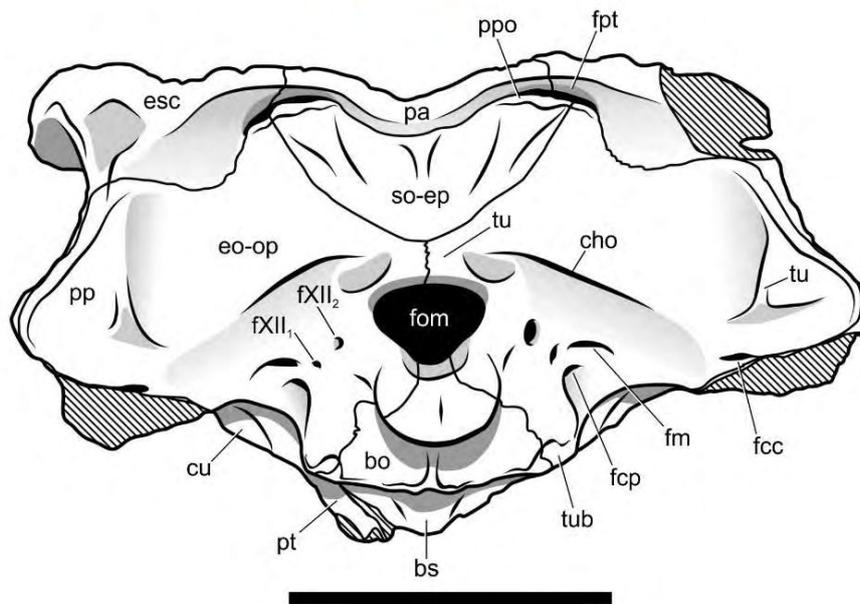
**Figura 3.117.** Neurocráneo de Peirosauridae gen. et sp. nov. (especimen MPCA-PV-240), en vista dorsal. Escala de la barra = 10 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



**Figura 3.118.** Neurocráneo de Peirosauridae gen. et sp. nov. (especimen MPCA-PV-240), en vista ventral. Escala de la barra = 10 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



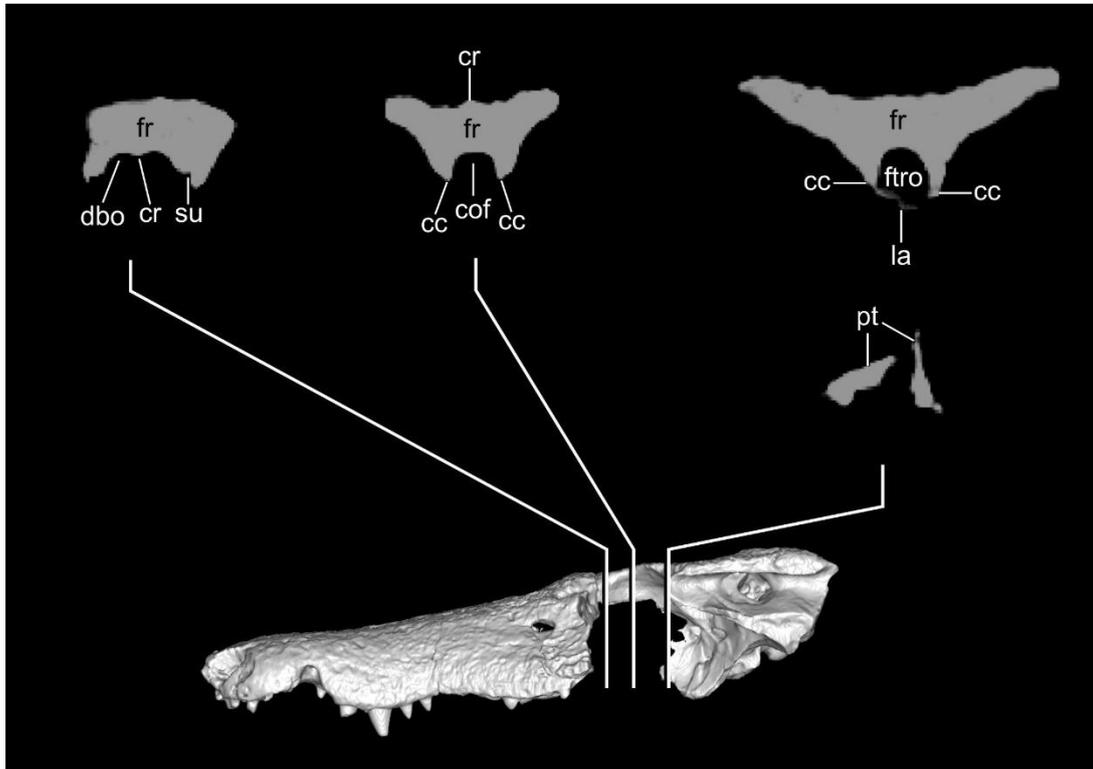
**Figura 3.119.** Neurocráneo de Peirosauridae gen. et sp. nov. (especimen MPCA-PV-240), en vista lateral. Escala de la barra = 10 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



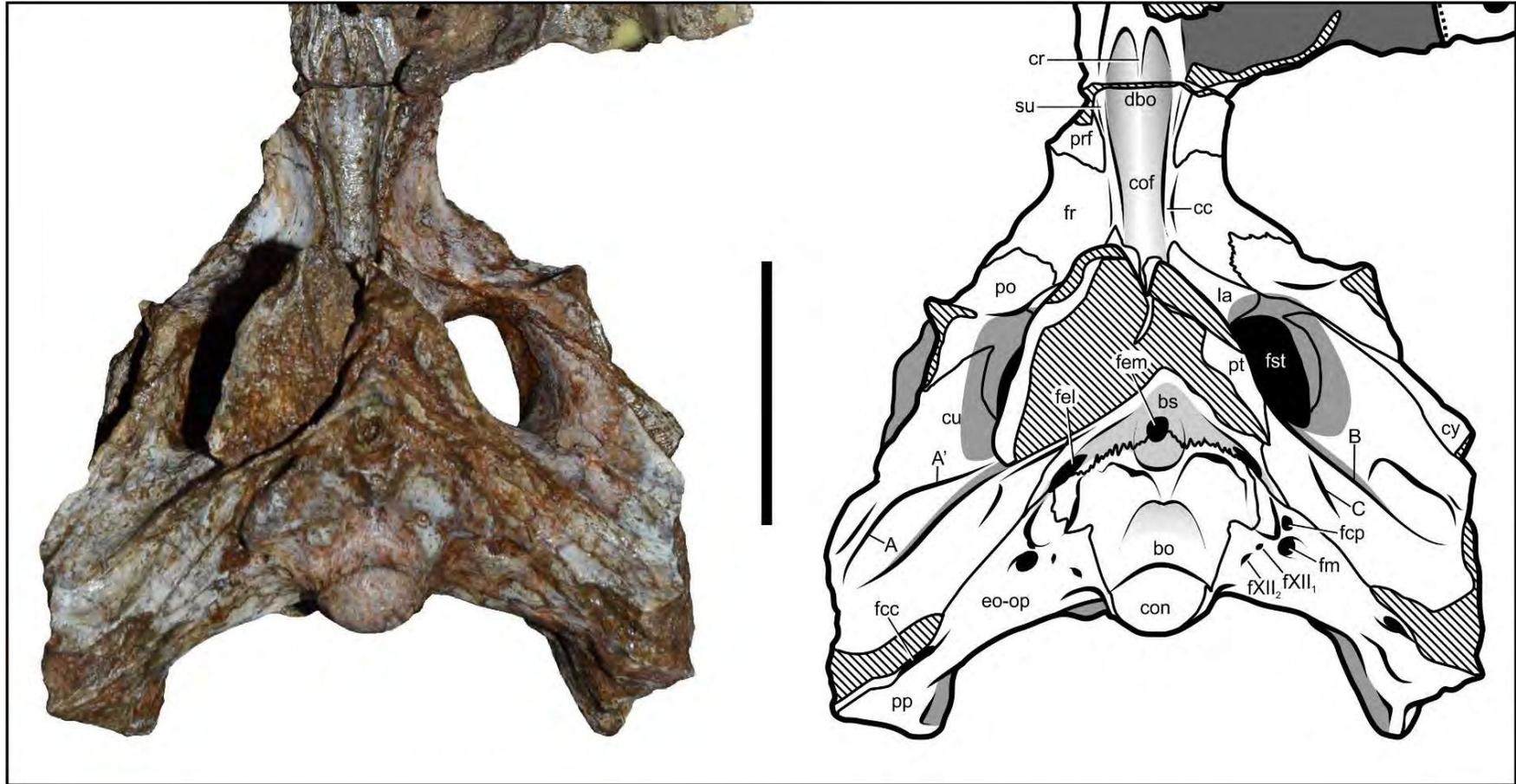
**Figura 3.120.** Tabla occipital de Peirosauridae gen. et sp. nov. (especimen MPCA-PV-240). Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



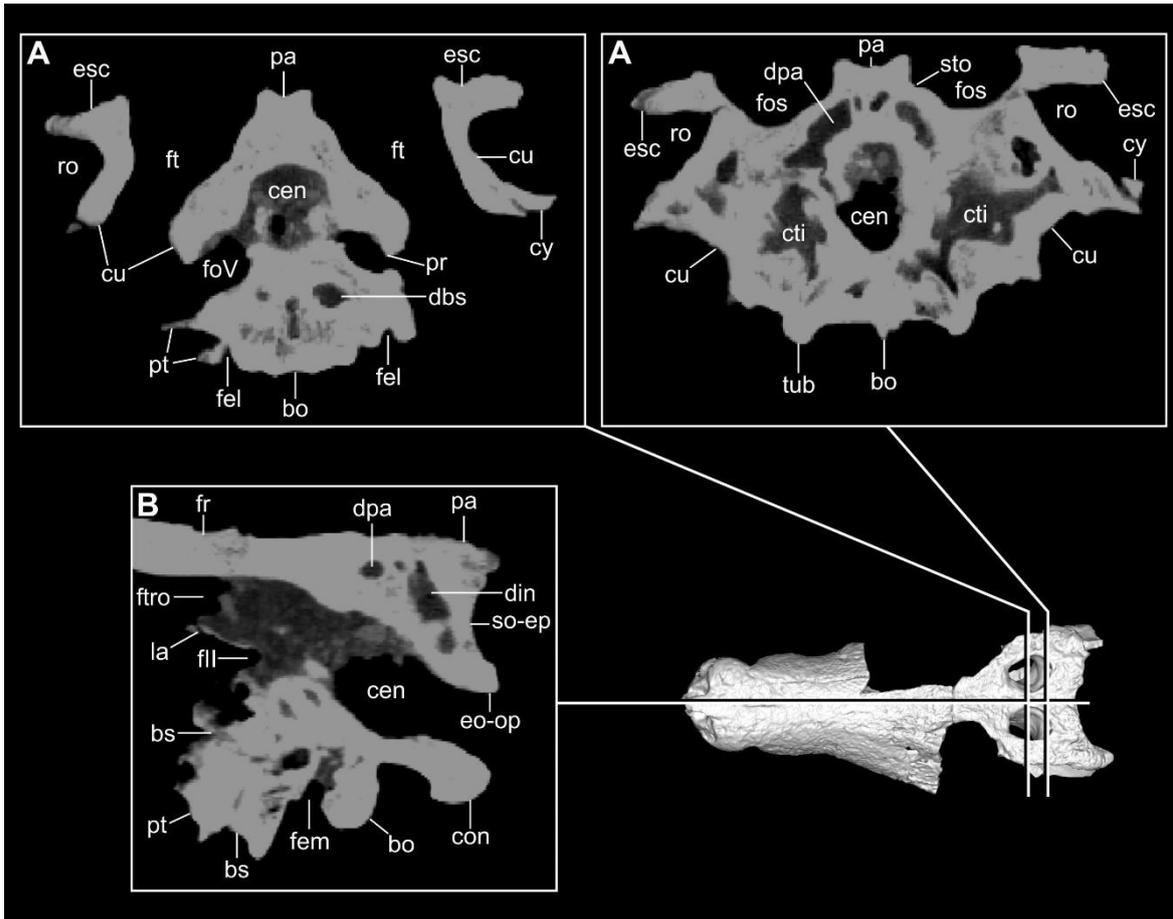
**Figura 3.121.** Tabla craneana de Peirosauridae gen. et sp. nov. (especimen MPCA-PV-240). Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



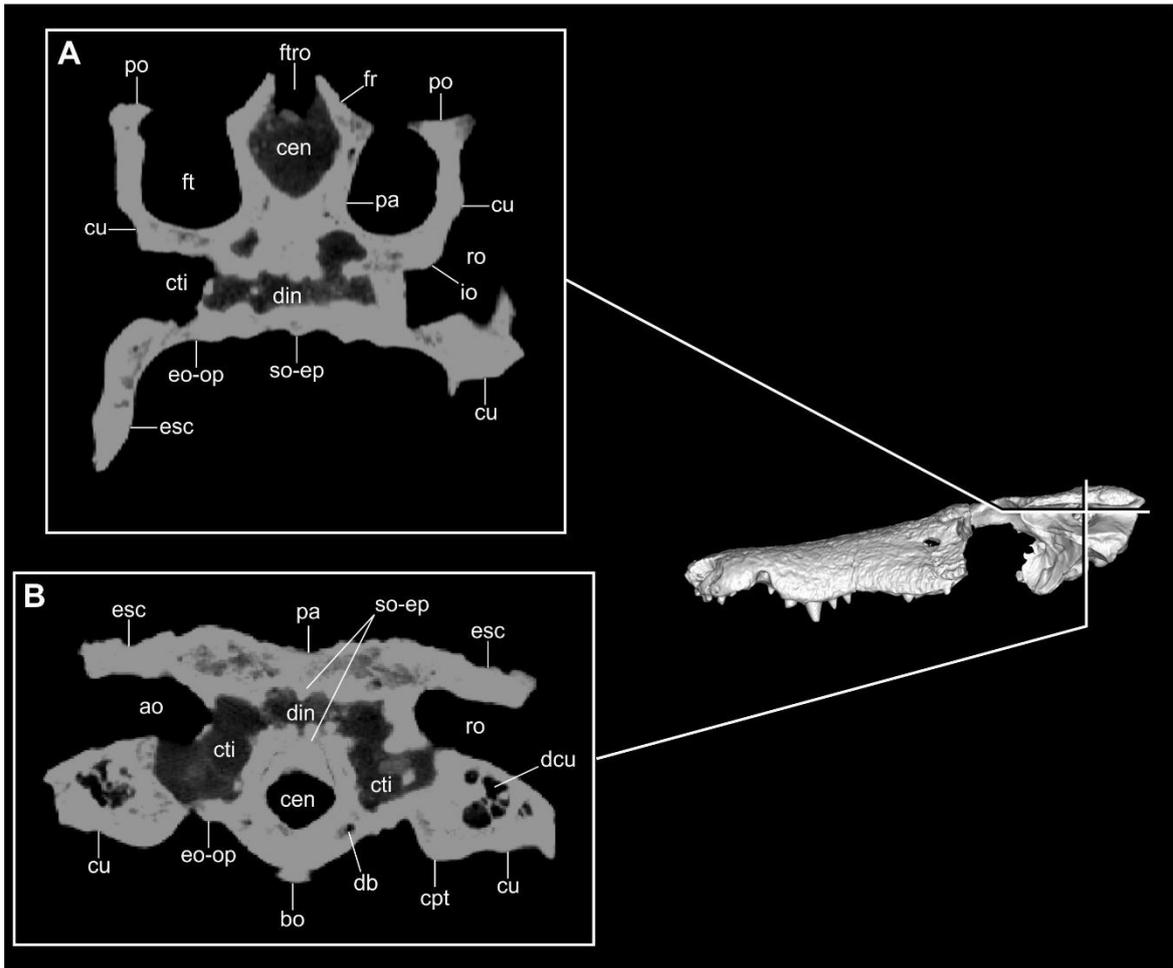
**Figura 3.122.** Frontal de Peirosauridae gen. et sp. nov. (especimen MPCA-PV-240), en diferentes secciones transversales. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



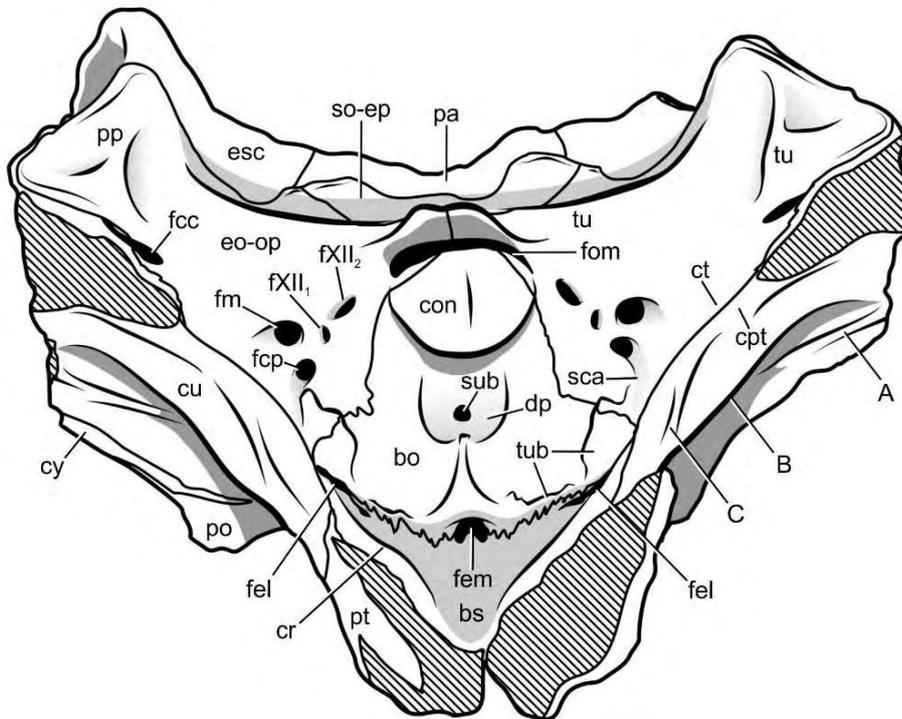
**Figura 3.123.** Neurocráneo de Peirosauridae gen. et sp. nov. (especimen MPCA-PV-240), en vista ventral. Escala de la barra = 5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



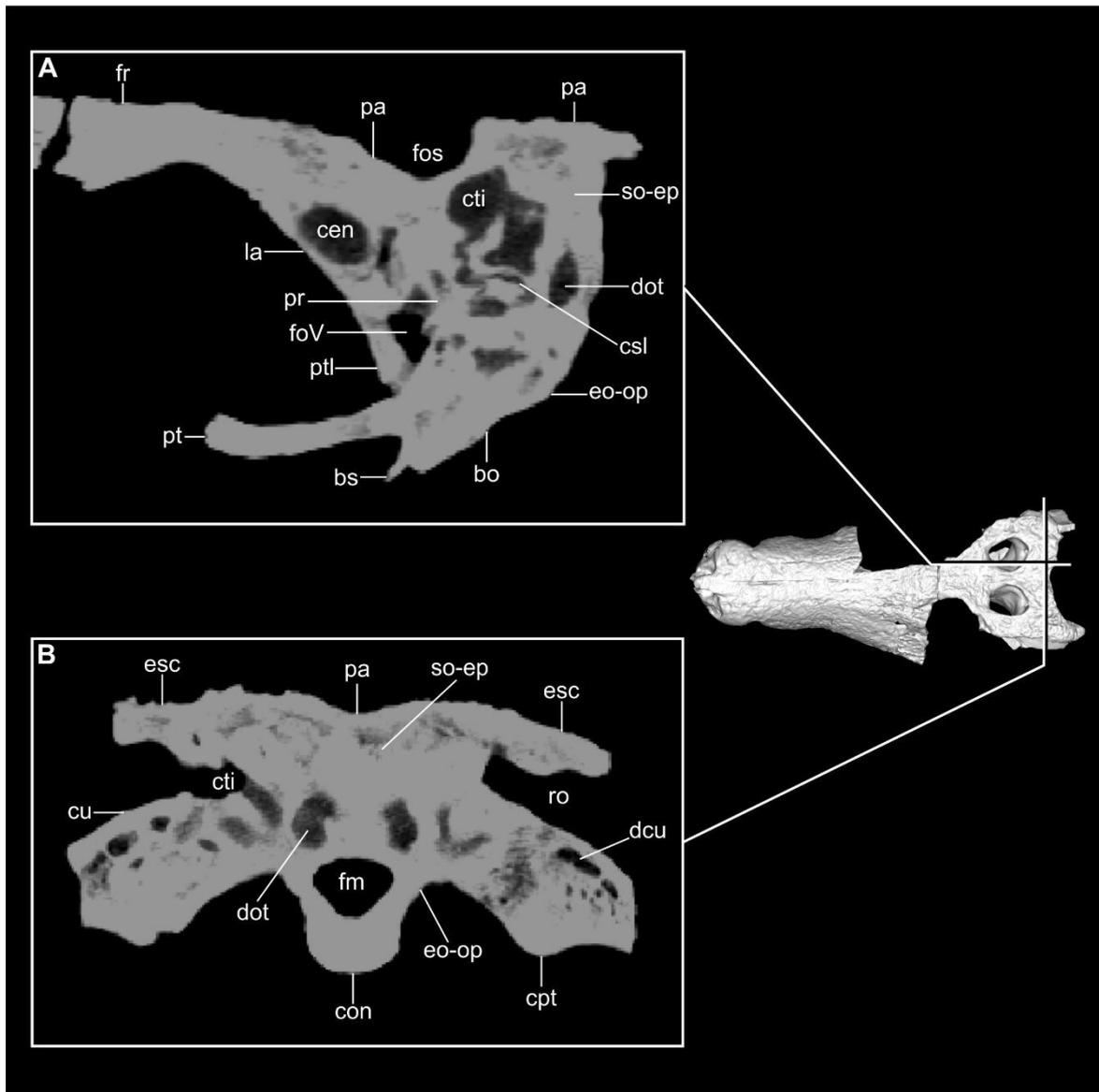
**Figura 3.124.** Divertículo parietal de Peirosauridae gen. et sp. nov. (especimen MPCA-PV-240), en diferentes secciones transversales (A) y en sección sagital (B). Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



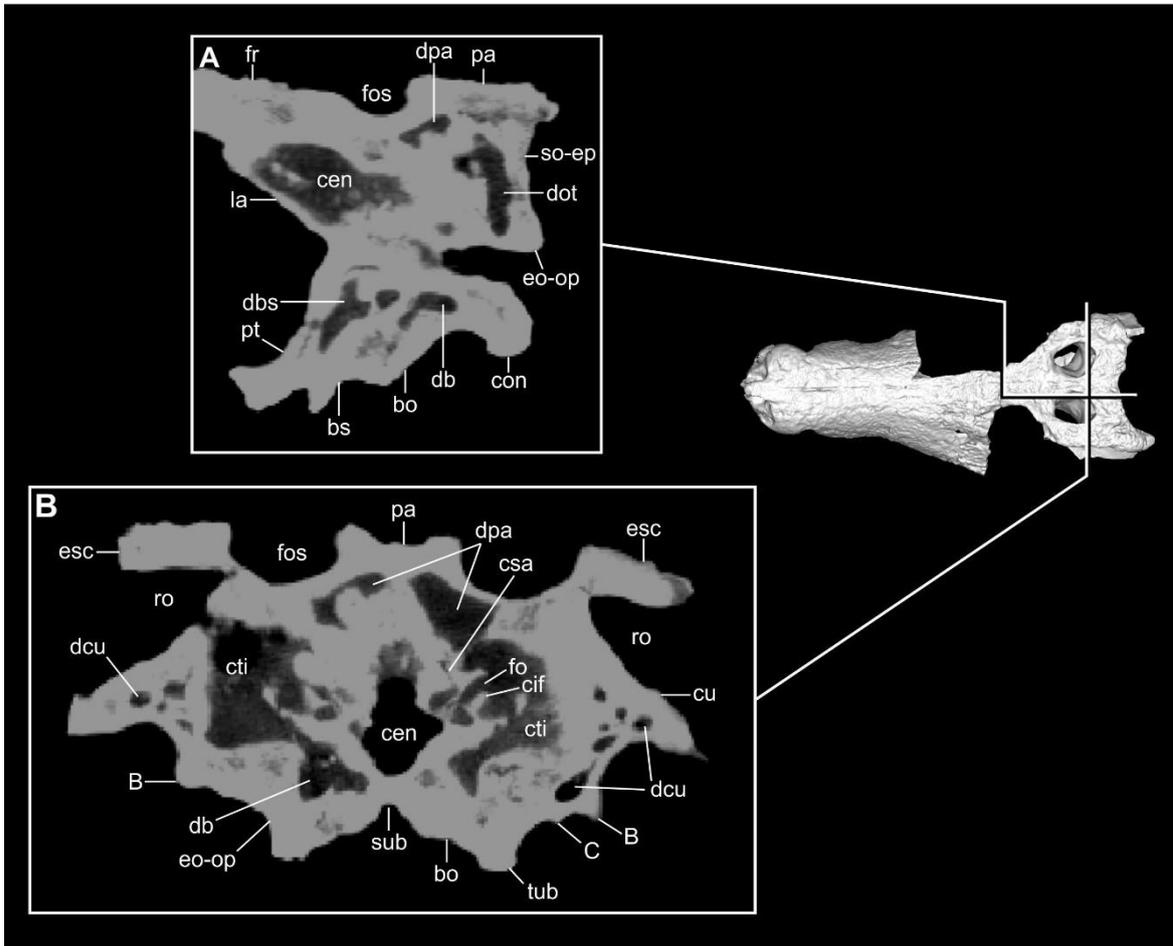
**Figura 3.125.** Divertículo intertimpánico de Peirosauridae gen. et sp. nov. (especimen MPCA-PV-240), en sección horizontal (A) y en sección transversal (B). Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



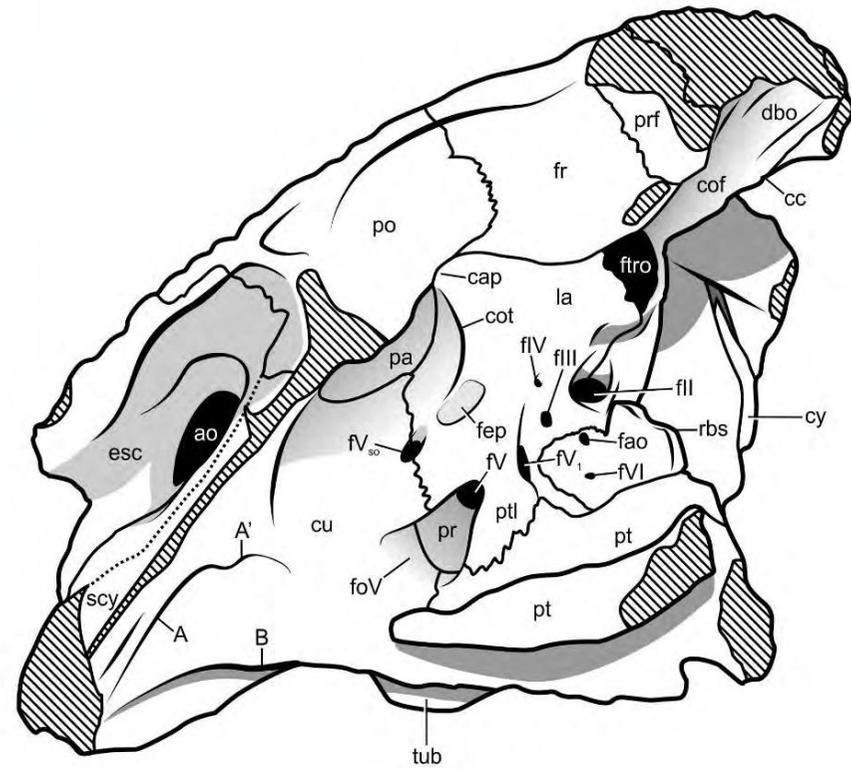
**Figura 3.126.** Basicráneo de Peirosauridae gen. et sp. nov. (especimen MPCA-PV-240). Escala de la barra = .Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



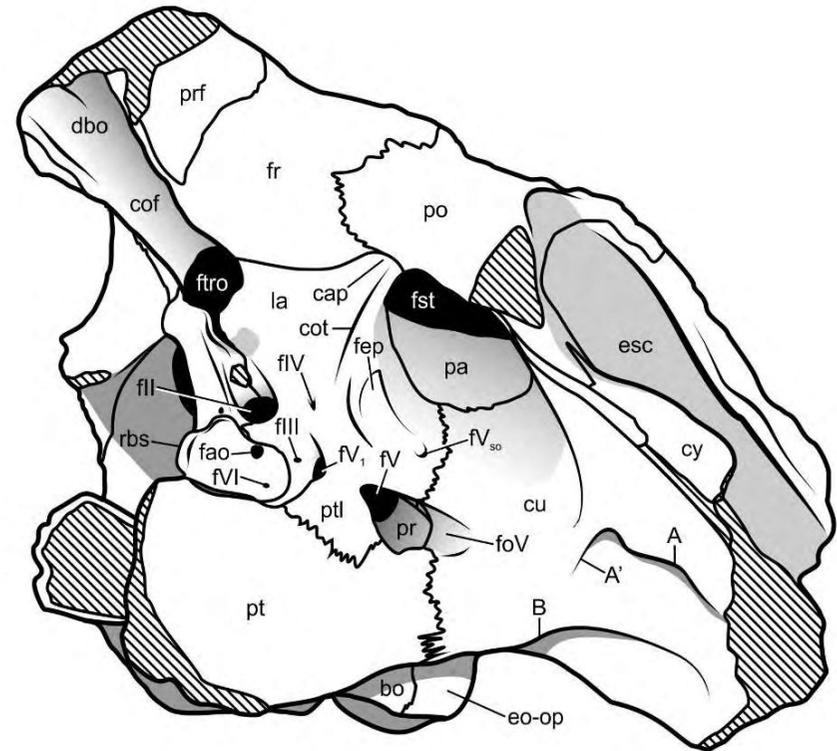
**Figura 3.127.** Divertículo otoccipital de Peirosauridae gen. et sp. nov. (especimen MPCA-PV-240), en sección sagital (A) y en sección transversal (B). Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



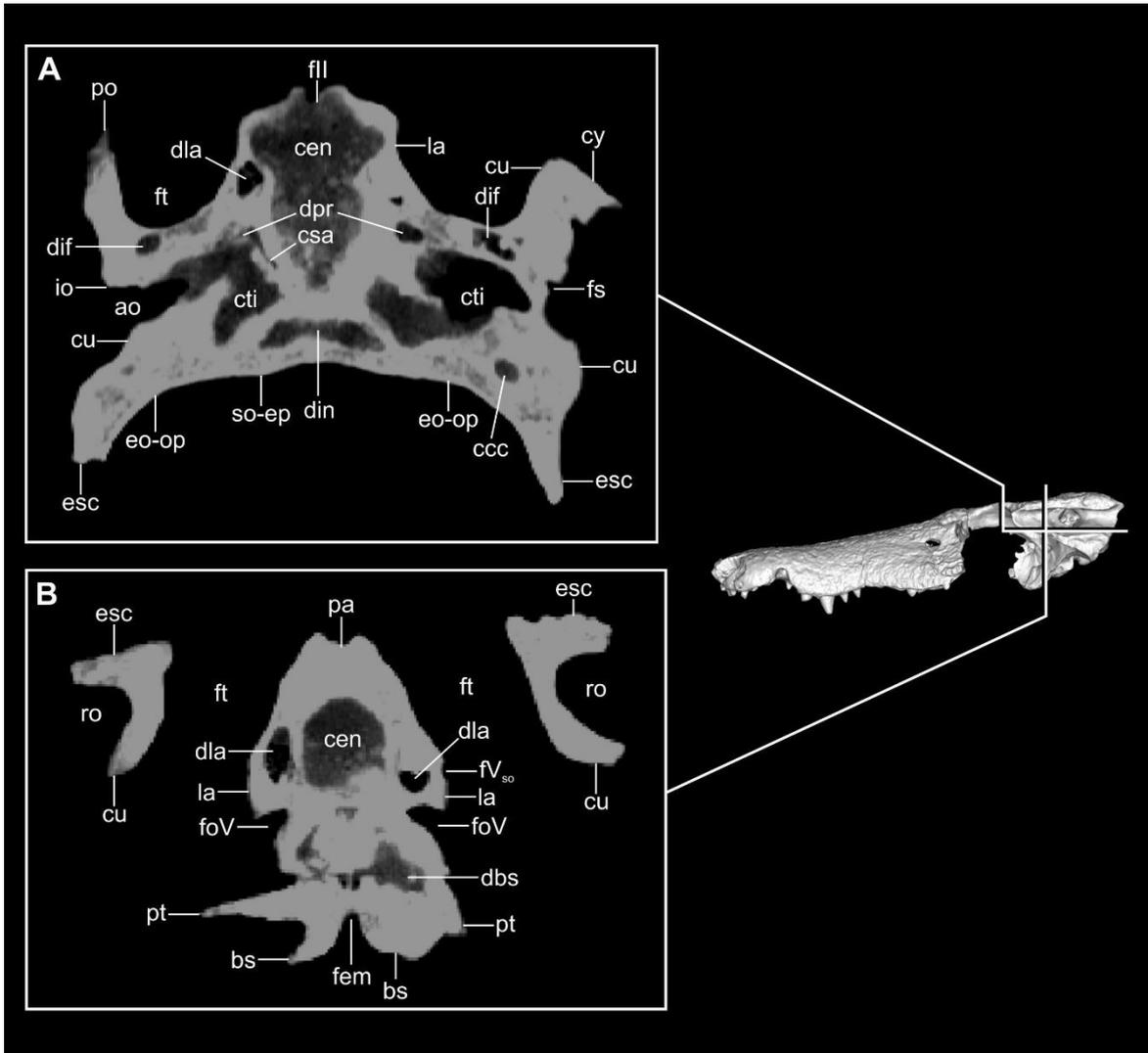
**Figura 3.128.** Divertículo basioccipital de Peirosauridae gen. et sp. nov. (especimen MPCA-PV-240), en sección sagital (A) y en sección transversal (B). Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



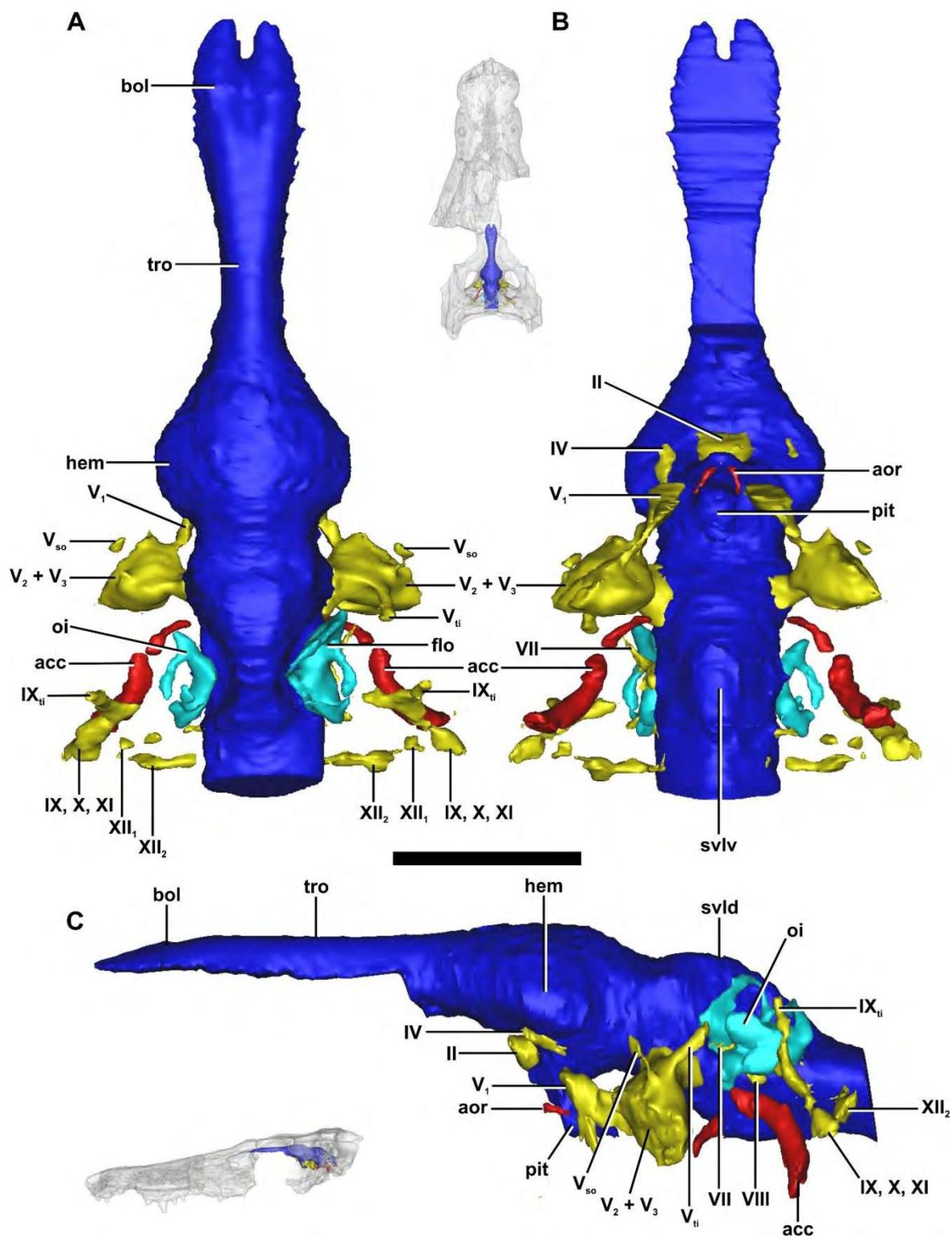
**Figura 3.129.** Pared lateral derecha del neurocráneo de Peirosauridae gen. et sp. nov. (especimen MPCA-PV-240). Escala de la barra = 2.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



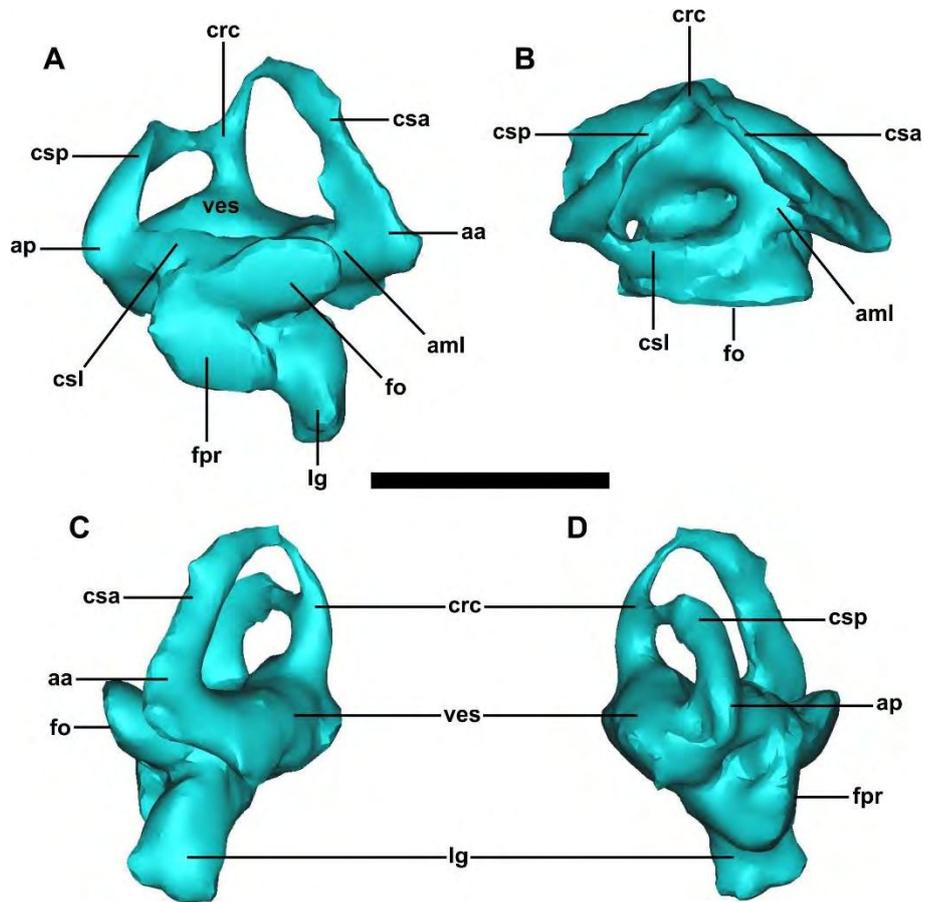
**Figura 3.130.** Pared lateral izquierda del neurocráneo de Peirosauridae gen. et sp. nov. (especimen MPCA-PV-240). Escala de la barra = 2.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



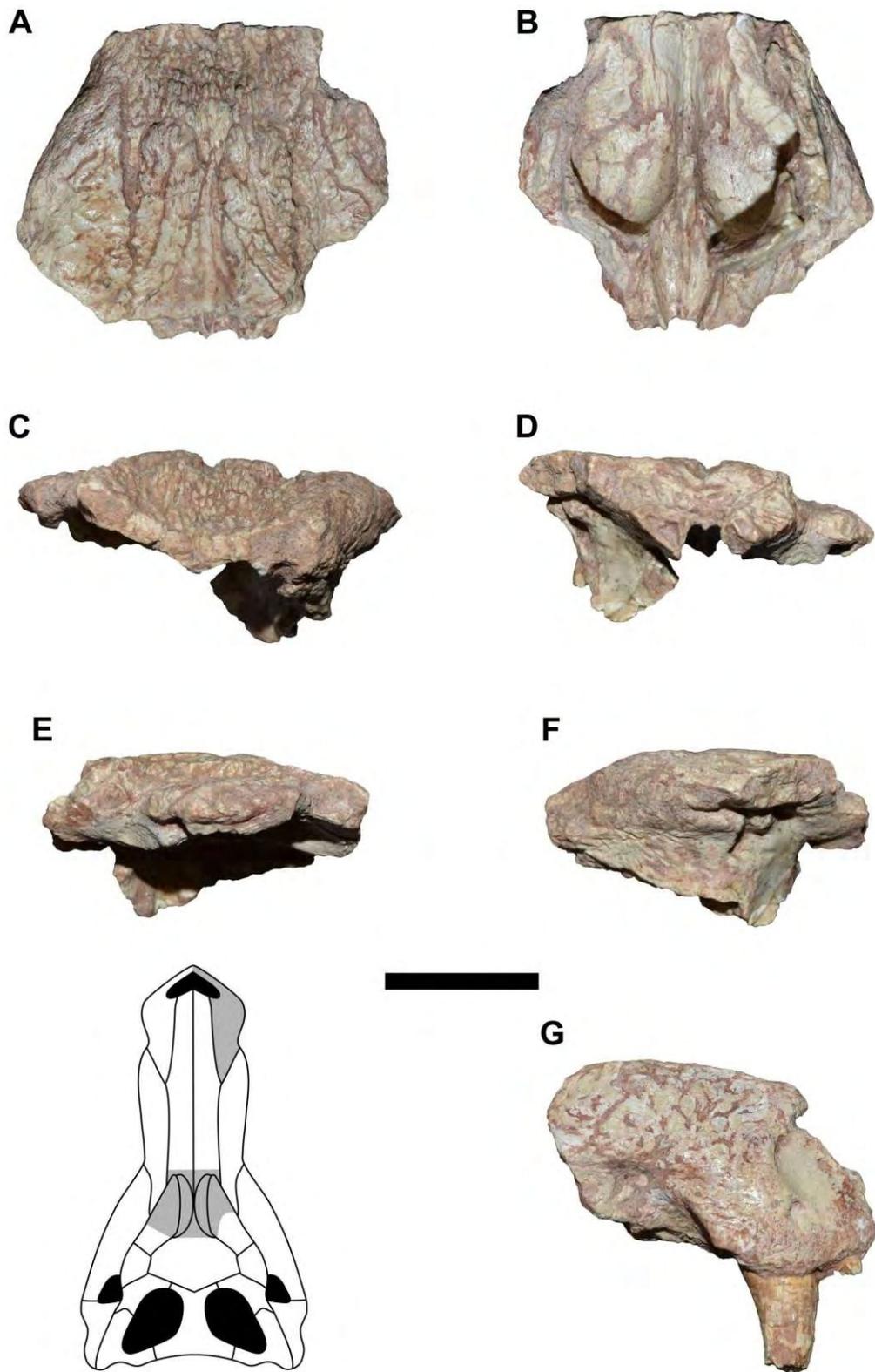
**Figura 3.131.** Divertículo lateroesfenoides de Peirosauridae gen. et sp. nov. (especimen MPCA-PV-240), en sección horizontal (A) y en sección transversal (B). Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



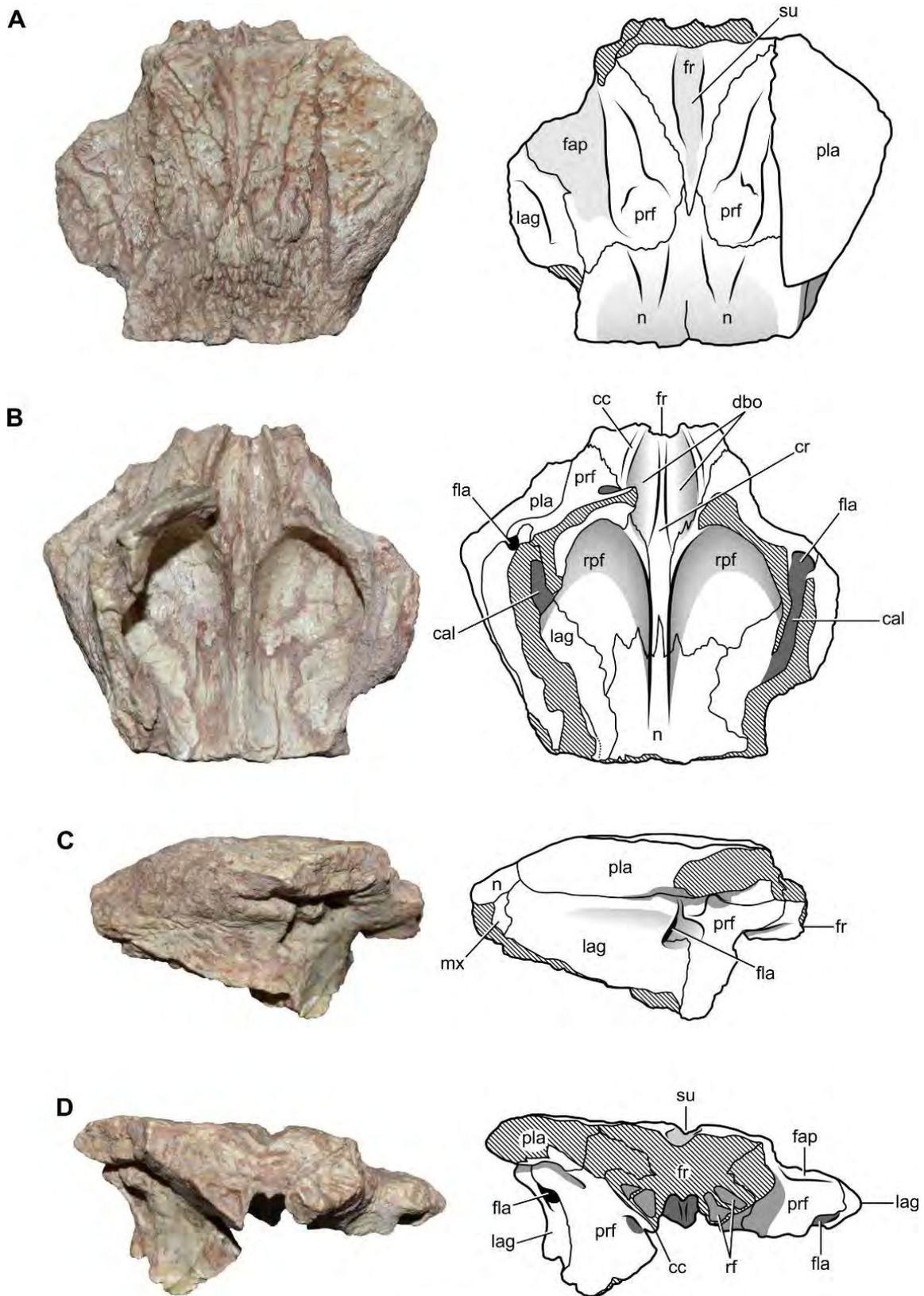
**Figura 3.132.** Encéfalo, nervios craneanos, oído interno y arteria carótida de Peirosauridae gen. et sp. nov. (especimen MPCA-PV-240). **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral. Escala de la barra = 2.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



**Figura 3.133.** Oído interno derecho de Peirosauridae gen. et sp. nov. (especimen MPCA-PV-240). **A**, vista lateral; **B**, vista dorsal; **C**, vista anterior; **D**, vista posterior. Escala de la barra = 1 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.



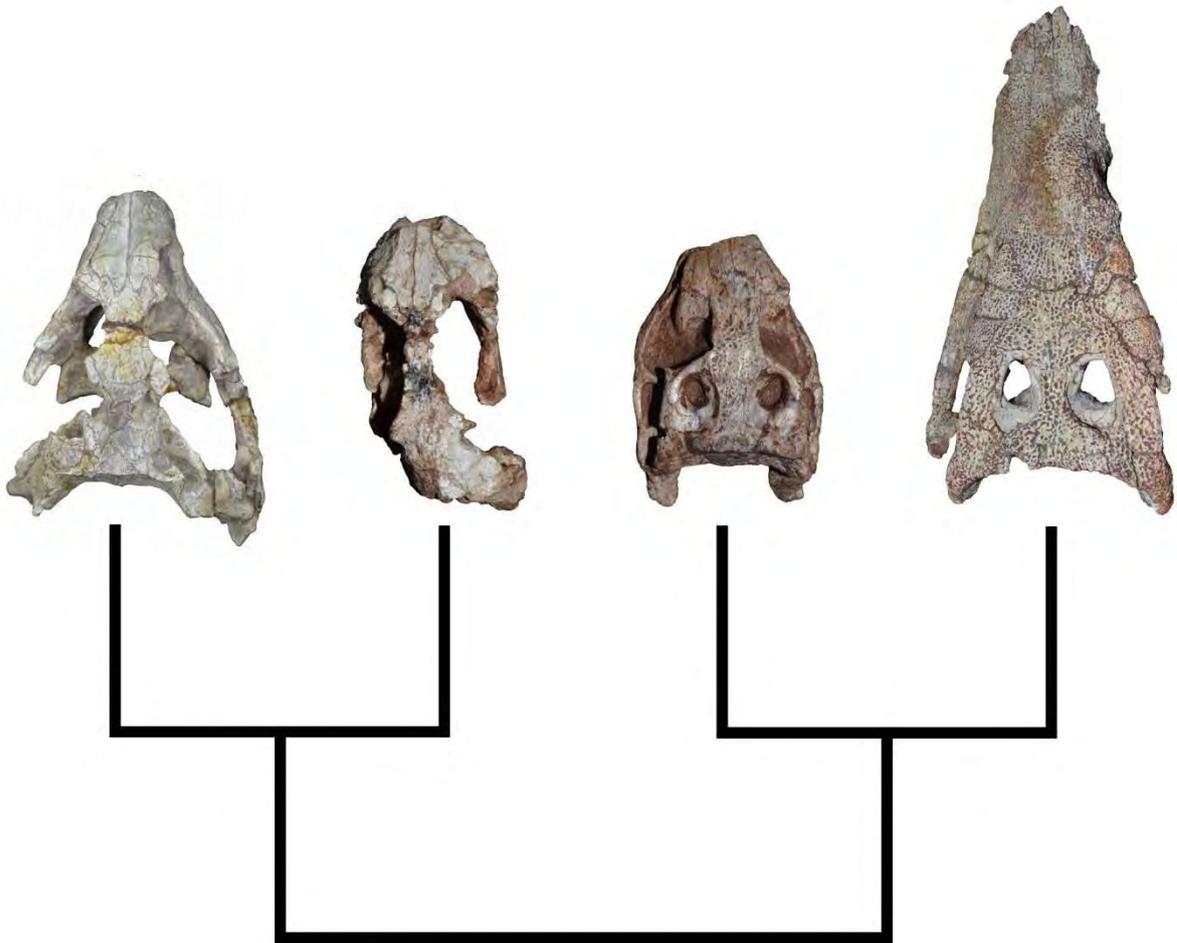
**Figura 3.134.** *Wargosuchus australis*, espécimen holotipo (MOZ-Pv 6134). Fragmento neurocraneano en vista dorsal (A), vista ventral (B), vista anterior (C), vista posterior (D), vista lateral derecha (E), vista lateral izquierda (F), y premaxilar derecho en vista lateral (G). Escala de la barra = 2.5 cm.

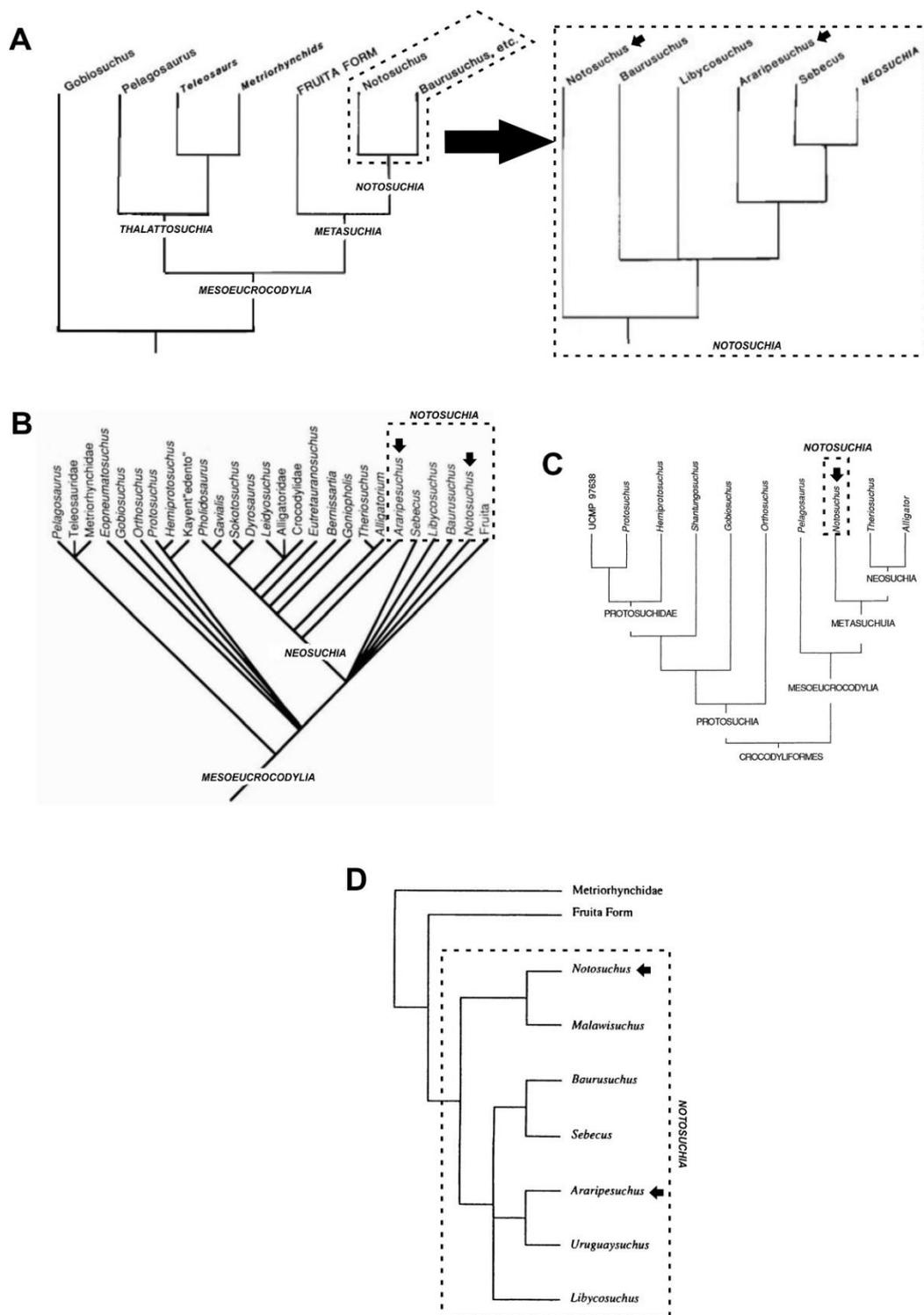


**Figura 3.135.** *Wargosuchus australis*, espécimen holotipo (MOZ-Pv 6134). Fragmento neurocraneano en vista dorsal (A), vista ventral (B), vista lateral (C), y vista posterior (D). Escala de la barra = 2.5 cm. Para las abreviaturas anatómicas, ver Apéndice 1.

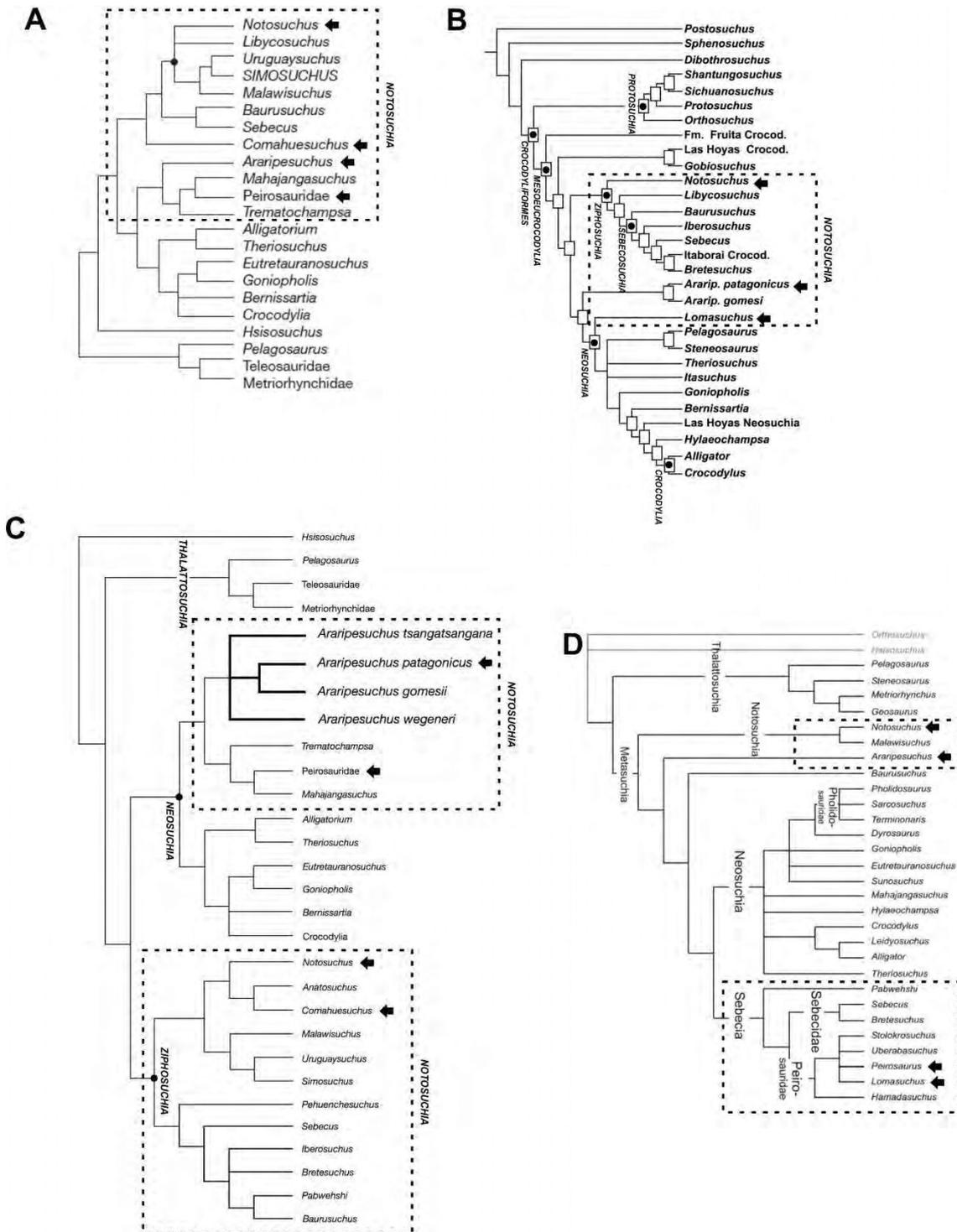
# CAPÍTULO IV:

## FILOGENIA

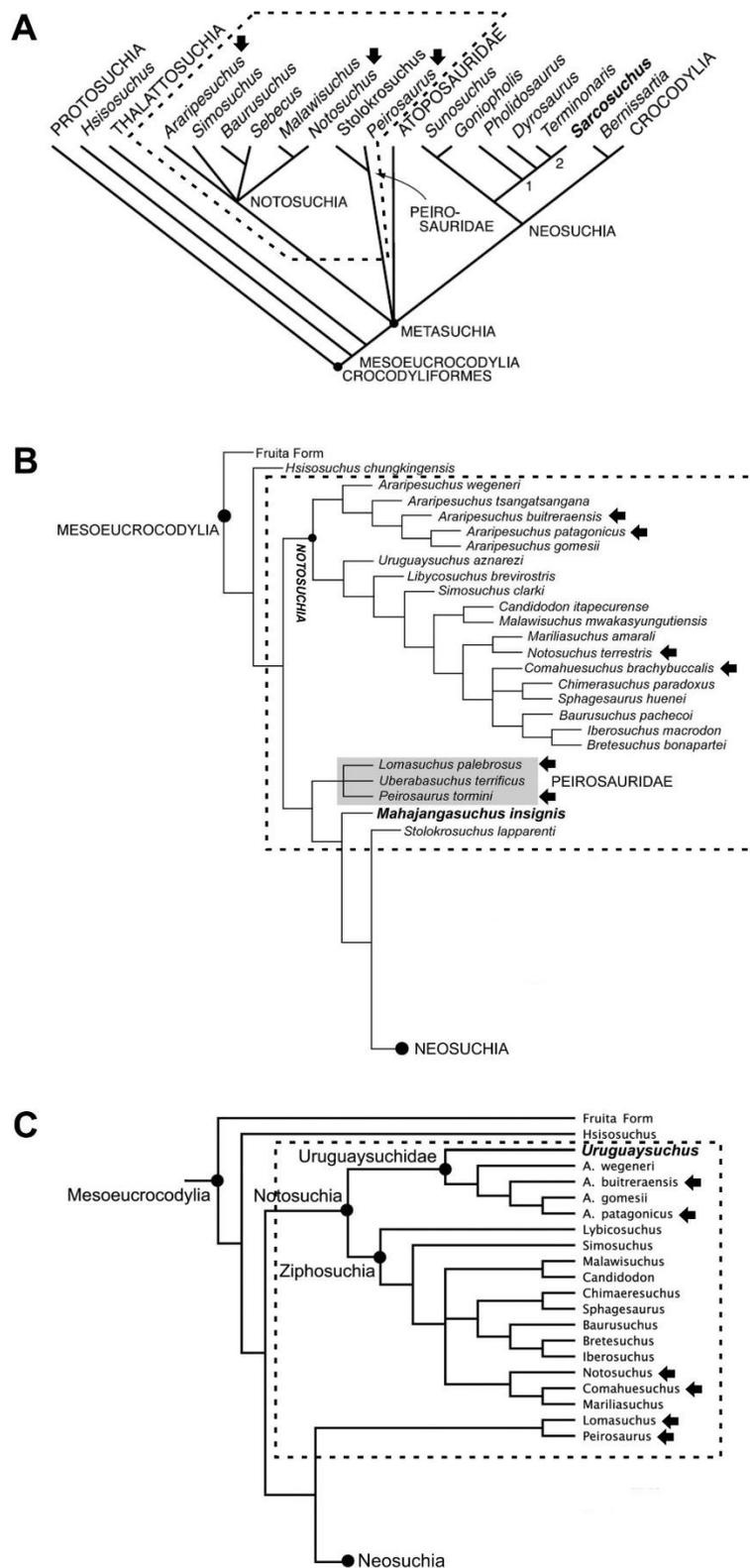




**Figura 4.1.** Primeras filogenias publicadas incluyendo taxones de Notosuchia. **A**, Benton y Clark (1988); **B**, Clark (1994); **C**, Wu et al. (1994); **D**, Gomani (1997). El recuadro punteado agrupa a los Notosuchia. Las flechas indican representantes de Notosuchia del Cretácico de Argentina considerado en esta Tesis Doctoral.

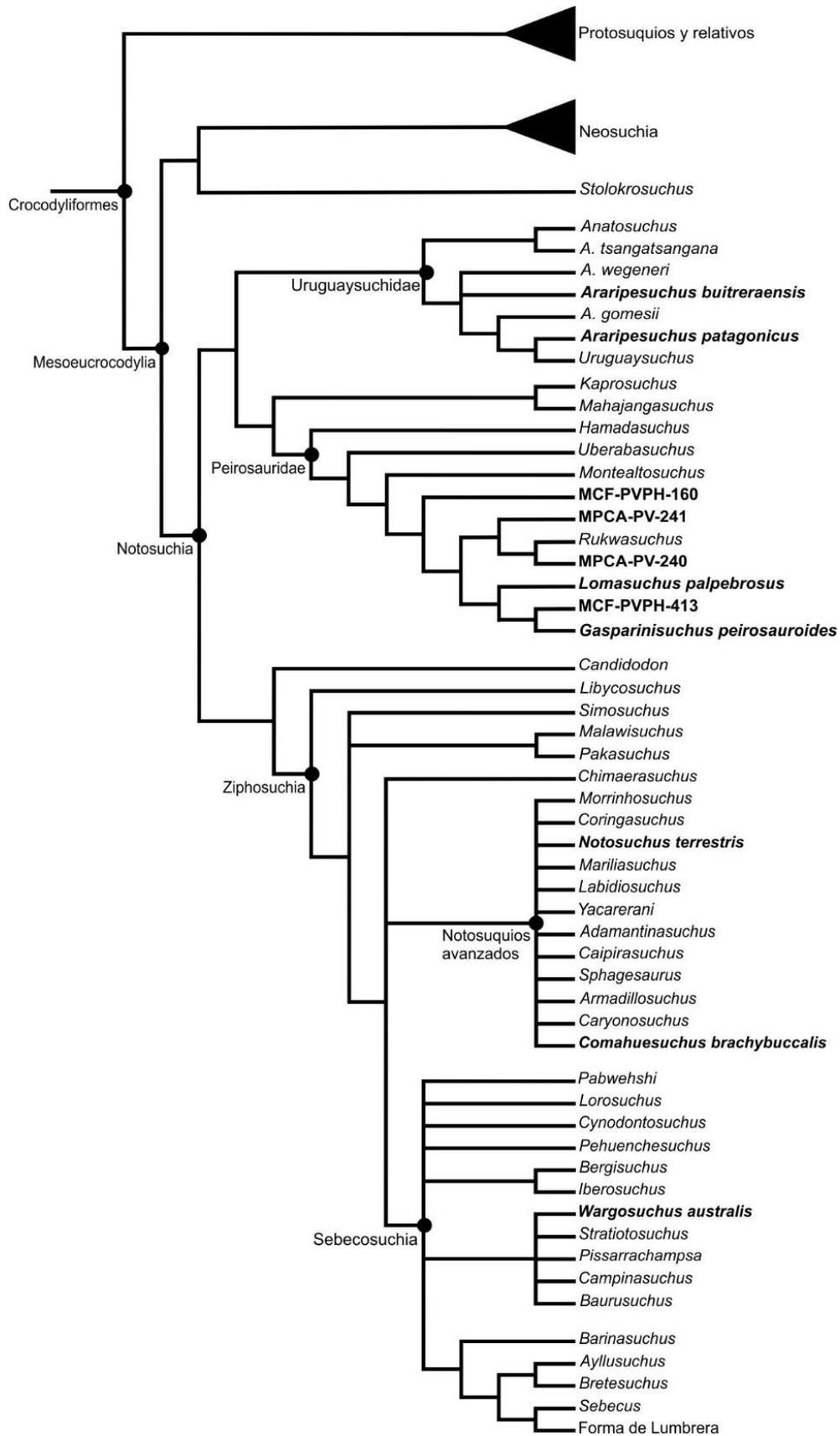


**Figura 4.2.** Filogenias publicadas mostrando a *Araripesuchus* + Peirosauridae más relacionados a Neosuchia que a Notosuchia. **A**, Buckley et al. (2000); **B**, Ortega et al. (2000); **C**, Turner (2006); **D**, Larsson y Sues (2007). El recuadro punteado agrupa a los Notosuchia. Las flechas indican representantes de Notosuchia del Cretácico de Argentina considerado en esta Tesis Doctoral.

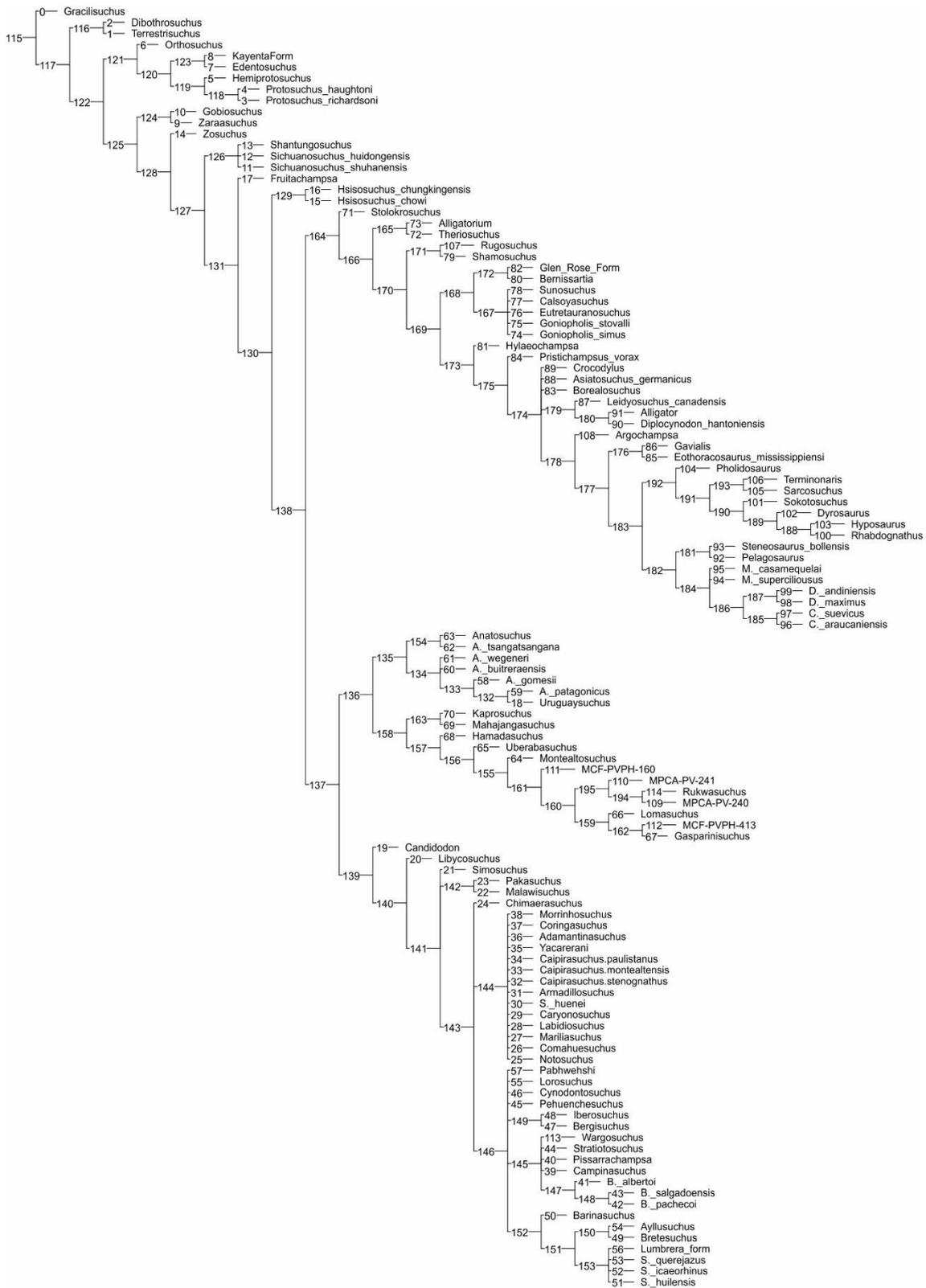


**Figura 4.3.** Filogenias publicadas mostrando a *Araripesuchus* agrupado dentro de Notosuchia y Peirosauridae más relacionados a Neosuchia. **A**, Sereno et al. (2001); **B**, resumida de Turner y Buckley (2008); **C**, resumida de Soto et al. (2011). El recuadro punteado agrupa a los Notosuchia. Las flechas indican representantes de Notosuchia del Cretácico de Argentina considerado en esta Tesis Doctoral.





**Figura 4.6a.** Árbol de consenso estricto de los 9980 AMP del análisis filogenético. En negrita los Notosuchia analizados en esta Tesis Doctoral.



**Figura 4.6b.** Árbol de consenso estricto de los 9980 AMP del análisis filogenético con los correspondientes números de cada nodo para referencia de la lista de sinapomorfías. En negrita los *Notosuchia* analizados en esta Tesis Doctoral.

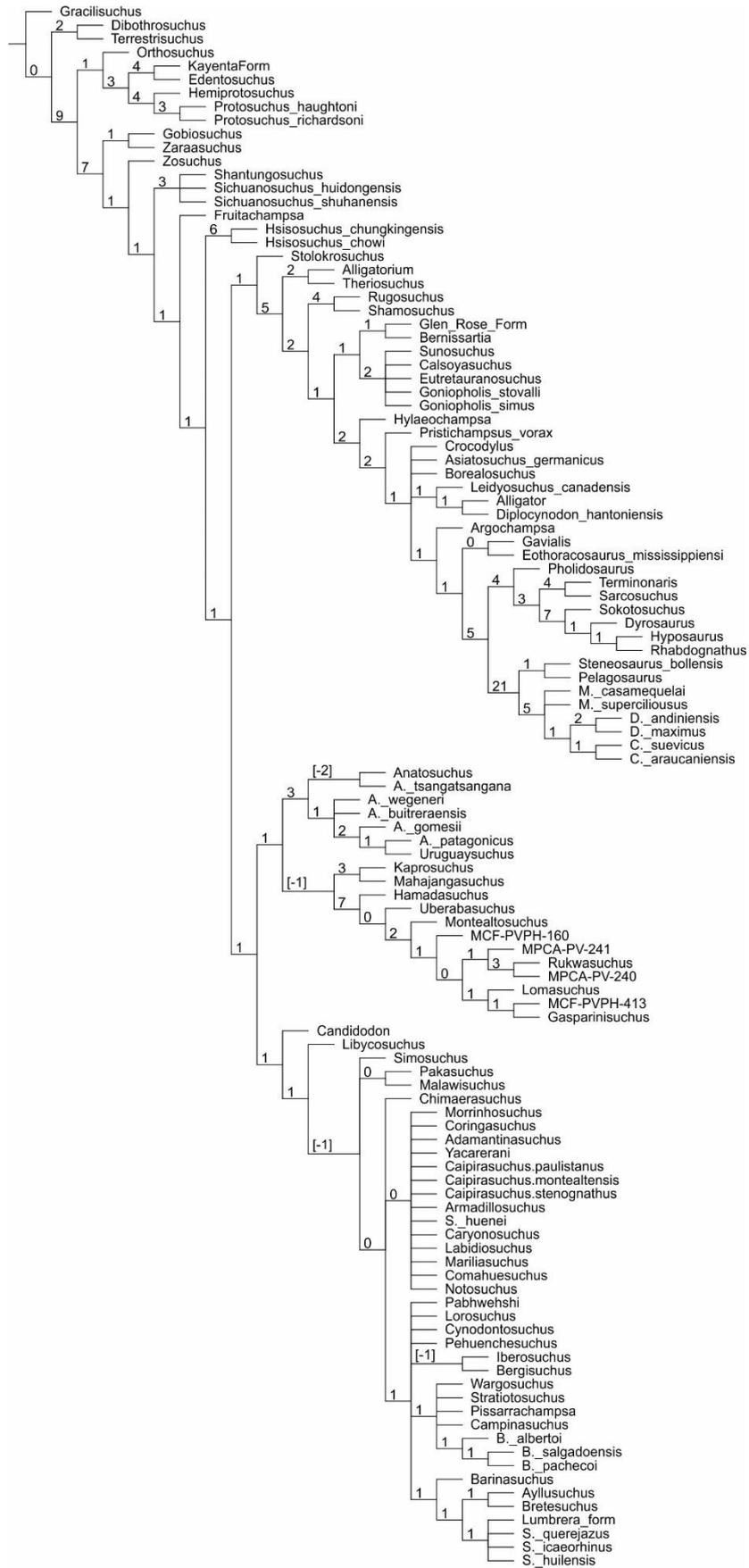


Figura 4.7. Árbol de consenso estricto con los valores del soporte de Bremer.

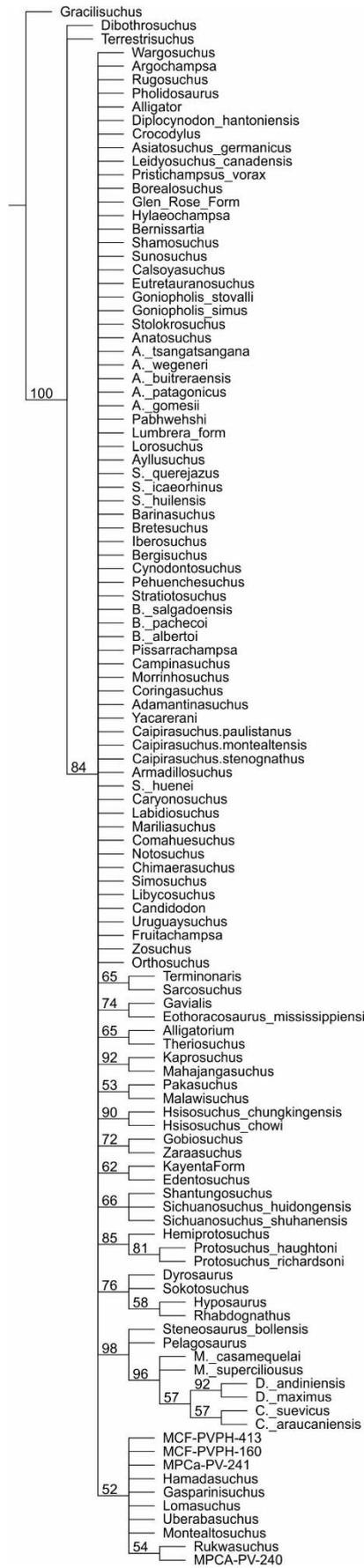


Figura 4.8a. Árbol de consenso estricto con los valores de frecuencias absolutas del soporte Bootstrap.

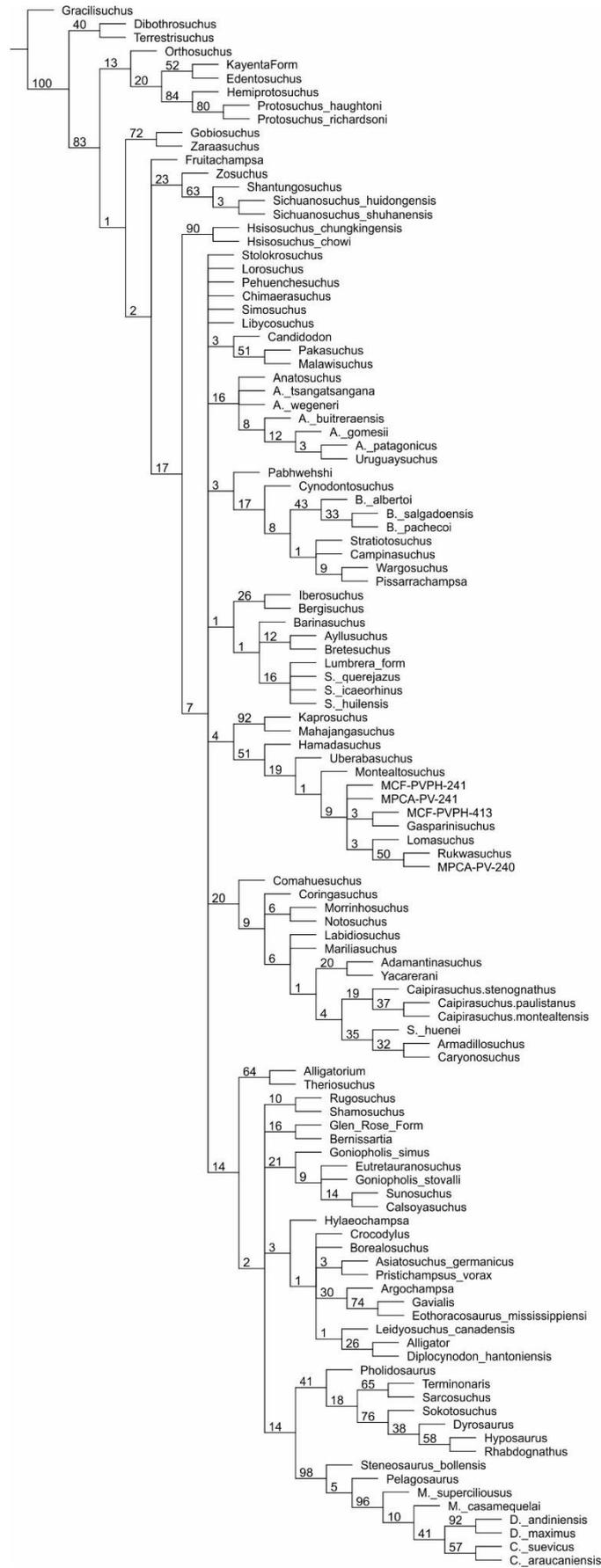


Figura 4.8b. Árbol de consenso estricto con los valores de frecuencias GC del soporte Bootstrap.

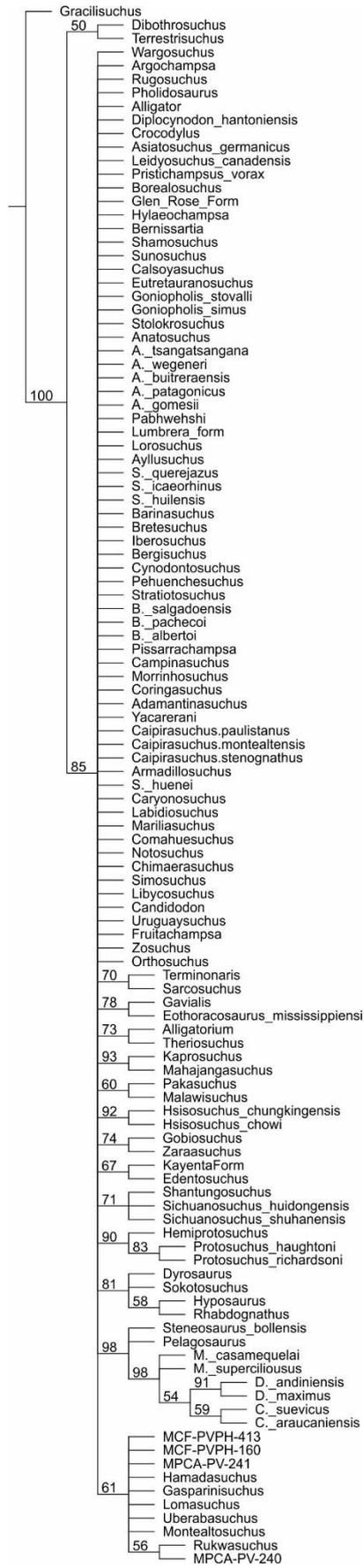


Figura 4.9a. Árbol de consenso estricto con los valores de frecuencias absolutas del soporte Jackknife.

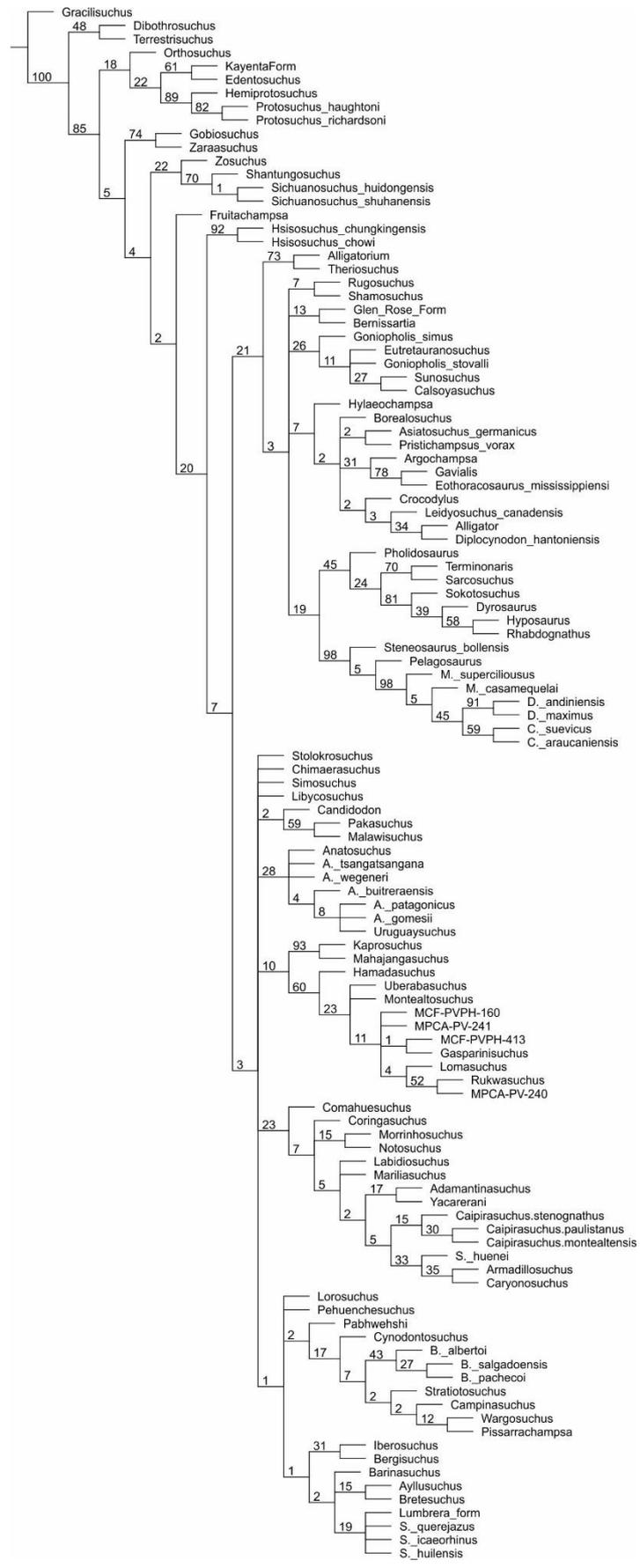
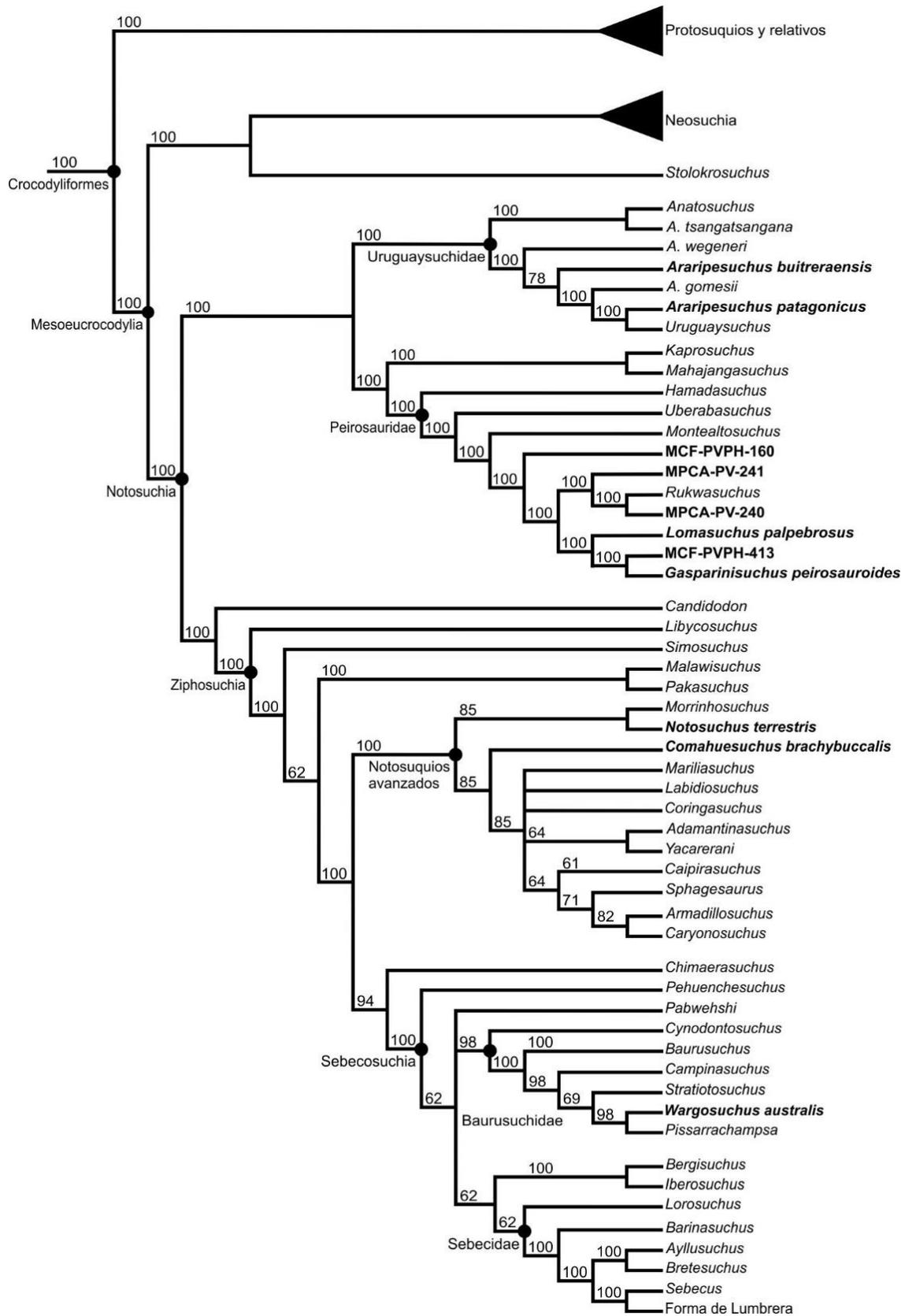
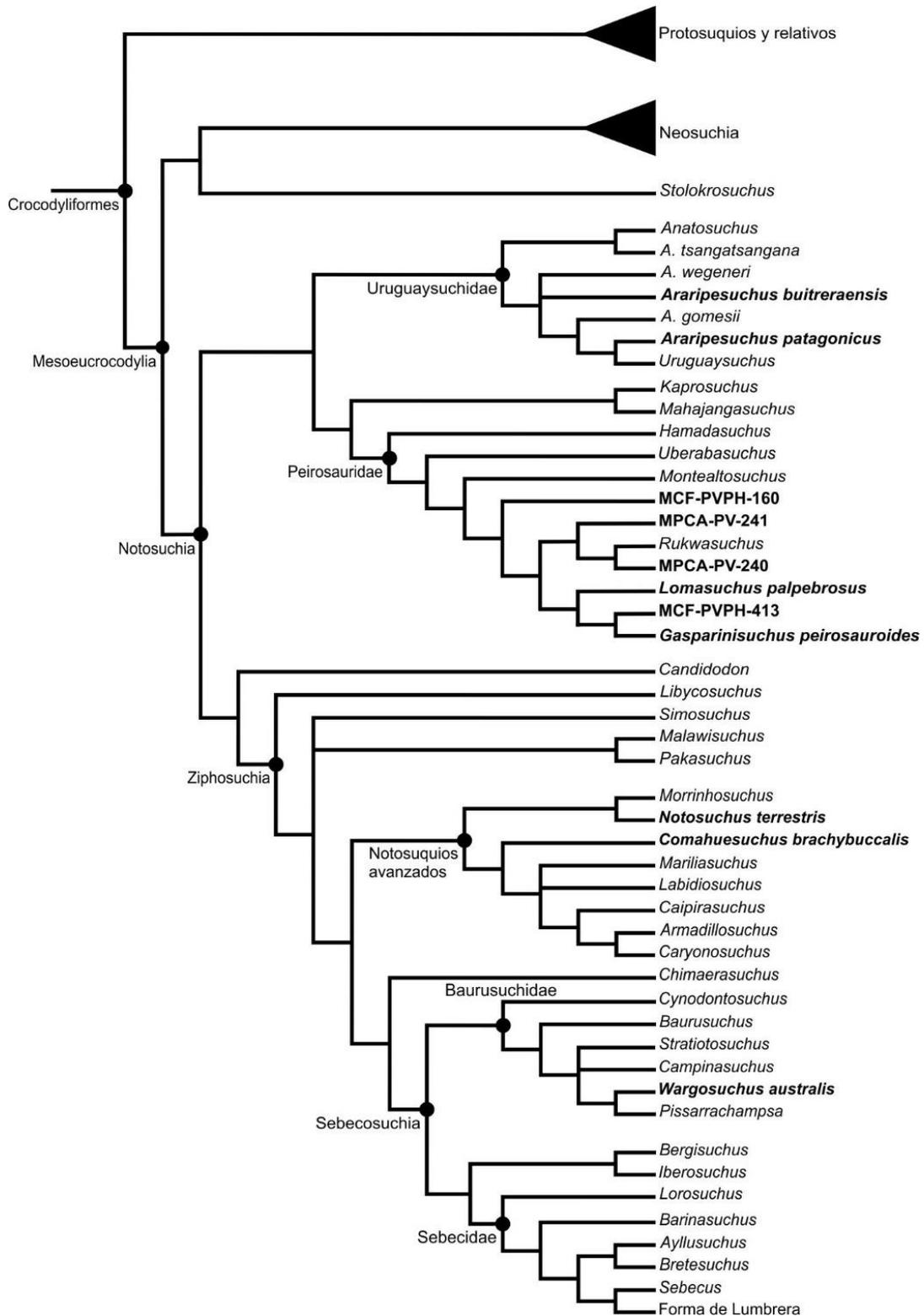


Figura 4.9b. Árbol de consenso estricto con los valores de frecuencias GC del soporte Jackknife.



**Figura 4.10.** Árbol de consenso de mayoría de los 9980 AMP del análisis filogenético. En negrita los Notosuchia analizados en esta Tesis Doctoral.



**Figura 4.11.** Árbol de consenso estricto reducido de los 9356 AMP del segundo análisis filogenético después de podar los taxones notosúquios *Sphagesaurus*, *Yacarerani*, *Adamantinasuchus*, *Coringasuchus*, *Pehuenesuchus* y *Pabwehshi*, y de excluir 21 caracteres no informativos. En negrita los Notosuchia analizados en esta Tesis Doctoral.

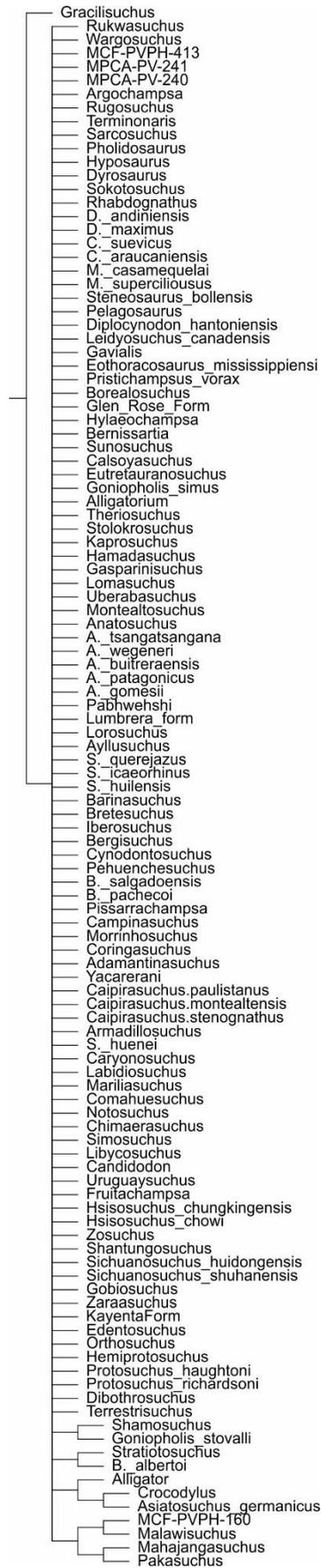


Figura 4.12. Árbol de consenso estricto del análisis considerando solo caracteres postcraneanos.

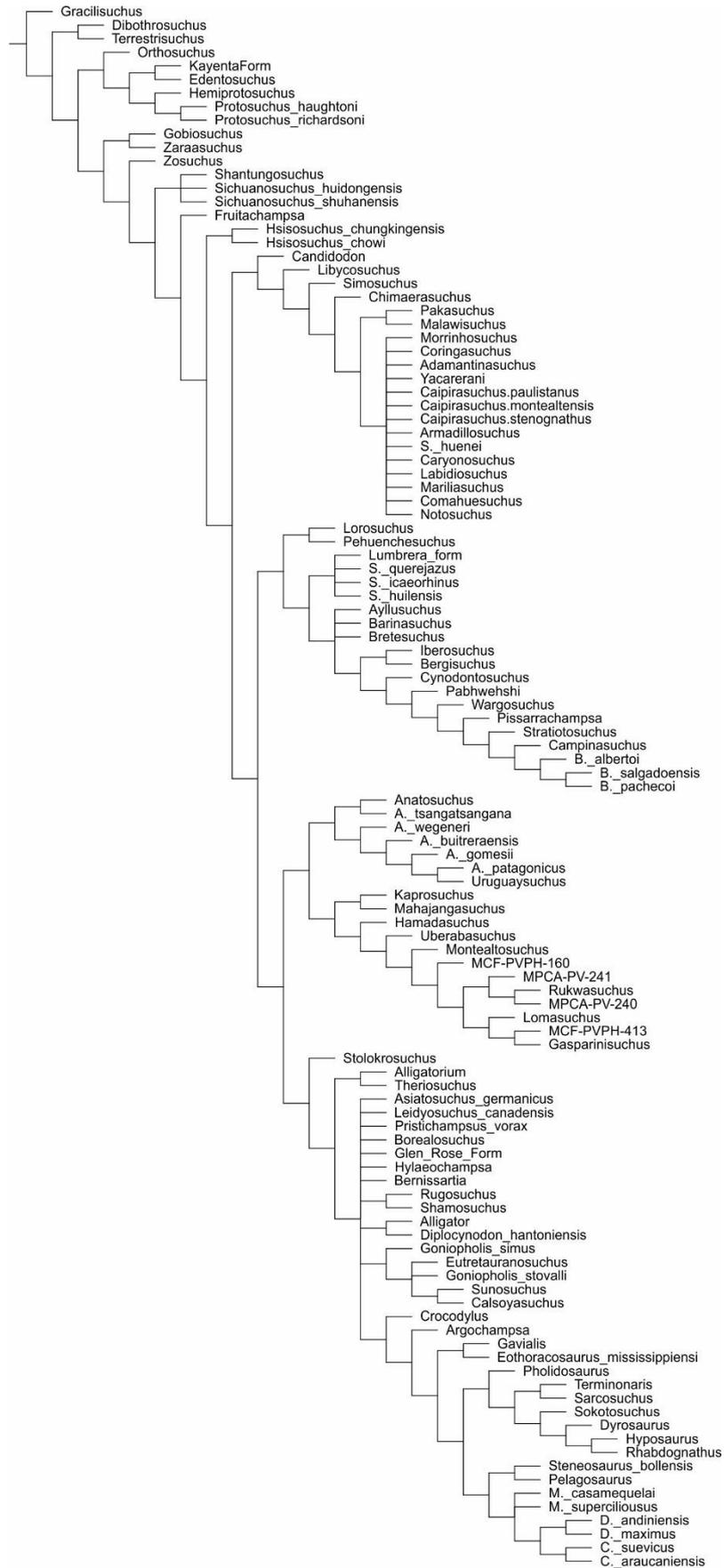


Figura 4.13. Árbol de consenso estricto del análisis considerando solo caracteres craneanos.

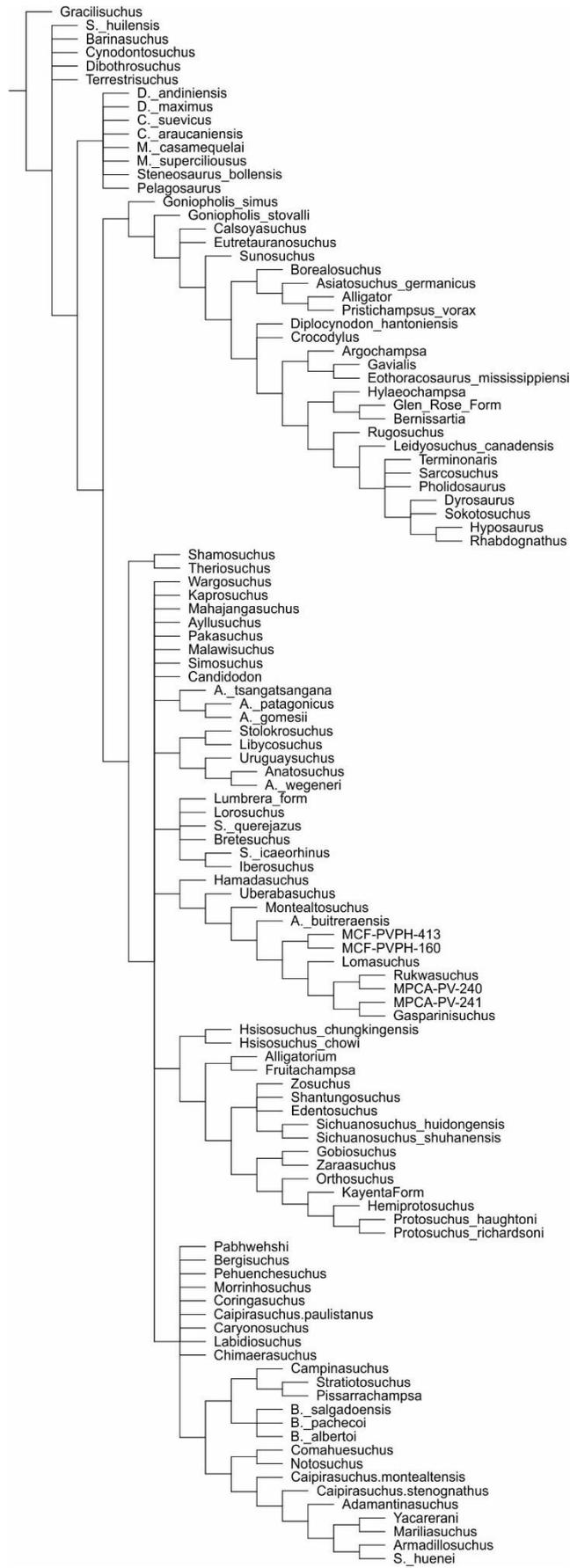
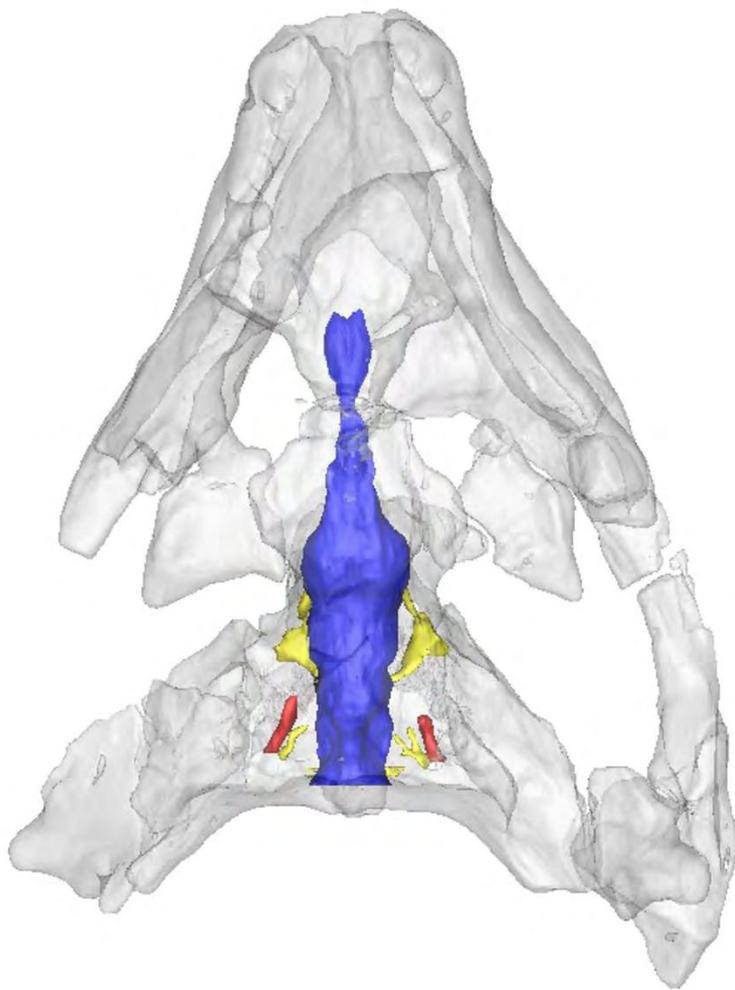
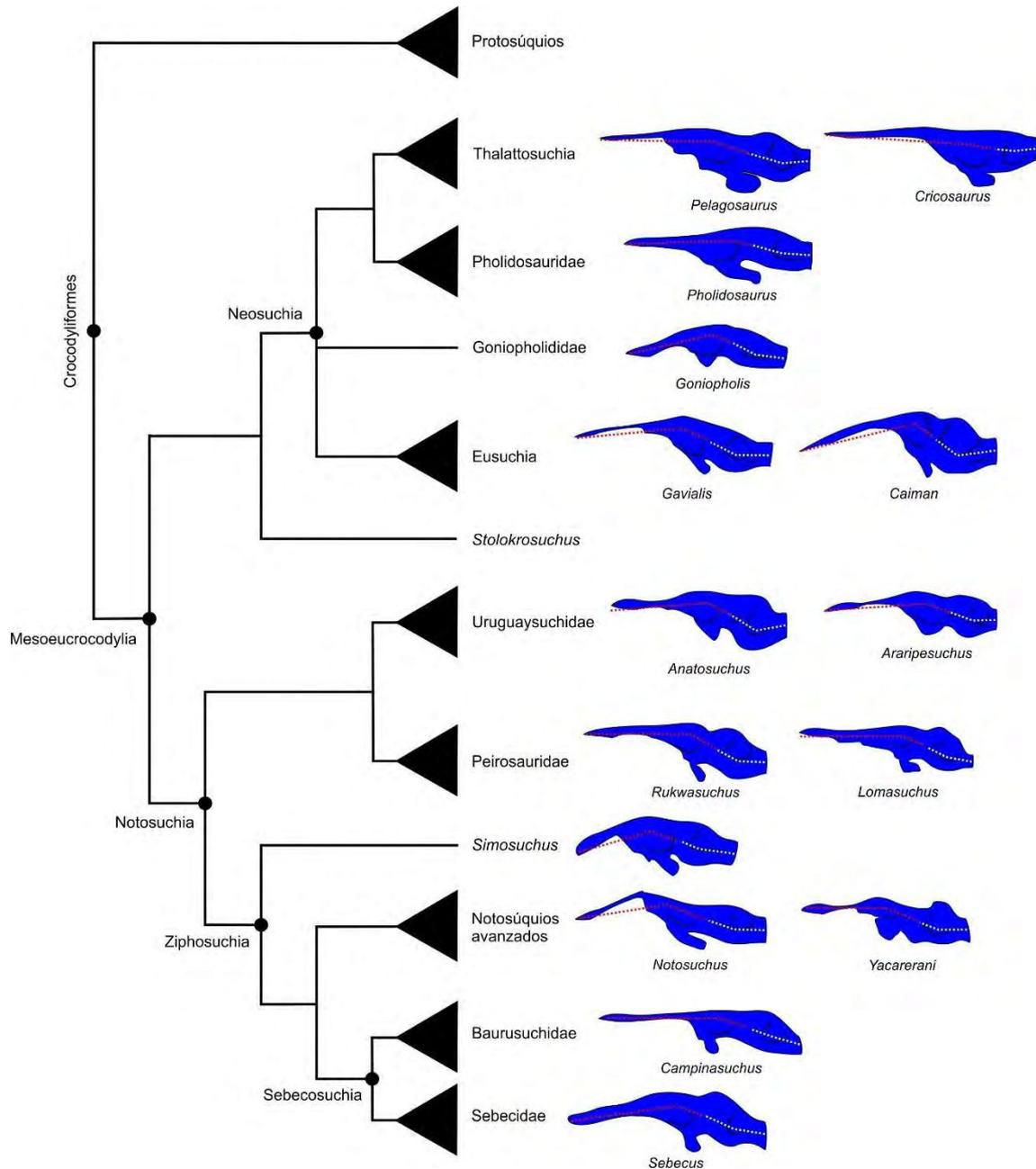


Figura 4.14. Árbol de consenso estricto del análisis considerando solo caracteres neurocraneanos.

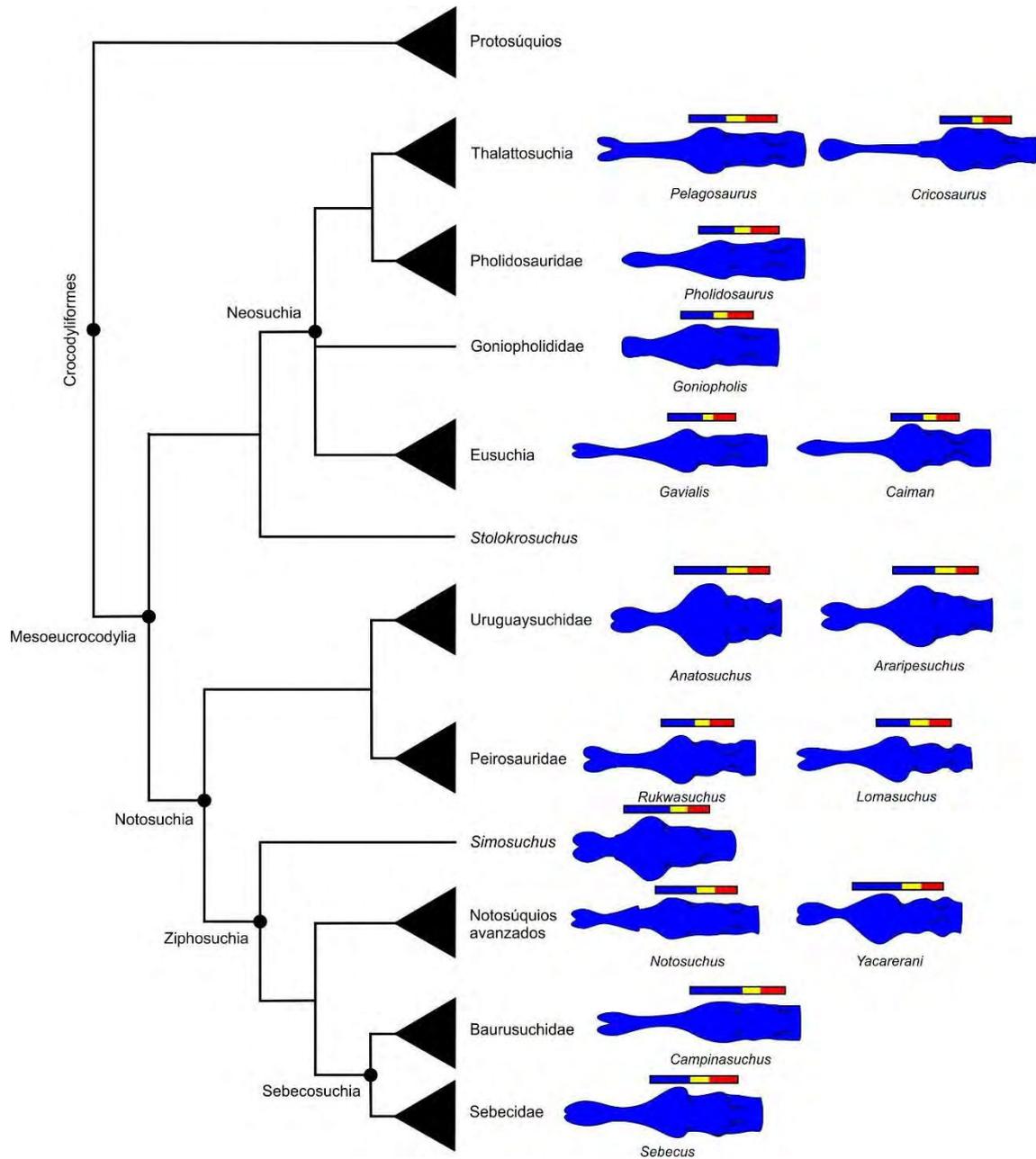
# CAPÍTULO V:

## PALEONEUROLOGÍA

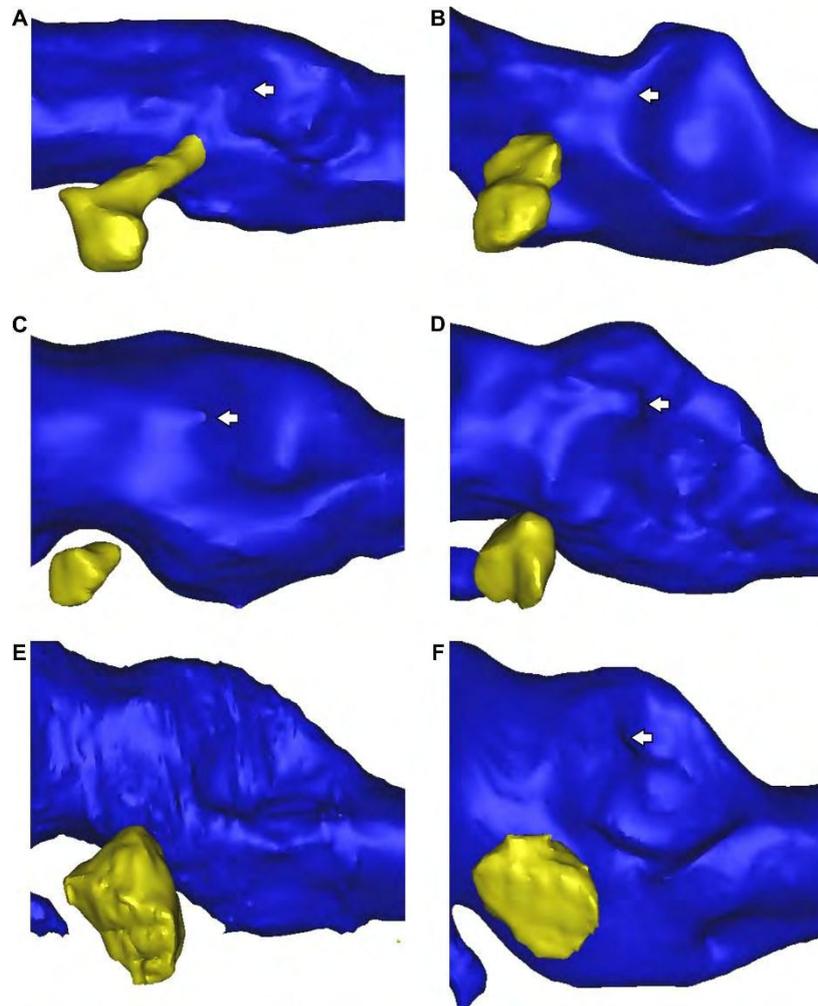




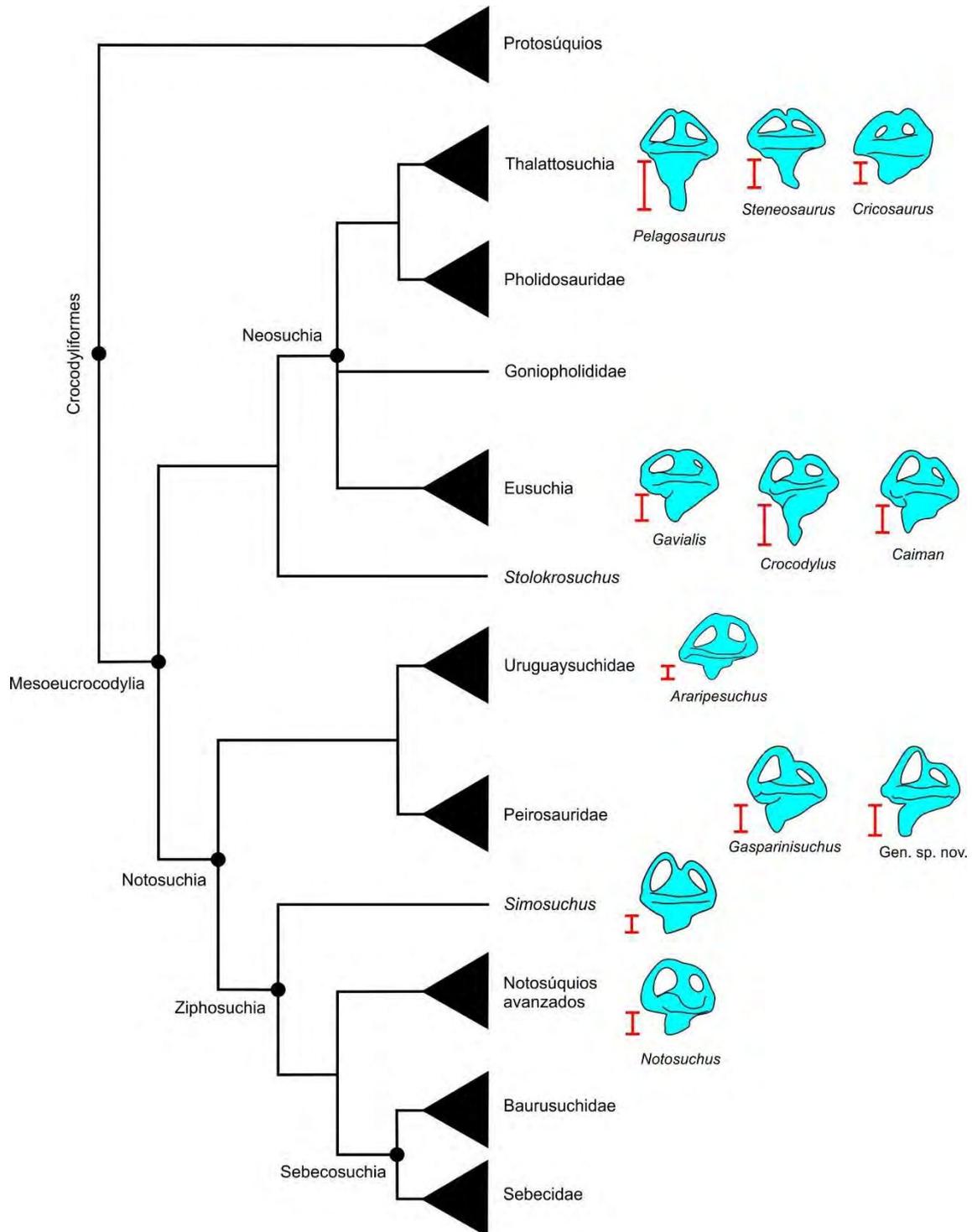
**Figura 5.1a.** El molde endocraneano de los Notosuchia en un contexto filogenético de Crocodyliformes, en vista lateral. Referencias de los moldes endocraneanos: *Sebecus* (Colbert, 1946b), *Campinasuchus* (Fonseca et al., 2020), *Simosuchus* (Kley et al., 2010), *Rukwasuchus* (Sertich y O'Connor, 2014), *Anatosuchus* (Serenó y Larsson, 2009), *Goniopholis* (Edinger, 1938), *Pholidosaurus* (Edinger, 1938), *Cricosaurus* (Herrera et al., 2018) y *Pelagosaurus* (Pierce et al., 2016). Los moldes endocraneanos no están a escala. La línea roja punteada indica el ángulo entre el encéfalo anterior y el medio (flexura cefálica), y la línea amarilla punteada indica el ángulo entre el encéfalo medio y el posterior (flexura pontina).



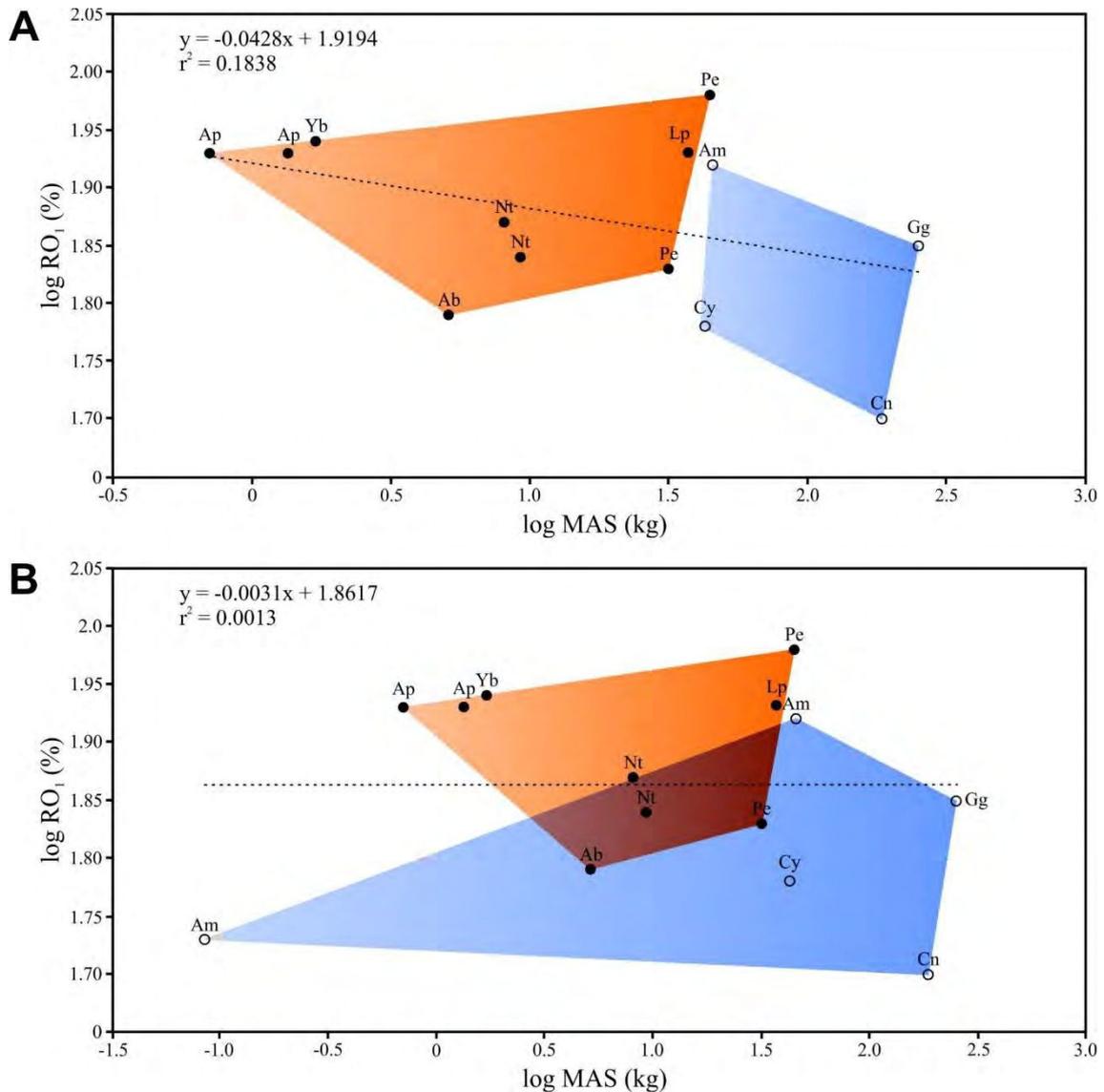
**Figura 5.1b.** El molde endocraneano de los Notosuchia en un contexto filogenético, en vista dorsal. Referencias de los moldes endocraneanos: *Sebecus* (Colbert, 1946b), *Campinasuchus* (Fonseca et al., 2020), *Simosuchus* (Kley et al., 2010), *Rukwasuchus* (Sertich y O'Connor, 2014), *Anatosuchus* (Sereno y Larsson, 2009), *Goniopholis* (Edinger, 1938), *Pholidosaurus* (Edinger, 1938), *Cricosaurus* (Herrera et al., 2018) y *Pelagosaurus* (Pierce et al., 2016). Los moldes endocraneanos no están a escala. Referencia del recuadro: azul (región de los hemisferios cerebrales), amarillo (región de los lóbulos ópticos), rojo (región del cerebelo).



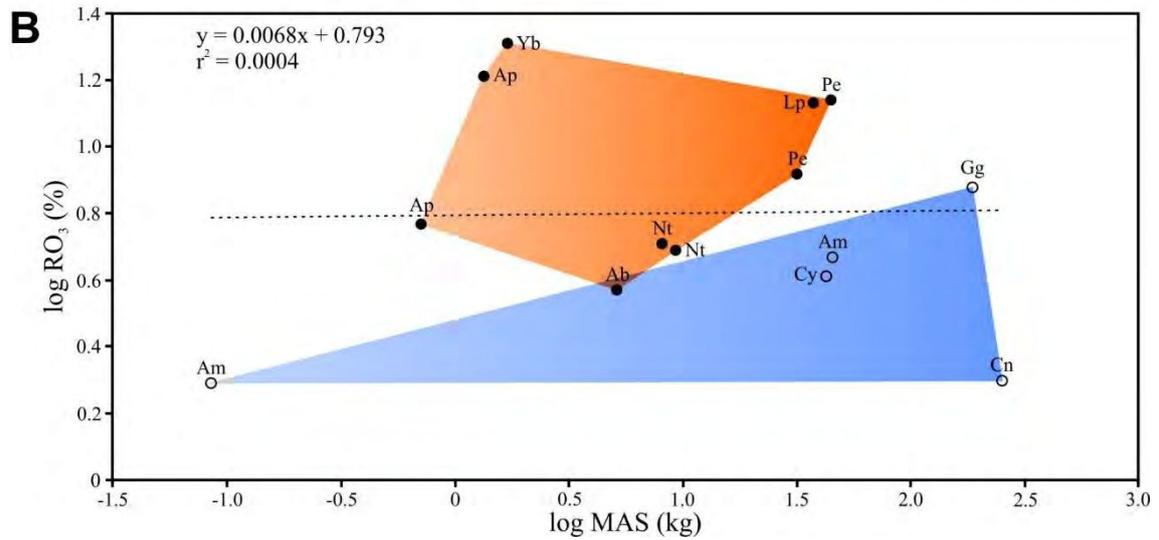
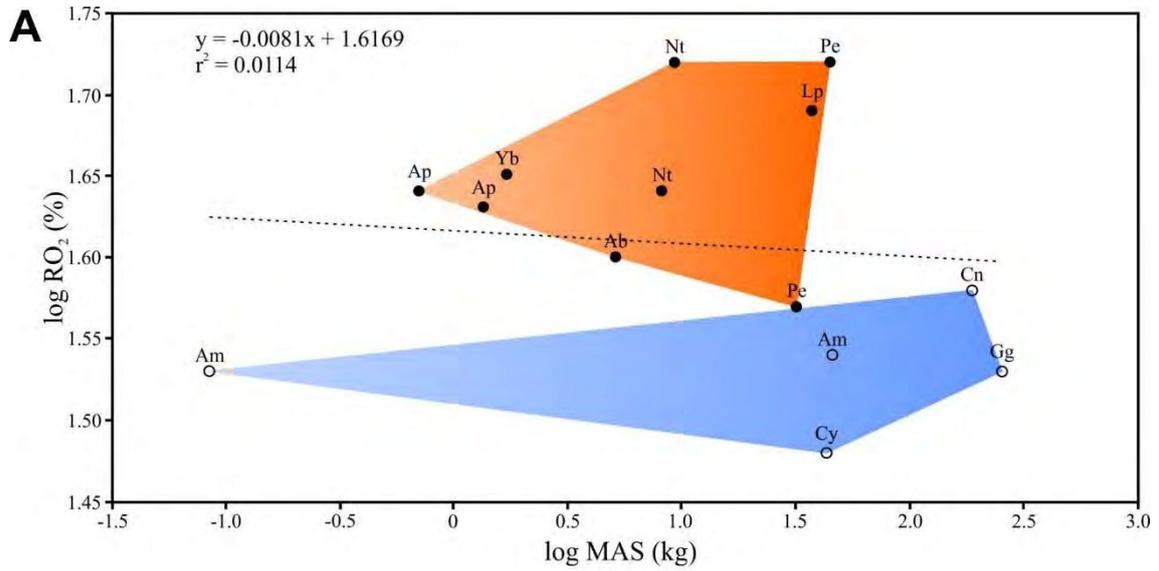
**Figura 5.2.** Región del encéfalo posterior del molde endocraneano de Mesoeucrocodylia seleccionados, en vista lateral, mostrando el desarrollo del flóculo del cerebelo (flecha) y del ganglio del trigémino (en amarillo). **A**, *Notosuchus terrestris* (MPCA-PV-237); **B**, *Yacarerani boliviensis* (MNK-PAL 5063); **C**, *Araripesuchus patagonicus* (MUCPv-269); **D**, *Lomasuchus palpebrosus* (MOZ-Pv 4084); **E**, Peirosauridae gen. sp. nov. (MPCA-PV-240); **F**, *Caiman yacare* (MACN-He 43694). Las imágenes no están a escala.



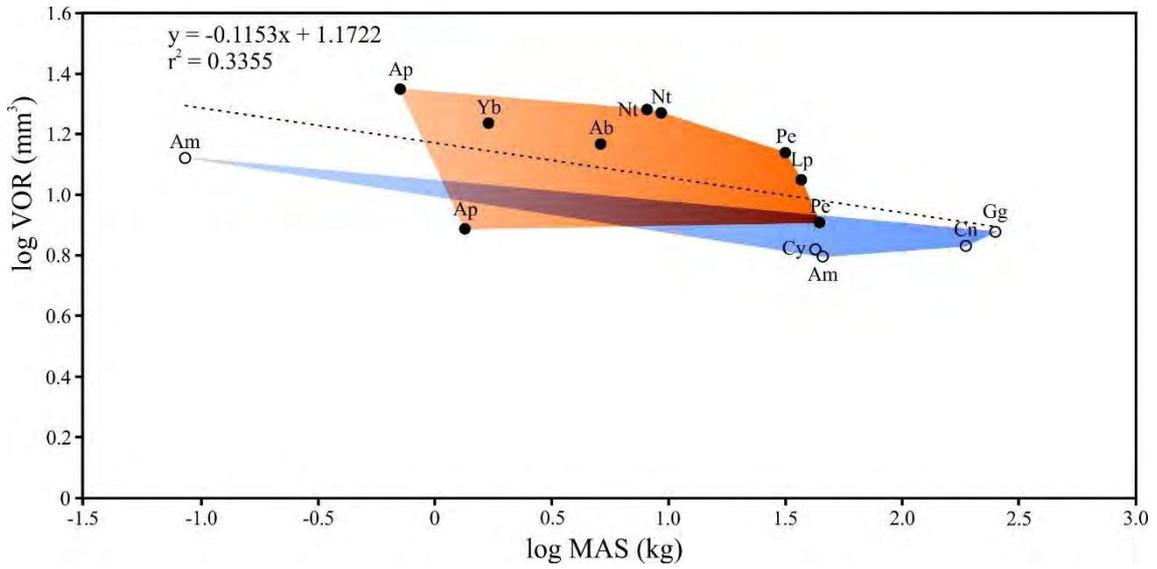
**Figura 5.3.** El oído interno de los Notosuchia en un contexto filogenético, en vista lateral. Referencias de los oídos internos: *Simosuchus* (Kley et al., 2010), *Cricosaurus* (Herrera et al., 2018), *Steneosaurus* (Brusatte et al., 2016) y *Pelagosaurus* (Pierce et al., 2016). Los oídos internos no están a escala. La barra roja indica la longitud lagenar.



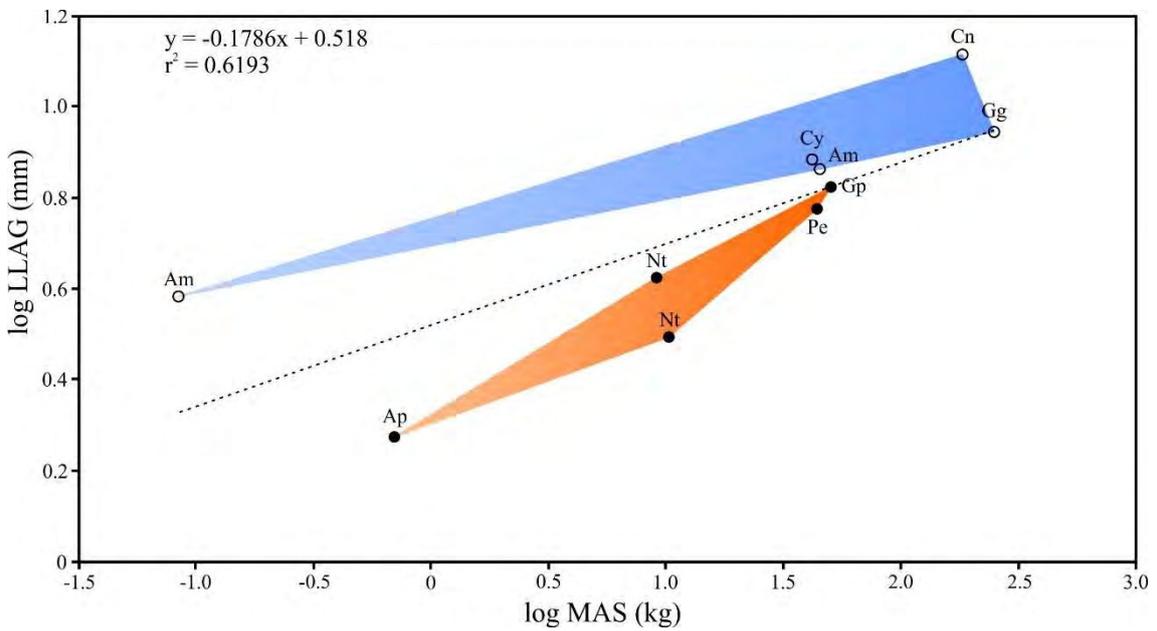
**Figura 5.4.** Gráfica del logaritmo de la Razón Olfativa (RO<sub>1</sub>) y el logaritmo de la Masa Corporal (MAS) de los taxones comparados, considerando la longitud de los bulbos olfatorios, **A** y **B** (según Zelenitsky et al., 2009, 2011). **B**, incluyendo al espécimen juvenil de *Alligator mississippiensis* (OUVC 10606). En **A** hay una leve correlación negativa entre RO<sub>1</sub> y MAS, mientras que en **C** no hay correlación entre esas variables. Los círculos oscuros indican los Notosuchia analizados, mientras que los círculos blancos indican los Crocodylia comparados. Los polígonos de cada grupo de Crocodyliformes son trazados alrededor de los puntos de datos dispersos. El polígono de color naranja representa los valores de Notosuchia, y el polígono de color celeste los valores de Crocodylia. **Ab**, *Araripesuchus buitreaensis*; **Am**, *Alligator mississippiensis*; **Ap**, *Araripesuchus patagonicus*; **Cn**, *Crocodylus niloticus*; **Cy**, *Caiman yacare*; **Gg**, *Gavialis gangeticus*; **Lp**, *Lomasuchus palpebrosus*; **Nt**, *Notosuchus terrestris*; **Pe**, Peirosauridae; **Yb**, *Yacarerani boliviensis*. La línea punteada indica la pendiente de regresión.



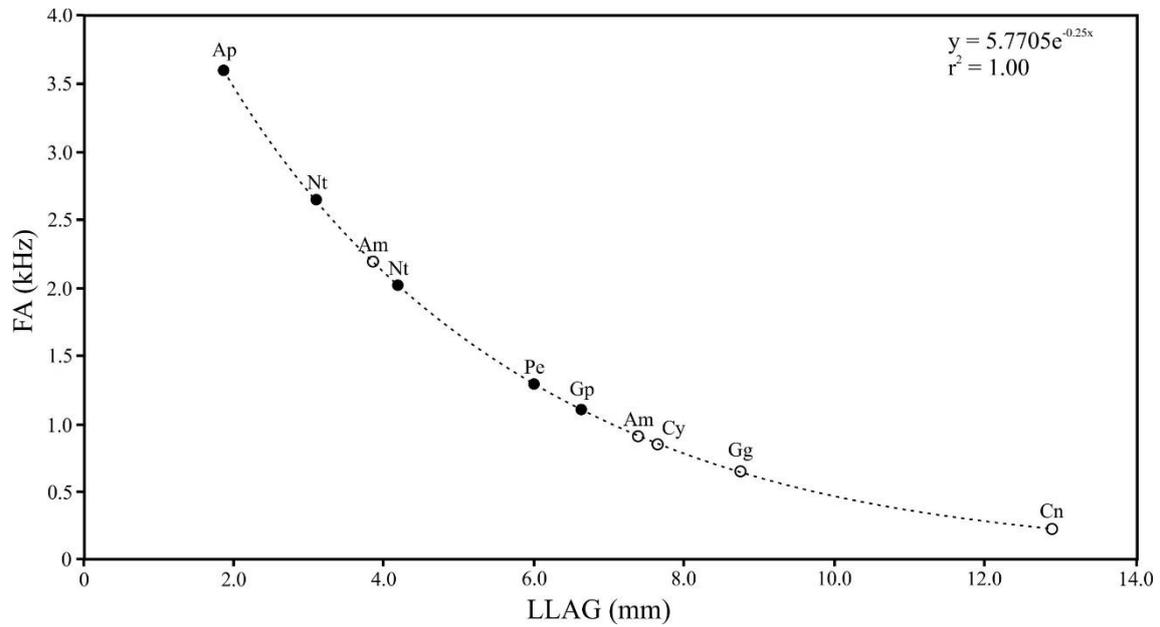
**Figura 5.5.** Gráfica del logaritmo de la Razón Olfativa (RO) y el logaritmo de la Masa Corporal (MAS) de los taxones comparados olfatorios (según Zelenitsky et al., 2009, 2011). **A**, considerando el ancho entre los bulbos olfatorios; **B**, considerando el volumen de la depresión para los bulbos olfatorios. En **A** hay una leve correlación negativa entre Ro y MAS, mientras que en **C** hay una leve correlación positiva. Referencias ídem Figura 5.4.



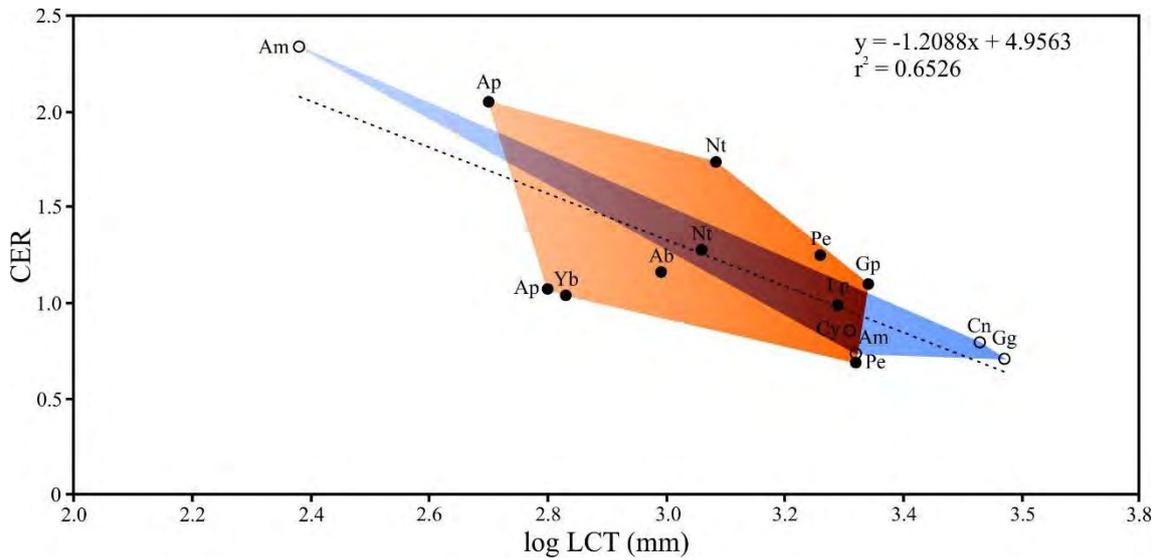
**Figura 5.6.** Gráfica del logaritmo del Volumen Óptico Relativo (VOR) y el logaritmo de la Masa Corporal (MAS) de los taxones comparados, que muestran una correlación negativa. Referencias ídem Figura 5.4.



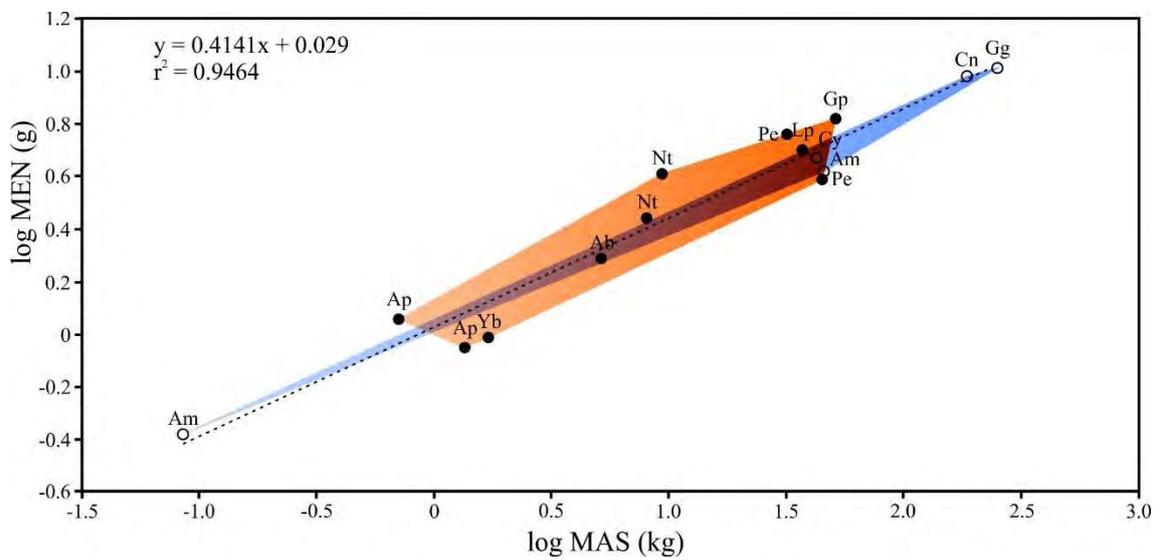
**Figura 5.7.** Gráfica del logaritmo de la Agudeza Auditiva (considerando la Longitud Lagena, LLAG) y el logaritmo de la Masa Corporal (MAS) de los taxones comparados, que muestra una correlación positiva. Referencias ídem Figura 5.4.



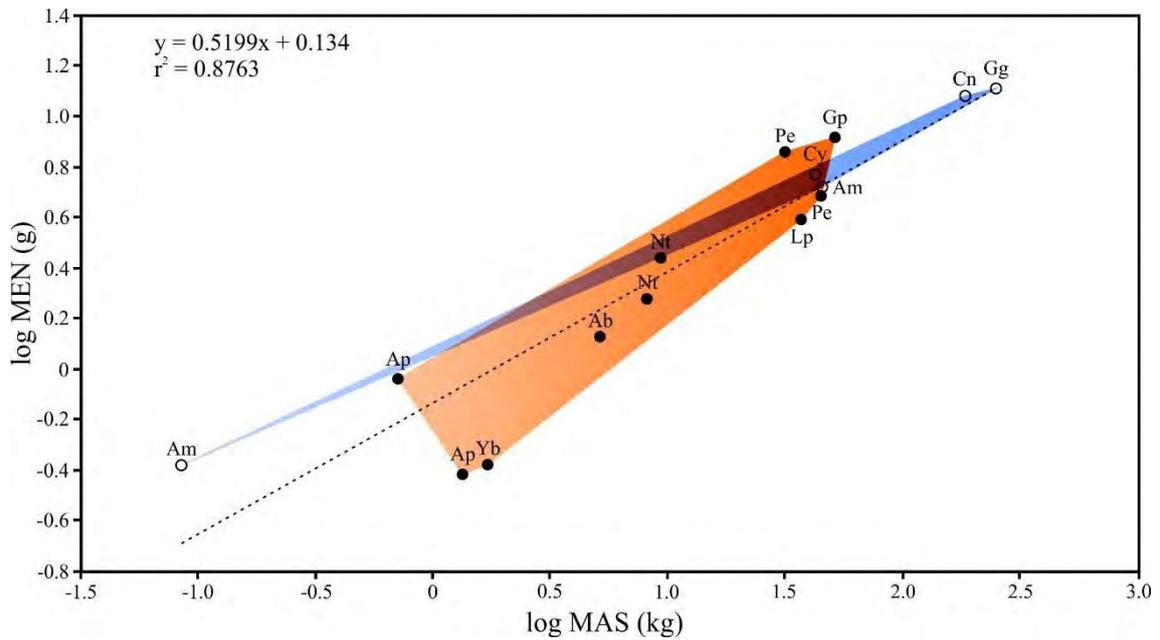
**Figura 5.8.** Gráfica de la Frecuencia Auditiva (FA) y la Longitud Lagenar (LLAG) de los taxones comparados, que muestra un decrecimiento exponencial. Los círculos oscuros indican los Notosuchia analizados mientras que los círculos blancos indican los Crocodylia comparados. **Am**, *Alligator mississippiensis*; **Ap**, *Araripesuchus patagonicus*; **Cn**, *Crocodylus niloticus*; **Cy**, *Caiman yacare*; **Gg**, *Gavialis gangeticus*; **Gp**, *Gasparinisuchus peirosauroides*; **Lp**, *Lomasuchus palpebrosus*; **Nt**, *Notosuchus terrestris*; **Pe**, Peirosauridae. La frecuencia auditiva del espécimen juvenil de *Alligator mississippiensis* está dentro del rango de la frecuencia auditiva de los Notosuchia. La línea punteada indica la tendencia de la curva.



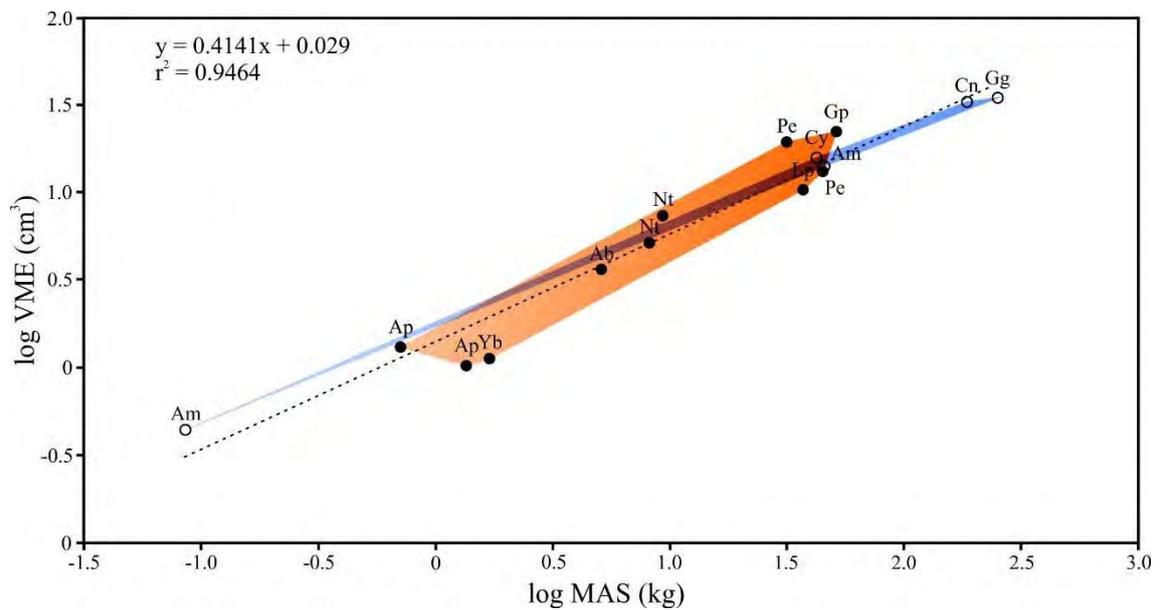
**Figura 5.9.** Gráfica del Coeficiente de Encefalización Reptiliano (CER) y el logaritmo de la Longitud Corporal Total (LCT) de los taxones analizados. Referencias ídem Figura 5.4.



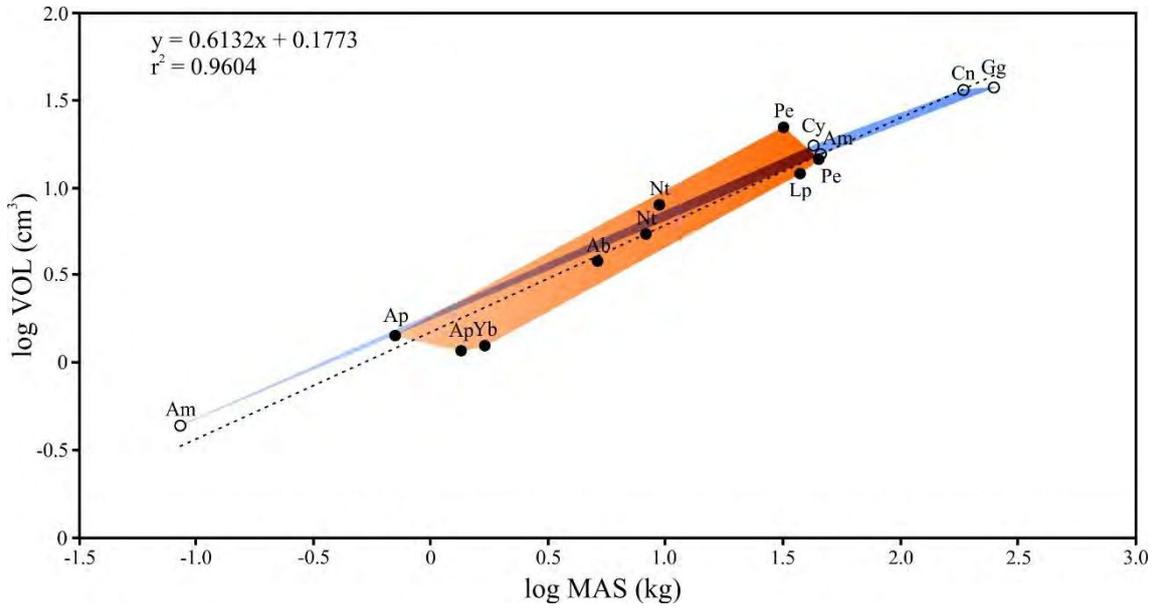
**Figura 5.10.** Gráfica del logaritmo de la Masa Corporal (MAS) y el logaritmo de la Masa Encefálica (MEN) de los taxones analizados. Referencias ídem Figura 5.4.



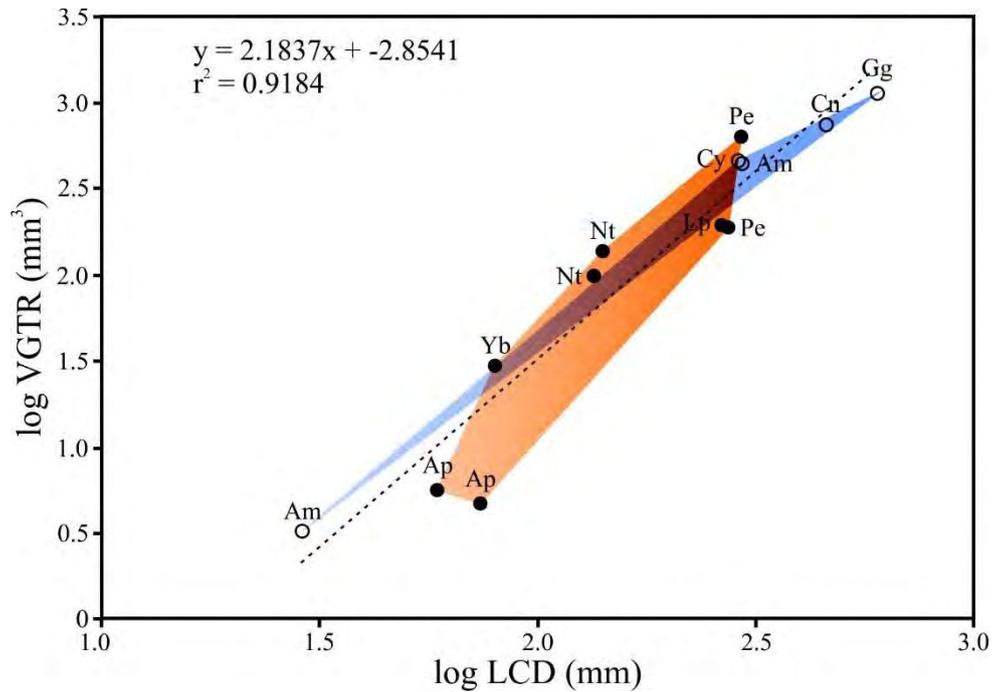
**Figura 5.11.** Gráfica del logaritmo de la Masa Corporal (MAS) y el logaritmo de la Masa Encefálica (MEN) de los taxones analizados, a partir de la relación de Hurlburt y Waldorf (2002). Referencias ídem Figura 5.4.



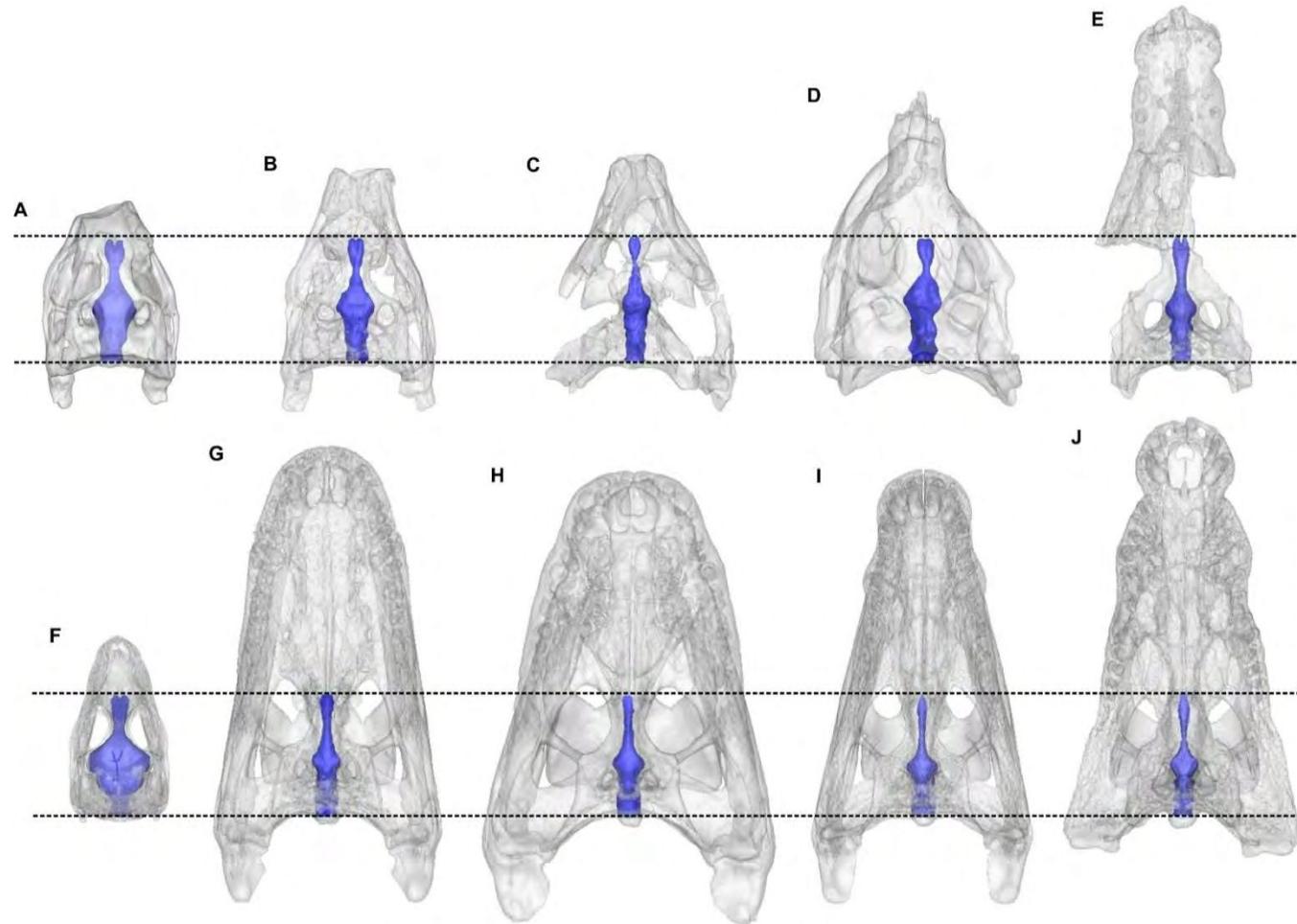
**Figura 5.12.** Gráfica del logaritmo de la Masa Corporal (MAS) y el logaritmo del Volumen del Molde Endocraneano (VME; no incluyendo tracto y bulbos olfatorios) de los taxones analizados. Referencias ídem Figura 5.4.



**Figura 5.13.** Gráfica del logaritmo de la Masa Corporal (MAS) y el logaritmo del Volumen del Molde Endocraneano (VOL; incluyendo el tracto y bulbos olfatorios) de los taxones analizados. Referencias ídem Figura 5.4.



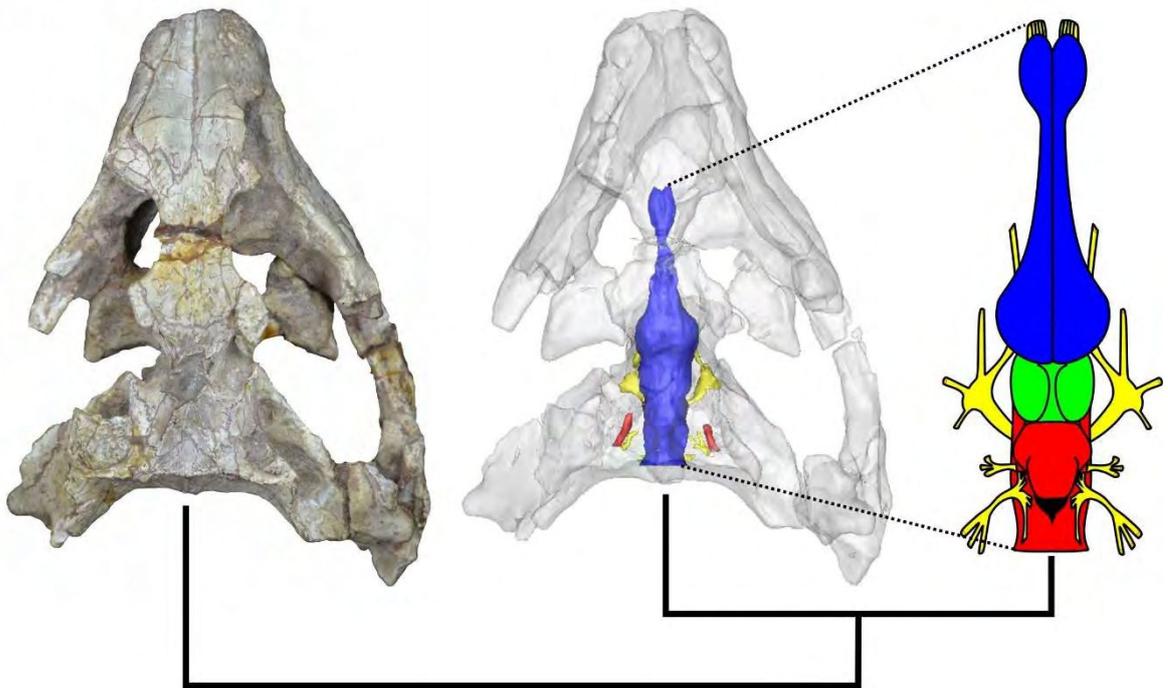
**Figura 5.14.** Gráfica del logaritmo de la Longitud Craneana Dorsal (LCD) y el logaritmo del Volumen del Ganglio del Trigémino (VGTR) de los taxones analizados. Referencias ídem Figura 5.4.

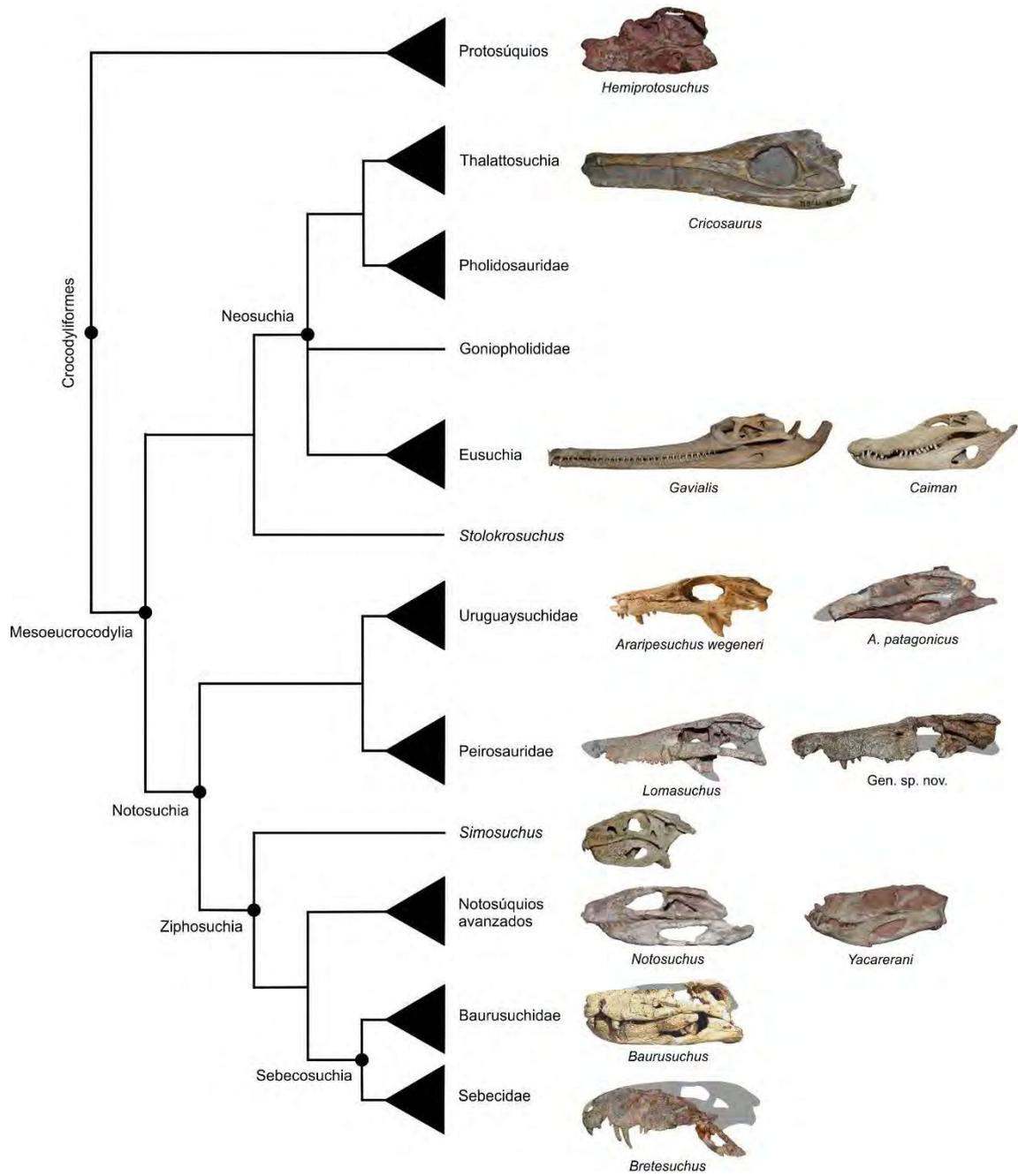


**Figura 5.15.** Encefalización de Notosuchia y Crocodylia seleccionados. **A y B**, *Araripesuchus patagonicus* (MUCPv-269 y MUCPv-267, respectivamente); **C**, *Notosuchus terrestris* (MLP 64-IV-16-5); **D**, *Yacarerani boliviensis* (MNK-PAL 5063); **E**, Peirosauridae gen. sp. nov. (MPCA-PV-240); **F y G**, *Alligator mississippiensis* (OUVC 10606 y OUVC 9761, respectivamente); **H**, *Caiman latirostris* (MACN 1420-7375); **I**, *Caiman yacare* (MACN-He 43694); **J**, *Crocodylus niloticus* (PVL 6524).

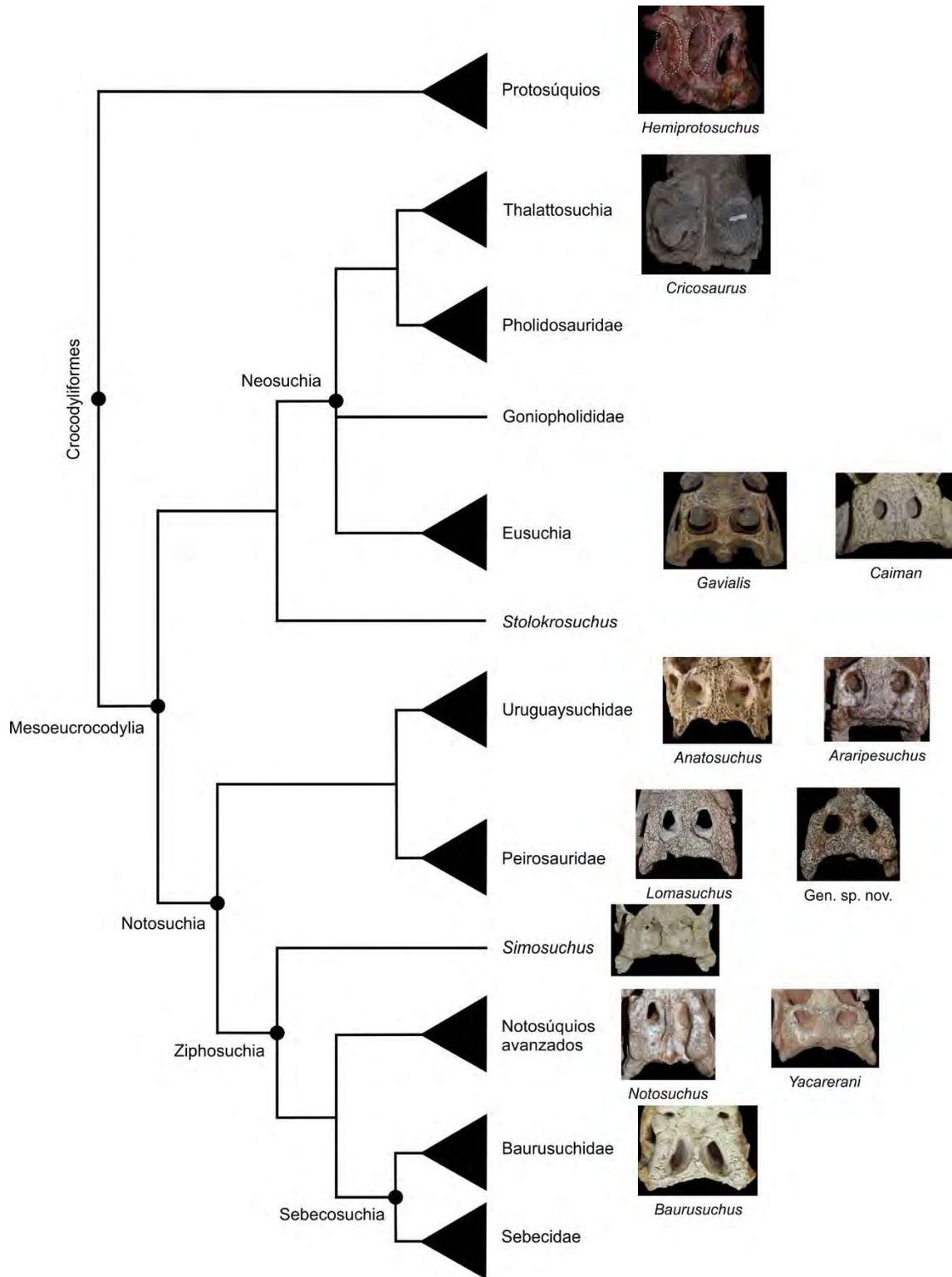
# CAPÍTULO VI:

## DISCUSIÓN Y SÍNTESIS

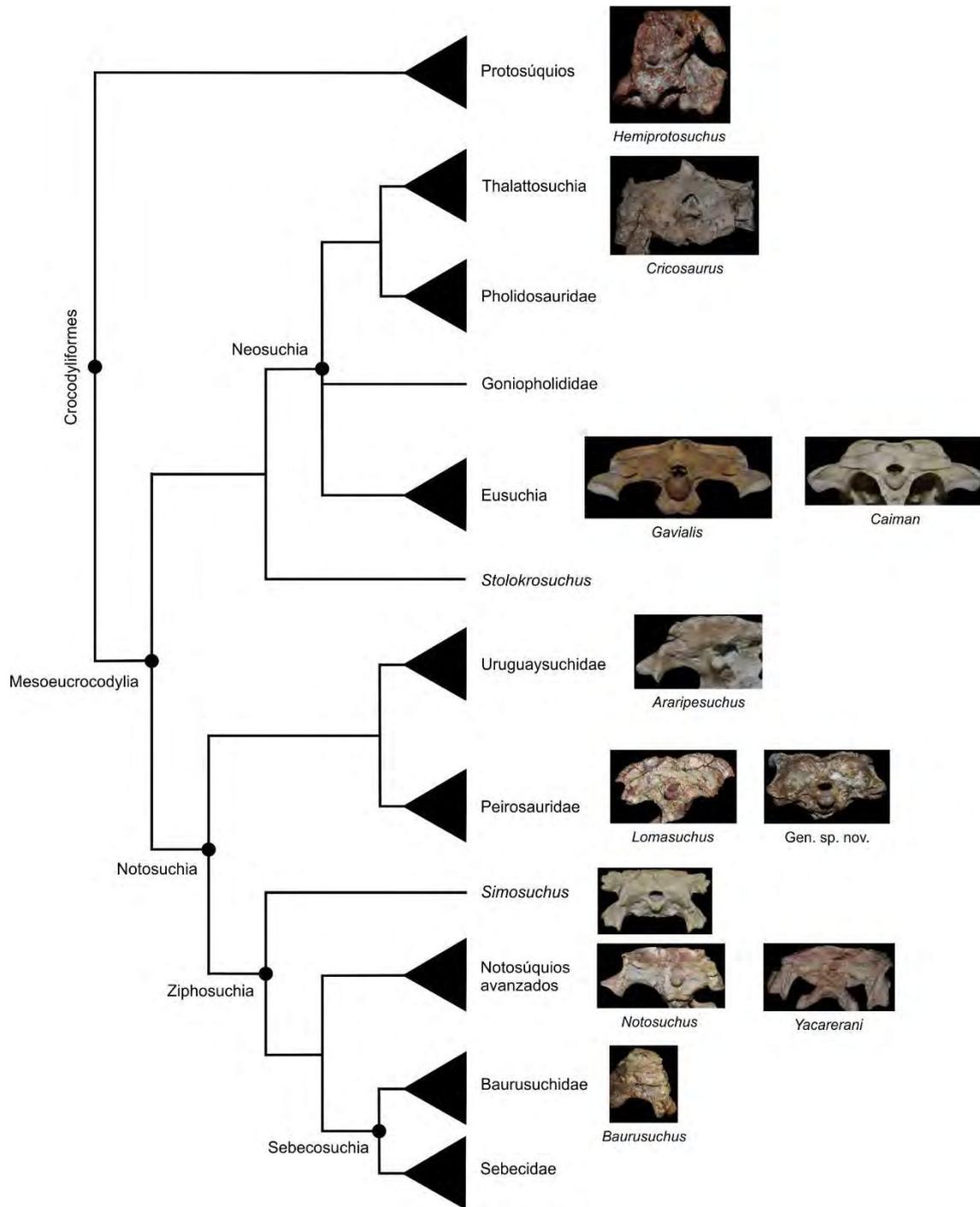




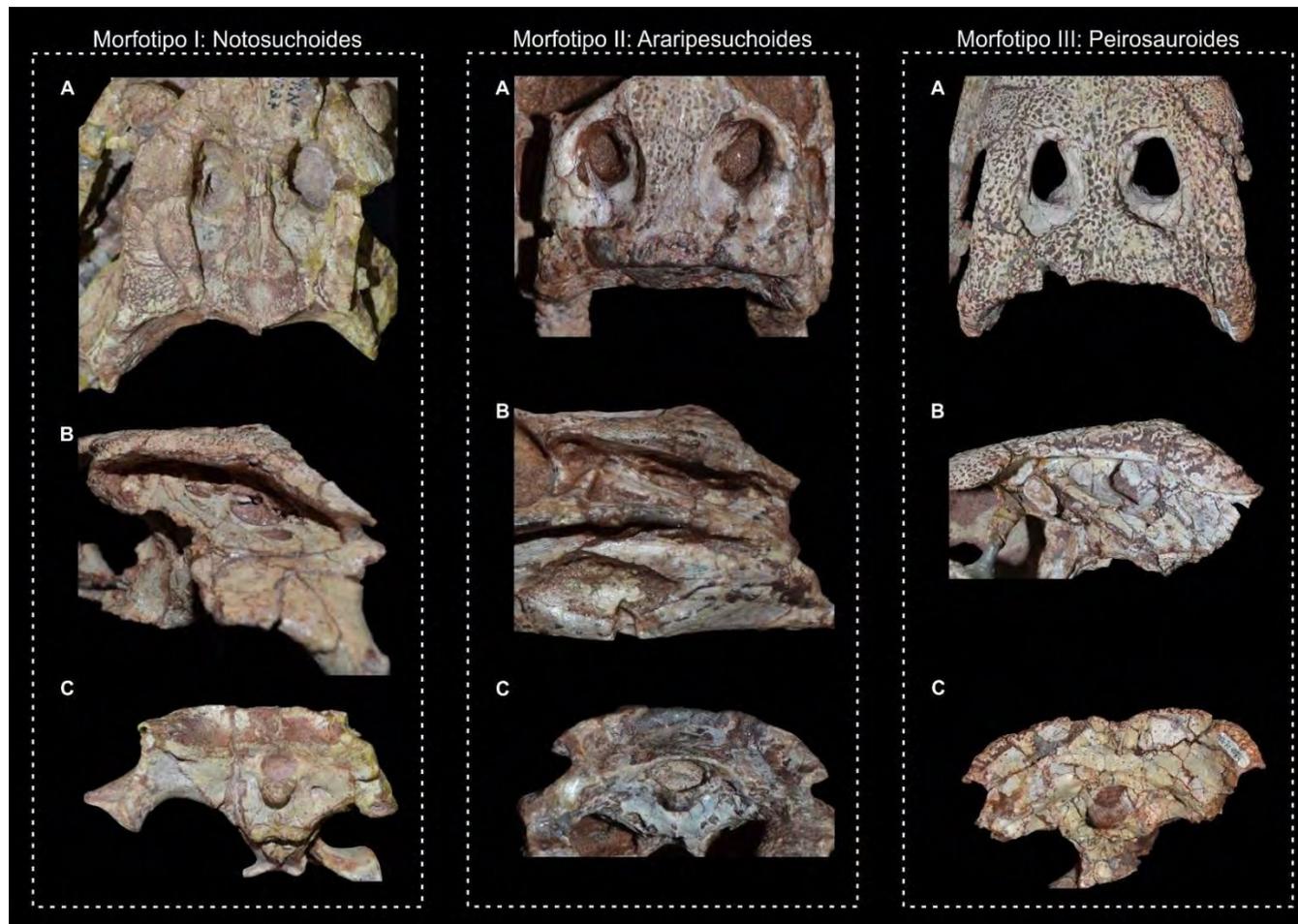
**Figura 6.1a.** El neurocráneo de los Notosuchia en un contexto filogenético, en vista lateral. Los cráneos no están a escala.



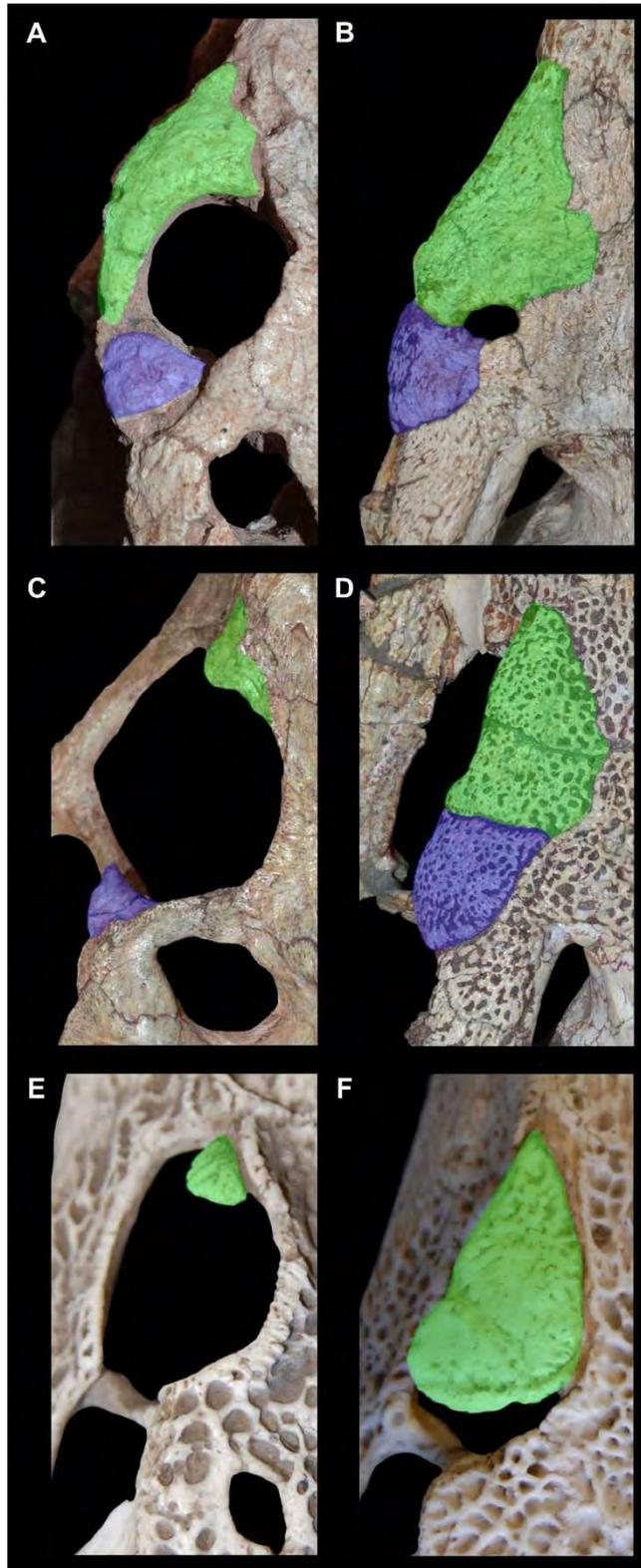
**Figura 6.1b.** El neurocráneo de los Notosuchia en un contexto filogenético, en vista dorsal. Las tablas craneanas no están a escala.



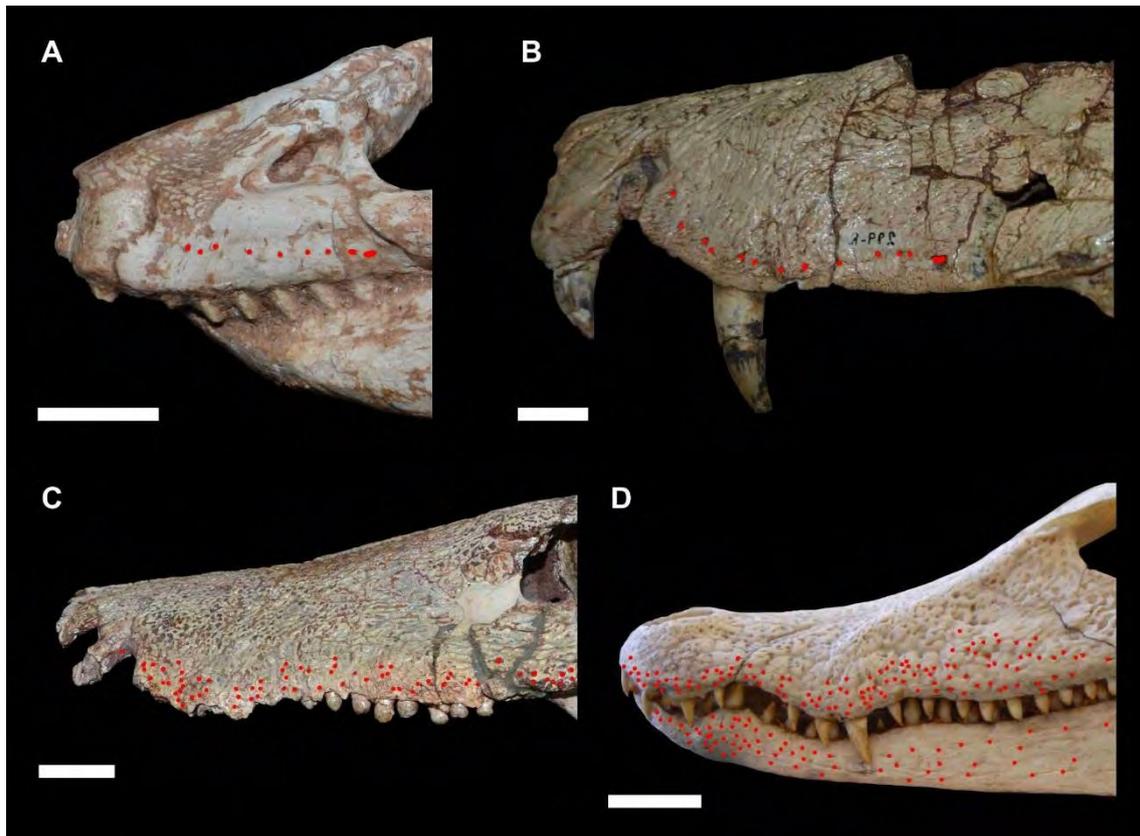
**Figura 6.1c.** El neurocráneo de los Notosuchia en un contexto filogenético, en vista occipital. Las tablas occipitales no están a escala.



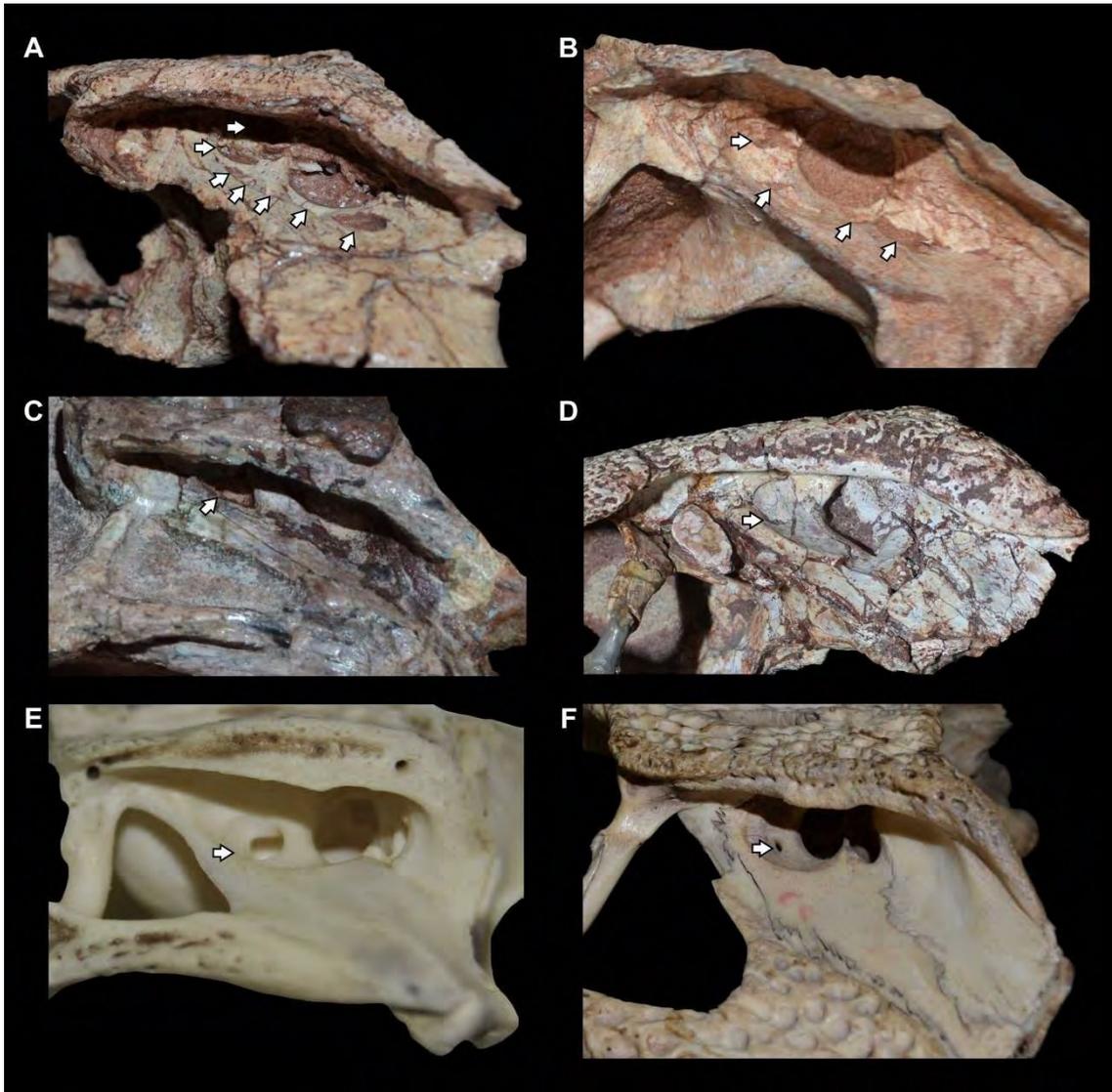
**Figura 6.2.** Morfotipos de neurocráneos en los Notosuchia del Cretácico de Argentina. **A**, tabla craneana; **B**, vista lateral; **C**, tabla occipital. *Notosuchus terrestris* espécimen MACN-PV-RN-1037 (**A** y **C**) y espécimen MPCA-PV-237; *Araripesuchus patagonicus* espécimen MUCPv-269 (**A**, **B** y **C**); *Lomasuchus palpebrosus* espécimen MOZ-Pv 4084 (**A**, **B** y **C**). Las imágenes no están a escala.



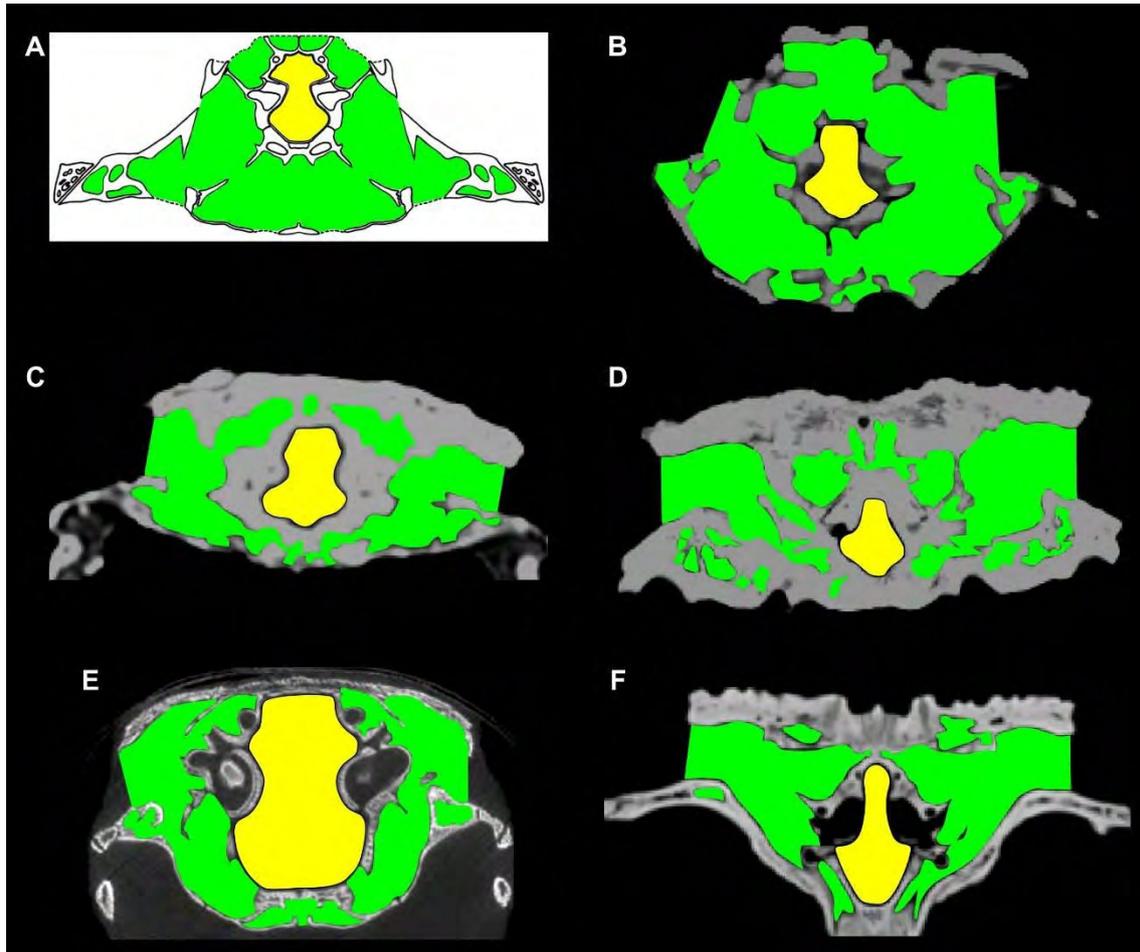
**Figura 6.3.** Región orbital con los huesos palpebrales en posición, en vista dorsal. **A**, *Notosuchus terrestris* (MUPCv-198); **B**, *Baurusuchus salgadoensis* (MPMA 62-0001-02); **C**, *Yacarerani boliviensis* (MNK-PAL 5063); **D**, *Lomasuchus palpebrosus* (MOZ-Pv 4084); **E**, *Caiman latirostris* (ZSM 435-1911); **F**, *Paleosuchus palpebrosus* (ZSM 41-1938). Palpebral anterior en verde y palpebral posterior en azul, en el caso de *Yacarerani* están coloreadas las facetas palpebrales para los respectivos huesos.



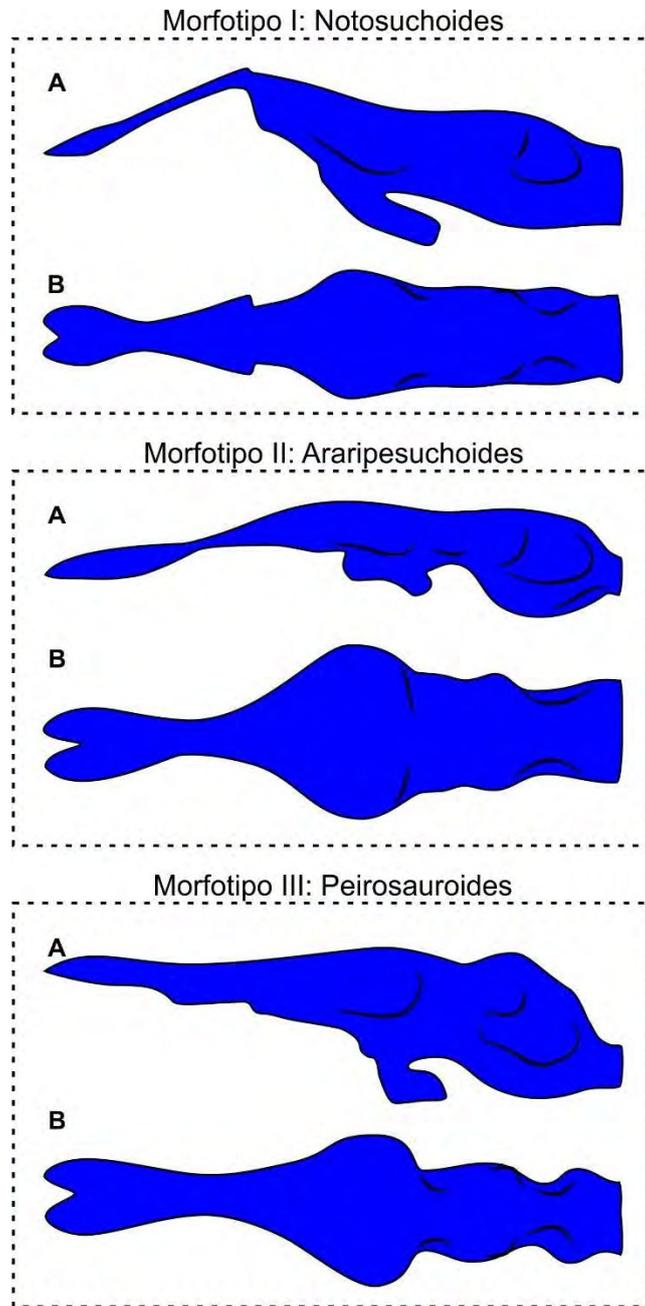
**Figura 6.4.** Rostro de taxones seleccionados, en vista lateral, mostrando la distribución de los forámenes neurovasculares (en rojo) asociados con las ramas maxilar y mandibular del ganglio del trigémino. **A**, *Notosuchus terrestris* (MUCPv-147); **B**, *Baurusuchus pachecoi* (DGM 299-R); **C**, *Lomasuchus palpebrosus* (MOZ-Pv 4084); **D**, *Paleosuchus palpebrosus* (ZSM 42-1938). Escala de la barra = 2 cm.



**Figura 6.5.** Fenestras del cuadrado dentro del receso ótico, en vista lateral. **A**, *Notosuchus terrestris* (MPCA-PV-237); **B**, *Yacarerani boliviensis* (MNK-PAL 5063); **C**, *Araripesuchus patagonicus* (MUCPv-267); **D**, *Lomasuchus palpebrosus* (MOZ-Pv 4084); **E**, juvenil de *Alligator mississippiensis* (USNM 216203); **F**, *Caiman yacare* (MACN-He 43694). En los diferentes taxones, las flechas indican cada una de las fenestras del cuadrado. En el caso de una sola fenestra, esta corresponde al foramen sifoneal. Las imágenes no están a escala.



**Figura 6.6.** Neurocráneos de taxones seleccionados de Crocodyliformes, en sección transversal a nivel del oído interno. **A**, protosúquio *Edentosuchus* (UCMP V6899/125871); **B**, *Notosuchus terrestris* (MPCA-PV-237); **C**, *Araripesuchus patagonicus* (MUCPv-269); **D**, Peirosauridae gen. sp. nov. (MPCA-PV-240); **E**, juvenil de *Alligator mississippiensis* (OUVC 10606); **F**, adulto de *Caiman yacare* (MACN-He 43694). Sistema de senos faringotimpánicos en verde y cavidad endocraneana en amarillo. La imagen A fue tomada y modificada de Clark (1986). Las imágenes no están a escala.



**Figura 6.7.** Morfotipos de moldes endocraneanos en los Notosuchia del Cretácico de Argentina, basados en *Notosuchus terrestris* (MPCA-PV-237), *Araripesuchus patagonicus* (MUCPv-267), y *Lomasuchus palpebrosus* (MOZ-Pv 4084). Los moldes endocraneanos no están a escala.

# TABLAS

**Tabla 1. Los Notosuchia de Argentina**

Taxón	Edad / Formación	Procedencia	Referencia
<b>Uruguaysuchidae</b>			Gasparini, 1971
<i>Araripesuchus patagonicus</i>	Cenomaniano, Fm. Candeleros, Grupo Neuquén	El Chocón, Lago Exequiel Ramos Mexía, provincia del Neuquén	Ortega et al., 2000
<i>Araripesuchus buitreaensis</i>	Cenomaniano, Fm. Candeleros, Grupo Neuquén	La Buitrera, noreste de Cerro Policía, provincia de Río Negro	Pol y Apesteguía, 2005
<b>Peirosauridae</b>			Gasparini, 1982
<i>Barcosuchus gradilis</i>	Aptiano – Albiano, Fm. Cerro Barcino, Grupo Chubut	Sierra de la Cicuta, El Escorial, provincia de Chubut	Leardi y Pol, 2009
<i>Bayomesasuchus hernandezi</i>	Turoniano, Fm. Cerro Lisandro, Grupo Neuquén	Cerro Bayo Mesa, sur de Plaza Huincul, provincia del Neuquén	Barrios et al., 2015
<i>Patagosuchus anielensis</i>	Turoniano – Coniaciano, Fm. Portezuelo, Grupo Neuquén	Loma de la Lata, costa norte de Lago Los Barreales, Añelo, provincia del Neuquén	Lio et al., 2015
<i>Kinesuchus overoi</i>	Santoniano, Fm. Bajo de la Carpa, Grupo Neuquén	Cerro Overo, sudoeste de Rincón de los Sauces, provincia del Neuquén	Filippi et al., 2018
<i>Gasparinisuchus peirosauroides</i>	Santoniano – Campaniano temprano, Fm. Bajo de la Carpa y Fm. Anacleto, Grupo Neuquén	Loma de la Lata, costa norte de Lago Los Barreales, Añelo, provincia del Neuquén; Cañadón Amarillo, Malargüe, provincia de Mendoza	Gasparini, 1982; Gasparini et al., 1991; Martinelli et al., 2012
<i>Lomasuchus palpebrosus</i>	Turoniano – Coniaciano, Fm. Portezuelo, Grupo Neuquén	Loma de la Lata, costa norte de Lago Los Barreales, Añelo, provincia del Neuquén	Gasparini et al., 1991
<b>MCF-PVPH-160 indet.</b>	Turoniano – Coniaciano, Fm. Portezuelo, Grupo Neuquén	Sierra del Portezuelo, oeste de Plaza Huincul, provincia del Neuquén	Pais, 2005
<b>MCF-PVPH-413 indet.</b>	Santoniano, Fm. Bajo de la Carpa, Grupo Neuquén	Sierra Barrosa, este de Plaza Huincul, provincia del Neuquén	Ortega et al., 2012
<b>MUCPv-27 indet.</b>	Santoniano, Fm. Bajo de la Carpa, Grupo Neuquén	Norte de la ciudad de Neuquén, provincia del Neuquén	Bonaparte, 1991; Fiorelli, 2010

<b>MPCA-PV-241 indet.</b>	Cretácico superior, Grupo Neuquén	Anfiteatro de Rentería	Barrios y Bona, 2014
<b>Notosuchidae</b>			Dollo, 1914
<i>Notosuchus terrestris</i>	Santoniano, Fm. Bajo de la Carpa, Grupo Neuquén	Norte de la ciudad de Neuquén, provincia del Neuquén; Paso Córdoba o Córdoba, provincia de Río Negro	Woodward, 1896; Dolgopol de Saez, 1957; Gasparini, 1971; Bonaparte, 1991; Barrios et al., 2018
<i>Llanosuchus tamaensis</i>	Campaniano?, Fm. Los Llanos	Sur de Tama, Sierra de Los Llanos, provincia de La Rioja	Fiorelli et al., 2016
<b>Comahuesuchidae</b>			Bonaparte, 1991
<i>Comahuesuchus brachybuccalis</i>	Santoniano, Fm. Bajo de la Carpa, Grupo Neuquén	Norte de la ciudad de Neuquén, provincia del Neuquén; Paso Córdoba o Córdoba, provincia de Río Negro	Bonaparte, 1991; Martinelli, 2003
<b>Baurusuchidae</b>			Price, 1945
<i>Cynodontosuchus rothi</i>	Santoniano, Fm. Bajo de la Carpa, Grupo Neuquén	Norte de la ciudad de Neuquén, provincia del Neuquén	Woodward, 1896; Gasparini, 1972
<i>Wargosuchus australis</i>	Santoniano, Fm. Bajo de la Carpa, Grupo Neuquén	Norte de la ciudad de Neuquén, provincia del Neuquén	Martinelli y Pais, 2008
<b>Sebecidae</b>			Simpson, 1937
<i>Bretesuchus bonapartei</i>	Paleoceno tardío, Fm. Maíz Gordo, Grupo Salta	Estancia El Brete, La Candelaria, provincia de Salta	Gasparini et al., 1993
<i>Ayllusuchus fernandezii</i>	Eoceno temprano, Fm. Lumbrera, Grupo Salta	Confluencia de los ríos Laguna y Casa Grande, provincia de Jujuy	Gasparini, 1984
<i>Sebecus icaeorhinus</i>	Eoceno medio, Casamayorensis, Fm. Sarmiento	Cañadón Hondo, Cañadón Vaca, provincia de Chubut	Simpson, 1937; Colbert, 1946b; Gasparini, 1972; Pol et al., 2012
<i>Ilchunaia parca</i>	Eoceno tardío, Casamayorensis, Fm. Divisadero Largo	Mina Atala, Las Heras, provincia de Mendoza	Rusconi, 1946; Gasparini, 1972, 1984

**Tabla 2.1. Lista de taxones y especímenes estudiados en primera mano en esta Tesis Doctoral**

<b>Taxón</b>	<b>Especímen</b>	<b>Edad y Procedencia</b>
<b>Notosuchidae</b>		
<i>Notosuchus terrestris</i>	<b>MLP 64-IV-16-5 (253), lectotipo</b> , cráneo y mandíbula	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén
	MLP 64-IV-16-1, “ <i>Notosuchus lepidus</i> ”, cráneo parcial	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén
	MLP 64-IV-16-2, neurocráneo	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén
	MLP 64-IV-16-7 (219), cráneo y mandíbula de juvenil	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén
	MLP 64-IV-16-8 (209), cráneo y mandíbula de juvenil	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén
	MLP 64-IV-16-10 (221), neurocráneo	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén
	MLP 64-IV-16-17 y 18, basioccipital y basiesfenoides	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén
	MLP 64-IV-16-25, neurocráneo parcial y fragmento de mandíbula	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén
	MLP 64-IV-16-30, neurocráneo	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén
	MLP 64-IV-16-31 (206), cráneo y mandíbula	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén
	MLP 64-IV-16-s/n, fragmentos craneanos varios	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén
	MACN-PV-N-22, neurocráneo	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén
	MACN-PV-N-23, cráneo parcial	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén
	MACN-PV-N-106, fragmento craneano	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén
	MACN-PV-N-108, techo craneano parcial	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén
	MACN-PV-RN-1037, cráneo asociado a postcráneo	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Río Negro
	MACN-PV-RN-1039, cráneo parcial	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Río Negro
	MACN-PV-RN-104, cráneo y mandíbula	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Río Negro
	MACN-PV-RN-1045, cráneo y mandíbula parciales	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Río Negro
	MACN-PV-RN-1046, cráneo y mandíbula parciales	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Río Negro

	MACN-PV-RN-1048, cráneo y mandíbula parciales	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Río Negro
	MACN-PV-RN-1118, cráneo y mandíbula parciales	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Río Negro
	MACN-PV-RN-1119, cráneo y mandíbula parciales	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Río Negro
	MACN-PV-sn, fragmentos craneanos varios	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén y Río Negro
	MPCA-PV-237, cráneo y mandíbula parciales	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén
	MPCA-PV-528, cráneo y mandíbula	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Río Negro
	MPCA-PV-789-1 (50), cráneo y mandíbula parciales	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Río Negro
	MPCN-Pv-96, cráneo y mandíbula parcial de subadulto	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Río Negro
	MPCN-Pv-97, cráneo y mandíbula parciales	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Río Negro
	MUCPv-35, cráneo parcial	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén
	MUCPv-118, cráneo y mandíbula parciales de juvenil	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén
	MUCPv-137, cráneo y mandíbula parciales con postcráneo asociado	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén
	MUCPv-147, cráneo y mandíbula	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén
	MUCPv-198, neurocráneo parcial y fragmento de mandíbula	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén
	MCF-PVPH-710, cráneo y mandíbula de subadulto	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén
	MOZ-Pv 6133, cráneo y mandíbula fragmentarios	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Río Negro
<b>Comahuesuchidae</b>		
<i>Comahuesuchus brachybuccalis</i>	<b>MUCPv-202, holotipo</b> , cráneo y mandíbula parciales	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén
	MOZ-Pv 6131, cráneo y mandíbula parciales	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Río Negro
<b>Uruguaysuchidae</b>		
<i>Araripesuchus patagonicus</i>	<b>MUCPv-269, holotipo</b> , cráneo y mandíbula con postcráneo asociados	Fm. Candeleros (Cenomaniano), Neuquén

	MUCPv-267, cráneo y mandíbula con postcráneo asociados	Fm. Candeleros (Cenomaniano), Neuquén
<i>Araripesuchus buiterraensis</i>	MPCA-PV-235, <b>holotipo</b> , cráneo y mandíbula	Fm. Candeleros (Cenomaniano), Río Negro
<b>Peirosauridae</b>		
<i>Lomasuchus palpebrosus</i>	MOZ-Pv 4084, <b>holotipo</b> , cráneo y fragmento de mandíbula	Fm. Portezuelo (Turoniano - Coniaciano), Neuquén
<i>Gasparinisuchus peirosauroides</i>	MOZ-Pv 1750, <b>holotipo</b> , cráneo y mandíbula	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén
<b>indeterminado</b>	MCF-PVPH-160, cráneo y mandíbula	Fm. Portezuelo (Turoniano - Coniaciano), Neuquén
	MPCA-PV-241, neurocráneo parcial	Grupo Neuquén (Cretácico Superior), Río Negro
	MCF-PVPH-413, cráneo y mandíbula con postcráneo asociado	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén
<b>Gen. et sp. nov.</b>	MPCA-PV-240, cráneo y mandíbula parciales	Fm. Los Bastos (Coniaciano Temprano), Neuquén
<b>Baurusuchidae</b>		
<i>Wargosuchus australis</i>	MOZ-Pv 6134, <b>holotipo</b> , fragmentos craneanos	Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), Neuquén

**Tabla 2.2. Lista de notosúquios comparados en esta Tesis Doctoral**

<b>Taxón</b>	<b>Edad y Procedencia</b>	<b>Espécimen / Referencia</b>
<i>Anatosuchus minor</i>	Fm. Elrhaz (Aptiano - Albiano), Niger	Sereno y Larsson, 2009
<i>Araripesuchus gomesii</i>	Fm. Romualdo (Aptiano - Albiano), Brasil	<b>DGM 423-R</b> ; Price, 1959; Hecht, 1991
<i>Araripesuchus tsangatsangana</i>	Fm. Maevarano (Campaniano? - Maastrichtiano), Madagascar	FMNH PR 2297,2299,2322; Turner, 2006
<i>Araripesuchus wegeneri</i>	Fm. Elrhaz (Aptiano - Albiano), Niger	Sereno y Larsson, 2009
<i>Uruguaysuchus aznarezi</i>	Fm. Guichón (Cretácico Temprano), Uruguay	FC-DPV 2320; Rusconi, 1933; Soto et al., 2011
<i>Stolokrosuchus lapparenti</i>	Fm. Elrhaz (Aptiano - Albiano), Niger	Larsson y Gado, 2000
<i>Kaprosuchus saharicus</i>	Fm. Echkar (Cenomaniano), Niger	Sereno y Larsson, 2009
<i>Mahajangasuchus insignis</i>	Fm. Maevarano (Campaniano? - Maastrichtiano), Madagascar	FMNH PR 2389,2450; Turner y Buckley, 2008
<i>Hamadasuchus rebouli</i>	“ <i>Kem Kem beds</i> ” (Aptiano – Cenomaniano), Marruecos	Larsson y Sues, 2007
<i>Montealtosuchus arrudacamposi</i>	Fm. Adamantina (Turoniano - Santoniano), Brasil	<b>MPMA-16-0007-04</b> ; Carvalho et al., 2007
<i>Uberabasuchus terrificus</i>	Fm. Marília (Maastrichtiano), Brasil	<b>CPPLIP 630</b> ; Carvalho et al., 2004
<i>Rukwasuchus yajabalijekundu</i>	Fm. Galula (Aptiano – Cenomaniano), Tanzania	Sertich y O’Connor, 2014
<i>Pepesuchus deiseae</i>	Fm. Presidente Prudente (Campaniano - Maastrichtiano), Brasil	<b>MN 7005-V</b> ; Campos et al., 2011
<i>Trematochampsia taqueti</i>	“ <i>Senonian beds</i> ” (Turoniano – Coniaciano), Niger	Buffetaut, 1974, 1976
<i>Malawisuchus mwakasyungutiensis</i>	“ <i>Dinosaur beds</i> ” (Aptiano), Malawi	Gomani, 1997
<i>Pakasuchus kapilimae</i>	Fm. Galula (Aptiano – Cenomaniano), Tanzania	O’Connor et al., 2010
<i>Candidodon itapecuruense</i>	Fm. Itapecuru (Aptiano - Albiano), Brasil	Nobre y Carvalho, 2002
<i>Simosuchus clarki</i>	Fm. Maevarano (Campaniano? - Maastrichtiano), Madagascar	<b>UA 8679</b> , FMNH PR 2597; Kley et al., 2010
<i>Mariliasuchus amarali</i>	Fm. Adamantina (Turoniano - Santoniano), Brasil	UFRJ-DG-105-R, UFRJ-DG-106-R; Carvalho y Bertini, 1999; Zaher et al., 2006; Andrade y Bertini, 2008a; Augusta, 2013
<i>Yacarerani boliviensis</i>	Fm. Cajones (Turoniano - Santoniano), Bolivia	<b>MNK-PAL 5063</b> , 5064; Novas et al., 2009
<i>Caipirasuchus montealtensis</i>	Fm. Adamantina (Turoniano - Santoniano), Brasil	Andrade y Bertini, 2008b; Iori et al., 2013; Pol et al., 2014

<i>Caipirasuchus paulistanus</i>	Fm. Adamantina (Turoniano - Santoniano), Brasil	Iori y Carvalho, 2011; ; Iori et al., 2013; Pol et al., 2014
<i>Caipirasuchus stenognathus</i>	Fm. Adamantina (Turoniano - Santoniano), Brasil	Pol et al., 2014
<i>Sphagesaurus huenei</i>	Fm. Adamantina (Turoniano - Santoniano), Brasil	Pol, 2003
<i>Armadillosuchus arrudai</i>	Fm. Adamantina (Turoniano - Santoniano), Brasil	Marinho y Carvalho, 2009
<i>Pissarrachampsia sera</i>	Fm. Adamantina (Turoniano - Santoniano), Brasil	Montefeltro et al., 2011; Nascimento, 2014
<i>Stratiosuchus maxhechti</i>	Fm. Adamantina (Turoniano - Santoniano), Brasil	Riff, 2003; Pinheiro et al., 2008; Riff y Kellner, 2011; Nascimento, 2014
<i>Campinasuchus dinizi</i>	Fm. Adamantina (Turoniano - Santoniano), Brasil	Carvalho et al., 2011; Nascimento, 2014; Fonseca et al., 2020
<i>Baurusuchus pachecoi</i>	Fm. Adamantina (Turoniano - Santoniano), Brasil	<b>DGM 299-R</b> ; Price, 1945; Nascimento, 2014
<i>Baurusuchus albertoi</i>	Fm. Adamantina (Turoniano - Santoniano), Brasil	Nascimento y Zaher, 2010, 2011; Nascimento, 2014
<i>Baurusuchus salgadoensis</i>	Fm. Adamantina (Turoniano - Santoniano), Brasil	<b>MPMA 62-0001-02</b> ; Carvalho et al., 2005; Nascimento, 2014
<i>Aplestosuchus sordidus</i>	Fm. Adamantina (Turoniano - Santoniano), Brasil	Godoy et al., 2014
<i>Sahitisuchus fluminensis</i>	Cuenca Itaboraí (Itaboraiensis, Paleoceno), Brasil	<b>MCT 1730-R</b> ; Kellner et al., 2013
<i>Lorosuchus nodosus</i>	Fm. Río Loro (Paleoceno), Argentina	<b>PVL 6219</b> ; Pol y Powell, 2011
<i>Sebecus icaeorhinus</i>	Fm. Sarmiento (Eoceno), Argentina	Colbert, 1946
<i>Ayllusuchus fernandezii</i>	Fm. Lumbrera (Eoceno), Argentina	<b>MLP 72-IV-4-2</b> ; Gasparini, 1984
<i>Iberosuchus macrodon</i>	Cuenca del Duero (Eoceno), España	<b>STUS 13623</b> ; Ortega, 2004

\*Holotipo en negrita.

**Tabla 2.3. Lista de otros cocodriliformes comparados en esta Tesis Doctoral**

<b>Taxón</b>	<b>Edad y Procedencia</b>	<b>Espécimen / Referencia</b>
<i>Hemiprotosuchus leali</i>	Fm. Los Colorados (Noriano), Argentina	<b>PVL 3829</b> ; Bonaparte, 1971
<i>Protosuchus richardsoni</i>	“ <i>Dinosaur Canyon sandstone</i> ” (Jurásico Inferior), Estados Unidos	Colbert y Mook, 1951; Clark, 1986
<i>Orthosuchus stormbergi</i>	Fm. Elliot (Jurásico Inferior), Sudáfrica	Nash, 1975
<i>Zaraasuchus shepardii</i>	“ <i>red beds of Zos Canyon</i> ” (Cretácico Superior), Mongolia	Pol y Norell, 2004a
<i>Fruitachampsia callisoni</i>	Fm. Morrison (Jurásico Superior), Estados Unidos	Clark, 2011
<i>Zosuchus davidsoni</i>	“ <i>red beds of Zos Canyon</i> ” (Cretácico Superior), China	Pol y Norell, 2004b
<i>Sichuanosuchus shuhanensis</i>	Cretácico Temprano, China	Wu et al., 1997
<i>Sichuanosuchus huidongensis</i>	Fm. Shaximiao (Jurásico Superior), China	Peng, 1996
<i>Shantugosuchus hangjinensis</i>	Fm. Luohandong (Cretácico Temprano), Wu et al., 1994	Wu et al., 1994
<i>Hsisosuchus chowi</i>	Fm. Shangshaximiao (Jurásico Superior), China	Peng y Shu, 2004
<i>Hsisosuchus chungkingensis</i>	Fm. Shangshaximiao (Jurásico Superior), China	Young y Chow, 1953; Li et al., 1994
<i>Pelagosaurus typus</i>	“ <i>Reptile bed</i> ” (Jurásico Inferior), Inglaterra	Pierce y Benton, 2006; Pierce et al., 2016
<i>Cricosaurus araucanensis</i>	Fm. Vaca Muerta (Titoniano - Berriasiano), Argentina	Gasparini y Dellapé, 1976; Herrera, 2015
<i>Dakosaurus andinensis</i>	Fm. Vaca Muerta (Titoniano - Berriasiano), Argentina	Pol y Gasparini, 2006; Herrera, 2015
<i>Pholidosaurus purbeckensis</i>	Berriasiano, Francia	Martin et al., 2016
<i>Terminonaris robusta</i>	Fm. Favel (Cretácico Superior), Canadá	Wu et al., 2001a
<i>Sarcosuchus imperator</i>	Fm. Elrhaz (Aptiano – Albiano), Niger	Sereno et al., 2001
<i>Elosuchus cherifiensis</i>	“ <i>Kem Kem beds</i> ” (Aptiano – Cenomaniano), Marruecos	Meunier y Larsson, 2016
<i>Dyrosaurus phosphaticus</i>	Eoceno Inferior, Argelia, Túnez	Jouve, 2005
<i>Rhabdognathus spp.</i>	Cretácico – Paleoceno, Malí, Niger, Nigeria	Brochu et al., 2002; Jouve, 2007
<i>Theriosuchus spp.</i>	Cretácico Superior, Rumania, Francia	Clark, 1986; Martin et al., 2014
<i>Calsoyasuchus valliceps</i>	Fm. Kayenta (Jurásico Temprano), Estados Unidos	Tykoski et al., 2002

<i>Eutretauranosuchus delfsi</i>	Fm. Morrison (Jurásico superior), Estados Unidos	Pritchard et al., 2013
<i>Sunosuchus junggarensis</i>	Fm. Shishugou (Jurásico Superior), China	Wu et al., 1996
<i>Bernissartia fagesii</i>	“Bernissart clay” y “Cerrada Roya” (Cretácico Inferior), Bélgica, España	Buscalioni y Sanz, 1990; Norell y Clark, 1990
<i>Shamosuchus djadochtaensis</i>	Fm. Djadokhta (Campaniano), China	Mook, 1924; Pol et al., 2009; Turner, 2015
<i>Rugosuchus nonganensis</i>	Fm. Nenjiang (Cretácico Superior), China	Wu et al., 2001b
<i>Isisfordia duncani</i>	Fm. Winton (Albiano – Cenomaniano), Australia	Salisbury et al., 2006
<i>Hylaeochaampsa vectiana</i>	Fm. Vectis (Barremiano), Inglaterra	Clark y Norell, 1992
<i>Aegisuchus witmeri</i>	“Kem Kem beds” (Aptiano – Cenomaniano), Marruecos	Holliday y Gardner, 2012
<i>Boverisuchus vorax</i>	Fm. Washakie (Eoceno), Estados Unidos	Langston, 1975; Brochu, 2013
<i>Gavialis gangeticus</i>	Reciente, India	MLP 602
<i>Crocodylus niloticus</i>	Reciente, África	PVL 6524
<i>Alligator mississippiensis</i>	Reciente, Estados Unidos	USNM 216203, ZSM 4-1921, ZSM 2530-0, OUV 9761, OUV 10606
<i>Paleosuchus palpebrosus</i>	Reciente, Brasil	ZSM 40-1911, ZSM 41-1938, ZSM 42-1938, ZSM 207-1925
<i>Caiman latirostris</i>	Reciente, Argentina, Brasil, Bolivia	FMNH 9713, FML 23627, MACN 1232-7021, MACN 1420- 7375, MACN 15232-3631, MACN 30565, MACN 30566, MLP 601, MLP I-7021, MLP R-5039, MLP R-5043, MLP R- 5801, MLP R-5804, ZSM 73-1926, ZSM 298-1925, ZSM 435-1911, ZSM 2532, ZSM 3003, colección personal
<i>Caiman yacare</i>	Reciente, Argentina, Brasil, Bolivia, Paraguay	MACN 8265, MACN 8268, MACN 30541, MACN 30637, MACN-He 43694, MLP 604, MLP 605, MLP R-5040, MLP R-5041, MLP R-5045, MLP R-5048, MLP R-5055, MLP R- 5805, ZSM 11-1957, ZSM 162-1929, ZSM 163-1929, ZSM

163-1933, ZSM 164-1929, ZSM 167-1933, colección  
personal

\*Holotipo en negrita.

**Tabla 2.4. Términos anatómicos y sus sinónimos**

<b>Término en español utilizado en esta Tesis Doctoral</b>	<b>Denominación original (en cursiva) y sinónimos</b>	<b>Referencia bibliográfica</b>
<b>Abertura anterior del pasaje cráneo-cuadrado</b>	<i>Siphonial aperture</i>	Hecht y Tarsitano, 1983
<b>Abertura ótica</b>	<i>Porus acusticus externus</i> <i>Transverse canal</i> <i>Bony otic aperture</i> <i>Otic aberture</i>	Bruhl, 1862; Iordansky, 1973; de Iuliis, 2011; Montefeltro et al., 2016
<b>Ámpula</b>	<i>Ampulla</i>	Romer, 1956; Chiasson, 1962; Witmer et al. 2008
<b>Arcada infratemporal</b>	<i>Arcus temporalis inferior</i> <i>Inferior temporal arcade</i> <i>Infratemporal arcade</i>	Bruhl, 1862; Reynolds, 1897; Iordansky, 1973
<b>Arcada supratemporal</b>	<i>Arcus temporalis superior</i> <i>Squamosal-postfrontal arcade</i> <i>Postfrontalsquamosal arcade</i> <i>Superior temporal arcade</i> <i>Supratemporal arcade</i>	Bruhl, 1862; Reynolds, 1897; Mathur, 1960; Iordansky, 1973; Hecht y Tarsitano, 1983; Clark, 1986
<b>Arteria basilar</b>	<i>Basilar artery</i>	Romer, 1956; Hopson, 1979; Porter et al. 2016
<b>Arteria carótida cerebral</b>	<i>Internal carotid artery</i> <i>Cerebral carotid artery</i>	Parker, 1883; Romer, 1956; Chiasson, 1962; Iordansky, 1973; Hopson, 1979; Clark, 1986; Witmer et al. 2008; Porter et al. 2016
<b>Arteria estapedial</b>	<i>Stapedial artery</i>	Witmer et al. 2008; Porter et al., 2016
<b>Arteria orbital</b>	<i>Orbital artery</i>	Romer, 1956; Porter et al., 2016
<b>Arteria tímpano-orbital</b>	<i>Temporoorbital artery</i>	Porter et al. 2016
<b>Barra postorbitaria</b>	<i>Columna postorbitalis</i> <i>Postorbital bar</i>	Reynolds, 1897; Kälín, 1933; Mathur, 1960; Chiasson, 1962; Iordansky, 1973; Clark, 1986
<b>Barra post-temporal</b>	<i>Post-temporal bar</i>	Reynolds, 1897
<b>Basicráneo</b>	<i>Basis cranii</i> <i>Floor of the braincase</i> <i>Braincase floor</i>	Miall, 1878; Parker, 1883; Bellairs, 1949; Romer, 1956; Kesteven, 1957; Hopson, 1979; Hecht y Tarsitano, 1983; Clark, 1986

	<i>Floor of the cranial cavity</i> <i>Cranial floor</i> <i>Basicranium</i>	
<b>Basiesfenoides</b>	<i>Sphenoideum basilare</i> <i>Parasphenoid</i> <i>Parabasisphenoid</i> <i>Basisphenoid</i>	Owen, 1847; Bruhl, 1862; Miall, 1878; Parker, 1883; Reynolds, 1897; Mook, 1921c; Goodrich, 1930; de Beer, 1937; Bellairs, 1949; Romer, 1956; Mathur, 1960; Chiasson, 1962; Iordansky, 1973; Clark, 1986; de Iuliis, 2011
<b>Basioccipital</b>	<i>Occipital basilare</i> <i>Basioccipitale</i> <i>Basioccipital</i>	Owen, 1847; Bruhl, 1862; Miall, 1878; Parker, 1883; Reynolds, 1897; Mook, 1921c; Goodrich, 1930; Kälin, 1933; de Beer, 1937; Romer, 1956; Mathur, 1960; Iordansky, 1973; Clark, 1986; de Iuliis, 2011
<b>Bulbo olfatorio</b>	<i>Olfactory bulb</i>	Colbert, 1946b; Bellairs, 1949; Romer, 1956; Chiasson, 1962; Hopson, 1979
<b>Canal carotideo</b>	<i>Canalis caroticus</i> <i>Carotid canal</i>	Bruhl, 1862; Miall, 1878; Iordansky, 1973; Hopson, 1979; Clark, 1986
<b>Canal cráneo-cuadrado</b>	<i>Cranio-quadratic canal</i> <i>Cranioquadrate canal</i>	Iordansky, 1973; Hecht y Tarsitano, 1983
<b>Canal olfatorio</b>	<i>Olfactory canal</i>	Miall, 1878; Witmer et al. 2008
<b>Canal para la rama oftálmica del nervio trigémino</b>	<i>Canal for ophthalmic branch of the trigeminal nerve</i>	Hopson, 1979
<b>Canal semicircular</b>	<i>Canalis semicircularis</i> <i>Canale semicirculare</i> <i>Semicircular canal</i>	Bruhl, 1862; Miall, 1878; Colbert, 1946a; Baird, 1970; Iordansky, 1973; Wever, 1978; Witmer et al. 2008
<b>Canal vidiano</b>	<i>Vidian Groove</i> <i>Parabasal canal</i> <i>Vidian canal</i>	Romer, 1956; Starck, 1979; Bellairs y Kamal, 1981; Clark, 1986; Welman, 1995
<b>Cápsula ótica</b>	<i>Petrosal</i> <i>Periotic capsule</i> <i>Auditory capsule</i> <i>Auditory bulla</i> <i>Tympanic bulla</i> <i>Bulla tympani</i>	Owen, 1847; Miall, 1878; Parker, 1883; Reynolds, 1897; de Beer, 1937; Bellairs, 1949; Romer, 1956; Kesteven, 1957; Mathur, 1960; Baird, 1970; Iordansky, 1973; Starck, 1979; Bellairs y Kamal, 1981; Clark, 1986; de Iuliis, 2011; Paulina-Carabajal, 2015

	<i>Cochlear prominence</i> <i>Eminencia vestibular (en parte)</i> <i>Otic capsule</i>	
<b>Cavidad endocraneana</b>	<i>Cranial cavity</i> <i>Endocranium</i> <i>Cerebral cavity</i> <i>Brain cavity</i> <i>Endocranial cavity</i>	Miall, 1878; Parker, 1883; Reynolds, 1897; Romer, 1956; Kesteven, 1957; Chiasson, 1962; Iordansky, 1973; Hopson, 1979; Clark, 1986; Franzosa, 2004; Holliday y Witmer, 2009
<b>Cavidad epiptérica</b>	<i>Gasserian fossa</i> <i>Cavum epiptericum</i>	Goodrich, 1930; de Beer, 1937; Kesteven, 1957; Starck, 1979; Holliday y Witmer, 2009
<b>Cavidad timpánica</b>	<i>Cavum timpani</i> <i>Cavum tympanicum</i> <i>Cavum tympanicum proprium</i> <i>Mastoid antrum (en parte)</i> <i>Rhomboidal sinus (en parte)</i> <i>Middle-ear cavity</i> <i>Pharyngotympanic sinus</i> <i>Tympanic cavity</i>	Owen, 1850; Bruhl, 1862; Miall, 1878; Parker, 1883; Reynolds, 1897; Colbert, 1946a; Romer, 1956; Mathur, 1960; Baird, 1970; Iordansky, 1973; Wever, 1978; Clark, 1986; Witmer et al. 2008; Dufeuau y Witmer, 2015
<b>Cavidad vestibular</b>	<i>Cavum vestibuli</i> <i>Cavum capsularis</i> <i>Vestibular cavity</i>	Romer, 1956; ; Iordansky, 1973
<b>Cerebelo</b>	<i>Cerebellum</i>	Colbert, 1946b; Romer, 1956; Chiasson, 1962; Hopson, 1979; Franzosa, 2004
<b>Columela</b>	<i>Columella</i> <i>Stapes</i> <i>Columella auris</i> <i>Columnilla</i>	Owen, 1847; Miall, 1878; Parker, 1883; Reynolds, 1897; de Beer, 1937; Romer, 1956; Mathur, 1960; Chiasson, 1962; Iordansky, 1973; Wever, 1978; Welman, 1995; Kardong, 2007; de Iuliis, 2011
<b>Complejo exoccipital-opistótico</b>	<i>Occipitale laterale</i> <i>Exoccipital</i> <i>Exoccipitale</i> <i>Otoccipital</i>	Owen 1847; Bruhl, 1862; Miall, 1878; Parker, 1883; Reynolds, 1897; Mook, 1921c; Goodrich, 1930; Kälin, 1933; Romer, 1956; Mathur, 1960; Chiasson, 1962; Iordansky, 1973; Bellairs y Kamal, 1981; Clark, 1986; de Iuliis, 2011

<b>Complejo supraoccipital-epióticos</b>	<i>Occipitale superius</i> <i>Epiotic-supraoccipital bone</i> <i>Supraoccipital</i> <i>Supraoccipitale</i> <i>Superoccipital</i> <i>Dermo-supraoccipital</i> <i>Dermalsupraoccipital</i> <i>Postparietal</i> <i>Interparietal</i> <i>Supraoccipital-epiotic</i>	Owen 1847; Bruhl, 1862; Miall, 1878; Parker, 1883; Reynolds, 1897; Mook, 1921c; Goodrich, 1930; Kälin, 1933; de Beer, 1937; Romer, 1956; Mathur, 1960; Chiasson, 1962; Iordansky, 1973; Bellairs y Kamal, 1981; Clark, 1986; Currie y Zhao, 1993; Klembara, 2001; de Iuliis, 2011
<b>Cóndilo del cuadrado</b>	<i>Mandibular condyle</i> <i>Quadrate condyle</i>	Iordansky, 1973; Hecht y Tarsitano, 1983; Clark, 1986; de Iuliis, 2011
<b>Cóndilo occipital</b>	<i>Condylus occipitalis</i> <i>Occipital condyle</i>	Owen 1847; Bruhl, 1862; Miall, 1878; Parker, 1883; Reynolds, 1897; Romer, 1956; Mathur, 1960; Chiasson, 1962; Iordansky, 1973; Clark, 1986; de Iuliis, 2011
<b>Condrocráneo</b>	<i>Chondrocranium</i>	Parker, 1883; Goodrich, 1930; de Beer, 1937; Bellairs, 1949; Romer, 1956; Kesteven, 1957; Iordansky, 1973; Starck, 1979; Bellairs y Kamal, 1981
<b>Cráneo</b>	<i>Cranium</i> <i>Skull</i>	Owen, 1847; Miall, 1878; Reynolds, 1897; Romer, 1956; Kesteven, 1957; Mathur, 1960; Chiasson, 1962; Iordansky, 1973; Starck, 1979; Clark, 1986
<b>Cresta cotilar</b>	<i>Cotylar crest</i>	Holliday y Witmer, 2009
<b>Cresta media del basioccipital</b>	<i>Median crest</i>	Iordansky, 1973
<b>Cresta ótica</b>	<i>Otic buttress</i>	Montefeltro et al., 2016
<b>Cresta tensor</b>	<i>Tensor crest</i>	Holliday y Witmer, 2009
<b>Crista cranii frontalis</b>	<i>Crista cranii frontalis</i> <i>Crista cranii</i>	Iordansky, 1973; Clark, 1986
<b>Crista cranii parietalis</b>	<i>Scute-like bony matter</i> <i>Processus descendens of the parietal</i> <i>Crista cranii parietalis</i>	Mathur, 1960; Iordansky, 1973; Starck, 1979
<b>Crista interfenestralis</b>	<i>Crista interfenestralis</i>	Clark, 1986; Welman, 1995; Dufeu y Witmer, 2015
<b>Crista pseudotuberalis</b>	<i>Quadrate medial ridge</i>	Pol, 2003; Andrade y Bertini, 2008b

	<i>Ventral crest</i>	
<b>Crista tuberalis</b>	<i>Crista tuberalis</i>	Bona y Paulina-Carabajal, 2013; Paulina-Carabajal, 2015;
<b>Crus commune</b>	<i>Common crus</i> <i>Crus commune</i>	Wever, 1978; Welman, 1995
<b>Cuadrado</b>	<i>Tympanic</i> <i>Tympanicum</i> <i>Quadrate</i> <i>Quadratum</i> <i>Suspensorium</i>	Owen, 1847; Brulh, 1862; Miall, 1878; Parker, 1883; Reynolds, 1897; Goodrich, 1930; Kälín, 1933; de Beer, 1937; Romer, 1956; Kesteven, 1957; Mathur, 1960; Chiasson, 1962; Iordansky, 1973; Bellairs y Kamal, 1981; Clark, 1986; de Iuliis, 2011
<b>Cuerpo del cuadrado</b>	<i>Corpus quadrati</i> <i>Quadrate body</i>	Clark, 1986; Molnar et al., 2002
<b>Cuerpo del basiesfenoides</b>	<i>Body of the basisphenoid</i> <i>Basisphenoid body</i>	Bellairs, 1949; Iordansky, 1973
<b>Cuerpo del lateroesfenoides</b>	<i>Laterosphenoid body</i>	Holliday y Witmer, 2009
<b>Dermatocráneo</b>	<i>Dermatocranium</i>	Romer, 1956; Iordansky, 1973
<b>Divertículo basiesfenoides</b>	<i>Basisphenoid diverticulum</i>	Dufeu y Witmer, 2015
<b>Divertículo basioccipital</b>	<i>Basioccipital diverticulum</i>	Dufeu y Witmer, 2015
<b>Divertículo cuadrado</b>	<i>Quadrate sinus</i> <i>Quadrate diverticulum</i>	Witmer et al. 2008; Dufeu y Witmer, 2015
<b>Divertículo infundibular</b>	<i>Infundibular diverticulum</i>	Dufeu y Witmer, 2015
<b>Divertículo intertimpánico</b>	<i>Transverse canal</i> <i>Intertympanic recess</i> <i>Intertympanic diverticulum</i>	Owen, 1850; Iordansky, 1973; Clark, 1986; Witmer et al. 2008; de Iuliis, 2011; Dufeu y Witmer, 2015
<b>Divertículo lateroesfenoides</b>	<i>Sinus cavity</i> <i>Prootic diverticulum</i>	Colbert, 1946b; Dufeu y Witmer, 2015
<b>Divertículo otoccipital</b>	<i>Otoccipital diverticulum</i>	Dufeu y Witmer, 2015
<b>Divertículo parietal</b>	<i>Parietal diverticulum</i>	Dufeu y Witmer, 2015
<b>Dorsum sellae</b>	<i>Dorsum sellae</i>	Bellairs, 1949; Romer, 1956; Iordansky, 1973
<b>Encéfalo anterior</b>	<i>Prosencephalon</i> <i>Forebrain</i>	Owen, 1847; Romer, 1956; Hopson, 1979; Franzosa, 2004
<b>Encéfalo medio</b>	<i>Mesencephalon</i>	Owen, 1847; Romer, 1956; Hopson, 1979; Franzosa, 2004

	<i>Midbrain</i>	
<b>Encéfalo posterior</b>	<i>Rhombencephalon</i> <i>Hindbrain</i>	Owen, 1847; Romer, 1956; Hopson, 1979; Franzosa, 2004
<b>Epiótico</b>	<i>Epioticum</i> <i>Epiotic</i>	Parker, 1883; Reynolds, 1897; de Beer, 1937; Romer, 1956; Mathur, 1960; Chiasson, 1962; Iordansky, 1973; Starck, 1979; Clark, 1986
<b>Epipterigoides</b>	<i>Alisphenoid</i> <i>Pleurosfenoid</i> <i>Columella cranii</i> <i>Epipterygoid</i>	Romer, 1956; Kesteven, 1957 Kesteven, 1957; Starck, 1979; Bellairs y Kamal, 1981; Clark, 1986; Holliday y Witmer, 2009
<b>Escamoso</b>	<i>Squamosum</i> <i>Mastoid</i> <i>Squama temporalis</i> <i>Squamosal</i>	Owen, 1847; Brulh, 1862; Miall, 1878; Parker, 1883; Reynolds, 1897; Mook, 1921c; Goodrich, 1930; Kälin, 1933; de Beer, 1937; Romer, 1956; Mathur, 1960; Chiasson, 1962; Iordansky, 1973; Wever, 1978; Clark, 1986; de Iuliis, 2011
<b>Escotadura trigeminal</b>	<i>Trigeminal notch</i>	Sobral et al., 2016
<b>Espina cuadradoyugal</b>	<i>Spina quadratojugalis</i> <i>Quadratojugal spine</i>	Iordansky, 1973; Brochu, 1999
<b>Esplancocráneo</b>	<i>Splanchnocranium</i>	Romer, 1956; Clark, 1986
<b>Fenestra del cuadrado</b>	<i>Quadrate fenestra</i>	Clark, 1986
<b>Fenestra infratemporal</b>	<i>Lateral temporal fossa</i> <i>Infratemporal fossa</i> <i>Lower temporal fossa</i> <i>Inferior temporal fossa</i> <i>Lateral temporal fenestra</i> <i>Infratemporal fenestra</i>	Miall, 1878; Reynolds, 1897; Goodrich, 1930; Mook, 1921c; Mathur, 1960; Chiasson, 1962; Iordansky, 1973; Clark, 1986; de Iuliis, 2011
<b>Fenestra ovalis</b>	<i>Fenestra cocleae</i> <i>Recessus stapedialis</i> <i>Fenestra vestibuli</i> <i>Round window</i> <i>Fenestra ovalis</i> <i>Ventana redonda</i>	Owen, 1847; Bruhl, 1862; Miall, 1878; Parker, 1883; Reynolds, 1897; de Beer, 1937; Romer, 1956; Mathur, 1960; Chiasson, 1962; Iordansky, 1973; Hopson, 1979; Clark, 1986; Romer y Parsons, 1987; Welman, 1995; Franzosa, 2004; Kardong, 2007; Witmer et al. 2008

<b>Fenestra pseudorotunda</b>	<i>Fenestra rotunda</i> <i>Fenestra vestibuli</i> <i>Fenestra pseudorotundum</i> <i>Fenestra rotundum</i> <i>Foramen perilymphaticum</i> <i>Fenestra vestibularis</i> Oval window <i>Fenestra pseudorotunda</i> Ventana oval Fenestra rotunda	Owen, 1847; Bruhl, 1862; Miall, 1878; Parker, 1883; de Beer, 1937; Romer, 1956; Baird, 1970; Walker, 1972; Wever, 1978; Starck, 1979; Crompton y Smith, 1980; Bellairs y Kamal, 1981; Clark, 1986; Romer y Parsons, 1987; Wu y Chatterjee, 1993; Welman, 1995; Franzosa, 2004; Witmer et al. 2008; Kunderát, 2009; Dufeu y Witmer, 2015
<b>Fenestra post-temporal</b>	<i>Posttemporal fossa</i> <i>Foramen lacrum posterius</i> <i>Foramen lacrum posterior</i> <i>Posterior temporal foramen</i> <i>Posttemporal fenestra</i>	Reynolds, 1897; Romer, 1956; Mathur, 1960; Mansharamani, 1965; Iordansky, 1973; Clark, 1986; de Iuliis, 2011
<b>Fenestra supratemporal</b>	<i>Fossa temporalis</i> <i>Supratemporal fossa</i> <i>Temporal fenestra</i> <i>Upper temporal fossa</i> <i>Upper temporal opening</i> <i>Superior temporal fossa</i> <i>Dorsotemporal fenestra</i> <i>Supratemporal fenestra</i>	Bruhl, 1862; Miall, 1878; Reynolds, 1897; Mook, 1921c; Goodrich, 1930; Romer, 1956; Mathur, 1960; Chiasson, 1962; Iordansky, 1973; Clark, 1986; Brochu, 1999; Holliday y Witmer, 2009; de Iuliis, 2011; Holliday y Gardner, 2012
<b>Fenestra supratemporal externa</b>	<i>Fossa temporalis</i> <i>Temporal passage</i>	Bruhl, 1862; Iordansky, 1973
<b>Fenestra supratemporal interna</b>	<i>Foramen postorbitale</i> <i>Supratemporal foramen</i>	Bruhl, 1862; Miall, 1878
<b>Fisura metótica</b>	<i>Meatus internus</i> <i>Meatus auditorius internus</i> <i>Internal auditory meatus</i> <i>Fissure metotica</i>	Owen, 1847; Bruhl, 1862; Miall, 1878; Parker, 1883; Reynolds, 1897; Goodrich, 1930; Romer, 1956; Iordansky, 1973; Hopson, 1979; Starck, 1979; Bellairs y Kamal, 1981; Clark, 1986; Sedlmayr, 2002

	<i>Metotic fissure</i>	
<b>Flóculo</b>	<i>Auricles</i> <i>Floccular lobe</i> <i>Flocculus</i>	Romer, 1956; Hopson, 1979; Franzosa, 2004; Kardong, 2007; Witmer et al. 2008
<b>Foramen abducens</b>	<i>Abducens foramen</i>	Holliday y Witmer, 2009
<b>Foramen acústico</b>	<i>Acoustic foramen</i>	Starck, 1979
<b>Foramen aërum</b>	<i>Foramen aërosum</i> <i>Siphonium</i> <i>Ductus pneumaticus</i> <i>Foramen aëreum</i>	Miall, 1878; Iordansky, 1973; Bellairs y Kamal 1981, Clark 1986, de Iuliis, 2011; Dufeu y Witmer 2015
<b>Foramen carotideo anterior</b>	<i>Foramen for internal carotid artery</i> <i>Foramen caroticum anterius</i>	Bellairs, 1949; Iordansky, 1973; Clark, 1986; Sedlmayr, 2002
<b>Foramen carotideo posterior</b>	<i>Carotid foramen</i> <i>Carotid canal</i> <i>Foramen caroticum externum</i> <i>Air opening</i> <i>Lateral carotid foramen</i> <i>Foramen caroticum posterius</i> <i>Canal carotideo</i>	Owen, 1850; Bruhl, 1862; Goodrich, 1930; Colbert, 1946b; Chiasson, 1962; Mansharamani 1965; Iordansky, 1973; Clark, 1986; Kardong, 2007; de Iuliis, 2011
<b>Foramen cráneo-cuadrado</b>	<i>Foramen for facial nerve</i> <i>Cranioquadrate passage</i> <i>Foramen facial</i> <i>Auditus canalis stapedio Temporalis</i> <i>Cranioquadrate canal</i>	Miall, 1878; Goodrich, 1930; Romer, 1956; Chiasson 1962; Mansharamani 1965; Iordansky, 1973; Clark, 1986; de Iuliis, 2011
<b>Foramen de Eustaquio lateral</b>	<i>Lateral Eustachian tube</i> <i>Foramen for the lateral Eustachian tube</i> <i>Lateral Eustachian opening</i> <i>Lateral Eustachian foramen</i>	Owen, 1850; Parker, 1883; Colbert, 1946a; Iordansky, 1973; Clark, 1986; Welman, 1995; Holliday y Witmer, 2009; de Iuliis, 2011; Holliday y Gardner, 2012
<b>Foramen de Eustaquio medio</b>	<i>Middle Eustachian passage</i> <i>Opening of median Eustachian canal</i> <i>Median opening of the Eustachian tube</i>	Owen, 1850; Reynolds, 1897; Colbert, 1946a; Kälin, 1955; Mathur, 1960; Chiasson, 1962; Iordansky, 1973; Clark, 1986; Holliday y Witmer, 2009; de Iuliis, 2011; Holliday y Gardner, 2012

	<i>Eustachian canal</i>	
	<i>Eustachian foramen</i>	
	<i>Foramen intertympanicum</i>	
	<i>Median Eustachian opening</i>	
	<i>Median Eustachian foramen</i>	
<b>Foramen del trigémino</b>	<i>Fenestra prootica</i>	Parker, 1883; Reynolds, 1897; Goodrich, 1930; Kesteven, 1957
	<i>Foramen ovale</i>	Iordansky, 1973; Hopson, 1979; Starck, 1979; Clark, 1986; Brochu, 1999; Sedlmayr, 2002; Holliday y Witmer, 2009; de Iuliis, 2011
	<i>Foramen prooticum</i>	
	<i>Trigeminal foramen</i>	
<b>Foramen endolinfático</b>	<i>Endolymphatic duct</i>	Iordansky, 1973; Whetstone y Whybrow, 1983; Clark, 1986; Sedlmayr, 2002
	<i>Foramen endolymphaticum</i>	
<b>Foramen hipogloso</b>	<i>Precondylod nervous foramen</i>	Owen, 1847; Reynolds, 1897; Goodrich, 1930; Romer, 1956; Chiasson, 1962; Hopson, 1979; Clark, 1986; de Iuliis, 2011
	<i>Foramen condyloideum</i>	
	<i>Hypoglossal foramen</i>	
<b>Foramen magnum</b>	<i>Foramen occipitale</i>	Owen, 1850; Bruhl, 1862; Miall, 1878; Parker, 1883; Reynolds, 1897; Romer, 1956; Mathur, 1960; Iordansky, 1973; Clark, 1986
	<i>Foramen occipitale magnum</i>	
	<i>Foramen magnum</i>	
<b>Foramen metótico</b>	<i>Foramen jugulare</i>	Owen, 1850; Bruhl, 1862; Reynolds, 1897; Goodrich, 1930; Romer, 1956; Mathur, 1960; Iordansky, 1973; Hopson, 1979; Starck, 1979; Clark, 1986; de Iuliis, 2011; Bona y Paulina-Carabajal, 2013
	<i>Vagus foramen</i>	
	<i>Jugular foramen</i>	
	<i>Pneumogastric foramen</i>	
	<i>Posterior jugular foramen</i>	
	<i>Air opening</i>	
	<i>Foramen vagi</i>	
<b>Foramen oculomotor</b>	<i>Oculomotor foramen</i>	Hopson, 1979
<b>Foramen oftálmico</b>	<i>Ophthalmic foramen</i>	Holliday y Witmer, 2009
<b>Foramen olfatorio</b>	<i>Foramen olfactorium</i>	de Beer, 1937
<b>Foramen óptico</b>	<i>Optic foramen</i>	Miall, 1878; Parker, 1883; Bellairs, 1949; Hopson, 1979; Starck, 1979
<b>Foramen perilinfático</b>	<i>Foramen perilymphaticum</i>	Clark, 1986; Witmer et al. 2008
<b>Foramen postorbital</b>	<i>Postorbital foramen</i>	Bona y Paulina-Carabajal, 2013

<b>Foramen sifoneal</b>	<i>Porus auditorius</i> <i>Anterior foramen aereum</i> <i>Subtympanic foramen</i> <i>Preotic foramen</i> <i>Siphonial foramen</i>	Bruhl, 1862; Hecht y Tarsitano, 1983; Clark, 1986; Fiorelli y Calvo, 2008; de Iuliis, 2011; Dufeu y Witmer, 2015; Montefeltro et al., 2016
<b>Foramen supraorbitario</b>	<i>Supraorbital foramen</i>	Holliday y Witmer, 2009
<b>Foramen t�mporo-orbital</b>	<i>Anterior temporal foramen</i> <i>Temporal canal</i>	Clark, 1986, Jouve, 2005; de Iuliis, 2011
<b>Foramen timp�nico (fV<sub>ti</sub>)</b>	<i>Tympanic foramen</i>	Holliday y Witmer, 2009
<b>Foramen troclear</b>	<i>Trochlear foramen</i>	Hopson, 1979
<b>Fosa cerebelar</b>	<i>Mesencephalic fossa</i>	Sedlmayr, 2002
<b>Fosa cerebral</b>	<i>Cerebral fossa</i>	Sedlmayr, 2002
<b>Fosa del trig�mino</b>	<i>Foramen ovale</i> <i>Gasserian fossa</i> <i>Trigeminal foramen</i> <i>Maxillomandibular foramen</i> <i>Foramen for maxillary and mandibular branches of the trigeminal nerve</i> <i>Trigeminal fossa</i>	Bruhl, 1862; Miall, 1878; Reynolds, 1897; Romer, 1956; Kesteven, 1957; Hopson, 1979; Holliday y Witmer, 2009
<b>Fosa epipterigoides</b>	<i>Epipterygoid fossa</i>	Holliday y Witmer, 2009
<b>Fosa hemicerebral</b>	<i>Cerebral fossa</i>	Sedlmayr, 2002
<b>Fosa medular</b>	<i>Postclinoid wall</i>	Parker, 1883
<b>Fosa peri�tica</b>	<i>Periotic fossa</i>	Montefeltro et al., 2016
<b>Fosa pituitaria</b>	<i>Sella turcica</i> <i>Pituitary cup</i> <i>Hypophyseal fossa</i> <i>Fossa hypophyseos</i> <i>Pituitary fossa</i>	Owen, 1850; Miall, 1878; Parker, 1883; Reynolds, 1897; Goodrich, 1930; Bellairs, 1949; Romer, 1956; Kesteven, 1957; Chiasson, 1962; Iordansky, 1973; Hopson, 1979; Clark, 1986; Welman, 1995; Sedlmayr, 2002; Witmer et al., 2008
<b>Fosa pterigoidea</b>	<i>Pterygoid fossa</i>	Miall, 1878; Reynolds, 1897
<b>Fosa supratemporal</b>	<i>Supratemporal fossa</i>	Clark, 1986

<b>Fosa temporal</b>	<i>Supratemporal fossa</i> <i>Adductor chamber</i> <i>Dorsotemporal fossa</i> <i>Temporal fossa</i>	Mathur, 1960; Iordansky, 1973; Holliday y Witmer, 2007; Holliday y Witmer, 2009; de Iuliis, 2011; Holliday y Gardner, 2012
<b>Frontal</b>	<i>Frontale</i> <i>Interorbital plate</i> <i>Frontal</i>	Bruhl, 1862; Miall, 1878; Parker, 1883; Reynolds, 1897; Mook, 1921c; Goodrich, 1930; Kälin, 1933; de Beer, 1937; Bellairs, 1949; Romer, 1956; Chiasson, 1962; Iordansky, 1973; Wever, 1978; Clark, 1986; de Iuliis, 2011
<b>Ganglio trigémimo</b>	<i>Gasserian ganglion</i> <i>Maxillomandibular ganglion</i> <i>Trigeminal ganglion</i> Ganglio del trigemino Ganglio de Gasser	Kesteven, 1957; Hopson, 1979; Starck, 1979; Pisanó y Barbieri, 1985; Witmer et al. 2008; Holliday y Witmer, 2009
<b>Hemisferios cerebrales</b>	<i>Cerebral hemispheres</i> <i>Cerebrum</i>	Colbert, 1946b; Romer, 1956; Chiasson, 1962; Hopson, 1979; Franzosa, 2004; Kardong, 2007
<b>Incisura ótica</b>	<i>Otic notch</i> <i>Otic incisure</i> <i>Crista tympanicum</i> <i>Incisura otica</i>	Romer, 1956; Iordansky, 1973; Hecht y Tarsitano, 1983; Clark, 1986; Dufeu y Witmer, 2015; Montefeltro et al., 2016
<b>Infundíbulo</b>	<i>Infundibulum</i>	Miall, 1878; Chiasson, 1962
<b>Laberinto</b>	<i>Endosseous labyrinth</i> <i>Labyrinth</i> Vestíbulo	Bruhl, 1862; Parker, 1883; Romer, 1956; Baird, 1970; Wever, 1978; Kardong, 2007; Witmer et al. 2008
<b>Lagena</b>	<i>Cochlea</i> <i>Cochlear duct</i> <i>Lagena</i>	Miall, 1878; Chiasson, 1962; Wever, 1978; Witmer et al. 2008; Dufeu y Witmer, 2015
<b>Lámina descendente posterior del escamoso</b>	<i>Vertical descending plate</i>	Colbert, 1946b
<b>Lateroesfenoides</b>	<i>Lateral sphenoid</i> <i>Postoptic</i> <i>Orbitosphenoid</i>	Owen, 1847; Miall, 1878; Parker, 1883; Reynolds, 1897; Goodrich, 1930; de Beer, 1937; Colbert, 1946b; Bellairs, 1949; Romer, 1956; Kesteven, 1957; Gavrilov, 1959; Mathur, 1960; Chiasson, 1962;

	<i>Pleurospenoid</i>	Underwood, 1970; Iordansky, 1973; Starck, 1979; Bellairs y Kamal, 1981; Clark, 1986; Welman, 1995; Franzosa, 2004; Kardong, 2007; de Iuliis, 2011
	<i>Alisphenoid</i>	
	<i>Laterosphenoid</i>	
	Orbitoesfenoideas	
<b>Lóbulo óptico</b>	<i>Corpora bigemina</i>	Colbert, 1946b; Romer, 1956; Chiasson, 1962; Hopson, 1979; Franzosa, 2004
	<i>Optic tectum</i>	
	<i>Optic lobe</i>	
<b>Médula oblonga</b>	<i>Medulla oblongata</i>	Miall, 1878; Colbert, 1946b ; Romer, 1956; Chiasson, 1962; Hopson, 1979; Pisanó y Barbieri, 1985; Kardong, 2007
	Bulbo raquídeo	
<b>Membrana timpánica</b>	<i>Tympanum</i>	Dufeu y Witmer, 2015
<b>Mesetmoides</b>	<i>Mesethmoid</i>	Reynolds, 1897; Bellairs, 1949
	<i>Interorbital septum</i> (en parte)	
<b>Molde endocraneano</b>	<i>Cast of endocranium</i>	Colbert, 1946a; Edinger, 1949; Hopson, 1979; Franzosa, 2004; Witmer et al. 2008
	<i>Endocast</i>	
	<i>Cranial endocast</i>	
	<i>Fossil brains</i>	
	<i>Endocranial cast</i>	
<b>Neurocráneo</b>	<i>Neurocranium</i>	Miall, 1878; Reynolds, 1897; Bellairs, 1949; Romer, 1956; Gavrilov, 1959; Mathur, 1960; Iordansky, 1973; Hopson, 1979; Starck, 1979; Clark, 1986; Romer y Parson, 1987; Franzosa, 2004; Kardong, 2007
	<i>Brain case</i>	
	<i>Brain-case</i>	
	<i>Braincase</i>	
	<i>Cranium</i>	
	Condrocráneo	
	Caja craneana	
	Cráneo cerebral	
	Cráneo neural	
	Caja encefálica	
	Caja cerebral	
<b>Opérculo auricular</b>	<i>Auricular plate</i>	Miall, 1878; Shute y Bellairs, 1955; Romer, 1956; Wever, 1978; Hecht y Tarsitano, 1983; Clark, 1986; Montefeltro et al., 2016
	<i>Ear flap</i>	
	<i>Upper earlip</i>	
	<i>Operculum</i>	

<b>Opistótico</b>	<i>Opisthotic</i>	Parker, 1883; Reynolds, 1897; Goodrich, 1930; de Beer, 1937; Romer, 1956; Kesteven, 1957; Chiasson, 1962; Iordansky, 1973; Wever, 1978; de Iuliis, 2011
<b>Osteocráneo</b>	<i>Osteocranium</i>	de Beer, 1937; Iordansky, 1973; Bellairs y Kamal, 1981
<b>Palpebral</b>	<i>Supraorbital</i> <i>Palpebral bone</i> <i>Os palpebrae</i> <i>Palpebral</i> <i>Supraciliar</i>	Bruhl, 1862; Reynolds, 1897; Mook, 1921c; Colbert, 1946b; Romer, 1956; Chiasson, 1962; Iordansky, 1973; Bellairs y Kamal, 1981; Clark, 1986; Kardong, 2007; de Iuliis, 2011
<b>Pared lateral del neurocráneo</b>	<i>Side wall of the cranium</i> <i>Braincase wall</i> <i>Lateral cranial wall</i> <i>Neurocranial wall</i> <i>Lateral wall of the braincase</i>	Bellairs, 1949; Kesteven, 1957; Starck, 1979; Clark, 1986
<b>Parietal</b>	<i>Parietale</i> <i>Interfenestral plate</i> <i>Parietal</i>	Bruhl, 1862; Miall, 1878; Parker, 1883; Reynolds, 1897; Mook, 1921c; Kälin, 1933; de Beer, 1937; Romer, 1956; Mathur, 1960; Chiasson, 1962; Iordansky, 1973; Clark, 1986; de Iuliis, 2011
<b>Periótico</b>	<i>Periotic</i> <i>Otic bone</i>	Miall, 1878; Parker, 1883; Iordansky, 1973
<b>Pituitaria</b>	<i>Pituitary gland</i> <i>Pituitary body</i> <i>Hypophysis</i> <i>Pituitary</i>	Colbert, 1946b; Romer, 1956; Kesteven, 1957; Chiasson, 1962; Starck, 1979; Franzosa, 2004; Kardong, 2007
<b>Placa basioccipital</b>	<i>Processus basioccipitalis</i> <i>Projection of basioccipital</i> <i>Basioccipital plate</i>	Kälin, 1933; Mathur, 1960; Iordansky, 1973
<b>Placa interfenestral</b>	<i>Interfenestral plate</i>	Mook 1921c
<b>Placa interorbital</b>	<i>Interorbital plate</i>	Mook 1921c
<b>Placa postorbital dorsal</b>	<i>Dorsal postorbital plate</i>	Iordansky, 1973
<b>Postorbital</b>	<i>Postfrontal</i> <i>Postfrontale</i>	Owen, 1847; Bruhl, 1862; Miall, 1878; Parker, 1883; Reynolds, 1897; Mook, 1921c; Goodrich, 1930; Kälin, 1933 de Beer, 1937;; Mathur,

	<i>Frontale posterius</i>	1960; Chiasson, 1962; Romer, 1956; Iordansky, 1973; Clark, 1986; de Iuliis, 2011
	<i>Postorbital</i>	
<b>Proceso ántero-dorsal del cuadrado</b>	<i>Head of the quadrate</i>	Romer, 1956; Walker, 1972; Clark, 1986; Montefeltro et al., 2016
	<i>Primary head</i>	
	<i>Anterodorsal process of the quadrate</i>	
<b>Proceso capitado del lateroesfenoides</b>	<i>Dorsal capitata process</i>	Iordansky, 1973; Clark, 1986; Welman, 1995; Holliday y Witmer, 2009
	<i>Dorsal head of the laterosphenoid</i>	
	<i>Capite process</i>	
<b>Proceso clinoides</b>	<i>Ala basisphenoidalis</i>	Miall, 1878; Romer, 1956; Welman, 1995
	<i>Clinoid process</i>	
<b>Proceso descendente del postorbital</b>	<i>Descending postorbital process</i>	Iordansky, 1973; Clark, 1986
<b>Proceso inferior anterior del proótico</b>	<i>Anterior inferior process</i>	Mathur, 1960
<b>Proceso ótico del cuadrado</b>	<i>Otic process of the quadrate</i>	de Beer, 1937
<b>Proceso paraoccipital</b>	<i>Paroccipital</i>	Owen, 1947; Romer, 1956; Mathur, 1960; Iordansky, 1973; Wever, 1978; Clark, 1986; Kardong, 2007; de Iuliis, 2011
	<i>Lateral occipitalis</i>	
	<i>Paroccipital process of occipital</i>	
	<i>Opisthotic</i>	
	<i>Paroccipital process</i>	
	Saliente preoccipital	
<b>Proceso póstero-lateral del escamoso</b>	<i>Posterolateral corner of the temporal roof</i>	Iordansky, 1973; Clark, 1986; Holliday y Gardner, 2012
	<i>Squamosal prong</i>	
	<i>Posterolateral process of the squamosal</i>	
<b>Procesos post-occipitales</b>	<i>Postoccipital protuberance</i>	Kälin, 1933; Iordansky, 1973; Holliday y Gardner, 2012
	<i>Processus postoccipitales</i>	
<b>Proceso postorbitario del lateroesfenoides</b>	<i>Postorbital process of the laterosphenoid</i>	Holliday y Witmer, 2009
<b>Proceso pterigoideo del cuadrado</b>	<i>Pterygoid ramus</i>	Clark, 1986
<b>Proceso subcapsular</b>	<i>Petrosal</i>	Owen, 1847; Miall, 1878; de Beer, 1937; Baird, 1970; Starck, 1979; Bellairs y Kamal, 1981; Busbey III y Gow, 1984; Clark, 1986; Dufeu y Witmer, 2015
	<i>Cochlea loop</i>	
	<i>Processus subcapsularis</i>	
	<i>Subcapsular process</i>	
<b>Proceso superior anterior del proótico</b>	<i>Anterior superior process</i>	Mathur, 1960

<b>Proótico</b>	<i>Alisphenoid</i> <i>Petrosum</i> <i>Otosphenoid</i> <i>Prootic</i>	Owen, 1847; Bruhl, 1862; Miall, 1878; Goodrich, 1930; de Beer, 1937; Bellairs, 1949; Romer, 1956; Mathur, 1960; Chiasson, 1962; Iordansky, 1973; Wever, 1978; Clark, 1986; de Iuliis, 2011
<b>Puente caudal del lateroesfenoides</b>	<i>Caudal bridge of the laterosphenoid</i> <i>Caudal laterosphenoid bridge</i>	Holliday y Witmer, 2009; Bona y Desojo, 2011
<b>Puente látero-caudal</b>	<i>Laterocaudal bridge of quadrate</i>	Bona y Paulina-Carabajal, 2013
<b>Puente lateral del lateroesfenoides</b>	<i>Lateral bridge of the laterosphenoid</i>	Brochu, 1999; Holliday y Witmer, 2009
<b>Rama anterior del lateroesfenoides</b>	<i>Orbital surface of laterosphenoid</i>	Holliday y Witmer, 2009
<b>Rama anterior del postorbital</b>	<i>Anterior process</i>	Iordansky, 1973
<b>Rama posterior del postorbital</b>	<i>Posterior process</i>	Iordansky, 1973
<b>Rama anterior del tubo de Eustaquio medio</b>	<i>Basisphenoid división</i> <i>Anterior communicating canal</i>	Owen, 1850; Miall, 1878
<b>Rama coclear (VIII<sub>co</sub>)</b>	<i>Cochlear branch of the statoacoustic nerve</i>	Hopson, 1979
<b>Rama posterior del tubo de Eustaquio medio</b>	<i>Basioccipital división</i> <i>Posterior communicating canal</i>	Owen, 1850; Miall, 1878
<b>Rama ventral del complejo exoccipital-opistótico</b>	<i>Lamellae of exoccipital</i> <i>Exoccipital process</i>	Mathur, 1960; Brochu, 1999
<b>Rama vestibular (VIII<sub>ve</sub>)</b>	<i>Vestibular branch of the statoacoustic nerve</i>	Hopson, 1979
<b>Receso basiesfenoidal del foramen de Eustaquio medio</b>	<i>Median pharyngeal recess</i>	Witmer et al. 2008
<b>Receso flocular</b>	<i>Flocular fossa</i> <i>Auricular fossa</i> <i>Flocular recess</i>	Clark, 1986; Welman, 1995; Sedlmayr, 2002
<b>Receso lagenar</b>	<i>Cochlear recess</i> <i>Lagenar recess</i>	Romer, 1956; Baird, 1970; Welman, 1995; Kardong, 2007
<b>Receso ótico</b>	<i>Meatus auditorius externus</i> <i>External auditory meatus</i> <i>External-ear cavity</i> <i>Tympanic cavity</i> <i>Recessus oticus externus</i>	Miall, 1878; Reynolds 1897; Goodrich, 1930; Colbert, 1946b; Shute y Bellairs, 1955; Romer, 1956; Mathur, 1960; Chiasson, 1962; Baird, 1970; Iordansky 1973; Wever, 1978;; Hecht y Tarsitano, 1983; Clark, 1986; Brochu, 1999; de Iuliis, 2011; Montefeltro et al., 2016

	<i>Meatal cavity</i>	
	<i>Tympanic recess</i>	
	<i>Otic notch</i>	
	<i>Meatal chamber</i>	
	<i>Otic recess</i>	
<b>Rostro basiesfenoidal</b>	<i>Presphenoid</i>	Owen, 1847; Bruhl, 1862; Miall, 1878; Parker, 1883; Reynolds, 1897;
	<i>Sphenoideum anterius</i>	de Beer, 1937; Bellairs, 1949; Romer, 1956; Kesteven, 1957;
	<i>Interorbital septum</i>	Chiasson, 1962; Müller, 1967; Iordansky, 1973; Bellairs y Kamal,
	<i>Rostrum of the basisphenoid</i>	1981; Clark, 1986; Holliday y Witmer, 2009; de Iuliis, 2011
	<i>Cultriform process</i>	
	<i>Rostrum</i>	
	<i>Rostrum sphenoid</i>	
	<i>Parasphenoidal rostrum</i>	
	<i>Parasphenoid</i>	
	<i>Parabasisphenoid</i>	
	<i>Basisphenoid rostrum</i>	
<b>Seno venoso encefálico</b>	<i>Dural venous sinuses</i>	Witmer et al., 2008
	<i>Dural sinuses</i>	
	<i>Cerebral sinuses</i>	
	<i>Cranial sinuses</i>	
<b>Seno venoso esfenoparietal</b>	<i>Vena cerebri posterior</i>	Hopson, 1979; Witmer et al. 2008
	<i>Sphenoparietal sinus</i>	
<b>Seno venoso longitudinal dorsal</b>	<i>Longitudinal venous sinus</i>	Hopson, 1979; Witmer et al. 2008; Porter et al. 2016
	<i>Dorsal longitudinal sinus</i>	
<b>Seno venoso longitudinal ventral</b>	<i>Ventral longitudinal sinus</i>	Witmer et al. 2008
<b>Seno venoso occipital</b>	<i>Sinus longitudinalis medullae spinalis</i>	Hopson, 1979; Witmer et al. 2008; Porter et al. 2016
	<i>Occipital sinus</i>	
	<i>Occipital venous sinus</i>	
<b>Seno venoso transverso</b>	<i>Recess lateralis of longitudinal sinus</i>	Hopson, 1979; Porter et al. 2016
	<i>Transverse sinus</i>	

<b>Septo interorbital</b>	<i>Orbitosphenoid</i> <i>Preorbitosphenoid</i> <i>Interorbital septum</i>	Miall, 1878; Reynolds, 1897; Goodrich, 1930; de Beer, 1937; Bellairs, 1949; Romer, 1956; Mathur, 1960; Wever, 1978; Starck, 1979; Bellairs y Kamal, 1981; de Iuliis, 2011
<b>Surco para el opérculo auricular</b>	<i>Fossa for external ear flap</i>	Holliday y Gardner, 2012
<b>Surco témporo-orbital</b>	<i>Vascular groove</i>	Holliday y Gardner, 2012
<b>Sutura esfeno-occipital</b>	<i>Spheno-occipital suture</i>	Miall, 1878
<b>Tabla craneana</b>	<i>Quadrangular cranial roof</i> <i>Quadrangular cranial plate</i> <i>Cranial roof</i> <i>Skull roof</i> <i>Cranial table</i> <i>Tablette ou voûte supérieure du Crane</i> <i>Skull table</i>	Duméril y Bibron, 1836; Miall, 1878; Mook, 1921c; Kälín, 1933; Colbert, 1946b; Romer, 1956; Iordansky, 1973; Clark, 1986; Brochu, 1999
<b>Tabla occipital</b>	<i>Occiput</i> <i>Occipital plate</i> <i>Occipital plane</i> <i>Occipital segment</i> <i>Occipital ring</i> <i>Occipital table</i>	Miall, 1878; Reynolds, 1897; Romer, 1956; Mathur, 1960; Iordansky, 1973; Clark, 1986
<b>Techo óptico</b>	<i>Tectum</i> <i>Optic tectum</i>	Romer, 1956; Hopson, 1979
<b>Tracto olfatorio</b>	<i>Olfactory nerve</i> <i>Olfactory peduncle</i> <i>Tractus olfactorius</i> <i>Olfactory tract</i>	Colbert, 1946b; Romer, 1956; Chiasson, 1962; Iordansky, 1973; Hopson, 1979; Starck, 1979
<b>Tuberosidad basal</b>	<i>Tubera infraoccipitalia</i> <i>Basioccipital tuber</i> <i>Basal tubera</i>	Bruhl, 1862; Romer, 1956; Clark, 1986; Welman, 1995
<b>Vena carótida cerebral</b>	<i>Cerebral carotid vein</i>	Porter et al. 2016
<b>Vena cerebral medial caudal</b>	<i>Branch of longitudinal sinus</i> <i>Caudal middle cerebral vein</i>	Hopson, 1979; Witmer et al. 2008
<b>Vena cerebral medial rostral</b>	<i>Rostral middle cerebral vein</i>	Witmer et al. 2008

<b>Vena estapedial</b>	<i>Stapedial vein</i>	Porter et al. 2016
<b>Vena tímpano-orbital</b>	<i>Temporoorbital vein</i>	Porter et al. 2016
<b>Vena yugular</b>	<i>Jugular vein</i>	Porter et al. 2016
<b>Vestíbulo del oído interno</b>	<i>Vestibule</i> <i>Vestibule of inner ear</i>	Miall, 1878; Baird, 1970; Clark, 1986; Witmer et al. 2008

**Tabla 2.5. Regiones del encéfalo y sus componentes (Fig. 2.7)**

Vesícula embrionaria	Región	Subdivisión	Componentes	Estructuras visibles en el molde endocraneano
Prosencéfalo	Encéfalo anterior	Telencéfalo	Bulbos y tractos olfatorios, hemisferios cerebrales, cresta ventricular dorsal, ventrículos laterales, nervio craneano olfatorio (I)	Bulbos y tracto olfatorio Hemisferios cerebrales
		Diencefalo	Hipotálamo, tálamo, infundíbulo, pituitaria, complejo pineal, quiasma óptico, tracto óptico (II)	Pituitaria Tracto óptico (II)
Mesencéfalo	Encéfalo medio	Mesencéfalo	Techo (lóbulos ópticos), tegmento, tercer ventrículo, acueducto cerebral, nervio craneano oculomotor (III) y troclear (IV)	Lóbulos ópticos Nervio craneano oculomotor (III) Nervio craneano troclear (IV)
Rombencéfalo	Encéfalo posterior	Metencéfalo	Cerebelo, flóculos del cerebelo, médula anterior, cuarto ventrículo, nervios craneanos trigémino (V), abducens (VI), facial, (VII), estato-acústico (VIII), glossofaríngeo (IX), y vago (X)	Flóculos del cerebelo Nervio craneano trigémino (V) Nervio craneano abducens (VI) Nervio craneano facial (VII) Nervios craneanos IX, X, XI
		Mielencéfalo	Médula oblonga, nervios craneanos accesorio (XI) e hipogloso (XII)	Médula oblonga Nervio craneano hipogloso (XII)

\*Tomado de Romer (1956), Jerison (1973), Hopson (1979), Kardong (2007) y Wyneken (2007).

**Tabla 2.6. Nervios craneanos y sus funciones (Fig. 2.7)**

<b>Nervio craneano</b>	<b>Componentes</b>	<b>Función</b>
0 terminal	Sensorial somático y visceral	Inerva epitelio olfativo, quimiosensorial
I olfatorio	Sensorial visceral especial	Olfación, lleva información sensorial desde la cavidad nasal a los bulbos olfatorios
II óptico	Sensorial somático especial Tracto sensorial, fibras del SNC	Visión, lleva información sensorial desde la retina del ojo hasta el tálamo y los lóbulos ópticos
III oculomotor	Motor somático y visceral	Controla movimientos del ojo, tiende a tirar del ojo o fijar la mirada, controla el iris y el cuerpo ciliar
IV troclear	Motor somático	Controla movimientos del ojo, atrae la mirada anterior y dorsalmente
V trigémino (tres ramas: oftálmica, maxilar y mandibular)	Sensorial y motor somático	Lleva información sensorial desde la piel alrededor del ojo y la boca, y controla los músculos aductores mandibulares
VI abducens	Motor somático	Controla los movimientos del ojo, atrae la mirada posteriormente
VII facial	Sensorial somático y visceral especial Motor visceral y somático especial	Controla la musculatura facial, músculos alrededor del oído, de mandíbula superior, de faringe, superficiales del cuello, y el depresor mandibular, lleva información sensorial de papilas gustativas, e inerva glándulas lagrimales y salivales
VIII estato-acústico	Sensorial somático especial	Equilibrio y audición, lleva información sensorial del oído interno
IX glossofaríngeo	Sensorial somático y visceral especial Motor visceral y somático especial	Gusto, lleva información sensorial de papilas gustativas posteriores, y de la faringe
X vago	Sensorial somático y visceral Motor visceral y somático especial	Inerva la faringe, laringe, tráquea, pulmones, esófago, estómago y corazón
XI accesorio	Motor somático especial	Controla músculos del cuello
XII hipogloso	Motor somático	Controla músculos del hioides y la lengua

\*Tomado de Jerison (1973), Liem et al., (2001), Kardong (2007) y Wyneken (2007).

**Tabla 2.7. Museos visitados con especímenes considerados en esta Tesis Doctoral**

<b>Institución</b>	<b>Ubicación</b>	<b>Taxones</b>
<b>Museo de La Plata</b>	La Plata, Buenos Aires, Argentina	<i>Notosuchus, Cynodontosuchus, Ayllusuchus, Gavialis, Crocodylus, Caiman</i>
<b>Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”</b>	Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina	<i>Notosuchus, Comahuesuchus, Caiman</i>
<b>Museo Provincial “Carlos Ameghino”</b>	Cipolletti, Río Negro, Argentina	<i>Notosuchus, Araripesuchus, Peirosauridae</i>
<b>Museo “Argentino Urquiza”</b>	Rincón de los Sauces, Neuquén, Argentina	Peirosauridae
<b>Museo de Geología y Paleontología, Centro Paleontológico “Lago Los Barreales”, Universidad Nacional del Comahue</b>	Lago Los Barreales, Neuquén, Argentina	<i>Notosuchus, Araripesuchus, Comahuesuchus, Peirosauridae</i>
<b>Museo Municipal “Carmen Funes”</b>	Plaza Huinul, Neuquén, Argentina	<i>Notosuchus, Peirosauridae</i>
<b>Museo “Ernesto Bachmann”</b>	Villa El Chocón, Neuquén, Argentina	<i>Araripesuchus</i>
<b>Museo Provincial de Ciencias Naturales “Prof. Dr. Juan Olsacher”</b>	Zapala, Neuquén, Argentina	<i>Notosuchus, Comahuesuchus, Lomasuchus, Gasparinisuchus, Metriorhynchidae</i>
<b>Museo Patagónico de Ciencias Naturales</b>	General Roca, Río Negro, Argentina	<i>Notosuchus, Araripesuchus</i>
<b>Instituto Miguel Lillo</b>	San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina	<i>Hemiprotosuchus, Bretesuchus, Crocodylus, Caiman</i>

**Tabla 2.8. Especímenes preparados mecánicamente en el marco de esta Tesis Doctoral**

<b>Taxón</b>	<b>Especimen</b>
<i>Notosuchus terrestris</i>	MLP 64-IV-16-5 <sup>a</sup>
<i>Notosuchus terrestris</i>	MLP 64-IV-16-7 <sup>b</sup>
<i>Notosuchus terrestris</i>	MLP 64-IV-16-8 <sup>b</sup>
<i>Notosuchus terrestris</i>	MLP 64-IV-16-30 <sup>a</sup>
<i>Notosuchus terrestris</i>	MPCA-PV-237 <sup>c</sup>
<i>Notosuchus terrestris</i>	MCF-PVPH-710 <sup>c</sup>
<i>Gasparinisuchus peirosauroides</i>	MOZ-Pv 1750 <sup>c</sup>
<b>Peirosauridae gen. et sp. nov.</b>	MPCA-PV-240 <sup>c, d</sup>
<b>Peirosauridae indet.</b>	MPCA-PV-241 <sup>c</sup>

A continuación se indica al preparador, en paréntesis la institución a la que pertenece y donde realizó la preparación:

a: Téc. Arq. Javier Posik (MLP)

b: Téc. Lic. Leonel Acosta Burllaile (MLP)

c: Tesista (MCF, MOZ)

d: Téc. Marina Alegría (MCF)

**Tabla 2.9. Medidas del neurocráneo tomadas en esta Tesis Doctoral (Fig. 2.12)**

<b>Medida</b>	<b>Descripción</b>
AC	Ancho craneano; entre yugales a nivel de la barra postorbitaria
LC	Longitud craneana; desde el extremo del hocico hasta el extremo del proceso posterolateral del escamoso
LCB	Longitud craneana basal; desde el extremo del hocico hasta el nivel posterior del cóndilo occipital
LBC	Longitud basicraneana; desde el margen posterior del cóndilo occipital hasta el contacto basiesfenoides-pterigoides en la línea media
LCD	Longitud craneana dorsal; desde el extremo del hocico hasta el nivel posterior del complejo supraoccipital-epióticos
LCL	Longitud craneana lateral; desde el extremo del hocico hasta el nivel posterior del cóndilo lateral del cuadrado
LNC	Longitud neurocraneana; desde el extremo anterior del frontal visible en vista dorsal hasta el margen posterior de la tabla craneana
LPA	Longitud dorsal del parietal
LFR	Longitud dorsal del frontal
ANC	Altura neurocraneana; desde la superficie de la tabla craneana hasta el basiesfenoides
LPAA	Longitud máxima del palpebral anterior
ANPA	Ancho máximo del palpebral anterior
LPAP	Longitud máxima del palpebral posterior
ANPP	Ancho máximo del palpebral posterior
LO	Longitud máxima ántero-posterior de la órbita
AO	Ancho máximo látero-medial de la órbita
AF	Ancho máximo del frontal; entre postorbitales
AIO	Ancho mínimo de la placa interorbitaria; entre órbitas
AAT	Ancho anterior de la tabla craneana; entre postorbitales
APT	Ancho posterior de la tabla craneana; entre escamosos a nivel del margen posterior
LTC	Longitud de la tabla craneana; desde la sutura frontal-postorbital hasta el nivel del margen posterior
LPE	Longitud del proceso posterolateral del escamoso; desde el nivel del margen posterior de la tabla craneana
APE	Ángulo del proceso posterolateral del escamoso; con respecto a la superficie de la tabla craneana
LFSE	Longitud máxima de la fenestra supratemporal externa
AFSE	Ancho máximo de la fenestra supratemporal externa
LFSI	Longitud máxima de la fenestra supratemporal interna
AFSI	Ancho máximo de la fenestra supratemporal interna
ABP	Ancho mínimo de la barra parietal; entre fenestra supratemporales
AAC	Altura articular del cuadrado; porción del cuadrado entre la superficie articular del cóndilo lateral y el cuadradoyugal

<b>ACC</b>	Ancho transverso de la rama articular del cuadrado; entre cóndilos del cuadrado
<b>LCMC</b>	Longitud del cóndilo medio del cuadrado
<b>LCLC</b>	Longitud del cóndilo lateral del cuadrado
<b>LAO</b>	Longitud máxima de la abertura ótica
<b>LFP</b>	Longitud máxima de fosa periótica
<b>ATO</b>	Altura de la tabla occipital; desde el nivel dorsal del complejo supraoccipital-epióticos hasta foramen de Eustaquio medio
<b>ASOE</b>	Ancho del complejo supraoccipital-epióticos; en la tabla occipital
<b>ALSOE</b>	Altura del complejo supraoccipital-epióticos; en la tabla occipital
<b>APP</b>	Altura del proceso paraoccipital
<b>APPO</b>	Ancho entre extremos de procesos paraoccipitales
<b>AFM</b>	Ancho máximo del foramen magnum
<b>ALFM</b>	Altura máxima del foramen magnum
<b>ACO</b>	Ancho máximo del cóndilo occipital
<b>ALCO</b>	Altura del cóndilo occipital
<b>AFV</b>	Ancho de la fosa del trigémino
<b>ALFV</b>	Altura de la fosa del trigémino
<b>APL</b>	Ancho mínimo del puente lateral del lateroesfenoides
<b>ABS</b>	Ancho máximo del basiesfenoides
<b>ANPO</b>	Ancho del proceso post-occipital

**Tabla 2.10. Medidas del molde endocraneano tomadas en esta Tesis Doctoral (Fig. 2.13)**

<b>Medida</b>	<b>Descripción</b>
<b>LME</b>	Longitud del molde endocraneano; desde el extremo anterior de los bulbos olfatorios hasta el nivel del foramen magnum
<b>AME</b>	Ancho máximo del molde endocraneano; a nivel de los hemisferios cerebrales
<b>AMES</b>	Ancho de la región del encéfalo medio
<b>AROM</b>	Ancho de la región del encéfalo posterior
<b>ALM</b>	Altura máxima del molde endocraneano; a nivel de los hemisferios cerebrales
<b>LTRO</b>	Longitud de los tractos y bulbos olfatorios
<b>ATRO</b>	Ancho mínimo del tracto olfatorio
<b>ALTR</b>	Altura del tracto olfatorio
<b>ANBO</b>	Ancho máximo entre los bulbos olfatorios
<b>LBO</b>	Longitud de los bulbos olfatorios
<b>LHC</b>	Longitud de los hemisferios cerebrales
<b>AMRO</b>	Altura máxima de la región del encéfalo posterior
<b>AMME</b>	Altura máxima de la región medular
<b>LPIT</b>	Longitud de la fosa pituitaria
<b>APIT</b>	Altura de la fosa pituitaria
<b>LLAB</b>	Longitud ántero-posterior del laberinto
<b>ALAB</b>	Altura dorso-ventral del laberinto
<b>ANLB</b>	Ancho látero-medial del laberinto
<b>ASVL</b>	Ancho látero-medial del seno venoso longitudinal dorsal; espacio inter-vestibular
<b>LFO</b>	Longitud ántero-posterior de la fenestra ovalis
<b>LLAG</b>	Longitud dorso-ventral de la lagena
<b>VME</b>	Volumen de molde endocraneano; sin considerar el tracto y bulbos olfatorios
<b>VEM</b>	Volumen del encéfalo medio
<b>VOL</b>	Volumen de molde endocraneano; considerando el tracto y bulbos olfatorios
<b>VPIT</b>	Volumen de la fosa pituitaria
<b>VBO</b>	Volumen de la depresión para los bulbos olfatorios
<b>VHC</b>	Volumen de los hemisferios cerebrales
<b>VGTR</b>	Volumen del ganglio trigémino
<b>ATR</b>	Ángulo de inclinación del tracto olfatorio; con respecto a la superficie de la tabla craneana
<b>AAM</b>	Ángulo entre encéfalo anterior y medio
<b>AMP</b>	Ángulo entre encéfalo medio y posterior
<b>ACAP</b>	Ángulo entre canal semicircular anterior y posterior
<b>AAPS</b>	Ángulo entre el canal semicircular anterior y el plano sagital
<b>APPS</b>	Ángulo entre el canal semicircular posterior y el plano sagital

**Tabla 2.11. Lista de especímenes cuyas fotografías fueron cedidas por investigadores**

<b>Taxón</b>	<b>Especímen</b>	<b>Investigador</b>
<i>Notosuchus terrestris</i>	MLP 64-IV-16-2	Dra. Ángela Buscalioni (Universidad Autónoma de Madrid, España)
<i>Mahajangasuchus insignis</i>	FMNH PR 2389 FMNH PR 2450	Dr. Eduardo Puértolas (Universidade Nova de Lisboa, Portugal)
<i>Araripesuchus tsangatsangana</i>	FMNH PR 2297 FMNH PR 2299 FMNH PR 2322	Dr. Eduardo Puértolas (Universidade Nova de Lisboa, Portugal)
<i>Simosuchus clarki</i>	UA 8679 FMNH PR 2597	Dr. Eduardo Puértolas (Universidade Nova de Lisboa, Portugal)
<i>Montealtosuchus arrudacamposi</i>	MPMA-16-0007-04	Dr. Agustín Martinelli (MACN-CONICET) Dr. Diego Pol (MEF-CONICET)
<i>Uberabasuchus terrificus</i>	CPPLIP 630	Dr. Agustín Martinelli (MACN-CONICET)
<i>Pepesuchus deiseae</i>	MN 7005-V	Dr. Felipe Montefeltro (Universidade de São Paulo, Brasil)
<i>Mariliasuchus amarali</i>	UFRJ-DG-105-R UFRJ-DG-106-R	Dr. Felipe Montefeltro (Universidade de São Paulo, Brasil)
<i>Iberosuchus macrodon</i>	STUS 13623	Dr. Francisco Ortega (Grupo de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Educación a Distancia, España)

**Tabla 2.12. Lista de instituciones donde se realizaron las Tomografías Computadas**

<b>Institución</b>	<b>Tomógrafo</b>	<b>Ciudad</b>
<b>Hospital San Juan de Dios</b>	General Electric, Medical Systems/BrightSpeed S	La Plata
<b>Clínica La Sagrada Familia</b>	Philips, Brilliance 64	Autónoma de Buenos Aires
<b>Clínica Moguillansky</b>	General Electric, Medical Systems	Neuquén Capital
<b>Clínica de Imágenes</b>	Siemens, Sensation 64	Neuquén Capital
<b>Clínica Zapala</b>	Picker International, Inc./PQS	Zapala
<b>MATSA Diagnóstico por Imágenes</b>	Toshiba, Aquilion Prime	San Miguel de Tucumán
<b>IORL - Instituto Otorrinolaringológico</b>	Elscint, CT Twin	Autónoma de Buenos Aires
<b>CIMED – Diagnóstico por Imágenes</b>	Philips, Brilliance 64	La Plata

**Tabla 2.13. Lista de especímenes de *Notosuchia* tomografiados para esta Tesis Doctoral**

<b>Taxón</b>	<b>Espécimen</b>	<b>Especificaciones</b>
<i>Notosuchus terrestris</i>	<b>MLP 64-IV-16-5</b> (lectotipo)	Hospital San Juan de Dios; 301 slices, espacio entre slices = 0.625 mm, voltage = 120 kV, corriente = 311.28 mA, filtro bone
	MLP 64-IV-16-31	Hospital San Juan de Dios; 265 slices, espacio entre slices = 0.625 mm, voltage = 120 kV, corriente = 311.28 mA, filtro bone
	MLP 64-IV-16-30	Hospital San Juan de Dios; 105 slices, espacio entre slices = 0.625 mm, voltage = 120 kV, corriente = 311.28 mA, filtro bone
	MLP 64-IV-16-8	Hospital San Juan de Dios; 161 slices, espacio entre slices = 0.625 mm, voltage = 120 kV, corriente = 311.28 mA, filtro bone
	MLP 64-IV-16-7	Hospital San Juan de Dios; 149 slices, espacio entre slices = 0.625 mm, voltage = 120 kV, corriente = 311.28 mA, filtro bone
	MACN-PV-RN-1037	Clínica La Sagrada Familia; 535 slices, espacio entre slices = 0.449 mm, voltage = 120 kV, corriente = 199.64 mA, filtro bone
	MPCA-PV-237**	Clínica Moguillansky; 321 slices, espacio entre slices = 0.625 mm, voltage = 100 kV, corriente = 95.55 mA, filtro standard
<i>Araripesuchus buitreaensis</i>	<b>MPCA-PV-235</b> (holotipo)	Clínica de Imágenes; 402 slices, espacio entre slices = 0.400 mm, voltage = 120 kV, corriente = 159.72 mA, filtro bone
<i>Araripesuchus patagonicus</i>	<b>MUCPv-269</b> (holotipo)	Clínica Moguillansky; 272 slices, espacio entre slices = 0.310 mm, voltage = 120 kV, corriente = 289.95 mA, filtro bone plus
	MUCPv-267**	Clínica Moguillansky; 379 slices, espacio entre slices = 0.625 mm, voltage = 120 kV, corriente 49.13 mA, filtro standard
<i>Lomasuchus palpebrosus</i>	<b>MOZ-Pv 4084</b> (holotipo)*, **	Clínica Moguillansky; 561 slices, espacio entre slices = 0.625 mm, voltage = 100 kV, corriente = 61.62 mA, filtro standard

<i>Gasparinisuchus peirosauroides</i>	<b>MOZ-Pv 1750</b> (holotipo)**	Clínica Moguillansky; 595 slices, espacio entre slices = 0.625 mm, voltage = 100 kV, corriente = 61.62 mA, filtro standard
<b>Indeterminado</b>	MCF-PVPH-160	Clínica de Imágenes; 542 slices, espacio entre slices = 0.599 mm, voltage = 140 kV, corriente = 55.14 mA, filtro bone
	MPCA-PV-241	Clínica Moguillansky; 610 slices, espacio entre slices = 0.310 mm, voltage = 120 kV, corriente = 153.73 mA, filtro standard
<b>Gen. et. sp. nov.</b>	MPCA-PV-240	Clínica Moguillansky; 1263 slices, espacio entre slices = 0.300 mm, voltage = 120 kV, corriente = 172.88 mA, filtro bone

\*El mismo espécimen fue tomografiado en la Clínica Zapala, pero sin buenos resultados

\*\*Tomografías Computadas gestionadas por el Tesista

**Tabla 2.14. Lista de especímenes de Crocodylia tomografiados para esta Tesis Doctoral**

<b>Taxón</b>	<b>Espécimen</b>	<b>Especificaciones</b>
<i>Crocodylus niloticus</i>	PVL 6524**	MATSA; 2501 slices, espacio entre slices = 0.250 mm, voltage 120 kV, corriente = 50.00 mA, filtro bone
<i>Gavialis gangeticus</i>	MLP 602	Hospital San Juan de Dios; 1068 slices, espacio entre slices = 0.625 mm, voltage = 120 kV, corriente = 201.06 mA, filtro bone
<i>Caiman latirostris</i>	MACN 1420-7375	IORL; 115 slices, espacio entre slices = 0.625 mm, voltage = 120 kV, corriente = no específica, filtro bone
	MLP 21	Hospital San Juan de Dios; 103 slices, espacio entre slices = 0.699 mm, voltage = 120 kV, corriente = 345.76 mA, filtro standard
	Colección personal**	Clínica Moguillansky; 545 slices, espacio entre slices = 0.625 mm, voltage = 100 kV, corriente = 87.15 mA, filtro soft
<i>Caiman yacare</i>	MACN-HE 43694	CIMED; 858 slices, espacio entre slices = 0.539, voltage = 120 kV, corriente = 199.94 mA, filtro no específica

\*\*Tomografías Computadas gestionadas por el Tesista

**Tabla 2.15. Lista de Tomografías Computadas cedidas por otros investigadores**

<b>Taxón</b>	<b>Espécimen</b>	<b>Fuente / Especificaciones</b>
<i>Notosuchus terrestris</i>	MUCPv-118	Dr. Jorge Calvo, Centro Paleontológico “Lago Los Barrales”, Proyecto Dino, Neuquén, Argentina. Clínica Moguillansky; 113 slices, espacio entre slices = 0.625 mm, voltage = 100 kV, corriente = 130.78 mA, filtro standard
	MACN-PV-RN-1045	Dr. Diego Pol, MEF-CONICET. Instituto del Diagnóstico del Este de Chubut S.R.L. (IDECh), Chubut, Argentina; General Electric Medical Systems, 99 slices, espacio entre slices = 0.406 mm, voltaje = 120 kV, corriente = 280.00 mA, filtro standard
<i>Yacarerani boliviensis</i>	MNK-PAL 5063 (holotipo)	Dr. Fernando Novas, MACN-CONICET. Centro de Diagnóstico TCba-Salguero, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina; General Electric Medical Systems BrightSpeed, 402 slices, espacio entre slices = 0.188 mm, voltaje = 120 kV, corriente = 453.09 mA, filtro standard
<i>Simosuchus clarki</i>	UA 8679	Dr. Nathan Kley, Stony Brook University, New York, Estado Unidos. University of Texas (Austin), High-Resolution X-ray Computed Tomography, 999 slices, espacio entre slices = 0.131 mm
<i>Crocodylus niloticus</i>	Sin número	Dra. Anusuya Chinsamy, University of Cape Town. High-Resolution X-ray Computed Tomography, 1409 slices
<i>Alligator mississippiensis</i>	OUVC 9761 (adulto)	Witmer y Ridgley (2008); <a href="https://people.ohio.edu/witmer/3D_gator.htm">https://people.ohio.edu/witmer/3D_gator.htm</a>
	OUVC 10606 (juvenil)	Dufeu y Witmer (2015); <a href="https://people.ohio.edu/witmer/3D_gator.htm">https://people.ohio.edu/witmer/3D_gator.htm</a>

**Tabla 3.1a. Medidas (en mm) del neurocráneo de especímenes estudiados de *Notosuchus terrestris* (MLP):**

Medidas	Especímen					
	MLP 64-IV-16-5 (lectotipo)	MLP 64-IV-16-7	MLP 64-IV-16-31	MLP 64-IV-16-8	MPL 64-IV-16-30	MLP 64-IV-16-1
AC	95.45		91.73	81.10		
LC	150.5	85.70*	145.0	93.60*		
LCB	139.1	74.76	127.9	81.01*		
LBC	48.27	27.38*	36.65	29.99*	35.97*	40.51*
LCD	136.2		132.7	77.51		134.0*
LCL	150.5	85.54*	143.0	90.55		
LNC	90.43	55.79*	84.86	56.01		88.68
LPA	36.13		27.04*	22.66		35.50
LFR	50.07	29.13	45.55	27.23		42.83
ANC	44.43	22.99	48.48		42.93	38.53
LPAA	23.25*	15.58*	14.13*			
ANPA	13.85	13.99	12.69			
LPAP	15.06		11.01			
ANPP	12.13		10.69			32.79*
LO	34.35*	26.38*	37.44*	28.02*		
AO	17.16	16.29	37.38	30.55		
AF						
AIO	19.45	12.56	23.18	11.00		18.67
AAT		35.81*	64.68	38.50	57.74	54.36
APT	65.89*	40.14*	67.66	46.00	57.10	57.09
LTC	52.60	34.20	53.22	32.76		51.96
LPE	33.32		30.27*	16.65	18.64	
APE	40°	41°	48°	26°	43°	
LFSE	35.32	20.06	29.20	20.63		30.48
AFSE	13.82	7.720	12.22	8.550	12.56*	9.050
LFSI	16.22	6.560	13.57	9.280		14.59
AFSI	8.200	3.250	9.100	4.600	6.200	6.690
ABP	6.530	3.530	5.810	4.530		6.010
AAC	11.78	8.520	10.29	7.070		
ACC	20.24	8.900	16.67	10.22		
LCMC	11.16	5.060	5.550	5.550		

<b>LCLC</b>	9.300	6.130	6.320	6.320		
<b>LAO</b>	17.92				15.11	
<b>LFP</b>	33.05		31.72		29.38	
<b>ATO</b>	42.22		44.06		41.16	37.25
<b>ASOE</b>						
<b>ALSOE</b>	12.48		14.85	7.810	11.93	11.97
<b>APP</b>	8.150		10.96	6.350	9.100	
<b>APPO</b>	68.03		65.62	38.63	55.54*	
<b>AFM</b>	12.36	8.010*	10.84	7.890	10.89	11.38
<b>ALFM</b>	7.610	4.980	7.010	4.930		
<b>ACO</b>	10.99	5.900	12.66	6.970*		
<b>ALCO</b>						
<b>AFV</b>	5.520		4.890		4.720	
<b>ALFV</b>	4.140		3.260		3.990	
<b>APL</b>	8.590		6.900		7.410	
<b>ABS</b>	21.41		21.68		17.31	17.33
<b>ANPO</b>	5.730			4.110	4.570	

\*Medida parcial, cuando la estructura no está preservada completamente o presenta alguna deformación.

**Tabla 3.1b. Medidas (en mm) del neurocráneo de especímenes estudiados de *Notosuchus terrestris* (MACN, MUCPv, MPCA):**

Medidas	Especimen						
	MACN-PV-RN-1045	MACN-PV-N-22	MACN-PV-N-23	MACN-PV-RN-1037	MUCPv-147	MUCPv-118	MPCA-PV-237
AC	101.5			109.7	100.7	26.58	
LC	140.0*		147.0	170.5	149.4	44.05*	170.0
LCB	130.0*			148.5	134.2	43.48*	149.7
LBC	41.45*	34.68		45.30	40.02	13.63*	42.70
LCD	137.9*		140.0	148.9	135.9	42.63*	142.9*
LCL				170.6	150.4	47.52	180.0
LNC	100.3		95.45	102.0	89.63	30.47*	96.69
LPA	40.15	29.48	38.92	38.09	34.03		40.90*
LFR	49.59		47.26	53.41*	45.78	17.70*	52.93
ANC	51.09	40.21		55.09	42.70	18.52	59.17
LPAA				23.41			
ANPA				11.87			
LPAP				14.35			
ANPP				15.64			
LO	42.49		48.23*	44.27*	38.67	15.94	46.70*
AO	35.93		38.53*	33.25	32.80	15.36	41.19*
AF					28.14	7.690	34.04
AIO	25.11		26.03	26.50	21.24	4.460	27.07
AAT	63.77	46.30	60.16	70.56	57.16	23.82	67.02
APT	73.38	27.99	66.34	75.84	64.50	24.20	70.42
LTC	66.10	47.92	61.35	59.77	53.82	16.88*	63.97
LPE		23.81		28.46	26.40		35.13*
APE		33°	28°	33°	40°	45°	30°
LFSE	36.96	29.80	35.63	37.83	36.07	12.65	36.46
AFSE	12.06	10.05	13.31	16.18	13.45	4.360	16.52
LFSI	17.09	13.95	16.35	19.91	15.29	5.240	18.23
AFSI	7.390	5.410	8.860	11.84	1.480	1.480	9.970
ABP	8.160	5.970	5.960	7.200	5.550	5.750	6.070
AAC			12.09	13.55	8.290	3.050	13.53
ACC			20.55	22.03	19.86	4.140	20.01
LCMC			11.73	13.98	9.070		12.52
LCLC			10.10				11.22*

<b>LAO</b>	14.38*	13.31	12.09	21.12			17.24
<b>LFP</b>	29.63*	31.40		38.91	30.79	12.11	42.23
<b>ATO</b>	50.07	40.26		46.59*	37.31	17.81*	56.45
<b>ASOE</b>							27.38*
<b>ALSOE</b>		12.65	14.55	11.23	13.22		
<b>APP</b>		10.33		13.87	10.63		16.21
<b>APPO</b>		59.20*		80.94	62.73	22.28	76.94
<b>AFM</b>	14.44	11.21		11.50	10.83	5.080	11.51
<b>ALFM</b>	10.56	6.910		10.22	6.800	4.120	11.67
<b>ACO</b>	15.68	11.30		13.51	11.31		11.96
<b>ALCO</b>							9.180
<b>AFV</b>	6.110	5.370	5.170		4.260		4.950
<b>ALFV</b>	3.260	2.660	1.350*				3.570
<b>APL</b>	5.070*	7.130	9.890				10.94
<b>ABS</b>					17.99	9.540*	24.50
<b>ANPO</b>	6.720			5.400			

\*Medida parcial, cuando la estructura no está preservada completamente o presenta alguna deformación.

**Tabla 3.2a. Medidas (en mm) del neurocráneo de otros notosuquios estudiados:**

Medidas	Especimen				
	<i>Comahuesuchus brachybuccalis</i>		<i>Araripesuchus patagonicus</i>		<i>Araripesuchus buitreaensis</i>
	MUCPv-202 (holotipo)	MOZ-Pv 6131	MUCPv-267	MUCPv-269 (holotipo)	MPCA-PV-235 (holotipo)
AC		79.61*	55.72	46.58	67.62
LC	93.01	111.5*	86.54*	63.14*	121.5*
LCB	85.97			57.19	118.5*
LBC				14.50	29.35*
LCD	85.88*	108.3	74.67	59.56	116.6*
LCL	89.43		83.27	61.88	
LNC	52.15	63.17	48.43	43.82	80.65*
LPA	17.40	24.80	16.94	14.74	21.77*
LFR	33.01	35.30	27.92	26.46	52.55
ANC	25.42*			18.27	
LPAA				12.14*	
ANPA				9.770*	
LPAP					
ANPP					
LO	34.68*	31.01*	25.11	20.68	32.49
AO	23.11*	27.65*	19.70	18.78	22.11
AF	20.31	21.40	18.18	13.71	28.71*
AIO	7.700	14.29	12.39	11.11	16.33*
AAT			41.52	32.08	81.40*
APT	49.74	33.54*	41.54	36.30	57.12*
LTC	26.90	28.89	26.53	22.58	34.29*
LPE	18.52		14.17	6.700*	
APE	45 °		45°	35°	
LFSE	21.17	21.13	18.92	17.46	24.02*
AFSE	15.23*	21.39	13.44	10.93	16.21*
LFSI	6.250	8.800	9.360	7.580	14.28
AFSI	4.740*	7.200*	7.060	5.070	11.65
ABP	6.640	9.490	8.630	7.010	5.400
AAC	5.370		3.340	2.180	
ACC	10.89		10.79	7.420	
LCMC	4.270				

<b>LCLC</b>	5.260				
<b>LAO</b>	11.18		9.630	7.460	15.03*
<b>LFP</b>	18.16		20.46	14.88	23.53*
<b>ATO</b>	25.82*			17.88	
<b>ASOE</b>		24.37	22.32	17.30	
<b>ALSOE</b>		9.440	9.220	8.070	12.70*
<b>APP</b>	9.600		5.110*	4.570	
<b>APPO</b>	33.26		40.57	30.98	
<b>AFM</b>	7.140	8.380*		6.880	9.350*
<b>ALFM</b>	4.330	4.620*		4.280	6.400*
<b>ACO</b>	6.630			4.930	
<b>ALCO</b>				2.950	
<b>AFV</b>					
<b>ALFV</b>					
<b>APL</b>					
<b>ABS</b>				17.21	
<b>ANPO</b>		6.460			

\*Medida parcial, cuando la estructura no está preservada completamente o presenta alguna deformación.

**Tabla 3.2b. Medidas (en mm) del neurocráneo de Peirosauridae estudiados:**

Medidas	Especimen					
	<i>Lomasuchus palpebrosus</i> MOZ-Pv 4084 (holotipo)	<i>Gasparinisuchus peirosauroides</i> MOZ-Pv 1750 (holotipo)	Indeterminado MCF-PVPH-160	MCF-PVPH-413	MPCA-PV-241	Gen. et. Sp. nov. MPCA-PV-240
AC	183.9		140.0			
LC	320.0	310.0*	284.0*			331.0
LCB	270.0	310.8	264.0*			304.0
LBC	48.46	74.60	42.63	47.04*		48.70
LCD	280.0	310.2	267.6*			297.8
LCL				289.0		
LNC	128.6	149.5	146.8*		115.6*	132.7
LPA	50.13	57.39	64.17*		56.06	46.77
LFR	79.84	94.14	97.94*		58.68	84.53
ANC	66.19	79.17*	75.88			71.91
LPAA	43.69	31.85*				
ANPA	25.15	25.28				
LPAP	26.76					
ANPP	22.82					
LO	50.52	41.83*	58.32	48.70		44.56
AO	26.38		46.27	36.21		40.90
AF	55.04	42.30*	54.32		64.07	51.22
AIO	32.99		33.68	45.08	44.04	34.94
AAT	71.77		96.99		82.88	68.58
APT	108.3	144.2	104.0		123.0	107.4
LTC	78.55	62.39*	84.43		82.51	75.07
LPE	40.92		41.00		32.43*	24.00
APE	45 °		25°		35°	20°
LFSE	44.09	46.07	46.56		44.53	32.36
AFSE	26.85	28.31*	25.96	26.38*	31.86	27.24
LFSI	25.69	29.26*			29.92	24.43
AFSI	19.56	20.41		22.39	22.16	21.07
ABP	14.01	14.29	17.35		19.86	12.19
AAC						
ACC			40.39			
LCMC			19.52			

<b>LCLC</b>			13.34*		
<b>LAO</b>	17.98	16.88	29.02*	15.87	16.77
<b>LFP</b>	36.64		42.14	32.27	31.61
<b>ATO</b>	54.32	65.81	81.45	61.91*	62.48
<b>ASOE</b>	54.30	64.62	50.64*	62.74	43.02
<b>ALSOE</b>	18.72	20.56*	19.60*	21.91	18.26
<b>APP</b>	26.39*		29.87*	34.48	28.81
<b>APPO</b>	99.49*		92.90	102.8	99.98
<b>AFM</b>	12.90	17.53	20.43	15.62	15.87
<b>ALFM</b>	7.550*	11.02	13.59*		11.45
<b>ACO</b>	18.77	23.04	17.15		19.28
<b>ALCO</b>	14.63	17.64	11.15		12.33
<b>AFV</b>	7.760			8.670*	12.86
<b>ALFV</b>	4.130				8.180
<b>APL</b>	6.630	8.640		7.830	5.780
<b>ABS</b>	42.79	60.36	56.36*		45.60
<b>ANPO</b>	12.84	17.40	16.00	15.87	14.41

\*Medida parcial, cuando la estructura no está preservada completamente o presenta alguna deformación.

**Tabla 3.3a. Medidas (en mm) del molde endocraneano de especímenes de *Notosuchus terrestris* estudiados:**

Medidas	Especímen				
	MLP 64-IV-16-5 (lectotipo)	MACN-PV-RN-1037	MPL 64-IV-16-30	MPCA-PV-237	MUCPv-118
LME	81.49	81.49		84.64	
AME	17.82		16.29	19.05	
AMES	14.43	12.49	12.04	14.65	
AROM	12.88	12.72	13.58	13.57	
ALM	9.920			12.07	
LTRO	35.42			32.78	
ATRO	3.950			3.820	
ALTR	0.450			2.550	
ANBO	7.790			9.910	
LBO	10.98			10.98	
LHC	14.53			15.53	
AMRO	17.59	18.66	15.14	16.86	
AMME	9.010	12.03		11.79	
LPIT	11.25				
APIT	5.910		5.570		
LLAB		10.08		11.55	
ALAB		8.330		6.810	
ANLB		9.350		6.000	
ASVL	4.930	6.140	5.650	6.620	
LFO				3.790	
LLAG		3.110		4.190	
VME	5179 mm <sup>3</sup>			7568 mm <sup>3</sup>	
VOL	5608 mm <sup>3</sup>			7975 mm <sup>3</sup>	
VPIT	242.9 mm <sup>3</sup>		118.9 mm <sup>3</sup>		
VBO	90.21 mm <sup>3</sup>			141.1 mm <sup>3</sup>	
VHC	1715 mm <sup>3</sup>			2853 mm <sup>3</sup>	
VGTR	102.2 mm <sup>3</sup>		91.71 mm <sup>3</sup>	139.3 mm <sup>3</sup>	
ATR	13°			26°	
AAM	151.7°			157.7°	
AMP	158.4°	152.8°	153.4°	163.7°	
ACAP		72°		92°	83°
AAPS		62°		48°	40°
APPS		47°		38°	35°

**Tabla 3.3b. Medidas (en mm) del molde endocraneano de especímenes de *Uruguaysuchidae* estudiados:**

Medidas	Especímen		
	<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-267	<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-269 (holotipo)	<i>Araripesuchus buitreaensis</i> MPCA-PV-235 (holotipo)
LME	46.50	40.72	60.98
AME	14.44	14.93	16.90
AMES	9.470	10.59	12.56
AROM	9.330	9.260	10.50
ALM	6.250	7.640	12.44
LTRO	18.35	17.24	23.18
ATRO	2.830	2.910	2.830
ALTR	0.950	1.250	1.540
ANBO	6.150	6.640	6.690
LBO	8.13	7.89	8.03
LHC	9.43	9.15	13.80
AMRO	8.540	9.970	13.12
AMME	3.300	5.220	5.960
LPIT	7.130*	4.920*	
APIT	2.480*	3.560*	
LLAB	7.340	6.660	
ALAB	4.960		
ANLB	5.350	3.270	
ASVL	4.640	5.080	7.440
LFO	2.200		
LLAG		1.880	
VME	1016 mm <sup>3</sup>	1341 mm <sup>3</sup>	3652 mm <sup>3</sup>
VOL	1170 mm <sup>3</sup>	1419 mm <sup>3</sup>	3833 mm <sup>3</sup>
VPIT		2.270 mm <sup>3</sup>	
VBO	71.40 mm <sup>3</sup>	42.38 mm <sup>3</sup>	77.51 mm <sup>3</sup>
VHC	441.8 mm <sup>3</sup>	700.6 mm <sup>3</sup>	2073 mm <sup>3</sup>
VGTR	4.79 mm <sup>3</sup>	5.67 mm <sup>3</sup>	
ATR	5.30°	2.79°	10.93°
AAM	140.9°	142°	143.1°
AMP	159.0°	162.9°	163.2°
ACAP	95°	110°	
AAPS	45°	41°	
APPS	42°	33°	

\*Medida parcial, cuando la estructura no está preservada completamente o presenta alguna deformación.

**Tabla 3.3c. Medidas (en mm) del molde endocraneano de especímenes de Peirosauridae estudiados:**

Medidas	Especímen					
	<i>Lomasuchus palpebrosus</i> MOZ-Pv 4084 (holotipo)	<i>Gasparinisuchus peirosauroides</i> MOZ-Pv 1750 (holotipo)	MCF-PVPH-160	Indeterminado MCF-PVPH-413	MPCA-PV-241	Gen. et. Sp. nov. MPCA-PV-240
LME	93.35	77.93*	114.0	58.37*	100.2	100.8
AME	25.88	29.34	34.21	23.10	28.31	25.68
AMES	13.44	13.62	19.95	12.28	14.97	15.59
AROM	15.56	19.34	18.80	16.15	16.64	16.84
ALM	16.89	20.13	21.89		15.96	17.64
LTRO	39.38		48.65		37.73	46.29
ATRO	6.250	6.630*	7.690		9.460	7.670
ALTR	5.620		6.280		8.430	6.120
ANBO	12.56		11.96		17.50	13.60
LBO	14.80		13.76			16.70
LHC	17.03		20.11			17.64
AMRO	24.55	28.27*	25.98			25.26
AMME	7.350	10.90	15.58			11.74
LPIT	10.73					9.920
APIT	5.360					4.990
LLAB		16.37			14.24	14.94
ALAB		12.91			11.20	11.15
ANLB	9.770	12.43			11.03	9.460
ASVL	6.060	10.53	7.140		5.740	8.140
LFO		6.000				5.990
LLAG		6.620				6.000
VME	10545.6 mm <sup>3</sup>		19723.0 mm <sup>3</sup>			13239.7 mm <sup>3</sup>
VOL	12133.6 mm <sup>3</sup>		22145.8 mm <sup>3</sup>			14762.8 mm <sup>3</sup>
VPIT	192.4 mm <sup>3</sup>					116.8 mm <sup>3</sup>
VBO	544.9 mm <sup>3</sup>		716.6 mm <sup>3</sup>			743.3 mm <sup>3</sup>
VHC	4012 mm <sup>3</sup>		8479 mm <sup>3</sup>			5479 mm <sup>3</sup>
VGTR	193.7 mm <sup>3</sup>		197.2 mm <sup>3</sup>			632.04 mm <sup>3</sup>
ATR	2.04 °	6.74°	3.80°		0°	5.39°
AAM	147.7°	153.9°	143.1°		150.7°	149.2°
AMP	154.2°	151.4°	146.3°		146.2°	153.2°
ACAP		78.91°			83.83°	80.45°

<b>AAPS</b>		50°	60.14°	52.15°
<b>APPS</b>	40.28°	50°	57.63°	41.°

\*Medida parcial, cuando la estructura no está preservada completamente o presenta alguna deformación.

**Tabla 4.1. Antecedentes de análisis filogenéticos publicados del grupo incluyendo caracteres neurocraneanos y endocraneanos**

<b>Publicación</b>	<b>Caracteres morfológicos (craneanos + post-craneanos)</b>	<b>Caracteres neurocraneanos</b>	<b>%</b>	<b>Caracteres endocraneanos</b>
Buscalioni y Sanz, 1990	71	14	19.7	0
Gasparini et al. 1991	19	5	26.3	0
Gasparini et al. 1993	31	3	9.67	0
Clark, 1994	101	39	38.6	0
Wu et al. 1994	49	21	42.8	0
Wu y Sues, 1996	60	8	13.3	0
Wu et al. 1997	128	46	35.9	0
Gomani, 1997	56	14	25.0	0
Buckley y Brochu, 1999	110	39	35.4	0
Buckley et al. 2000	117	40	34.1	0
Ortega et al. 2000	152	29	19.0	0
Martinelli, 2003	51	11	21.5	0
Pol, 2003	162	46	28.3	0
Sereno et al. 2003	75	11	14.6	0
Carvalho et al., 2004	183	36	19.6	0
Pol y Norell, 2004a	183	54	18.3	0
Turner, 2004	127	40	31.4	0
Pol y Apesteguía, 2005	230	63	27.3	0
Gasparini et al., 2006	257	67	26.0	0
Turner, 2006	129	40	31.0	0
Zaher et al., 2006	198	55	27.7	0
Larsson y Sues, 2007	158	39	24.6	0
Andrade y Bertini, 2008a, b	183	33	18.0	0
Fiorelli y Calvo, 2008	245	55	22.4	0
Turner y Buckley, 2008	290	83	28.6	0
Novas et al., 2009	234	63	26.9	0
Pol et al., 2009	282	72	25.5	0
Sereno y Larsson, 2009	252	56	22.2	0
Turner y Sertich, 2010	301	76	25.2	0
Montefeltro et al., 2011	66	26	39.3	0
Nascimento y Zaher, 2011	262	69	26.3	0
Pol y Powell, 2011	295	73	24.7	0
Riff y Kellner, 2011	269	68	25.2	0
Soto et al., 2011	257	66	25.6	0
Pol et al., 2012	347	73	21.0	0
Iori et al., 2013	234	63	26.9	0
Pol et al., 2013	96	39	40.6	0
Godoy et al., 2014	74	28	37.8	0
Pol et al., 2014	412	88	21.3	0
Sertich y O'Connor, 2014	308	82	26.6	0
Leardi et al., 2015b	437	88	20.1	0
Leardi et al., 2015a	439	88	20.0	0
Fiorelli et al., 2016	440	88	20.0	0
Godoy et al., 2016	439	88	20.0	0
Leardi et al., 2017	138	51	36.9	0
Martinelli et al., 2018	440	88	20.0	0

**Tabla 4.2. Caracteres de esta Tesis Doctoral siguiendo la lista de Pol et al. (2014).**

<b>Caracteres considerados del neurocráneo</b>	1, 20, 21, 22, 23, 24, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 38, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 68, 105, 112, 132, 147, 149, 150, 166, 168, 170, 171, 173, 181, 192, 196, 197, 199, 206, 209, 212, 214, 217, 224, 238, 248, 249, 250, 251, 263, 265, 266, 267, 268, 281, 290, 350, 353, 354, 355, 356, 357, 358, 359, 360, 403, 404, 407, 408, 411 y 412
<b>Caracteres del neurocráneo cuya definición original fue modificada</b>	19, 32, 28, 46, 147, 209, 217, 359
<b>Caracteres del neurocráneo adicionados de otras publicaciones</b>	416, 424, 425, 427, 433, 434, 440, 444, 448
<b>Caracteres del neurocráneo y endocráneo novedosos resultado de esta Tesis Doctoral</b>	413, 414, 415, 417, 418, 419, 420, 421, 422, 423, 426, 428, 429, 430, 431, 432, 435, 436, 437, 438, 439, 441, 442, 443, 445, 446, 447, 449, 450, 451, 452, 453, 454

**Tabla 5.1. Ángulo entre encéfalo anterior y medio (AAM) y ángulo entre encéfalo medio y posterior (AMP) de los Notosuchia analizados y otros Mesoeucrocodylia seleccionados.**

<b>Taxón / ángulos</b>	<b>AAM</b>	<b>AMP</b>
<b>Notosuchia</b>		
<i>Notosuchus terrestris</i> *	154.7°	157°
<i>Yacarerani boliviensis</i>	151.4°	158.5°
<i>Simosuchus clarki</i>	142.0°	165.0°
<i>Araripesuchus patagonicus</i> *	141.4°	160.9°
<i>Araripesuchus buitreaensis</i>	143.1°	163.2°
<i>Araripesuchus wegneri</i>	156.7°	159.8°
<i>Anatosuchus minor</i>	156.6°	162.2°
<i>Lomasuchus palpebrosus</i>	147.7°	154.2°
<i>Gasparinisuchus peirosauroides</i>	153.9°	151.4°
<i>Rukwasuchus yajabalijekundu</i>	148.8°	155.4°
MCF-PVPH-160	143.1°	146.3°
MPCA-PV-240	149.2°	153.2°
<i>Campinasuchus dinizi</i>	161.3°	163.6°
<i>Sebecus icaeorhinus</i>	150.0°	160.0°
<b>Thalattosuchia</b>		
<i>Pelagosaurus typus</i>	160.0°	160.0°
<i>Cricosaurus araucanensis</i>	165.8°	162.1°
<b>Crocodylia</b>		
<i>Crocodylus niloticus</i>	149.0°	158.6°
<i>Gavialis gangeticus</i>	146.7°	158.6°
<i>Alligator mississippiensis</i>	131.5°	145.6°
<i>Caiman yacare</i>	126.3°	143.0°
<i>Caiman latirostris</i>	137.9°	147.2°

\*En promedio.

**Tabla 5.2. Medidas de LCD, LCT y MAS de taxones considerados.**

Taxón	LCD (mm)	LHC (cm)	LCT (cm)	MAS (kg)
<i>Notosuchus terrestris</i> MLP 64-IV-16-5	136.2	62.40	116.6	8.22
<i>Notosuchus terrestris</i> MACN-PV-RN-1037	148.9	68.85	127.6	10.7
<i>Notosuchus terrestris</i> MPCA-PV-237	142.9	65.80	122.4	9.47
<i>Notosuchus terrestris</i> MLP 64-IV-16-8	77.50	33.40	65.65	1.53
<i>Notosuchus terrestris</i> MUCPv-118	42.60	14.21	29.93	0.15
<i>Comahuesuchus brachybuccalis</i> MUCPv-202	85.90	37.40	72.85	2.08
<i>Comahuesuchus brachybuccalis</i> MOZ-Pv 6131	108.3	48.40	92.33	4.16
<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-267	74.70	32.06	63.23	1.37
<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-269	59.60	24.96	50.23	0.70
<i>Araripesuchus buitreaensis</i> MPCA-PV-235	116.6	52.51	99.51	5.17
<i>Lomasuchus palpebrosus</i> MOZ-Pv 4084	280.0	-	195.8b	37.4
<i>Gasparinisuchus peirosauroides</i> MOZ-Pv 1750	310.2	-	219.0b	51.8
Peirosauridae MCF-PVPH-160	267.6	-	185.8b	32.0
Peirosauridae MPCA-PV-240	297.8	-	208.9b	45.2
<i>Yacarerani boliviensis</i>	80.60	34.88	68.32	1.72
<i>Alligator mississippiensis</i> -juvenil	29.26	11.35	24.34	0.084
<i>Alligator mississippiensis</i> -adulto	300.3	-	211.3b	46.7
<i>Caiman yacare</i>	293.6	-	205.9b	43.3
<i>Crocodylus niloticus</i>	466.0	-	339.4b	186.5
<i>Gavialis gangeticus</i>	603.7	-	377.4a	254.3

\*Longitud Hocico – Cloaca = LHC =  $10^{(-0.56913 + 1.10776 \times \log_{10} \text{LCD})}$

\*Longitud Corporal Total = LCT =  $10^{(0.41689 + 0.91905 \times \log_{10} \text{LHC})}$

\*Masa Corporal = MAS =  $10^{(-5.1240 + 2.922 \times \log_{10} \text{LCT})}$

\*\*Aureliano et al. 2015

\*\* $\log_{10} \text{LHC} = -0.56913 + 1.10776 \times \log_{10} \text{LCD}$

\*\* $\log_{10} \text{LCT} = 0.41689 + 0.91905 \times \log_{10} \text{LHC}$

\*\* $\log_{10} \text{MAS} = -5.1240 + 2.9221 \times \log_{10} \text{LCT}$

\*\*\*Serenio et al. 2001; LCD (cm), LCT (cm)

\*\*\* $\text{LCT a} = -69.369 + 7.4 \times \text{LCD}$ ; *Gavialis gangeticus*

\*\*\* $\text{LCT b} = -20.224 + 7.717 \times \text{LCD}$ ; *Crocodylus porosus*

**Tabla 5.3a. Razón olfatoria de los taxones analizados, considerando la longitud de los bulbos olfatorios**

Taxón	LBO (mm)	LHC (mm)	RO <sub>1</sub> %	log RO <sub>1</sub>	log MAS (kg)
<i>Notosuchus terrestris</i> MLP 64-IV-16-5	10.98	14.53	75.60	1.87	0.91
<i>Notosuchus terrestris</i> MPCA-PV-237	10.85	15.53	69.90	1.84	0.97
<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-267	8.130	9.43	86.21	1.93	0.13
<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-269	7.890	9.15	86.22	1.93	-0.15
<i>Araripesuchus butraensis</i> MPCA-PV-235	8.030	13.80	58.20	1.79	0.71
<i>Lomasuchus palpebrosus</i> MOZ-Pv 4084	14.80	17.03	86.90	1.93	1.57
Peirosauridae MCF-PVPH-160	13.76	20.11	68.42	1.83	1.50
Peirosauridae MPCA-PV-240	16.70	17.64	94.67	1.98	1.65
<i>Yacarerani boliviensis</i>	7.180	8.19	87.67	1.94	0.23
<i>Alligator mississippiensis</i> -juvenil	3.480	6.53	53.29	1.73	-1.07
<i>Alligator mississippiensis</i> -adulto	10.29	12.34	83.38	1.92	1.66
<i>Caiman yacare</i>	9.090	15.01	60.55	1.78	1.63
<i>Crocodylus niloticus</i>	11.87	23.68	50.13	1.70	2.27
<i>Gavialis gangeticus</i>	15.73	22.33	70.44	1.85	2.40

\*Longitud de los Bulbos Olfatorios = LBO

\*Longitud de los Hemisferios Cerebrales = LHC

\*Razón Olfatoria (RO<sub>1</sub>) = (LBO / LHC) x 100

\*\*Zelenitsky et al. 2009, 2011

\*\*y = b x + a

**Tabla 5.3b. Razón olfatoria de los taxones analizados, considerando ancho entre los bulbos olfatorios**

Taxón	ANBO (mm)	AME (mm)	RO <sub>2</sub> %	log RO <sub>2</sub>	log MAS (kg)
<i>Notosuchus terrestris</i> MLP 64-IV-16-5	7.79	17.8	43.7	1.64	0.91
<i>Notosuchus terrestris</i> MPCA-PV-237	9.91	19.0	52.1	1.72	0.97
<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-267	6.15	14.4	42.7	1.63	0.13
<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-269	6.64	14.9	44.5	1.64	-0.15
<i>Araripesuchus buitreaensis</i> MPCA-PV-235	6.69	16.9	39.6	1.60	0.71
<i>Lomasuchus palpebrosus</i> MOZ-Pv 4084	12.6	25.9	48.6	1.69	1.57
Peirosauridae MCF-PVPH-160	11.9	32.2	36.9	1.57	1.50
Peirosauridae MPCA-PV-240	13.6	25.7	52.9	1.72	1.65
<i>Yacarerani boliviensis</i>	5.56	12.2	45.5	1.65	0.23
<i>Alligator mississippiensis</i> -juvenil	2.47	7.29	33.9	1.53	-1.07
<i>Alligator mississippiensis</i> -adulto	8.41	23.9	35.2	1.54	1.66
<i>Caiman yacare</i>	7.83	25.5	30.7	1.48	1.63
<i>Crocodylus niloticus</i>	12.9	33.6	38.4	1.58	2.27
<i>Gavialis gangeticus</i>	11.2	32.7	34.2	1.53	2.40

\*Ancho entre los Bulbos Olfatorios = ANBO

\*Ancho Máximo del Molde Endocraneano = AME

\*Razón Olfatoria (RO<sub>2</sub>) = (ANBO / AME) x 100

\*\*Zelenitsky et al. 2009, 2011

\*\*y = b x + a

**Tabla 5.3c. Razón olfatoria de los taxones analizados, considerando el volumen de la depresión para los bulbos olfatorios**

Taxón	VHC (mm <sup>3</sup> )	VBO (mm <sup>3</sup> )	RO <sub>3</sub> %	log RO <sub>3</sub>	log MAS (kg)
<i>Notosuchus terrestris</i> MLP 64-IV-16-5	1715.5	90.21	5.20	0.71	0.91
<i>Notosuchus terrestris</i> MPCA-PV-237	2853.5	141.1	4.90	0.69	0.97
<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-267	441.78	71.4	16.1	1.21	0.13
<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-269	700.66	42.4	6.00	0.77	-0.15
<i>Araripesuchus buitreaensis</i> MPCA-PV-235	2073.8	77.5	3.70	0.57	0.71
<i>Lomasuchus palpebrosus</i> MOZ-Pv 4084	4012.2	544.9	13.5	1.13	1.57
Peirosauridae MCF-PVPH-160	8479.9	716.6	8.40	0.92	1.50
Peirosauridae MPCA-PV-240	5371.7	743.3	13.8	1.14	1.65
<i>Yacarerani boliviensis</i>	382.03	78.45	20.5	1.31	0.23
<i>Alligator mississippiensis</i> -juvenil	224.23	4.37	1.95	0.29	-1.07
<i>Alligator mississippiensis</i> -adulto	5024.5	238.8	4.70	0.67	1.66
<i>Caiman yacare</i>	6105.6	255.9	4.10	0.61	1.63
<i>Crocodylus niloticus</i>	15225.3	1181.3	7.70	0.88	2.27
<i>Gavialis gangeticus</i>	15491.0	312.9	2.00	0.30	2.40

\*Volumen de los Hemisferios Cerebrales = VHC

\*Volumen de la depresión para los Bulbos Olfatorios = VBO

\*Razón Olfatoria (RO<sub>3</sub>) = (VBO / VHC) x 100

\*\*Zelenitsky et al. 2009, 2011

\*\*y = b x + a

**Tabla 5.4. Agudeza visual de los taxones analizados**

Taxón	VME (mm <sup>3</sup> )	VEM (mm <sup>3</sup> )	VOR %	log VOR	log MAS
<i>Notosuchus terrestris</i> MLP 64-IV-16-5	5179.0	1007.7	19.46	1.28	0.91
<i>Notosuchus terrestris</i> MPCA-PV-237	7568.0	1412.8	18.67	1.27	0.97
<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-267	1016.0	79.56	7.830	0.89	0.13
<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-269	1341.0	302.5	22.56	1.35	-0.15
<i>Araripesuchus buitreaensis</i> MPCA-PV-235	3652.0	547.7	15.00	1.17	0.71
<i>Lomasuchus palpebrosus</i> MOZ-Pv 4084	10545.6	1199.5	11.37	1.05	1.57
Peirosauridae MCF-PVPH-160	19723.0	2770.2	14.04	1.14	1.50
Peirosauridae MPCA-PV-240	13239.7	1095.0	8.270	0.91	1.65
<i>Yacarerani boliviensis</i>	1122.1	197.6	17.61	1.24	0.23
<i>Alligator mississippiensis</i> -juvenil	427.45	56.37	13.19	1.12	-1.07
<i>Alligator mississippiensis</i> -adulto	14274.1	915.3	6.412	0.80	1.66
<i>Caiman yacare</i>	15940.9	1071.6	6.722	0.82	1.63
<i>Crocodylus niloticus</i>	33113.9	2269.2	6.852	0.83	2.27
<i>Gavialis gangeticus</i>	35076.4	2702.3	7.704	0.88	2.40

\*Volumen del Molde Endocraneano = VME

\*Volumen del Encéfalo Medio = VEM

\*Volumen Óptico Relativo = VOR = (VEM / VME) x 100

**Tabla 5.5a. Agudeza auditiva de los taxones analizados**

<b>Taxón</b>	<b>LLAG (mm)</b>	<b>LBC (mm)</b>	<b>LLAG Escalada</b>	<b>LLAG Transformada</b>	<b>log LLAG</b>	<b>log MAS</b>
<i>Notosuchus terrestris</i> MACN-PV-RN-1037	3.11	45.3	0.068	-1.16	0.49	1.02
<i>Notosuchus terrestris</i> MPCA-PV-237	4.19	42.7	0.098	-1.00	0.62	0.97
<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-269	1.88	14.5	0.129	-0.88	0.27	-0.15
<i>Gasparinisuchus peirosauroides</i> MOZ-Pv 1750	6.62	74.6	0.088	-1.05	0.82	1.71
Peirosauridae MPCA-PV-240	6.00	48.7	0.123	-0.90	0.77	1.65
<i>Alligator mississippiensis</i> -juvenil	3.87	5.97	0.648	-0.18	0.58	-1.07
<i>Alligator mississippiensis</i> -adulto	7.39	43.4	0.170	-0.76	0.86	1.66
<i>Caiman yacare</i>	7.65	39.4	0.194	-0.71	0.88	1.63
<i>Crocodylus niloticus</i>	12.9	58.6	0.220	-0.65	1.11	2.27
<i>Gavialis gangeticus</i>	8.75	55.2	0.158	-0.79	0.94	2.40

\*Longitud Dorso-Ventral de la Lagena = LLAG

\*Longitud Basicraneana = LBC

\*LLAG Escalada = (LLAG / LBC)

\*LLAG Transformada = log LLAG Escalada

\*Walsh et al. (2009)

**Tabla 5.5b. Frecuencia auditiva de los taxones analizados**

<b>Taxón</b>	<b>MAS (kg)</b>	<b>LLAG (mm)</b>	<b>FA (kHz)</b>
<i>Notosuchus terrestris</i> MACN-PV-RN-1037	10.7	3.11	2.65
<i>Notosuchus terrestris</i> MPCA-PV-237	9.47	4.19	2.02
<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-269	0.70	1.88	3.60
<i>Gasparinisuchus peirosauroides</i> MOZ-Pv 1750	51.8	6.62	1.10
Peirosauridae MPCA-PV-240	45.2	6.00	1.28
<i>Alligator mississippiensis</i> -juvenil	0.084	3.87	2.19
<i>Alligator mississippiensis</i> -adulto	46.7	7.39	0.90
<i>Caiman yacare</i>	43.3	7.65	0.85
<i>Crocodylus niloticus</i>	186.5	12.9	0.22
<i>Gavialis gangeticus</i>	254.3	8.75	0.64

\*FA = Frecuencia Auditiva

$$*y = 5.7705e^{-0.25x}$$

\*Gleich et al. (2005)

**Tabla 5.6. Cálculo del VME para *Gasparinisuchus peirosauroides* según el método de Doble Integración Gráfica (según Jerison, 1973)**

<i>Gasparinisuchus peirosauroides</i> (LME = 7.76 cm)	Dd (cm)	DI (cm)
1	0.80	1.02
2	1.14	1.18
3	1.59	1.38
4	2.15	1.60
5	2.70	1.87
6	3.01	2.08
7	2.79	2.23
8	1.96	2.22
9	1.69	2.17
10	1.84	2.25
11	1.98	2.52
12	1.88	2.83
13	1.60	2.91
14	1.58	2.58
15	1.94	1.94
16	2.01	1.41
17	1.74	1.12
<b>Media</b>	<b>1.90</b>	<b>1.96</b>

\*VME = Volumen del Molde Endocraneano

\*LME = Longitud del Molde Endocraneano

\*Dd = Diámetro dorsal

\*DI = Diámetro lateral

\*\*VME =  $0.25 \times \pi \times \text{LME} \times \text{Dd} \times \text{DI}$

\*\*Hurlburt (1996)

**Tabla 5.7. Cálculo del volumen encefálico de los taxones analizados**

Taxón	VME (cm <sup>3</sup> )	VEN (cm <sup>3</sup> )	MEN (g)	MAS (kg)	EV-BV **
<i>Notosuchus terrestris</i> MLP 64-IV-16-5	5.179	2.815	2.815	8.22	1.84
<i>Notosuchus terrestris</i> MPCA-PV-237	7.568	4.113	4.113	9.47	1.84
<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-267	1.016	0.883	0.883	1.37	1.15
<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-269	1.341	1.166	1.166	0.70	1.15
<i>Araripesuchus buitreaensis</i> MPCA-PV-235	3.652	1.985	1.985	5.17	1.84
<i>Lomasuchus palpebrosus</i> MOZ-Pv 4084	10.545	5.022	5.022	37.4	2.10
<i>Gasparinisuchus peirosauroides</i> MOZ-Pv 1750	22.697	6.695	6.695	51.8	3.39
Peirosauridae MCF-PVPH-160	19.723	5.818	5.818	32.0	3.39
Peirosauridae MPCA-PV-240	13.239	3.905	3.905	45.2	3.39
<i>Yacarerani boliviensis</i>	1.122	0.975	0.975	1.72	1.15
<i>Alligator mississippiensis</i> -juvenil	0.427	0.415	0.415	0.084	1.03
<i>Alligator mississippiensis</i> -adulto	14.274	4.210	4.210	46.7	3.39
<i>Caiman yacare</i>	15.940	4.702	4.702	43.3	3.39
<i>Crocodylus niloticus</i>	33.113	9.768	9.768	186.5	3.39
<i>Gavialis gangeticus</i>	35.076	10.350	10.350	254.3	3.39

\*Volumen del Molde Endocraneano = VME

\*Volumen Encefálico = VEN

\*Masa encefálica = MEN

\*Masa Corporal = MAS

\*\*Jirak y Janacek (2017)

**Tabla 5.8. Coeficiente de Encefalización Reptiliano de los taxones analizados**

Taxón	MEN (g)	log MEN (g)	LCT (cm)	log LCT (mm)	MAS (g)	log MAS (kg)	CER
<i>Notosuchus terrestris</i> MLP 64-IV-16-5	2.815	0.44	116.6	3.06	8220	0.91	1.276
<i>Notosuchus terrestris</i> MPCA-PV-237	4.113	0.61	127.6	3.10	9470	0.97	1.725
<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-267	0.883	-0.05	63.23	2.80	1370	0.13	1.073
<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-269	1.166	0.06	50.23	2.70	700	-0.15	2.049
<i>Araripesuchus buitreaensis</i> MPCA-PV-235	1.985	0.29	99.51	2.99	5170	0.71	1.161
<i>Lomasuchus palpebrosus</i> MOZ-Pv 4084	5.022	0.70	195.8	3.29	37400	1.57	0.989
<i>Gasparinisuchus peirosauroides</i> MOZ-Pv 1750	6.695	0.82	219.0	3.34	51800	1.71	1.102
Peirosauridae MCF-PVPH-160	5.818	0.76	185.8	3.26	32000	1.50	1.249
Peirosauridae MPCA-PV-240	3.905	0.59	208.9	3.32	45200	1.65	0.693
<i>Yacarerani boliviensis</i>	0.975	-0.01	68.32	2.83	1720	0.23	1.045
<i>Alligator mississippiensis</i> -juvenil	0.415	-0.38	24.34	2.38	84	-1.07	2.340
<i>Alligator mississippiensis</i> -adulto	4.210	0.62	211.3	3.32	46700	1.66	0.734
<i>Caiman yacare</i>	4.702	0.67	205.9	3.31	43300	1.63	0.854
<i>Crocodylus niloticus</i>	9.768	0.98	339.4	3.53	186500	2.27	0.795
<i>Gavialis gangeticus</i>	10.350	1.01	377.4	3.57	254300	2.40	0.710

\*Longitud Corporal Total = LCT

\*Masa Encefálica = MEN

\*Masa Corporal = MAS

\*1ml = 1 cm<sup>3</sup>; 1 ml = 1 g

\*Coeficiente de Encefalización Reptiliano = CER = MEN / [0.0155 x (MAS<sup>0.55</sup>)]

\*\*Hurlburt (1996) y Hurlburt et al. 2013

**Tabla 5.9. Coeficiente de Encefalización Reptiliano de los taxones analizados, según Hurlburt y Waldorf (2002)**

Taxón	MAS (g)	log MAS (kg)	VME (ml)	MEN (g)	log MEN (g)	CER
<i>Notosuchus terrestris</i> MLP 64-IV-16-5	8220	0.91	5.179	1.916	0.28	0.868
<i>Notosuchus terrestris</i> MPCA-PV-237	9470	0.97	7.568	2.800	0.44	1.174
<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-267	1370	0.13	1.016	0.376	-0.42	0.456
<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-269	700	-0.15	1.341	0.898	-0.04	1.578
<i>Araripesuchus buitreaensis</i> MPCA-PV-235	5170	0.71	3.652	1.351	0.13	0.790
<i>Lomasuchus palpebrosus</i> MOZ-Pv 4084	37400	1.57	10.545	3.901	0.59	0.768
<i>Gasparinisuchus peirosauroides</i> MOZ-Pv 1750	51800	1.71	22.697	8.397	0.92	1.383
Peirosauridae MCF-PVPH-160	32000	1.50	19.723	7.297	0.86	1.567
Peirosauridae MPCA-PV-240	45200	1.65	13.239	4.898	0.69	0.869
<i>Yacarerani boliviensis</i>	1720	0.23	1.122	0.415	-0.38	0.444
<i>Alligator mississippiensis</i> -juvenil	84	-1.07	0.427	0.415	-0.38	2.34
<i>Alligator mississippiensis</i> -adulto	46700	1.66	14.274	5.281	0.72	0.921
<i>Caiman yacare</i>	43300	1.63	15.940	5.897	0.77	1.072
<i>Crocodylus niloticus</i>	186500	2.27	33.113	12.251	1.08	0.997
<i>Gavialis gangeticus</i>	254300	2.40	35.076	12.978	1.11	0.891

\*Masa Corporal = MAS

\*Volumen del Molde Endocraneano = VME

\*Masa Encefálica = MEN

\*1ml = 1 cm<sup>3</sup>; 1 ml = 1 g

\*MEN / VME = 0.37 (para individuos adultos); o 0.67 (para individuos subadultos)

\*Coeficiente de Encefalización Reptiliano = CER = MEN / [0.0155 x (MAS<sup>0.55</sup>)]

\*\*Hurlburt (1996) y Hurlburt et al. 2013

**Tabla 5.10. Volumen del Molde Endocraneano versus Masa Corporal**

<b>Taxón</b>	<b>MAS (kg)</b>	<b>log MAS (kg)</b>	<b>VME (cm<sup>3</sup>)</b>	<b>log VME (cm<sup>3</sup>)</b>
<i>Notosuchus terrestris</i> MLP 64-IV-16-5	8.22	0.91	5.179	0.71
<i>Notosuchus terrestris</i> MPCA-PV-237	9.47	0.97	7.568	0.87
<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-267	1.37	0.13	1.016	0.0068
<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-269	0.70	-0.15	1.341	0.12
<i>Araripesuchus buitreaensis</i> MPCA-PV-235	5.17	0.71	3.652	0.56
<i>Lomasuchus palpebrosus</i> MOZ-Pv 4084	37.4	1.57	10.545	1.02
<i>Gasparinisuchus peirosauroides</i> MOZ-Pv 1750	51.8	1.71	22.697	1.35
Peirosauridae MCF-PVPH-160	32.0	1.50	19.723	1.29
Peirosauridae MPCA-PV-240	45.2	1.65	13.239	1.12
<i>Yacarerani boliviensis</i>	1.72	0.23	1.122	0.049
<i>Alligator mississippiensis</i> -juvenil	0.084	-1.07	0.427	-0.36
<i>Alligator mississippiensis</i> -adulto	46.7	1.66	14.274	1.15
<i>Caiman yacare</i>	43.3	1.63	15.940	1.20
<i>Crocodylus niloticus</i>	186.5	2.27	33.113	1.52
<i>Gavialis gangeticus</i>	254.3	2.40	35.076	1.54

\*Masa Corporal = MAS

\*Volumen del Molde Endocraneano = VME

**Tabla 5.11. Volumen del Molde Endocraneano (incluyendo tracto y bulbos olfatorios) versus Masa Corporal**

<b>Taxón</b>	<b>MAS (kg)</b>	<b>log MAS (kg)</b>	<b>VOL (cm<sup>3</sup>)</b>	<b>log VOL (cm<sup>3</sup>)</b>
<i>Notosuchus terrestris</i> MLP 64-IV-16-5	8.220	0.91	5.608	0.74
<i>Notosuchus terrestris</i> MPCA-PV-237	9.470	0.97	7.975	0.90
<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-267	1.370	0.13	1.170	0.068
<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-269	0.700	-0.15	1.419	0.15
<i>Araripesuchus buitreaensis</i> MPCA-PV-235	5.170	0.71	3.833	0.58
<i>Lomasuchus palpebrosus</i> MOZ-Pv 4084	37.400	1.57	12.1336	1.08
<i>Gasparinisuchus peirosauroides</i> MOZ-Pv 1750	51.800	1.71	-	-
Peirosauridae MCF-PVPH-160	32.000	1.50	22.1458	1.34
Peirosauridae MPCA-PV-240	45.200	1.65	14.7628	1.16
<i>Yacarerani boliviensis</i>	1.720	0.23	1.2799	0.10
<i>Alligator mississippiensis</i> -juvenil	0.0084	-1.07	0.436	-0.36
<i>Alligator mississippiensis</i> -adulto	46.700	1.66	15.5378	1.19
<i>Caiman yacare</i>	43.300	1.63	17.4648	1.24
<i>Crocodylus niloticus</i>	186.500	2.27	36.4621	1.56
<i>Gavialis gangeticus</i>	254.300	2.40	37.4528	1.57

\*Masa Corporal = MAS

\*Volumen del Molde Endocraneano (incluyendo tracto y bulbos olfatorios) = VOL

**Tabla 5.12. Volumen del Ganglio Trigeminal versus Longitud Craneana Dorsal**

Taxón	MAS (kg)	VGTR (mm <sup>3</sup> )	log VGTR (mm <sup>3</sup> )	LCD (mm)	log LCD (mm)
<i>Notosuchus terrestris</i> MLP 64-IV-16-5	8.22	102.2	2.00	136.2	2.13
<i>Notosuchus terrestris</i> MPCA-PV-237	9.47	139.3	2.14	142.9	2.15
<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-267	1.37	4.79	0.68	74.70	1.87
<i>Araripesuchus patagonicus</i> MUCPv-269	0.70	5.67	0.75	59.60	1.77
<i>Lomasuchus palpebrosus</i> MOZ-Pv 4084	37.4	193.7	2.28	280.0	2.44
Peirosauridae MCF-PVPH-160	32.0	197.2	2.29	267.6	2.42
Peirosauridae MPCA-PV-240	45.2	632.0	2.80	297.8	2.47
<i>Yacarerani boliviensis</i>	1.72	30.9	1.48	80.60	1.90
<i>Alligator mississippiensis</i> -juvenil	0.084	3.32	0.52	29.26	1.46
<i>Alligator mississippiensis</i> -adulto	46.7	453.4	2.65	300.3	2.47
<i>Caiman yacare</i>	43.3	466.5	2.66	293.6	2.46
<i>Crocodylus niloticus</i>	186.5	775.7	2.88	466.0	2.66
<i>Gavialis gangeticus</i>	254.3	1123.2	3.05	603.7	2.78

\*Longitud Craneana Dorsal = LCD

\*Volumen del Ganglio Trigeminal = VGTR

\*Longitud Craneana Dorsal = LCD

\*\*George y Holliday (2013)

**Tabla 6. Los morfotipos de neurocráneos dentro de los *Notosuchia* analizados**

<b>Característica</b>	<b>Morfotipo I: Notosuchoides</b>	<b>Morfotipo II: Araripesuchoides</b>	<b>Morfotipo III: Peirosauroides</b>
<b>Ornamentación</b>	Surco y crestas vermiformes	Pocitos y crestas irregulares	Pocitos y crestas irregulares
<b>Huesos palpebrales</b>	Dos y forman de modo parcial el techo de la órbita	Dos y forman de modo parcial el techo de la órbita	Dos y forman de modo total el techo de la órbita
<b>Cresta sagital del frontal</b>	Presente y bien desarrollada	Presente y poco desarrollada	Presente y poco desarrollada
<b><i>Crista cranii frontalis</i></b>	Poco desarrollada	Poco desarrollada	Bien desarrollada
<b>Canal olfatorio</b>	Cóncavo en su mitad anterior	Cóncavo en toda su longitud	Cóncavo en toda su longitud
<b>Elementos etmoidales osificados</b>	Ausentes	Ausentes	Presentes
<b>Ancho de tabla craneana</b>	Mayor al ancho de la base del hocico	Igual o mayor al ancho de la base del hocico	Menor al ancho de la base del hocico
<b>Espacio interfenestral</b>	Estrecho a modo de cresta o barra sagital	Ancho, sin cresta ni barra sagital	Ancho, sin cresta ni barra sagital
<b>Fenestras supratemporales</b>	Ovales y alargadas	Ovales y anchas	Ovales y anchas
<b>Surcos vasculares en tabla craneana</b>	Presentes	Ausentes	Presentes
<b>Proceso póstero-lateral del escamoso</b>	Con cresta longitudinal y lisa	Con cresta rugosa y ornamentada	Con cresta rugosa y ornamentada
<b>Complejo supraoccipital-epióticos</b>	Presente en tabla craneana	Presente en tabla craneana	Ausente en tabla craneana
<b>Fenestra post-temporal</b>	Obliterada	Obliterada	Abre en un receso
<b>Foramen metótico y foramen carotideo posterior</b>	Dentro de una fosa	Juntos en una depresión superficial	Juntos en una depresión superficial
<b>Exposición ventral del basiesfenoides</b>	Menor o igual al ancho del basioccipital	Amplia, mayor al ancho del basioccipital	Amplia, mayor al ancho del basioccipital
<b>Foramen de Eustaquio lateral</b>	Próximo a la línea media	Próximo a la línea media	Desplazado lateralmente de la línea media
<b>Puente caudal del lateroesfenoides</b>	Ausente	Presente	Presente
<b>Puente lateral del lateroesfenoides</b>	Presente y ancho	Presente y ancho	Presente y estrecho
<b>Fosa del trigémino</b>	Pequeña y bilobulada	Pequeña y oval	Mediana y oval
<b>Foramen para la arteria orbital</b>	Ausente	Ausente	Presente
<b>Cresta B del cuadrado</b>	Robusta	Afilada	Afilada

<b>Fenestras adicionales del cuadrado</b>	Presentes	Ausentes, excepto <i>A. buitreraensis</i>	Ausentes
<b>Senos faringotimpánicos</b>	Bien desarrollados	Poco desarrollados	Poco desarrollados
<b>Ejemplos</b>	<i>Notosuchus</i> , <i>Morrinhosuchus</i> , Sphagesauridae, Baurusuchidae	<i>Pakasuchus</i> , <i>Mariliasuchus</i> , <i>Comahuesuchus</i> ,	<i>Araripesuchus</i> , <i>Uruguaysuchus</i> , <i>Anatosuchus</i> , <i>Lomasuchus</i> , <i>Gasparinisuchus</i> , <i>Montealtosuchus</i> , <i>Uberabasuchus</i> , <i>Rukwasuchus</i> , <i>Hamadasuchus</i> ,

---

# APÉNDICES

## Apéndice 1. Lista de abreviaturas anatómicas:

<b>A</b> , cresta A del cuadrado	<b>ccc</b> , canal cráneo-cuadrado	<b>cV<sub>ii</sub></b> , canal para la rama timpánica del nervio craneano trigémino
<b>A'</b> , ramificación de la cresta A del cuadrado	<b>cco</b> , cuello del cóndilo occipital	<b>cV<sub>1</sub></b> , canal para la rama oftálmica del nervio craneano trigémino
<b>aa</b> , ámpula anterior	<b>ccu</b> , cuerpo del cuadrado	<b>cVI</b> , canal para el nervio craneano abducens
<b>ab</b> , arteria basilar	<b>cen</b> , cavidad endocraneana	<b>cy</b> , cuadradoyugal
<b>abp</b> , abertura anterior del pasaje cráneo-cuadrado	<b>cer</b> , cerebelo	<b>D</b> , cresta D del cuadrado
<b>acc</b> , arteria carótida cerebral	<b>cho</b> , cresta horizontal occipital	<b>db</b> , divertículo basioccipital
<b>ae</b> , arteria estapedial	<b>cif</b> , <i>crista interfenestralis</i>	<b>dbo</b> , depresión para los bulbos olfatorios
<b>aet</b> , arteria etmoidal	<b>cla</b> , cuerpo del lateroesfenoideas	<b>dfs</b> , divertículo basiesfenoideas
<b>al</b> , alveolo	<b>clc</b> , cóndilo lateral del cuadrado	<b>dca</b> , diente caniniforme
<b>aml</b> , ámpula lateral	<b>cmc</b> , cóndilo medio del cuadrado	<b>dcu</b> , divertículo cuadrado
<b>ang</b> , angular	<b>co</b> , coana	<b>de</b> , dentario
<b>ao</b> , abertura ótica	<b>cof</b> , canal olfatorio	<b>di</b> , diente
<b>aor</b> , arteria orbital	<b>con</b> , cóndilo occipital	<b>dif</b> , divertículo infundibular
<b>ap</b> , ámpula posterior	<b>cot</b> , cresta cotilar	<b>din</b> , divertículo intertimpánico
<b>ar</b> , articular	<b>cpt</b> , cresta pseudotuberalis	<b>dla</b> , divertículo lateroesfenoideas
<b>ato</b> , arteria tèmpero-orbital	<b>cr</b> , cresta	<b>dnf</b> , ducto naso-faríngeo
<b>aV</b> , arteria trigeminal	<b>crc</b> , <i>crus commune</i>	<b>dot</b> , divertículo otoccipital
<b>B</b> , cresta B del cuadrado	<b>cro</b> , cresta ótica	<b>dp</b> , depresión
<b>B'</b> , ramificación de la cresta B del cuadrado	<b>crt</b> , cresta tèmpero-orbital	<b>dpa</b> , divertículo parietal
<b>bo</b> , basioccipital	<b>csa</b> , canal semicircular anterior	<b>dpr</b> , divertículo proótico
<b>bol</b> , bulbo olfatorio	<b>csi</b> , canal semicircular lateral	<b>dpt</b> , divertículo pterigoides
<b>bpa</b> , barra parietal	<b>csp</b> , canal semicircular posterior	<b>ds</b> , dorsum sellae
<b>bpo</b> , barra postorbitaria	<b>ct</b> , cresta tuberalis	<b>dt</b> , depresión en tuberosidad basal
<b>bs</b> , basiesfenoideas	<b>cte</b> , cresta tensor	<b>dve</b> , depresión vestibular
<b>C</b> , cresta C del cuadrado	<b>cti</b> , cavidad timpánica	<b>e</b> , escotadura
<b>cal</b> , canal lagrimal	<b>cto</b> , convexidad para el tracto olfatorio	<b>ect</b> , ectopterigoides
<b>can</b> , canal carotideo	<b>cu</b> , cuadrado	<b>eet</b> , ectetmoides
<b>cao</b> , cápsula ótica	<b>cve</b> , cavidad vestibular	<b>ena</b> , encéfalo anterior
<b>cap</b> , proceso capitado del lateroesfenoideas		
<b>car</b> , arteria carótida		
<b>cbs</b> , cresta del basiesfenoideas		
<b>cc</b> , <i>crista cranii</i>		

<b>enm</b> , encéfalo medio	<b>fme</b> , fenestra mandibular externa	<b>fV</b> , foramen para el nervio craneano trigémino
<b>enp</b> , encéfalo posterior	<b>fmp</b> , fenestra maxilo-palatina	<b>fV<sub>so</sub></b> , foramen para la rama supraorbitaria del nervio craneano trigémino
<b>eo-op</b> , complejo exoccipital-opistótico	<b>fm<sub>x</sub></b> , foramen maxilar	<b>fV<sub>ti</sub></b> , foramen para la rama timpánica del nervio craneano trigémino
<b>ep</b> , epiótico	<b>fo</b> , fenestra ovalis	<b>fV<sub>1</sub></b> , foramen para rama oftálmica del nervio craneano trigémino
<b>es</b> , esplénial	<b>foa</b> , fosa anterorbital	<b>fV<sub>2</sub></b> , foramen para rama maxilar del nervio craneano trigémino
<b>esc</b> , escamoso	<b>fom</b> , foramen magnum	<b>fV<sub>3</sub></b> , foramen para rama mandibular del nervio craneano trigémino
<b>esp</b> , espina cuadradoyugal	<b>fop</b> , fosa pterigoidea	<b>fVI</b> , foramen para el nervio craneano abducens
<b>eV</b> , escotadura trigeminal	<b>fos</b> , fosa supratemporal	<b>fVII</b> , foramen para el nervio craneano facial
<b>exa</b> , extremo anterior	<b>foV</b> , fosa del trigémino	<b>fVIII<sub>co</sub></b> , foramen para rama coclear del nervio craneano estado-acústico
<b>exp</b> , extremo posterior	<b>fp</b> , fosa pituitaria	<b>fVIII<sub>ve</sub></b> , foramen para rama vestibular del nervio craneano estado-acústico
<b>fae</b> , foramen aërum	<b>fpc</b> , fosa paracanina	<b>fXII</b> , foramen para el nervio craneano hipogloso
<b>fan</b> , fenestra anteorbital	<b>fpo</b> , fosa periótica	<b>fXII<sub>1</sub></b> , foramen para rama anterior del nervio craneano hipogloso
<b>fao</b> , foramen para la arteria orbital	<b>fpn</b> , fosa perinarial	<b>fXII<sub>2</sub></b> , foramen para rama posterior del nervio craneano hipogloso
<b>fap</b> , faceta palpebral	<b>fpr</b> , fenestra pseudorotunda	<b>gan</b> , ganglio
<b>fc</b> , fenestra del cuadrado	<b>fpt</b> , fenestra post-temporal	<b>hem</b> , hemisferio cerebral
<b>fca</b> , foramen carotideo anterior	<b>fr</b> , frontal	<b>in</b> , incisura
<b>fcb</b> , fosa cerebelar	<b>fs</b> , foramen sifoneal	<b>inf</b> , infundíbulo
<b>fcc</b> , foramen cráneo-cuadrado	<b>fso</b> , fenestra suborbital	<b>io</b> , incisura ótica
<b>fcp</b> , foramen carotideo posterior	<b>fst</b> , fenestra supratemporal	<b>la</b> , lateroesfenoides
<b>fcr</b> , fosa cerebral	<b>fste</b> , fenestra supratemporal externa	<b>lag</b> , lagrimal
<b>fel</b> , foramen de Eustaquio lateral	<b>fsti</b> , fenestra supratemporal interna	<b>lam</b> , lámina ótica del cuadrado
<b>fem</b> , foramen de Eustaquio medio	<b>ft</b> , fosa temporal	<b>lda</b> , lámina descendente anterior del escamoso
<b>fen</b> , foramen endolinfático	<b>fto</b> , foramen tèmpero-orbital	
<b>fep</b> , fosa epipterigoides	<b>ftro</b> , foramen del tracto olfatorio	
<b>fhc</b> , fosa hemocerebral	<b>fvp</b> , foramen vena postorbital	
<b>fi</b> , foramen incisivo	<b>fl</b> , foramen para el tracto olfatorio	
<b>fim</b> , fisura metótica	<b>fII</b> , foramen para el tracto óptico	
<b>fit</b> , fenestra infratemporal	<b>fIII</b> , foramen para el nervio craneano oculomotor	
<b>fla</b> , foramen lagrimal	<b>fIV</b> , foramen para el nervio craneano troclear	
<b>flo</b> , flóculo		
<b>fm</b> , foramen metótico		
<b>fmd</b> , fosa medular		

<b>ldp</b> , lámina descendente posterior del escamoso	<b>pmx</b> , premaxilar	<b>rol</b> , proceso rostral del lateroesfenoides
<b>lg</b> , lagena	<b>po</b> , postorbital	<b>rpe</b> , rama póstero-medial del escamoso
<b>lop</b> , lóbulo óptico	<b>pol</b> , proceso postorbitario del lateroesfenoides	<b>rpf</b> , receso prefrontal
<b>me</b> , molde endocraneano	<b>pot</b> , proceso ótico del cuadrado	<b>rpl</b> , rama posterior del lateroesfenoides
<b>med</b> , médula espinal	<b>pp</b> , proceso paraoccipital	<b>rpp</b> , rama posterior del postorbital
<b>met</b> , mesetmoides	<b>ppe</b> , proceso póstero-lateral del escamoso	<b>rve</b> , rama ventral del complejo exoccipital-opistótico
<b>mo</b> , médula oblonga	<b>ppf</b> , pilar prefrontal	<b>rvi</b> , rama ventral del lateroesfenoides
<b>mos</b> , margen orbital superior	<b>ppo</b> , proceso post-occipital	<b>rvp</b> , rama ventral del postorbital
<b>mx</b> , maxilar	<b>ppp</b> , proceso póstero-ventral del postorbital	<b>sca</b> , surco carotideo
<b>n</b> , nasal	<b>ppt</b> , proceso pterigoideo del cuadrado	<b>scu</b> , superficie de sutura para el cuadrado
<b>ne</b> , narina externa	<b>pr</b> , proótico	<b>scy</b> , superficie de sutura para el cuadrado yugal
<b>nv</b> , foramen neurovascular	<b>pra</b> , proceso retroarticular	<b>sec</b> , superficie de sutura para el ectopterigoides
<b>od</b> , osteodermo	<b>prf</b> , prefrontal	<b>sfp</b> , sutura frontal-parietal
<b>oi</b> , oído interno	<b>pro</b> , protuberancia	<b>sfpo</b> , sutura frontal-postorbital
<b>on</b> , canal orbitonasal	<b>pt</b> , pterigoides	<b>sic</b> , surco intercondilar
<b>op</b> , opistótico	<b>ptl</b> , puente lateral del lateroesfenoides	<b>sla</b> , surco para el lateroesfenoides
<b>or</b> , órbita	<b>ptr</b> , proceso triangular del cuadrado	<b>soa</b> , surco para el opérculo auricular
<b>pa</b> , parietal	<b>qop</b> , quiasma óptico	<b>so-ep</b> , complejo supraoccipital-epióticos
<b>pac</b> , proceso ántero-dorsal del cuadrado	<b>rae</b> , rama anterior del escamoso	<b>spa</b> , superficie de sutura para el parietal
<b>pal</b> , palatino	<b>ral</b> , rama anterior del lateroesfenoides	<b>spal</b> , superficie de sutura para el palatino
<b>pap</b> , proceso anterior del postorbital	<b>rap</b> , rama anterior del postorbital	<b>spf</b> , superficie de sutura para el prefrontal
<b>pay</b> , proceso ascendente del yugal	<b>rar</b> , rama articular del cuadrado	<b>spo</b> , superficie de sutura para el postorbital
<b>pbo</b> , placa basioccipital	<b>rb</b> , receso basiesfenoidal	<b>sto</b> , surco témporo-orbital
<b>pce</b> , pared craneana externa	<b>rbs</b> , rostro basiesfenoidal	<b>su</b> , surco
<b>pci</b> , pared craneana interna	<b>rc</b> , receso columelar	<b>sub</b> , foramen subcondilar
<b>pcl</b> , puente caudal del lateroesfenoides	<b>rf</b> , receso frontal	
<b>pdp</b> , proceso descendente del postorbital	<b>rfl</b> , receso flocular	
<b>pif</b> , placa interfenestral	<b>rla</b> , receso lagenar	
<b>pio</b> , placa interorbital	<b>ro</b> , receso ótico	
<b>pit</b> , pituitaria		
<b>pla</b> , palpebral anterior		
<b>plp</b> , palpebral posterior		

<b>sur</b> , surangular	<b>ves</b> , vestíbulo del oído interno	<b>VI</b> , nervio craneano abducens
<b>sut</b> , sutura	<b>Ve4</b> , cuarto ventrículo	<b>VII</b> , nervio craneano facial
<b>svc</b> , seno venoso cavernoso	<b>vo</b> , vena orbital	<b>VII<sub>hi</sub></b> , rama hiomandibular del nervio craneano facial
<b>svep</b> , seno venoso esfenoparietal	<b>vpo</b> , vena postorbital	<b>VII<sub>pa</sub></b> , rama palatina del nervio craneano facial
<b>svld</b> , seno venoso longitudinal dorsal	<b>vto</b> , vena tèmpero-orbital	<b>VIII</b> , nervio craneano estato-acústico
<b>svlv</b> , seno venoso longitudinal ventral	<b>y</b> , yugal	<b>VIII<sub>co</sub></b> , rama coclear del nervio craneano estato-acústico
<b>svo</b> , seno venoso occipital	<b>I</b> , nervio craneano olfatorio	<b>VIII<sub>ve</sub></b> , rama vestibular del nervio craneano estato-acústico
<b>sv<sub>so</sub></b> , surco para la rama supraorbitaria del NC V	<b>II</b> , tracto o “nervio” óptico	<b>IX</b> , nervio craneano glosofaríngeo
<b>svt</b> , seno venoso transverso	<b>III</b> , nervio craneano oculomotor	<b>IX<sub>ti</sub></b> , rama timpánica del nervio glosofaríngeo
<b>tab</b> , tabique	<b>IV</b> , nervio craneano troclear	<b>X</b> , nervio craneano vago
<b>tad</b> , tubérculo aductor	<b>V</b> , nervio craneano trigémimo	<b>XI</b> , nervio craneano accesorio
<b>to</b> , torus	<b>V<sub>ga</sub></b> , ganglio del nervio craneano trigémimo	<b>XII</b> , nervio craneano hipogloso
<b>tro</b> , tracto olfatorio	<b>V<sub>1</sub></b> , rama olftálmica del nervio craneano trigémimo	<b>XII<sub>1</sub></b> , rama anterior del nervio craneano hipogloso
<b>tu</b> , tuberosidad	<b>V<sub>2</sub></b> , rama maxilar del nervio craneano trigémimo	<b>XII<sub>2</sub></b> , rama posterior del nervio craneano hipogloso
<b>tub</b> , tuberosidad basal	<b>V<sub>3</sub></b> , rama mandibular del nervio craneano trigémimo	
<b>vcc</b> , vena carótida cerebral	<b>V<sub>so</sub></b> , rama supraorbitaria del nervio craneano trigémimo	
<b>vcmc</b> , vena cerebral medial caudal	<b>V<sub>ti</sub></b> , rama timpánica del nervio craneano trigémimo	
<b>vcmr</b> , vena cerebral medial rostral		
<b>ve</b> , vena estapedial		

## **Apéndice 2. Lista de abreviaturas institucionales**

- CONICET**, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas; Ciudad Autónoma de Buenos Aires (CABA), Argentina
- CPPLIP**, Centro de Pesquisas Paleontológicas “Llewellyn Ivor Price”; ciudad de Uberaba, estado de Minas Gerais, Brasil
- DGM**, Departamento Nacional da Produção Mineral; ciudad de Río de Janeiro, estado de Río de Janeiro, Brasil
- FC-DPV**, Facultad de Ciencias, Colección de Vertebrados Fósiles; ciudad de Montevideo, departamento de Montevideo, Uruguay
- FMNH**, Field Museum of Natural History; ciudad de Chicago, estado de Illinois, Estados Unidos
- MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”; CABA, Argentina
- MEF**, Museo Paleontológico “Egidio Feruglio”; ciudad de Trelew, provincia de Chubut, Argentina
- MCF**, Museo Municipal “Carmen Funes”; ciudad de Plaza Huincul, provincia del Neuquén, Argentina
- MLP**, Museo de La Plata; ciudad de La Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina
- MNK**, Museo de Historia Natural “Noel Kempf Mercado”; ciudad de Santa Cruz de la Sierra, departamento de Santa Cruz, Bolivia
- MOZ**, Museo Provincial de Ciencias Naturales “Profesor Juan Olsacher”; ciudad de Zapala, provincia del Neuquén, Argentina
- MPCA**, Museo Provincial “Carlos Ameghino”; ciudad de Cipolletti, provincia de Río Negro, Argentina
- MPCN**, Museo Patagónico de Ciencias Naturales; ciudad de Gral. Roca, provincia de Río Negro, Argentina
- MPMA**, Museu de Paleontologia de Monte Alto; ciudad de Monte Alto, estado de São Paulo, Brasil
- MUC**, Museo de la Universidad Nacional del Comahue y Centro Paleontológico “Lago Los Barreales” – Proyecto Dino; Lago Los Barreales, provincia del Neuquén, Argentina
- OUVC**, Ohio University; ciudad de Athens, estado de Ohio, Estados Unidos
- PVL**, Instituto Miguel Lillo; ciudad de San Miguel de Tucumán, provincia de Tucumán, Argentina
- STUS**, Sala de las Tortugas – Departamento de Geología, Universidad de Salamanca, España
- UA**, University of Antananarivo; ciudad de Antananarivo, Madagascar
- UCMP**, Museum of Paleontology – University of California; ciudad de Berkeley, estado de California, Estados Unidos

**UFRJ**, Museu de Paleontologia e Estratigrafia – Universidade Federal de Rio de Janeiro; ciudad de Rio de Janeiro, estado de Rio de Janeiro, Brasil

**USNM**, Smithsonian Institution – National Museum of Natural History; ciudad de Washington, Estados Unidos

**ZSM**, Zoologische Staatssammlung, ciudad de Munich, Alemania

### **Apéndice 3a. Caracteres nuevos o modificados considerado en la matriz de datos morfológicos**

Para el análisis filogenético se utilizó la matriz de datos morfológicos publicada por Pol et al. (2014), la cual incluye 109 taxones y 412 caracteres. De acuerdo a la variación observada en la descripción del neurocráneo de los Notosuchia considerados en el estudio de esta Tesis Doctoral, se re-definieron algunos caracteres de la matriz de Pol et al. (2014) y se agregaron otros caracteres nuevos. Los caracteres modificados de la lista de Pol et al. (2014) son ocho (8), mientras que los caracteres adicionados de otras publicaciones son nueve (9), y los caracteres novedosos de esta Tesis son treinta tres (33). El orden de numeración de los caracteres de la lista de Pol et al. (2014) no fue modificado, y los caracteres adicionados se continúan con dicha numeración. Para las figuras de éste Apéndice, ver Apéndice 3b (A3).

Los caracteres cuya definición fue modificada, se describen a continuación:

**Carácter 19** (modificado de Pol et al., 2014): Proceso dorsal del cuadradoyugal: estrecho, contactando solo en una pequeña parte del postorbital o no (0); o ampliamente contactando con el postorbital (1). (Fig. A3.1).

La gran mayoría de los Notosuchia (ej., *Notosuchus*, *Baurusuchus*, *Lomasuchus*) presentan un amplio contacto entre el cuadradoyugal y el postorbital. Por su parte, los Neosuchia (ej. *Crocodylia*) tienen un contacto reducido entre cuadradoyugal y postorbital (ej., *Caiman*) o carecen de dicho contacto (ej., *Crocodylus*).

**Carácter 32** (modificado de Pol et al., 2014): Parietal con participación en la tabla occipital dorsalmente, ausente (0); o presente (1). (Fig. A3.2).

Entre los Notosuchia, la participación del parietal en la tabla occipital presenta dos estados: aquellos de posición basal (como *Simosuchus*, *Pakasuchus*), afines a los “notosúquios avanzados” y *Sebecosuchia* (*Baurusuchus*, *Sebecus*) carecen de tal participación, mientras que aquellos relacionados a *Peirosauridae* presentan un parietal en el margen dorso-medial de la tabla occipital. La gran mayoría de los Neosuchia presentan este último estado de carácter.

**Carácter 38** (modificado de Pol et al., 2014): Pterigoides restringido al paladar y el suspensorio, articula con el cuadrado y se superpone al basiesfenoides (0); o pterigoides se extiende dorsalmente para contactar el lateroesfenoides y formar el margen véntro-lateral de la fosa del trigémino, fuertemente suturado al cuadrado, lateroesfenoides y basiesfenoides (1).

En *Crocodyliformes* el pterigoides se extiende dorsalmente y contacta con el basiesfenoides, lateroesfenoides y cuadrado, alcanzando el margen véntro-lateral de la fosa del trigémino.

**Carácter 46** (modificado de Pol et al., 2014): Incisura ótica del cuadrado, amplia y levemente cóncava (0); estrecha y cóncava (con borde ventral continuo hasta el contacto con el escamoso) (1); estrecha y marcadamente cóncava (con borde ventral interrumpido

por cresta dorsal que separa la incisura ótica de la incisura para el pasaje cráneo-cuadrado) (2); o relativamente estrecha y describiendo mayormente un ángulo aproximado de 90° (3). Esta última condición también fue observada y mencionada por Gasparini et al. (1991) para *Lomasuchus palpebrosus*. (Fig. A3.1).

Dentro de Notosuchia es posible reconocer dos morfología de la incisura ótica del cuadrado: una incisura estrecha y cóncava está presente en notosúquios basales (*Uruguaysuchus*, *Araripesuchus patagonicus*, *Simosuchus*, *Comahuesuchus*), “notosúquios basales”, algunos baurusúquidos (*Campinasuchus*, *Stratiosuchus*) y Sebecidae. Por su parte, una morfología de esa incisura describiendo un ángulo recto es observable en todos los Peirosauridae, *Baurusuchus*, *Araripesuchus buitreaensis*, *A. wegeneri* y *Anatosuchus*.

**Carácter 147** (modificado de Pol et al., 2014): Basiesfenoides sin exposición lateral (0); con estrecha exposición lateral (acuñada entre complejo exoccipital-opistótico y cuadrado) (1); o con amplia exposición en la pared látero-ventral del basicráneo (2). (Fig. A3.3).

Los notosúquios basales (ej., *Simosuchus*, *Comahuesuchus*) así como también los “notosúquios avanzados” (*Notosuchus* y relativos como *Yacararani*), algunas especies de *Araripesuchus* y Baurusuchidae carecen de una exposición lateral del basiesfenoides en el basicráneo. Los peirosáuridos presentan un basiesfenoides acuñado entre el complejo exoccipital-opistótico y el cuadrado en el piso del basicráneo. Por el contrario, en los Crocodylia el basiesfenoides tiene una amplia exposición en la pared látero-ventral del basicráneo. En *A. patagonicus* la superficie ventral del basiesfenoides es amplia látero-medialmente, y presenta una exposición lateral y una porción acuñada en el basicráneo; *A. buitreaensis* probablemente presenta la misma característica.

**Carácter 209** (modificado de Pol et al., 2014): Crestas pares en la superficie ventral del basiesfenoides ausentes (0); presentes y mediales (1); presente mediales y marginales (2); o presente y laterales (3). (Fig. A3.3).

Algunos notosúquios como *Simosuchus*, *Yacararani* (y al igual que algunos protosúquios como *Hemiprotosuchus*), carecen de crestas en la superficie ventral del basiesfenoides. Otros notosúquios como *Araripesuchus*, *Notosuchus* y baurusúquidos presentan un par de crestas mediales que delimitan un surco superficial; adicionalmente *A. patagonicus* tiene unas crestas marginales. Solo un par de crestas marginales en esta superficie del basiesfenoides están presentes en Peirosauridae.

**Carácter 217** (modificado de Pol et al., 2014): Cresta longitudinal sobre el proceso póstero-lateral del escamoso ausente (0); solo una presente (1); dos o más presente (2). (Fig. A3.2).

En *Notosuchus* y *Yacararani* es característico la presencia de una cresta longitudinal lateral sobre el proceso póstero-lateral del escamoso; los demás integrantes de Notosuchia y al igual que la gran mayoría de los Mesoeucrocodylia, carecen de dicha cresta.

**Carácter 359** (modificado de Pol et al., 2014): Foramen carotideo posterior en la tabla occipital ubicado cerca del extremo ventral del complejo exoccipital-opistótico y ventralmente separado del foramen metótico (IX – XI) (0); localizado dorsalmente a dicho extremo, cerca del foramen metótico y dentro de una misma depresión superficial (1); localizado dorsalmente y profundo dentro de una fosa junto con el foramen metótico (2). (Figs. A3.2 y A3.10).

En la gran mayoría de los Mesoeucrocodylia, el foramen metótico y el foramen carotideo posterior están separados en la tabla occipital, el primero cerca del extremo ventral del complejo exoccipital-opistótico (ej., *Simosuchus*, *Sebecus*, Neosuchia). Estos forámenes están muy próximos entre sí, en posición dorsal con respecto al extremo del complejo exoccipital-opistótico y dentro de una depresión superficial, en *Comahuesuchus*, *Mahajangasuchus*, *Stolokrosuchus*, Peirosauridae, Uruguaysuchidae (excepto *A. gomesii*), algunos Baurusuchidae (ej., *Stratiosuchus*), algunos Sebecidae (ej., *Ayllusuchus*). Mientras que en *Notosuchus*, *Mariliasuchus*, *Yacarerani* y algunos Baurusuchidae (ej., *Campinasuchus*, *Baurusuchus pachecoi*), ambos forámenes están muy próximos entre si y contenidos profundamente dentro de una fosa de posición dorsal con respecto al extremo del complejo exoccipital-opistótico.

Por su parte, los caracteres de otras publicaciones agregados a la matriz de Pol et al. (2014), son los siguientes:

**Carácter 416** (modificado de Montelfeltro et al. 2011: carácter 49): Fenestra post-temporal relativamente abierta y dentro de un receso (0); o muy estrecha dorso-ventralmente a obliterada (1). (Fig. A3.2).

Los Notosuchia se caracterizan por una fenestra post-temporal muy estrecha dorso-ventralmente a obliterada (ej., *Simosuchus*, *Notosuchus*, *Comahuesuchus*, *Yacarerani*, Baurusuchidae, Uruguaysuchidae, *Ayllusuchus*, Peirosauridae; excepto *Mahajangasuchus*), contrario a los observado en Neosuchia (ej., Crocodylia).

**Carácter 424** (modificado de Salas et al. 2015: carácter 191): Morfología de la fenestra supratemporal externa oval y elongada (más larga que ancha; con ancho interfenestral parietal menor o igual al 50% del ancho de la fenestra) (0); oval o subcircular (largo y ancho subiguales en el último caso; con ancho interfenestral igual o mayor al 50 % del ancho de la fenestra) (1); subcuadrangular o subrectangular (en el último caso más ancha que larga; ancho interfenestral igual o menor al 50 % del ancho de la fenestra) (2). (Fig. A3.4).

La morfología de la fenestra supratemporal externa es muy variable dentro de Crocodyliformes y no es posible determinar un patrón entre los diferentes clados. En Notosuchia, una morfología oval y elongada está presente en *Simosuchus*, *Notosuchus*, *Pakasuchus*, *Caipirasuchus*, Baurusuchidae, *A. buitreaensis*, *Lomasuchus*, *Hamadasuchus*, *Mahajangasuchus*, *Kaprosuchus*, *Rukwasuchus* y MPCA-PV-240. Por su parte, una morfología oval y subcircular de esa fenestra está presente en notosúquios basales como *Candidodon*, *Malawisuchus* y *Comahuesuchus*, la mayoría de los uruguaysúquidos (ej., *A. patagonicus*, *A. gomesii*, *A. tsangatsangana*, *Anatosuchus*),

*Lorosuchus*, y peirosáuridos como *Montealtosuchus*, *Gasparinisuchus*, MPCA-PV-241, MCF-PVPH-160 y MCF-PVPH-413.

**Carácter 425** (modificado de Brochu, 1997: carácter 151): Complejo exoccipital-opistótico termina dorsal a la tuberosidad basal (0); o envía un robusto proceso ventralmente y participa de la tuberosidad basal, con gran desarrollo de la misma lateralmente (1); o envía un delgado proceso ventralmente a la tuberosidad basal (2). (Fig. A3.2 y A3.3).

Un robusto proceso ventral del complejo exoccipital-opistótico participando de la tuberosidad basal está presente en *Simosuchus*, Peirosauridae y Sebecidae, otros notosúquios como *Notosuchus*, *Yacarerani* y *A. patagonicus* presentan un delgado proceso participando de la tuberosidad lateralmente. Por otro lado, *Comahuesuchus*, Baurusuchidae, algunos uruguaysúquidos (ej., *A. tsangatsangana*, *Anatosuchus*), y la mayoría de los “notosúquios avanzados” tienen un proceso del complejo exoccipital-opistótico que termina dorsal a la tuberosidad basal.

**Carácter 427** (modificado de Sertich y O'Connor, 2014: carácter 302): Puente lateral del lateroesfenoides ausente (0); presente y contactando ampliamente con el pterigoides, cuadrado y basiesfenoides ventralmente (1); presente y ampliamente contactando el pterigoides y cuadrado ventralmente pero separado del basiesfenoides por el lateroesfenoides (2); presente y ampliamente contactando el pterigoides pero no con el cuadrado, y con contacto reducido o ausente con el basiesfenoides medialmente (3); presente y con contacto reducido o ausente con el pterigoides (4). (Fig. A3.5).

Dentro de Notosuchia la presencia y desarrollo del puente lateral del lateroesfenoides es variable. El notosúquio basal *Simosuchus* y *Araripesuchus* carecen de dicho puente (Holliday y Witmer, 2009; Kley et al., 2010), los peirosáuridos *Montealtosuchus*, *Hamadasuchus*, *Rukwasuchus* y *Stolokrosuchus* presentan un puente contactando ampliamente con el pterigoides, cuadrado y basiesfenoides (Sertich y O'Connor, 2014). El notosúquio avanzado *Marialiasuchus* tiene un en contacto amplio con al pterigoides y el cuadrado y separado del basiesfenoides por el lateroesfenoides. Por su parte, los peirosáuridos argentinos *Lomasuchus*, *Gasparinisuchus*, MPCA-PV-241 y MPCA-PV-240 como así también *Notosuchus* presentan un puente en amplio contacto con el pterigoides pero no con el cuadrado y con contacto reducido o ausente con el basiesfenoides. El uruguaysúquido *A. patagonicus* aparentemente tiene un amplio puente lateral en contacto al menos con el pterigoides. En Neosuchia es igualmente variable dicho carácter (puente ausente en *Pelagosaurus*, puente contactando el pterigoides y cuadrado pero no con el basiesfenoides en *Crocodylus*, puente en contacto reducido con el pterigoides en *Gavialis*). No obstante, es necesario una revisión más exhaustiva de este carácter en los diferentes taxones debido a la escasa o nula exploración de esa región del neurocráneo.

**Carácter 433** (modificado de Sertich y O'Connor, 2014: carácter 306): Margen posterior del parietal en vista posterior, dorsalmente convexo (levemente) o plano (0); o deprimido (con una leve a marcada concavidad) (1). (Fig. A3.2).

En vista posterior, el margen dorsal del parietal presenta una concavidad en Peirosauridae (excepto *Gasparinisuchus*), Mahajangasuchidae, algunos Baurusuchidae (ej., *Campinasuchus*, *Pissarrachamps*, *Stratiotosuchus*), y *Ayllusuchus*. En los demás notosúquios dicho margen es levemente convexo a plano.

**Carácter 434** (tomado de Sertich y O'Connor, 2014: carácter 307): Región posterior del receso ótico, abierto posteriormente (0); o cerrado por lámina del proceso póstero-lateral del escamoso (1). (Fig. A3.1).

La gran mayoría de los notosúquios presentan un lámina del proceso póstero-lateral del escamoso cerrando el receso ótico posteriormente; lo mismo ocurre entre los neosúquios. La excepción se presenta en *Libycosuchus*, *A. wegneri*, *Hamadasuchus*, Mahajangasuchidae, *Sebecus icaeorhinus*, *Stolokrosuchus*, *Rukwasuchus*, y MPCA-PV-240; entre los neosúquios en Metriorhynchidae.

**Carácter 440** (modificado de Sertich y O'Connor, 2014: carácter 304): Proceso anterior del postorbital para el palpebral posterior, ausente (0); presente (1). (Fig. A3.4).

Todos los Notosuchia se caracterizan por presentar un proceso anterior del postorbital para un palpebral posterior, independientemente si se ha preservado dicha osificación. En Neosuchia carecen de dicho proceso, la excepción la presentaría *Shamosuchus*. La presencia de un palpebral posterior no es indicativo de la presencia de un proceso anterior del postorbital, como ocurre en el crocodiliano *Paleosuchus*.

**Carácter 444** (modificado de Godoy et al. 2014: carácter 67): Superficie dorsal del frontal con respecto la superficie dorsal del hocico en estadio adulto, continua (0); o de marcada posición dorsal (1). (Fig. A3.6).

En Notosuchia la superficie dorsal del frontal es continua con el nivel de esa misma superficie del hocico (ej., notosúquios basales, *Notosuchus*, *Comahuesuchus*, Sphagesauridae, Peirosauridae, Baurusuchidae, Sebecidae); como en Crocodyliformes basales (excepto algunos protosúquios como *Hemiprotosuchus*). La excepción la constituyen integrantes de Uruguaysuchidae y Mahajangasuchidae; como en Neosuchia (ej., Crocodylia).

**Carácter 448** (modificado de Sertich y O'Connor, 2014: carácter 308): Cresta B (Iordansky, 1964) en la superficie ventral del cuadrado en adultos, robusta o ausente (0); afilada y continua con el margen libre posterior del pterigoides (1); afilada y surgiendo de la superficie lateral del pterigoides (2). (Fig. A3.5).

Al igual que cocodriliformes basales y neosúquios talatosúquios, los notosúquios basales (ej., *Simosuchus*), *Notosuchus*, *Comahuesuchus*, notosúquios avanzados (ej., Sphagesauridae) y Baurusuchidae tienen una cresta B del cuadrado robusta. Los peirosáuridos como *Lomasuchus*, al igual que *A. patagonicus*, tienen una cresta B afilada

y continua con el margen posterior libre del pterigoides. Mientras que los notosúquios *Libycosuchus* y *A. wegeneri* tienen una cresta B afilada que se origina en la superficie lateral del pterigoides como en *Eusuchia* (ej., *Crocodylia*).

Mientras que los caracteres novedosos, producto del análisis de esta Tesis Doctoral, se listan y se definen a continuación:

**Carácter 413 (nuevo):** Ancho de tabla craneana (a nivel del contacto sutural postorbital-escamoso) menor (0); o mayor (1) al ancho de la base del hocico (a nivel del margen anterior de la órbita). (Fig. A3.7).

Un ancho de la tabla craneana marcadamente menor al ancho de la base del hocico está presente en notosúquios basales (ej., *Simosuchus*), algunos uruguayosúquidos (ej., *Uruguaysuchus*, *Araripesuchus gomesii*, *Anatosuchus*), *Baurusuchidae*, *Mahajangasuchidae*, y algunos peirosáuridos (ej., *Lomasuchus*, MPCA-PV-240), como también en la mayoría de los *Neosuchia* (ej., *Crocodylia*). Por su parte, en *Notosuchus*, *Comahuesuchus*, la mayoría de los notosúquios avanzados (ej., *Mariliasuchus*, *Yacararani*, *Caipirasuchus*), *Araripesuchus*, y algunos peirosáuridos (ej., *Hamadasuchus*, *Uberabasuchus*), como también en protosúquios (ej., *Hemiprotosuchus*), el ancho de la tabla craneana es mayor al ancho de la base del hocico.

**Carácter 414 (nuevo):** *Crista cranii frontalis* muy desarrollada (con canal olfatorio cóncavo en toda su longitud) (0); o pobremente desarrollada dorso-ventralmente (con canal olfatorio relativamente convexo en mitad posterior) (1). (Fig. A3.8).

Una *crista cranii frontalis* bien desarrollada está presente en el notosúquio basal *Simosuchus*, los uruguayosúquidos *A. wegeneri* y *A. tsangatsangana*, en *Peirosauridae* (ej., *Lomasuchus*, *Gasparinisuchus*, *Montealtosuchus*, MPCA-PV-240), *Sebecus*, y en *Neosuchia* (ej., *Crocodylia*). Por otro lado, en *Notosuchus*, *Comahuesuchus*, y algunos notosúquios avanzados (como *Caipirasuchus*, *Yacararani*), y en los uruguayosúquidos *A. patagonicus* y *A. buitreaensis* la esta *crista cranii* está poco desarrollada, con un canal olfatorio superficial y no es cóncavo en toda longitud.

**Carácter 415 (nuevo):** Tamaño de la fosa del trigémino igual o mayor al 50% de la amplitud de la fosa temporal (0); menor al 50% (1). (Fig. A3.5).

En la gran mayoría de los *Mesoeucrocodylia*, el tamaño relativo de la fosa del ganglio trigémino es menor, la excepción la constituye algunos cocodrilianos (ej., *Alligator*). Particularmente, en notosúquios como *Simosuchus*, *Notosuchus*, *Comahuesuchus*, *Lomasuchus*, esta fosa es relativamente más pequeña. Sin embargo, este carácter requiere un muestreo más exhaustivo.

**Carácter 417 (nuevo):** Lámina del complejo exoccipital-opistótico por debajo del foramen cráneo-cuadrado es dorso-ventralmente alta (0); o baja (1). (Fig. A3.2).

La lámina del complejo exoccipital-opistótico por debajo del foramen cráneo-cuadrado es dorso-ventralmente alta en varios notosúquios como *Simosuchus*, *Notosuchus*, *Comahuesuchus*, notosúquios avanzados (ej., *Yacararani*, *Mariliasuchus*,

*Caipirasuchus*), algunos Baurusuchidae (ej., *Campinasuchus*, *Baurusuchus*), el peirosáurido *Montealtosuchus*, *Stolokrosuchus*, y neosúquios metriorínquidos. Diferente es la condición de una lámina baja dorso-ventralmente observada en algunos baurusúquidos (ej., *Stratiotosuchus*), Sebecidae, Uruguaysuchidae, *Mahajangasuchus*, la mayoría de los Peirosauridae (ej., *Lomasuchus*, *Gasparinisuchus*), y Eusuchia.

**Carácter 418 (nuevo):** *Crista tuberalis* (borde véntro-lateral de la tabla occipital formado por el complejo exoccipital-opistótico; *sensu* Bona y Paulina Carabajal, 2013), y *crista pseudotuberalis* (borde véntro-lateral de la tabla occipital formado por el cuadrado), ambas igualmente desarrolladas y coincidiendo en toda la longitud del margen véntro-lateral de la tabla occipital (0); ambas presentes y coincidiendo en un sector de ese margen (medialmente) (1); *crista tuberalis* ausente (margen véntro-lateral formada por la *crista pseudotuberalis*) (2); *crista pseudotuberalis* ausente (margen véntro-lateral formado por la *crista tuberalis*) (3). (Fig. A3.2).

Entre los taxones observados, este carácter es muy variable. Ambas cristas presente y coincidiendo en todo el margen véntro-lateral de la tabla occipital se observa en el notosúquio avanzado *Yacarerani*, Peirosauridae (ej., *Montealtosuchus*, *Lomasuchus*, *Hamadasuchus*), *Stolokrosuchus*, y algunos Neosuchia (ej., el metriorínquido *Cricosaurus*, *Crocodylia*). Las mismas cristas desarrolladas y coincidiendo más medialmente a ese margen está presente en *Simosuchus*, *Notosuchus*, los notosúquios avanzados *Mariliasuchus* y *Caipirasuchus stenognathus*, el uruguaysúquido *A. tsangatsangana* y el baurusúquido *Campinasuchus*. Por su parte, en *Comahuesuchus*, algunos notosúquios avanzados (ej., *Sphagesaurus huenei*, *Caipirasuchus montealtensis*), *Baurusuchus*, *Mahajangasuchus*, y el talatosúquio *Pelagosaurus*, la *crista pseudotuberalis* desarrollada y formando solamente el margen véntro-lateral de la tabla occipital. Mientras que en el peirosáurido MPCA-PV-241 la *crista tuberalis* está relativamente desarrollada y forma todo ese margen (como en algunos protosúquios como *Hemiprotosuchus*). Sin embargo, este carácter también requiere un muestreo más exhaustivo.

**Carácter 419 (nuevo):** Participación del basioccipital en el cóndilo occipital, 50% o menos (0); más del 50% (1). (Fig. A3.9).

Los Crocodyliformes presentan un basioccipital formando gran parte del cóndilo occipital (ventralmente) (ej., *Hemiprotosuchus*, *Notosuchus*, *Araripesuchus*, *Lomasuchus*, *Sebecus*, *Dakosaurus*, *Crocodylus*, etc.). La excepción la presenta el notosúquio basal *Comahuesuchus*, donde el complejo exoccipital-opistótico forma gran parte del cóndilo, látero-dorsalmente.

**Carácter 420 (nuevo):** Cresta sagital en la superficie posterior del complejo supraoccipital-epióticos ausente o levemente marcada (0); marcada en la mitad dorsal (1); marcada en la mitad ventral (2). (Fig. A3.2).

Esta cresta en el complejo supraoccipital-epióticos está pobremente desarrollada en *A. patagonicus*, el baurusúquido *Campinasuchus*, y en los neosúquios *Rhabdognathus* y *Gavialis*. La cresta está más desarrollada en la mitad dorsal de esa superficie en los

notosúquios basales *Simosuchus* y *Libycosuchus*, en algunos notosúquios avanzados (ej., *Mariliasuchus*, *Armadillosuchus*, *Yacararani*), *A. tsangatsangana*, *Mahajangasuchus*, Peirosauridae, la mayoría de los Baurusuchidae, Sebecidae, y en gran parte de los Neosuchia (excepto los mencionados anteriormente). Esta cresta es más desarrollada en la mitad ventral de esa superficie en *Notosuchus* y *Comahuesuchus*.

**Carácter 421 (nuevo):** Forámenes para el paso de las ramas del nervio craneano hipogloso XII<sub>1</sub> y XII<sub>2</sub>, alineados ántero-posteriormente (0); dispuestos dorso-ventralmente (XII<sub>2</sub> dorsal a XII<sub>1</sub>) (1). (Fig. A3.10).

La gran mayoría de los Neosuchia presentan unos forámenes para las ramas del nervio hipogloso alineados ántero-posteriormente, mientras que en Notosuchia, algunos protosúquios (ej., *Protosuchus*), neosúquios basales (ej., *Shamosuchus*, *Metriorrhynchus superciliosus*), estos forámenes están dispuesto dorso-ventralmente.

**Carácter 422 (nuevo):** Canal para el paso de la rama supraorbitaria del nervio trigémino (V<sub>so</sub>) en la pared lateral de la caja craneana, abierto lateralmente (la rama pasa a través de un surco) (0); cubierto lateralmente por el lateroesfenoides (foramen supraorbitario en el lateroesfenoides, puente caudal formado solamente por el lateroesfenoides) (1); cubierto lateralmente por el cuadrado y lateroesfenoides (puente caudal formado por cuadrado y lateroesfenoides) (2). (Fig. A3.5).

En pocos taxones fue posible chequear este carácter. En los notosúquios *Simosuchus*, *Notosuchus*, *Comahuesuchus*, *Mariliasuchus*, el canal para la rama supraorbitaria del nervio trigémino está abierto lateralmente (carecen de un puente caudal); lo mismo ocurren en algunos neosúquios como *Pelagosaurus*, *Sarcosuchus*, *Rhabdognathus*, y *Gavialis*. Por su parte, los Peirosauridae (ej., *Hamadasuchus*, *Lomasuchus*, *Montealtosuchus*, *Gasparinisuchus*), *A. wegneri*, *Stolokrosuchus*, y el neosúquio crocodiliano *Crocodylus*, presentan un puente caudal formado solamente por el lateroesfenoides. Un puente caudal formado por el cuadrado y el lateroesfenoides se observa en los cocodriliano viviente *Alligator* y *Caiman*. Este carácter requiere un muestreo más exhaustivo.

**Carácter 423 (nuevo):** Cóndilo occipital en su mitad dorsal con leve surco dorso-ventral (0); o con leve depresión circular (1). (Fig. A3.9).

El cóndilo occipital presenta en su superficie posterior un leve surco en la mayoría de los Crocodyliformes, excepto en los notosúquios *Notosuchus*, *Comahuesuchus*, *Mariliasuchus*, *Yacararani*, *Anatosuchus*, algunos peirosáuridos como *Montealtosuchus* y *Hamadasuchus*, y el neosúquio *Steneosaurus bollensis*, que presentan un depresión circular superficial.

**Carácter 426 (nuevo):** Pequeño abultamiento en el contacto en la línea media de ambos exoccipitales dorsal al foramen magnum, para la articulación del proatlas, ausente (0); presente (1). (Figs. A3.2 y A3.3).

Un pequeño proceso por encima del foramen magnum y para articulación del proatlas se observa en los notosúquios *Simosuchus*, *Yacararani*, *Baurusuchus salgadoensis*,

*Mahajangasuchus*, Peirosauridae (excepto *Montealtosuchus* y *Rukwasuchus*), y el neosúquio *Goniopholis simus*.

**Carácter 428 (nuevo):** Ancho del puente lateral del lateroesfenoides látero-medialmente amplio (igual o más ancho que la fosa del trigémino) (0); o estrecho (menor al ancho de la fosa) (1). (Fig. A3.5).

Cuando está presente, el puente lateral del lateroesfenoides es relativamente ancho en el protosúquio *Shantungosuchus*, y los notosúquios *Notosuchus*, *Mariliasuchus*, *Yacararani*, muy probablemente en el uruguayosúquido *A. patagonicus*, y Peirosauridae (excepto *Montealtosuchus*, MPCA-PV-240, MPCA-PV-241). En los otros taxones (ej., Crocodylia) donde se pudo chequear dicho este carácter, y las excepciones mencionadas, el puente lateral es relativamente estrecho.

**Carácter 429 (nuevo):** En vista posterior y por debajo de la tabla occipital, receso elongado a modo de canal entre basiesfenoides y pterigoides, presente (0); o ausente (1). (Fig. A3.3).

Una depresión a modo de canal entre el basiesfenoides y el pterigoides está presente en algunos protosúquios (ej., *Orthosuchus*, *Zosuchus*), algunos notosúquios avanzados (ej., *Mariliasuchus*, *Sphagesaurus*, *Caipirasuchus stenognathus*), el uruguayosúquido *A. patagonicus*, el sebécido *Ayllusuchus*, Peirosauridae, *Stolokrosuchus*, y algunos neosúquios (ej., *Shamosuchus*, *Borealosuchus*, *Alligator*).

**Carácter 430 (nuevo):** Abertura anterior del pasaje cráneo-cuadrado dentro del receso ótico abriendo en una amplia lámina del cuadrado dorsal a la abertura ótica (0); o en la esquina póstero-ventral de la abertura ótica (1). (Fig. A3.1).

Dentro del receso ótico, en los peirosáuridos *Lomasuchus*, *Montealtosuchus*, MPCA-PV-240, MPCA-PV-241, y en el baurusúquido *Baurusuchus albertoi*, el pasaje cráneo-cuadrado abre anteriormente en una lámina que se curva dentro de la abertura ótica. Mientras que en otros crocodiliformes abre en la esquina póstero-ventral de la esa abertura.

**Carácter 431 (nuevo):** Prefrontales formando parte del canal olfatorio ántero-lateralmente (0); o no formando parte de dicho canal (1). (Fig. A3.8).

En los Peirosauridae *Lomasuchus*, *Gasparinisuchus*, *Uberabasuchus*, MPCA-PV-240 y MPCA-PV-241, el sebécido *Sebecus icaeorhinus* y probablemente el neosúquio marino *Metriorhynchus superciliosus*, los prefrontales delimitan el canal olfatorio ántero-lateralmente; contrario a lo que ocurre en otros mesoeucodrilianos.

**Carácter 432 (nuevo):** Pared posterior de la fosa supratemporal orientada dorsalmente mayormente (0); o inclinada y orientada ántero-dorsalmente (1). (Fig. A3.4).

Entre los notosúquios y como en varios protosúquios (ej., *Hemiprotosuchus*), la pared posterior de la fosa supratemporal está orientada dorsalmente en *Notosuchus*, *Comahuesuchus*, *Caipirasuchus stenognathus*, *Yacararani*, y *A. patagonicus*. En otros

cocodriliformes esta pared tienen orientación ántero-dorsal (ej., *Simosuchus*, *Baurusuchus*, *Lomasuchus*, *Crocodylia*).

**Carácter 435 (nuevo):** Cresta horizontal que se extiende látero-medialmente en la tabla occipital y la divide en dos superficies (dorsal y ventral): presente (0); o ausente (1). (Fig. A3.2).

Todos los Notosuchia se caracterizan por presentar una cresta horizontal en la tabla occipital, la cual también está presente en algunos protosúquios (ej., *Zosuchus*), *Mahajangasuchus*, *Stolokrosuchus*, algunos neosúquios basales (ej., *Theriosuchus*, *Thalattosuchia*); en el caso de los cocodriliformes marinos los planos que separa esa cresta tienen una orientación diferente a la vista en notosúquios.

**Carácter 436 (nuevo):** Protuberancia sobre la superficie posterior del proceso paraoccipital ausente (0); o presente (1). (Fig. A3.2).

Una protuberancia en la superficie posterior del proceso paraoccipital se observa en Baurusuchidae (ej., *Baurusuchus*, *Stratiotosuchus*) y Peirosauridae (ej., *Lomasuchus*, *Montealtosuchus*, *Hamadasuchus*). En los otros Cocodriliformes analizados no se observa dicha estructura.

**Carácter 437 (nuevo):** Proceso paraoccipital corto látero-medialmente (alto dorso-ventralmente) con su extremo lateral dispuesto verticalmente o con leve curvatura ventral (0); corto látero-medialmente (alto dorso-ventralmente), con su extremo lateral con marcada curvatura ventral (1); elongado látero-medialmente (bajo dorso-ventralmente), con su extremo lateral dispuesto verticalmente o con leve curvatura ventral (2); elongado látero-medialmente (bajo dorso-ventralmente), con su extremo lateral con marcada curvatura ventral (3).

Entre los Notosuchia, se reconocen tres de los estados mencionados. Un proceso paraoccipital corto, alto y vertical se observa en *Notosuchus*, *Comahuesuchus*, *Anatosuchus*, notosúquios avanzados (ej., *Yacararani*, *Mariliasuchus*, *Caipirasuchus*), Baurusuchidae, y *Mahajangasuchus*; en otros cocodriliformes como *Protosuchus*, *Metriorhynchidae* (ej., *C. araucanensis*). Un proceso paraoccipital corto, alto y curvado en notosúquios basales (ej., *Simosuchus*, *Libycosuchus*), Peirosauridae, Sebecidae (ej., *Sahitisuchus*, *Sebecus?*), y *Stolokrosuchus*; como también en neosúquios basales (ej., *Shamosuchus*, *Hylaeochampsia*). Un proceso paraoccipital elongado, bajo y vertical en *A. patagonicus* y *A. tsangatsangana*; también presente en Neosuchia (ej., *Pelagosaurus*, *Pholidosaurus*, *Gavialis*, *Crocodylus*). Mientras que un proceso elongado, bajo y curvado solo se reconoce en cocodrilianos como *Diplocynodon*, *Leidyosuchus*, *Caiman*.

**Carácter 438 (nuevo):** Epipterigoides osificado, ausente (0); o presente (1). (Fig. A3.4).

Entre los Cocodriliformes, un epipterigoides osificado puede ser reconocido en el Notosuchia basal *Simosuchus* y en los Neosuchia *Pelagosaurus* y *Sarcosuchus* (ej., Holliday y Witmer, 2009). En los peirosáuridos *Rukwasuchus* y MPCA-PV-240, como en el neosúquio *Rhabdognathus*, hay evidencia ósea para un epipterigoides al menos cartilaginoso.

**Carácter 439 (nuevo):** Foramen de Eustaquio lateral visible lateralmente, ausente (0); o presente (1). (Fig. A3.10).

El foramen de Eustaquio lateral es visible lateralmente en *Notosuchus* y en Peirosauridae. En otros cocodriliformes este foramen es ocultado por el cuadrado en vista lateral.

**Carácter 441 (nuevo):** Superficie dorsal del proceso anterior del postorbital, lisa (0); u ornamentada (1). (Figs. A3.1 y A3.4).

Todos los *Notosuchia* analizados presentan un proceso anterior en el postorbital para un hueso palpebral. Sin embargo, la gran mayoría de los taxones tienen en ese proceso una superficie dorsal lisa (ej., *Notosuchus*, *Simosuchus*, *Yacarerani*, *A. patagonicus*), mientras que en *A. tsangatsangana*, Baurusuchidae (ej., *Pissarrachampsa*, *Baurusuchus*) y Peirosauridae (excepto *Gasparinisuchus*) esa superficie está ornamentada.

**Carácter 442 (nuevo):** Abultamiento dorsal sobre el extremo anterior del frontal, entre prefrontales, ausente (0); o presente (1). (Fig. A3.6).

Un pequeño abultamiento dorsal a la manera de un domo, sobre el extremo anterior del frontal y entre los prefrontales, es reconocido hasta el momento solamente en el peirosáurido MPCA-PV-240.

**Carácter 443 (nuevo):** Huesos etmoidales osificados ausentes (0); o presentes (1). (Fig. A3.11).

Los Crocodyliformes están caracterizados por elementos etmoidales no osificados (ej., Ali et al., 2008). No obstante, en los peirosáuridos *Lomasuchus* y *Gasparinisuchus* se reconocen etmoidales osificados.

**Carácter 445 (nuevo):** Foramen del basiesfenoides para la arteria orbital visible ántero-lateralmente, ausente (0); o presente (1). (Fig. A3.5).

Un par de forámenes en el basiesfenoides, anterior a la fosa pituitaria, y para la arteria orbital son reconocidos en los Peirosauridae y en algunos neosúquios marinos (ej., *Pelagosaurus* y *Cricosaurus*). En los otros cocodriliformes observados extintos y vivientes no se reconocen dichos forámenes.

**Carácter 446 (nuevo):** Foramen para el nervio craneano troclear (IV) en el lateroesfenoides relativamente grande (0); o diminuto (1). (Fig. A3.5).

La gran mayoría de los Crocodyliformes presentan en el lateroesfenoides un diminuto foramen para el nervio craneano troclear, excepto los peirosáuridos *Lomasuchus*, *Montealtosuchus* y *Hamadasuchus*.

**Carácter 447 (nuevo):** Depresión para los bulbos olfatorios, reducida y superficial (0); o marcadamente amplia, cóncava y con cresta sagital (1). (Fig. A3.8).

En su mayoría, los *Notosuchia* tienen en la superficie ántero-ventral del frontal una depresión bien marcada con cresta sagital para los bulbos olfatorios; la excepción la

constituye *Mahajangasuchus*. En Neosuchia (ej., *Crocodylia*), esta depresión es poco diferenciada o ausente (excepto *Theriosuchus*, *Eutretraurosuchus*, *Calsoyasuchus*).

**Carácter 449 (nuevo):** Escamoso se extiende en el proceso anterior del postorbital lateralmente, ausente (0); presente (1). (Fig. A3.1).

En algunos Notosuchia, los cuales presentan un proceso anterior del postorbital para un hueso palpebral, el escamoso se extiende hasta el extremo de dicho proceso lateralmente (ej., *A. patagonicus*, *Anatosuchus*, *Gasparinisuchus*).

**Carácter 450 (nuevo):** Contacto en la línea media de lateroesfenoides, entre el foramen para el tracto olfatorio y el tracto óptico (II), ausente o muy reducido (0); o presente y dorso-ventralmente amplio (1). (Fig. A3.5).

En los Notosuchia, los lateroesfenoides presentan un amplio contacto sutural dorso-ventral en la línea media entre el canal olfatorio y el foramen para el nervio craneano óptico (ej., *Simosuchus*, *Notosuchus*, *Mariliasuchus*, *Yacarerani*, Peirosauridae). En otros mesoeucodrilianos este contacto reducido o ausente (ej., *Crocodylia*).

**Carácter 451 (nuevo):** Molde endocraneano con flóculo del cerebelo ausente (0); reducido (1); o marcado pero poco desarrollado (2). (Fig. A3.12).

A partir de la comparación de los moldes endocraneanos de los cocodriliformes estudiados, y donde se pudo chequear este carácter, se determinó tres morfologías relacionadas al desarrollo relativo del flóculo. Dentro de Notosuchia, en los uruguayos *A. patagonicus*, *A. buitreraensis* y el peirosáurido *Lomasuchus* el desarrollo del flóculo es mayor al observado en los notosúquios basales *Simosuchus*, *Notosuchus*, probablemente *Yacarerani*, *Sebecus*, MPCA-PV-241; en MPCA-PV-240 está ausente. En los Neosuchia, el flóculo es reducido (ej., *Pelagosaurus*) o ausente (ej., *Gavialis*, *Alligator*, *Caiman*).

**Carácter 452 (nuevo):** Molde endocraneano con pituitaria pequeña (menor a la longitud de los hemisferios cerebrales) (0); o relativamente grande (igual a la longitud de los hemisferios cerebrales) (1). (Fig. A3.13).

Se considera que el tamaño de la fosa refleja el tamaño máximo de la glándula (ej., Hopson, 1979; Franzosa, 2004; Witmer et al., 2008). Entre los notosúquios analizados, una pituitaria de tamaño relativo pequeño se observa en *Simosuchus*, *A. patagonicus*, *A. wegeneri*, *Sebecus*, y Peirosauridae (ej., *Lomasuchus*, *Rukwasuchus*, MPCA-PV-240; también en algunos neosúquios (ej., *Gavialis*). Una pituitaria de tamaño relativo grande se observa en *Notosuchus*; y en algunos Neosuchia (ej., *Crocodylus*, *Pelagosaurus*).

**Carácter 453 (nuevo):** Molde endocraneano con seno venoso longitudinal dorsal muy desarrollado marcando un abultamiento en la región del encéfalo posterior, ausente (0); o presente (1). (Fig. A3.13).

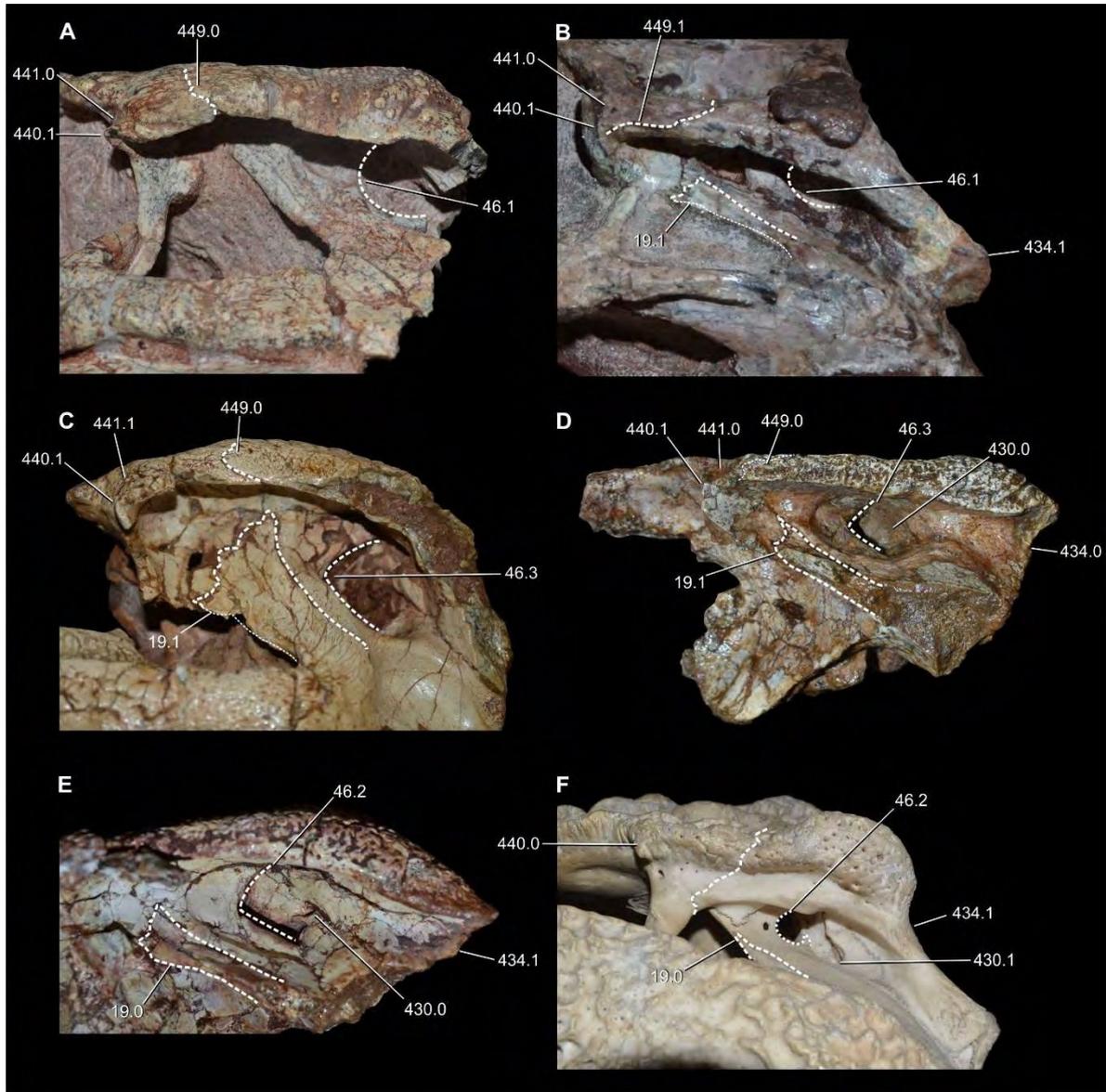
Entre los Crocodyliformes analizados, un seno venoso longitudinal dorsal con marcado desarrollo dorsal se observa en varios notosúquios, principalmente Peirosauridae (ej., *A.*

*patagonicus*, *A. buitreaensis*, *Yacarerani*, *Sebecus*, *Lomasuchus*, *Gasparinisuchus*, *Rukwasuchus*, MPCA-PV-241, y MCF-PVPH-160); en *Caiman* entre los neosúquios.

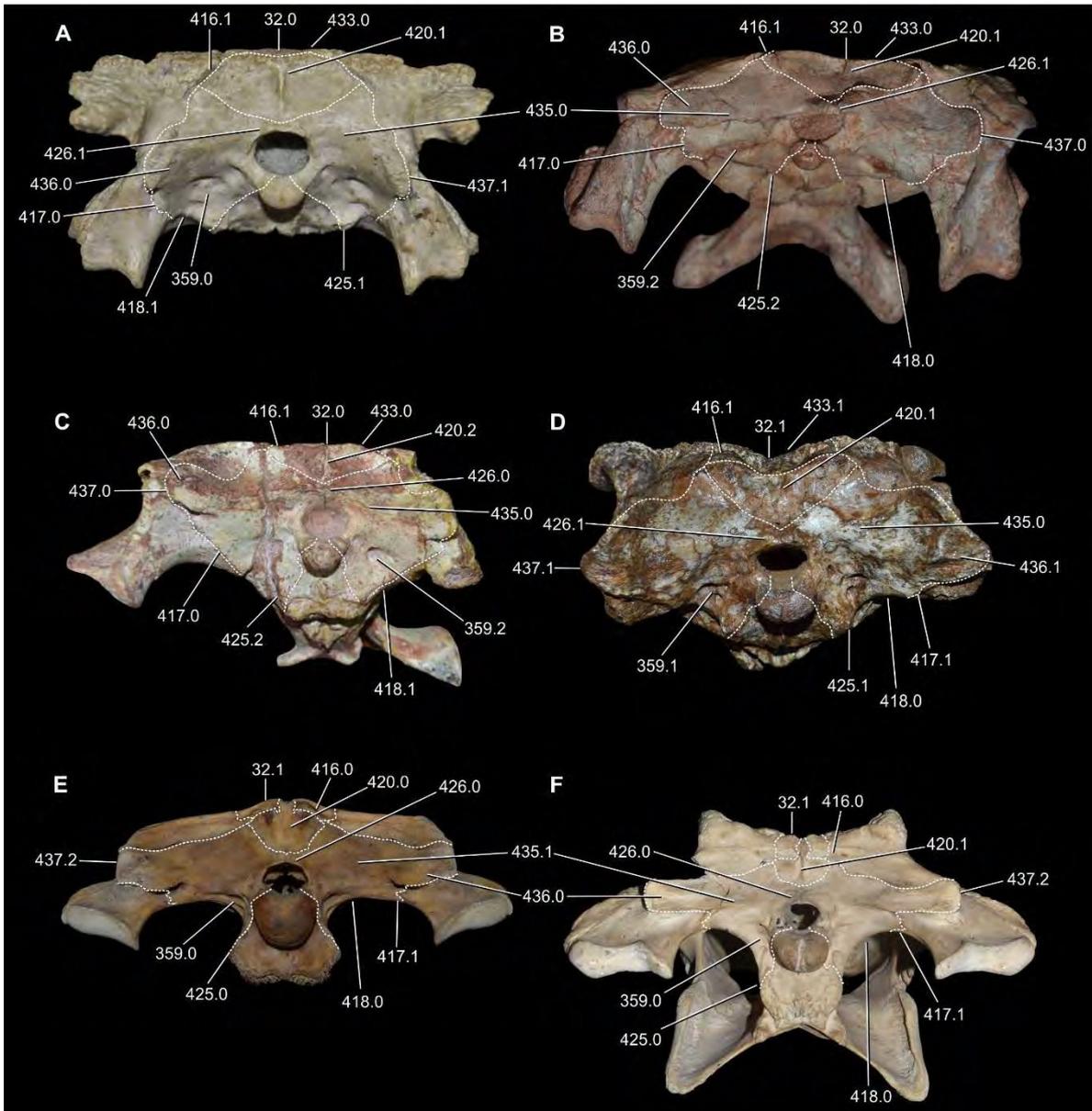
**Carácter 454 (nuevo):** Molde endocraneano con seno venoso longitudinal ventral marcadamente desarrollado en la región del encéfalo posterior, ausente (0); o presente (1). (Fig. A3.13).

Entre los Crocodyliformes analizados, un seno venoso longitudinal ventral con marcado desarrollo ventral está presente en algunos notosúquios (ej., *A. patagonicus*, MCF-PVPH-160) y neosúquios (ej., *Gavialis*, *Alligator*).

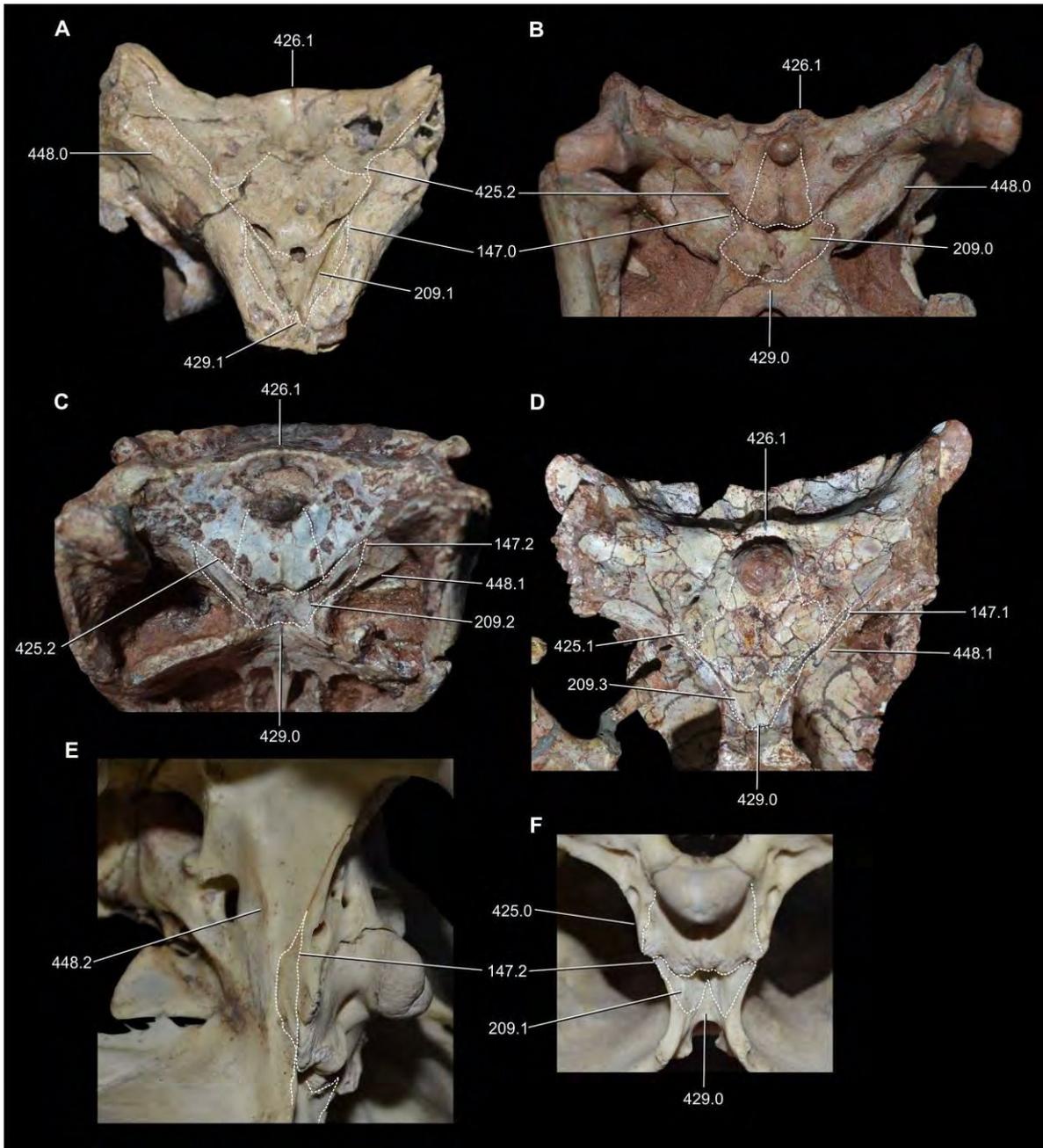
**Apéndice 3b. Figuras de los caracteres descritos en el Apéndice 3a.**



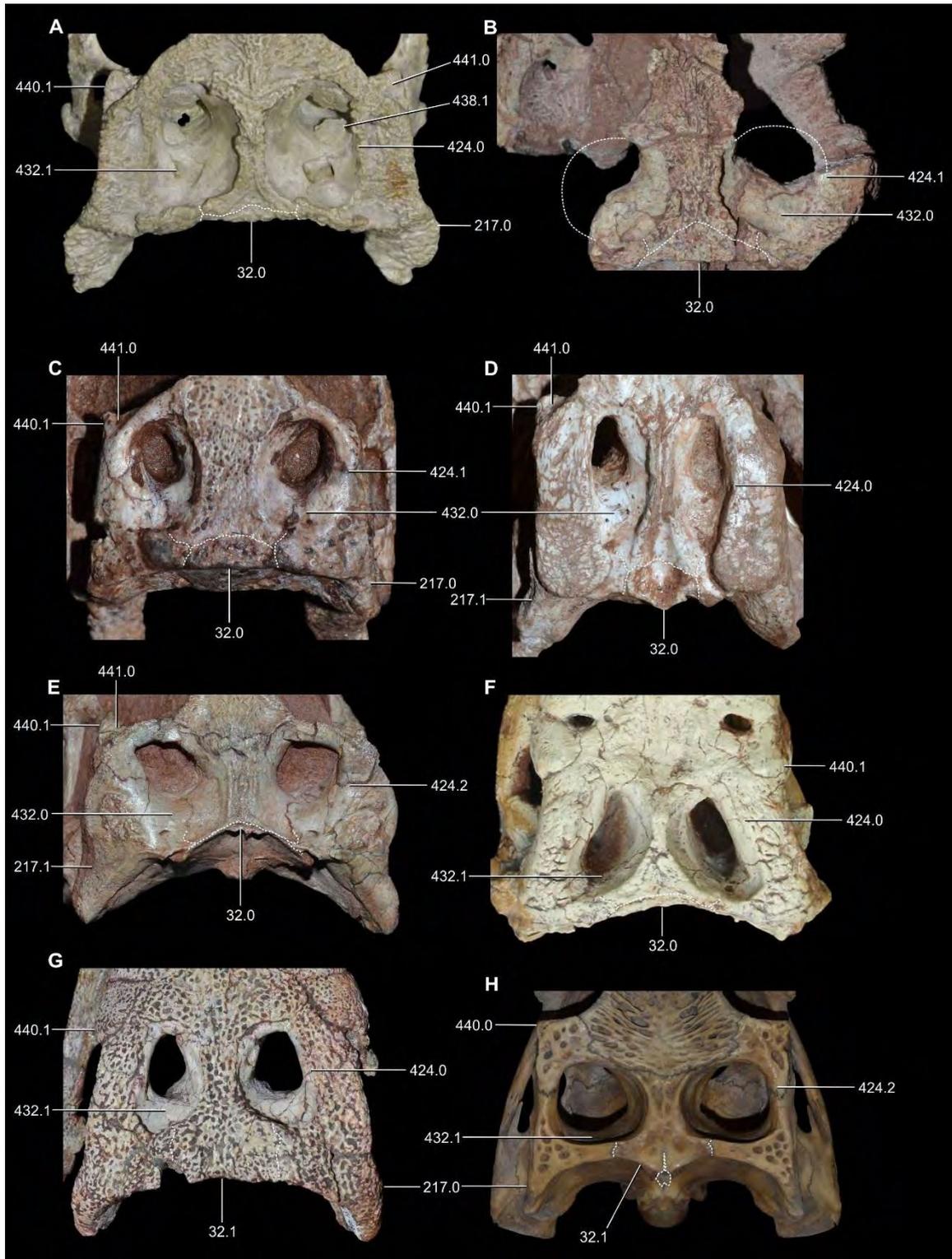
**Figura A3.1.** Caracteres del receso ótico y de la región infratemporal en vista lateral. **A,** *Notosuchus terrestris* (MACN-PV-RN-1045); **B,** *Araripesuchus patagonicus* (MUCPv-267); **C,** *Baurusuchus pachechoi* (DGM 299-R); **D,** Peirosauridae gen. et sp. nov. (MPCA-PV-240); **E,** *Lomasuchus palpebrosus* (MOZ-Pv 4084); **F,** *Crocodylus niloticus* (PVL 6524).



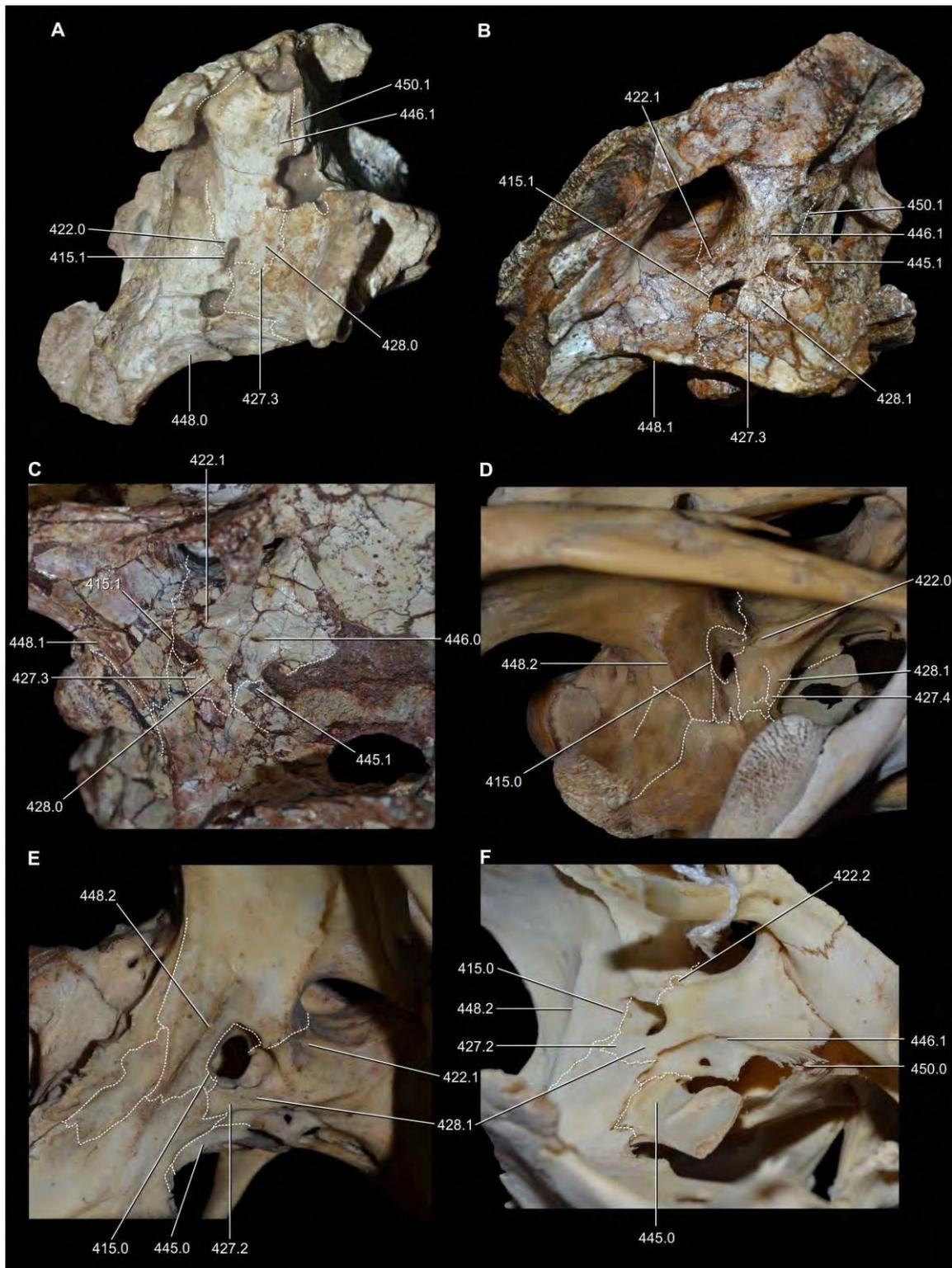
**Figura A3.2. Caracteres de la tabla occipital.** A, *Simosuchus clarki* (UA 8679); B, *Yacararani boliviensis* (MNK-PAL 5063); C, *Notosuchus terrestris* (MACN-PV-RN-1037); D, Peirosauridae gen. et sp. nov. (MPCA-PV-240); E, *Gavialis gangeticus* (MLP 602); F, *Crocodylus niloticus* (PVL 6524).



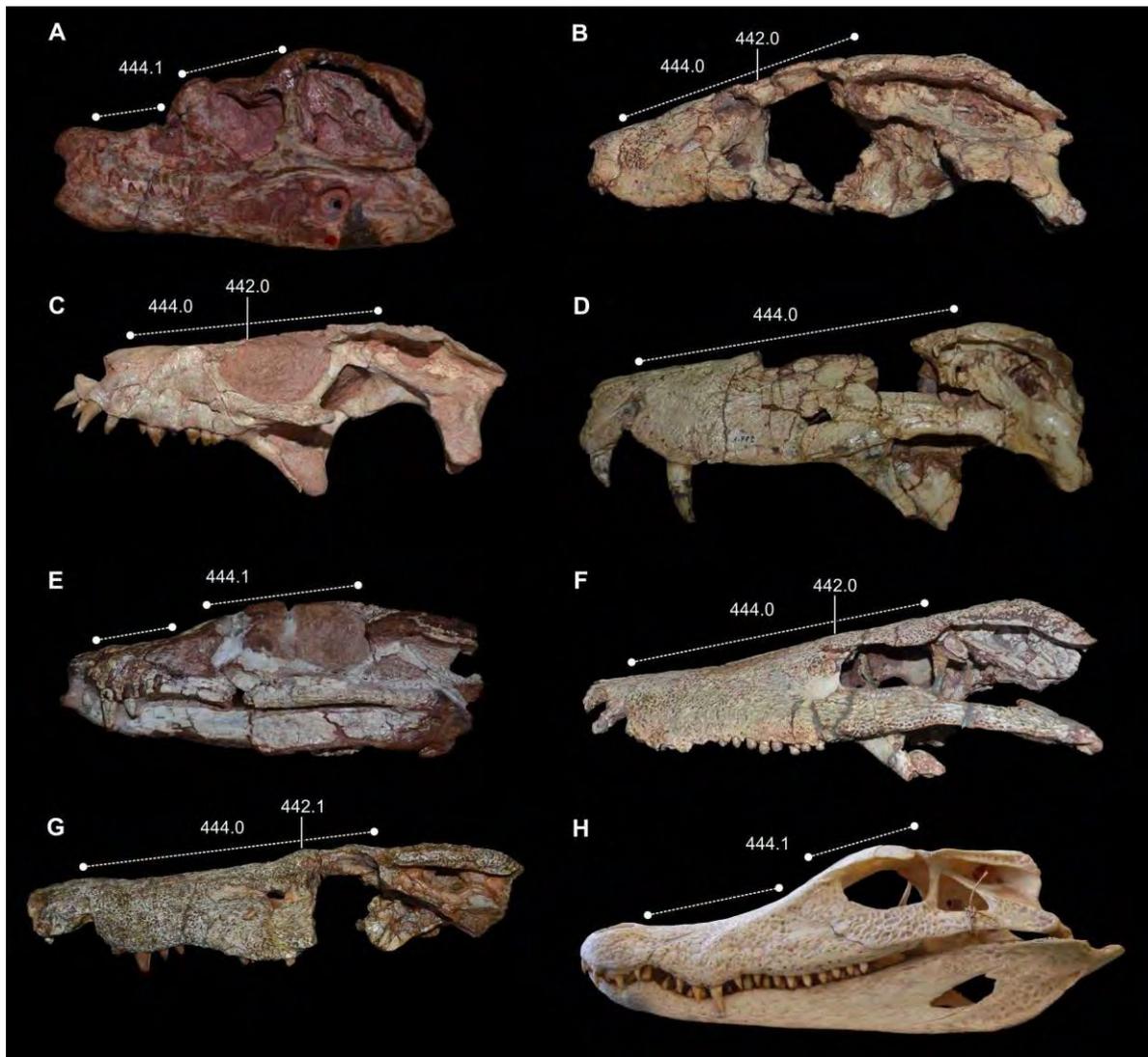
**Figura A3.3. Caracteres del basicráneo en vista ventral. A, *Notosuchus terrestris* (MLP 64-IV-16-30); B, *Yacarerani boliviensis* (MNK-PAL 5063); C, *Araripesuchus patagonicus* (MUCPv-269); D, *Lomasuchus palpebrosus* (MOZ-Pv 4084); E y F, *Caiman latirostris* (MLP R-5043).**



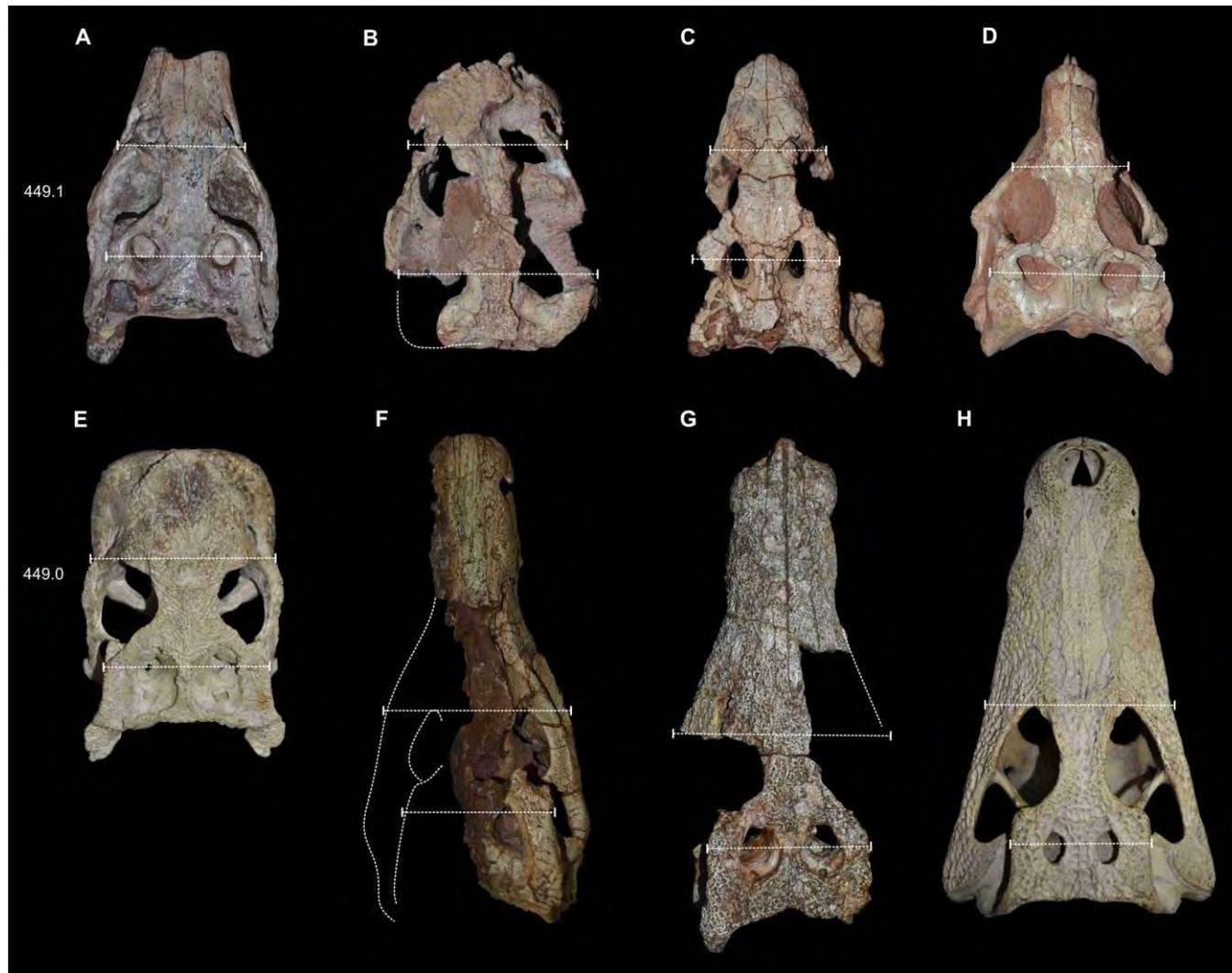
**Figura A3.4.** Caracteres de la tabla craneana en vista dorsal. **A**, *Simosuchus clarki* (UA 8679); **B**, *Comahuesuchus brachybuccalis* (MOZ-Pv 6131); **C**, *Araripesuchus patagonicus* (MUCPv-269); **D**, *Notosuchus terrestris* (MUCPv-147); **E**, *Yacarerani boliviensis* (MNK-PAL 5063); **F**, *Baurusuchus salgadoensis* (MPMA 62-0001-02); **G**, *Lomasuchus palpebrosus* (MOZ-Pv 4084); **H**, *Gavialis gangeticus* (MLP 602).



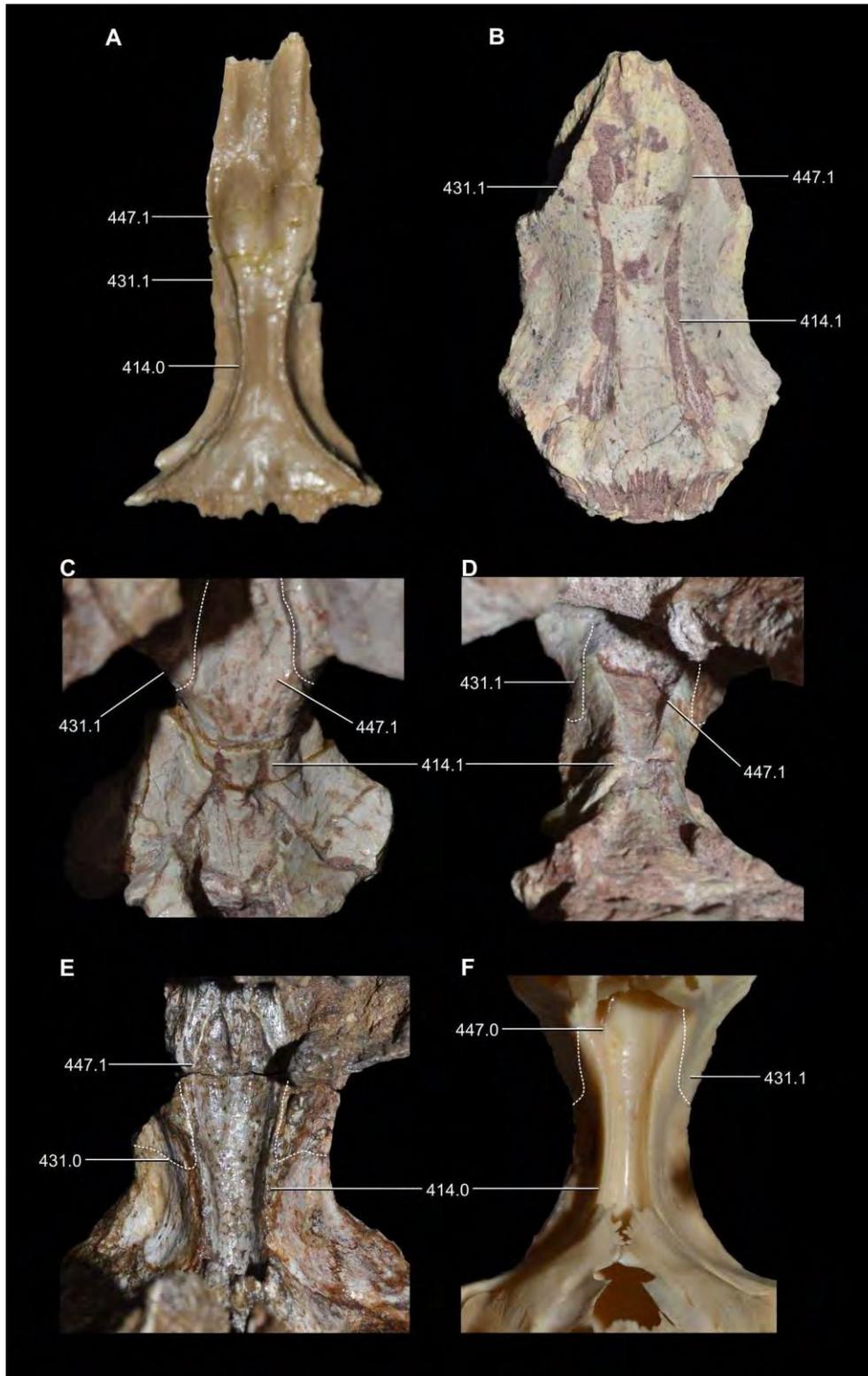
**Figura A3.5. Caracteres de la pared lateral del neurocráneo.** A, *Notosuchus terrestris* (MACN-PV-N-22); B, *Peirosauridae* gen. et sp. nov. (MPCA-PV-240); C, *Lomasuchus palpebrosus* (MOZ-Pv 4084); D, *Gavialis gangeticus* (MLP 602); E, *Caiman yacare* (MACN-HE 43694); F, *Caiman latirostris* (MLP R-5039).



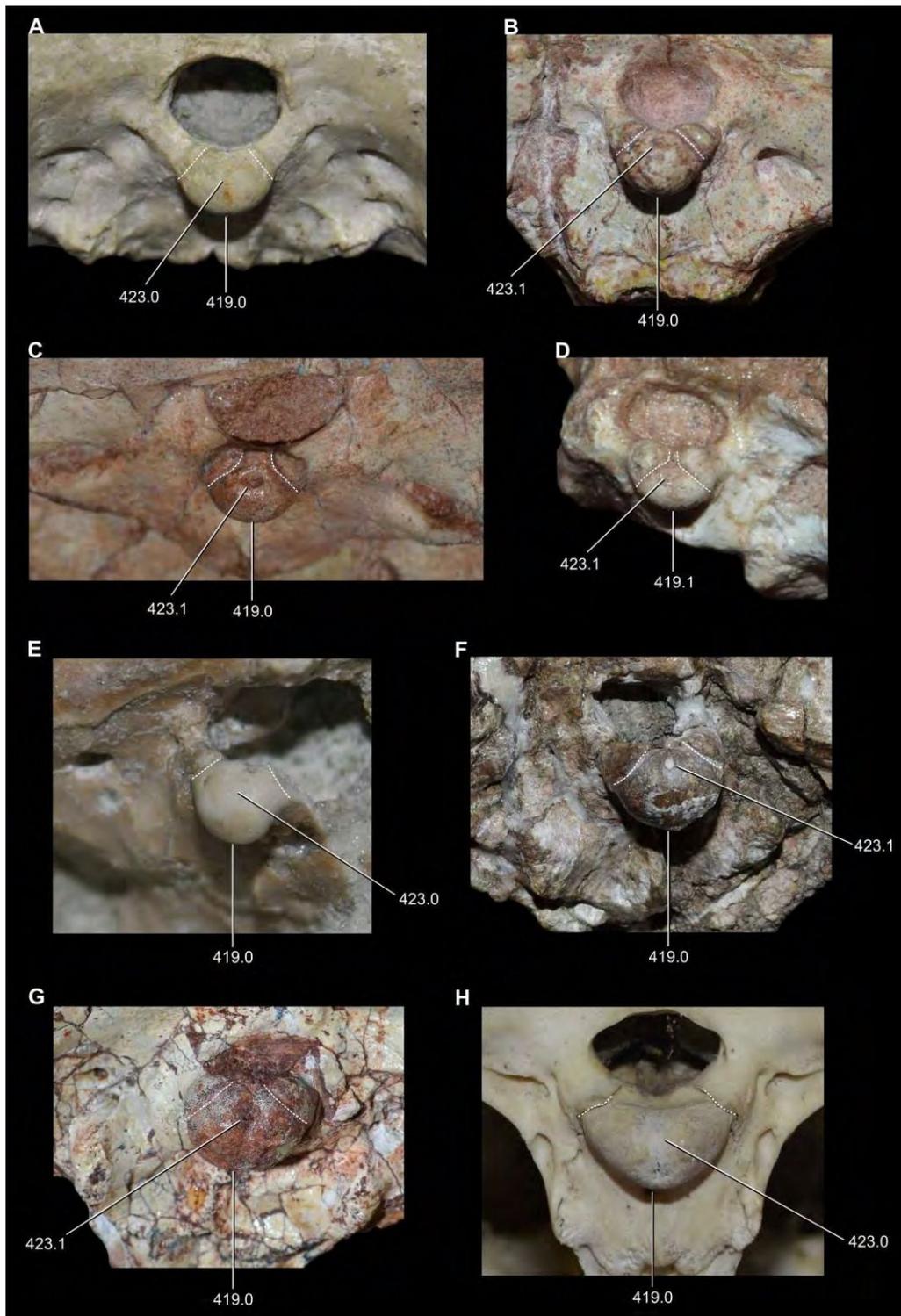
**Figura A3.6.** Caracteres de la superficie dorsal del neurocráneo en vista lateral. **A**, *Hemiprotosuchus leali* (PVL 3829); **B**, *Notosuchus terrestris* (MPCA-PV-237); **C**, *Yacarerani boliviensis* (MNK-PAL 5063); **D**, *Baurusuchus pachecoi* (DGM 299-R); **E**, *Araripesuchus buiterraensis* (MPCA-PV-235); **F**, *Lomasuchus palpebrosus* (MOZ-Pv 4084); **G**, *Peirosauridae* gen. et sp. nov. (MPCA-PV-240); **H**, *Paleosuchus palpebrosus* (ZSM 42-1938).



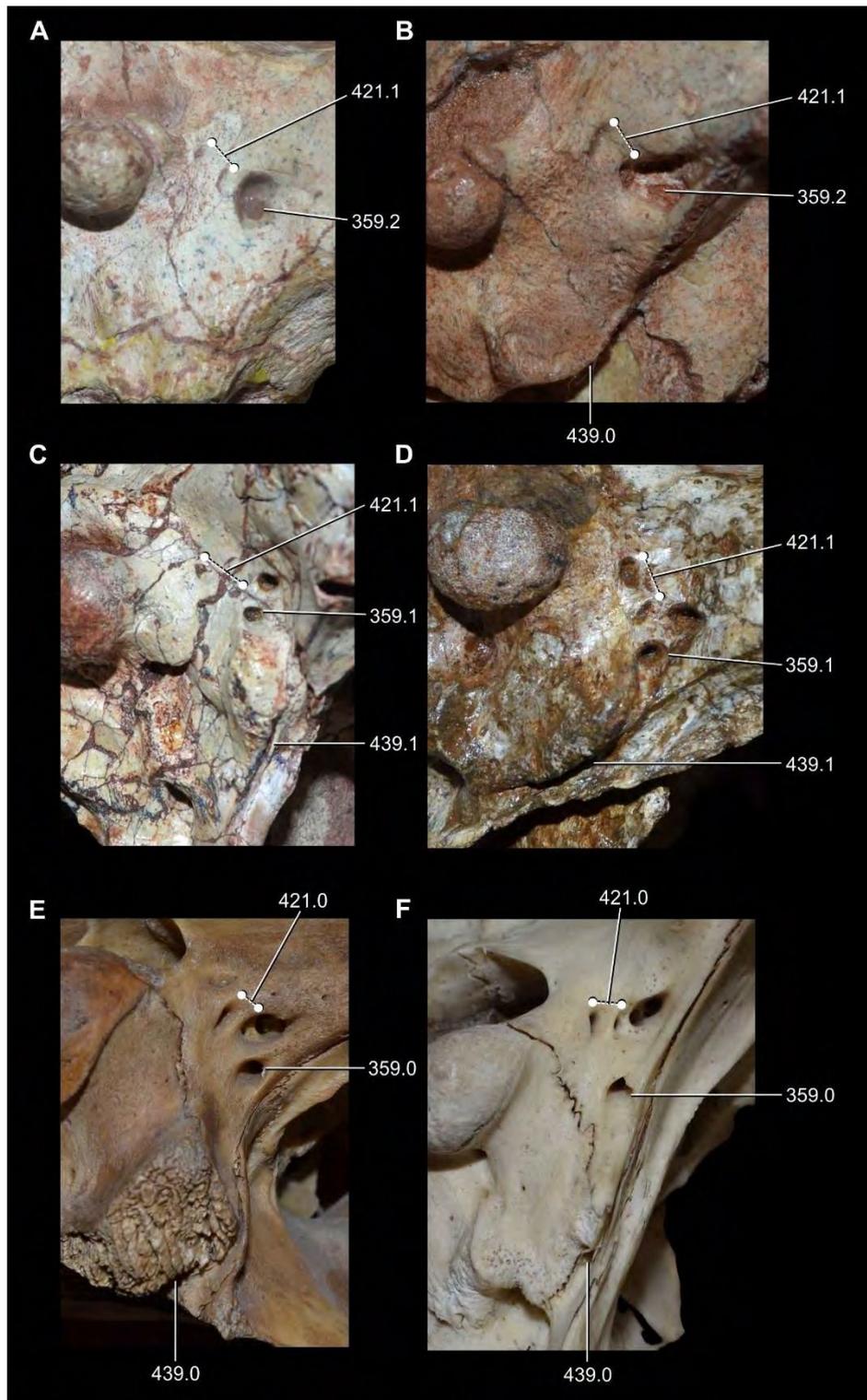
**Figura A3.7. Carácter rostro-craneano en vista dorsal.** **A**, *Araripesuchus patagonicus* (MUCPv-267); **B**, *Comahuesuchus brachybuccalis* (MOZ-Pv 61331); **C**, *Notosuchus terrestris* (MPCA-PV-237); **D**, *Yacarerani boliviensis* (MNK-PAL 5063); **E**, *Simosuchus clarki* (UA 8679); **F**, *Baurusuchus pachechoi* (DGM 299-R); **G**, Peirosauridae gen. et sp. nov. (MPCA-PV-240); **H**, *Caiman yacare* (MACN-He 43694).



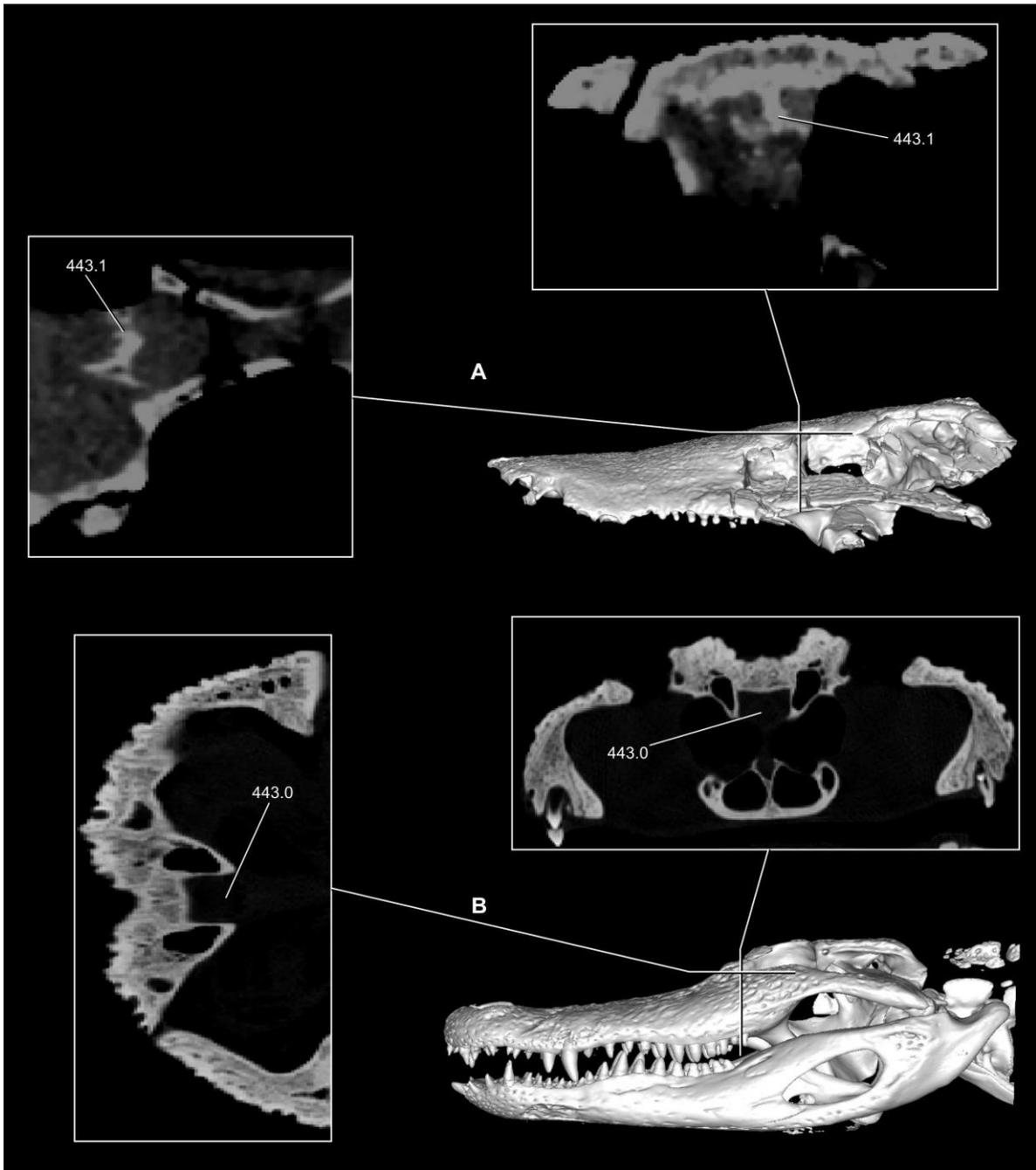
**Figura A3.8. Caracteres de la superficie ventral del frontal.** A, *Araripesuchus tsangatsangana* (FMNH PR 2322); B y C, *Notosuchus terrestris* (MACN-RN-PV-sn, MLP 64-IV-16-5); D, *Comahuesuchus brachybuccalis* (MOZ-Pv 61331); E, Peirosauridae gen. et sp. nov. (MPCA-PV-240); F, *Caiman yacare* (MLP R-5048).



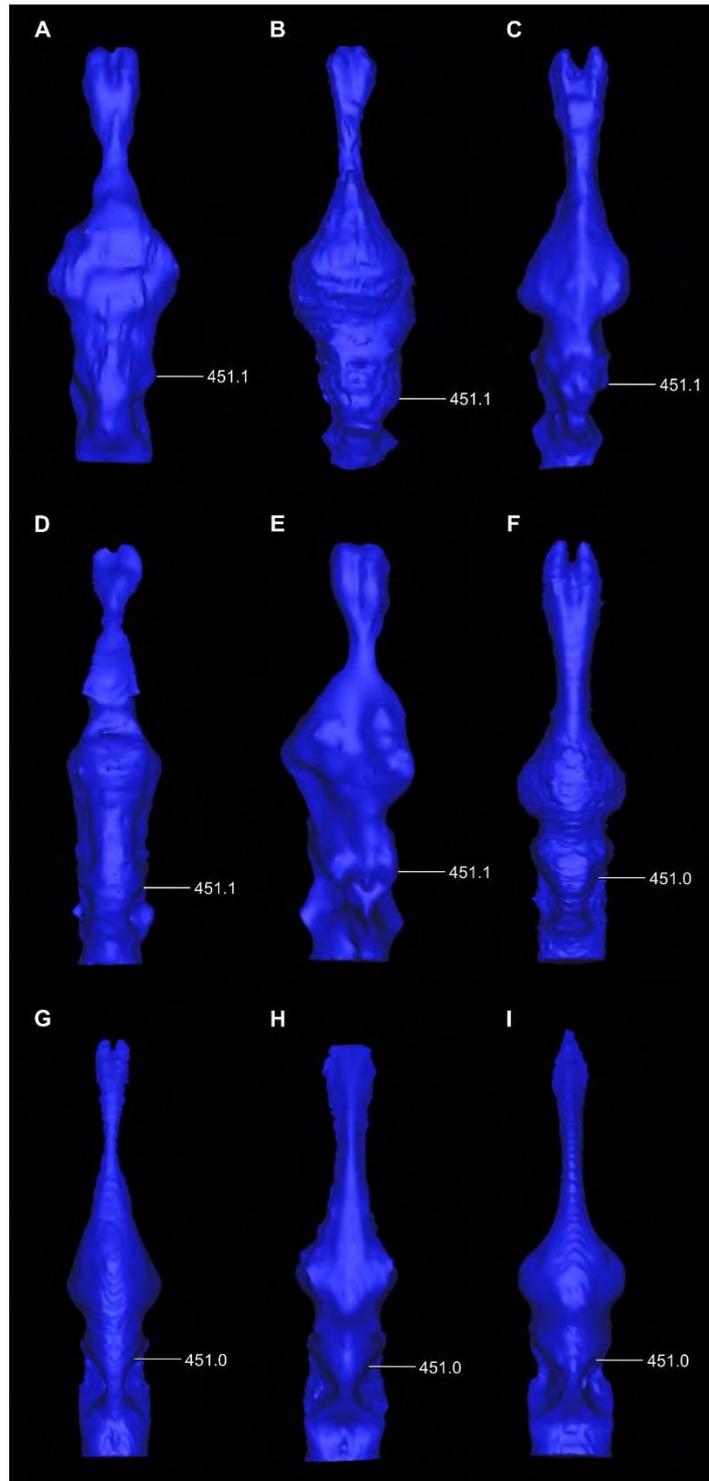
**Figura A3.9. Caracteres del cóndilo occipital en vista posterior.** A, *Simosuchus clarki* (UA 8679); B, *Notosuchus terrestris* (MACN-PV-RN-1037); C, *Yacarerani boliviensis* (MNK-PAL 5063); D, *Comahuesuchus brachybuccalis* (MUCPv-202); E, *Araripesuchus tsangatsangana* (FMNH PR 2299); F, Peirosauridae indet. (MCF-PVPH-160); G, *Lomasuchus palpebrosus* (MOZ-Pv 4084); H, *Caiman latirostris* (MLP R-5043).



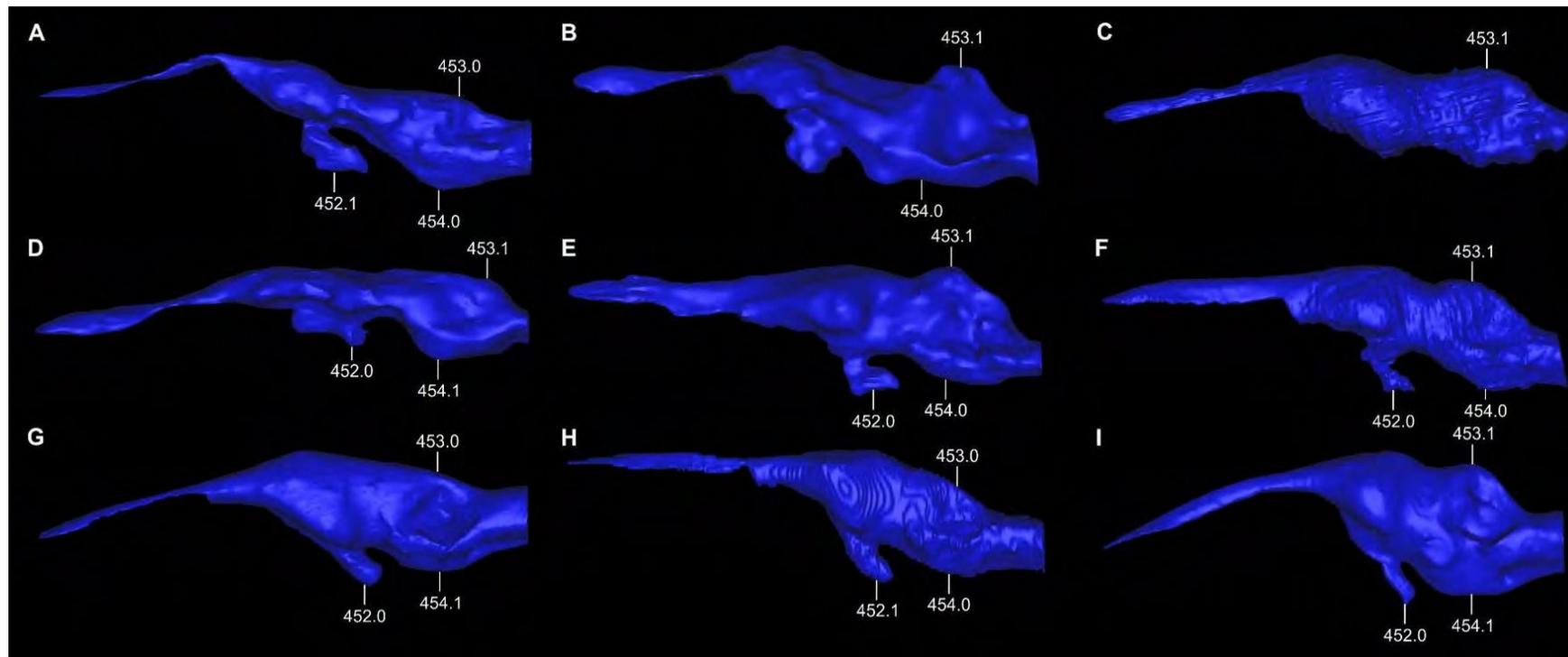
**Figura A3.10.** Carácter de los forámenes de las ramas del nervio hipogloso en la tabla occipital. **A**, *Notosuchus terrestris* (MACN-PV-RN-1037); **B**, *Yacarerani boliviensis* (MNK-PAL 5063); **C**, *Lomasuchus palpebrosus* (MOZ-Pv 4084); **D**, Peirosauridae gen. et sp. nov. (MPCA-PV-240); **E**, *Gavialis gangeticus* (MLP 602); **F**, *Caiman latirostris* (MLP R-5043).



**Figura A3.11.** Carácter sobre la presencia o ausencia de huesos etmoidales, en corte horizontal y corte transversal. **A**, *Lomasuchus palpebrosus* (MOZ-Pv 4084); **B**, *Alligator mississippiensis* (OUVC 9761, espécimen con tejido blando).



**Figura A3.12.** Carácter sobre el desarrollo del flúculo en vista dorsal. **A**, *Araripesuchus patagonicus* (MUCPv-267); **B**, *Araripesuchus buitreaensis* (MPCA-PV-235); **C**, *Lomasuchus palpebrosus* (MOZ-Pv 4084); **D**, *Notosuchus terrestris* (MPCA-PV-237); **E**, *Yacarerani boliviensis* (MNK-PAL 5063); **F**, Peirosauridae gen. et sp. nov. (MPCA-PV-240); **G**, *Gavialis gangeticus* (MLP 602); **H**, *Alligator mississippiensis* (OUVC 9761); **I**, *Caiman yacare* (MACN-He 43694).



**Figura A3.13. Caracteres del molde endocraneano en vista lateral.** **A**, *Notosuchus terrestris* (MLP 64-IV-16-5); **B**, *Yacarerani boliviensis* (MNK-PAL 5063); **C**, *Araripesuchus buitreaensis* (MPCA-PV-235); **D**, *Araripesuchus patagonicus* (MUCPv-267); **E**, *Lomasuchus palpebrosus* (MOZ-Pv 4084); **F**, Peirosauridae gen. et sp. nov. (MPCA-PV-240); **G**, *Gavialis gangeticus* (MLP 602); **H**, *Crocodylus niloticus* (PVL 6524); **I**, *Caiman yacare* (MACN-He 43694).







1100?0?0000[01]0?11110011110100100111?10001000000010000021000000?10[01][01]0010?00000  
000100?0010?00100?0100??1000?00?0?1?0?000?0?010?1???1?10000100011000110001??????[01]?  
??000101120?01[01]0[01]0011021000??0?110[01]1[01]00101110110?1000??000?0?0000000?00000?  
1000110[01]111000110?1111010[0 1]01010001??10011000

*Malawisuchus*

101?00?1120000?[01]10001[01][01]1100?110001?22110100011??20??1000?10?1?03?111[01]1?01002  
11001????1??2100000?0??01112111??01?0??01100101?11000??100110101?0?0001??0?01000?101  
000001?10??1?00?0?00001[01]?00121110?1000?1110000000000000??0?[01]?0?00001000??0??0?  
0??001?0?00??0?00?0?0?1?0??100010000??0??0?0000?1??0?1?1??1??0??0??0??0??0??0??0??  
??0??0??0??100?00??0?0?000?00?[01]?0?0??0??0??0??0??100?0?0000000?00??0?00??0??0??0??1??  
??0??10??0??1?0?[01]???????

*Pakasuchus*

101??0?1?21??1110001011?1?01100010221101000??12?11?1000?10?1?03?21111?01002?110?????  
?1?0?000??0??11?13??01????01100????000000?001111011?000011100101000?101001?01??0?1  
?0000100001100?1211100100001?100?00000000000000??000?00110??????0?0?0001?0?00??0??0  
??0??????10000000??0??00?000010??1????????????0??0??011????????????????10????0  
2??0000?0??1??0?0?1?011??00??100?10?000??0??0??0??0??0??0??0??0??0??0??0??0??0??0??  
???????

*Chimaerasuchus*

101?0001121?00??11?0?10?01?10?1?0?0??210  
0?0?0??11?0?31421??00??10?21111011?00??1?0110????????????0011?0000?000??????1????0???  
0????[01]????1?????????1?0????0????[12]????200000??00?0?0??0??0??10??0??1???????  
0?????0?????01000??????10??001?0?001?001????????1????1????????????????????0?????????  
0?0??????????????0?010?20010?10?0??[01]?0????00?????????????????????????????????????  
??

*Notosuchus*

101?00?1020?0011101011[12]11100110011022110110021112011?1000000[01]1103111111?01001100  
011112?1?2[01]0001000??01112012??1100121[01]1201[01]0100100000111111111?0001111001010  
0000011000111100?1?001000?11100011210101100011110110010000100000021010[01]01011[01]10  
000?000000001000000?0100100101?1?010000100000??0?000100010?10111?1101?110010?0111?111  
01111?0001?100?????0??000000012102[01]00100102101?101100111?00011?0000?1100000000001[  
01]0001111101121010104011100100001000101110111010

*Comahuesuchus*

103?0?102?00????01121????1001022????1?021112?1??0??0?1?1?0[23]121????0?1[01]101????  
????????????????0?2[01]13??11????0000?101201[01]01????011??0?1??0?11??11?020?00102001  
1?0[01]?1?0?00?1011?000?111010??000??100??10000[01]?0??0?[12]01[01]1110?1[01][01]0000?0  
??00000100?00??0?1?11101????00?01?0??1??00?1?0?????????????????????????????????????  
????????????0?[01]?0011?001?[01]00?0??2?1??????????1?000?00000?0??00000?001000?22111020  
2101100??1001000[0 1]??0??10??0??

*Mariliasuchus*

101?00?10200001110101[01][12]111000110[01]102211?110021112011?1100010?1?03121111010011  
00011?1??2?00?0002??0?1121132?110?1??0020[01]1010010??[01]0010[01]11110110?00111?01010  
00010100[12]0011?00?1?0000[01]0?11100011211100100011?101[01]00000000000002[12]01111101  
1010000?000?0?000100000??10000?[01]101?0?000010?001??00001100????1?????????????????  
????????????????????????111011112102100100012111101101111100111100010110000[01]000000  
?000002?110111101200100??10100000100?1??001???

*Labidiosuchus*

??1??0??0??0????????????  
??????1????????????0????????????????1????????????01??00?0?????????????????????  
??2??1????????????????????





????????0010?01121011100?02011100001102110?0000?00000?0?0?1012?1111110110[01]??102111?  
?001???1?101010??1?0?0??00?0???

*Stratiotosuchus*

100?00012201001?101[01]11[12]11100110011032110110121?12011010000?0?1?031211???001[12]11  
1????0211???00?????????222032101?0?211101110101111?00?1100111[01]211?0011?1?001?00000  
1001011?01?1?0011100?100?001010101100011?100100001000000??0?202000111100000?000?0?00  
010?01????0?100?110?1??000010000110?00111100??????????101111100?1110111?????00010101  
101[01]200??00[01]0?01120011110?020??10?0??2110?0000?00?00?0?0?11?2111111?1000?11[12]  
11??[01]000??1?111010??1?0?0??00?0???

*Pehuenchesuchus*

??  
????????????2????????????????1????????????????0?1????????????[01]0??20????????????????????  
??00??0??  
??  
????????????00????000??

*Cynodontosuchus*

?0?00?122????????????????????????????2????????????????????????????2????????1011????????????  
????????2?1?3????????1????1??1?????0011????????????[01]?????00????????????1????[01]  
?00??0????0????0????00????0????????2????0????0?000?0????????????????????????????  
??0????01?0??0????????100?0??  
1?????????0?00?????????????????0?01??1??

*Bergisuchus*

1?0??  
?????1????00????????10?????0?????0001?????????????0?0201?0?????????????0??0??0  
?0?0????????????0????????????????????????????0????????????1????????????????????????  
??00??  
??????0?????????????0??

*Iberosuchus*

1?0?00012??0011100011111?01?00??02??101?0?1?12?11?1010??0?1?0??111??10?0?1011011????  
?[12][1234]00?00??0?2?[12][01]0?2?0000??1101110101??1?0??100001001?0??001??[01]000?2010  
00100101?0101?01?100000?0[01]000010101?0??11?100[01]001000000??0??0?212000?01?10?000??0  
0?0?0001??00??00?0??0?1??[01]0????00010[01]0?00??[01]00111????????101[01]01110?????  
?????11011????????????00?0?2??1?0?0?1??????????0?000?0000?????100?0?01?00????  
????????????????????????????????????

*Bretesuchus*

100?001122?00????????????0?????????2?101000????????101????????12?0111?10010110????????  
????????????2??100????????1?0??0??01?0?0?0001????????????[01]1??120[01]010?????????1?0  
1??00??010?01??0?000?1??0?????????11????212?001?1010?101?[01]?0?????10?0?????0?1??  
??0????0?010?0?2[01]????0?1??  
??000?0?11?[01]????2110?0000??000??0?0??0??0??10??????1????????????0??????????  
???????

*Barinasuchus*

?00000?12??00????????????????????2?101100????????????????12?0??????1[01]11????????  
????????????2??[012]00????????100????11????????0001????????????0?0?0?????????1??0?  
??000?0?0?0??0?0??1?0????????????????2????10?0?000????????1????????????  
?????????????0??1??  
?????????????????0??0?????0??0????????????????????????????????????

*Sebecus huilensis*



????101111000000??1001?200??0000010020001000?00011?00011010100?0000?00000?0?0001000?0  
??000000?0??0??0??1??0??0??1?1??0??1?0?1??0??1??0??

*Araripesuchus patagonicus*

201000?102000?1[01]010101111?011100102211010001111201111000?00?1103?11211?00012[01]1??  
1?1????????1000?01001100?01??1?01?01101?110000??100111[01]02?0?[12]011??0??0?0?0?  
011011100?10[01]000?000110?011110110100001110?10000000[01]000000010?00000010[01]00000??  
0?000000100000?0??0?00101?111?00000000??0?0000001????????????????????????????????  
????????????000?10020011000?01]001????11010?0??000??0000??0?000?0?0?0002111[01]  
101?0120[1234]00110010?00010001??1[01]1?2001

*Araripesuchus buitreaensis*

[12]01????1?2??0??10101?0111?0110?0[01]??2110100013?1??1????1?0?0?11?3?112??0??2?10????  
????????????????[01]??0[0123]??0?????1??1??10?100?0?0?0?11?02??[12]?[01]??0?1??[01]00  
?0?10110??0?0?1?1000?10[01]1?0?011[01]10?1110?0?1?1?0?0?1?000?0????02?0?0?000100?0????00  
0?0????00?0?0?00?0??0?1??0?00?0??1?0?0?0010????????????????????????????????????  
?????????0?0?0?2?2?1?000?0001?0????????????00?0????????????0?0?0?0?0021??[01]????0???  
??11??????1?????1??2?1?

*Araripesuchus wegeneri*

201?011021?00111010111111?0110[01]01022110100013112011?10100?0?1?03?111??0??201?????  
????????10001?010?1000??1?????1001101011000001001110021[01]00011??01??10?101001100  
110?1?10001100??0000101011010?0?1?100100100000?0000?100000001000000?00000000100?0  
0????00100?0110??10000??01100?0000001????????????0000????1????1????????????????  
0?0000002001100?0?0?1????????????0??[01]0?00000?000001000?0?00000020?????1??21?????1?0  
?????1?0?1??20?010

*Araripesuchus tsangatsangana*

201?00?1021?00111010101111101100010221101?0011112011?1000?10?110201121110001201011111  
?1?01300010?0??100100021010001101101001??1000?00000111102100001101?01?1?10010100210[0  
1]?0?1?1?100011001100001010111000011100100000000?00?0?00000[01]0?1000000?000000001  
00?00?0?00?1010?0?11?000?0000?1?0?0?0?0??111??[01]1111?10?0000110?001000?01111?0[01]0?0  
10?????00010?????0?0?0[01]000?0??2?000?110?1?0?0000??0000??0?0?1?0?0?0?0?0[12]0?1111  
11?0100?0?1?11010?0?11001??1?0?????

*Anatosuchus*

203000?102100011101011111?0110[01]0102211010?013????11?10100?0?1?0?011111?00012010?1??  
????[01]00?10001?01001000?101????1?1101001?100000????0110002?[01]??01?0??10??0?0?002  
10?010????1000[01][01]010?0?00?0?01101000011100[01]000?0000??0000?0?00000011?00?10?0?00  
000010?000??1?0?00?01?0?11?000000????0?00?000????????10??????1?0?0????????????????  
????????000?0000200110?0?0?1?0?011010100?000??0000??0001000?0?1?00000??11?1??110?  
????1010?0?1?0?1????1??1?

*Montealtosuchus*

201?001221?001110101001110011110102211010001311201111010010?1?03?11112100001011111??  
??1[234]00?10[12]0?10100110021010??111001?01010000001000110011101?01??0011?030010000  
11010100?1?00001[01]00100000001010010001?100200[01]11000010?0?000000100?0000?20000  
0000100?00??100[01]0010110?10001000?11110?0000000????1??1010?0?0?1??????1????????  
????????????000000020011000?01111[01]00011010100?0000?0000??1?00?000?0??0000[12]011  
001111110210011[0 1]101101110?010?101???

*Uberabasuchus*

201000?12?1?00??10101011110011010102211????013????1????????????[23]011?12?010010111??1?  
1?????0?1020?00002000210??0?111[01]01101?10?00??00011001?1??0?0??001??0?0?001100?1  
0????0?0?0[01]00100?0?0?0?1??1?00??1100?00?11000010?0?2?0000????010000?0000?0001?0?00?  
????0?00????1000?0?0?1??10?00??01????111????0??????0?????1????????????????????00  
??0002????0?0?011??0?01101?10????00?0000????000?0?0????0?020????????2?????01?1????11  
0?0????01???





*Hylaeochampsia*

00?????21??11??1?01??0??10?00211?1022?1??2??101??1??1??210?????????????????  
?????????????????0?????10??????????0??0??0??0?????????????????00021?01?????00?1?2  
??0?????????????????????????????????0?????0?1??0?????????00??0?????000110?????00  
00?0?????????0???0?00[01]01[01]0???  
?????????????????????????????0?0?????0?00?0??101[01]10?010?????1111?1?0?????2?????

Forma de Glen Rose

2030001112??0011??0100111?001100?0?2110?011??112?11?10100?0?1?030210??01?20211?????  
?????????????3?000?00?????01100??1?1?00?0000?010?0??1?????10??13101001021??1?10?1?1  
0?0?1000?000?0?1?010?0?1?1000??000?0?2??0?000000010000000?0?00?00100?00??20001  
1001??1?1?1000?011?????0???  
?????????????????????00??0??0?????1??????0??0?????????????????????????????????????

*Borealosuchus*

203?1211120010111000100111?001010100211010221[12]11211111010010?110?12100?100012020111  
11211113111?110?11?300000210?100?00?101??11110?00000010001?1??0000110000310?00?0211  
01?????1000[12]11?0000?0010100100001110000100000000000?000??0?100?000?00?00?0010  
0000?0100010?111?00?00000000???  
?????????????0?????????????????????0??????0?????0?0?????????????00?0?1[01]0?100?01?????  
3?0?????1[01]2??000

*Pristichampsus vorax*

200?02?11200001110001011100010101002110??2211112011?10100?0?1?1?1210?????0?202011?112  
??0?311?1?????1?3?0000?001?????1001??1?1100?000000110010100?000??[01]0??0300100002??01?  
1001?[01]001?1?00?000?001010010??111000001000000?0?0?000000?1000000?00?00000100?0  
00011000111111??000?0?00???  
?????????????????????????????????0??0?00000?????0?????????????0?????????1??????10110??0?0  
?[01]??2?????

*Eothoracosaurus mississippiensis*

[12]02?1211120010??11?[01]100111?0010001002110??2?021?2??1?1?11????1?0?121??100??30000??  
??????[1234]111[12]1?????1?3000002?0?1?0?01?01??121100?0000?00100?1?????00??0000010?001  
021101?????0000??000000?00101?0?000?1?1000010?000?00?0?0000?00?0001000?100??00010  
0?00??01010?1?0??0000000???  
?????????????0?????????????????????0?????????????????????????????????2??1?1??2?0?????101102??0  
???????????????

*Gavialis*

212?12110200111111011011111001010100211010220211201111011010111011210021000130000?111  
2110131112111100?300000210?10000[01]?101??121100?0000001000101?2?00001?00000100001021  
101?1?0100000[12]1??00000?00101001000011100001?00000000000?000?00?10001000?[13]00?000  
001000101110010110110?001000001000?1?????????00?01000?????0?????????1?????????  
?????????000000010010000?0[01]000?0001100000?0000??00??0?000000?0?00010201010101002  
0051111101102000?00101[01]2?01001

*Leidyosuchus canadensis*

203112111200[01]01110001001111001010?0021101022?1112111110100?0?1?0?12100?1000120201??  
??????????20??10?300000?00?????01101??111100?0000001000101?2?00??1[01]??3?1?10010211  
00?1001?1000211??0000?0010100100001?10000010?000000??0?000000?1000000?000?00000100?  
00??1001001111??00010?0?01?????????1???  
?????????0100?????????????????0?????????00??0?0?????????0??0??1?110?0100?????1[01]1103  
?0?0?1??2?????

*Asiatosuchus germanicus*

203?1211120000111000101111?0010001002?10?022111?2?1??1??0????1?0?12100?000120?012?1?21  
??1?11?????????300000?10?????101101??1[12]1100??00001000101??000??10000?10?001021?01?1

????10?0?11000000?0?1?1001000?11100?0010?0000?0??0?0000000?1?000000?000?0?000100?00101  
100010?111?0??000?0000??  
??00??  
??????

*Crocodylus*

203012111200[01]011100010211110010101002110?02212112011110100101110112100210001002012  
1112110131112021100?3000002100100000?101??121100?000000010001010[12]?00001?00003101001  
021101?100111000211??0000000101001000011100000100000000000?0000000?1000000?00?0000  
01000001011000001111?00100000000001????????00????000000000000001010001001000010000000  
100001101??0000000000101000?0[01][01]00?00011010100?0000??00????0?000000?0??00000001010  
11[01]100003111101102000?0000102?0[0 1]100

*Diplocynodon hantoniensis*

203?1211120010111000101111?0010101002110?02212112011110100?0?110?12100?10001002011111  
2110131112021110?3000002?001????01101??111[01]00?0000001000101?2?0000110000310?0010210  
01?10?1?1000?11?00000?00101001000?11100?0010?00000000?0?0000000?100?00??000?00000100?0  
00011001001111?00100011000??  
????????????????????????????????????0????????0????0?0????????????0????????????1????????1????????0??  
?????2??????

*Alligator*

203112?102?0001110001021111001010?002110102212112011110100101110102120110001002012111  
2111131112021100?30000021001000001101??111000?00000001000[12]1102?000011?0003101001021  
000?100111000211??0000000101001000011100000100000000000?0000000?1000000?000?0000010  
00000011001111111000100011000011????????100001000000000000001010001001000010000000100  
001101110000000[01]10101000?0??00?01011010000?0000??00????0?000000?0??0000000010110[1  
2]010[01]11011101103000?0010102?00101

*Pelagosaurus*

202?[01]111?20011020101[01]00000000001[01]1002110100000011011?1001001?10001101?10000030  
0001101?1?00000012000111?011002100????01?101??1??10000?000001010110??[01]00??10000?000  
01101000100?10200?0??0?0?00001011010000110000001??0000000?0??20?00?10[01]00000031000  
1100110?00????1000?1????10000000????????????1??0????????????????????????????1?00????????  
????????0000?00?000?0?010??0????????0?0????00????0?0000?0?0??00002[01]1?121[01]?00  
00????11000?2100?0011?00?01100

*Steneosaurus bollensis*

[012]02?[01]111?20011020100[01]00010000001110021101000?0011011?1001011?1?00110101?000?3  
000011011110000?120001[01]1?011?02100[01]000001101??10?10000?0?0010?1??0??00000110000  
010000110?0001001100200?0?00000000101[12]01000[01]1100010010?000000000?0020?00?100000  
000?1000010?0[01]0100?00??1000?11?0?1000000?0??1????????10000010000????????????????110  
00????????????????00??0??010?0?0?0????0?0110?0000?0?0110?000??0?0?0?0?0????02?1?0  
?110?1000????10?0??0?0?1??0??????

*Metriorhynchus superciliosus*

[012]02?1[12]11020011?20100100010000001110021101000?0011011?1001011?1?001101?1000103000  
0??01111?0000????0?0?012?02?10000??11101??10?10000?0?0010????0??000??0000?0000110?  
00?00011?0200?0?00000000101101000?1100000010?000000??0?0020000?10000000030011111010  
100??????00??????000?0?001?0?0??1????????????????  
00?0?0??100010?0?0?1??011000100????10?00????0?0????????????020100?1[01]1??000????010?  
0????0?0?1??[01]0??????

*Metriorhynchus casamiquelai*

0?2?1??10?0011?20?0010?010?000????02?101001?0??1?1????0?0??0?1101????010?0000????????  
??????????0?01??0?10????1101??1??10????0010????????0????????0??00110?0?0????0?0?  
0?0?0?00?0??1????0?1?00?001????0????0??2????1?0?00?01??111?110?000????00??????







## Apéndice 5. Lista de sinapomorfias

Lista de sinapomorfias no ambiguas de los 9980 AMP obtenidos del segundo análisis filogenéticos conducido en T.N.T. Los números de nodos se refieren a la enumeración de nodos del consenso estricto que se muestra en la Figura 7.6b. Carácter = Car.

<i>Gracilisuchus:</i>	Car. 140: 0 --> 1	Car. 101: 1 --> 0
Sin autapomorfias	Car. 159: 0 --> 1	Car. 102: 1 --> 2
<i>Terrestrisuchus:</i>	Car. 172: 0 --> 1	Car. 125: 0 --> 2
Sin autapomorfias	Car. 261: 0 --> 1	Car. 127: 1 --> 2
<i>Dibothrosuchus:</i>	<i>Hsisosuchus chowi:</i>	Car. 132: 0 --> 1
Car. 14: 0 --> 1	Car. 183: 0 --> 1	Car. 142: 1 --> 2
Car. 78: 0 --> 1	<i>Hsisosuchus chungkingensis:</i>	Car. 148: 0 --> 2
Car. 89: 0 --> 2	Car. 206: 0 --> 1	Car. 149: 1 --> 0
<i>Protosuchus richardsoni:</i>	<i>Fruitachampsia:</i>	Car. 153: 0 --> 2
Car. 423: 1 --> 2	Car. 11: 0 --> 1	Car. 175: 1 --> 0
<i>Protosuchus haughtoni:</i>	Car. 18: 1 --> 0	Car. 184: 0 --> 1
Car. 205: 1 --> 0	Car. 24: 1 --> 0	Car. 190: 0 --> 1
Car. 279: 0 --> 1	Car. 31: 1 --> 0	Car. 201: 0 --> 1
<i>Hemiprotosuchus:</i>	Car. 39: 0 --> 1	Car. 209: 0 --> 1
Car. 32: 0 --> 1	Car. 43: 0 --> 1	Car. 218: 0 --> 1
Car. 423: 1 --> 0	Car. 66: 1 --> 2	Car. 239: 0 --> 1
Car. 433: 0 --> 1	Car. 91: 0 --> 1	Car. 257: 0 --> 1
<i>Orthosuchus:</i>	Car. 92: 0 --> 1	Car. 341: 0 --> 1
Car. 10: 0 --> 1	Car. 100: 0 --> 1	Car. 352: 0 --> 1
Car. 85: 0 --> 1	Car. 110: 0 --> 1	Car. 364: 0 --> 1
Car. 104: 1 --> 2	Car. 126: 1 --> 0	Car. 382: 0 --> 1
Car. 107: 0 --> 4	Car. 134: 0 --> 1	Car. 425: 0 --> 1
Car. 130: 0 --> 1	Car. 265: 0 --> 1	Car. 428: 0 --> 1
Car. 141: 1 --> 0	Car. 294: 0 --> 1	Car. 437: 0 --> 1
Car. 152: 0 --> 1	Car. 365: 1 --> 0	Car. 443: 0 --> 1
Car. 162: 0 --> 1	<i>Uruguaysuchus:</i>	<i>Malawisuchus:</i>
<i>Edentosuchus:</i>	Car. 166: 1 --> 0	Car. 139: 1 --> 0
Car. 66: 1 --> 2	Car. 175: 1 --> 0	Car. 277: 0 --> 1
Car. 120: 0 --> 1	Car. 272: 1 --> 0	Car. 423: 0 --> 1
Car. 124: 0 --> 1	Car. 277: 0 --> 1	<i>Pakasuchus:</i>
Car. 129: 0 --> 1	Car. 278: 0 --> 1	Car. 10: 0 --> 1
Car. 142: 0 --> 1	<i>Candidodon:</i>	Car. 66: 1 --> 2
Forma de Kayenta:	Car. 18: 1 --> 0	Car. 79: 0 --> 1
Car. 118: 0 --> 1	Car. 107: 0 --> 1	Car. 89: 2 --> 1
<i>Zaraasuchus:</i>	Car. 119: 1 --> 0	Car. 104: 2 --> 1
Car. 198: 0 --> 1	Car. 127: 1 --> 0	Car. 166: 0 --> 1
<i>Gobiosuchus:</i>	Car. 139: 1 --> 0	Car. 234: 0 --> 1
Car. 423: 1 --> 0	Car. 148: 0 --> 1	Car. 393: 0 --> 1
<i>Sichuanosuchus</i>	Car. 389: 0 --> 1	<i>Chimaerasuchus:</i>
<i>shuhanensis:</i>	Car. 399: 0 --> 1	Car. 8: 0 --> 1
Car. 21: 0 --> 1	Car. 412: 0 --> 1	Car. 10: 0 --> 1
Car. 144: 1 --> 0	<i>Libycosuchus:</i>	Car. 69: 1 --> 0
<i>Sichuanosuchus</i>	Car. 191: 1 --> 0	Car. 75: 0 --> 1
<i>huidongensis:</i>	Car. 436: 0 --> 1	Car. 83: 1 --> 0
Car. 262: 0 --> 1	<i>Simosuchus:</i>	Car. 100: 0 --> 1
<i>Shantungosuchus:</i>	Car. 2: 1 --> 3	Car. 105: 1 --> 3
Car. 140: 0 --> 1	Car. 4: 0 --> 1	Car. 107: 0 --> 4
<i>Zosuchus:</i>	Car. 9: 2 --> 0	Car. 120: 0 --> 1
Car. 31: 1 --> 0	Car. 15: 1 --> 0	Car. 123: 0 --> 1
Car. 43: 0 --> 2	Car. 16: 1 --> 0	Car. 139: 1 --> 0
Car. 65: 0 --> 1	Car. 36: 2 --> 1	Car. 151: 1 --> 0
Car. 80: 0 --> 1	Car. 77: 1 --> 0	Car. 153: 0 --> 1
Car. 107: 0 --> 3	Car. 94: 01 --> 2	Car. 218: 0 --> 12
Car. 123: 0 --> 1	Car. 96: 0 --> 1	Car. 301: 1 --> 0

Car. 304: 1 --> 0  
 Car. 387: 0 --> 2  
 Car. 390: 0 --> 1  
*Notosuchus:*  
 Car. 30: 1 --> 0  
 Car. 54: 1 --> 0  
 Car. 58: 1 --> 0  
 Car. 105: 1 --> 0  
 Car. 118: 0 --> 1  
 Car. 129: 1 --> 0  
 Car. 130: 1 --> 0  
 Car. 131: 1 --> 0  
 Car. 135: 0 --> 1  
 Car. 141: 0 --> 1  
 Car. 147: 1 --> 0  
 Car. 161: 1 --> 0  
 Car. 164: 0 --> 1  
 Car. 168: 0 --> 1  
 Car. 179: 0 --> 1  
 Car. 194: 1 --> 0  
 Car. 197: 0 --> 1  
 Car. 207: 0 --> 1  
 Car. 208: 0 --> 1  
 Car. 211: 0 --> 1  
 Car. 216: 0 --> 1  
 Car. 225: 0 --> 1  
 Car. 236: 0 --> 1  
 Car. 294: 1 --> 0  
 Car. 349: 1 --> 0  
 Car. 351: 1 --> 0  
 Car. 353: 1 --> 0  
 Car. 365: 0 --> 1  
 Car. 366: 1 --> 0  
 Car. 369: 1 --> 0  
 Car. 377: 1 --> 0  
 Car. 383: 1 --> 0  
 Car. 384: 1 --> 0  
 Car. 391: 1 --> 0  
 Car. 396: 1 --> 0  
 Car. 411: 0 --> 1  
 Car. 412: 2 --> 1  
 Car. 419: 1 --> 2  
 Car. 424: 0 --> 1  
 Car. 428: 0 --> 1  
 Car. 438: 0 --> 1  
 Car. 439: 1 --> 0  
 Car. 442: 0 --> 1  
 Car. 446: 1 --> 0  
 Car. 448: 0 --> 1  
*Comahuesuchus:*  
 Car. 2: 1 --> 3  
 Car. 22: 1 --> 2  
 Car. 32: 1 --> 0  
 Car. 54: 1 --> 0  
 Car. 59: 0 --> 1  
 Car. 66: 1 --> 2  
 Car. 78: 0 --> 1  
 Car. 80: 0 --> 1  
 Car. 102: 1 --> 0  
 Car. 107: 2 --> 3  
 Car. 119: 2 --> 0  
 Car. 125: 0 --> 2  
 Car. 129: 1 --> 0  
 Car. 136: 1 --> 0  
 Car. 153: 0 --> 1  
 Car. 158: 0 --> 2  
 Car. 163: 1 --> 0  
 Car. 164: 0 --> 1  
 Car. 166: 0 --> 2  
 Car. 182: 0 --> 1  
 Car. 192: 2 --> 1  
 Car. 194: 1 --> 0  
 Car. 211: 0 --> 1  
 Car. 225: 0 --> 12  
 Car. 230: 0 --> 1  
 Car. 261: 0 --> 1  
 Car. 264: 0 --> 1  
 Car. 265: 0 --> 1  
 Car. 283: 0 --> 1  
 Car. 351: 1 --> 0  
 Car. 356: 1 --> 0  
 Car. 362: 1 --> 0  
 Car. 381: 0 --> 1  
 Car. 383: 1 --> 0  
 Car. 384: 1 --> 0  
 Car. 385: 1 --> 0  
 Car. 387: 1 --> 0  
 Car. 391: 1 --> 0  
 Car. 393: 1 --> 0  
 Car. 417: 1 --> 2  
 Car. 418: 1 --> 0  
 Car. 419: 1 --> 2  
 Car. 423: 0 --> 1  
 Car. 446: 1 --> 0  
*Mariliasuchus:*  
 Car. 28: 1 --> 0  
 Car. 66: 1 --> 2  
 Car. 97: 0 --> 2  
 Car. 107: 2 --> 3  
 Car. 147: 1 --> 0  
 Car. 166: 0 --> 12  
 Car. 207: 0 --> 1  
 Car. 225: 0 --> 12  
 Car. 228: 0 --> 1  
 Car. 230: 0 --> 1  
 Car. 236: 0 --> 1  
 Car. 261: 0 --> 1  
 Car. 263: 1 --> 0  
 Car. 292: 0 --> 1  
 Car. 294: 1 --> 0  
 Car. 347: 0 --> 1  
 Car. 348: 0 --> 1  
 Car. 352: 0 --> 1  
 Car. 358: 1 --> 2  
 Car. 359: 0 --> 1  
 Car. 381: 0 --> 1  
 Car. 383: 1 --> 0  
 Car. 392: 1 --> 0  
 Car. 396: 1 --> 0  
 Car. 423: 0 --> 2  
 Car. 443: 0 --> 1  
*Labidiosuchus:*  
 Car. 161: 1 --> 0  
 Car. 261: 0 --> 1  
 Car. 392: 1 --> 0  
*Caryonosuchus:*  
 Car. 105: 1 --> 3  
 Car. 134: 1 --> 0  
 Car. 363: 0 --> 1  
 Car. 380: 1 --> 0  
*Sphagesaurus huenei:*  
 Car. 66: 1 --> 2  
 Car. 101: 1 --> 0  
 Car. 105: 1 --> 3  
 Car. 111: 1 --> 0  
 Car. 120: 0 --> 1  
 Car. 123: 0 --> 1  
 Car. 128: 0 --> 1  
 Car. 132: 0 --> 1  
 Car. 133: 0 --> 1  
 Car. 142: 1 --> 0  
 Car. 163: 1 --> 0  
 Car. 225: 0 --> 1  
 Car. 292: 0 --> 1  
 Car. 356: 1 --> 2  
 Car. 363: 0 --> 1  
 Car. 380: 1 --> 0  
 Car. 398: 0 --> 1  
 Car. 417: 1 --> 2  
*Armadillosuchus:*  
 Car. 21: 1 --> 0  
 Car. 30: 1 --> 0  
 Car. 31: 0 --> 1  
 Car. 66: 1 --> 2  
 Car. 96: 0 --> 1  
 Car. 105: 1 --> 3  
 Car. 111: 1 --> 0  
 Car. 123: 0 --> 1  
 Car. 134: 1 --> 0  
 Car. 142: 1 --> 0  
 Car. 163: 1 --> 0  
 Car. 167: 0 --> 1  
 Car. 180: 0 --> 1  
 Car. 210: 0 --> 1  
 Car. 266: 1 --> 0  
 Car. 323: 1 --> 0  
 Car. 352: 0 --> 1  
 Car. 354: 1 --> 0  
 Car. 356: 1 --> 2  
 Car. 363: 0 --> 1  
 Car. 412: 2 --> 01  
 Car. 423: 0 --> 2  
*Caipirasuchus stenognathus:*  
 Car. 18: 1 --> 0  
 Car. 208: 0 --> 1  
 Car. 228: 0 --> 1  
 Car. 263: 1 --> 0  
 Car. 350: 0 --> 1  
 Car. 352: 0 --> 1  
 Car. 363: 0 --> 2

Car. 382: 0 --> 1	Car. 129: 1 --> 0	<i>Iberosuchus:</i>
Car. 388: 0 --> 1	Car. 215: 0 --> 1	Sin autapomorfias
Car. 398: 0 --> 1	Car. 228: 0 --> 1	<i>Bretesuchus:</i>
Car. 399: 0 --> 1	Car. 230: 0 --> 1	Car. 226: 0 --> 1
Car. 411: 0 --> 1	Car. 261: 0 --> 1	<i>Barinasuchus:</i>
<i>Caipirasuchus</i>	Car. 365: 0 --> 1	Sin autapomorfias
<i>montealtensis:</i>	Car. 384: 1 --> 0	<i>Sebecus huilensis:</i>
Car. 101: 1 --> 0	Car. 385: 1 --> 0	Sin autapomorfias
Car. 224: 2 --> 1	Car. 388: 0 --> 1	<i>Sebecus icaeorhinus:</i>
Car. 292: 0 --> 1	Car. 390: 0 --> 1	Car. 395: 0 --> 1
Car. 350: 0 --> 1	<i>Coringasuchus:</i>	<i>Sebecus querejazus:</i>
Car. 363: 0 --> 2	Car. 235: 0 --> 2	Car. 41: 1 --> 0
Car. 371: 1 --> 0	<i>Morrinhosuchus:</i>	Car. 68: 0 --> 1
Car. 382: 0 --> 1	Car. 118: 0 --> 1	Car. 178: 1 --> 0
Car. 398: 0 --> 1	Car. 130: 1 --> 0	<i>Ayllusuchus:</i>
Car. 411: 0 --> 1	Car. 136: 1 --> 0	Sin autapomorfias
Car. 417: 1 --> 2	Car. 369: 1 --> 0	<i>Lorosuchus:</i>
<i>Caipirasuchus paulistanus:</i>	Car. 383: 1 --> 0	Car. 2: 0 --> 3
Car. 101: 1 --> 0	<i>Campinasuchus:</i>	Car. 4: 0 --> 1
Car. 224: 2 --> 1	Car. 8: 2 --> 3	Car. 5: 0 --> 2
Car. 263: 1 --> 0	Car. 65: 1 --> 0	Car. 8: 2 --> 1
Car. 264: 0 --> 1	Car. 144: 1 --> 0	Car. 24: 1 --> 0
Car. 277: 0 --> 1	Car. 154: 0 --> 1	Car. 41: 1 --> 0
Car. 350: 0 --> 1	Car. 184: 0 --> 1	Car. 45: 1 --> 3
Car. 363: 0 --> 2	Car. 192: 0 --> 1	Car. 65: 1 --> 0
Car. 382: 0 --> 1	Car. 256: 1 --> 0	Car. 76: 1 --> 2
Car. 398: 0 --> 1	Car. 283: 1 --> 0	Car. 102: 2 --> 3
Car. 406: 1 --> 0	Car. 358: 1 --> 2	Car. 119: 0 --> 1
<i>Yacararani:</i>	Car. 416: 1 --> 0	Car. 134: 1 --> 0
Car. 18: 1 --> 0	Car. 419: 1 --> 0	Car. 141: 0 --> 1
Car. 21: 1 --> 0	<i>Pissarrachampsia:</i>	Car. 155: 0 --> 1
Car. 28: 1 --> 0	Car. 105: 1 --> 2	Car. 159: 0 --> 1
Car. 66: 1 --> 2	Car. 107: 3 --> 4	Car. 161: 0 --> 1
Car. 73: 1 --> 0	Car. 192: 0 --> 1	Car. 225: 2 --> 0
Car. 120: 0 --> 1	Car. 227: 2 --> 1	Car. 264: 0 --> 1
Car. 197: 0 --> 1	Car. 236: 0 --> 1	Car. 265: 0 --> 1
Car. 216: 0 --> 1	<i>Baurusuchus albertoi:</i>	Car. 285: 0 --> 1
Car. 230: 0 --> 1	Car. 429: 1 --> 0	Car. 367: 1 --> 2
Car. 261: 0 --> 1	<i>Baurusuchus pachecoi:</i>	Car. 398: 1 --> 0
Car. 263: 1 --> 0	Car. 73: 0 --> 1	Car. 423: 0 --> 1
Car. 277: 0 --> 1	Car. 358: 1 --> 2	Forma de Lumbra:
Car. 347: 0 --> 1	<i>Baurusuchus salgadoensis:</i>	Car. 120: 0 --> 1
Car. 348: 0 --> 1	Sin autapomorfias	<i>Pabhwehshi:</i>
Car. 352: 0 --> 1	<i>Stratiotosuchus:</i>	Car. 77: 0 --> 1
Car. 356: 1 --> 0	Car. 105: 1 --> 2	Car. 105: 1 --> 2
Car. 358: 1 --> 2	Car. 213: 0 --> 1	Car. 236: 0 --> 1
Car. 359: 0 --> 1	Car. 226: 1 --> 0	Car. 408: 0 --> 1
Car. 382: 0 --> 1	Car. 356: 1 --> 0	<i>Araripesuchus gomesii:</i>
Car. 384: 1 --> 0	Car. 403: 0 --> 1	Car. 122: 1 --> 0
Car. 385: 1 --> 0	<i>Pehuenchesuchus:</i>	Car. 166: 1 --> 2
Car. 388: 0 --> 1	Car. 79: 1 --> 0	Car. 185: 1 --> 0
Car. 390: 0 --> 1	Car. 119: 0 --> 1	Car. 264: 0 --> 1
Car. 404: 0 --> 1	<i>Cynodontosuchus:</i>	Car. 358: 1 --> 0
Car. 417: 1 --> 0	Car. 107: 0 --> 3	<i>Araripesuchus patagonicus:</i>
Car. 423: 0 --> 2	Car. 128: 0 --> 1	Sin autapomorfias
Car. 424: 0 --> 1	Car. 360: 0 --> 1	<i>Araripesuchus buitreaensis:</i>
Car. 428: 0 --> 1	Car. 405: 0 --> 1	Car. 22: 1 --> 0
Car. 450: 1 --> 0	Car. 409: 0 --> 1	Car. 146: 0 --> 12
<i>Adamantinasuchus:</i>	<i>Bergisuchus:</i>	Car. 164: 0 --> 1
Car. 121: 1 --> 0	Sin autapomorfias	Car. 197: 0 --> 1

Car. 292: 0 --> 1	Car. 140: 0 --> 1	Car. 359: 1 --> 0
Car. 423: 1 --> 0	Car. 166: 1 --> 2	<i>Sunosuchus:</i>
<i>Araripesuchus wegeneri:</i>	Car. 180: 0 --> 1	Car. 6: 1 --> 0
Car. 21: 0 --> 1	Car. 208: 1 --> 0	Car. 10: 0 --> 1
Car. 225: 0 --> 1	Car. 265: 0 --> 1	Car. 75: 0 --> 1
Car. 423: 1 --> 2	Car. 376: 1 --> 0	Car. 78: 2 --> 1
<i>Araripesuchus</i>	Car. 400: 0 --> 1	Car. 267: 0 --> 1
<i>tsangatsangana:</i>	<i>Kaprosuchus:</i>	<i>Shamosuchus:</i>
Car. 55: 1 --> 0	Car. 21: 0 --> 1	Car. 10: 0 --> 1
Car. 140: 0 --> 1	Car. 69: 1 --> 0	Car. 121: 1 --> 0
Car. 197: 0 --> 1	Car. 77: 0 --> 1	Car. 183: 1 --> 0
Car. 264: 0 --> 1	Car. 78: 1 --> 2	Car. 219: 0 --> 1
Car. 367: 1 --> 2	Car. 199: 0 --> 1	Car. 276: 0 --> 1
<i>Anatosuchus:</i>	Car. 270: 0 --> 1	Car. 412: 0 --> 2
Car. 2: 1 --> 3	<i>Stolokrosuchus:</i>	Car. 416: 1 --> 0
Car. 21: 0 --> 1	Car. 76: 2 --> 3	Car. 447: 2 --> 0
Car. 127: 1 --> 0	Car. 123: 0 --> 1	<i>Bernissartia:</i>
Car. 139: 1 --> 0	Car. 129: 0 --> 1	Car. 263: 0 --> 1
Car. 184: 0 --> 1	Car. 147: 0 --> 1	Car. 279: 0 --> 1
Car. 185: 1 --> 0	Car. 155: 0 --> 1	<i>Hylaeochampsia:</i>
Car. 234: 0 --> 1	Car. 160: 0 --> 1	Car. 0: 2 --> 0
Car. 239: 0 --> 1	Car. 169: 0 --> 1	Car. 10: 0 --> 1
Car. 422: 0 --> 1	Car. 226: 0 --> 1	Car. 183: 1 --> 2
Car. 448: 0 --> 1	Car. 242: 0 --> 1	Car. 419: 1 --> 0
<i>Montealtosuchus:</i>	Car. 282: 0 --> 1	Car. 432: 0 --> 1
Car. 30: 0 --> 1	Car. 283: 0 --> 1	Forma de Glen Rose:
Car. 105: 0 --> 1	Car. 284: 1 --> 0	Car. 5: 2 --> 0
Car. 226: 1 --> 0	Car. 285: 0 --> 1	Car. 30: 0 --> 1
Car. 416: 1 --> 0	Car. 286: 0 --> 1	Car. 65: 1 --> 0
Car. 425: 1 --> 0	Car. 294: 0 --> 2	Car. 79: 0 --> 1
Car. 427: 0 --> 1	Car. 385: 0 --> 1	Car. 183: 1 --> 0
<i>Uberabasuchus:</i>	Car. 408: 0 --> 1	Car. 218: 0 --> 2
Car. 73: 0 --> 1	<i>Theriosuchus:</i>	Car. 261: 0 --> 2
Car. 101: 1 --> 0	Car. 11: 0 --> 1	Car. 275: 0 --> 1
Car. 104: 1 --> 2	Car. 21: 0 --> 1	Car. 395: 0 --> 1
Car. 430: 1 --> 0	<i>Alligatorium:</i>	<i>Borealosuchus:</i>
<i>Lomasuchus:</i>	Car. 31: 1 --> 0	Car. 49: 0 --> 1
Car. 411: 0 --> 1	Car. 90: 3 --> 0	Car. 88: 0 --> 1
Car. 423: 1 --> 0	<i>Goniopholis simus:</i>	Car. 100: 0 --> 1
<i>Gasparinisuchus:</i>	Car. 4: 0 --> 1	Car. 259: 1 --> 0
Car. 72: 0 --> 1	Car. 9: 1 --> 2	Car. 264: 0 --> 1
Car. 131: 0 --> 1	Car. 384: 0 --> 1	<i>Pristichampsus vorax:</i>
Car. 177: 1 --> 0	Car. 385: 0 --> 1	Car. 2: 3 --> 0
Car. 440: 1 --> 0	Car. 412: 0 --> 2	Car. 22: 0 --> 1
Car. 448: 0 --> 1	Car. 423: 1 --> 2	Car. 63: 0 --> 1
<i>Hamadasuchus:</i>	<i>Goniopholis stovalli:</i>	Car. 100: 0 --> 1
Car. 10: 1 --> 0	Car. 4: 0 --> 1	Car. 119: 1 --> 0
Car. 35: 2 --> 1	Car. 105: 0 --> 1	Car. 139: 0 --> 1
Car. 77: 0 --> 1	Car. 423: 1 --> 2	Car. 159: 1 --> 0
Car. 78: 1 --> 2	<i>Eutretauranosuchus:</i>	Car. 180: 0 --> 1
Car. 105: 0 --> 1	Car. 158: 3 --> 012	Car. 264: 0 --> 1
Car. 125: 0 --> 1	Car. 263: 0 --> 1	<i>Eothoracosaurus</i>
Car. 129: 0 --> 1	Car. 443: 1 --> 0	<i>mississippiensis:</i>
Car. 347: 0 --> 1	<i>Calsoyasuchus:</i>	Car. 31: 1 --> 0
Car. 399: 0 --> 1	Car. 6: 1 --> 0	Car. 100: 0 --> 1
Car. 408: 0 --> 1	Car. 22: 0 --> 2	<i>Gavialis:</i>
<i>Mahajangasuchus:</i>	Car. 66: 2 --> 1	Car. 1: 0 --> 1
Car. 17: 0 --> 1	Car. 78: 2 --> 1	Car. 13: 0 --> 1
Car. 31: 1 --> 0	Car. 182: 1 --> 0	Car. 22: 0 --> 1
Car. 73: 0 --> 1	Car. 264: 0 --> 1	Car. 255: 0 --> 1

Car. 265: 0 --> 1	<i>Rhabdognathus:</i>	<i>Rukwasuchus:</i>
Car. 279: 0 --> 1	Car. 45: 1 --> 2	Car. 425: 1 --> 0
<i>Leidyosuchus canadensis:</i>	<i>Sokotosuchus:</i>	Nodo 116 :
Car. 49: 0 --> 1	Car. 8: 0 --> 1	Car. 32: 0 --> 1
<i>Asiatosuchus germanicus:</i>	Car. 78: 0 --> 1	Car. 127: 1 --> 0
Car. 22: 0 --> 1	Car. 177: 0 --> 1	Car. 142: 2 --> 1
Car. 31: 1 --> 0	<i>Dyrosaurus:</i>	Nodo 117 :
Car. 81: 1 --> 2	Car. 18: 0 --> 1	Sin autapomorfias
Car. 116: 0 --> 1	Car. 166: 2 --> 0	Nodo 118 :
Car. 257: 0 --> 1	Car. 426: 0 --> 2	Car. 16: 0 --> 1
Car. 264: 0 --> 1	Car. 432: 1 --> 0	Car. 134: 0 --> 1
<i>Crocodylus:</i>	<i>Hyposaurus:</i>	Car. 208: 0 --> 1
Car. 22: 0 --> 2	Car. 412: 2 --> 01	Nodo 119 :
Car. 45: 1 --> 2	<i>Pholidosaurus:</i>	Car. 2: 1 --> 0
Car. 70: 1 --> 2	Car. 1: 0 --> 1	Car. 57: 0 --> 1
Car. 76: 2 --> 0	Car. 424: 0 --> 2	Car. 99: 0 --> 1
Car. 81: 1 --> 2	<i>Sarcosuchus:</i>	Car. 119: 1 --> 0
Car. 95: 1 --> 0	Car. 2: 2 --> 3	Car. 215: 0 --> 1
Car. 96: 1 --> 2	Car. 79: 0 --> 1	Car. 443: 0 --> 1
Car. 99: 1 --> 0	Car. 264: 0 --> 1	Nodo 120 :
Car. 125: 1 --> 2	Car. 277: 0 --> 1	Car. 47: 1 --> 0
Car. 257: 0 --> 1	Car. 385: 1 --> 0	Car. 49: 0 --> 1
Car. 378: 0 --> 1	Car. 412: 2 --> 0	Car. 73: 0 --> 1
Car. 423: 1 --> 0	<i>Terminonaris:</i>	Car. 90: 0 --> 234
Car. 428: 0 --> 1	Sin autapomorfias	Car. 102: 3 --> 0
Car. 443: 1 --> 0	<i>Rugosuchus:</i>	Car. 131: 0 --> 1
<i>Diplocynodon hantoniensis:</i>	Car. 94: 1 --> 2	Nodo 121 :
Sin autapomorfias	Car. 127: 1 --> 0	Car. 59: 0 --> 1
<i>Alligator:</i>	Car. 256: 0 --> 1	Car. 105: 2 --> 1
Car. 8: 1 --> 0	Car. 279: 0 --> 1	Car. 113: 0 --> 1
Car. 65: 1 --> 0	Car. 385: 0 --> 1	Car. 126: 1 --> 0
Car. 68: 0 --> 2	Car. 432: 0 --> 1	Car. 142: 2 --> 0
Car. 81: 1 --> 2	<i>Argochampsia:</i>	Nodo 122 :
Car. 88: 0 --> 1	Car. 24: 1 --> 0	Car. 0: 0 --> 2
Car. 99: 1 --> 0	Car. 35: 0 --> 1	Car. 2: 0 --> 1
Car. 143: 0 --> 1	Car. 67: 1 --> 0	Car. 15: 0 --> 1
Car. 264: 0 --> 1	Car. 233: 1 --> 0	Car. 18: 0 --> 1
Car. 265: 0 --> 1	Car. 256: 0 --> 1	Car. 23: 0 --> 1
<i>Pelagosaurus:</i>	MPCA-PV-240 :	Car. 29: 0 --> 1
Car. 19: 0 --> 1	Car. 426: 2 --> 4	Car. 31: 0 --> 1
Car. 24: 1 --> 0	MPCA-PV-241 :	Car. 44: 0 --> 2
Car. 58: 1 --> 0	Car. 417: 0 --> 3	Car. 46: 0 --> 1
<i>Steneosaurus bollensis :</i>	MCF-PVPH-160 :	Car. 50: 0 --> 1
Car. 208: 0 --> 1	Car. 101: 1 --> 0	Car. 54: 0 --> 1
Car. 422: 0 --> 1	Car. 453: 0 --> 1	Car. 66: 0 --> 1
<i>Metriorhynchus</i>	MCF-PVPH-413 :	Car. 67: 0 --> 1
<i>superciliosus:</i>	Car. 157: 0 --> 1	Car. 81: 0 --> 1
Car. 361: 0 --> 1	Car. 430: 0 --> 1	Car. 94: 0 --> 1
<i>Metriorhynchus</i>	<i>Wargosuchus:</i>	Car. 98: 0 --> 1
<i>casamiquelai:</i>	Car. 110: 0 --> 1	Car. 121: 1 --> 0
Car. 43: 0 --> 1	Car. 123: 0 --> 1	Car. 139: 1 --> 0
Car. 241: 0 --> 1	Car. 124: 1 --> 0	Car. 195: 0 --> 1
<i>Cricosaurus araucaniensis:</i>	Car. 177: 0 --> 1	Car. 196: 0 --> 2
Sin autapomorfias	Car. 213: 0 --> 1	Car. 203: 0 --> 1
<i>Cricosaurus suevicus:</i>	Car. 236: 0 --> 1	Car. 204: 0 --> 1
Sin autapomorfias	Car. 283: 1 --> 0	Car. 251: 0 --> 1
<i>Dakosaurus maximus:</i>	Car. 287: 0 --> 1	Car. 328: 0 --> 1
Car. 31: 1 --> 0	Car. 288: 0 --> 1	Nodo 123 :
<i>Dakosaurus andiniensis:</i>	Car. 289: 1 --> 0	Car. 8: 3 --> 2
Sin autapomorfias	Car. 443: 0 --> 1	Car. 38: 0 --> 1

Car. 107: 0 --> 2  
 Car. 159: 0 --> 1  
 Car. 161: 0 --> 1  
 Car. 187: 0 --> 1  
 Car. 194: 0 --> 1  
 Car. 209: 0 --> 1  
 Car. 389: 0 --> 1  
 Nodo 124 :  
 Car. 0: 2 --> 1  
 Car. 74: 0 --> 1  
 Car. 96: 0 --> 1  
 Car. 205: 1 --> 0  
 Car. 213: 0 --> 1  
 Car. 214: 0 --> 1  
 Car. 215: 0 --> 1  
 Car. 216: 0 --> 2  
 Car. 218: 0 --> 1  
 Car. 219: 0 --> 1  
 Car. 220: 0 --> 1  
 Car. 221: 0 --> 1  
 Car. 222: 0 --> 1  
 Car. 223: 0 --> 1  
 Car. 264: 1 --> 0  
 Nodo 125 :  
 Car. 35: 0 --> 2  
 Car. 48: 0 --> 2  
 Car. 163: 0 --> 1  
 Car. 268: 0 --> 1  
 Car. 359: 0 --> 1  
 Nodo 126 :  
 Car. 36: 2 --> 1  
 Car. 137: 0 --> 1  
 Car. 163: 1 --> 0  
 Car. 199: 0 --> 1  
 Car. 201: 0 --> 1  
 Car. 205: 1 --> 0  
 Car. 215: 0 --> 1  
 Car. 218: 0 --> 1  
 Car. 219: 0 --> 1  
 Nodo 127:  
 Car. 105: 2 --> 1  
 Car. 139: 0 --> 1  
 Car. 217: 1 --> 0  
 Nodo 128:  
 Car. 20: 0 --> 1  
 Car. 24: 0 --> 1  
 Car. 36: 0 --> 2  
 Car. 38: 0 --> 1  
 Car. 40: 0 --> 1  
 Car. 78: 0 --> 1  
 Car. 102: 3 --> 0  
 Car. 124: 0 --> 1  
 Car. 149: 0 --> 1  
 Car. 191: 0 --> 1  
 Car. 196: 2 --> 1  
 Car. 208: 0 --> 1  
 Car. 356: 0 --> 1  
 Nodo 129:  
 Car. 15: 1 --> 0  
 Car. 20: 1 --> 0  
 Car. 36: 2 --> 1  
 Car. 101: 1 --> 0  
 Car. 106: 0 --> 1  
 Car. 127: 1 --> 0  
 Nodo 130:  
 Car. 8: 2 --> 1  
 Car. 16: 0 --> 1  
 Car. 30: 1 --> 0  
 Car. 45: 0 --> 1  
 Car. 76: 0 --> 2  
 Car. 118: 0 --> 1  
 Car. 121: 0 --> 1  
 Car. 132: 1 --> 0  
 Car. 412: 2 --> 0  
 Nodo 131:  
 Car. 54: 1 --> 0  
 Car. 142: 2 --> 1  
 Car. 264: 1 --> 0  
 Car. 443: 0 --> 1  
 Nodo 132:  
 Car. 182: 1 --> 0  
 Car. 192: 0 --> 1  
 Nodo 133:  
 Car. 10: 1 --> 0  
 Car. 30: 0 --> 1  
 Car. 105: 0 --> 1  
 Car. 188: 0 --> 1  
 Car. 224: 2 --> 1  
 Car. 352: 0 --> 1  
 Car. 448: 0 --> 1  
 Nodo 134:  
 Car. 58: 1 --> 0  
 Car. 119: 1 --> 0  
 Car. 134: 0 --> 1  
 Nodo 135: Uruguaysuchidae  
 Car. 26: 0 --> 1  
 Car. 31: 1 --> 0  
 Car. 144: 1 --> 0  
 Car. 148: 0 --> 1  
 Car. 186: 0 --> 1  
 Car. 196: 0 --> 1  
 Car. 369: 1 --> 0  
 Car. 399: 0 --> 1  
 Nodo 136:  
 Car. 10: 0 --> 1  
 Car. 166: 0 --> 1  
 Car. 182: 0 --> 1  
 Car. 272: 0 --> 1  
 Car. 283: 0 --> 1  
 Car. 294: 0 --> 1  
 Car. 337: 0 --> 1  
 Car. 416: 0 --> 1  
 Nodo 137: Notosuchia  
 Car. 8: 1 --> 0  
 Car. 93: 1 --> 0  
 Car. 151: 0 --> 1  
 Car. 156: 0 --> 1  
 Car. 185: 0 --> 1  
 Car. 271: 0 --> 1  
 Car. 295: 0 --> 1  
 Car. 298: 0 --> 1  
 Car. 301: 0 --> 1  
 Car. 302: 0 --> 1  
 Car. 304: 0 --> 1  
 Car. 313: 0 --> 1  
 Car. 325: 0 --> 1  
 Car. 326: 0 --> 1  
 Car. 327: 0 --> 1  
 Car. 342: 1 --> 2  
 Car. 368: 0 --> 1  
 Car. 378: 0 --> 1  
 Nodo 138:  
 Mesoeucrocodylia  
 Car. 9: 0 --> 2  
 Car. 14: 0 --> 1  
 Car. 44: 2 --> 1  
 Car. 70: 0 --> 1  
 Car. 90: 0 --> 3  
 Car. 105: 1 --> 0  
 Car. 198: 0 --> 1  
 Car. 355: 1 --> 2  
 Car. 431: 0 --> 1  
 Nodo 139:  
 Car. 77: 0 --> 1  
 Car. 102: 0 --> 1  
 Car. 134: 0 --> 1  
 Car. 169: 0 --> 1  
 Car. 225: 0 --> 1  
 Car. 443: 1 --> 0  
 Nodo 140: Ziphosuchia  
 Car. 78: 1 --> 0  
 Car. 104: 1 --> 2  
 Car. 106: 0 --> 1  
 Nodo 141:  
 Car. 0: 2 --> 1  
 Car. 31: 1 --> 0  
 Car. 73: 0 --> 1  
 Car. 186: 0 --> 1  
 Car. 359: 1 --> 0  
 Car. 375: 0 --> 1  
 Car. 423: 1 --> 0  
 Car. 433: 0 --> 1  
 Car. 447: 2 --> 0  
 Nodo 142:  
 Car. 18: 1 --> 0  
 Car. 78: 0 --> 1  
 Car. 103: 0 --> 1  
 Car. 121: 1 --> 0  
 Car. 140: 0 --> 1  
 Car. 185: 1 --> 0  
 Car. 192: 1 --> 2  
 Car. 194: 0 --> 1  
 Car. 300: 0 --> 1  
 Car. 348: 0 --> 1  
 Car. 389: 0 --> 1  
 Nodo 143:  
 Car. 41: 0 --> 1  
 Car. 65: 0 --> 1  
 Car. 76: 2 --> 1  
 Car. 119: 1 --> 2

Car. 181: 1 --> 0	Car. 73: 1 --> 0	Car. 191: 1 --> 0
Car. 225: 1 --> 2	Car. 75: 0 --> 1	Car. 192: 1 --> 0
Car. 231: 0 --> 1	Car. 77: 0 --> 1	Car. 208: 0 --> 1
Car. 278: 0 --> 1	Car. 107: 0 --> 3	Car. 211: 0 --> 1
Car. 308: 0 --> 1	Car. 120: 0 --> 1	Car. 227: 0 --> 2
Car. 310: 0 --> 1	Car. 128: 0 --> 1	Car. 235: 0 --> 1
Car. 314: 1 --> 0	Car. 133: 0 --> 1	Car. 267: 0 --> 1
Car. 317: 0 --> 1	Car. 135: 0 --> 1	Car. 283: 0 --> 1
Car. 321: 0 --> 1	Car. 140: 0 --> 1	Car. 292: 0 --> 1
Car. 322: 0 --> 1	Car. 142: 1 --> 2	Car. 296: 0 --> 1
Car. 376: 1 --> 0	Car. 148: 0 --> 1	Car. 311: 0 --> 1
Nodo 144:	Car. 178: 1 --> 0	Car. 337: 0 --> 1
Car. 30: 0 --> 1	Car. 179: 0 --> 1	Car. 359: 0 --> 1
Car. 44: 1 --> 2	Car. 181: 0 --> 1	Car. 398: 0 --> 1
Car. 54: 0 --> 1	Car. 191: 0 --> 1	Car. 416: 0 --> 1
Car. 103: 0 --> 1	Car. 197: 0 --> 1	Nodo 147:
Car. 107: 0 --> 2	Car. 211: 1 --> 0	Car. 45: 1 --> 3
Car. 110: 0 --> 1	Car. 226: 0 --> 1	Car. 403: 0 --> 1
Car. 118: 1 --> 0	Car. 232: 0 --> 1	Nodo 148:
Car. 131: 0 --> 1	Car. 234: 0 --> 1	Car. 398: 1 --> 0
Car. 136: 0 --> 1	Car. 256: 0 --> 1	Nodo 149:
Car. 140: 0 --> 1	Car. 289: 0 --> 1	Car. 66: 2 --> 1
Car. 147: 0 --> 1	Car. 290: 0 --> 1	Car. 138: 1 --> 0
Car. 148: 0 --> 1	Car. 291: 0 --> 1	Car. 160: 0 --> 1
Car. 167: 1 --> 0	Car. 306: 0 --> 1	Nodo 150:
Car. 184: 0 --> 1	Car. 312: 0 --> 1	Car. 284: 1 --> 2
Car. 190: 0 --> 1	Car. 349: 0 --> 1	Car. 408: 0 --> 1
Car. 192: 1 --> 2	Car. 354: 0 --> 1	Nodo 151:
Car. 194: 0 --> 1	Car. 360: 0 --> 1	Car. 287: 0 --> 1
Car. 225: 2 --> 0	Car. 361: 0 --> 1	Nodo 152:
Car. 227: 0 --> 1	Car. 397: 0 --> 1	Car. 68: 1 --> 0
Car. 229: 0 --> 1	Car. 399: 0 --> 1	Car. 138: 1 --> 0
Car. 234: 0 --> 1	Car. 400: 0 --> 12	Nodo 153:
Car. 291: 0 --> 1	Car. 401: 0 --> 1	Car. 8: 2 --> 1
Car. 294: 0 --> 1	Car. 402: 0 --> 1	Car. 139: 1 --> 2
Car. 300: 0 --> 1	Car. 404: 0 --> 1	Nodo 154:
Car. 349: 0 --> 1	Car. 405: 0 --> 1	Car. 122: 1 --> 0
Car. 351: 0 --> 1	Car. 409: 0 --> 1	Car. 166: 1 --> 2
Car. 354: 0 --> 1	Car. 424: 1 --> 0	Car. 424: 1 --> 0
Car. 362: 0 --> 1	Car. 432: 0 --> 1	Nodo 155:
Car. 366: 0 --> 1	Car. 435: 0 --> 1	Car. 22: 1 --> 0
Car. 367: 1 --> 2	Nodo 146: Sebecosuchia	Car. 169: 0 --> 1
Car. 370: 0 --> 1	Car. 2: 1 --> 0	Car. 294: 1 --> 0
Car. 371: 0 --> 1	Car. 8: 0 --> 2	Nodo 156:
Car. 380: 0 --> 1	Car. 66: 1 --> 2	Car. 212: 0 --> 1
Car. 383: 0 --> 1	Car. 77: 1 --> 0	Car. 213: 0 --> 1
Car. 385: 0 --> 1	Car. 78: 0 --> 1	Car. 282: 0 --> 1
Car. 387: 0 --> 1	Car. 79: 0 --> 1	Car. 433: 0 --> 1
Car. 391: 0 --> 1	Car. 102: 1 --> 2	Nodo 157: Peirosauridae
Car. 394: 0 --> 1	Car. 106: 1 --> 0	Car. 119: 1 --> 0
Car. 396: 0 --> 1	Car. 117: 0 --> 1	Car. 127: 1 --> 0
Car. 412: 0 --> 2	Car. 119: 2 --> 0	Car. 146: 0 --> 1
Car. 413: 0 --> 1	Car. 137: 1 --> 0	Car. 170: 1 --> 0
Car. 422: 0 --> 1	Car. 154: 1 --> 0	Car. 236: 0 --> 1
Car. 424: 1 --> 0	Car. 158: 0 --> 2	Car. 242: 0 --> 2
Nodo 145:	Car. 161: 1 --> 0	Car. 395: 0 --> 1
Car. 11: 0 --> 1	Car. 173: 0 --> 1	Car. 435: 0 --> 1
Car. 35: 2 --> 3	Car. 178: 0 --> 1	Car. 436: 0 --> 1
Car. 43: 0 --> 1	Car. 180: 0 --> 1	Car. 443: 1 --> 0
Car. 44: 1 --> 2	Car. 186: 1 --> 0	Nodo 158:

Car. 76: 2 --> 1	Car. 263: 1 --> 0	Car. 2: 3 --> 2
Car. 79: 0 --> 1	Car. 265: 0 --> 1	Car. 56: 0 --> 1
Car. 163: 1 --> 0	Car. 416: 0 --> 1	Car. 78: 2 --> 0
Car. 191: 1 --> 0	Car. 424: 1 --> 0	Car. 161: 1 --> 0
Car. 226: 0 --> 1	Nodo 167:	Car. 177: 1 --> 0
Car. 277: 0 --> 1	Car. 9: 2 --> 1	Car. 242: 0 --> 1
Car. 329: 0 --> 1	Car. 12: 0 --> 1	Car. 266: 1 --> 0
Car. 425: 0 --> 1	Car. 68: 0 --> 2	Car. 269: 1 --> 0
Car. 432: 0 --> 1	Car. 95: 1 --> 2	Car. 359: 1 --> 0
Nodo 159:	Car. 96: 1 --> 0	Nodo 179:
Car. 55: 1 --> 0	Car. 100: 0 --> 1	Car. 3: 0 --> 1
Nodo 160:	Car. 154: 0 --> 1	Car. 95: 1 --> 0
Car. 430: 1 --> 0	Car. 160: 0 --> 1	Car. 263: 0 --> 1
Nodo 161:	Car. 161: 1 --> 0	Car. 277: 0 --> 1
Car. 54: 0 --> 1	Car. 170: 1 --> 0	Car. 283: 0 --> 1
Car. 58: 1 --> 0	Car. 206: 0 --> 1	Nodo 180:
Car. 63: 0 --> 1	Car. 265: 1 --> 0	Car. 45: 1 --> 2
Car. 69: 1 --> 0	Nodo 168:	Car. 76: 2 --> 0
Car. 132: 0 --> 1	Car. 90: 3 --> 2	Car. 168: 1 --> 0
Car. 166: 1 --> 2	Car. 91: 1 --> 0	Car. 278: 0 --> 1
Car. 177: 0 --> 1	Car. 164: 0 --> 1	Nodo 181:
Car. 412: 2 --> 0	Car. 257: 0 --> 1	Car. 5: 2 --> 1
Nodo 162:	Nodo 169:	Car. 14: 1 --> 0
Car. 278: 0 --> 1	Car. 208: 1 --> 0	Car. 245: 1 --> 0
Nodo 163:	Car. 355: 2 --> 0	Nodo 182:
Car. 0: 2 --> 1	Car. 439: 1 --> 0	Car. 13: 0 --> 1
Car. 2: 1 --> 3	Nodo 170:	Car. 15: 1 --> 2
Car. 4: 0 --> 1	Car. 66: 1 --> 2	Car. 16: 1 --> 0
Car. 5: 0 --> 2	Car. 68: 1 --> 0	Car. 23: 1 --> 0
Car. 35: 2 --> 4	Car. 96: 0 --> 1	Car. 29: 1 --> 0
Car. 42: 0 --> 1	Car. 139: 1 --> 0	Car. 32: 0 --> 1
Car. 102: 0 --> 2	Car. 172: 0 --> 1	Car. 45: 1 --> 0
Car. 104: 1 --> 2	Car. 434: 0 --> 1	Car. 46: 1 --> 0
Car. 122: 1 --> 0	Nodo 171:	Car. 48: 2 --> 1
Car. 125: 0 --> 2	Car. 21: 0 --> 1	Car. 55: 1 --> 0
Car. 153: 0 --> 2	Car. 58: 1 --> 0	Car. 59: 0 --> 1
Car. 190: 0 --> 1	Car. 278: 0 --> 1	Car. 64: 1 --> 0
Car. 256: 0 --> 1	Nodo 172:	Car. 66: 2 --> 1
Car. 286: 0 --> 1	Car. 31: 1 --> 0	Car. 67: 1 --> 0
Car. 293: 0 --> 1	Car. 43: 0 --> 1	Car. 83: 1 --> 0
Car. 397: 0 --> 1	Nodo 173:	Car. 85: 2 --> 1
Car. 398: 0 --> 1	Car. 42: 01 --> 2	Car. 125: 2 --> 0
Nodo 164:	Car. 43: 0 --> 2	Car. 140: 0 --> 1
Car. 159: 0 --> 1	Car. 433: 0 --> 1	Car. 165: 0 --> 1
Car. 163: 1 --> 0	Nodo 174:	Car. 166: 2 --> 0
Car. 166: 0 --> 2	Car. 4: 0 --> 1	Car. 168: 1 --> 0
Car. 183: 0 --> 1	Car. 94: 1 --> 2	Car. 174: 0 --> 1
Car. 191: 1 --> 0	Car. 164: 0 --> 1	Car. 178: 0 --> 2
Car. 245: 0 --> 1	Car. 265: 1 --> 0	Car. 196: 0 --> 1
Car. 417: 1 --> 0	Nodo 175:	Car. 205: 1 --> 0
Nodo 165:	Car. 267: 0 --> 1	Car. 227: 0 --> 2
Car. 16: 1 --> 0	Nodo 176:	Car. 242: 1 --> 3
Car. 30: 0 --> 1	Car. 45: 1 --> 2	Car. 248: 0 --> 1
Car. 34: 0 --> 1	Car. 262: 0 --> 1	Car. 252: 0 --> 1
Nodo 166:	Car. 264: 0 --> 1	Car. 324: 0 --> 1
Car. 2: 1 --> 3	Nodo 177:	Car. 423: 2 --> 0
Car. 18: 1 --> 0	Car. 125: 1 --> 2	Car. 433: 1 --> 0
Car. 149: 1 --> 0	Car. 412: 0 --> 2	Car. 434: 1 --> 0
Car. 154: 1 --> 0	Car. 423: 1 --> 2	Car. 447: 2 --> 0
Car. 182: 0 --> 1	Nodo 178:	Nodo 183:

Car. 25: 1 --> 0	Car. 249: 0 --> 1	Car. 256: 0 --> 1
Car. 62: 1 --> 0	Car. 250: 0 --> 1	Car. 423: 2 --> 0
Car. 75: 1 --> 0	Car. 378: 0 --> 1	Nodo 191:
Car. 89: 1 --> 0	Nodo 185:	Car. 17: 1 --> 0
Car. 90: 3 --> 0	Car. 65: 1 --> 0	Car. 27: 0 --> 1
Car. 91: 1 --> 0	Nodo 186:	Car. 255: 0 --> 1
Car. 92: 1 --> 0	Car. 68: 1 --> 0	Nodo 192:
Car. 94: 2 --> 1	Car. 130: 0 --> 1	Car. 35: 0 --> 1
Car. 95: 1 --> 2	Car. 244: 0 --> 1	Car. 432: 0 --> 1
Car. 96: 1 --> 0	Car. 253: 0 --> 1	Nodo 193:
Car. 104: 0 --> 1	Car. 385: 1 --> 0	Car. 56: 1 --> 0
Car. 170: 1 --> 0	Nodo 187:	Car. 77: 0 --> 1
Car. 172: 1 --> 0	Car. 2: 2 --> 1	Car. 162: 0 --> 1
Car. 181: 2 --> 0	Car. 119: 1 --> 0	Car. 238: 0 --> 1
Car. 263: 0 --> 1	Car. 139: 0 --> 1	Car. 239: 0 --> 1
Car. 300: 0 --> 1	Nodo 188:	Car. 240: 0 --> 1
Car. 385: 0 --> 1	Car. 424: 0 --> 1	Nodo 194:
Nodo 184:	Nodo 189:	Car. 35: 2 --> 1
Car. 0: 2 --> 0	Car. 251: 1 --> 0	Car. 423: 1 --> 0
Car. 74: 0 --> 1	Nodo 190:	Car. 433: 1 --> 0
Car. 101: 1 --> 0	Car. 32: 0 --> 1	Nodo 195:
Car. 110: 0 --> 1	Car. 63: 0 --> 1	Car. 445: 0 --> 1
Car. 171: 1 --> 0	Car. 67: 1 --> 0	
Car. 246: 0 --> 1	Car. 127: 1 --> 0	