



**ANATOMÍA CRANEANA Y POSTCRANEANA DE
ARARIPESUCHUS BUITRERAENSIS POL Y
APESTEGUÍA, 2005 (CROCODYLIFORMES:
MESOEUCROCODYLIA): SUS IMPLICANCIAS EN
LA HISTORIA FILOGENÉTICA DEL GÉNERO
ARARIPESUCHUS PRICE, 1959**

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO**



LIC. MARÍA LUCILA FERNÁNDEZ DUMONT

2021



**UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO**

**ANATOMÍA CRANEANA Y POSTCRANEANA DE
ARARIPESUCHUS BUITRERAENSIS POL Y APESTEGUÍA,
2005 (CROCODYLIFORMES: MESOEUCROCODYLIA):
SUS IMPLICANCIAS EN LA HISTORIA FILOGENÉTICA
DEL GÉNERO *ARARIPESUCHUS* PRICE, 1959**

TOMO 1: TEXTO

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

Por

Lic. María Lucila Fernández Dumont

Directores de Tesis:

Dr. Sebastián Apesteguía (Fundación de Historia Natural Félix de Azara –
CONICET)

Dra. Paula Bona (FCNyMLP – CONICET)

Año 2021

Agradecimientos

Quisiera agradecer primero a mi mamá y mi papá, que desde un principio siempre me dieron ánimos para estudiar lo que me gustaba, sin importar lo que otras personas dijeran sobre trabajar en ciencias, siempre recordándome que lo principal es que fuera feliz con lo que hacía.

A mis amigas Dani y Clara que siempre estuvieron cuando las necesité, en especial Dani con los papeles para CONICET, vos mejor que nadie sabe los nervios que pasé. Gracias por su buena onda, sus charlas y siempre hacerme reír, las adoro.

A Ravelo y su enorme paciencia, que estuvo estos años siempre dándome fuerzas para seguir, en especial durante esta última etapa que fue la que más me costó concluir.

A mi directora Paula Bona, quien desde el día uno me estuvo enseñando, acompañando y ayudando en la elaboración de esta Tesis, ¡mil gracias por todo Pau!

A mi director Seba Apesteguía, quien me confió los materiales, el tema de esta Tesis y, además, me llevó todos estos años de campaña.

A mis compañeros y amigos de oficina de Azara: Fernando, Facundo, Juan Pablo, Paula y Pablo quienes soportaron mis constantes charlas y en múltiples ocasiones me explicaron temas que desconocía. También al técnico de Azara, Harry, un gran amigo que conozco desde los tiempos de cursada en la facultad, siempre predispuesto para ayudarme en especial cuando fue necesario pedir permisos de préstamo de materiales y que preparó varios de los fósiles estudiados en esta Tesis. A los colaboradores del taller de preparación y con quienes me hice amiga desde las primeras campañas: Rocío, Ariel, Dennis y Eliana, sin sus mensajes, estos años no habrían sido igual. A los becarios del Anexo de la FCNyM Eugenia, Florencia, Mariano, Lisandro y Victoria, quienes me dieron un lugar en su oficina cuando tenía reuniones con Paula, además de mates, risas, charlas y una gran amistad, los años de pandemia extrañé salir a comer pizza con ustedes. También a Pablo y el Mendo, compañeros de la facultad que seguí viendo estos años en la oficina.

A Guillermo Rougier que me preparaba comidas con menos picante en las campañas y siempre nos dio una mano cuando la necesitábamos, al igual que toda la gente que nos acompañaron en el campo estos años, Diego, Iván, Ana, Matías, Agustín, Joaquín, Alan, Andrés, Gonzalo, Estefanía, María Lidia, Guadalupe, David, Aaron, Mike.

A la gente del Manzano, a Camila, Mía y Samira espero poder seguir viendo su crecimiento y seguir jugando a la vuelta de un largo día de trabajo en el campo para recuperar energías y reír. A la familia Pincheira y en especial a Irma y Delia, por sus comidas y charlas, siempre con una sonrisa para recibirnos, gracias eternas. A la gente de El Chocón que siempre

nos recibió antes y después de las campañas, ¡gracias Juan por todo! También gracias a la gente de Cerro Policía y a Cultura de Río Negro por permitirme estudiar los materiales.

A Diego Pol por tomarse un tiempo para explicarme cómo usar TNT. A Francisco Barrios por ayudarme con algunos temas de paleoneurología que no entendía.

Al técnico Jonatan Kaluza por la preparación de varios fósiles estudiados en esta Tesis.

A Matías Sotto y Rodrigo da Rocha Machado, que cuando fui a ver las colecciones en Uruguay y Brasil me ayudaron en todo lo que necesité.

A Sci-Hub por permitirme acceder a trabajos científicos de manera gratuita.

A La Fundación de Historia Natural Félix de Azara por brindarme el lugar de trabajo.

Y, por último, aunque no menos importante a mis perros que durante año y medio de pandemia estuvieron conmigo acompañándome.

Estas pocas palabras no van a reflejar nunca lo mucho que agradezco a todos, de verdad gracias. Espero no haberme olvidado de nadie, y si es así, mil perdones.

**Anatomía craneana y postcraneana de *Araripesuchus*
buitreraensis Pol y Apesteguía, 2005 (Crocodyliformes:
Mesoeucrocodylia): sus implicancias en la historia filogenética
del género *Araripesuchus* Price, 1959**

Resumen

El género *Araripesuchus* Price, 1959 es un taxón de Uruguaysuchidae (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) de cuerpo mediano (medio metro a un metro) que habitó territorios gondwánicos durante el Cretácico. Comprende seis especies (tres africanas y tres sudamericanas). Entre las especies sudamericanas *Araripesuchus buitreraensis* Pol y Apesteguía, 2005, se registra en rocas del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina. La posición filogenética del *Araripesuchus* es incierta y su monofilia controvertida. En este trabajo de Tesis Doctoral se ha estudiado en detalle la anatomía craneana y postcraneana de esqueletos correspondientes a especímenes asignados a distintos géneros y especies de uruguaysúquidos. Los materiales que conformaron la muestra a analizar fueron estudiados en mano o bien mediante fotografías correspondientes a bases de datos, facilitadas por distintos especialistas y propias. Esta muestra comprendió materiales tipo de las especies *Anatosuchus minor*, *Araripesuchus wegneri*, *A. rattoides*, *A. tsangatsangana*, *A. gomesii*, *A. patagonicus*, *A. buitreraensis* y *Uruguaysuchus aznarezi*, y otros materiales referidos a algunas de estas especies, éditos e inéditos. Entre estos últimos se destacan trece nuevos ejemplares, gran parte de los cuales fueron colectados en el marco de esta Tesis Doctoral en el Área Paleontológica de La Buitrera, y que fueron inicialmente referidos a *Araripesuchus*. Para el estudio anatómico y de revisión sistemática se volvió a revisar el material holotipo de la especie *A. buitreraensis*, se realizaron estudios anatómicos en detalle de los nuevos materiales y se analizó la variación morfológica presente en el esqueleto de los especímenes muestreados. Se pudo registrar la presencia de una variación ontogenética craneana en la especie *A. buitreraensis*, en el contorno del hocico, el desarrollo y forma del diente caniniforme y el contorno del foramen premaxilar-maxilar. Además, se identificaron caracteres que varían según el tamaño corporal. Como parte de los resultados de este análisis,

se completó la descripción original de la especie *A. buitreraensis* y se identificó y describió una nueva especie, representada por dos de los nuevos especímenes recuperados en el Área Paleontológica de La Buitrera. La nueva información anatómica obtenida fue utilizada para revisar la matriz morfológica que fue la base de los análisis cladísticos realizados en esta tesis. Mediante estos análisis se puso a prueba la hipótesis de la nueva especie, aquí nominada como *Araripesuchus* n. sp., y se testeó la monofilia de *Araripesuchus* y las relaciones filogenéticas de los Uruguaysuchidae. A partir de los análisis filogenéticos: 1- se valida la nueva especie propuesta con base en cuatro autapomorfias (proporciones del rostro oreinorostral angosta; bordes laterales del nasal a lo largo de la sutura con la maxila casi paralelos; longitud y ancho relativo del proceso anterior -caras paralelas- de la sínfisis dentaria alargada siendo aproximadamente dos veces más larga que ancha y forma de los espleniales en la sínfisis en vista dorsal en “V”); 2- se sostiene la monofilia de Uruguaysuchidae, recuperándose como clado hermano de Peirosauridae, y soportado por cinco sinapomorfias; 3- se resuelven las relaciones internas de Uruguaysuchidae recuperándose un clado sudamericano, aunque con bajo soporte; 4- se rechaza la monofilia de *Araripesuchus* (en este sentido y siguiendo el Principio de prioridad se propone que *Araripesuchus* debería considerarse sinónimo junior de *Uruguaysuchus* y consecuentemente renombrarse todas las especies de *Araripesuchus* junto con *Anatosuchus minor*).

En cuanto a los estudios macroanatómicos, además de estudiarse el esqueleto, se realizaron estudios de la anatomía blanda no preservada e inferida a partir de recesos, canales y otras marcas óseas. De esta manera se estudió la neuroanatomía de los *Araripesuchus* de La Buitrera la cual fue comparada con la de otros notosuchios. La información obtenida sobre el encéfalo, bulbos olfatorios y oído fue utilizada para reconstruir el modo de vida de estos cocodrilos. Para contrastar las hipótesis paleobiológicas se utilizó además evidencia microanatómica. De esta manera, se realizaron estudios osteohistológicos que permitieron reconstruir la dinámica de crecimiento y hábitos de vida de los especímenes estudiados. A partir de estos estudios se describió por primera vez la microestructura ósea de *Araripesuchus*, se identificaron distintos estadios ontogenéticos en la muestra y se propuso una tasa de crecimiento lenta para esta especie, similar a la presente en reptiles actuales con hábitos terrestres (como por ejemplo lagartos). Finalmente, junto con estudios preliminares de dentición y anatomía postcraneana, toda esta nueva información anatómica y

osteohistológica fue sumada a información previa para reconstruir la paleobiología de *Araripesuchus*. En relación a esto se concluye que estos notosuquios habrían tenido un modo de vida terrestre y habrían sido animales ágiles, probablemente de hábitos crepusculares y con una dieta omnívora.

**Cranial and postcranial anatomy of *Araripesuchus buitrraensis*
Pol and Apesteguía, 2005 (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia):
its implications in phylogenetic history of the genus
Araripesuchus Price, 1959**

Abstract

The genus *Araripesuchus* Price, 1959 is a medium-bodied (half a meter to one meter) Uruguaysuchidae (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) taxon that inhabited Gondwanic territories during the Cretaceous. It comprises six species (three Africans and three South Americans). Among the South American species *Araripesuchus buitrraensis* Pol and Apesteguía, 2005, it is recorded in the Upper Cretaceous rocks of the Neuquen Basin. The phylogenetic position of *Araripesuchus* is uncertain and its monophyly controversial. In this Doctoral Thesis work, the cranial and postcranial anatomy of skeletons corresponding to specimens assigned to different genera and species of uruguaysuquids has been studied in detail. The materials that made up the sample to be analyzed were studied by hand or by photographs corresponding to databases provided by different specialists and own. This sample included type materials of the species *Anatosuchus minor*, *Araripesuchus wegeneri*, *A. rattoides*, *A. tsangatsangana*, *A. gomesii*, *A. patagonicus*, *A. buitrraensis*, and *Uruguaysuchus aznarezi*, and other materials referred to some of these species known and unpublished. Among the latter, thirteen new specimens stand out, a large part of which were collected in the framework of this Doctoral Thesis in the Paleontological Area of La Buitrera, and which were initially referred to *Araripesuchus*. For the anatomical study and systematic review, the holotype material of the species *A. buitrraensis* was reviewed again, detailed anatomical studies of the new materials were carried out and the morphological variation present in the skeleton of the sampled specimens was analyzed. The presence of a cranial ontogenetic variation in the *A. buitrraensis* species was recorded in the contour of the snout, the development and shape of the caniniform tooth, and the contour of the premaxillary-maxillary foramen. In addition, characters that vary according to body size were identified. As part of the results of this analysis, the original description of the species *A. buitrraensis*

was completed and a new species was identified and described, represented by two of the new specimens recovered in the Paleontological Area of La Buitrera. The new anatomical information obtained was used to review the morphological matrix that was the basis of the cladistic analyzes carried out in this thesis. Through these analyzes, the hypothesis of the new species, here named *Araripesuchus* n. sp., the monophyly of *Araripesuchus*, and the phylogenetic relationships of the Uruguaysuchidae were tested. From the phylogenetic analyzes: 1- the newly proposed species is validated based on four autapomorphies (proportions of the narrow oreinorostral face; lateral edges of the nasal along the suture with the maxilla almost parallel; relative length and width of the anterior process -parallel faces- of the elongated dental symphysis being approximately twice as long as it is wide and the splenials are shaped in the symphysis in a “V” dorsal view); 2- the monophyly of Uruguaysuchidae is sustained, recovering as a sister clade of Peirosauridae, and supported by five synapomorphies; 3- the internal relations of Uruguaysuquidae are resolved, recovering a South American clade, although with low support; 4- the monophyly of *Araripesuchus* is rejected (in this sense and following the Principle of priority it is proposed that *Araripesuchus* should be considered a junior synonym of *Uruguaysuchus* and consequently all the species of *Araripesuchus* be renamed together with *Anatosuchus minor*).

Regarding macroanatomical studies, in addition to studying the skeleton, studies of the soft anatomy not preserved and inferred from recesses, channels, and other bone marks were carried out. In this way, the neuroanatomy of *Araripesuchus* of La Buitrera was studied, which was compared with that of other notosuchians. The information obtained about the brain, olfactory bulbs, and hearing was used to reconstruct the way of life of these crocodiles. To contrast the paleobiological hypotheses, microanatomical evidence was also used. In this way, osteohistological studies were carried out that made it possible to reconstruct the growth dynamics and life habits of the studied specimens. From these studies, the bone microstructure of *Araripesuchus* was described for the first time, different ontogenetic stages were identified in the sample and a slow growth rate was proposed for this species, similar to that present in current reptiles with terrestrial habits (such as lizards). Finally, together with preliminary studies of dentition and postcranial anatomy, all this new anatomical and osteohistological information was added to previous information to reconstruct the paleobiology of *Araripesuchus*. Concerning this, it is concluded that these notosuchians

would have had a terrestrial way of life and would have been agile animals, probably with twilight habits and an omnivorous diet.

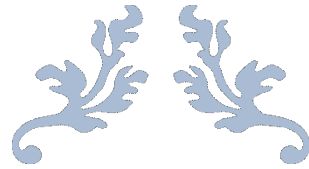
Índice

TOMO 1

CAPÍTULO I	1
I-1. Introducción	1
I-1.1. Antecedentes.....	1
I-1.2. Objetivos e hipótesis.....	8
I-2. Marco geológico y estratigráfico.....	10
I-2.1. Kokorkom, el desierto de los huesos	12
I-3. Materiales y metodologías	13
I-3.1. Nomenclatura utilizada.....	16
I-3.2. Abreviaturas institucionales	17
CAPITULO II: Sistemática paleontológica.....	18
II-1. Uruguaysuchidae Gasparini 1971	18
II-2. <i>Araripesuchus</i> Price 1959	18
II-3. <i>Araripesuchus buitrraensis</i> Pol y Apesteguía 2005.....	19
II-3.1. Descripción.....	22
II-3.1.1. Cráneo.....	22
II-3.1.2. Postcráneo.....	41
II-3.2. Comentarios	48
II-4. <i>Araripesuchus</i> n. sp.....	50
II-4.1. Descripción.....	51
II-4.1.1. Cráneo.....	51
II-4.1.2. Postcráneo.....	64
II-4.2. Comentarios	64

II-5. <i>Araripesuchus</i> cf. <i>Araripesuchus</i> n. sp.	66
II-5.1. Descripción.....	66
II-5.1.1. Cráneo.....	66
II-5.2. Comentarios	68
II-6. <i>Araripesuchus</i> indet.	68
II-6.1. Descripción.....	69
II-6.1.1. Cráneo.....	69
II-6.1.2. Postcráneo.....	72
II-6.2. Comentarios	82
II-7. <i>Araripesuchus</i> indet.	83
II-7.1. Descripción.....	83
II-7.1.1. Cráneo.....	83
II-7.2. Comentarios	89
CAPÍTULO III: Análisis filogenético	89
III-1. Introducción y metodología.....	89
III-2. Análisis a nivel de especie de <i>A. buitrraensis</i> y <i>Araripesuchus</i> n. sp.	91
III-3. Afinidades de <i>A. buitrraensis</i> y <i>Araripesuchus</i> n. sp.	92
III-4. Discusión	95
CAPÍTULO IV: Variabilidad morfológica y paleobiología de <i>Araripesuchus</i>	99
IV-1. Ontogenia y variación individual	106
IV-1.1. Caracteres cualitativos variables entre especímenes que podrían corresponder a variación ontogenética o individual	106
IV-1.2. Tamaño corporal.....	109
IV-2. Osteohistología y dinámica de crecimiento	111
IV-2.1. Microestructura ósea del estilopodio de <i>Araripesuchus buitrraensis</i> y <i>Araripesuchus</i> n. sp.	113

IV-2.2. Edad y dinámica de crecimiento de las especies de La Buitrera	114
IV-3. Paleoneurología y agudeza sensorial.....	116
VI-3.1. Agudeza olfativa.....	120
IV-4. Discusión.....	120
IV-4.1. Variación morfológica intraespecífica.....	120
IV-4.2. Dinámica de crecimiento en <i>Araripesuchus</i>	125
IV-4.3. Paleoneurología de <i>Araripesuchus buitrraensis</i>	128
IV-4.4. Consideraciones paleobiológicas de <i>Araripesuchus</i>	129
CAPÍTULO V: Conclusiones y perspectivas futuras	133
V-1. Perspectivas futuras	136
BIBLIOGRAFÍA	138



CAPÍTULO I



CAPÍTULO I

I-1. Introducción

I-1.1. Antecedentes

Los Crocodyliiformes son un grupo de arcosaurios que se registran desde el Triásico tardío hasta la actualidad (ej., Crocodylia). Sus representantes, tanto actuales como fósiles, se distribuyen en todos los continentes excepto la Antártida. Tradicionalmente se los dividió en tres grupos principales: Protosuchia (Mook, 1934), Mesosuchia (Huxley, 1875) y Eusuchia (Huxley, 1875), basándose en la posición de las coanas sobre el paladar óseo secundario y en la morfología de los cuerpos vertebrales (Romer, 1966). De estos tres grupos, Eusuchia (el cual incluye a las formas actuales) es el único monofilético y, por lo tanto, considerado taxonómicamente válido (Clark, 1986; Benton y Clark, 1988; Clark, 1994). Tal como fueron definidos los Mesosuchia son parafiléticos, es decir, no incluyen al ancestro común y todos sus descendientes; pero en el caso de incluir a los Eusuchia entonces forma el grupo monofilético Mesoeucrocodylia, establecido por Whetstone y Whybrow en 1983 (Brochu, 2001).

Los Notosuchia están incluidos dentro de los Mesoeucrocodylia (Whetstone y Whybrow, 1983). Los representantes de este grupo presentan esqueletos con una anatomía craneana y postcraneana propia de amniotas con un modo de vida terrestre (ej., posición de las narinas y las órbitas, proporciones del hocico, ubicación del cóndilo articular, posición de los miembros, etc.). Su tamaño varía desde los 50cm a los 2m de largo total y tienen una gran variedad morfológica en cuanto a su dentición heterodonta, lo cual ha llevado a especular sobre diferentes dietas para los distintos taxones, en un abanico que incluye carnívoros (ej., sebecosauquios), omnívoros (ej., *Mariliasuchus* Carvalho y Bertini 1999, *Uruguaysuchus* Rusconi 1933) y hasta herbívoros (ej., *Simosuchus* Buckley *et al.* 2000). El mayor número de notosauquios se registró durante el Cretácico, llegando con pocos representantes (Sebecidae) hasta el Mioceno, y se ha propuesto que, al tener grupos hermanos representados desde el Jurásico Tardío, el linaje podría tener su origen en ese período (Pol, 1999). Al principio se consideraba que sólo se distribuían en Gondwana (Bonaparte, 1986), pero el

CAPITULO I

hallazgo de *Chimaerasuchus paradoxus* del Cretácico inferior de China (Wu y Sues, 1996) modificó las hipótesis respecto a su historia biogeográfica (Turner, 2004; Turner y Sertich, 2010; Pol *et al.*, 2014).

El primer notosuquio descrito fue *Notosuchus terrestris* (Fig. I-1.1), publicado por Woodward (1896) en los Anales del Museo de La Plata. Esta especie fue encontrada por Santiago Roth, a fines del siglo XIX y principios del XX en los “los estratos con dinosaurios” de Neuquén, Argentina, donde luego se reconoció la Formación Río Colorado (Cruz *et al.*, 1989) de edad Cretácico Tardío (hoy Subgrupo Río Colorado). Recién en 1907, Woodward describe y relaciona a *Notosuchus* con formas jurásicas de Inglaterra y luego Dollo en 1924 los ubicó dentro de la familia Notosuchidae.

Rusconi (1933) definió dos nuevas especies de cocodrilos fósiles provenientes de Uruguay, a las que llamó *Uruguaysuchus aznarezi* y *Uruguaysuchus terrai* (Fig. I-1.2) y las relacionó a los notosuquios de Patagonia, debido a la presencia de una fosa preorbital y vértebras anficélicas, entre otros caracteres, pero los consideró una subfamilia (Uruguaysuchinae) de los “típicos notosuquios”.

Gasparini (1971) erigió el infraorden Notosuchia, donde incluyó a la familia Notosuchidae (ya designada por Dollo), en la que se encontraba el género *Notosuchus*, y a la nueva familia Uruguaysuchidae, propuesta por ella, al notar caracteres en común entre los géneros *Uruguaysuchus* y *Araripesuchus* Price 1959. Los Notosuchia fueron definidos por Gasparini como: cocodrilos de cráneo y rostro cortos, con fenestras preorbitarias, narinas terminales de posición horizontal o bien vertical, con o sin fenestra maxilo-palatal, órbitas marcadamente laterales, serie dentaria corta y dientes hipertrofiados en los premaxilares o maxilares. Así mismo, definió a la familia Uruguaysuchidae como: cocodrilos con narinas externas terminales dorsales, sin fenestra maxilo-palatal, escotadura entre premaxilar y maxilar, mayor número de dientes en los maxilares y dientes maxilares hipertrofiados (Gasparini, 1971).

La primera definición filogenética de la familia Uruguaysuchidae la dieron Carvalho *et al.* (2004) como “el antecesor común más reciente de *Uruguaysuchus* y todos sus descendientes” Carvalho *et al.* 2004: 993. Soto *et al.* (2011) consideraron que esta definición estaba incompleta y, aunque el clado estaba débilmente soportado, propusieron que tanto una definición basada en el nodo (usando para su definición a *Uruguaysuchus aznarezi* y

Araripesuchus gomesii Price, 1959 como una definición basada en la rama (usando para su definición a *Notosuchus terrestris*) eran igualmente válidas. En estudios recientes, los uruguaysúquidos aparecen en diferentes posiciones formando un grupo parafilético, con *Uruguaysuchus* más cercano a Ziphosuchia (Montefeltro, 2013; Turner, 2015) o como un grupo monofilético incluyendo a *Anatosuchus* Sereno *et al.*, 2003 de Niger y siendo el taxón hermano de los peirosáuridos (Pol *et al.*, 2014; Leardi *et al.*, 2018; Martinelli *et al.*, 2018). Para este trabajo de tesis doctoral se considerará esta última propuesta, con el grupo Uruguaysuchidae compuesto por tres géneros: *Uruguaysuchus*, *Anatosuchus* y *Araripesuchus*. Cabe aclarar que dentro de Uruguaysuchidae la posición filogenética de *Araripesuchus* no está resuelta.

El género *Uruguaysuchus* fue descrito por Carlos Rusconi en 1933 y, como ya se dijo anteriormente, reconoció dos especies: *U. aznarezi* y *U. terrai*. Los restos fueron encontrados por el agrónomo Jorge Aznárez en el pueblo de Guichón, provincia de Paysandú, Uruguay, y pertenecen a la Formación Guichón atribuida con dudas al Cretácico Medio. El holotipo de *Uruguaysuchus aznarezi* (sin número de colección) se encuentra en una colección privada y los paratipos (se desconoce si poseen números) están perdidos, por lo que no fue posible estudiarlos en mano para el presente trabajo de Tesis Doctoral. Soto *et al.* (2011), describieron el espécimen FC DPV 2320 encontrado en la colección de vertebrados fósiles de la Facultad de Ciencias en Montevideo, Uruguay. Se trata de un cráneo parcialmente completo con su mandíbula y tres vértebras cervicales asociadas. En este trabajo, Soto *et al.*, llegan a la conclusión de que la especie *U. terrai* es sinónimo junior de la especie *U. aznarezi*, y que *U. terrai* sería un individuo juvenil de *U. aznarezi*. Rusconi (1933) consideró diferenciar estas especies por la cantidad de dientes que presentaban en el maxilar, pero la falta de preparación en el holotipo de *U. aznarezi* no permite contar la totalidad de los dientes postcaniniformes. Además, Soto (2005) considera que puede haber diferencias en el número de dientes debido a variación intraespecífica, lo cual es común entre los crocodiliformes. Basado en esto último, el género *Uruguaysuchus* sería monoespecífico. En cuanto a la paleobiología inferida para *Uruguaysuchus*, Soto *et al.* (2011) hipotetizaron que el hocico con forma de pala les habría servido para excavar madrigueras, como fue sugerido para *Malawisuchus* Gomani 1997 y *Simosuchus* (Gomani, 1997; Buckley *et al.*, 2000). La probable muerte de los individuos (encontrados en una superficie de pocos metros cuadrados

en Guichón) debido al enterramiento por colapso de las paredes de la madriguera, apoyaría la hipótesis. Una característica llamativa de esta especie, siendo una de sus autapomorfias, es la morfología dentaria, que se especula se asociaría a una dieta omnívora, con dientes espatulados lateralmente, comprimidos lateromedialmente y de forma subcircular, con una cúspide central puntiaguda y pequeños denticulos en una hilera simple a lo largo de los márgenes medial y distal, ver Fig. I-1.2D. *Uruguaysuchus* tiene un basiesfenoides y un basioccipital que no se encuentra expuesto en vista ventral debido a la proyección caudal de los flancos pterigoideos. Además, la superficie dorsal de la sínfisis mandibular es fuertemente cóncava y angosta, característica que solo se ve en *Araripesuchus gomesii* y en el espécimen de *Araripesuchus* de La Buitrera (MPCA PV 236, Soto *et al.*, 2011).

El género monoespecífico *Anatosuchus* (Fig. I-1.3) fue descrito por primera vez en 2003 por Sereno *et al.*, y está representado por la especie *A. minor*. Fue encontrado en el sur del Sahara, República de Niger, en un horizonte fosilífero llamado Gadoufaoua, del Cretácico Medio (Aptiano-Albiano). En ese lugar, se hallaron otros crocodiliformes como *Sarcosuchus imperator* Broin y Taquet 1966 (Sereno *et al.*, 2001), *A. wegneri* Buffetaut 1981 y *Stolokrosuchus lapparenti* Larsson y Gado 2000. El holotipo de *Anatosuchus minor*, está compuesto por un cráneo casi completo con la mandíbula articulada. Se estimó su tamaño en 0,7m de largo total, con un hocico tan largo como ancho, generando la comparación con el pico de un pato (*Anas* es pato en latín). En la publicación original, Sereno *et al.* (2003), relacionaron esta especie con la especie de América del Sur *Comahuesuchus brachybuccalis* Bonaparte 1991, pero en la publicación de Sereno y Larsson (2009) se aclara que el holotipo sería un individuo juvenil y que, con base en nuevos materiales y a estudios posteriores (ej., Martinelli, 2003), estos géneros no estarían relacionados. En cuanto a los hábitos inferidos: “*Anatosuchus* tiene una dentición carnívora con coronas en forma de gancho para atrapar ranas o peces pequeños, un proceso mandibular medio para aplastar y un hocico con elaboradas estructuras olfatorias y neurovasculares. Armado con unos miembros anteriores particularmente grandes y falanges ungueales alargadas de punta plana, *Anatosuchus* pudo haber excavado en aguas poco profundas o con vegetación para buscar invertebrados blandos, anfibios o peces pequeños” Sereno y Larsson, 2009: 97.

El género *Araripesuchus* está representado por cocodrilos de talla mediana (medio metro a un metro), con un total de seis especies distribuidas en Niger (*A. wegneri* y *A.*

rattooides Sereno y Larsson 2009), Madagascar (*A. tsangatsangana* Turner, 2006), Brasil (*A. gomesii*) y Argentina (*A. patagonicus* Ortega *et al.* 2000 y *A. buitreraensis* Pol y Apesteguía 2005) Fig. I-1.4. A. Las dos especies argentinas provienen de la Cuenca Neuquina, Formación Candeleros (Cenomaniano Inferior, Garrido, 2010) del subgrupo Río Limay (Leanza *et al.*, 2004), pero de diferentes localidades, *A. patagonicus* proviene de la provincia de Neuquén y *A. buitreraensis* de la provincia de Río Negro (Fig. I-1.4B y C). Debido a su distribución, los *Araripesuchus* fueron foco de muchos estudios (Buffetaut, 1982; Kellner, 1994; Pol *et al.*, 2002) siendo usados como evidencia para datar la edad de separación de África y Sudamérica (Buffetaut y Taquet, 1979). Basándose en la fauna de vertebrados compartida entre estos dos continentes, algunos autores han propuesto que estuvieron conectados durante el Aptiano (Buffetaut y Rage, 1993) y otros sugieren que esta unión fue viable al menos hasta el Albiano-Cenomaniano (Calvo y Salgado, 1996; Gasparini *et al.*, 1998), aunque hay algunos autores que no están de acuerdo en el uso de la distribución de este grupo para proponer el nexo terrestre entre los continentes gondwánicos (Ortega *et al.*, 2000). Los análisis filogenéticos propuestos por Pol y Apesteguía (2005) demuestran la potencial relevancia de estudios biogeográficos de este clado, como se propuso originalmente.

Araripesuchus gomesii es la especie tipo del género (Fig. I-1.5). Price (1959) al describir por primera vez esta especie, encontró algunas similitudes con la especie argentina *Notosuchus terrestris* y lo incluyó en Notosuchidae. Sin embargo, ahora, con un mayor conocimiento de las formas afines, se entiende que la mayoría de los caracteres que utilizó para ese agrupamiento eran comunes entre los crocodylomorfos y plesiomórficos para *Araripesuchus* y para *Notosuchus* (Clark, 1986). *A. gomesii* fue encontrado en la Chapada do Araripe, noroeste de Brasil, en una concreción de la Formación Santana, de edad Cretácico inferior (Aptiano-Albiano). El holotipo DGM DNPM 423-R consiste en un cráneo casi completo, faltando parte de la región posterior, con la mandíbula articulada, aunque desplazada. Otro espécimen, AMNH 24450 con el postcráneo casi completo, fue encontrado en el mismo lugar y descrito por Hecht en 1991. En su descripción, Price (1959) comparó a *A. gomesii* con las otras dos especies sudamericanas conocidas hasta ese momento: *Notosuchus terrestris* y *Uruguaysuchus aznarezi*, dando una serie de diferencias entre ellos; la posición de la región nasal del rostro que es más aplanada en sentido dorso-ventral en

CAPITULO I

Araripesuchus además de tener las narinas externas divididas por extensiones de los huesos nasales unidas a los premaxilares y dentición con dientes que decrecen en tamaño posteriormente, entre otros. Este autor consideró que *A. gomesii* era similar a *N. terrestris* en que el frontal estaba excluido de la fenestra supratemporal y en la presencia de dos pares de huesos palpebrales. Con respecto a *Uruguaysuchus*, éste se asemejaba en la posición de la órbita, situada en la mitad posterior del cráneo, en la pequeña proyección posterior de los huesos cuadrados, y en una mayor longitud de la sínfisis mandibular con participación de los espleniales, entre otros caracteres.

Araripesuchus wegneri (Fig. I-1.6) fue encontrado en el mismo sitio donde se encontró a *Anatosuchus* (ver más arriba), en el horizonte fosilífero llamado Gadoufaoua, Formación Elrhaz de edad Aptiana (Cretácico Inferior). El holotipo GDF 700 fue descrito por Buffetaut en 1981, se trata de la porción anterior del rostro con parte de la mandíbula inferior articulada. Su asignación al género fue discutida por Michard *et al.*, 1990, Kellner, 1994 y Ortega *et al.*, 2000, es posible que la pobre preservación del holotipo, haya llevado a este tipo de interpretaciones según Turner, 2006 y Sereno y Larsson, 2009. Otros autores como Pol y Apesteguía, 2005; Turner, 2006; Turner y Buckley, 2008; Pol *et al.*, 2012, entre otros, ratificaban la posición de *A. wegneri*. Finalmente, en 2009, Sereno y Larsson publicaron un cráneo de excelente preservación hallado en el mismo lugar que el holotipo de *A. wegneri*, terminando con las dudas existentes acerca de la asignación de esta especie al género (Sereno y Larsson, 2009), aunque los problemas de la monofilia del género continuaron. En el trabajo de Sereno y Larsson, los autores sostienen la hipótesis paleobiológica de que *A. wegneri*, habría sido ágil y de patas largas en su etapa juvenil, pasando a ser un adulto con miembros proporcionalmente más cortos. Consideran además que su dieta no habría sido puramente carnívora debido a la ausencia de dientes comprimidos lateralmente y aserrados, pero descartan una dieta piscívora debido a que la dentadura superior e inferior no se interdigita, llegando finalmente a la conclusión de que podrían haber sido herbívoros u omnívoros, basándose en la forma, ornamentación, y orientación de las coronas dentarias además de las facetas de desgaste.

Araripesuchus rattoides (Fig. I-1.7) fue descrita por Sereno y Larsson (2009), proviene del yacimiento Kem Kem, del Cretácico Superior (Cenomaniano), en el distrito de Rachidia, Este de Marruecos. El holotipo CMN 41893 está representado por el dentario

derecho con los alvéolos y el ejemplar referido UCRC PV3, preserva únicamente un dentario izquierdo con los alvéolos. Además, posteriormente se describió otro dentario izquierdo (BSPG 2008 I 41, Ibrahim *et al.*, 2020) Esta especie tendría un primer diente dentario que es un 75% mayor al caniniforme (d4) el cual es el doble del resto de los dientes. Con respecto a las hipótesis paleobiológicas, la dieta hipotetizada para *A. rattoides* sería la misma que para *A. wegneri*.

Araripesuchus tsangatsangana (Fig. I-1.8) fue descrito por Turner (2006), el holotipo está compuesto por un cráneo casi completo, faltando la porción posterior por detrás de la fenestra supratemporal aunque existe una gran cantidad de paratipos que incluyen parte de postcráneo. Fue encontrado en rocas de la Formación Maevarano de edad Cretácico Tardío (Campaniano?-Maastrichtiano), en la cuenca Mahajanga, Noroeste de Madagascar. Difiere de las otras especies de *Araripesuchus* por tener el décimo diente dentario hipertrofiado y los nasales que no contactan el lagrimal, entre otros caracteres.

Araripesuchus patagonicus (Fig. I-1.9) fue la primera especie de Patagonia en ser descrita por Ortega *et al.* (2000). El holotipo (MUCPV 269) preserva la mitad anterior del cráneo con la mandíbula articulada, faltando la parte anterior del hocico, y además preserva parte del postcráneo. Este espécimen fue encontrado articulado y en cercana asociación con otros materiales referidos (MUCPV 267, 268, 268b, 270, 283). Como ya se dijo, proviene de la Formación Candeleros (Cenomaniano) en la Provincia de Neuquén, Argentina. Las diferencias que los autores encontraron con la otra especie sudamericana conocida hasta ese momento eran: un lagrimal con una superficie dorsal más ancha que *A. gomesii* y que el ancho transversal del parietal es un tercio del ancho de la tabla craneana posterior. Turner (2006) reinterpreta la sutura prefrontal-lagrimal interpretada por Ortega *et al.*

El holotipo de *Araripesuchus buitreraensis* MPCA PV 235 fue encontrado en el área Paleontológica de La Buitrera (Fig. I-1.10) y fue estudiado únicamente en su descripción original junto con el espécimen incompleto MPCA PV 236, que podría representar un nuevo taxón (Pol y Apesteguía, 2005). El holotipo de *A. buitreraensis*, está compuesto por un cráneo aislado en articulación con la mandíbula, faltando la superficie externa de la región ventral de la caja craneana. En su trabajo, Pol y Apesteguía (2005), mencionan siete caracteres que diferencian a esta especie de *A. patagonicus*, aunque no descartan que varias de estas características pudieran deberse a diferencias ontogenéticas, debido a que los especímenes

conocidos de *A. patagonicus* son probablemente individuos juveniles. Los análisis cladísticos ubican a *A. buitrraensis* cercanamente relacionado a las especies sudamericanas previamente conocidas de *Araripesuchus* (*A. gomesii* y *A. patagonicus*). Aunque esta primera publicación de la especie fue un estudio extenso, se basó en materiales fragmentarios y mal preservados. En los años siguientes se han colectado más ejemplares de la misma zona que fueron preparados en el marco del presente trabajo de Tesis Doctoral, e incluyen esqueletos casi completos, posibilitando una comprensión total de la anatomía de esta especie en varios estadios ontogenéticos que serán abordados en esta tesis.

I-1.2. Objetivos e hipótesis

El objetivo general de esta Tesis Doctoral es estudiar en detalle la anatomía craneana y postcraneana de la especie *Araripesuchus buitrraensis*, para contrastar hipótesis relacionadas con la historia natural del género *Araripesuchus*. Se pretende aportar información al conocimiento de la paleobiología y a las relaciones filogenéticas de este linaje de Mesoeucrocodylia. Para ello se plantearon los siguientes objetivos específicos:

(1) Efectuar un estudio anatómico en detalle del holotipo de la especie *Araripesuchus buitrraensis* (ver Capítulo II).

(2) Efectuar un estudio anatómico en detalle de nuevos ejemplares que muestran potenciales distintos estadios ontogenéticos de *A. buitrraensis*, encontrados en el Área Paleontológica “La Buitrera”, en rocas de la Formación Candeleros (Cenomaniano-Turoniano), Río Negro, Argentina. Este objetivo implica estudiar las variaciones morfológicas detectadas en el cráneo y el postcráneo a lo largo de la ontogenia (ver Capítulos II y IV).

(3) Estudiar la anatomía endocraneana de *A. buitrraensis* a partir de los recesos óseos ocupados por el encéfalo y los principales órganos de los sentidos (ver Capítulo II y IV).

(4) Llevar a cabo un estudio morfológico comparado del género *Araripesuchus* (ver Capítulos II y IV).

(5) Explorar las relaciones filogenéticas de *Araripesuchus* en el contexto de los Mesoeucrocodylia y proponer las relaciones entre *Araripesuchus buitrraensis* y las restantes especies del género (ver Capítulo III).

CAPITULO I

(6) Realizar un estudio morfofuncional a partir de los elementos postcraneanos de *A. buitreraensis*.

(7) Inferir aspectos paleobiológicos del grupo en base a los estudios realizados (ver Capítulo IV).

Para abordar los objetivos propuesto se pusieron a prueba las siguientes hipótesis:

- (1) Los ejemplares nuevos hallados en la localidad de “La Buitrera” corresponden en su totalidad a un mismo taxón, *Araripesuchus buitreraensis* (objetivos 1 al 4).
- (2) Existe variación a lo largo de la ontogenia en el cráneo y postcráneo de *A. buitreraensis* (objetivo 4).
- (3) Junto con *Uruguaysuchus*, *Araripesuchus* forma un grupo monofilético (objetivo 5).
- (4) *Uruguaysuchidae* es el grupo hermano de los *Neosuchia* (objetivo 5).
- (5) *Araripesuchus buitreraensis* era una especie ágil (objetivos 6 y 7).

La presente Tesis Doctoral está organizada en dos tomos. El Tomo I, está compuesto 5 capítulos. En el Capítulo I se abordará las cuestiones generales comprendidas en: 1- Marco geográfico y cronoestratigráfico, en donde se describe la sedimentología del sitio paleontológico y dónde fueron recuperados los materiales aquí estudiados; 2- Materiales y metodologías, donde se da una descripción de la metodología utilizada en relación a los distintos objetivos de este trabajo (ver más adelante) y los materiales estudiados. Posteriormente, y a través de los capítulos restantes, se abordaron los diferentes objetivos en el marco de las hipótesis planteados para esta tesis. Las principales conclusiones obtenidas en este trabajo, así como aquellas nuevas preguntas que surgieron del desarrollo de este estudio, se encuentran enumeradas en las secciones Conclusiones y Perspectivas futuras, al final del Tomo I. El Tomo II contiene las figuras, tablas y toda aquella información suplementaria en la que se apoya este trabajo de Tesis Doctoral.

I-2. Marco geológico y estratigráfico

Todos los especímenes de *Araripesuchus buitreaensis* fueron hallados en tres localidades paleontológicas: La Buitrera, Cerro Policía y El Pueblito, dentro del Área Paleontológica de la Buitrera (APLB, Fig. I-2.1), siendo una vasta zona pedemontana de la Planicie de Rentería, ubicada a 30km al noroeste del pueblo de Cerro Policía en la Provincia de Río Negro (Patagonia, Argentina). Las unidades aflorantes evidencian diversos ambientes continentales y los especímenes se encontraban en rocas de la sección superior de la Formación Candeleros, la unidad basal del Grupo Neuquén (Stipanovic *et al.*, 1968).

El Grupo Neuquén ha sido objeto de estudio geológico desde 1882 cuando, el naturalista Adolfo Doering describió estos depósitos sedimentarios en calidad de Agregado a la Comisión Científica de la Expedición de la Conquista del Desierto (Doering, 1882). El Grupo Neuquén está compuesto por una sucesión de depósitos continentales y conforma el afloramiento mesozoico de mayor distribución areal dentro de la Cuenca Neuquina (Cazau y Uliana, 1973; Fig. I-2.2). En la base de la sucesión se encuentra la discordancia Patagónica (Keidel, 1917, 1925; Leanza, 2009) y en el techo la discordancia Huantráiquica (Méndez *et al.*, 1987; Leanza, 2009) de edad cenomaniense y campaniense media respectivamente (Leanza, 2009; Tunik *et al.*, 2010; Dingus *et al.*, 2009) (Fig. I-2.3). Su depositación se da al inicio de la fase de antepaís de la Cuenca Neuquina que está vinculada a la tectónica compresional del margen andino a fines del Cretácico Inferior (Tunik *et al.*, 2010). El Grupo Neuquén posee un espesor máximo de alrededor de 1200 m (Cazau y Uliana, 1973), de capas rojas compuestas por areniscas, fangolitas y grauvacas con poca participación de conglomerados. Se interpretaron estos depósitos como de origen fluvial con intercalaciones de episodios eólicos y lacustres someros (Cazau y Uliana, 1973). Este Grupo está compuesto a su vez por tres subgrupos: Subgrupo Río Limay (de Ferraris, 1968), Subgrupo Río Neuquén (de Ferraris, 1968) y Subgrupo Río Colorado (Cazau y Uliana, 1973).

En este trabajo de Tesis se hará mención únicamente al primer Subgrupo que incluye la Formación Candeleros, de la cual proceden los fósiles estudiados.

El Subgrupo Río Limay tiene un grado de litificación alto comparado con los otros subgrupos, lo cual produce bancos de areniscas de fuerte resistencia a la erosión; esto genera superficies de exposición planas o escalonadas en las cuales a veces hay una delgada cubierta

CAPITULO I

sedimentaria moderna. Litológicamente se compone de areniscas cuarzolíticas de granulometría variada con fangolitas y horizontes conglomerádicos, con un espesor que varía entre 400 y 550 m (Garrido, 2011). Está compuesta por dos Formaciones según Garrido (2011): La Formación Candeleros (Keidel en Wichman, 1927) y la Formación Huincul (Keidel en Wichman, 1927).

La Formación Candeleros tiene su localidad tipo en el sector de Los Candeleros un grupo de cerros a 8 km al sureste de cerro Lotena (Neuquén). Suprayace en discordancia angular y/o erosiva a unidades del Jurásico y Cretácico Inferior y tienen una edad cenomaniana temprana (Leanza *et al.*, 2004; Garrido, 2010). Su espesor total es de alrededor de 200 m. La litología de esta Formación está conformada por areniscas cuarzolíticas, areniscas grauváquicas y grauvacas con matriz fangosa que le da el color morado a rojo característico. Se encuentra debajo de la Formación Huincul la cual fue datada con 88 Ma (Corbella *et al.* 2004), separada a través de una discontinuidad regional. Ambas unidades tienen diferencias claras en color, litología, paleoambiente, grado de diagénesis y dirección de las paleocorrientes (Garrido, 2011).

Paleontológicamente, la Formación Candeleros tiene una rica fauna de reptiles fósiles, entre los que se encuentran dinosaurios saurópodos (ej., *Andesaurus delgadoi* Calvo y Bonaparte, 1990), terópodos (ej., *Giganotosaurus carolinii* Coria y Salgado, 1995; *Buitreraptor gonzalezorum* Makovicky *et al.*, 2005), ornitópodos iguanodóntidos, cocodrilos como el estudiado en esta Tesis y la otra especie de *Araripesuchus* argentina (*A. patagonicus*), serpientes (Apesteguía y Zaher, 2006), lepidosaurios (Simón y Kellner, 2003) y tortugas (de la Fuente, 2007). Además de los reptiles, se han registrado peces dipnoos (Apesteguía *et al.*, 2007), anuros pipoideos (Báez *et al.*, 2000). También se han nombrado numerosas icnoespecies (Calvo, 1991) y trazas de invertebrados (Aramayo y Bocanegra 2001; Garrido, 2000).

Leanza *et al.*, 2004 propusieron seis agrupaciones de tetrápodos para la Cuenca Neuquina. La agrupación que corresponde a la Formación Candeleros fue denominada Limayana y se trata de una asociación similar a la “Albiano-Cenomaniano” de Bonaparte (1998b). Fue caracterizada por la ocurrencia de linajes gondwánicos tempranos. Entre los que se encuentran saurópodos con abundancia de titanosaúridos y diplodocideos basales

como los rebaquisauridos. Los terópodos incluyen formas de tamaños grandes a medios como carcarodontosauridos, abelisauroideos y, pequeños terópodos maniraptores. Se hallan presentes también, ornitópodos euiguanodontios, cocodrilos uruguaysúquidos, esfenodontes, serpientes basales, tortugas quelidas de agua dulce, anuros y mamíferos driolestoideos.

En cuanto al ambiente, hay una importante presencia de depósitos eólicos junto al desarrollo de barreales salinos y paleosuelos ricos en carbonatos por lo cual el clima varía entre cálido, árido a semiárido con estacionalidad (Garrido, 2010).

I-2.1. Kokorkom, el desierto de los huesos

Durante el Cenomaniano, un desierto conocido ahora como Kokorkom (Apestegúa *et al.* 2016) se desarrolló en el área que llamamos La Buitrera. Este desierto probablemente haya surgido debido a la aridización del interior continental de Gondwana (Asurmendi y Sánchez, 2014; Sánchez y Asurmendi, 2015, 2016; Sánchez *et al.*, 2016; Candia Halupczok *et al.*, 2017). Se extendió a lo largo de un área de más de 800 km² en el sector centro Oeste de las provincias de Río Negro y Neuquén (Candia Halupczok *et al.*, 2017). Kokorkom fue un sistema de dunas eólicas de grandes dimensiones, lo que se conoce como paleoerg. Durante la época en la cual se desarrolló este desierto, el clima sería semi-árido con cierta disponibilidad de agua que habilitó el retrabajo fluvial. Se puede observar que en la sucesión eólica existen discontinuidades a escala regional que fueron interpretadas por Candia Halupczok *et al.*, 2017 como superficies límites compuestas por diferentes sistemas de interacción eólico, fluvial y fluvio-eólico, representando el crecimiento discontinuo de un gran mar de arena. En la base hay asociaciones de facies de arena que se relacionan con un sistema fluvial efímero (Fig. I-2.4). La formación de las unidades se debió a episodios de inundación de baja frecuencia, indicando condiciones semi-áridas, pero con suficiente agua para desarrollar una red fluvial incipiente (Tunbridge, 1981; Sneh, 1983; Kelly y Olsen, 1993; Marshall, 2000). Asociado con estos depósitos de llanuras de inundación, se pueden encontrar sets de entrecruzados de areniscas de grano medio de claro origen eólico, lo que sugiere una gradual invasión de las planicies de inundación a través de la migración transversal de dunas, cuyos corredores de interdunas fueron sujetos a periódicas inundaciones fluviales. La interacción fluvio-eólico fue de pequeña escala, caracterizada por inundaciones

que afectaban solo los corredores de interdunas pero también sugiriendo una gradual expansión de los campos de dunas (Candia Halupczok *et al.*, 2017).

La Buitrera es una de las localidades del Cretácico Tardío de Gondwana con mayor abundancia y calidad de fósiles de vertebrados terrestres articulados, tridimensionales y en estadios ontogenéticos diversos. Este tipo de preservación pudo haberse dado debido al rápido enterramiento de los especímenes y se lo ha comparado con la preservación encontrada en la localidad Ukhaa Tolgod, Formación Djadokhta en el desierto de Gobi (Zaher *et al.*, 2009). Existe un sesgo hacia especies de tamaño mediano a chico, mientras que los especímenes de animales de mayor tamaño hallados tienen un estado de preservación muy fragmentado y es muy difícil su asignación a nivel de género o especie. Algo similar sucede en la ya mencionada localidad Ukhaa Tolgod en donde también se ha propuesto un enterramiento *in situ* rápido de los individuos luego de tormentas de arena. Las reconstrucciones ambientales de este sitio son similares a las propuestas para La Buitrera, de un desierto árido a semi-árido con lagos que atraían a los vertebrados hallados (Dashzeveg *et al.*, 1995). Además de crocodiliformes, el Área Paleontológica de La Buitrera ha producido una diversa fauna que incluye rincocéfalos o esfenodontes (Apesteguía y Novas, 2003), lepidosaurios escamados (Apesteguía *et al.*, 2005), serpientes con patas (Apesteguía y Zaher, 2006), dinosaurios terópodos dromeosáuridos (Makovicky *et al.*, 2005) y alvarezsáuridos (Makovicky *et al.*, 2012), así como saurópodos fragmentarios, mamíferos drioletostoides (Rougier *et al.*, 2011) y dipnoos (Apesteguía *et al.*, 2007). Durante más de 20 años las campañas a La Buitrera han brindado una variedad y calidad de fósiles que fueron y siguen siendo objeto de estudio para los paleontólogos involucrados, ayudando en la comprensión de la morfología, paleobiología y filogenia de numerosos grupos de vertebrados que vivieron en ese lugar hace 90Ma. Todo esto ayuda a comprender cómo vivieron las asociaciones faunísticas en los ecosistemas del Cretácico Superior y entender así la evolución de los sistemas continentales en los primeros momentos del Grupo Neuquén.

I-3. Materiales y metodologías

La investigación desarrollada en esta Tesis Doctoral está basada en una serie de materiales colectados a lo largo de campañas realizadas al Área Paleontológica de La Buitrera bajo la supervisión del Dr. Sebastián Apesteguía y con la colaboración de numerosos

CAPITULO I

estudiantes de la carrera de Licenciatura y doctorandos de la Facultad de Ciencias Exactas de la UBA y la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la UNLP, incluida la tesista, durante los años 1999-2016. Todos los materiales serán listados a continuación y también se encuentran en la Tabla 1:

MPCA PV 235, holotipo de *A. buitreiraensis*: cráneo fragmentado con mandíbula articulada.

MPCA PV 236, *Araripesuchus* sp.: mandíbula fragmentada y parte de paladar muy destruido.

MPCA PV 242, *Araripesuchus buitreiraensis*: cráneo fragmentado con mandíbula articulada y restos de poscráneo.

MPCA PV 243, *Araripesuchus buitreiraensis*: cráneo casi completo con mandíbula articulada y poscráneo.

MPCA PV 259, *Araripesuchus* sp.: cráneo fragmentado de individuo juvenil.

MPCA PV 376, *Araripesuchus* sp.: cráneo y mandíbula desarticulada.

MPCA PV 513, *Araripesuchus buitreiraensis*: cráneo fragmentado con mandíbula articulada y restos de poscráneo.

MPCA PV 515, *Araripesuchus buitreiraensis*: cráneo fragmentado con mandíbula articulada.

MPCA PV 545, *Araripesuchus* sp.: cráneo fragmentado con mandíbula articulada.

MPCA PV 583, *Araripesuchus buitreiraensis*: mandíbula y cuadrado aislado.

MPCA PV 610, *Araripesuchus buitreiraensis*: cráneo con parte de mandíbula desarticulada.

MPCA PV 614, *Araripesuchus buitreiraensis*: cráneo y mandíbula articulada.

MPCA PV 516 *Araripesuchus* sp.: poscráneo casi completo y parte de la tabla craneana.

Estos materiales fueron preparados mecánicamente en la Fundación de Historia Natural Félix de Azara por los técnicos: Alejandro Navarro Falcon, Javier Leonardo Pazo y Jonatan Kaluza, que contaron con la colaboración de estudiantes, incluidos la tesista. Se utilizaron martillos neumáticos y, para preparaciones donde era imposible el uso de percusión debido a la fragilidad del material o para micropreparaciones, se usaron puntas de vidia. Todos los materiales fueron colocados en cajas de plástico con espuma de polietileno (foam) para su protección y transporte a MPCA, el museo donde se encuentran depositados. Los ejemplares fueron pedidos a préstamo por la tesista y estudiados en la Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Universidad Maimónides, Buenos Aires.

Por motivos comparativos, durante el desarrollo de esta Tesis Doctoral se han estudiado materiales alojados en repositorios del país y del exterior que han sido listados en

la Tabla 1. Los especímenes a los cuales no fue posible el acceso fueron revisados en las diferentes publicaciones donde son citados, o a través de fotografías facilitadas por otros investigadores.

Se realizaron medidas con calibre electrónico Stanley que se encuentran presentadas en la Tabla 2, en todos los casos se tomó la medida de lo preservado. Para las medidas tomadas en las vértebras ver Fig. I-3.1. Las fotografías fueron tomadas con cámara Nikon D3200 y en algunos casos con smartphone (Iphone 7). Las fotografías fueron limpiadas con Adobe Photoshop CC2019 y para la presentación se utilizó Adobe Illustrator CC2019.

Se hicieron análisis filogenéticos para evaluar las afinidades de la especie *A. buitreaensis* y el otro morfotipo presentado, además de un análisis a nivel de especie de *A. buitreaensis* para testear la relación de los especímenes. Para estos análisis se utilizó una matriz morfológica publicada previamente por Martinelli *et al.*, 2018, realizando cambios en el escoreo de algunas especies luego de su revisión, usando el programa Mesquite 3.10 (1997-2015 de W. Madison y D. Madison, ver Apéndice 1). Los análisis filogenéticos fueron realizados con el software TNT 1.5 (Goloboff, Farris y Nixon, 2008; Goloboff y Catalano, 2016) usando parsimonia de pesos implicados. La búsqueda se llevó a cabo a través de Nuevas Tecnologías, los árboles más parsimoniosos fueron sujetos a una ronda de intercambio de ramas de TBR antes de calcular el consenso estricto. Además, se calcularon los soportes de Bremer y Jackknife como medida del soporte de los nodos (ver Capítulo III). Los caracteres se presentan en castellano en el Tomo II (ver Apéndice 2).

Las estimaciones de tamaño corporal se realizaron siguiendo cuatro ecuaciones basadas en tetrápodos actuales que son presentadas en el Capítulo IV y los resultados se pueden visualizar en la Tabla 3.

Como parte del estudio ontogenético y para comprobar si las diferencias morfológicas observadas se debían a plasticidad fenotípica o dimorfismo sexual se realizó un estudio paleohistológico. Este estudio está basado en cortes delgados de secciones del estilopodio de algunos individuos (fémur y húmero). Se realizaron moldes de silicona y copias con resina para preservar la información morfológica externa de estos materiales. Luego se hicieron cortes localizados en la región del hueso donde hay una circunferencia diafisial mínima.

Todos los cortes fueron examinados usando un microscopio petrográfico (Nikon Optiphot-Pol 255884) y se tomaron fotografías con una cámara digital (Smartphone Samsung S6 edge). Los cortes fueron medidos usando ImageJ (Rasband, 2003, ver Capítulo IV). A partir de las medidas tomadas de los LAGs estudiados se calcularon las tasas de crecimiento anuales de cada individuo analizado presentando los resultados en la Tabla 4.

Para el estudio de paleoneurología se reconstruyeron digitalmente los moldes endocraneanos de los especímenes MPCA PV 242 y MPCA PV 243 de *Araripesuchus buittreraensis* basados en tomografías computadas. Estas tomografías fueron realizadas en el Hospital San Juan de Dios (La Plata, Buenos Aires) con un tomógrafo médico General Electric. Se generaron 301 cortes en MPCA PV 242 y 241 cortes en MPCA PV 243 a intervalos de 0,62mm cada uno, con una resolución de 512 x 512 pixeles, 120kV y 311mA. El software utilizado para las reconstrucciones es el Mimics versión 10.01. Las diferentes medidas tomadas para los moldes endocraneanos y el molde del oído interno se presentan en la Fig. I-3.2 y las referencias en la Tabla 5 y fueron realizadas con la herramienta de medición del programa Mimics 10.01. La agudeza olfativa y visual se calculó en base a dos razones presentadas en el Capítulo IV.

I-3.1. Nomenclatura utilizada

Para las descripciones y comparaciones osteológicas se utilizó la nomenclatura anatómica propuesta por Romer (1956) y Iordansky (1973). Para la musculatura craneana y poscranena se utilizó la terminología basada en Meers (2003) y Romer (1923). Para la descripción de senos timpánicos se siguió a Dufeu y Witmer (2015). La terminología utilizada para el análisis histológico sigue a Francillon-Vieillot *et al.* (1990). Para descripciones de neuroanatomía se utilizó la nomenclatura seguida por Paulina Carabajal (2015) y Liem *et al.* (2000). En esta Tesis Doctoral se considera que la posición de los miembros anteriores y posteriores de los *Araripesuchus* tienen posición parasagital, siguiendo las evidencias proporcionadas por Parrish, 1987; Whetstone y Whybrow, 1983; Carrier, 1987. Por lo tanto, en las descripciones poscraneales se toma en cuenta esta postura para referirse a la posición anterior, posterior, medio y lateral.

I-3.2. Abreviaturas institucionales

AMNH, American Museum of Natural History, New York, U.S.A.

CMN, Canadian Museum of Nature, Ottawa, Ontario, Canadá

DGM, Departamento de Produção Mineral, Rio de Janeiro, Brazil

FC, Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay

FHN, Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Universidad Maimónides, CABA, Buenos Aires, Argentina.

FMNH, Field Museum of Natural History, Chicago, U.S.A.

GDF, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris

INREMI; Instituto de Recursos Minerales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata, Buenos Aires, Argentina.

MLP, Museo de Ciencias Naturales, La Plata, Buenos Aires, Argentina

MNN, Muséum National du Niger, Niamey, Niger

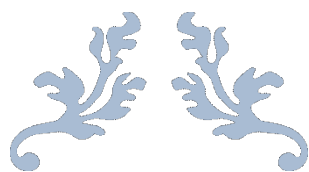
MPCA, Museo Paleontológico Carlos Ameghino, Cipolletti, Río Negro, Argentina

MUCPV, Museo de la Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina

UA, University of Antananarivo, Madagascar

UCRC, University of Chicago Research Collection, Chicago, Illinois, USA

Las abreviaturas anatómicas se proveen en el texto o las figuras



CAPÍTULO II: Sistemática Paleontológica



CAPÍTULO II: Sistemática paleontológica

Crocodyliformes Hay, 1930 (*sensu* Benton y Clark, 1988)

Mesoeucrocodylia Whetstone y Whybrow, 1983

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

II-1. Uruguaysuchidae Gasparini, 1971

Diagnosis. Uruguaysuchidae está soportado por cinco sinapomorfias no ambiguas: dirección ventral del eje mayor del cuadrado; primer diente maxilar grande en el tercer alvéolo; desarrollo incipiente del cuerpo distal del cuadrado ventral al contacto otoccipital-cuadrado; presencia de crestas pares localizadas medialmente a la superficie ventral del basiesfenoides y presencia de forámenes neurovasculares individuales grandes o pares en la superficie lateral de la esquina posterolateral del premaxilar. Modificado de Soto *et al.*, 2011.

Definición filogenética. Se redefine a Uruguaysuchidae como un grupo basado en la rama, más relacionado a *Uruguaysuchus* que a *Lomasuchus* Gasparini *et al.*, 1991, *Kaprosuchus* Sereno y Larsson, 2009 y *Notosuchus*.

II-2. Araripesuchus Price, 1959

Especie tipo. *Araripesuchus gomesii* (DGM-DNPM 432-R) del Cretácico Temprano (Albiano) de la Formación Santana, Brasil. Está compuesto de un cráneo casi completo con la mandíbula articulada, faltando parte de la tabla craneana y la región occipital (Fig. II-2.1).

Diagnosis del género (modificada por Sereno y Larsson, 2009): cocodrilos de cuerpo pequeño con autapomorfias que incluyen: hocico de contorno trapezoidal en sección transversal anterior a la órbita en la cual el lagrimal está dividido entre una rama dorsal y una

lateral; superficie externa del premaxilar lisa con ornamentación limitada a la terminación distal de la rama ascendente; presencia de una o dos forámenes neurovasculares abriendo anterolateralmente o anteroventralmente posteriores a la fosa nasal; dientes premaxilares 1-4 alineados en hilera recta; margen alveolar maxilar poscaniniforme dorsalmente arqueado; emarginación bucal lisa en los márgenes alveolares laterales de maxilares y dentarios adyacentes a los dientes poscaniniformes; alveolos del maxilar confluentes para el poscaniniforme y para los dientes poscaniniformes medios y posteriores del dentario; pared medial alveolar del dentario ausente a lo largo de los dientes poscaniniformes medios y posteriores, con raíces cerradas medialmente por el esplenial.

II-3. *Araripesuchus buitreraensis* Pol y Apesteguía, 2005

Especie Tipo. MPCA PV 235 (Fig. II-3.1 a 3), del Cenomaniano Inferior de la Formación Candeleros, Argentina. Cráneo casi completo con parte del basicráneo, en articulación con la mandíbula, representada por ambos dentarios, espleniales y surangulares.

Material referido. MPCA PV 242, cráneo casi completo con mandíbula articulada faltando parte del techo craneano posterior, con elementos poscraneales: fémur y vértebras aisladas (Fig. II-3.4 a 7); MPCA PV 243, cráneo casi completo con mandíbula articulada, con elementos postcraneales: vértebras articuladas y aisladas, coracoides, húmero, ulna, radio, metacarpal y falanges, ilion, tibia, fibula, metatarsal, la cola con escudos dérmicos articulados y escudos dérmicos aislados (Fig. II-3.8 a 11); MPCA PV 513, porción posterior del cráneo y mandíbula, faltando parte del techo craneano y la porción izquierda de la mandíbula, con elementos poscraneales: vértebras aisladas, el coracoides izquierdo, el húmero derecho y algunos escudos dérmicos articulados a las vértebras (Fig. II-3.12 a 14); MPCA PV 515, una porción izquierda parcialmente completa del cráneo con parte de la mandíbula articulada, faltando el basicráneo y parte del techo craneano (Fig. II-3.15); MPCA PV 583, parte de la mandíbula (ambos dentarios con algunos dientes implantados y espleniales) y cuadrado aislado (Fig. II-3.16); MPCA PV 610, cráneo parcialmente completo, faltando el basicráneo con la mandíbula desarticulada incluyendo el dentario derecho que posee dientes

implantados, un fragmento del dentario izquierdo y parte del esplenial (Fig. II-3.17 y 18); MPCA PV 614, un cráneo casi completo faltando parte del hocico derecho y el basicráneo con la mandíbula izquierda articulada (Fig. II-3.19).

Localidad. Los especímenes descritos aquí provienen de los siguientes sitios dentro del Área Paleontológica de La Buitrera: MPCA PV 235, 242, 610, 614, 243 (de la localidad de La Buitrera), MPCA PV 513 y 515 (de la localidad de Cerro Policía) y 583 (de la localidad de El Pueblito) (Fig. I-2.1). Todos los materiales proceden de los niveles superiores de la Formación Candeleros (Keidel en Wichmann, 1927), la unidad basal del Grupo Neuquén de edad Cenomaniano (Leanza et al., 2004).

Diagnosis enmendada. Este taxón está diagnosticado por la siguiente combinación de caracteres (autapomorfias indicadas con un asterisco): maxilar con siete dientes; frontal con cresta media marcada en la superficie dorsal; frontal extendiéndose en la fenestra supratemporal; sutura parieto-postorbital ausente de la superficie dorsal del techo craneano y de la fosa supratemporal; parietal con superficie dorsal angosta entre la fenestra supratemporal; fenestra supratemporal con sus bordes elevados a lo largo de los márgenes medio y posterior; escamoso con superficie vertical de hueso para la articulación de la solapa carnosa que cierra lateralmente el oído externo (“ear flap”); supraoccipital con una cresta media vertical; exposición del supraoccipital en el techo craneano ausente; cuadrado con orientación ventrolateral del cuerpo distal al contacto otoccipital-cuadrado en vista posterior; basioccipital con cresta sagital en la mitad ventral de la superficie posterior ausente o pobremente desarrollada; superficie ventral del basiesfenoides ancha, similar al ancho del basioccipital; pared lateral de la región temporal orientada oblicuamente (dorsomedial); gran foramen sub timpánico, de cerca de un 1/6 del foramen ótico; extensión anterior del receso ótico restringido al escamoso; flancos pterigoideos neumáticos; fosa paracoanal profunda y transversalmente alargada en los flancos pterigoideos*; septo coanal en forma de “T” en sección transversal dividiendo completamente las aberturas coanales, cuya superficie ventral es ancha anteriormente al igual que en su región media*; palpebral anterior subrectangular, ancho en su sector anterior con un margen posterior sinusoidal*; dentario con una concavidad lateral para la recepción de un diente maxilar grande; superficie lateral de los dentarios bajo

el margen alveolar, en las regiones medias y posteriores de la hilera dentaria plana orientada lateralmente o laterodorsalmente pero dividida por una cresta del resto de la superficie lateral de los dentarios*; proceso anterior de la sínfisis dentaria largo, siendo aproximadamente el doble de largo que ancho; esplenial con su porción anterior en la vista ventral de la sínfisis mandibular en forma de “U”; esplenial corto en vista ventral que forma un 20% del largo de la sínfisis; proceso anterior (caras paralelas) de la sínfisis dentaria alargada en su longitud y ancho relativo, siendo aproximadamente dos veces más larga que ancha; repisa del esplenial proyectada anteriormente en la superficie ventral de la sínfisis mandibular; surangular formando una repisa dorsal ancha; margen dorsal de la fenestra mandibular externa con una proyección ventral formada por una fina lámina del surangular*, angular con una cresta oblicua marcada para la inserción del *M. pterygoideus ventralis* en la madurez; porción del yugal en la barra postorbital anteriormente continua pero posteriormente incrustada; vértebras anteriores a medias con depresión redondeada en la superficie dorsal del arco neural, localizada entre la base de la espina neural y el proceso postzigapofiseal, y vértebras cervicales con una quilla ventral en la superficie ventral ausente o débil no llegando al margen posterior del centro. Enmendada de Pol y Apesteguía, 2005 y Fernández Dumont *et al.*, 2020.

Comentarios. La diagnosis original incluye un carácter (borde caudal de los nasales separados por una proyección aguda sagital del frontal) que fue eliminado en esta diagnosis debido a que los nuevos materiales muestran que esta característica fue incorrectamente determinada en el holotipo por Pol y Apesteguía (2005). En el holotipo, la superficie externa del frontal en el contacto nasal-frontal no está preservada, por lo que la proyección anterior observada en este espécimen corresponde a una pieza de la superficie interna del frontal que es cubierta por los nasales en la sutura nasal-frontal, que está transversalmente orientada como en otros uruguaysúquidos.

Además, con la inclusión de una nueva especie a los análisis filogenéticos se generó una nueva topología y relaciones, por lo que algunas de las autapomorfias de *A. buitreaensis* consideradas previamente (Fernández Dumont *et al.* 2020) variaron, ver Capítulo III.

II-3.1. Descripción

II-3.1.1. Cráneo

En vista dorsal el cráneo tiene forma subtriangular, con un hocico redondeado en el holotipo, MPCA PV 242 y 243 (Fig. II-3.5 y 9), pero más puntiagudo en MPCA PV 515, 610 y 614 (Fig. II-3.15, 18 y 19). El maxilar tiene su porción más ancha a la altura del mayor diente maxilar, que se encuentra en el tercer alvéolo, y una constricción a la altura de la fenestra anteorbital (Fig. II-3.5).

La fenestra supratemporal externa y su fosa está parcialmente preservada en MPCA PV 242 y 610 (Fig. II-3.5 y 18), casi completa en MPCA PV 243 (Fig. II-3.9) y completa en MPCA PV 515 (Fig. II-3.15). Esta fenestra es grande, subcircular y tan ancha como las órbitas. Las paredes lateral, medial y posterior de la fosa son oblicuas respecto al plano sagital del cráneo y, además, están expuestas en vista dorsal. En MPCA PV 242 y 243 el foramen orbitotemporal se abre en la pared posterior de la fosa supratemporal en un receso que está techado por un puente formado por el parietal y el escamoso, pero sigue siendo visible en vista dorsal (Fig. II-3.5 y 9). El borde posteromedial de la fenestra supratemporal externa tiene un escalón marcado formado por el parietal (Fig. II-3.9). La parte posterior de la superficie dorsal de la barra interfenestral es lateromedialmente cóncava. El ancho de la barra interorbital es del doble de ancho de la barra interfenestral y su superficie dorsal es casi horizontal con un borde liso a lo largo de los márgenes mediales de las órbitas, formados por el frontal y el prefrontal (Fig. II-3.9).

Las órbitas están lateralmente orientadas, son ovales, más largas que anchas y anteriormente angostas. Están limitadas por el lagrimal anteriormente, prefrontal y frontal dorsalmente, postorbital y yugal posteriormente y yugal ventralmente. En MPCA PV 242, en la parte anterior del margen medial de la órbita izquierda, se observa una plataforma del prefrontal para la articulación del palpebral anterior (Fig. II-3.5).

Las fenestras anteorbitales son subcirculares y tienen un tamaño menor a la mitad del tamaño de las órbitas; están limitadas por el maxilar anteriormente y por el lagrimal dorsal y posteriormente, abriéndose en la zona anterior de la ovalada fosa anteorbital (Fig. II-3.6 y 15A).

La región preorbital es cuadrangular en sección transversal (condición oreinorostral según Busbey, 1995) y más ancha que alta (ej., MPCA PV 515). El hocico es

aproximadamente tan largo como la región orbitotemporal. En vista lateral, el contorno dorsal del cráneo desciende de manera suave anteriormente (Fig. II-3.10).

El cóndilo occipital está posteroventralmente orientado y el foramen magnum es subtriangular (Fig. II-3.10).

En vista palatal, el paladar secundario está formado por el premaxilar, el maxilar y los palatinos (Fig. II-3.4). Los vómeres están expuestos dorsalmente solo en MPCA PV 242 a través de una fractura de los nasales. La fenestra suborbital, subtriangular, está localizada lateralmente a la coana y es más alargada que ésta (Fig. II-3.4 y 8). La coana es ovalada, angosta y anteroposteriormente alargada, con márgenes laterales orientados de manera levemente oblicua (anteromedial a posterolateral). La coana está delimitada por los palatinos anteriormente y los pterigoides lateral, medial y posteriormente. El septo intercoanal está formado por los pterigoides únicamente (Fig. II-3.4).

La mandíbula está articulada en la mayoría de los especímenes aquí descritos y es el único elemento preservado en MPCA PV 583 (Fig. II-3.16). El área sínfisis es baja y la sínfisis dentaria se extiende hasta el séptimo alvéolo. En vista dorsal los espleniales forman menos de la mitad posterior de la sínfisis alcanzando el noveno alvéolo mandibular. La superficie dorsal de la sínfisis (expuesta en MPCA PV 515 y 583, Fig. II-3.15 y 16) es levemente cóncava. Ambas ramas mandibulares forman un ángulo de aproximadamente 70°. En vista lateral, el margen dorsal del dentario asciende abruptamente al nivel del séptimo alvéolo aproximadamente. La fenestra mandibular externa es ovalada, baja y alargada siendo su largo menos de un tercio del largo total de la mandíbula. En vista lateral la fenestra mandibular externa está delimitada por el dentario anterior y anterodorsalmente, el angular ventralmente y el surangular posterior y posterodorsalmente (Fig. II-3.6).

Premaxilar. Fragmentos de ambos premaxilares están preservados en el holotipo, MPCA PV 242, 243, 515 y 610 (Fig. II-3.5, 9, 15 y 18). En vista dorsal, el proceso posterior del premaxilar es triangular y se acuña entre el maxilar y el nasal. Este proceso se extiende más posteriormente que en otros uruguaysúquidos como *Araripesuchus gomesii*, *A. tsangatsangana*, *A. wegeneri*, *Uruguaysuchus* y *Anatosuchus* (ver Fig. II-3.6, 10 y 15A). Las aberturas nasales externas se encuentran rotas en la mayoría de los especímenes excepto en MPCA PV 515, en el cual la izquierda está mejor preservada y tiene un contorno alargado y

ovalado (Fig. II-3.15A). Las narinas están delimitadas por el premaxilar posterior y ventralmente. Un fino proceso anterior, formado por el premaxilar, se curva dorsalmente en el borde anterior del hocico y alcanza el nasal para formar el septo internarial, como también ocurre en *A. wegeneri* y en peirosaúridos (Serenó y Larsson, 2009). Cinco dientes están preservados en el premaxilar derecho de MPCA PV 515 como en *A. wegeneri* y *A. tsangatsangana*, y a diferencia de *Uruguaysuchus* y *A. gomesii* los cuales tienen cuatro dientes premaxilares (Fig. II-3.20A).

El premaxilar contacta el maxilar posteriormente y los nasales dorsomedial y anteriormente en el septo internarial. El contacto palatal de este hueso no se observa porque esta área está dañada en MPCA PV 243 y cubierta por la mandíbula inferior en el resto de los especímenes. La sutura premaxilar-maxilar está orientada de manera oblicua (anteroventral a posteromedial). Hay dos forámenes en la superficie lateral del premaxilar (Fig. II-3.15). El anterior es pequeño y localizado a la altura del cuarto alvéolo premaxilar y el posterior está localizado en la sutura premaxilar-maxilar. Este foramen es alargado, ovalado (más alto que ancho) en MPCA PV 515 y circular en MPCA PV 610, delimitado por el premaxilar anteriormente y el maxilar posteriormente. De acuerdo a Serenó y Larsson (2009), el foramen premaxilar-maxilar parece tener un divertículo anterior que neumatiza al premaxilar, una condición similar podría suceder en *A. buitreaensis*. La superficie externa del premaxilar tiene ornamentación poco marcada en todos los especímenes.

Maxilar. Fragmentos del maxilar izquierdo y derecho están preservados en el holotipo, MPCA PV 242, 243, 515 y 610 (Fig. II-3.2, 3, 5, 6, 9, 10, 15 y 18). El maxilar tiene tres planos: uno lateral y subverticalmente orientado y los otros dos (dorsal y palatal) horizontalmente orientados; como resultado, el hocico es trapezoidal en sección transversal (condición oreinorostral según Busbey, 1995).

En vista dorsal el maxilar contacta al nasal medialmente a lo largo de una sutura que es anteroposteriormente recta y al lagrimal posteriormente, a través de una sutura oblicua. El borde lateral del maxilar es abultado al nivel del largo caniniforme y fuertemente cóncavo cerca de la fosa anteorbital.

En vista lateral el maxilar forma los márgenes anterior, ventral y dorsal de la fenestra anteorbital y la fosa (Fig. II-3.15). Contacta con el lagrimal posterodorsalmente y con el yugal

posteroventralmente. Cerca del margen alveolar de la superficie lateral del maxilar, hay varios pequeños forámenes neurovasculares alineados.

En vista palatal ambos maxilares contactan en la línea media (Fig. II-3.4). El margen posteromedial de la rama palatal del maxilar contacta el palatino a lo largo de una sutura en forma de “U” y el margen posterolateral contacta con el ectopterigoides. Hay un surco en la superficie palatal del maxilar que corre medial a la hilera de dientes, y es la zona donde encaja la hilera de dientes inferiores. Además, hay dos forámenes cerca del borde medial del alvéolo del diente caniniforme. En la vista medial de MPCA PV 515, el maxilar contacta el lagrimal dorsalmente, el yugal posterodorsalmente y el ectopterigoides posteroventralmente (Fig. II-3.15).

Araripesuchus buitreaensis tiene siete dientes maxilares diferenciándose de todos los otros uruguaysúquidos, que poseen 8 o más dientes (Fig. II-3.17). La superficie externa del maxilar está ornamentada por pequeños huecos distribuidos sobre la superficie, con una alta concentración cerca de la sutura maxilo-nasal y del margen alveolar. Esta ornamentación está ausente alrededor de la fosa anteorbital y solo en los mayores especímenes (MPCA PV 242, 243 y 610; Fig. II-3.6 y 10) hay finos surcos dorsoventralmente orientados en esta región.

Nasal. Los nasales están bien preservados en MPCA PV 243 y 610 (Fig. II-3.9 y 18), y parcialmente preservados en MPCA PV 235, 242 y 515 (Fig. II-3.2, 5 y 15). Son angostos y largos, con márgenes laterales paralelos y que se extienden a lo largo del hocico. Los nasales contactan el frontal posteriormente a lo largo de una sutura transversalmente recta, los prefrontales posterolateralmente, el maxilar lateralmente y el premaxilar anterolateral y anteroventralmente en la unión con el septo internasal. Los nasales no contactan los lagrimales, a diferencia de *Araripesuchus gomesii* y *A. patagonicus* (Fig. II-3.5). También, como se ve en todas las especies de *Araripesuchus*, están excluidos de la fenestra anteorbital. La superficie dorsal de los nasales está ornamentada con huecos bien espaciados y finos surcos longitudinales en la sutura nasofrontal.

Lagrimal. Los lagrimales están completamente preservados en MPCA PV 242, 515 (el izquierdo; Fig. II-3.5, 6 y 15) y 610 (Fig. II-3.18). Estos elementos están también

parcialmente preservados del lado izquierdo de MPCA PV 243 y 614 (Fig. II-3.10 y 19). Contactan el maxilar anteriormente, los prefrontales posteriormente y el yugal ventralmente. Los lagrimales tienen dos ramas, una dorsal orientada horizontalmente y la otra ventral que está orientada verticalmente. La rama dorsal de los lagrimales está ornamentada con algunos hoyos. Se extiende sobre la superficie posterolateral del hocico y se proyecta lateralmente, formando un “techo”, sobre la fenestra y fosa anteorbital. Esta región también lleva una repisa para la articulación del palpebral anterior (Fig. II-3.5). La rama ventral del lagrimal tiene una superficie lisa; se extiende ventralmente como un pilar vertical que divide la fenestra anteorbital de la órbita. Este pilar es triangular en sección transversal, con el eje mayor posteromedialmente orientado y una base ancha que contacta el yugal posteriormente y el maxilar anteriormente a lo largo de una sutura recta. La superficie anterolateral de este pilar forma la pared posterior de la fosa anteorbital además de un robusto borde que delimita la órbita anteriormente. El foramen lagrimal (preservado en MPCA PV 242 y 515; Fig. II-3.6) se abre en el margen dorsolateral de la superficie posterior de este pilar y es contenido enteramente por el lagrimal.

Como en *A. gomesii*, *A. patagonicus*, *A. wegneri* y a diferencia de *A. tsangatsangana*, el lagrimal de *A. buitreaensis* tiene un borde posterior y lateral que es una faceta de contacto para el palpebral anterior. También, a diferencia de todos los uruguaysúquidos sudamericanos, el lagrimal, en vista dorsal, no sobrepasa la porción anterior del prefrontal.

Prefrontal. Los prefrontales están parcialmente preservados en MPCA PV 242, 243, 614 y en el holotipo (Fig. II-3.2, 5, 9 y 19), pero están completamente preservados en MPCA PV 610 (Fig. II-3.18). En vista dorsal, son alargados, contactando el lagrimal lateralmente y el frontal medialmente. Se extienden a lo largo del margen anterolateral de la barra interorbital y tienen un pilar dirigido ventralmente que contacta los pterigoides posteriormente y los vómeres anteriormente. Los prefrontales llevan una repisa para la articulación del palpebral anterior (preservado en MPCA PV 242 y 243; Fig. II-3.5 y 9), este estante es mayor al posterior. En MPCA PV 610 el palpebral izquierdo fue encontrado articulado en el estante (Fig. II-3.18). La superficie dorsal de los prefrontales está ornamentada por pequeños hoyos.

Como en otros uruguaysúquidos, excepto *Araripesuchus gomesii* y *A. patagonicus* (según Turner, 2006) el prefrontal impide el contacto entre el nasal y el lagrimal.

Frontal. El frontal es impar, está completamente preservado en MPCA PV 242, 243 y 610 (Fig. II-3. 5, 9 y 18) y parcialmente preservado en MPCA PV 614 y en el holotipo (Fig. II-3.2 y 19). En vista dorsal, contacta a los prefrontales anterolateralmente a lo largo de una sutura recta paralela al plano sagital, a los nasales anteriormente, al parietal posteromedialmente por una sutura interdigitada y al postorbital posterolateralmente. La barra interorbital es más ancha que la barra interfenestral. En el sector posterior de las órbitas, la superficie de la barra interorbital es cóncava, en ese lugar, la superficie lateral del frontal se eleva para formar un margen orbital posteromedial elevado. A este nivel, el frontal también lleva una marcada cresta medial (ej., MPCA PV 243 y 610; Fig. II-3.9 y 18). Esta cresta está también presente en las especies africanas del clado (*Araripesuchus wegneri*, *A. tsangatsangana* y *Anatosuchus minor*) pero ausente en las especies sudamericanas (*Araripesuchus gomesii*, *A. patagonicus* y *Uruguaysuchus aznarezi*). El frontal delimita el margen anteromedial de la fenestra supratemporal externa y forma la esquina anteromedial de la pared de la fosa supratemporal, de esta manera el contacto entre parietal y postorbital se encuentra ausente (una característica solo presente en *Araripesuchus wegneri*).

En vista ventral (Fig. II-3.20B) la *crista cranii frontalis* está marcada y curvada medialmente formando las paredes laterales del surco para el tracto olfatorio. En la parte anterior de este surco hay marcas conspicuas para el bulbo olfatorio (no visibles en el espécimen mayor MPCA PV 242), separadas por una fina cresta medial; estas marcas de los bulbos son ovaladas y casi tan largas como el tracto. La superficie dorsal del frontal está profundamente ornamentada, con abundantes surcos y pequeños hoyos, más concentrados en el sector medial y posterior del hueso.

Yugal. El yugal está completamente preservado en MPCA PV 242, 243 (del lado derecho, Fig. II-3.6 y 10), 513, 515, 610, 614 (del lado izquierdo; Fig. II-3.13, 15, 18 y 19) y en el holotipo. El margen anterior del yugal excede levemente el margen anterior de la órbita y se sobrepone al maxilar ventralmente y al lagrimal dorsalmente. Contacta el cuadradoyugal posteriormente, anterior al borde posterior de la fenestra laterotemporal. Como en otros

crocodiliformes, el yugal no forma parte de la fenestra anteorbital. Forma el borde ventral y posteroventral de la órbita y el margen ventral y anteroventral de la fenestra infratemporal. El proceso ascendente del yugal forma casi toda la barra postorbital, donde se sobrepone lateralmente al proceso descendente del postorbital. La superficie lateral del yugal está ornamentada con finos surcos pequeños y bien espaciados hoyos. En vista medial el yugal contacta la rama dorsal del ectopterigoides ventralmente, el maxilar anteroventralmente y el lagrimal anterodorsalmente. En esta vista, la superficie anterior del yugal es lisa y cóncava, con pequeños hoyos anteroposteriormente alineados en la superficie medial.

Parietal. El parietal está completamente preservado en MPCA PV 243 (Fig. II-3. 9) y parcialmente preservado en el holotipo, MPCA PV 242, 513 y 614 (Fig. II-3.5, 12B y 19B). La superficie dorsal de este hueso tiene forma de “T”, con su porción más ancha posteriormente localizada y ornamentado con pequeños hoyos. La sutura fronto-parietal en el techo craneano es interdigitada, transversalmente orientada y situada en el sector anterior de la barra interfenestral. Esta sutura se extiende a lo largo de la pared medial de la fosa supratemporal, previniendo el contacto parietal-postorbital (Fig. II-3.9). Los márgenes laterales del parietal están levemente curvados y con una cresta angosta formando el margen medial de la fenestra supratemporal. Hay una cresta medial longitudinal en la mitad posterior de la superficie dorsal. Los parietales se extienden posteriormente y alcanzan el margen posterior del techo craneano, el cual es casi transversalmente recto. El parietal contacta el escamoso posterolateralmente a lo largo de una sutura anteroposteriormente orientada y al lateroesfenoides ventralmente. En *Araripesuchus buiterraensis*, el parietal, al nivel de la barra interfenestral, es más angosto que los parietales de *A. patagonicus*, *A. gomesii*, *A. tsangatsangana*, *Anatosuchus* y *Uruguaysuchus*, siendo similar al parietal de *A. wegeneri*.

Postorbital. Estos elementos están prácticamente completos en MPCA PV 243 (especialmente el derecho; Fig. II-3.9), 610, 614 (el izquierdo en ambos; Fig. II-3.18A y 19B) y está parcialmente preservado en MPCA PV 242 (el izquierdo; Fig. II-3.5) y en el holotipo. En el espécimen MPCA PV 515 una pequeña porción de la barra postorbital izquierda está preservada. Forma el margen anterolateral y la pared de la fenestra y fosa supratemporal. El proceso descendente del postorbital forma un tercio de la barra postorbital y contacta el

proceso ascendente del yugal a lo largo de una sutura oblicua (Fig. II-3.20C). El postorbital contacta al frontal medialmente, al escamoso posteriormente y al yugal ventralmente. La sutura postorbital-escamoso está localizada en el medio de la fenestra supratemporal. En el margen posterolateral de las órbitas, el postorbital tiene una proyección triangular anterolateral que sirve de apoyo para el palpebral posterior (preservado casi completo en el lado izquierdo de MPCA PV 242 y parcialmente en el lado izquierdo de MPCA PV 243 y 614). En MPCA PV 610 el palpebral posterior se encuentra en articulación con este estante (Fig. II-3.18A). La superficie dorsal del postorbital está ornamentada por pequeños hoyos.

Escamoso. Ambos escamosos están severamente dañados en el holotipo, pero se encuentran casi completamente preservados en MPCA PV 242, 243, 513 y 614 (solo el izquierdo; Fig. II-3.5, 6, 9, 10, 12, 13 y 19). Este hueso tiene una porción triangular horizontal que forma la región posterolateral de la tabla craneana y se proyecta lateralmente como un techo para el receso ótico. El proceso posterolateral está dirigido de forma levemente ventral. La porción vertical occipital del escamoso es fuertemente cóncava y contacta ventralmente con el proceso paraoccipital del otoccipital. En vista lateral, el escamoso tiene una superficie de hueso orientada verticalmente para la articulación del “ear flap”, esta superficie es dorsoventralmente más fina que en otras especies del clado (Fig. II-3.13). La superficie dorsal del escamoso está ornamentada por pequeños hoyos.

Supraoccipital. Este hueso está completo y expuesto en vista occipital en MPCA PV 242 y 243 (Fig. II-3. 6 y 10) pero solo la porción izquierda se preserva en MPCA PV 513 (Fig. II-3.13). Tiene forma triangular, más ancho que alto y tiene una cresta vertical medial (Fig. II-3.10 y 20D). Está dorsalmente cubierto por el parietal y contacta los otoccipitales ventralmente. No forma el margen dorsal del foramen magnum. Las aberturas postemporales no se observan en ningún espécimen y puede que estén obliteradas. En una vista anteromedial, MPCA PV 513 muestra tres recesos del sistema neumático paratimpánico expuestos por fractura (Fig. II-3.20E). *Araripesuchus buiterraensis* es la única especie de los Uruguaysuchidae en la cual el supraoccipital no está expuesto en el techo craneano.

Otoccipital. Estos huesos están completos y expuestos en vista occipital en MPCA PV 243 (Fig. II-3. 8) y parcialmente preservados en el holotipo, MPCA PV 242 y 513 (solo el lado izquierdo; Fig. II-3.1, 4 y 12). La superficie posterior del otoccipital lleva una cresta subhorizontal que divide este hueso en dos planos, uno vertical y otro dirigido posteroventralmente. La superficie vertical del otoccipital contacta el escamoso dorsolateralmente a lo largo del proceso paraoccipital y el supraoccipital medialmente. Debajo del proceso paraoccipital el otoccipital forma el margen dorsomedial del pasaje craneoc cuadrado. El plano posteroventral se proyecta anteroventralmente y contacta el basioccipital medialmente, el cuadrado lateralmente y el basiesfenoides anteroventralmente. Los otoccipitales se encuentran dorsales al foramen magnum formando los márgenes dorsales y laterales, además de la porción lateral del cuello del cóndilo occipital (Fig. II-3.12). Lateral al cóndilo occipital hay 3 forámenes, 2 dorsales de tamaño similar y horizontalmente alineados (uno medial y el otro lateral) y uno ventral y mayor (Fig. II-3.4, 8 y 12). El foramen ventral es el foramen carotídeo para el pasaje de la rama cerebral de la arteria carótida interna (Porter *et al.*, 2016). El foramen medio dorsal corresponde a la salida de las ramas anterior y posterior del nervio craneal XII y el lateral dorsal es el foramen metótico (para los pasajes de los nervios IX al XI). La punta anteroventral del otoccipital forma el borde posterior de la abertura del tubo de Eustaquio lateral, el cual es también encerrado por el basioccipital medialmente y el basiesfenoides lateral y anteriormente. El otoccipital no forma la *crista tuberalis*. El otoccipital y el basiesfenoides separan el cuadrado del basioccipital como en *Araripesuchus patagonicus* pero a diferencia de *A. tsangatsangana* en el cual el cuadrado contacta el basioccipital (Turner, 2006).

Basioccipital. El basioccipital está preservado completo en MPCA PV 242, 243, 513 (Fig. II-3.4, 8, 12) y parcialmente en el holotipo (Fig. II-3.1). Este hueso tiene una orientación oblicua (posterodorsal a anteroventral) con una forma hexagonal, más largo que ancho. Contacta lateralmente los otoccipitales y anteroventralmente el basiesfenoides. Forma la porción ventral del cuello del cóndilo occipital y el cuerpo del cóndilo enteramente, el cual está orientado ventralmente. Anterior al cóndilo occipital el basioccipital es marcadamente cóncavo formando un receso condilar (Fig. II-3.20F). Por delante de este receso, el basioccipital forma una cresta media marcada la cual alcanza el borde posterior del tubo de

Eustaquio medio. A este nivel la superficie externa del basioccipital es levemente convexa por la presencia de un desarrollado receso basioccipital con forma de “U”, expuesto dorsalmente por fractura en MPCA PV 513 (Fig. II-3.12B). El basioccipital cierra los tubos de Eustaquio laterales (pares) y medial (impar) y posteroventralmente respectivamente. Las tubera basioccipitales no están desarrolladas.

Basiesfenoides. Está completo en MPCA PV 242, 243 y 513 (Fig. II-3.4, 8 y 12A). El basiesfenoides está expuesto en vista ventral y contacta los pterigoides anterior y anterolateralmente, el cuadrado posterolateralmente, el otoccipital posteriormente y el basioccipital posteromedialmente. Forma los bordes medio y lateral de los tubos de Eustaquio. La superficie ventral del basiesfenoides es fuertemente cóncava formando un surco ovoide delimitado lateralmente por crestas marcadas. Estas crestas también están presentes en *Araripesuchus gomesii*, *A. patagonicus* y *A. tsangatsangana*, y están formadas por el basiesfenoides (medialmente) y el pterigoides (lateralmente). Un receso del sistema neumático paratimpánico (Dufeu y Witmer, 2015) abulta el basiesfenoides en el sector posterior de estas crestas. Este receso está expuesto por fractura en MPCA PV 513 (Fig. II-3.20E). Dorsal y anteriormente, el basiesfenoides forma un proceso cultriforme fino y alargado (rostro basiesfenoidal), bien preservado en MPCA PV 243, que se proyecta entre las órbitas y tiene un foramen posterior, probablemente para el pasaje del nervio craneal VI (Fig. II-3.21A).

Lateroesfenoides. Está expuesto en MPCA PV 243 (Fig. II-3.21B) y parcialmente en MPCA PV 242. Forma la pared anterolateral de la caja craneana y contacta el frontal y el parietal dorsalmente, el postorbital dorsolateralmente, el cuadrado posterolateralmente, los pterigoides anteroventralmente, los epipterigoides posteroventralmente y el basiesfenoides medioventralmente. Ambos lateroesfenoides se acercan entre sí en la línea media anteriormente pero no contactan (como en *A. gomesii* y *A. tsangatsangana*). El proceso capitado (“capitate process”) está lateralmente orientado y contacta el postorbital.

Epipterigoides. El epipterigoides está preservado en la pared lateral de la caja craneana de MPCA PV 243 (Fig. II-3.21B). Es un hueso pequeño, cuadrangular y laminar que contacta

el lateroesfenoides dorsalmente, el cuadrado posteroventralmente y el pterigoides anteroventralmente. Juntos con el lateroesfenoides delimitan la salida para las ramas V_2 y V_3 del nervio craneano trigémino.

Cuadrado. Está expuesto casi completo en MPCA PV 242, 243, 513 (solo el izquierdo; Fig. II-3.4, 6, 8, 10 y 12) y parcialmente completo en el holotipo (Fig. II-3.1 y 3); asociado a MPCA PV 583 se encontró un cuadrado izquierdo aislado (Fig. II-3.16D). Es un hueso corto y robusto que está firmemente suturado a la caja craneana y al paladar. Su porción lateral contacta ventral y anteriormente con el cuadradoyugal formando una sutura oblicua, dorsal y posteriormente con el escamoso y anteriormente con el postorbital (solo visto en el lado izquierdo de MPCA PV 243). Su porción medial contacta el laterosfenoides anteriormente, los pterigoides anteroventralmente, el basisfenoides y el otoccipital posteroventralmente, el prootico medialmente y el parietal dorsalmente en la pared de la fosa supratemporal. Este hueso forma el piso del receso otico y el borde ventral y anterior del foramen ótico, el cual es ovalado con el eje mayor orientado de dorsolateral y anterior a ventrolateral y posterior (Fig. II-3.16D). El foramen ótico en *Araripesuchus patagonicus* es menor y más redondeado. En el borde posteroventral del foramen ótico hay una incisura para la apertura ótica del pasaje craneocuadrado (Montefeltro *et al.*, 2016); la última está excavada en el cuadrado cerca del contacto medial con el otoccipital (Fig. II-3.6). Anterior al foramen ótico hay un foramen neumático grande y suboval, el foramen subtimpánico (*sensu* Dufeu, 2011; Dufeu y Witmer, 2015; Montefeltro *et al.*, 2016; =foramen sifoneal, Pol *et al.*, 2014); este foramen es 1/6 del foramen ótico (Fig. II-3.16D). El foramen subtimpánico está presente en la mayoría de los crocodiliformes actuales (ej., *Osteolaemus* Cope, 1861; *Caiman* Spix, 1825) y fósiles (ej., notosquios como *Caipirasuchus* Iori y Carvalho, 2011). En *Uruguaysuchus aznarezi*, *Araripesuchus wegeneri* y *Anatosuchus*, este foramen es más pequeño que en *A. buitreaensis* y, en *Uruguaysuchus* está localizado anterodorsalmente al foramen ótico. En *Notosuchus terrestris* hay varios forámenes óticos anteriores y ventrales al foramen ótico (Barrios *et al.*, 2018). Al nivel del piso del receso ótico hay una zona deprimida (fosa periótica *sensu* Montefeltro *et al.*, 2016) con un margen ventral bilobulado que es el lugar donde se apoya la membrana timpánica (Fig. II-3.16D). En vista occipital, el cuadrado forma el borde lateral de la abertura craneocuadrado. La rama articular del cuadrado está

ventralmente orientada. Los cóndilos del cuadrado (dos) están ventralmente proyectados hasta el nivel de la hilera dentaria superior. El cóndilo medial es menos de la mitad del cóndilo lateral y está proyectado más ventralmente. Ambos cóndilos están separados por un surco intercondilar y articulan con la fosa glenoidea formada por el articular y el surangular. El cóndilo lateral contacta con el articular y el surangular y el medial solo con el articular. En la superficie dorsal del cóndilo medial se encuentra el foramen *aërum* de ubicación medial a la cresta oblicua marcada, la cual corre dorsolateralmente a ventromedialmente (Fig. II-3.4, 6, 8, 10, 13 y 21C). En vista ventral, el cuadrado contacta medial y anteriormente al basiesfenoides, medial y posteriormente al otoccipital y anterior y lateralmente al pterigoides. En la superficie anteroventral del cuadrado hay dos crestas más desarrolladas en el espécimen mayor (MPCA PV 242; Fig. II-3.4). La más anterior y marcada corresponde topográficamente con la cresta “A” de Iordansky (1964). Esta cresta se extiende lateralmente a la sutura pterigoides-basiesfenoides en el sector medio de la superficie ventral del cuadrado y es casi paralela a la otra cresta la cual corresponde topográficamente con la cresta “B” de Iordansky (1964). Esta cresta “B” (o *crista pseudotuberalis sensu* Barrios *et al.*, 2018) se extiende desde el cóndilo medial del cuadrado al pterigoides y forma los márgenes laterales del occipucio. Una fractura natural en MPCA PV 513 y 583, permite observar que el cuadrado está muy neumatizado por varias celdas (Fig. II-3.12B y 16D).

Cuadradoyugal. Está completamente preservado en MPCA PV 513 (el izquierdo; Fig. II-3.13) y parcialmente preservado en MPCA PV 242, 243 y en el holotipo (Fig. II-3.3, 6 y 10). Dorsalmente contacta el cuadrado a lo largo de una sutura oblicua (con dirección anterodorsal a posteroventral) sin tomar parte del cóndilo articular lateral del cuadrado, pero alcanzando los lóbulos laterales de este hueso como sucede en peirosaúridos, sebécidos (Pol *et al.*, 2014), *Araripesuchus patagonicus*, *A. tsangatsangana*, *A. wegneri* y *Anatosuchus*, pero diferente a *A. gomesii* en el cual el cuadradoyugal forma parte del cóndilo articular lateral. Anterior y anteroventralmente contacta el yugal a través de una sutura casi horizontal. Forma el margen posterodorsal y posterior de la fenestra laterotemporal. El contacto con el postorbital no está bien definido en ningún espécimen, pero probablemente contacta el postorbital en la esquina dorsal de la fenestra laterotemporal. La superficie externa de este hueso es lisa, sin ningún tipo de ornamentación.

Vómer. En MPCA PV 242 la parte posterior de estos huesos están expuestos por fractura. Son laminares, estrechos lateromedialmente y forman el piso medial de la cavidad nasal, extendiéndose anteroposteriormente sobre los palatinos, los cuales impiden la exposición de los vómeres en vista palatal. Ambos vómeres forman un surco medial para el soporte del septo cartilaginoso internasal (*sulcus septalis*). Contactan posteriormente los pilares de los prefrontales.

Palatino. Los palatinos están completamente preservados en MPCA PV 242 y 243 (Fig. II-3.4 y 8) y parcialmente en MPCA PV 515, 610, 614 y en el holotipo (Fig. II-3.1, 15B, 17A y 19A). Se extienden anteriormente entre el maxilar contactando a través de una sutura en forma de “U”. Los palatinos varían entre los diferentes especímenes siendo cortos y anchos en los mayores (MPCA PV 242 y 610). En MPCA PV 243 son largos, estrechos lateromedialmente y se extienden posteriormente formando la mitad anterior del margen medial de la fenestra suborbital siendo la coana, en este espécimen, anteroposteriormente más corta que en MPCA PV 242 y 610 (ver más adelante en Capítulo IV, Fig. IV-1.1.7). Los palatinos no forman parte del septo intercoanal y delimitan la coana anteriormente. Internamente, los palatinos están neumatizados por los senos palatinos, expuestos por fractura en MPCA PV 515 (Fig. II-3.15B). Los palatinos en los especímenes MPCA PV 242 y 610 tienen su terminación anterior más cuadrangular y similar a los de *Araripesuchus patagonicus* y *A. gomesii*, pero en el holotipo y en MPCA PV 243 están más redondeados anteriormente similar a los de *A. wegneri* y *Uruguaysuchus* (ver discusión más adelante).

Pterigoides. Está preservado casi completo en MPCA PV 242, 243, 614 y el holotipo (Fig. II-3.1, 4, 8 y 19A), y fragmentario en MPCA PV 513 y 515 (Fig. II-3.12A). Contacta los palatinos anteriormente, los ectopterigoides lateralmente, el basisfenoides posteromedialmente, el cuadrado posterolateralmente y el laterosfenoides posterodorsalmente. Ambos pterigoides están fusionados a lo largo de la línea media excepto en la porción posterior al contacto con el basisfenoides donde ambos pterigoides se unen por una corta sutura entre el proceso medio posterior de los pterigoides (Fig. II-3.4). Esta condición, también vista en *Notosuchus* y en otras especies de *Araripesuchus* (*A.*

patagonicus) difiere de la de *Crocodylia* en los cuales la sutura interpterigoidea persiste anterior a la coana (Iordansky, 1973; Barrios *et al.*, 2018). Los pterigoides forman completamente el septo coanal. Este septo se ensancha anteriormente en su región media a diferencia de otros uruguaysúquidos que tienen una punta anterior aguda. Como en *Simosuchus*, *A. gomesii* y *A. patagonicus* (Pol y Apesteguía, 2005) el septo coanal tiene forma de “T” en sección transversal con un surco medio; este surco también está presente en *Uruguaysuchus*.

Los pterigoides delimitan la coana en gran medida (excepto en su margen anterior) y la fenestra suborbital medial y posteriormente. Los márgenes posteriores de las coanas no alcanzan los flancos pterigoideos. Posterior a la coana, los pterigoides tienen un par de depresiones marcadas separadas por una cresta medial, la fosa paracoanal (Fig. II-3.21D). Los flancos pterigoideos son laminares y anchos lateromedialmente, levemente inclinados de anterodorsal a posteroventral y están abultados por los recesos neumáticos del seno pterigoideo. La parte anterior (3/4) del margen lateral de los flancos pterigoideos está suturada a los ectopterigoides. El ápice posteroventral libre de estos flancos tiene una superficie porosa relacionada al contacto con el cartílago *transiliens* para el agarre del músculo aductor (*M. pseudotemporalis* y/o *M. intramandibularis*; Schumacher, 1973; Holliday y Witmer, 2007). El margen posteromedial de pterigoides se proyecta posteroventralmente en dos procesos conspicuos separados por una muesca marcada. La sutura con el basiesfenoides y el cuadrado es interdigitada. Los pterigoides están expuestos en vista dorsal por fractura en MPCA PV 242 y 243. Se extienden dorsomedialmente y convergen en la línea media formando una cresta longitudinal que se sobrepone al basiesfenoides, contacta los pilares prefrontales y los vómeres. En vista dorsal los pterigoides alcanzan posteriormente el lateroesfenoides y el epipterigoides (Fig. II-3.21B). En el área posterior y medial de la superficie dorsal de los flancos pterigoideos hay una superficie cóncava probablemente para el agarre del músculo aductor (*M. pterygoideus ventralis*).

Ectopterigoides. Ambos ectopterigoides están preservados casi completos en MPCA PV 242, 243, 614 y el holotipo (Fig. II-3.1, 4, 8 y 19A), y solo el izquierdo en MPCA PV 513 y 515 (Fig. II-3.12A). Tienen dos ramas: una ventral que se extiende como una espina lateral a los pterigoides y una dorsal que contacta al yugal y el maxilar lateralmente. La rama dorsal se

expande anteriormente, alcanzando el maxilar y formando la mayor parte del borde lateral de la fenestra suborbital. Esta rama está también proyectada posteriormente como una corta espina.

Huesos palpebrales. Ambos huesos palpebrales izquierdos están preservados articulados en MPCA PV 610 (Fig. II-3.18A), y el palpebral anterior está fragmentariamente preservado y asociado a la parte interna de la órbita en MPCA PV 513 (el izquierdo; Fig. II-3.12B) y en el holotipo (el derecho; Fig. II-3.2). El palpebral posterior es subrectangular y aproximadamente 1/6 del anterior, está soportado por una proyección triangular del postorbital. El palpebral anterior es subtrapezoidal, ancho anteriormente y con un margen posterior sinusoidal (Fig. II-3.18A). Este palpebral está sostenido por una repisa formada por el prefrontal y el lagrimal. En *Araripesuchus tsangatsangana* el palpebral anterior no contacta el lagrimal. El contorno del palpebral anterior difiere al de los otros uruguaysúquidos que preservan este hueso en los cuales el palpebral tiene diferentes tamaños, es más alargado y con un contorno curvado.

Dentario. Está preservado casi completo en MPCA PV 242, 243, 513, 583 (el izquierdo; Fig. II-3.4, 6, 8, 10, 12A, 13A y 16), 515, 610 (el derecho; Fig. II-3.15A y 17B), 614 y el holotipo (Fig. II-3.1, 3 y 19). En todos los especímenes excepto MPCA PV 583 y 610 la mandíbula está en oclusión. En el espécimen MPCA PV 583 es posible observar que el noveno alveolo está bien definido y separado, posterior a este alvéolo, hay un surco alveolar para cuatro dientes más (Fig. II-3.16). La superficie dorsal del dentario en su región sínfisial es plana, similar a *Araripesuchus tsangatsangana* pero diferente a la de *A. gomesii* y *Uruguaysuchus*. Esta superficie tiene una serie de forámenes anteroposteriormente alineados a lo largo del margen medial del alvéolo. La sínfisis dentaria alcanza el noveno diente y forma 2/3 de la sínfisis mandibular (Fig. II-3.16). Ambos dentarios contactan el esplenial posteromedialmente por una sutura en “U” (Fig. II-3.16).

En vista lateral el dentario es anteriormente bajo. Su borde dorsal desciende del cuarto al séptimo alveolo, elevándose oblicuamente desde el octavo al onceavo y volviéndose posteriormente recto (Fig. II-3.16). La superficie lateral del dentario está ornamenta con huecos más concentrados en el sector anterior del hueso. En la parte posterior del dentario,

su superficie lateral tiene huecos pobremente marcados en los especímenes más pequeños (MPCA PV 515; Fig. II-3.15) y profundas y finas líneas, sin hoyos en el espécimen mayor (MPCA PV 242; Fig. II-3.6). En vista lateral y paralelos al borde dorsal del dentario, hay una hilera de forámenes neurovasculares. El dentario delimita la fenestra mandibular externa anteriormente y, además, posteriormente contacta el surangular dorsalmente (Fig. II-3.6 y 15A). A diferencia de lo que ocurre en los cocodrilos actuales y similar a lo que ocurre en mesoeucocodrilos basales, el contacto dentario-surangular está localizado en el medio del borde dorsal de la fenestra mandibular externa (Turner, 2006). La fenestra mandibular externa es ovalada y está bien preservada en MPCA PV 242, 513 y 614 (Fig. II-3.6, 13A y 19A). Su margen posterodorsal es dorsoventralmente más ancho que en *Uruguaysuchus*. La pared lateral ventral a la fenestra mandibular externa es extremadamente baja por lo que el canal Meckeliano está expuesto en vista lateral. En vista ventral la sínfisis dentaria es interdigitada ocupando 4/5 de la sínfisis mandibular (Fig. II-3.16). En esta vista, ambos dentarios contactan el esplenial por una sutura en “U”, como en *Uruguaysuchus* y diferente de otras especies de *Araripesuchus* que tienen una sutura en “V” (Fig. II-3.16). La superficie ventral de estos huesos está ornamentada por pequeños hoyos.

Esplenial. Está preservado en MPCA PV 242, 243, 515, 583, 610, 614 y el holotipo (Fig. II-3.1, 4, 8, 16, 17, 18 y 19A). En vista dorsal los espleniales forman 1/3 de la sínfisis mandibular y contactan al dentario por una sutura en “U”. Los espleniales se extienden posteriormente formando la pared medial de la rama mandibular bordeando el surco alveolar medialmente. Contactan al angular posteroventralmente con una sutura oblicua la cual alcanza la esquina anteroventral de la fenestra mandibular interna (ver MPCA PV 515; Fig. II-3.15A). No es posible observar el contacto esplenial-surangular en ninguno de estos especímenes. En vista ventral los espleniales forman 1/5 de la sínfisis mandibular y contactan anteriormente con el dentario a través de una sutura en “U” (Fig. II-3.16B). La superficie medial de los espleniales es lisa. Posterior a la sínfisis esplenial hay un único foramen relativamente grande, el foramen *intermandibularis oralis* para el pasaje de ramas del nervio craneano V₃ (Fig. II-3.15 y 16). En la superficie ventral de la sínfisis mandibular hay una pequeña protuberancia (“peg”) también vista en *Notosuchus* y *Uruguaysuchus*, pero en

Araripesuchus buitrreraensis esta protuberancia se proyecta anteriormente en la superficie ventral de la sínfisis mandibular.

Surangular. El surangular está preservado casi completo en MPCA PV 242 (el derecho; Fig. II-3.6), 513 y 614 (en ambos el izquierdo; Fig. II-3.13A y 19C) y parcialmente en 243, 515, 610 (el derecho) y el holotipo (Fig. II-3.3, 10, 15). El surangular tiene dos planos: un plano lateral anteroposterior levemente cóncavo en su superficie ventral, techando la fenestra mandibular y delimitándola externamente (dorsal y posteriormente) y un plano horizontal como una repisa que es único entre los uruguaysúquidos (Fig. II-3.6, 10 y 13A). Estos dos planos están separados entre sí por una cresta marcada. El plano lateral es prácticamente liso con algunas líneas finas y hoyos aislados, formando una lámina fina de hueso ventralmente proyectada en el margen dorsal de la fenestra mandibular externa. El surangular contacta al dentario anteriormente y al angular ventralmente a través de suturas oblicuas. Forma parte del borde lateral del proceso retroarticular y la porción lateral de la cavidad glenoidea, donde articula con el cóndilo lateral del cuadrado.

Angular. El angular está preservado en MPCA PV 242, 243, 513 y 614 (Fig. II-3.6, 10, 13A y 19C). Forma el borde ventral de la fenestra mandibular externa y el piso de la fosa Meckeliana, la cual está expuesta en vista lateral. En el borde ventral de la fenestra mandibular externa, el angular forma un flanco delgado con un profundo surco el cual está lateralmente delimitado por una cresta conspicua (observada en MPCA PV 242 y 614; Fig. II-3.6 y 19C) que se extiende posterior y anteriormente en la fenestra (Fig. II-3.21E). La presencia de un flanco lateral con una cresta en el borde ventral de la fenestra mandibular externa y la exposición lateral de la fosa Meckeliana ha sido mencionada en notosuquios derivados, pero no en uruguaysúquidos (Pol *et al.*, 2014). Posterior y ventral a esta cresta hay una depresión en el área de agarre del *M. pterygoideus ventralis*. El angular contacta al surangular posterior y dorsalmente por una sutura oblicua y dirigida posteroventralmente. Forma parte de la porción ventrolateral del proceso retroarticular.

En vista lateral, posterior a la fenestra mandibular externa, el margen ventral del angular es recto y subhorizontal por lo que el ángulo ventroposterior de la mandíbula inferior es de alrededor de 170°. La ornamentación es similar a la observada en el surangular.

Articular. Está preservado casi completo en MPCA PV 242, 243, 513 y 614 (Fig. II-3.6, 10, 13A y 19C). El articular contacta al angular ventralmente y al surangular lateralmente. Forma más de la mitad de la fosa glenoidea donde articula con el cuadrado. La fosa glenoidea tiene forma de riñón en vista dorsal, con dos facetas separadas por una cresta longitudinal. La faceta medial es más pequeña que la lateral y articula con el cóndilo medial del cuadrado. El articular forma el proceso retroarticular, de forma subrectangular posteriormente (Fig. II-3.6, 10 y 13). Otros taxones cercanamente emparentados como *Uruguaysuchus*, tiene un proceso que es corto anteroposteriormente mientras que *A. patagonicus* tiene este proceso dorsomedialmente angosto y *A. gomesii* tiene el proceso plano y cuadrangular. En vista dorsal el proceso retroarticular es lateromedialmente convexo dividido diagonalmente en dos planos: uno lateral y subhorizontal y el otro medial y fuertemente oblicuo (orientado dorsomedialmente). Esta superficie dorsal del proceso retroarticular es también anteroposteriormente cóncava, con un área fuertemente deprimida en su sector anterolateral.

Al nivel del borde posterior de la fosa glenoidea en la superficie media del articular hay un foramen *aërum* (Fig. II-3.21C). Este foramen abre en una marcada protuberancia y contacta un fino surco medial y anterior (probablemente una marca vascular). En vista ventral el articular tiene un área fuertemente cóncava delimitada por dos crestas laterales y mediales. En vista medial el proceso articular anterior es triangular, corto y robusto. El articular está fuertemente neummatizado por celdas, observadas por fractura en MPCA PV 513 (Fig. II-3.13).

Dentición. Aunque la mandíbula se encuentra en oclusión en todos los especímenes excepto en MPCA PV 583 y 610 (Fig. II-3.16, 17 y 18), la dentición superior es observada en MPCA PV 243, 515, 610, 614 y el holotipo (Fig. II-3.3, 10, 15, 17, 19). Como en otros notosúquios (ej., *Notosuchus terrestris*, Barrios *et al.*, 2018; *Araripesuchus wegeneri* y *A. tsangatsangana*) pero diferente a *Uruguaysuchus* y *A. gomesii*, hay 5 alvéolos premaxilares (observados en MPCA PV 515; Fig. II-3.20A). Los dientes premaxilares están preservados implantados en MPCA PV 243 (dos dientes en el lado izquierdo y uno en el derecho) y en MPCA PV 515 (dos dientes en el lado izquierdo y cuatro en el derecho). Los dientes premaxilares tienen coronas cónicas y puntiagudas de orientación vertical; los tres primeros

son pequeños, el cuarto es el mayor y el quinto es el más pequeño. Estos dientes ocluyen alternativamente con los de la mandíbula inferior. Todos tienen esmalte liso sin ornamentación o denticulos en los márgenes medial y distal.

Hay siete dientes maxilares (ver MPCA PV 610; Fig. II-3.17A) y esta es una característica única en esta especie dado que los otros uruguaysúquidos tienen mayor cantidad de dientes. Los primeros cuatro dientes maxilares tienen coronas cónicas y puntiagudas que también están verticalmente orientadas. Los primeros dos son más pequeños que el cuarto (siendo el primero el más pequeño); el tercer diente, el caniniforme, es el más grande de toda la serie dental, siendo tres veces mayor que los otros y sobrepasando la mandíbula inferior ventralmente por casi la mitad de su longitud en algunos especímenes (MPCA PV 515; Fig. II-3.15). Este diente tiene la raíz más grande, la cual abulta el maxilar. Posterior al cuarto diente hay tres dientes con una ligera compresión lateral, coronas redondeadas y sin denticulos. Los restantes dientes ocluyen más medialmente por lo que no es posible observarlos en vista lateral. Los dientes maxilares tienen una ornamentación dada por líneas verticales rectas. La mayoría de los alvéolos tienen septos completos, aunque algunos de ellos (por ejemplo, el cuarto alvéolo del lado derecho en MPCA PV 610; (Fig. II-3.17A) presentan septos semicompletos.

La dentición del dentario está mejor observada en MPCA PV 583 y 610 (Fig. II-3.16, 17 y 18). Los primeros 9 dientes dentarios están implantados en alvéolos completos y posterior a estos (posiblemente 4) están implantados en un surco del dentario delimitado medialmente por el esplenial. Los primeros dos alvéolos están anterolateralmente dirigidos y luego se orientan dorsalmente de manera gradual desde el segundo al sexto diente. Los primeros nueve alveolos son subcuadrangulares, casi del mismo tamaño excepto por el cuarto el cual es el mayor. MPCA PV 583 tiene nueve dientes implantados en el lado izquierdo del dentario (tres de ellos han perdido su corona) y tres implantados en el lado derecho (uno de ellos sin su corona; Fig. II-3.16). MPCA PV 610 tiene cuatro dientes implantados (Fig. II-3.18). Solo uno de los dientes de la región sinfisial de MPCA PV 583 está completo, tiene una corona cónica y puntiaguda, levemente comprimida lateralmente con una orientación algo posterior y la misma ornamentación vista en los dientes maxilares. Desde el décimo hasta el treceavo, los dientes son tan grandes como el cuarto, pero con coronas redondeadas,

separadas de su raíz por una marcada constricción, sin dentículos, con esmalte liso y una ligera compresión lateral. Las raíces de estos dientes son más anchas que las coronas.

Aparato hiobranquial. El *Cornu branchiale I* derecho (*sensu* Schumacher, 1973) está preservado y asociado al paladar de MPCA PV 614 (Fig. II-3.19A). Tiene forma de boomerang, con la terminación distal más ancha que la proximal. Su superficie ventral es lisa sin crestas y todo su largo es casi igual al largo anteroposterior de la fenestra suborbital (casi el doble del largo de la coana).

Senos neumáticos. El cráneo de *Araripesuchus buitrraensis* está altamente neummatizado, como se observa por fractura en MPCA PV 513, 515 y 583 (Fig. II-3.12B, 15B y 16D). Recesos de los sistemas medio faríngeo y faringotimpánico están expuestos en MPCA PV 513 e incluyen: los recesos parietal y escamoso de los senos faringotimpánicos y el divertículo parietal del divertículo intertimpánico; el receso basioccipital del divertículo basioccipital, el receso basiesfenoides del divertículo basiesfenoides y el receso pterigoideo del divertículo pterigoideo (*sensu* Dufeu y Witmer, 2015). Todos estos recesos son grandes y complejos, con subdivisiones que forman varias celdas. Estos sistemas neumáticos siguen presentes (ej., receso pterigoideo) en los especímenes mayores.

El sistema faringotimpánico neummatiza el cuadrado en cierto grado, como se ve por fractura en MPCA PV 583 que muestra el divertículo del cuadrado formado por varias celdas interconectadas (Fig. II-3.16D).

Parte del receso de la cavidad nasal y del sistema de senos paranasales son expuestos por fractura en MPCA PV 515. En vista medial, los senos maxilares (anterior y ventral) y palatinos (posterior y ventral) y la cavidad nasal (ducto nasofaríngeo, dorsal) están expuestos. Los senos maxilar y palatinos son similares en tamaño. El seno maxilar solo neummatiza el maxilar, pero el palatino neummatiza maxilar y palatinos (Fig. II-3.15B).

II-3.1.2. Postcráneo

El postcráneo en *Araripesuchus buitrraensis* se encontró asociado a su cráneo en tres especímenes: MPCA PV 242 (Fig. II-3.7), 243 (Fig. II-3.11) y 513 (Fig. II-3.14).

Vértebras. MPCA PV 243 conserva la mitad izquierda del arco neural del atlas (Fig. II-3.22). Es muy probable que los dos elementos del arco neural contacten dorsalmente entre sí, pero sin establecer una sutura media, como sucede en todos los Crocodyliiformes (Pol, 1999), por lo que el encargado de cerrar el canal neural sería el proatlas, ubicado dorsalmente. El pedicelo tiene una escotadura anterior y una posterior, algo similar a las escotaduras que en Crocodylia permiten el paso de los nervios espinales I y II respectivamente (Hoffstetter y Gasc, 1973). La escotadura anterior está limitada dorsalmente por un pequeño proceso anterior y ventralmente por la faceta articular para el cóndilo occipital. La muesca posterior se encuentra bordeada dorsalmente por la postzigapófisis, y su límite ventral es recto y abierto. A diferencia de lo observado en *Notosuchus terrestris*, con las postzigapófisis orientadas posterodorsalmente, en *Araripesuchus buitreaensis*, su orientación es medial con una faceta articular ovalada.

Se encuentran preservadas las vértebras cervicales posteriores de MPCA PV 243 (Fig. II-3.23A y B) y algunas cervicales de posición incierta de MPCA PV 513 (Fig. 3.23C y D). La sutura neurocentral se encuentra presente y visible en algunas de las vértebras. Tienen las espinas neurales altas y cortas anteroposteriormente, con un contorno subrectangular y los márgenes anterior y posterior rectos. En la superficie lateral de las espinas neurales se desarrolla una cresta longitudinal. Todas las espinas se encuentran ubicadas en la mitad posterior la base del arco neural. Las prezigapófisis tienen una orientación medial. Las diapófisis se encuentran orientadas ventralmente con respecto al cuerpo vertebral. Además, la forma de las diapófisis en sección transversal es dorsoventralmente aplanada. La parapófisis tiene una orientación más lateral que la diapófisis y en sección transversal es subcircular y más robusta que la diapófisis. Los cuerpos vertebrales son de contorno subrectangular. El largo anteroposterior del cuerpo vertebral es un poco más de la mitad del alto dorsoventral. El margen ventral de las vértebras es cóncavo, esta concavidad está acentuada por el desarrollo de la cresta media ventral y la hipapófisis. La hipapófisis se preserva, aunque incompleta, en una vértebra y se encuentra inclinada anteroventralmente. Las postzigapófisis se encuentran dirigidas posterolateralmente. En vista ventral el cuerpo tiene forma de reloj de arena. Se observa una vértebra articulada con su respectiva costilla cervical.

Se encuentran vértebras dorsales aisladas y algunas articuladas en MPCA PV 242, once vértebras articuladas en MPCA PV 243 y aisladas en MPCA PV 513 (Fig. II-3.24). En

vista ventral, el cuerpo vertebral de las primeras tres vértebras dorsales preservadas presenta una cresta media ventral que posee en la mitad anterior la hipapófisis. Posterior a estos cuerpos, los restantes se hacen levemente más largos y más angostos transversalmente (forma de reloj de arena) hacia atrás. En vista dorsal, se observan relativamente completos los arcos neurales. Las espinas neurales están preservadas casi completas en algunas de estas vértebras y se encuentran ubicadas en el medio del arco neural. Estas espinas tienen una orientación de anterodorsal a posteroventral. Las zigapófisis de las vértebras dorsales presentan un tamaño relativamente constante y sus superficies articulares se orientan casi horizontalmente. Las postzigapófisis se encuentran fuertemente proyectadas posterolateralmente y separadas con una marcada escotadura de la apófisis lateral. Se observa el proceso transversal izquierdo casi completo de una vértebra dorsal (probablemente de la mitad posterior de la serie) en MPCA PV 242. Este proceso se encuentra perpendicular al eje anteroposterior del cuerpo y levemente inclinado anteriormente. En la base, este proceso es levemente menos ancho en sentido anteroposterior que el ancho del cuerpo vertebral. En vista ventral, se observa una cresta anterior.

Se encuentran dos vértebras sacras en MPCA PV 242 y 243 (Fig. II-3.25) parcialmente preservadas. Ambas vértebras poseen el arco neural de contorno subrectangular. Este arco neural es más ancho anteriormente y se angosta hacia atrás en la primera vértebra sacra. En la primera vértebra sacra, las facetas articulares de las prezigapófisis se encuentran orientadas dorsomedialmente y en la segunda casi anteriormente. La postzigapófisis de la primera vértebra sacra se encuentra orientada casi verticalmente y está en contacto con la prezigapófisis de la segunda sacra del lado derecho en MPCA PV 242, la postzigapófisis de esta vértebra tiene una orientación más ventral. Sólo se observa la base de la espina neural de ambas vértebras. La primera es más ancha transversalmente que la segunda. Las apófisis laterales de la primera vértebra sacra están parcialmente preservadas. En vista dorsal en el margen lateral, entre la postzigapófisis y la apófisis lateral de la primera vértebra sacra describe una escotadura amplia.

Coracoides. Se encuentra preservada la porción proximal del coracoides izquierdo de MPCA PV 513 así como dos porciones proximales y una distal (con la cavidad glenoidea) separadas de MPCA PV 243 (Fig. II-3.26). Es un elemento grácil, con una porción proximal más

expandida que la ventral, lo que lo diferencia de *Notosuchus terrestris*, en el cual estas porciones están poco desarrolladas (Pol, 2005). El foramen coracoideo se encuentra muy cercano a la región glenoidea, como sucede en otras especies del grupo (*A. gomesii*, *A. patagonicus*, *A. tsangatsangana*). La superficie de la faceta glenoidea se encuentra comprimida y en parte dañada, pero se puede observar que no es muy expandida y tiene una orientación posterodorsal. Ventral a la fosa glenoidea no se observa el receso profundo descrito para *A. tsangatsangana* (Turner, 2006). El extremo distal se encuentra expandido en su mitad anterior con un borde casi recto, levemente diferente a lo observado en *A. gomesii*, el cual parece tener el borde más curvado y a *A. tsangatsangana* donde posee una curva anterior, siendo más corto en comparación y teniendo una leve expansión posterior no observada en *A. buitreraensis*. En vista lateral hay leves estriaciones para el área de inserción del *M. coracobrachialis*.

Húmero. Se encontraron ambos húmeros de MPCA PV 243 faltando parte de la porción proximal del derecho y partes de la diáfisis del húmero izquierdo (Fig. II-3.11G y 27A al C). En MPCA PV 513 al húmero derecho le falta parte de su borde proximal y distal (Fig. II-3.14D y 27D y E). Se observa que la epífisis proximal es más ancha que la distal. En vista lateral la epífisis proximal está posteriormente inclinada en un ángulo de 140° respecto de la diáfisis. En vista posterior lleva una depresión media triangular, interpretada como el área de inserción del *M. scapulohumeralis caudalis* (Fig. II-3.27E). La cresta deltopectoral es prominente, anterolateralmente proyectada, fina y con una superficie lisa. En vista lateral esta cresta tiene forma triangular para la inserción del *M. deltoideus clavicularis*. Entre la depresión para la inserción del *M. scapulohumeralis caudalis* y la zona cóncava para la inserción de ambos *M. deltoideus*, hay una cresta redondeada para el origen del *M. triceps brevis cranialis*; esta cresta continúa sobrepasando levemente el eje medio. La diáfisis es recta, angosta y casi cilíndrica como en otras especies del género, como *Araripesuchus patagonicus*, *A. gomesii*, *A. wegeneri* y *A. tsangatsangana*. La epífisis distal está completa en MPCA PV 243 con sus dos cóndilos articulares para el zeugopodio. Estos cóndilos tienen diferente desarrollo, siendo el lateral más ancho que el medial. Están separados por una moderadamente profunda tróclea. Hay una serie de estrías cerca de la epífisis distal. En la superficie anterior hay dos crestas poco desarrolladas delimitando una superficie cóncava

triangular y lisa para la articulación del olecranon (Fig. II-3.27C). La superficie articular está posteriormente desviada como en *A. tsangatsangana*, sugiriendo una postura más vertical de los miembros anteriores.

En la superficie posterior de la parte distal de la diáfisis (metáfisis) hay dos crestas supracondilares (*sensu* Turner, 2006). Estas crestas delimitan una pequeña depresión de la metáfisis, la fosa olecraneana (Fig. II-3.27C). En la superficie lateral de los cóndilos laterales hay un área rugosa para la fijación de los músculos extensores, flexores, aductores y supinadores y en la superficie medial del cóndilo medial hay un área para la fijación de los músculos flexores y pronadores (Fig. II-3.27E).

Ulna. Se preserva la porción proximal de la ulna izquierda de MPCA PV 243 (Fig. II-3.28). En vista dorsal se observan anteriormente dos procesos: uno medial y uno lateral (para la articulación con el radio) que presenta una saliencia en forma de punta, y posterior a estos procesos se ubica el olecranon. Los dos procesos anteriores se encuentran separados entre sí por una suave concavidad y ambos se separan del olecranon por un surco. El proceso medial es casi similar al lateral en tamaño. El cóndilo lateral se encuentra ubicado más proximalmente y el cóndilo medial está curvado levemente hacia atrás. La parte más proximal de la diáfisis lleva un surco en vista lateral y medial a la altura del olecranon.

Radio. MPCA PV 243 conserva la porción proximal y parte de la diáfisis con la porción distal del radio izquierdo (Fig. II-3.29). Tiene sección circular en la mitad de la diáfisis y casi elíptica en los extremos. En vista dorsal, la porción proximal es rectangular con una concavidad central para articular con el cóndilo del húmero. Esa porción presenta dos procesos: uno mayor, proyectado medialmente y redondeado, y uno lateral que se curva dorsalmente. En vista lateral medial se observa una leve saliencia que puede corresponder al sitio de inserción del *M. humeroradialis*. La porción distal tiene dos cóndilos articulares siendo el posterior de mayor tamaño al anterior.

Metacarpal y falanges. Se preserva un metacarpal completo, una porción proximal de una falange indeterminada y una falange ungueal de MPCA PV 243 (Fig. II-3.30). No es posible la asignación de estos elementos a un dedo específico. El metacarpal es más robusto en su

porción proximal y se va angostando en sección hacia su porción distal donde termina en una articulación con forma de tróclea. En vista dorsal de su porción proximal se observa que tiene forma triangular y lleva una leve concavidad. La falange ungueal es levemente curvada con una cresta lateral a lo largo de toda su extensión.

Ilion. Se encuentra mal preservada una porción dorsal y posterior del ilion izquierdo de MPCA PV 243 (Fig. II-3.31). Se observa el borde lateral de la hoja ilíaca, el cual es grueso y presenta rugosidades. El proceso posterior (postacetabular) lleva una proyección posterior menor que se curva ventrolateralmente.

Fémur. En MPCA PV 242 se encontró, asociado al cráneo, el fémur derecho parcialmente preservado, faltando la epífisis distal y proximal al igual que la cabeza articular (Fig. II-3.32). El fémur tiene forma sigmoidal como la mayoría de los crocodiliformes (ej., *Crocodylia*, *Araripesuchus wegeneri*, *A. patagonicus*) y difiriendo de *A. tsangatsangana*, en el cual es más recto. En vista anterior, el borde distal de la diáfisis se expande lateromedialmente y se hace comprimido anteroposteriormente. En la región proximal, cerca de la metáfisis se observa una cresta prominente delimitando el borde anterior del cuarto trocánter. Esta cresta podría estar relacionada a la inserción del *M. puboisquiofemoralis internus* 1. El cuarto trocánter es prominente y está situado en el sector proximal de la superficie medial de la diáfisis. Tiene una superficie subcircular y rugosa, levemente cóncava en su porción anterior para inserción del *M. caudofemoralis longus*; esta superficie también se observa en otros uruguaysúquidos como *A. gomesii*, *A. patagonicus*, *A. tsangatsangana* y *Uruguaysuchus aznarezi*. En vista posterior el cuarto trocánter tiene una depresión longitudinal para la fijación del *M. caudofemoralis brevis*.

En vista posterior y posterolateral, la región proximal presenta una prominencia bulbosa interpretada como el sitio de inserción del *M. puboisquiofemoralis externus* 3 (*sensu* Suzuki *et. al.*, 2011; Fig. II-3.32C). En vista posterior de la diáfisis, se observa una línea continua desde la superficie distal del cuarto trocánter a la superficie proximal del cóndilo lateral, esta línea podría ser interpretada como el sitio de inserción del *M. adductor femoris* 1 (Fig. II-3.32D).

Tibia. Se encuentra preservada la porción de la diáfisis y la epífisis distal de la tibia izquierda de MPCA PV 243 (Fig. II-3.33). La diáfisis se encuentra pobremente preservada, aunque se observa una leve curvatura lateral similar a lo observado en otros *Araripesuchus* (*A. tsangatsangana*, *A. wegneri*, *A. gomesii*), aunque diferente de los cocodrilos actuales en los cuales es recta. La epífisis distal lleva una concavidad bien marcada para la articulación con el astrágalo con un cóndilo medial redondeado que se extiende más distalmente que la parte lateral.

Fibula. Solo se preserva la epífisis proximal de la fibula izquierda de MPCA PV 243 (Fig. II-3.34), la cual está pobremente preservada. Está mediolateralmente comprimida y curvada posteriormente, llevando un trocanter fibular lateral.

Metatarsal. Se encontraron cuatro metatarsales de MPCA PV 243, uno completo, probablemente el metatarsal I, dos con parte de la diáfisis y la epífisis proximal (metatarsales II y III) y uno con la epífisis proximal únicamente probablemente el metatarsal IV (Fig. II-3.35). El metatarsal completo es de menor grosor que los otros, con una leve curvatura en su diáfisis llegando al extremo distal. La epífisis proximal en el metatarsal I tiene dos procesos redondeados, aunque uno se encuentra roto. En los metatarsales II y III esta epífisis es algo más robusta, con un proceso más proximal y con una concavidad lateral. En el metatarsal IV hay una concavidad proximal y una medial. La epífisis distal, tiene una articulación en forma de tróclea.

Osteodermos. Los osteodermos fueron encontrados en MPCA PV 243 (junto con las vértebras cervicales, algunas dorsales y en la cola, además de varios aislados), 513 (algunos juntos con las vértebras cervicales) y 583 (uno aislado, Fig. II-3.36). Estos osteodermos tienen forma rectangular, con el largo lateromedial del doble que el largo anteroposterior. Los que se encuentran cercanos o en contacto con las vértebras cervicales presentan una quilla media. La ornamentación está compuesta por surcos y pequeños hoyos. Los osteodermos caudales están compuestos por al menos dos hileras, y llevan quilla medial menos desarrollada que la observada en los cervicales.

II-3.2. Comentarios

Como resultado del estudio de revisión sistemática realizada en este Capítulo, se considera a *Araripesuchus buitreiraensis* como una especie válida, soportada por la combinación de caracteres enumerados en la diagnosis enmendada. Esta especie fue descrita por Pol y Apesteguía en 2005 a partir de un cráneo aislado (MPCA PV 235) hallado en el sitio La Buitrera del Área Paleontológica de La Buitrera (ver Capítulo I). Durante los siguientes años se colectó una mayor cantidad de materiales craneanos y postcraneanos provenientes de varias localidades de la misma Área (Fig. I-2.1). Luego de su preparación, estos materiales fueron aquí estudiados y determinados. De esta manera se refirieron a *A. buitreiraensis* siete nuevos ejemplares que ampliaron el conocimiento de la anatomía de esta especie y permitieron mejorar su diagnosis. Se incorporaron nuevos caracteres craneanos, algunos autapomórficos y otros compartidos con otras especies de uruguaysúquidos (ver diagnosis enmendada). En relación a los nuevos caracteres, se observó que el supraoccipital de *A. buitreiraensis* tiene una cresta marcada, también presente, aunque en menor medida, en *A. tsangatsangana*. Contrario a otras especies sudamericanas, *A. buitreiraensis* tiene una cresta media en el frontal, que se encuentra presente, aunque más baja, en las especies africanas. En *A. buitreiraensis* el prefrontal está anteroposteriormente expandido y, como en otros uruguaysúquidos (excepto por *A. gomesii*), impide el contacto entre nasal y lagrimal. El proceso retroarticular tiene una forma equidimensional; esta característica es diferente en otros uruguaysúquidos en los cuales el proceso retroarticular es más largo que ancho.

Algunos caracteres autapomórficos para esta especie están relacionados con la mandíbula. La morfología única de la mandíbula incluye la presencia de una lámina delgada de hueso del surangular, que se proyecta sobre la fenestra mandibular externa, así como también una cresta marcada en la región posterior del angular y el surangular. En la región anterior de la mandíbula, la pequeña protuberancia del esplenial continúa ventralmente sobre la sínfisis, condición que diferencia esta especie de otros uruguaysúquidos. Otra característica única entre los uruguaysúquidos de *A. buitreiraensis* es el número bajo de dientes maxilares, característica compartida con *Notosuchus* (Barrios, 2018) y la presencia de dientes implantados en alvéolos completos en el sector anterior del dentario, pero en un surco alveolar en el sector posterior.

Otros de los caracteres morfológicos de esta especie están concentrados en la región posterior del cráneo, como la presencia de un reborde en los márgenes de la fenestra supratemporal, una superficie vertical de hueso para la articulación del “ear flap” en el escamoso y una pared lateral dorsomedialmente inclinada en la región temporal (particularmente el yugal y el cuadradoyugal). La forma del palpebral anterior de *A. buitreaensis* es única entre los uruguaysúquidos y similar a la observada en peirosáuridos (ej., *Lomasuchus* Gasparini *et al.* 1991, *Montealtosuchus* Carvalho *et al.* 2007) y otros notosuquios (ej., *Simosuchus*).

En cuanto a la variedad de tamaños encontrados entre los cráneos, se puede afirmar que reflejan diferentes estadios ontogenéticos. Entre estos especímenes hay notables cambios en la ornamentación de los huesos craneales, mayormente en la profundidad de los hoyos y surcos. En cocodrilos actuales, las dimensiones de los hoyos aumentan durante la ontogenia y esto parece ser proporcional al tamaño del animal (de Buffrénil, 1982: 157). El contorno del hocico también varía entre los diferentes especímenes siendo más lateromedialmente expandido y convexo en especímenes mayores. Esto es evidente cuando se compara a MPCA PV 242 con el hocico puntiagudo de MPCA PV 515. La expansión de la región anterior del hocico en los especímenes mayores estaría relacionada al desarrollo de un área abultada en los márgenes laterales del maxilar al nivel del diente caniniforme (el cual parece incrementar su desarrollo durante la ontogenia). Este diente está preservado en algunos especímenes, como en MPCA PV 515 y 610, donde es puntiagudo, casi recto y excediendo el margen ventral del dentario en oclusión. En MPCA PV 610 es algo más corto y posteriormente curvado.

Otra característica que varía entre los diferentes tamaños de los especímenes es el desarrollo de las crestas para la inserción de los músculos, como la cresta de la superficie ventral del cuadrado (cresta “A” y “B” o *crista pseudotuberalis*) y la cresta mandibular para la inserción del *M. pterygoideus ventralis* el cual es más marcado en el espécimen mayor (MPCA PV 242). Iordansky (1973) habla del desarrollo ontogenético y variación de las crestas del cuadrado en cocodrilos actuales, siendo más desarrollada en especímenes más viejos y lisa o ausente en juveniles y especímenes pequeños.

El foramen maxilar-premaxilar es alargado con un margen anterior recto en juveniles como MPCA PV 515, pero es circular en especímenes mayores, como en MPCA PV 610 (una condición también encontrada en otros uruguaysúquidos).

Algunas características muestran variabilidad intraespecífica (individual) que no está relacionada al tamaño u ontogenia y que serán abordadas en el Capítulo IV.

II-4. *Araripesuchus* n. esp.

Especie Tipo. MPCA PV 376 (Fig. II-4.1 a 3), cráneo parcialmente completo con porción de la mandíbula desarticulada.

Material referido. MPCA PV 545 (Fig. II-4.4 a 7), cráneo con mandíbula articulada parcialmente completa y fragmento proximal de húmero derecho.

Localidad. Los especímenes descritos aquí provienen de la localidad de La Buitrera dentro del Área Paleontológica de La Buitrera (Fig. I-2.1). Ambos materiales proceden de los niveles superiores de la Formación Candeleros (Keidel en Wichmann, 1927), la unidad basal del Grupo Neuquén de edad Cenomaniano.

Diagnosis. Este taxón está diagnosticado por la siguiente combinación de caracteres (autapomorfías indicadas con un asterisco): rostro angosto, de proporción oreinorostral; maxilar con once dientes; bordes laterales del nasal a lo largo de la sutura con el maxilar casi paralelos*; superficie dorsal del frontal plana; frontal no se extienden en el interior de la fosa supratemporal de manera tal que la sutura parieto-postorbital se extiende en el interior de la fosa supratemporal; superficie dorsal del parietal angosta a nivel de la barra intertemporal; fenestra supratemporal sin bordes elevados a lo largo de sus márgenes medio y posterior; flancos pterigoideos sin recesos neumáticos; septo intercoanal sin surco medio y con superficie ventral que mantiene su ancho a lo largo de toda su extensión*; longitud y ancho relativo del proceso anterior (caras paralelas) de la sínfisis dentaria alargada siendo aproximadamente dos veces más larga que ancha*; dentario sin una concavidad lateral para

la recepción de un diente maxilar grande; proceso anterior de la sínfisis dentaria largo, siendo aproximadamente el doble de largo que ancho; porción anterior del esplenial en la sínfisis mandibular en forma de “V”, en vista ventral; contacto entre dentario y esplenial formando una sutura en forma de “W”, en vista dorsal; esplenial corto en vista ventral formando un 20% del largo de la sínfisis; superficie dorsal de la sínfisis mandibular fuertemente cóncava; lagrimales impiden el contacto entre maxilar y prefrontal y barra del postorbital que no se encuentra al mismo nivel que la superficie lateral del yugal.

II-4.1. Descripción

II-4.1.1. Cráneo

En vista dorsal el cráneo tiene contorno subtriangular, con una gradual expansión lateral craneana desde el rostro hacia la región orbitaria y el ancho del puente interorbitario es similar en relación al ancho de la tabla craneana (Fig. II-4.2). En sección transversal, el hocico es levemente más ancho que alto (condición oreinorostral según Busbey, 1995). El contorno en vista lateral tiene una suave concavidad en la sección anterior a las órbitas y se vuelve plano en la zona de los nasales.

Las fenestras supratemporales se encuentran parcialmente preservadas en MPCA PV 545 (Fig. II-4.5). Poseen un contorno subcircular, siendo aproximadamente de la mitad del tamaño de las órbitas. Las paredes de la fosa son oblicuas respecto al plano sagital del cráneo y están expuestas en vista dorsal. Debido al estado de preservación, se observa en MPCA PV 545 una porción de la fenestra infratemporal, de pequeño tamaño y contorno triangular, delimitadas por el cuadradoyugal posteriormente y por el postorbital en la esquina dorsal.

Las órbitas están lateralmente orientadas, su contorno es amplio y circular (Fig. II-4.3). Están rodeadas por el lagrimal anteriormente, prefrontal y frontal dorsalmente, postorbital y yugal posteriormente y yugal ventralmente. Se observa un palpebral, desplazado dentro de la órbita derecha en ambos ejemplares (Fig. II-4.3 y 5). Este elemento, de pequeño tamaño, tiene forma subtriangular, y ornamentación dada por pequeños hoyos. Del lado izquierdo y a nivel del prefrontal se ubica la repisa donde articulaba este hueso.

La fenestra anteorbital tiene forma subcircular en MPCA PV 376 (Fig. II-4.3) y subtriangular en MPCA PV 545 (Fig. II-4.6). Con un diámetro menor a nivel de la mitad del

diámetro de la órbita. Se encuentra rodeada por el maxilar, anterior y ventralmente, y el lagrimal en el margen dorsal y posterior. Por delante de la fenestra anteorbital, la fosa anteorbital tiene forma ovalada y es anteroposteriormente alargada, de un tamaño menor al de la fenestra.

En vista palatal, el paladar secundario se encuentra formado por el premaxilar, el maxilar y los palatinos (Fig. II-4.1 y 4). Las fenestras suborbitales son subtriangulares y se encuentran por delante de las coanas, extendiéndose a los laterales de ésta, similar a lo observado en *Araripesuchus buitrraensis*. Estas fenestras están delimitadas por los palatinos anterior y medialmente, por los maxilares lateroanteriormente, por los ectopterigoides lateroposteriormente y por los pterigoides posteriormente. Las coanas son alargadas anteroposteriormente, ensanchándose gradual y levemente hacia la zona posterior. Están delimitadas por los palatinos anteriormente y los pterigoides lateral, medial y posteriormente. El septo intercoanal es angosto, formado únicamente por los pterigoides. El vómer no se encuentra expuesto en vista palatal.

La mandíbula está desarticulada en MPCA PV 376, con el área sínfisis prácticamente completa (Fig. II-4.3). Esta área es baja y la sínfisis está formada por el dentario (un poco más de la mitad anterior) y el esplenial (menos de la mitad posterior). La superficie dorsal de la sínfisis es fuertemente cóncava. Dorsalmente, las ramas mandibulares se separan entre sí con un ángulo muy leve detrás de la sínfisis mandibular. En vista lateral, el margen dorsal del dentario asciende al nivel del octavo alvéolo, a diferencia de lo observado en *Araripesuchus buitrraensis*, en el cual asciende a nivel del séptimo alvéolo y de forma más abrupta. En MPCA PV 545, del lado izquierdo, se preserva la fenestra mandibular ubicada por detrás de la hilera dentaria, de contorno ovalado, con su mayor longitud en dirección anteroposterior (Fig. II-4.6). Se encuentra delimitada por el dentario anteriormente, el surangular dorsal y posteriormente y el angular ventral y posteriormente.

Maxilar. El maxilar se encuentra preservado, con los dientes implantados, en ambos materiales, aunque fragmentario (Fig. II-4.1 a 6). Los maxilares se orientan en tres planos, el plano palatal, el plano vertical lateral y el plano dorsal que forma parte del techo del hocico y contacta con los nasales.

Al igual que en *Araripesuchus patagonicus*, en vista dorsal, el maxilar contacta con el nasal, a través de una sutura recta anteroposteriormente, y con el lagrimal posteriormente, separándolo del prefrontal; el contacto con el lagrimal se extiende en el interior de la fenestra anteorbitaria (rasgo observado en el lado izquierdo de MPCA PV 545; Fig. II-4.6), siendo este recto y orientado de anterodorsal a posteroventral. También al igual que en *A. patagonicus*, pero a diferencia de *A. buitreaensis*, no se observa un abultamiento tan marcado a nivel del diente caniniforme.

En vista lateral, el maxilar forma el margen anterior, ventral y dorsal de la fenestra anteorbitaria (Fig. II-4.3). Contacta con el lagrimal posterodorsalmente y con el yugal posteroventralmente, mediante una proyección aguda. A nivel del margen alveolar, se observa una hilera de pequeños forámenes neurovasculares alineados anteroposteriormente.

En vista palatal, ambos maxilares contactan en la línea media (Fig. II-4.1 y 4). Posteromedialmente contactan con los palatinos en una sutura en forma de “U” y posterolateralmente contactan con los ectopterigoides. La superficie lateral próxima al margen alveolar presenta una fuerte concavidad a modo de surco longitudinal paralelo a la hilera dentaria, esta superficie se encuentra texturizada por finas líneas oblicuas con dirección anterolateral a posteromedial; esta es la zona donde encaja la hilera dentaria inferior. El maxilar delimita todos los alvéolos dentarios. En MPCA PV 376, el maxilar derecho preserva toda la hilera dentaria, pero todos los dientes perdieron la corona, excepto por el último, el cual se ubica a la altura de la mitad de la fenestra suborbitaria (ver dentición; Fig. II-4.1). El maxilar izquierdo también preserva toda la hilera dentaria. A diferencia de *A. buitreaensis* el ejemplar presenta once dientes maxilares, similar a lo estimado y/o observado en el resto de las especies de la familia.

La superficie laterodorsal del maxilar está ornamentada por pequeños hoyos, mayormente concentrados a lo largo de la sutura maxilar-nasal y finos surcos orientados anteroposteriormente, con hoyos ubicados en la cara más lateral del hueso.

Nasal. Sólo se conserva el molde interno de los nasales en ambos especímenes, observado más claramente en MPCA PV 376 (Fig. II-4.2). Son angostos y largos con márgenes laterales paralelos entre sí que se extienden a lo largo de todo el hocico. Se puede observar la sutura

que separa ambos nasales entre sí, además de la sutura con el frontal y con los maxilares. Dorsalmente se observa la sutura maxilo-nasal, recta anteroposteriormente.

La sutura naso-frontal es recta transversalmente (Fig. II-4.2). No se pueden observar claramente las suturas con los prefrontales, pero sí se observa el contacto con los lagrimales, los cuales separan los maxilares de los prefrontales. Esta condición es igual a la presente en *Araripesuchus gomesii* y *A. patagonicus* pero difiere de *A. buitreaensis*. Como en todas las especies de *Araripesuchus* los nasales están excluidos de los márgenes de la fenestra anteorbitaria.

Lagrima. Ambos lagrimales se encuentran parcialmente preservados en MPCA PV 376 (Fig. II-4.2) y solo un pequeño fragmento del lagrimal izquierdo en MPCA PV 545 (Fig. II-4.5 y 6). No es posible observar su contacto con el prefrontal, ni se puede precisar si presenta algún contacto para el palpebral anterior.

En vista lateral, en el espécimen MPCA PV 376, del lado derecho se puede observar que presenta un contorno de “L” invertida, con una rama dorsal orientada horizontalmente que es más amplia que la ventral la cual se encuentra orientada verticalmente (Fig. II-4.3).

El lagrimal forma el margen dorsal y posterior de la fenestra anteorbitaria, formando además la pared dorsal y posterior de la fosa anteorbitaria (Fig. II-4.3). A nivel del margen posterior forma un reborde bien marcado, esto también se observa en *Araripesuchus patagonicus*, *A. buitreaensis* y *A. gomesii*. Dorsal a la fenestra anteorbitaria, del lado derecho del espécimen MPCA PV 376, se encuentra la sutura maxilo-lagrimal la cual es oblicua con dirección anterodorsal a posteroventral y levemente curvada.

La rama ventral del lagrimal delimita la órbita anteriormente, separándola de la fenestra anteorbitaria. Contacta anteroventralmente con el maxilar y posteroventralmente con el yugal. En el lado izquierdo de la órbita de MPCA PV 376, internamente se observa el foramen lagrimal. En MPCA PV 545 del lado izquierdo, el lagrimal forma parte de la pared anterior de la órbita, donde abre el foramen. A través de este foramen, se observa una lámina del lagrimal formando parte de la pared dorsal y medial del conducto lagrimal.

Prefrontal. Ambos prefrontales se encuentran preservados parcialmente en MPCA PV 376 y en MPCA PV 545 (Fig. II-4.2 y 5). En vista dorsal son anteroposteriormente alargados y

se orientan paralelos al plano sagital. Contactan medialmente con el frontal mediante una sutura recta anteroposteriormente. El contacto con el lagrimal y el nasal no se encuentra preservado. Forman la mitad anterior del margen dorsal de la órbita. En ambos especímenes, en el sector anterior del prefrontal izquierdo, se observa parte de la repisa donde articula el palpebral anterior. Presentan una ornamentación determinada por pequeños hoyos, similar a la presente en el frontal, aunque más espaciados.

Frontal. Se encuentra preservado casi completo en ambos especímenes (Fig. II-4.2 y 5). Como en otros cocodrilos, el frontal es un hueso impar. En vista dorsal, la sutura con ambos prefrontales es paralela al plano sagital y recta anteroposteriormente. En el molde endocraneano de MPCA PV 376, se observa el contacto más interno con los nasales a través una sutura recta y transversa (Fig. II-4.2). Posteriormente se observa parte del contacto con los postorbitales (lateral) y con el parietal (posterior) a través de una sutura interdigitada. Posterolateralmente contacta el margen anteromedial de la fenestra supratemporal externa (abertura dorsal de la fosa supratemporal) extendiéndose levemente hacia la fosa, al igual que *A. patagonicus* y el resto de los uruguaysúquidos sudamericanos. Esta característica lo diferencia de *Araripesuchus buitreaensis* y *A. wegneri*, en los cuales el frontal impide completamente el contacto entre parietal y postorbital. Otra diferencia con *A. buitreaensis* es que el frontal no forma un reborde marcado en el margen de la fenestra supratemporal. A nivel del techo craneano la superficie del frontal es plana (Fig. II-4.2), al igual que en el resto de las especies sudamericanas (*Uruguaysuchus aznarezi*, *A. gomesii* y *A. patagonicus*), sin una cresta medial, como la que se observa en *A. buitreaensis*, en los uruguaysúquidos africanos (*A. wegneri*, *A. tsangatsangana* y *Anatosuchus minor*) y en la mayoría de los notosúquios.

En vista lateral, forma la porción posterior del margen medial y el ángulo medial posterior de las órbitas (Fig. II-4.3).

En una vista ventral del ejemplar MPCA PV 376, el frontal forma la pared medial de la órbita lateralmente, a este nivel se observa la sutura con los prefrontales la cual es recta anteroposteriormente (Fig. II-4.1B). En el sector medio se observa la *crista cranii frontalis* que forma las paredes laterales del surco para tracto olfatorio. Anterior a este surco, se encuentra la marca de los bulbos olfatorios separados por una cresta medial poco profunda.

Estas marcas son depresiones con forma ovalada y casi tan largas anteroposteriormente como el surco del tracto olfatorio (Fig. II-4.1B).

La superficie dorsal del frontal está ornamentada por surcos longitudinales, más abundantes en la porción anterior, que se hacen cada vez más profundos posteriormente, y pequeños hoyos abundantes y muy próximos entre sí en la superficie media.

Yugal. Se preserva el yugal derecho en MPCA PV 376 y el izquierdo en MPCA PV 545 (Fig. II-4.2, 3 y 6). En vista lateral, su margen anterior sobrepasa levemente la órbita y se sobrepone al maxilar y al lagrimal, con los que contacta anteroventral y anterodorsalmente, respectivamente. El yugal no delimita a la fenestra anteorbitaria, y forma el borde ventral de la órbita. El contacto con el postorbital y el cuadradoyugal no se preserva. La altura dorsoventral del yugal en la región anteorbitaria es levemente mayor respecto a la altura del hueso a nivel de la órbita. En MPCA PV 376 se conserva la base del proceso ascendente de la barra postorbital, proyectado dorsoposteriormente (Fig. II-4.3). En *Araripesuchus patagonicus*, esta barra se encuentra al nivel de la superficie lateral del yugal y es una de las sinapomorfias de la especie. Esto no ocurre en MPCA PV 376, en el cual se observa un escalón leve que hace que la barra se encuentre más medialmente que la superficie lateral del yugal.

En vista dorsal el yugal presenta un arqueamiento lateral a nivel de las órbitas en MPCA PV 376, aunque en MPCA PV 545 es menos marcado (Fig. II-4.3).

En vista ventral el yugal se acuña entre el maxilar (anterior y medial) y el ectopterigoides (anterior), levemente por detrás del último diente maxilar (Fig. II-4.1).

La superficie lateral se encuentra levemente ornamentada por finos surcos y algunos hoyos pequeños muy espaciados.

Parietal. Se encuentra preservado de manera fragmentaria en ambos ejemplares (Fig. II-4.2 y 5). Anteriormente contacta con el frontal a través de una sutura interdigitada y transversa al plano sagital. El parietal forma la pared lateral de la fosa supratemporal. Dentro de la fosa se observa la continuación de la sutura fronto-parietal, la cual desciende oblicua anteroventralmente sobre la pared anteromedial, pero no impide el contacto del parietal con el postorbital. Del lado izquierdo en el espécimen MPCA PV 376 se observa este contacto

parietal-postorbital a nivel de la fosa supratemporal (Fig. II-4.2). Los bordes laterales de la superficie dorsal del parietal son fuertemente cóncavos, formando una barra interfenestral. Su ancho anterior es aproximadamente la mitad del ancho del frontal, el ancho posterior no puede ser determinado debido a que no se encuentra preservada esta parte del hueso (ver discusión más adelante).

Presenta una ornamentación en la superficie dorsal, dada por hoyos profundos que continúan con la ornamentación del frontal.

Postorbital. Ambos postorbitales son muy fragmentarios en los dos ejemplares (Fig. II-4.2 y 5). En MPCA PV 545 es posible observar su contacto con el frontal en el lado izquierdo y del lado derecho, hay una pequeña porción que contacta con el cuadradoyugal y el cuadrado. Contacta con el frontal anteromedialmente y con el cuadradoyugal posterolateralmente. Forma el borde y la pared anterolateral de la fenestra y la fosa supratemporal respectivamente. En MPCA PV 376, dentro de la fosa, el parietal y el postorbital contactan a través de una sutura oblicua. Esto es diferente a lo observado en *A. buitreaensis* y *A. wegneri* en los cuales el frontal impide el contacto entre parietal y postorbital. El postorbital forma la esquina dorsal de la fenestra infratemporal y delimita el borde posterior de la órbita. El proceso descendente del postorbital no se preserva. En vista dorsal, el margen anterior presenta un proceso a modo de repisa proyectado levemente hacia la órbita para el apoyo del palpebral posterior. El postorbital forma la porción anterior del receso ótico externo.

Presenta una ornamentación dada por pequeños hoyos, similar a la observada en el frontal, que se va haciendo lisa hacia los laterales.

Basioccipital, otoccipital y basiesfenoides. Estos huesos se encuentran preservados únicamente en MPCA PV 376 (Fig. II-4.1). Se preserva gran parte de la mitad izquierda del basioccipital, la cual se encuentra orientada en un plano oblicuo (posterodorsal a anteroventral). Se observa el contorno de la base del cóndilo occipital, formado únicamente por este hueso. El extremo ventral presenta una muesca bien marcada, la cual delimita el margen posterior del foramen de Eustaquio medio. En la superficie lateral izquierda hay una cresta (cresta sagital, impar) que se extiende ventralmente hasta casi contactar el margen posterior del foramen de Eustaquio medio en el contacto con el basiesfenoides. Las tubera

basioccipitales no están desarrolladas. Lateral al basioccipital, se encuentra parte de la sutura con los otoccipitales. Aproximadamente a la altura del cóndilo occipital, y sobre el otoccipital izquierdo, se observan tres forámenes, dos dorsales posteriores y uno ventral anterior. El ventral anterior corresponde al foramen carotídeo, para el pasaje de la rama cerebral de la arteria carótida interna (Porter *et al.*, 2016). Dorsal y posteriormente, el foramen medial, corresponde a la salida de las ramas anterior y posterior del nervio craneal XII, y el foramen lateral corresponde al foramen metótico (para los pasajes de los nervios IX al XI). Esta disposición es igual a la observada en *Araripesuchus buitreaensis*, *A. tsangatsangana* y *A. wegneri*.

Ventral y anterior al basioccipital se observa una pequeña porción izquierda del basiesfenoides el cual presenta dos crestas paralelas entre sí, que delimitan un surco bien marcado.

Cuadrado. En MPCA PV 545, se preserva parte de ambos cuadrados (Fig. II-4.4, 5 y 6). Es un hueso robusto y ancho. En vista occipital presenta una cresta bien marcada que lo divide en una superficie dorsal y una superficie ventral y posterior. La superficie dorsal forma parte del piso del receso ótico, donde se observa una marca en forma de medialuna para el apoyo de la membrana timpánica, y delimita la abertura ótica al menos ventralmente. A este nivel y del lado izquierdo, la abertura ótica no se preserva, pero sí se observa una pequeña fenestra, probablemente neumática, de posición anterior y cercana a la sutura con el postorbital, con el que contacta anterior y dorsalmente. La superficie ventral del cuadrado está inclinada en dirección anteromedial a posterolateral. La rama articular del cuadrado está ventralmente orientada, presentando dos cóndilos, uno medial, más redondeado y conspicuo y uno lateral, de contorno más aplanado (Fig. II-4.4). Esto es similar a lo observado en *Araripesuchus buitreaensis*, a diferencia de *A. gomesii* y *A. tsangatsangana* donde el cóndilo medial no se encuentra tan redondeado. En *A. patagonicus* no se observa un surco intercondilar marcado como pasa en *A. buitreaensis* y en MPCA PV 545, y en *A. wegneri* el cóndilo medial tiene un tamaño levemente mayor al lateral. Ventromedialmente se observa el contacto con el otoccipital.

Palatino. Se preservan casi completos ambos palatinos en los dos ejemplares (Fig. II-4.1 y 4). Contactan lateral y anteriormente con los maxilares a través de una sutura en forma de “U” y medialmente entre sí mediante una sutura recta anteroposteriormente. Son huesos cortos y anchos que delimitan anterior y medialmente la fenestra suborbitaria, y forman el margen anterior de las coanas. El borde anterior de los palatinos se ubica por delante de la fenestra suborbitaria. Los palatinos no forman parte del septo intercoanal.

Pterigoides. Ambos pterigoides se encuentran preservados parcialmente en MPCA PV 376 (Fig. II-4.1); y en MPCA PV 545 se preserva el ala pterigoidea izquierda, levemente desplazada hacia la zona media, y una pequeña porción de la derecha (Fig. II-4.4). El septo intercoanal se encuentra totalmente formado por los pterigoides. Este septo es delgado y mantiene su espesor a lo largo de su extensión, a diferencia de otros uruguaysúquidos en donde el septo se angosta anteriormente (*A. patagonicus*, *A. gomesii*, *A. wegneri*, *A. tsangatsangana* y *Uruguaysuchus*) y de *Araripesuchus buitrraensis* en el cual se ensancha en su región media, asimismo no presenta un surco medio como el que se observa en *A. buitrraensis* y *Uruguaysuchus*. Los pterigoides forman el borde medial y posterior de las coanas. El ala pterigoidea es cóncava, corta anteroposteriormente, ancha lateromedialmente e inclinada en dirección anterodorsal a posteroventral. Su superficie ventral presenta una suave cresta transversal oblicua, aunque no presenta el abultamiento observado en *A. buitrraensis*, relacionado a los recesos neumáticos del seno pterigoideo.

El pterigoides forma el margen posterior de la fenestra suborbitaria. En MPCA PV 545 cada pterigoides se proyecta en un proceso medial que contacta con el basiesfenoides (Fig. II-4.4). Del lado izquierdo, se observa el contacto con el ectopterigoides, el cual se encuentra solapado sobre los dos tercios anteriores del ala pterigoidea. En la superficie dorsal del borde lateral posterior del pterigoides se observa una superficie porosa en forma de medialuna, probablemente relacionada con el contacto con el cartílago *transiliens*, asociado a la musculatura aductora (Schumacher, 1973; Holliday y Witmer, 2007).

Ectopterigoides. El ectopterigoides derecho se encuentra parcialmente preservado en MPCA PV 376 (Fig. II-4.1), mientras que en MPCA PV 545 se preservan la porción ventral del ectopterigoides izquierdo y la porción anterior del ectopterigoides derecho (Fig. II-4.4). En

vista ventral, el ectopterigoides se divide en tres ramas: una ventral, una dorsal anterior y una dorsal posterior. La rama ventral es delgada y se solapa sobre dos tercios de la superficie lateral anterior del ala pterigoidea. La rama dorsal anterior, forma parte del borde lateral posterior de la fenestra suborbitaria. El sector dorsal posterior del ectopterigoides se apoya sobre el yugal.

Huesos palpebrales. En ambos especímenes se preserva un único palpebral, el cual se encuentra desarticulado y dentro de la órbita derecha (Fig. II-4.3 y 5). Este hueso tiene forma triangular y es de pequeño tamaño (por lo que podría corresponderse al palpebral posterior). Si correspondiera al palpebral posterior, como se supone, no tendría diferencias importantes con los palpebrales posteriores de otros uruguaysúquidos. Del lado izquierdo en MPCA PV 376, a nivel del prefrontal, se ubica una proyección en forma de repisa para la articulación del palpebral anterior.

Dentario. En MPCA PV 376 se encuentran preservados ambos dentarios, aunque en forma fragmentaria (Fig. II-4.3), y en MPCA PV 545 están completos (Fig. II-4.4 y 6). En vista dorsal se preserva la hilera dentaria, con algunos dientes implantados (ver dentición; Fig. II-4.3B). La superficie dorsal del dentario en la región sinfisial es fuertemente cóncava con márgenes laterales convergentes; esta condición es similar a la observada en *Araripesuchus gomesii*, *Uruguaysuchus*, y en el espécimen MPCA PV 236, aquí referido a *Araripesuchus* cf. *Araripesuchus* n. sp. (ver descripción más adelante), pero es diferente a *A. buitreaensis* y *A. tsangatsangana* y no es observable en *A. patagonicus*, ya que los ejemplares presentan la mandíbula en oclusión. El contacto con los espleniales es en forma de "W" (Fig. II-4.3B), esto difiere del contacto en "U" observado en *A. buitreaensis* y *Uruguaysuchus*.

En vista lateral el margen dorsal (margen alveolar) se eleva hasta la altura del octavo diente, marcando una curvatura anterior y posteriormente este margen se hace recto. Hasta el cuarto diente conservado del lado izquierdo y el sexto del lado derecho, medial a la hilera dentaria, se observa una hilera de cinco pequeños forámenes. El dentario delimita la fenestra mandibular externa anteriormente, aunque el contacto con el surangular y el angular no se observa con claridad. Esta fenestra tiene un contorno ovalado.

En vista ventral se preservan la porción medial de ambos dentarios, cuya superficie presenta una ornamentación dada por pequeños hoyos muy escasos y finos surcos longitudinales y espaciados. Posteriormente contacta con los espleniales, mediante una sutura en forma de “V” (Fig. II-4.3C y 4), formando más de la mitad anterior de la sínfisis mandibular. Esta característica lo diferencia de las especies *A. buitreaensis* y *Uruguaysuchus*, donde este contacto se da a través de una sutura en “U”, pero es similar al resto de las especies del género.

La superficie lateral presenta una ornamentación dada por pequeños hoyos muy escasos.

Esplenial. Se encuentran preservados casi completos ambos espleniales en los dos especímenes (Fig. II-4.3 y 4). Forman menos de la mitad de la sínfisis mandibular. En vista dorsal la sutura con el dentario es en forma de “W”, forman la pared lateral lingual de la rama mandibular y el borde medial del surco alveolar, donde se implantan los dientes (Fig. II-4.3B). Posterior a la sínfisis se encuentra el foramen *intermandibularis oralis*, para el pasaje de la rama mandibular del nervio craneano trigémino (V_3). No presenta la pequeña protuberancia (“peg”) observada en otras especies como *A. buitreaensis*, *Notosuchus* y *Uruguaysuchus aznarezi*, lo que es igual al resto de las especies del género.

En vista ventral, los espleniales contactan entre sí mediante una sutura recta anteroposteriormente, y con el dentario, a través de una sutura en forma de “V” (Fig. II-4.3C y 4). Posteriormente participa del margen anterior de la fosa mandibular y contacta ventralmente con el angular. Estos huesos no presentan ornamentación.

Surangular. En MPCA PV 545 se preserva el surangular izquierdo y la porción posterior del derecho (Fig. II-4.6). En vista lateral, rodea la fenestra mandibular externa, dorsal y posteriormente. Debido al estado de preservación, la sutura con el articular es difícil de observar. Ventralmente contacta con el angular, mediante una sutura que se curva ventroposteriormente hacia el extremo posterior del proceso retroarticular. El borde dorsal de la mitad anterior es recto y, posterior a la fenestra mandibular externa, este borde se curva ventralmente. A este nivel, el surangular forma la porción lateral y dorsal del proceso retroarticular y probablemente parte de la superficie lateral de la cavidad glenoidea. Posee

una ornamentación dada por hoyos y surcos menos abundantes que la observada en el dentario.

Angular. En MPCA PV 545 se preserva el angular izquierdo fragmentario (Fig. II-4.6). Forma el borde ventral de la fenestra mandibular externa. Por detrás de esta fenestra contacta dorsalmente con el surangular, curvándose posteriormente hacia la zona posterior del proceso retroarticular. Forma parte de la porción ventrolateral de este proceso. Ventroposteriormente contacta con el articular. En el plano lateral presenta una ornamentación con hoyos poco profundos y surcos, volviéndose lisa en la cara más ventral del hueso.

Articular. En MPCA PV 545 se preservan el articular izquierdo y el derecho fragmentados (Fig. II-4.6). Ambos procesos retroarticulares se encuentran rotos en su extremo más posterior. El contacto con el cuadrado de ambos lados (superficie articular) está desplazado por efecto del aplastamiento que sufrió el cráneo durante su fosilización. Del lado derecho la superficie media de la cavidad glenoidea se encuentra expuesta, aunque incompleta posteriormente; su superficie articular es levemente cóncava y el margen medial posee una curvatura medialmente convexa. En vista medial presenta un contorno triangular.

Dentición. En MPCA PV 376, se pueden observar alrededor de once dientes maxilares implantados del lado izquierdo y cinco del derecho, esto lo diferencia de los siete encontrados en *Araripesuchus buitreaensis* y es similar a lo observado en las otras especies de la familia (Fig. II-4.1). Hasta el sexto alvéolo se encuentran separados por septos completos, luego la implantación se da en un surco alveolar. Esta característica también difiere a la observada en *A. buitreaensis*, en el cual todos los dientes se encuentran en alvéolos separados por septos completos y en algunos casos semicompletos.

Si bien la mayoría de los dientes maxilares perdieron su corona, algunas fueron recuperadas del sedimento asociado (Fig. II-4.2C). La base de los dientes tiene sección circular. La corona de la mayoría de los dientes es redondeada, sin denticulos, de ornamentación lisa, con compresión lateral muy leve y el eje dorsoventral recto. Algunas de las raíces de los dientes quedaron expuestas por lo que es posible observar que son el doble de largas que las coronas. El tercer diente maxilar es el de mayor tamaño; si bien se preserva

implantado en ambos lados, su corona está perdida en MPCA PV 376. Sin embargo, en MPCA PV 545 es posible observar la corona de este diente del lado izquierdo y su raíz del lado derecho; esta raíz es recta de un largo mayor al largo de la corona (Fig. II-4.6). La corona es cónica, curvada levemente hacia atrás. Conserva la capa externa de esmalte, la cual es lisa, sin ornamentación evidente ni dentículos; solo presenta unas líneas muy finas y poco profundas, longitudinales al eje del diente, que convergen hacia el ápice.

Se pueden observar, en MPCA PV 376, hasta trece dientes implantados en el lado derecho del dentario y ocho dientes en el lado izquierdo (Fig. II-4.3B). En la porción sinfisial la implantación se da en alvéolos divididos por septos (probablemente hasta el décimo diente) y luego se ubican en un surco alveolar (al menos cuatro). Los primeros dos alvéolos están anterolateralmente dirigidos y luego se orientan dorsalmente. Todos los dientes de la porción sinfisial (hasta el noveno preservado) tienen corona cónica, ahusada con eje dorsoventral recto, luego pasan a ser redondeados como los descritos para el maxilar. Todos los dientes carecen de ornamentación y poseen una compresión lateral muy leve. Es posible ver la raíz completa del octavo diente izquierdo, la cual es casi tres veces más larga que su corona. También se observa la raíz del decimotercer diente conservado derecho que es similar en largo que su corona.

Molde endocraneano. En el molde endocraneano o endocast se pueden observar algunas suturas como la internasal y la frontonasal (Fig. II-4.2B). Además, se preserva el molde interno de la caja craneana: hemisferios cerebrales, tracto y bulbos olfatorios. Por delante de las órbitas se observan los senos prefrontales pequeños y laterales a los bulbos olfatorios y el molde de la cavidad nasal y senos anterorbitarios y postvestibulares, los cuales no se distinguen entre sí. Lateralmente a estos senos prefrontales destacan dos protuberancias mayores y de contorno ovalado. Se estima que estas dos protuberancias sean también parte del molde de las cavidades neumáticas del sistema paranasal. Dado que están rodeadas por lagrimales anteriormente, frontal y prefrontales posteriormente, y se ubican dorsales a las fenestras anterorbitarias, es probable que estas protuberancias correspondan a un divertículo del mismo seno prefrontal o a los senos lagrimales (Witmer y Ridgely, 2008). No se observaron marcas de vasos sanguíneos, por lo que es poco probable que se trate del molde

de una glándula, como las presentes en esta región en otros reptiles (ej., glándulas de sal de cocodrilos marinos, o de saurios actuales herbívoros o de clima seco).

II-4.1.2. Postcráneo

Húmero. En MPCA PV 545 se encontró un fragmento del húmero derecho asociado al cráneo (Fig. II-4.7). En vista lateral la epífisis proximal está posteriormente inclinada en un ángulo de 140° respecto de la diáfisis. En vista posterior lleva una depresión media triangular, interpretada como el área de fijación del *M. scapulohumeralis caudalis* (Fig. II-4.7B). La cresta deltopectoral es prominente, anterolateralmente proyectada y fina, con una superficie lisa. En vista lateral, la cresta es de forma triangular con la inserción del *M. deltoideus clavicularis* y lleva una pequeña zona cóncava cerca de la superficie posterior de la cabeza del húmero para la inserción del *M. deltoideus scapularis* (Fig. II-4.7B).

II-4.2. Comentarios

Los dos especímenes descritos aquí fueron encontrados en la misma localidad que los referidos a *Araripesuchus buitreraensis*. Ambos especímenes poseen cráneos de tamaños diferentes, pero con una ornamentación característica de individuos adultos o subadultos. A partir del análisis paleohistológico del húmero de MPCA PV 545 realizado en esta Tesis Doctoral, se observó que este espécimen habría alcanzado la madurez sexual, y habría tenido al menos 15 años al momento de su muerte (ver Capítulo IV).

Ambos especímenes son referidos a *Araripesuchus* n. sp., con diferencias morfológicas respecto de las otras dos especies registradas en los mismos niveles de la Formación Candeleros en Patagonia (*A. patagonicus* y *A. buitreraensis*). Algunas de estas diferencias podrían deberse a cuestiones ontogenéticas, como: el tamaño de las fenestras supratemporales, que en el caso de estos especímenes son la mitad del tamaño de las órbitas y en *A. buitreraensis* son tan anchas como las órbitas, y el contorno circular de las órbitas que difiere del contorno más ovalado presente en *A. buitreraensis*. Sin embargo, parte de la variación en morfología no sería debida a ontogenia: la cantidad de dientes maxilares, que en

esta especie es once y en *A. buitreiraensis* es siete; el frontal que no se extiende en la fosa supratemporal, por lo cual, existe un contacto entre el parietal y el postorbital, lo que no sucede en las especies *A. buitreiraensis* y *A. tsangatsangana*; la ausencia de un reborde marcado del frontal en la fenestra supratemporal, presente en *A. buitreiraensis*. Al igual que en las especies sudamericanas de *Araripesuchus*, excepto *A. buitreiraensis* y las especies africanas, el frontal es plano, es decir no tiene una cresta medial marcada. En cuanto a la mandíbula, la superficie dorsal de la sínfisis es fuertemente cóncava, condición también observada en *Uruguaysuchus aznarezi* pero que difiere de *A. buitreiraensis* y *A. tsangatsangana*. El contacto dorsal del dentario con el esplenial es a través de una sutura en forma de “W”, mientras en *A. buitreiraensis* esta sutura tiene forma de “U”; el contacto ventral entre estos huesos tiene forma de “V” igual a otras especies del género y distinto de *A. buitreiraensis*.

A. patagonicus es una especie diagnosticada sobre la base de especímenes juveniles y con los siguientes caracteres diagnósticos: sutura entre nasal y prefrontal corta; lagrimal con una superficie dorsal expandida, más ancha que en *A. gomesii* y con un gran contacto con el nasal; barra del postorbital en el mismo nivel que la superficie lateral del yugal, al menos en su borde anterior; ancho transversal del parietal es un tercio del ancho de la tabla craneana posterior. La sutura nasal-prefrontal y el ancho del parietal no pueden observarse en MPCA PV 376 y 545. El carácter que involucra al lagrimal fue reinterpretado por Turner (2006), quien explica que la superficie dorsal no sería tan expandida; esta reinterpretación es similar a la presente en especímenes de *Araripesuchus* n. sp. aquí descritos. La barra postorbital es el único carácter distintivo y comparable con *A. patagonicus*, ya que no se encuentra al mismo nivel que la superficie lateral del yugal en *Araripesuchus* n. sp. (ver Fig. II-4.3A).

La condición aquí identificada como autapomórfica para *Araripesuchus* n. sp., no presente en las otras especies de Uruguaysuchidae, está relacionada con la morfología del septo intercoanal. En ambos especímenes el septo mantiene su ancho en toda su extensión, aunque es mejor observado en MPCA PV 545 por estar completo (Fig. II-4.4). En otros uruguaysúquidos el extremo anterior del septo se vuelve agudo y en *A. buitreiraensis* se ensancha en su sector medio. Además, a diferencia de otros uruguaysúquidos, en *Araripesuchus* n. sp., este septo carece del surco medial.

En consecuencia, por todo lo expuesto se propone considerar una nueva especie para el área Paleontológica de La Buitrera representada por los especímenes MPCA PV 376 y 545.

II-5. *Araripesuchus* cf. *Araripesuchus* n. sp.

Material referido. MPCA PV 236: porción anterior del cráneo representada por premaxilares, maxilares, nasales y palatinos fragmentarios. Mitad anterior de la mandíbula representada por ambos dentarios, con dientes implantados y espleniales (Fig. II-5.1).

Localidad. El espécimen MPCA PV 236 proviene de la Localidad de La Buitrera dentro del Área Paleontológica de La Buitrera (Fig. I-2.1). Procede de los niveles superiores de la Formación Candeleros (Keidel en Wichmann, 1927), la unidad basal del Grupo Neuquén de edad Cenomaniano.

II-5.1. Descripción

II-5.1.1. Cráneo

La superficie ventral del maxilar es plana, y contacta posteriormente con los palatinos a través de una sutura en forma de “U”. Se observa un diente maxilar hipertrofiado mal conservado. En vista dorsal se observan restos fragmentarios de los nasales unidos en su línea media a través de una sutura recta anteroposteriormente. Estos nasales están ornamentados con surcos poco profundos.

Dentario. Está preservado casi completo. Los alvéolos no se encuentran bien definidos debido al estado de preservación del material, pero posteriormente se observa un surco alveolar donde se implantan los últimos cuatro dientes del dentario. Al igual que *Araripesuchus* n. sp., la superficie dorsal del dentario en su región sinfisial es fuertemente cóncava, condición similar a *Araripesuchus gomesii* y *Uruguaysuchus* pero diferente a *A. buitreaensis* y *A. tsangatsangana*. Esta superficie tiene anteriormente unos pocos forámenes

visibles del lado izquierdo. La sínfisis dentaria alcanza el noveno diente y forma 2/3 de la sínfisis mandibular. Ambos dentarios contactan el esplenial posteromedialmente por una sutura en “W”, similar a la observada en MPCA PV 376 y diferente a *A. buitreaensis*.

En vista lateral el dentario es anteriormente bajo. Su borde dorsal desciende desde el sexto al noveno diente, para luego volverse posteriormente recto. La superficie lateral del dentario se encuentra muy dañada, pero está ornamentada con huecos más concentrados en el sector anterior y ventral del hueso y algunos surcos. Paralelos al borde dorsal del dentario, hay una hilera de forámenes neurovasculares. La fenestra mandibular no se encuentra preservada. En vista ventral la sínfisis dentaria es interdigitada ocupando 4/5 de la sínfisis mandibular. En esta vista, ambos dentarios contactan el esplenial por una sutura en “V”, como en casi todas las especies de *Araripesuchus*, excepto *A. buitreaensis* y *Uruguaysuchus*, que tienen una sutura en “U”.

Esplenial. Está preservado en forma fragmentaria. En vista dorsal los espleniales forman 1/3 de la sínfisis mandibular y contactan al dentario por una sutura en “W”. Los espleniales se extienden posteriormente formando la pared medial de la rama mandibular y bordeando el surco alveolar medialmente. En vista ventral los espleniales también forman 1/3 de la sínfisis mandibular y contactan anteriormente con el dentario a través de una sutura en “V”. La superficie media de los espleniales es lisa. Posterior a la sínfisis esplenial se encuentra el foramen *intermandibularis oralis* para el pasaje de la rama mandibular nervio craneano trigémino (V₃). No se encuentra la pequeña protuberancia (“peg”) observada en *A. buitreaensis*.

Dentición. Aunque se observa un diente de mayor tamaño en el maxilar, no es posible identificar su forma o si se trata del tercero, debido al estado de conservación del material.

El dentario posee entre 13 y 15 dientes. Los últimos cuatro se encuentran en un surco alveolar, formado lateralmente por el dentario y medialmente por el esplenial. Del resto, no es posible definir si sus alvéolos son completos o no. Los primeros dos alvéolos están anteriormente dirigidos y luego se orientan dorsalmente de manera gradual desde el tercero hasta el último preservado. De los dientes implantados por delante del surco alveolar, los dos últimos son los de mayor tamaño. El primero de estos dos posee una corona cónica y

puntiaguda, levemente comprimida lateralmente con una orientación vertical. Posteriormente a éste las coronas se vuelven redondeadas, separadas de su raíz por una marcada constricción, sin denticulos, con esmalte liso y sin la leve compresión lateral observada en especímenes de *A. buitreaensis*. Las raíces de estos dientes son más anchas que las coronas.

II-5.2. Comentarios

MPCA PV 236 fue descrito por Pol y Apesteguía (2005) junto con el holotipo de *Araripesuchus buitreaensis*. Ya en esa publicación, los autores consideraron que no se trataba de la misma especie, pero que no era posible asignarlo a una nueva debido a la poca cantidad de material encontrado. A partir del estudio comparativo aquí realizado y debido a las características observadas en la mandíbula, tales como: la superficie dorsal de la sínfisis fuertemente cóncava, la sutura dentario-esplenial en vista dorsal y ventral y la falta del escalón del esplenial, se considera que podría tratarse de un ejemplar de *Araripesuchus* n. sp. Sin embargo, debido a la naturaleza fragmentaria del material el septo intercoanal no se conserva, por lo que no es posible realizar una asignación específica justificada. Por consiguiente, se recomienda considerar a este espécimen como *Araripesuchus* cf. *Araripesuchus* n. sp.

II-6. *Araripesuchus* indet.

Material referido. MPCA PV 516: porción occipital del cráneo; columna vertebral, representada por la región cervical (completa excepto el atlas y el axis que están incompletos), dorsal, sacra y caudal (esta última incompleta) cintura pélvica, parte del miembro posterior (representado por el sector proximal del fémur izquierdo, parte distal de tibia izquierda y parte del autopodio) algunas costillas. También se preservan algunos osteodermos (Fig. II-6.1).

Localidad. El espécimen MPCA PV 516 proviene de la Localidad de Cerro Policía dentro del Área Paleontológica de La Buitrera (Fig. I-2.1). Procede de los niveles superiores de la

Formación Candeleros (Keidel en Wichmann 1927), la unidad basal del Grupo Neuquén de edad Cenomaniano.

II-6.1. Descripción

II-6.1.1. Cráneo

Se preserva la caja craneana (Fig. II-6.2 y 3). Excepto en algunos casos (otoccipital, parte del escamoso, cuadrado), la mayoría de la superficie externa de los huesos no se preserva, por lo tanto, se encuentran expuesto los recesos y las cavidades intracraneanas correspondientes a los divertículos del basiesfenoides (en verde), basioccipital (en azul), escamoso (en rojo) y encéfalo (en amarillo) (Fig. II-6.2) las cuales están rellenas de sedimento, dejando en evidencia, en muchos casos el molde interno. En vista dorsal, debido a la preservación del material sólo se observa parte de las paredes mediales y posteriores de ambas fosas supratemporales y parte de la pared lateral de la fosa supratemporal izquierda. Del lado izquierdo la fenestra supratemporal interna es subcircular y las paredes posteriores de la fosa son oblicuas respecto al plano sagital del cráneo. Del lado izquierdo se observa el foramen orbitotemporal que se abre en la pared posterior de la fosa supratemporal. En vista posterior, el cóndilo occipital está posteroventralmente orientado y el foramen magnum es subcircular.

Frontal. En vista dorsal, sólo se preserva la porción más interna de la sutura fronto-parietal, la cual es fuertemente cóncava posteriormente y el relleno de la cavidad cerebral (sector anterior del prosencéfalo, Fig. II-6.2A en amarillo). En vista lateral se observa el contacto entre el frontal y el lateroesfenoides.

Parietal. Como fue mencionado anteriormente el techo craneano no se preserva, por lo que del parietal sólo se preserva la sutura con el frontal anteriormente y con el escamoso posterolateralmente, además del relleno de la cavidad cerebral a la altura del frontal (Fig. II-6.2A en amarillo) y el molde del divertículo parietal (Fig. II-6.2A en celeste). Los márgenes laterales del parietal forman el margen medial de fenestra supratemporal.

Postorbital. En vista dorsal, se preserva el molde del sector posterior del postorbital izquierdo contactando el escamoso posteriormente. La sutura con el escamoso se observa posterior a la mencionada para *A. buitrraensis*, pero esto puede deberse a que se trata de la superficie interna de este hueso.

Escamoso. En vista dorsal, la mayor parte de la superficie externa de este hueso no se encuentra preservada por lo que queda expuesto el receso del escamoso (Fig. II-6.2A, en rojo). Tiene una porción subtriangular horizontal que forma la región posterolateral de la tabla craneana y se proyecta lateralmente como un techo para el receso ótico. El proceso posterolateral se encuentra inclinado lateroventralmente. En vista occipital el escamoso contacta ventralmente con el otoccipital. En vista lateral, el escamoso tiene una superficie de hueso orientada verticalmente para la articulación del “ear flap”.

Supraoccipital. En vista occipital se observa parte del supraoccipital. Tiene forma subtriangular, más ancho que alto y contacta los otoccipitales ventralmente. En vista dorsal se observa la sutura que contacta con el parietal únicamente preservada. No forma el margen dorsal del foramen magnum. Las aberturas postemporales no se observan.

Otoccipital. Estos huesos están muy fragmentados. La superficie posterior del otoccipital lleva una cresta curvada que divide este hueso en dos planos, uno vertical (aunque con una cierta inclinación) y el otro que se ve posteroventralmente. La superficie vertical del otoccipital contacta el escamoso dorsolateralmente y con el supraoccipital medialmente. El plano posteroventral se proyecta anteroventralmente y contacta el basioccipital medialmente, el cuadrado lateralmente y el basiesfenoides anteroventralmente. Los otoccipitales se encuentran dorsales al foramen magnum formando los márgenes dorsales y laterales, además de la porción lateral del cuello del cóndilo occipital. Lateral al cóndilo occipital hay al menos dos forámenes visibles del lado derecho, uno dorsal (probablemente para la salida de los nervios craneales y una ventral, probablemente el foramen carotídeo ambas de tamaño similar. Se observan sólo la pared posterior de los senos del sistema de Eustaquio que se unen al basioccipital medialmente y al basiesfenoides, lateral y anteriormente. El otoccipital y el basiesfenoides separan al cuadrado del basioccipital como en *Araripesuchus buitrraensis* y

A. patagonicus pero diferente de *A. tsangatsangana* en el cual el cuadrado contacta el basioccipital (Turner, 2006).

Basioccipital. En vista ventral la superficie de los huesos no se preserva quedando expuesto el molde del receso del divertículo del basioccipital (Fig. II-6.2B en azul), además de las suturas con los huesos que contacta y alrededor del cóndilo occipital. Contacta lateralmente los otoccipitales y anteroventralmente el basiesfenoides. Forma la porción ventral del cuello del cóndilo occipital y el cuerpo del cóndilo enteramente. El basioccipital cierra los Tubos de Eustaquio laterales (pares) y medio (impar), medial y posteroventralmente respectivamente.

Basiesfenoides. En vista ventral se observa el receso del divertículo del basiesfenoides (Fig. II-6.2B en verde). Contacta el cuadrado posterolateralmente, el otoccipital posteriormente y el basioccipital posteromedialmente. Forma los bordes medial y lateral de los Tubos de Eustaquio.

Cuadrado. Se encuentra preservado parcialmente. Su porción lateral contacta con el cuadradoyugal ventral y anteriormente a través de una sutura oblicua, y con el escamoso dorsal y posteriormente. Su porción medial contacta el basiesfenoides y el otoccipital posteroventralmente. Este hueso forma el piso del receso ótico y el borde ventral y anterior del foramen ótico, el cual es ovalado con el eje mayor orientado de dorsolateral y anterior a ventrolateral y posterior. Anterior al foramen ótico hay un foramen neumático grande y suboval, el foramen sub timpánico (*sensu* Dufeu, 2011; Dufeu y Witmer, 2015; Montefeltro *et al.*, 2016; =foramen sifoneal, Pol *et al.*, 2014) que se encuentra posicionado más ventral al observado en *Araripesuchus buitreaensis*. Al nivel del piso del receso ótico hay una zona deprimida (fosa periótica *sensu* Montefeltro *et al.*, 2016) con el margen ventral bilobulado que es el lugar donde se apoyaba la membrana timpánica. En vista occipital, el cuadrado forma el borde lateral de la abertura craneocuadrado. La rama articular del cuadrado está ventralmente orientada. Los cóndilos del cuadrado (dos) están ventralmente proyectados, el cóndilo medial es mayor al cóndilo lateral, al revés de lo que sucede en *A. buitreaensis*.

Ambos cóndilos están separados por un surco intercondilar. En vista ventral, el cuadrado contacta medial y anteriormente al basiesfenoides, medial y posteriormente al otoccipital.

Cuadradoyugal. Está parcialmente preservado de ambos lados. Dorsalmente contacta el cuadrado a lo largo de una sutura oblicua (con dirección anterodorsal a posteroventral) sin tomar parte del cóndilo articular lateral del cuadrado. La superficie externa de este hueso es lisa, sin ningún tipo de ornamentación.

II-6.1.2. Postcráneo

Vértebras. Se preservan ocho vértebras cervicales, trece dorsales, dos sacras y cinco caudales (Fig. II-6.4 a 6). El axis y las siguientes siete vértebras cervicales se encuentran articuladas entre sí, aunque separadas del resto de la columna vertebral. La sutura neurocentral es visible en las vértebras III a la VIII. Debido a que las vértebras se encuentran articuladas, no se puede conocer el ángulo de inclinación de la carilla de articulación de las pre y postzigapófisis de todas las vértebras, excepto en la octava vértebra cervical preservada. La carilla de articulación de las postzigapófisis de la octava vértebra cervical están inclinadas ventrolateralmente y forman un ángulo con respecto al plano horizontal de aproximadamente 30°. Esto difiere de lo observado en otros crocodiliformes como en *Notosuchus*, que presenta carillas articulares con un ángulo de inclinación de 40° (Pol, 2005) y en cocodrilos actuales que presentan ángulos de 20° aproximadamente (ej., *Alligator mississippiensis*, Frey, 1988). No es posible observar las caras articulares del cuerpo vertebral debido a que se encuentran articuladas, pero observando la primera y última es posible decir que son anficélicas. Se han preservado fragmentos de costillas cervicales desarticuladas y desplazadas de su posición original, que pueden observarse del lado izquierdo en vista dorsal: una dirigida anteroposteriormente, apoyada sobre la quinta, sexta y séptima vértebra, que probablemente sea la del atlas (Fig. II-6.4) y otras correspondientes a la porción distal de dos costillas cervicales indeterminadas. Todas son aplanadas dorsoventralmente.

El atlas está representado por pequeños fragmentos de los elementos derecho e izquierdo del arco neural, unidos en la línea media dorsal, y parte de la postzigapófisis derecha, la cual se encuentra articulada con la prezigapófisis del axis (Fig. II-6.4). El atlas

desarrolla una leve cresta neural de contorno triangular en vista lateral. Este fragmento se encuentra desplazado hacia atrás y “montado” sobre la prezigapófisis del axis.

El axis preserva el arco neural, representado por los pedicelos derecho e izquierdo, la espina neural, las prezigapófisis, la postzigapófisis derecha (la izquierda se encuentra cubierta por hueso) y un fragmento del sector dorsal del cuerpo vertebral. En vista lateral derecha (Fig. II-6.4B), la espina neural tiene un contorno trapezoidal, con el margen dorsal más largo anteroposteriormente, que el margen ventral. Los márgenes anterior y posterior se encuentran levemente inclinados y son cóncavos. El margen dorsal es convexo y el extremo anterior forma una punta roma. Si bien el margen anterior de la espina neural se encuentra en parte cubierto por sedimento, se puede inferir que la espina neural es más larga anteroposteriormente que en *Notosuchus* (Pol, 2005). El borde dorsal de la espina neural se extiende más anteroposteriormente que el pedicelo. La superficie lateral de la espina neural es convexa a lo largo del eje longitudinal medio, al igual que la superficie lateral del pedicelo, formando una cresta anteroposteriormente amplia. El pedicelo ocupa más de la mitad del largo anteroposterior del arco neural. El largo anteroposterior de la base del arco neural, desde el extremo anterior de la prezigapófisis al extremo más posterior de la postzigapófisis, es similar al de la base del arco neural de la tercera y cuarta vértebras cervicales. El largo anteroposterior de la base del pedicelo del axis es similar al de la base del pedicelo de la tercera vértebra cervical y éstos a su vez son levemente más largos que el de la cuarta. El proceso de las prezigapófisis es robusto, alto dorsoventralmente y sobrepasa levemente el extremo anterior del arco neural. La porción ventral del cuerpo vertebral del axis no se preserva, pero considerando la porción dorsal preservada, el cuerpo tendría forma rectangular, en vista lateral, con un largo anteroposterior aproximado de 0,6cm. Si bien en vista dorsal esta porción del cuello se encuentra parcialmente cubierta por sedimento, se puede observar que el contorno del arco neural del axis es subrectangular con los márgenes laterales levemente divergentes de manera tal que el ancho anterior del arco, medido a nivel de las prezigapófisis es de 1,1cm y el ancho posterior es de 1cm (Tabla 2).

La vértebra cervical III preserva el arco neural, representado por los pedicelos, la espina neural, las prezigapófisis, las postzigapófisis y el cuerpo vertebral. En vista lateral derecha se observa que la espina neural es más larga anteroposteriormente que las espinas neurales de las siguientes vértebras cervicales. Su contorno es similar al de la espina neural del axis,

es decir, trapezoidal con el margen dorsal más largo anteroposteriormente que el margen ventral. El margen anterior es más cóncavo que el margen posterior. El margen dorsal es recto y no convexo como se observa en el axis. Al igual que en el axis, la superficie lateral de la espina neural es convexa a lo largo de todo el eje longitudinal, pero a diferencia de éste, determina una cresta más angosta, levemente desplazada hacia la mitad posterior de la superficie lateral de la espina. Esta cresta vertical se continúa a lo alto de la superficie lateral del pedicelo. La espina neural de esta vértebra se ubica en la mitad posterior de la base del arco neural, al igual que la tercera vértebra de otros Crocodyliformes y diferente a *Notosuchus terrestris*, en el cual se encuentra ubicada en la mitad de la longitud anteroposterior del arco neural. La prezigapófisis se dirige anteriormente sobrepasando levemente el extremo anterior del cuerpo vertebral. El nacimiento de las postzigapófisis se sitúa a nivel de la mitad anterior de la espina neural. En vista lateral, el largo anteroposterior de la base del arco neural, desde el extremo anterior de la prezigapófisis al extremo más posterior de la postzigapófisis, es mayor al largo anteroposterior del cuerpo vertebral (medido en la parte media del cuerpo vertebral). El cuerpo vertebral se encuentra inclinado levemente de dorsoanterior a ventroposterior. El largo anteroposterior del cuerpo vertebral es de 0,7cm. El alto, medido en la línea media desde el borde ventral del cuerpo vertebral hasta la base del arco neural, es de 0,7cm. La diapófisis en vista lateral derecha se encuentra rota, pero se observa en la vista izquierda con una superficie articular ovoide y orientada anteroventralmente. El largo anteroposterior de la diapófisis ocupa más de la mitad del largo anteroposterior de la vértebra. En vista ventral, el cuerpo vertebral es corto anteroposteriormente, con forma de reloj de arena con márgenes laterales fuertemente cóncavos. El margen anterior es convexo y el posterior es cóncavo. En la superficie ventral del cuerpo vertebral, se observa una cresta anterior triangular extendida aproximadamente sobre cuatro tercios de la longitud anteroposterior del cuerpo y con el ápice ubicado posteriormente. En el margen derecho del extremo posterior de esta cresta abre un pequeño foramen vascular que podría ser par. La cresta ventral a nivel del foramen izquierdo se encuentra rota, de manera tal que se observa que está ocupada por un receso probablemente vascular. Este receso queda expuesto ventralmente en varias vértebras posteriores: cuarta, quinta y sexta en donde la hipapófisis está rota. En la octava se observa que ambos forámenes vasculares confluyen en la línea media (ver más adelante). Sobre esta cresta se ubica la

hipapófisis, la cual se encuentra perdida. La base de la hipapófisis ocupa más de la mitad anterior del largo anteroposterior del cuerpo vertebral (Fig. II-6.4D). Las parapófisis están bien desarrolladas y orientadas anterolateralmente; la superficie para la articulación del capítulo de la costilla es cóncava.

En relación a las vértebras cervicales IV-VIII debido al modo de preservación del material, las espinas neurales del arco neural se observan en vista lateral derecha (IV-V) y en vista lateral izquierda (IV a VIII) (Fig. II-6.4B y C). Estas espinas son más altas y cortas anteroposteriormente que las espinas de las vértebras anteriores, y presentan un contorno subrectangular con los márgenes anterior y posterior rectos (VI y VIII) o convexos (VII). Al igual que las vértebras anteriores en la superficie lateral de las espinas neurales se desarrolla una cresta longitudinal, cuya dirección y desarrollo varía según las vértebras. En la vértebra IV, esta cresta está bien marcada, inclinada en dirección contraria a la inclinación de la espina neural (anterodorsal a posteroventral; Fig. II-6.4B). En las vértebras VII y VIII, esta cresta es más ancha, más suave y ubicada en la parte media de la superficie lateral, paralela a la dirección de inclinación de la espina neural (Fig. II-6.4C). Todas las espinas se encuentran ubicadas en la mitad posterior la base del arco neural, al igual que en la vértebra III. Cabe destacar que en otros Crocodyliformes existe una transición gradual en la posición de la espina neural, la cual es bien posterior en la vértebra IV, y se va ubicando hacia el centro de la vértebra hacia la vértebra IX (Pol, 2001). La base de las espinas neurales de las vértebras IV es levemente más corta anteroposteriormente que la base de la tercera vértebra, de la V a VIII este largo va aumentando hasta alcanzar el mismo largo que la vértebra III. Las zigapófisis aumentan de tamaño a partir del contacto de las vértebras IV y V, siendo más robustas y ampliando las superficies articulares. Las prezigapófisis están inclinadas levemente más anteriormente respecto de la inclinación del cuerpo vertebral, en la vértebra IV y V y a partir de la vértebra VI presentan una inclinación similar a la del cuerpo vertebral. En la superficie lateral de las vértebras IV a VI entre la prezigapófisis y la diapófisis, hay una depresión que está muy marcada en la vértebra VI. El extremo más distal de las diapófisis, excepto la VII y VIII, se encuentra roto (Fig. II-6.4C). Están orientadas ventroposteriormente con respecto al cuerpo vertebral en las vértebras IV y V y cambian la orientación a lateroposterior a partir de la vértebra VI. La posición de las diapófisis con respecto al cuerpo vertebral va variando, de anterior a posterior y de dorsal a ventral. Se ubican más cerca del

margen anterior en la vértebra III y IV y más hacia la mitad en la vértebra V a la VIII, y ocupando una posición más ventral (mitad inferior del cuerpo vertebral) en las vértebras III, IV y V, aproximadamente a la mitad del cuerpo vertebral en la VI y más dorsalmente (mitad superior del cuerpo vertebral) en la VII y VIII. Además, la forma de las diapófisis en sección transversal varía de anterior a posterior pasando de ser dorsoventralmente aplanadas (IV, V y VI) a subcirculares y más robustas (VII y VIII). En vista lateral izquierda se puede observar que el cambio de posición de las parapófisis acompaña el cambio de posición de las diapófisis (se van dorsalizando posteriormente), también la sección transversal de las parapófisis varía siendo dorsoventralmente aplanadas (IV y V) a subcircular (VI, VII y VIII). Los cuerpos vertebrales se encuentran inclinados de dorsoanterior a ventroposterior y son de contorno subrectangular. El largo anteroposterior del cuerpo vertebral es un poco más de la mitad del alto dorsoventral. En vista lateral, al igual que la vértebra III, el margen ventral de las vértebras IV a VIII es cóncavo, esta concavidad está acentuada por el desarrollo de la cresta media ventral y la hipapófisis. La hipapófisis se preserva, aunque incompleta, en las vértebras VII y VIII; es más robusta en la vértebra VII y en ambas está fuertemente inclinadas ventroanteriormente. En vista dorsal se pueden observar arco neural, postzigapófisis y espina de la vértebra cervical IV y VIII. La vértebra VIII presenta las postzigapófisis dirigidas posterolateralmente, y el borde posterior y lateral de la parte distal se aplanan a modo de reborde para formar la carilla articular. En vista ventral los cuerpos tienen forma de reloj de arena, aunque son menos angostos (márgenes laterales menos cóncavos) en su parte media que lo observado en la vértebra III (Fig. II-6.4D). El largo anteroposterior del cuerpo vertebral es casi similar en las vértebras descritas, aunque levemente más largo en la vértebra VIII (Tabla 2). En vista ventral, se observa que la orientación de las parapófisis varía de lateral a lateroposterior. En las vértebras VII y VIII del lado derecho se encuentra articulado parte de las respectivas costillas cervicales. Al igual que en la vértebra cervical III en la línea media se observa una cresta (preservada en las vértebras V, VI, VII y VIII) sobre la que se ubica la base de la hipapófisis. Esta cresta es más corta y menos desarrollada en las vértebras posteriores (VII y VIII) circumscripita a la base de la hipapófisis. Posterior a la hipapófisis en las vértebras VII y VIII se observa un pequeño foramen, similar en ubicación al foramen descrito para la vértebra III. La vértebra cervical VIII es la última vértebra preservada completa del cuello. Esta vértebra se encuentra articulando posteriormente con un fragmento

de prezigapófisis de una vértebra posterior que podría ser tanto la última cervical como la primera dorsal. De esta manera el conteo de vértebras cervicales es al menos ocho, aunque no se descarta la posibilidad de nueve. Este fragmento cervical se encuentra asociado, pero no articulado, con un bloque de sedimento que contiene el sector de vértebras dorsales, costillas, osteodermos, vértebras sacras y primeras vértebras caudales (junto con elementos de la cintura pélvica y miembro posterior). Debido al modo de preservación, todos estos elementos del esqueleto axial y apendicular pueden observarse sólo en vista dorsal y ventral (Fig. II-6.5).

Con respecto a las vértebras dorsales, se reconocen al menos 15 vértebras articuladas, de las cuales las tres primeras sólo se observan en vista ventral. En esta vista, el cuerpo vertebral de la primera vértebra dorsal es subcuadrangular, más ancho (transversalmente) que largo (anteroposteriormente), la segunda tiene un cuerpo vertebral relativamente más angosto que la primera y ya presenta un contorno de reloj de arena, el cuerpo de la tercera vértebra no se observa con claridad (Tabla 2). De lado izquierdo se encuentra articulada con la segunda vértebra, una costilla con forma de “Y” con tubérculo y capítulo bien marcados y una cresta lateral. Lateral y anterior se preservan el sector proximal de las apófisis laterales de la primera vértebra dorsal preservada, probablemente las parapófisis. Estas apófisis laterales son más largas en la base, ocupando más de la mitad del cuerpo vertebral, con una concavidad en la cara ventral. El segundo cuerpo vertebral es similar al primero, preserva una cresta media ventral. En la mitad anterior de esta cresta se observa la marca de la base de la hipapófisis. A partir de la vértebra dorsal IV a la XI los cuerpos vertebrales se hacen relativa y levemente más largos hacia atrás. De la vértebra dorsal VII a la XI los cuerpos vertebrales se hacen más angostos transversalmente con una marcada forma de reloj de arena. Los cuerpos vertebrales desde la vértebra dorsal XII hasta las vértebras sacras no se observan en vista ventral ya que se encuentran tapados por elementos de la cintura pélvica y la gastralía. La cresta ventral está levemente desarrollada de la IV a la VII vértebra dorsal, extendida a lo largo de la línea media del cuerpo vertebral y con un surco medio marcado. Al igual que en otros cocodrilos, lateralmente al cuerpo vertebral y a lo largo de este, se observa una lámina ósea horizontal (proceso lateral) que reúne la base de las prezigapófisis, apófisis laterales (con di y parapófisis) y poszigapófisis. Este proceso lateral se observa del lado izquierdo de las vértebras dorsales V a XII. En vista ventral de las vértebras VI, VII, IX,

XI y XII se observa la parte proximal de la apófisis lateral, ubicada en la parte media de la lámina ósea horizontal y separada por escotaduras bien marcadas de la pre y poszigapófisis. En la superficie ventral de estos procesos se observa un surco bien marcado en las vértebras V y VI.

En vista dorsal, debido al estado de preservación del material se observan relativamente completos los arcos neurales de las últimas ocho vértebras dorsales, ya que las más anteriores se encuentran cubiertas por sedimento o por osteodermos (Fig. II-6.5). Las espinas neurales de estas vértebras no están preservadas en su totalidad y se encuentran ubicadas en la mitad anterior del arco neural. Estas espinas tienen una orientación anterodorsal a posteroventral, esto se observa especialmente en las vértebras VIII a XII. Las zigapófisis de las vértebras dorsales presentan un tamaño relativamente constante y sus superficies articulares se orientan casi horizontalmente. Como en *Malawisuchus* (Gomani, 1997) y *Notosuchus* (Pol, 2005), las prezigapófisis se proyectan anteriormente sobrepasando el límite anterior del arco neural. En otros Crocodyliformes esto no ocurre dado que el proceso que las soporta es muy breve. En comparación con las prezigapófisis, las postzigapófisis se encuentran fuertemente proyectadas posterolateralmente y separadas con una marcada escotadura del proceso lateral. Dorsal a las postzigapófisis se encuentra una cresta vertical a modo de lámina ósea que conecta la espina neural con el extremo más lateral de la poszigapófisis. Junto con la postzigapófisis el plano de esta cresta vertical se dirige posterolateralmente formando un ángulo con respecto al plano sagital que varía de casi recto a agudo. Esta cresta vertical se hace más baja y suave en las últimas tres vértebras dorsales. Por delante de esta cresta, entre el sector proximal del proceso horizontal y la espina neural queda determinada una fosa visible y marcada en las vértebras VIII, IX, X y XI, la superficie de hueso que forma esta fosa en algunas vértebras está colapsada dejando visibles pequeñas cavidades o recesos neumáticos.

Las vértebras sacras son dos y solo pueden observarse en vista dorsal. Se encuentran parcialmente preservadas. Ambas vértebras poseen el arco neural de contorno subrectangular, siendo más corto anteroposteriormente que transversalmente en la primera vértebra sacra y más largo anteroposteriormente que transversalmente en la segunda. Este arco neural es más ancho anteriormente y se angosta hacia atrás en la primera vértebra sacra, a diferencia de lo que sucede en la segunda en donde es más corto anteriormente y se

ensancha hacia atrás dándole un aspecto más robusto. La primera vértebra sacra presenta escotaduras laterales bien marcadas entre el proceso lateral y la postzigapófisis. En cambio, en la segunda vértebra esta escotadura se encuentra, aunque menos marcada, entre la prezigapófisis y el proceso lateral. En la primera vértebra sacra, las carillas articulares de las prezigapófisis se encuentran inclinadas de dorsolateral a ventromedial y articuladas con las postzigapófisis de la última vértebra dorsal. Las prezigapófisis de la segunda vértebra sacra se encuentran preservadas. La postzigapófisis de la segunda vértebra sacra se encuentra orientada casi horizontalmente y está articulando con la prezigapófisis de la primera caudal. Solo se observa la base de la espina neural de ambas vértebras. Las apófisis laterales de ambas vértebras sacras están preservadas del lado izquierdo, la parte proximal de la apófisis lateral de la primera sacra es más corta anteroposteriormente que la segunda sacra. A diferencia de los cocodrilos actuales (*Caiman yacare*), el margen lateral en vista dorsal, entre la postzigapófisis y el proceso lateral de la primera vértebra sacra describe una escotadura amplia (esto es de un ángulo mayor a 90°), de manera tal que la “fenestra” delimitada por ambas vértebras sacras y la hoja iliaca es de contorno ovalado, más largo que ancho con el eje mayor paralelo al eje sagital (a diferencia de cocodrilos actuales donde esta fenestra es subcircular). La apófisis lateral de la segunda vértebra sacra está más completa, es amplia y de contorno trapezoidal en vista dorsal, y contacta con la hoja iliaca a lo largo de la mitad posterior de su cara medial) a diferencia de cocodrilos actuales, en donde la apófisis lateral de la segunda vértebra sacra contacta con más de la mitad posterior del margen medial de la hoja iliaca.

Se han conservado al menos cinco vértebras caudales, de las cuales las primeras cinco se encuentran articulando con el resto de la columna y las restantes, cuyos cuerpos vertebrales son extremadamente angostos, corresponden probablemente a las más posteriores (Fig. II-6.6). En vista dorsal se pueden observar tres (I, IV y V), las otras (II, III y VI) se observan en vista ventral. En la primera vértebra caudal, el arco neural tiene forma subcuadrangular, casi tan largo anteroposteriormente como ancho transversalmente. Esta vértebra conserva la base de la espina neural que es alargada anteroposteriormente y extendida a lo largo de todo el arco neural. Las postzigapófisis de esta primera vértebra son más robustas que las prezigapófisis. La prezigapófisis se orientan lateral y levemente anteriormente y las postzigapófisis posterolateralmente. Entre las zigapófisis y dorsal al proceso lateral hay una

fosa en forma de “U”, similar a la observada en las vértebras dorsales, que se hace más marcada en las vértebras posteriores (III y IV) debido al gran desarrollo de la cresta que se forma en el borde de la postzigapófisis y que se extiende en el extremo más distal de esta apófisis hacia la base de la espina neural. Las apófisis y los cuerpos vertebrales de las cinco vértebras caudales subsiguientes son poco visibles. Los procesos laterales están poco conservados, son cortos anteroposteriormente, finos y se encuentran dirigidos posterolateralmente casi paralelos a la orientación de la poszigapófisis. La mayoría de estas vértebras se encuentran rotas dejando expuestos cavidades o recesos neumáticos. En vista ventral es posible observar los cuerpos de las vértebras caudales I, II y III. Estos centros son de contorno rectangular, menos comprimidos lateralmente y más cortos anteroposteriormente que los cuerpos de las dorsales. En la primera vértebra caudal no se evidencia una zona de articulación para el arco hemal y en la segunda hay una leve cresta. Como fue mencionado anteriormente, las últimas vértebras caudales son delgadas, más largas que anchas, con un contorno en carretel y en la línea media ventral presentan un surco para la articulación del arco hemal.

Ilion. Se encuentran preservados casi completos ambos iliones (Fig. II-6.7A y B). En vista dorsal, la hoja ilíaca es anteroposteriormente alargada, ancha en su porción media y angostándose posteriormente. Esta hoja está orientada en un plano oblicuo de dorsolateral a ventromedial. Presenta un proceso posterior (postacetabular) bien desarrollado, pero el proceso anterior (preacetabular) está reducido. Esta condición se observa en otros miembros del género (ej., *A. tsangatsangana*, *A. gomesii*, *A. patagonicus*) y otros mesoeucocodrilos (ej., *Chimaerasuchus paradoxus*, Wu y Sues, 1996b; *Notosuchus terrestris*, Pol, 2005; *Mahajangasuchus insignis* Buckley y Brochu, 1999; *Uruguaysuchus aznarezi*). El borde lateral de la hoja ilíaca es grueso y rugoso con estriaciones. El acetábulo es circular y profundo. Se encuentra cubierto por una gran cresta supracetabular sugiriendo una postura erguida. El proceso anterior (preacetabular) se encuentra roto. El proceso posterior (postacetabular) es alargado, dorsoventralmente ancho con una proyección posterior menos pronunciada y que se curva ventralmente. En vista lateral, posterior a la cresta supraacetabular hay una concavidad ovalada que podría estar relacionada a la inserción del *M. iliofibularis* (Romer, 1923). El proceso posterior presenta una zona rugosa que sería el

área de inserción del *flexor tibialis internus*. El origen del *M. caudofemoralis brevis* estaría localizado en la superficie ventral del proceso posterior (Romer, 1923).

Isquion. Al igual que en otros cocodrilos presenta una región proximal que articula con el ilion y forma la parte ventral del acetábulo, un proceso anterior o preacetabular que articula con el pubis excluyéndolo del acetábulo y un cuerpo a modo de hoja (en este caso parece robusto) el cual se curva medial y posteriormente para contactar con su simétrico en la línea media ventral (¿sínfisis isquiádica cartilaginosa?) (Fig. II-6.7A y B).

Pubis. Se encuentran preservados ambos pubis, el izquierdo desplazado de su posición (Fig. II-6.7. A y C). En vista ventral ambos pubis presentan un contorno espatulado con el margen anterior expandido y los márgenes laterales suavemente cóncavos que divergen gradualmente anteriormente (a diferencia de cocodrilos actuales donde el ensanchamiento del margen anterior del pubis es más abrupto marcando una gran diferencia con el resto del pubis que es más angosto). Se encuentra excluido del acetábulo y articulando con el proceso anterior del isquion. A nivel del margen anterior del pubis izquierdo se observa un área que acompaña todo el contorno anterior del pubis, pero es más ancha en el sector medial (de contorno más triangular. Fig. II-6.7C), probablemente para inserción muscular. Por delante del margen anterior del pubis derecho se observa la impresión del cartílago prepúbico, el cual se encuentra bien expandido con margen anterior redondeado, al igual que lo observado en formas actuales. Sobre el lado izquierdo se preservan restos de la gastralia, entre las cuales la más posterior articula con el margen lateral del pubis, es la más robusta y bien curvada.

Fémur. Se encontró, articulado a la cintura pélvica, la parte proximal del fémur izquierdo (Fig. II-6.7B). No se observa una marcada constricción entre la cabeza del fémur y el cuarto trocánter como la observada en *A. tsangatsangana* (Turner, 2006). La cabeza articular está expandida anteroposteriormente y levemente curvada anteromedialmente. El cuarto trocánter está poco preservado, se ve parte de la rugosidad donde se inserta el *M. caudofemoralis longus*. En vista lateral la zona proximal tiene una marcada rugosidad. Distal a la cabeza femoral, se encuentra una cresta que bordea lateralmente una leve depresión. La diáfisis tiene sección circular.

Zeugopodio y autopodio. Se preserva la parte distal de la tibia izquierda con una sección casi circular. El autopodio está representado por parte del tuber del calcáneo. El metapodio tiene los cuatro metatarsales (el IV se encuentra roto) y algunos dedos con falanges. Se observa la falange del dedo I además de una falange ungueal, una falange del dedo III y una falange suelta posiblemente del dedo IV. Los cuatro metatarsales poseen sección circular, siendo el más largo de todos ellos el tercero (Fig. II-6.8).

Escudos dérmicos. Este espécimen se ha encontrado con la serie casi completa de escudos dorsales en calco. Se realizó un molde de estos escudos para poder removerlos y visualizar las vértebras debajo (Fig. II-6.1F). Los escudos se encuentran dispuestos en dos hileras paralelas sobre el eje axial. Ambas hileras se contactan medialmente sin superposiciones. En cambio, en la misma hilera el osteodermo anterior se sobrepone al posterior en un cuarto de su largo anteroposterior. Los osteodermos tienen forma rectangular, el largo lateromedial es el doble que el largo anteroposterior. Los osteodermos dorsales no presentan una quilla media. La ornamentación de estos osteodermos no quedó preservada.

Los osteodermos caudales están compuestos por al menos dos hileras, dispuestas de manera similar a los dorsales. En estos osteodermos puede observarse una quilla media bien marcada y muy poca ornamentación.

II-6.2. Comentarios

La morfología craneana de la región occipital, la ornamentación en los escudos dérmico, la morfología de los huesos postcraneos y el tamaño corporal indican que este espécimen pertenecería al género *Araripesuchus*. Queda por definir si podría tratarse de alguna de las dos especies registradas para Patagonia (*A. buiterraensis* o *A. patonicus*) o la nueva especie presentada más arriba. Debido a la falta de material craneano es difícil su asignación y un estudio más detallado del postcráneo debería ser realizado para intentar llegar a una aproximación de la especie. En el caso de la especie nueva presentada, lamentablemente el estado de preservación de la región occipital (que es lo que se conserva

en MPCA PV 516) es casi nulo y es imposible definir si podría pertenecer a este taxón. Sin embargo, la posición del foramen sub timpánico y la mayor inclinación (de anterodorsal a posteroventral) de los exoccipitales son dos diferencias que podrían ser consideradas para decir que este espécimen no pertenece a la especie *A. buitrraensis*. También es importante aclarar que el foramen ótico es de mayor tamaño al observado en *A. patagonicus*. De todas formas, la excelente preservación del material permitirá estudios más detallados de la forma en que estos animales se desplazaban.

II-7. *Araripesuchus* indet.

Material referido. MPCA PV 259 representado por un cráneo parcialmente completo de un individuo juvenil (Fig. II-7). Se encuentra compuesto por parte de la pared lateral izquierda (premaxilar, maxilar, yugal), parte de la pared lateral derecha (premaxilar, maxilar, lagrimal), parte de los nasales, el frontal, un palpebral derecho y parte del prefrontal izquierdo. En el paladar se ven parte de los palatinos y de los pterigoides. Posee la mandíbula articulada con dentario izquierdo casi completo y parte del derecho, un fragmento del surangular y el esplenial casi completo.

Localidad. El espécimen MPCA PV 259 proviene de la Localidad de La Buitrera dentro del Área Paleontológica de La Buitrera (Fig. I-2.1). Procede de los niveles superiores de la Formación Candeleros (Keidel en Wichmann 1927), la unidad basal del Grupo Neuquén de edad Cenomaniano.

II-7.1. Descripción

II-7.1.1. Cráneo

La porción conservada del cráneo presenta una longitud anteroposterior de 4,84 cm aproximadamente, por lo que se trata de un ejemplar juvenil, probablemente de estadios muy tempranos de la ontogenia posteclosional. En vista dorsal el cráneo tiene contorno triangular. El maxilar no posee un ensanchamiento a la altura del diente caniniforme ni la constricción

a la altura de la fenestra anteorbital observada en los especímenes de mayor tamaño encontrados en la localidad.

Las órbitas están lateralmente orientadas, y se encuentran limitadas anteriormente por el lagrimal, dorsalmente por el prefrontal y el frontal y ventralmente por el yugal. Debido al estado de preservación del material, no puede estimarse el contorno completo de las órbitas, pero parecen ser circulares y de gran tamaño en comparación a la región preorbitaria. La fenestra anteorbital se encuentra bien preservada del lado derecho siendo de contorno circular. Está rodeada por el maxilar anteriormente y por el lagrimal dorsal y posteriormente. La fenestra anteorbital interna abre en la zona anterior de la fosa que también es circular. La región preorbital es cuadrangular en sección transversal (condición oreinorostral) y más ancha que alta. En vista lateral el contorno dorsal del cráneo desciende anteriormente de forma suave.

En vista palatal, el paladar secundario se encuentra formado por maxilares y palatinos (los premaxilares no se hallan visibles debido a que la mandíbula está articulada). La fenestra suborbital se encuentra preservada en el lado izquierdo, tiene un contorno subovalado con la sección anterior más angosta que la posterior y su sector anterior se encuentra ubicado antes del sector anterior de la coana. Esta fenestra está delimitada por maxilares y palatinos anteriormente, maxilares y, probablemente, ectopterigoides lateralmente, y pterigoides medial y posteriormente. La forma de la coana no puede distinguirse completamente. El septo intercoanal está formado únicamente por los pterigoides.

La mandíbula se encuentra articulada. El área sinfisial está completa, es baja, está formada por el dentario (tres cuartos anteriores, aproximadamente hasta el sexto alvéolo) y el esplenial (un cuarto posterior). Debido al estado de preservación del material, no se puede apreciar el contorno de la fenestra mandibular externa.

Premaxilar. Se encuentran casi completos con algunos dientes implantados (ver dentición). En vista dorsal, los premaxilares poseen un proceso triangular que se acuña entre los huesos maxilar y nasal. Las narinas externas no se encuentran preservadas. Posee al menos cuatro dientes premaxilares, cuatro implantados del lado derecho y uno del lado izquierdo. El premaxilar contacta el maxilar posteriormente a través de una sutura oblicua (anteroventral a posteromedial) y los nasales dorsomedialmente a través de una sutura recta

anteroposteriormente. El foramen premaxilar-maxilar se observa en ambos lados, presenta un contorno casi circular y se encuentra abierto ventralmente, está delimitado anteriormente por el premaxilar y posteriormente por el maxilar.

Maxilar. Se encuentran preservados parcialmente ambos maxilares con los dientes implantados (ver dentición). Los maxilares se orientan en tres planos, el plano palatal horizontal, el plano vertical que se curva dorsalmente cerca del contacto con los nasales y el plano horizontal. En vista dorsal el maxilar contacta al nasal medialmente a través de una sutura recta anteroposteriormente. La sutura con el lagrimal se observa del lado derecho y es oblicua (anteromedial a posterolateral). El prefrontal contacta en su extremo anterior al maxilar levemente, como sucede en *Araripesuchus buitreiraensis*. No se observa el abultamiento a causa del diente caniniforme que puede verse en los especímenes de *A. buitreiraensis*.

En vista lateral el maxilar forma los márgenes anterior, ventral y dorsal de la fenestra anteorbital. Contacta el lagrimal posterodorsalmente y el yugal posteroventralmente (no se sobrepone como se ve en especímenes de mayor tamaño de *A. buitreiraensis*). Del lado izquierdo se observan unos pequeños forámenes neurovasculares alineados anteroposteriormente cerca del margen ventral.

En vista palatal ambos maxilares contactan entre sí en la línea media. Posteriormente contactan con los palatinos a través de una sutura en “U”. El contacto con los ectopterigoides no se puede observar por el estado de preservación. El maxilar forma el borde anterolateral de la fenestra suborbital.

Los dientes maxilares se ubican por fuera de la mandíbula; se conservaron implantados cinco del lado derecho y seis del lado izquierdo. Hay al menos ocho alvéolos maxilares. Los maxilares no presentan ornamentación.

Nasal. Ambos nasales se preservan muy fragmentados. Tienen forma alargada y angosta con los bordes laterales paralelos entre sí. Contactan el frontal posteriormente (a la altura del borde anterior de las órbitas) a lo largo de una sutura recta y perpendicular al eje anteroposterior del cráneo, el maxilar lateralmente y el premaxilar anteriormente. No

contactan el lagrimal, y están excluidos de la fenestra anteorbital. No es posible reconocer si posee ornamentación debido al estado de preservación.

Lagrimal. Se preservan en forma fragmentaria ambos lagrimales. Contactan anteriormente el maxilar, posteriormente el prefrontal y ventralmente el yugal. Presentan dos ramas, una dorsal y horizontal y una ventral y vertical. La rama dorsal se extiende sobre la superficie posterolateral de la fenestra anteorbital. Esta región también lleva un estante para la articulación con el palpebral anterior que puede verse en el lado derecho. La rama ventral se extiende como un pilar vertical muy fino, que divide la fenestra anteorbital de la órbita. Forma un surco en la pared posterior de la fenestra y posee una base ancha que contacta ventralmente, a través de una sutura recta, al yugal (posterior) y al maxilar (anterior). Como sucede en *A. buittreraensis* y a diferencia de otros uruguaysúquidos, en vista dorsal, el lagrimal no sobrepasa la porción anterior del prefrontal. El lagrimal no posee ornamentación.

Prefrontal. Se preservan ambos prefrontales de manera fragmentaria. Del lado derecho se conserva en posición el palpebral anterior apoyado sobre el prefrontal. En vista dorsal, es alargado, contactando el lagrimal lateralmente a través de una sutura oblicua y el nasal y frontal medialmente a través de una sutura recta anteroposteriormente. Impide el contacto entre nasal y lagrimal como en otros uruguaysúquidos excepto *A. gomesii* y *A. patagonicus*. No presentan ornamentación.

Frontal. Es un hueso impar y se encuentra preservado únicamente su porción anterior. En vista dorsal contacta anterolateralmente los prefrontales a través de una sutura recta anteroposteriormente, anteriormente los nasales a través de una sutura recta y transversal. El frontal llega hasta el margen anterior de las órbitas. Debido a la pérdida de parte del frontal el molde de los bulbos olfatorios quedó expuesto (ver bulbos olfatorios). No posee ornamentación.

Yugal. Se encuentra parcialmente completo del lado izquierdo. Su margen anterior no excede el margen anterior de la órbita. Contacta anteriormente el maxilar y dorsalmente el lagrimal.

No forma parte de la fenestra anteorbital. Forma el borde ventral de la órbita, angostándose posteriormente. No posee ornamentación.

Palatinos. Se conservan ambos palatinos que se extienden anteriormente entre los maxilares contactando estos huesos a través de una sutura en forma de “U”. Forman el margen medial anterior de las fenestras suborbitarias. Los palatinos no forman parte del septo coanal y delimitan la coana anteriormente.

Pterigoides. Se preserva solo el pterigoides izquierdo. Sólo se ve el contacto anterior con los palatinos. Forman el septo intercoanal completamente que posee forma de “T” en corte transversal y presenta un surco poco profundo, el margen anterior de este septo se encuentra por detrás del margen anterior de la fenestra suborbitaria. Los pterigoides delimitan la coana medial y posteriormente (parte del flanco pterigoideo izquierdo está perdido), son angostos, alargados lateromedialmente, levemente inclinados de anterodorsal a posteroventral y algo abultados por posibles recesos neumáticos.

Palpebral. Se conserva el palpebral derecho anterior en posición. Tiene forma subtriangular, ensanchándose posteriormente. Se ubica a la altura del margen posterior de la fenestra anteorbital y termina por detrás de los bulbos olfatorios. El borde posterior es oblicuo y anteriormente contacta prefrontales, en los cuales se apoya casi completamente, y lagrimales. Sin ornamentación visible.

Dentario. Se encuentra preservado casi completo del lado izquierdo y más de la mitad del lado derecho. La sínfisis dentaria alcanza el sexto alvéolo y, en vista ventral, forma $\frac{3}{4}$ de la sínfisis mandibular. En esta vista, ambos dentarios contactan posteromedialmente al esplenial a través de una sutura en forma de “V”. En vista lateral el dentario es levemente más bajo en la zona anterior y se eleva posteriormente de manera suave. La superficie lateral está ornamentada con pequeños hoyos más concentrados en la parte ventral anterior que posteriormente van desapareciendo. Paralelo al borde dorsal hay una hilera de forámenes neurovasculares muy pequeños. A la altura del tercer diente maxilar el dentario posee una concavidad. Delimita la fenestra mandibular externa anteriormente, aunque no es posible

conocer el contorno de ésta. Por encima de esta fenestra hay una serie de surcos poco profundos. Posee al menos 12 dientes implantados.

Esplenial. Se encuentra preservado casi completo del lado izquierdo y más de la mitad del lado derecho. En vista ventral forman 1/3 de la sínfisis mandibular contactando anteriormente al dentario a través de una sutura en forma de “V”. Se extienden posteriormente formando la pared medial de la rama mandibular. Posterior a la sínfisis esplenial hay un foramen *intermandibularis oralis* para el pasaje de la rama mandibular del del nervio craneano trigémino (V₃). El esplenial posee la pequeña protuberancia (“peg”) vista en otras especies de notosuquios como *Notosuchus*, *Uruguaysuchus* y *Araripesuchus buitrraensis*. Toda la superficie de los espleniales es lisa.

Dentición. Se pueden observar al menos cuatro dientes premaxilares todos con la corona perdida del lado derecho. El tercer diente premaxilar es el de mayor tamaño. Hay ocho dientes maxilares, esto lo distingue de los especímenes de *Araripesuchus buitrraensis*, encontrados en la misma zona que este espécimen juvenil, los cuales poseen siete. El tercer diente maxilar es el más grande de todos. Del lado derecho hay cinco dientes implantados que perdieron sus coronas y del lado izquierdo seis, los tres posteriores aún conservan su corona. Estos últimos dientes poseen una ligera compresión lateral, con punta redondeada y no se observan denticulos u ornamentación.

En el dentario hay entre once y doce dientes; del lado izquierdo se observan ocho implantados y del lado derecho hay diez implantados. No es posible distinguir si los posteriores se encuentran en un surco alveolar debido a que la mandíbula se encuentra articulada. El primer diente está dirigido anterolateralmente. Los dientes de la región sinfisial son alargados y cónicos, posteriormente tienen una leve compresión lateral, con corona redondeada y una constricción que divide la raíz de la corona. No poseen denticulos ni ornamentación.

Bulbos olfatorios. Debido a la pérdida de parte del frontal, es posible observar el molde interno de los bulbos olfatorios (Fig. II-7B). Estos bulbos miden anteroposteriormente 0,61cm. En vista dorsal tienen forma de gota, siendo anchos anteriormente y angostándose

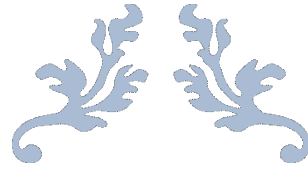
posteriormente. Se encuentran mejor diferenciados entre sí que lo observado en MPCA PV 376 (Ver Capítulo IV).

II-7.2. Comentarios

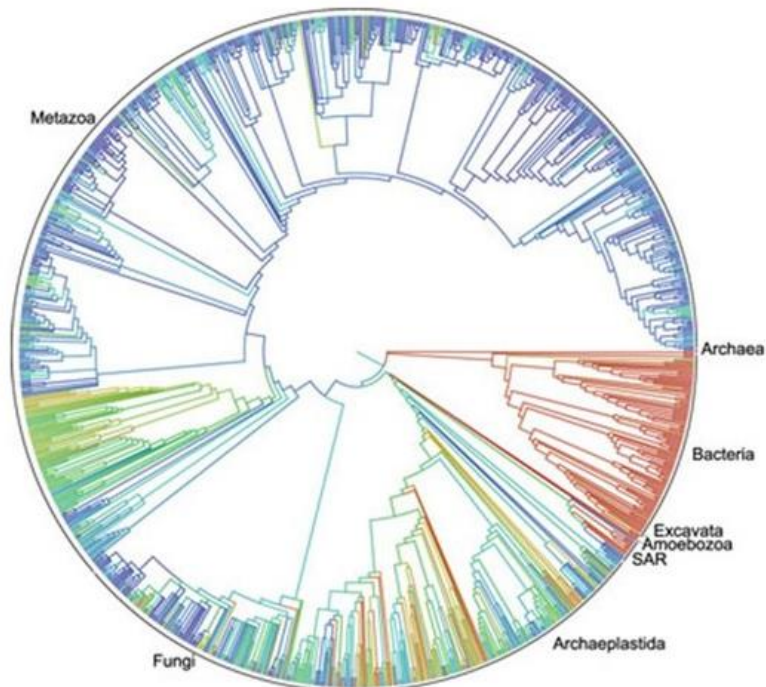
Como se indicó anteriormente, este espécimen es un individuo juvenil. Esto no sólo se observa en su tamaño relativo sino que también hay una serie de características que demuestran su temprana edad: el gran tamaño de las órbitas en relación al resto del cráneo, como sucede en individuos juveniles de especies de cocodrilos actuales; el contorno de la fenestra anteorbitaria el cual es circular, similar al observado en MPCA PV 515, y distinto al contorno marcadamente ovalado presente en especímenes de *Araripesuchus* de mayor tamaño; la fenestra premaxilar-maxilar se encuentra ventralmente abierta, esto también sucede en MPCA PV 515 y podría ser otro carácter juvenil; ausencia del abultamiento del maxilar al nivel del tercer diente maxilar, el cual está presente en individuos de mayor tamaño y sea un rasgo que posiblemente se desarrolle a lo largo de la vida del animal aunque no es muy notable en *Araripesuchus* n. sp.; el maxilar no se encuentra sobrepuesto al yugal, como ocurre en especímenes de estadios más avanzados; por último la falta de ornamentación en huesos del cráneo que normalmente se encuentran ornamentados en individuos adultos, como por ejemplo, el maxilar, el prefrontal y el frontal.

Debido a su temprana edad no es posible asignar este espécimen a una especie en particular, sin embargo, existen algunos caracteres similares a los presentes en *A. buitrraensis*. Como sucede en *A. buitrraensis*, y distinto a otras especies del género, el prefrontal toca en su extremo anterior el maxilar. Otra similitud con *A. buitrraensis* y que difiere de otros uruguaysúquidos, es que el lagrimal, en vista dorsal, no sobrepasa la porción anterior del prefrontal. Los prefrontales impiden el contacto entre nasal y lagrimal como en otros uruguaysúquidos excepto *A. gomesii* y *A. patagonicus*. El septo coanal, tiene forma de “T” en corte transversal y presenta un surco poco profundo, esto se observa en *A. buitrraensis* y *Uruguaysuchus*. Al igual que en *A. buitrraensis* los pterigoides parecen presentar recesos neumáticos y la forma del palpebral anterior es similar y única entre los uruguaysúquidos. El esplenial posee la pequeña protuberancia presente en otros notosuquios

como *Notosuchus*, *Uruguaysuchus* y *A. buitreiraensis*. No obstante, presenta diferencias con *A. buitreiraensis*, como la sutura entre el dentario y el esplenial en vista dorsal, la cual es en forma de “V” en MPCA PV 259 y en forma de “U” en *A. buitreiraensis* y el número de dientes maxilares, los cuales son siete en *A. buitreiraensis* y ocho en MPCA PV 259.



CAPÍTULO III: Análisis filogenético



CAPÍTULO III: Análisis filogenético

III-1. Introducción y metodología

Todos los seres vivos que conocemos en el planeta son el resultado de un proceso evolutivo. La filogenia, o historia evolutiva de los organismos, puede ser interpretada y representada en lo que se conoce como árboles filogenéticos, donde se observan las relaciones de parentesco entre los diferentes organismos. Estas hipótesis filogenéticas son hipótesis de ancestralidad común, y dos linajes están más relacionados entre sí cuando comparten un ancestro en común. La sistemática filogenética es la rama de la biología que estudia estas relaciones entre los organismos y propone agrupaciones jerárquicas para clasificarlos. Hennig en 1966 explicó que sólo los caracteres derivados compartidos nos pueden brindar información acerca de su ancestría común y por lo tanto de la filogenia. El método que agrupa organismos en base a este supuesto se llama cladística y las relaciones son presentadas en un árbol llamado cladograma. La cladística opera bajo el principio de parsimonia, en el cual la mejor hipótesis (más óptima) es aquella que requiere menos supuestos o pasos para agrupar un conjunto de organismos, es decir, que tiene menos cantidad de homoplasias (características similares en dos especies debido a evolución independiente). Los organismos o conjunto de organismos quedan agrupados entonces según un conjunto de caracteres compartidos por ancestralidad común o sinapomorfias (Lipscomb, 1998; Kitching *et al.*, 1998; Lemey *et al.*, 2009).

De esta manera, como ya se planteó en el objetivo 5 presentado en el Capítulo I, para poder comprender las relaciones de parentesco entre los representantes de los uruguaysúquidos se realizó un análisis filogenético. Como base se utilizó la matriz morfológica de Martinelli *et al.* (2018), que consta de 440 caracteres y 113 taxones, la cual constituye una versión actualizada de la usada por: Fiorelli *et al.* (2016), Pol *et al.* (2012, 2014) y otros autores previos (Clark, 1994; Ortega *et al.*, 2000; Pol y Apesteguía, 2005; Pol,

2003; Turner y Sertich, 2010; De Andrade *et al.*, 2011; Leardi *et al.*, 2015a; Leardi *et al.*, 2015b). Los caracteres originales escoreados para las especies *Araripesuchus buitreiraensis*, *A. gomesii*, *A. patagonicus*, *A. tsangatsangana*, *A. wegneri*, *Anatosuchus minor* y *Uruguaysuchus aznarezi* fueron revisados en la matriz, y se realizaron algunas modificaciones en la misma: *A. buitreiraensis*, en los estados de caracteres 32 (0), 57 (0), 62 (1), 64 (0), 77 (1), 126 (0), 159 (1), 171 (0), 207 (0), 243 (0), 244 (0), 289 (0), 290 (0); *A. gomesii*, en los estados de caracteres 127 (1), 242 (0), 288 (0), 364 (0); *A. patagonicus* en los estados de caracteres 12 (0); 17 (1), 23 (2), 184 (1); *A. tsangatsangana* en el estado de carácter 184 (1); *A. wegneri* 184 (1); *Anatosuchus minor* 184 (?) y *U. aznarezi* en los estados de caracteres 65 (1/2/3), 106 (0/1), 154 (1), 235 (0), 278 (0), 279(0), 293 (0), 364 (0), (ver Tomo 2). A esta matriz se le agregaron los especímenes estudiados como terminales por separado y las “quimeras” *A. buitreiraensis* (que incluye al holotipo, MPCA PV 242, 243, 515, 513, 538, 610 y 614) y *Araripesuchus* n. sp. (que incluye a MPCA PV 236, 376 y 545). Cabe aclarar que *Araripesuchus rattoides* no fue considerado en la matriz morfológica ya que se trata de un espécimen con muy poca información anatómica (solo representado por un dentario).

Los análisis filogenéticos fueron realizados usando el software TNT 1.5 (Goloboff, Farris y Nixon, 2008; Goloboff y Catalano, 2016) usando parsimonia de pesos implicados. Los caracteres aditivos (=ordenados) usados en otros análisis con esta matriz fueron mantenidos y estos son: carácter 1, 3, 6, 10, 23, 37, 43, 44, 45, 49, 65, 67, 69, 71, 73, 77, 79, 86, 90, 91, 96, 97, 105, 116, 126, 140, 142, 143, 149, 167, 182, 187, 193, 197, 226, 228, 279, 339, 356, 357, 364, 368 y 401. El análisis se efectuó utilizando la búsqueda por Nuevas Tecnologías hasta alcanzar los 50hits de un largo mínimo. Se usaron dos algoritmos: el parámetro de “sectorial search” (con RSS y CSS habilitados) y el “tree fusing” (con “three rounds”, “swap after exchanging”, “start from best tree” y “use fusing to multiply optimal trees” habilitados). En el análisis general se habilitó: “driven search”, “replace existing trees” y “auto-constrain”, con “random seed” seteado en 1. Los árboles más parsimoniosos (AMPs) fueron sujetos a una ronda de intercambio de ramas de TBR antes de calcular el consenso estricto.

Se realizaron varios análisis cladísticos (utilizando el software TNT y los algoritmos mencionados más adelante). En el primer análisis se consideraron todos los individuos como

taxones terminales. A partir de los resultados obtenidos (ver más adelante), se realizó un segundo análisis considerando las “quimeras”: *A. buitrraensis* y *Araripesuchus* n. sp. Las sinapomorfías recuperadas en cada uno de los nodos de *A. buitrraensis* y *Araripesuchus* n. sp. en el segundo análisis fueron incluidas como autapomorfías en las combinaciones de estados de caracteres de la diagnosis. En una primera corrida se consideraron todos los taxones publicados en la matriz original, pero esto generó una politomía en los uruguaysúquidos y otros grupos (ver Fig. III-1.1). Por esta razón se realizó un PCR (Positional Congruence Reduced, Pol y Escapa, 2009) que mostró que ciertos taxones saltaban en su posición en los diferentes árboles. Los taxones en conflicto fueron: *Orthosuchus*, *Edentosuchus*, *Candidodon*, *Chimaerasuchus*, *Coringasuchus*, *Morrinhosuchus*, *Pehuenchesuchus*, *Pabhweshi*, *Stolokrosuchus*, *Borealosuchus*, *Asiatosuchus*, *Microsuchus* y *Neuquensuchus*. Luego de desactivar estos taxones, se realizó un segundo análisis y los uruguausúquidos se recuperaron como un grupo monofilético (ver Fig. III-1.2). El soporte de los nodos fue calculado con Jackknife y Bremer (basado en frecuencias absolutas) y se muestran en las Fig. III-1.3 y 4 respectivamente. Las interpretaciones de las relaciones filogenéticas presentadas en este Capítulo se basan en los árboles de consenso estricto y reducido, con el objetivo de reportar sólo aquellas relaciones que son soportadas sin ambigüedad.

III-2. Análisis a nivel de especie de *A. buitrraensis* y *Araripesuchus* n. sp.

A partir del estudio de revisión sistemática y taxonomía alfa presentado en el Capítulo II, los especímenes MPCA PV 242, 243, 515, 513, 538, 610 y 614 y MPCA PV 236, 376 y 545 fueron asignados a *A. buitrraensis* y a *Araripesuchus* n. sp. respectivamente. Para testear esta asignación y, como fue mencionado anteriormente, complementariamente se realizó un análisis filogenético considerando a todos estos especímenes como terminales independientes. Un primer análisis de la matriz dio 260 AMPs de 1750 pasos, con varios grupos polifiléticos. Se realizó un PCR para reconocer los taxones en conflicto entre los grupos, siendo estos: *Candidodon*, *Chimaerasuchus*, *Coringasuchus*, *Morrinhosuchus*, *Pehuenchesuchus*, *Pabhweshi*, *Stolokrosuchus*, *Borealosuchus*, *Asiatosuchus*, *Microsuchus*

y *Neuquensuchus*. Luego de desactivar estos taxones se realizó un nuevo análisis resultando 96 AMPs de 1666 pasos. Los especímenes MPCA PV 242, 243, 515, 513, 538, 610 y 614 se agruparon con *A. buitreiraensis* y los especímenes MPCA PV 236, 376 y 545 se agruparon con *Araripesuchus* n. sp. (ver consenso estricto reducido Fig. III-2.1). De esta manera se corroboró la hipótesis de taxonomía alfa propuesta en el Capítulo II (ver Discusión al final del capítulo).

III-3. Afinidades de *A. buitreiraensis* y *Araripesuchus* n. sp.

A continuación, se presentan y analizan los resultados del análisis filogenético realizado en esta Tesis Doctoral, para testear las relaciones y afinidades de *A. buitreiraensis* y *Araripesuchus* n. sp. El análisis de la matriz dio 169 AMPs de 1630 pasos, con un índice de consistencia (CI) de 0.24 y un índice de retención (RI) de 0.66. Uruguaysuchidae se recupera como monofilético con unos valores de soporte moderados (Bremer = 3, Jackknife = 37) y ubicado en la base de los Notosuchia como un clado hermano de los Peirosauridae (ver Fig. III-1.3 y 4 para los soportes de los nodos).

Las autapomorfias que se recuperaron para *A. buitreiraensis* y *Araripesuchus* n. sp. fueron consideradas como parte de las diagnós de las mismas. De esta manera, la diagnós de *A. buitreiraensis* fue enmendada (ver Capítulo II).

Araripesuchus buitreiraensis queda definido no ambiguamente por: sutura parietal-postorbital ausente de la superficie dorsal del techo craneano, pero presente en la fosa supratemporal (23: 1-0); superficie ventral del basiesfenoides ancha y similar o más larga que el largo del basioccipital (55: 0-1); intervención del esplenial en la sínfisis en vista ventral: interviene levemente en la sínfisis formando un 20% de su largo (77: 2-1); maxilar con siete dientes (108: 0-1); forma de “U” del dentario en la sínfisis en vista ventral, curvándose anteriormente de manera suave (154: 0-1); porción del yugal en la barra postorbital anteriormente continuo pero posteriormente incrustado (167: 2-1); Superficie lateral de los dentarios bajo el margen alveolar, en las regiones medias y posteriores de la hilera dentaria plana orientada lateralmente o laterodorsalmente pero dividida por una cresta del resto de la superficie lateral de los dentarios (193: 0-1); orientación ventrolateral del

cuerpo del cuadrado distal al contacto otoccipital-cuadrado en vista posterior (212: 0-1); superficie ventral de los pterigoideos en el origen de los flancos pterigoideos con una fosa paracoanal localizada lateral o posterolateralmente a la abertura coanal, un área deprimida que perfora los flancos pterigoideos en algunos taxa (293: 0-1); depresión redondeada en la superficie dorsal del arco neural en las vértebras anteriores a medias, localizada entre la base de la espina neural y el proceso postzigapofiseal (302: 1-0); extensión anterior del receso ótico restringido al escamoso (356: 2-0); cresta sagital en la mitad ventral de la superficie posterior del basioccipital ausente o pobremente desarrollada (360: 1-0); longitud y ancho relativo del proceso anterior (caras paralelas) de la sínfisis dentaria alargada siendo aproximadamente dos veces más larga que ancha (364: 0-1); y quilla ventral en la superficie ventral de las vértebras cervicales ausente o débil no llegando al margen posterior del centro (434: 1-0).

Araripesuchus n. sp. queda definido no ambiguamente por las siguientes autapomorfias: proporciones del rostro oreinorostral angosta (3: 1-0); bordes laterales del nasal a lo largo de la sutura con el maxilar casi paralelos (128: 1-0); longitud y ancho relativo del proceso anterior (caras paralelas) de la sínfisis dentaria alargada siendo aproximadamente dos veces más larga que ancha (364: 0-1), y forma de los espleniales en la sínfisis en vista dorsal en “V” (440: 1-0).

Los uruguaysúquidos quedan reunidos como grupo monofilético, dentro de los Notosuchia, y con los Peirosauridae como grupo hermano. El nodo que reúne a los peirosáuridos con los uruguaysúquidos está soportado no ambiguamente por los siguientes estados de carácter: nasal sin contacto con el lagrimal (11: 0-1); basiesfenoides no expuesto en la superficie ventral por los flancos pterigoideos que se extienden posteriormente por encima del nivel de la sutura basioccipital-basiesfenoides (56: 0-1); borde ventral del maxilar en su vista lateral sinusoidal (183: 0-1); proceso posterior de las costillas cervicales con una espina proyectada posterodorsalmente en la unión con los procesos tuberculares (273: 0-1); extensión del proceso anterior del cuadradoyugal de largo (menos de la mitad del largo de la barra temporal inferior) a moderado (un tercio de la barra temporal inferior) (295: 0-1); receso ventral de la faceta del coracoides profundo, fuertemente cóncavo en vista lateral, sobresaliendo como una proyección ventral grande de la faceta glenoidea (307: 0-1); margen anterior de la faceta tibial del astrágalo formando un puente bajo que es medialmente

separado por una muesca de la región en forma de bola para la articulación de los metatarsales I-II, no cerrando la esquina proximomedial del hueco anterior (338: 0-1); Superficie articular para el tarsal 3 distal del astrágalo proximalmente incrustado creando una separación clara entre la faceta planar y la superficie distal de la articulación en forma de bola para los metatarsales I-II, y dejando una muesca distal a lo largo de los márgenes del hueco astragalar anterior (340: 0-1); vértebra D3 en la cual la parapófisis está en contacto con la sutura neurocentral (437: 0-1). También está ambiguamente soportado por: superficie articular del tarsal distal 3 en el astrágalo insertado proximalmente, creando una separación limpia entre la faceta plana y la superficie distal de la articulación como bola de los metatarsales I-II y dejando una muesca a lo largo de los márgenes del hueco anterior astragalar (340: 0-1).

El nodo que reúne a todos los uruguaysúquidos está soportado no ambiguamente por los siguientes estados de carácter: dirección ventral del eje mayor del cuadrado (149: 0-1); posición del primer diente maxilar grande: tercer alvéolo (184: 0-1); desarrollo del cuerpo distal del cuadrado ventral al contacto otoccipital-cuadrado incipiente (197: 0-1); presencia de crestas pares localizadas medialmente a la superficie ventral del basiesfenoides (209: 0-1) y presencia de forámenes neurovasculares grandes individuales o pares en la superficie lateral del premaxilar en su esquina posterolateral (400: 0-1).

A diferencia de otras filogenias (ej., Pol *et al.*, 2014; Fernández Dumont *et al.*, 2020) *A. tsangatsangana* no se recupera como un Uruguaysuchidae basal, y sí *A. wegneri*, el cual resulta taxón hermano del grupo que reúne a *Anatosuchus* con el resto de los uruguaysúquidos (con *A. tsangatsangana* como grupo hermano de los uruguaysúquidos sudamericanos). Este último grupo está soportado no ambiguamente por los siguientes estados de caracteres: porción del yugal en la barra posorbital: con la superficie lateral del yugal (167: 1-0) y orientación ventral del cuerpo distal del cuadrado al contacto otoccipital-cuadrado en vista posterior (212:1-0).

El clado que reúne a *A. tsangatsangana* y al grupo sudamericano está soportado no ambiguamente por las siguientes sinapomorfias: basiesfenoides: expuesto en la superficie ventral de la caja craneana (56: 1-0) y surco coanal: completamente septado, con un septo a la altura de los márgenes laterales de la coana a lo largo de toda su extensión (69: 1-2).

El clado sudamericano presenta a *A. buitreaensis* como taxón basal y hermano del resto de las especies sudamericanas, este clado está soportado por: barra del septo coanal con

forma de “T” expandido ventralmente (191: 0-1); superficie ventral del septo coanal marcada por un surco profundo (271: 0-1), y forma de los espleniales en la sínfisis en vista dorsal: contactando entre sí transversalmente, formando un proceso anterior ancho (440: 0-1).

El clado que une a *A. gomesii* y a *Araripesuchus* n. sp. + *A. patagonicus* + *Uruguaysuchus aznarezi* está soportado no ambiguamente por los siguientes estados-carácter: nasal en contacto con el lagrimal (11: 1-0); barra entre las órbitas y la fosa supratemporal angosta con ornamentación restringida a la superficie anterior (31: 0-1); cuatro dientes premaxilares (106: 0-1); superficie dorsal de la sínfisis mandibular fuertemente cóncava y angosta, como un surco (189: 0-1), y superficie ventral aplanada del septo de las narinas internas estrechándose anteriormente (225: 2-1).

El grupo de *Araripesuchus* n. sp. con *A. patagonicus* + *Uruguaysuchus* está soportado no ambiguamente por los siguientes estados de carácter: contorno lateral del hocico en vista dorsal: recto (178: 1-0), y borde ventral del maxilar en su vista lateral: recto o convexo (183: 1-0).

Por último, el clado *A. patagonicus* + *U. aznarezi* está soportado no ambiguamente por: porción del yugal en la barra postorbital: anteriormente continuo, pero posteriormente incrustado (167: 2-1) y superficie lateral de los dentarios bajo el margen alveolar, en las regiones medias y posteriores de la hilera dentaria: plana orientada lateralmente o laterodorsalmente pero dividida por una cresta del resto de la superficie lateral de los dentarios (193: 0-1).

III-4. Discusión

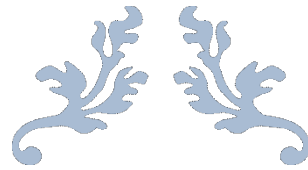
Como fue mencionado anteriormente y luego de los análisis realizados, se corrobora la hipótesis de taxonomía alfa propuesta en el Capítulo II. De esta manera se reconocen para el Área Paleontológica de La Buitrera al menos dos especies de *Araripesuchus* (*A. buitreaensis* y *Araripesuchus* n. sp.) representadas por varios especímenes que preservan cráneo y postcráneo, y que presentan distintos tamaños corporales (ver Capítulo IV). Ambas especies se recuperan dentro del nodo sudamericano de los Uruguaysuchidae aunque con un soporte bajo (Bremer= 1, Jackknife=3).

Al analizar la matriz con y sin los taxones conflictivos, los Uruguaysuchidae se recuperan como monofiléticos. En el consenso estricto del primer análisis (con taxones conflictivos, Fig. III-1.1) las relaciones entre las especies de uruguaysúquidos se volvieron inestables resultando en una politomía interna. Esto pudo deberse a la incertidumbre que generan *Orthosuchus*, *Edentosuchus*, *Candidodon*, *Chimaerasuchus*, *Coringasuchus*, *Morrinhosuchus*, *Pehuenchesuchus*, *Pabhweshi*, *Stolokrosuchus*, *Borealosuchus*, *Asiatosuchus*, *Microsuchus* y *Neuquensuchus*. Probablemente la cantidad y la calidad de información morfológica preservada en estas especies y, relevante para la clasificación sistemática de este grupo, es parcial (Donoghue *et al.*, 1989). Al desactivar estos taxones “problemáticos” del análisis, las relaciones internas de los uruguaysúquidos se resuelven (Fig. III-1.2). De esta manera los uruguaysúquidos, incluida la nueva especie de La Buitrera son recuperados como monofiléticos. No obstante algunas sinapomorfias que antes justificaban el nodo, no se recuperan como tales, estas son: abertura vascular en la superficie dorsal de la barra postorbital (27:0-1); área de inserción para el *M. pterygoideus* posterior extendido sobre la superficie lateral del angular (76: 0-1); proceso postorbital del yugal posteriormente posicionado (143:1-2); cuadradoyugal no ornamentado (145: 1-0); borde dorsal del dentario recto con una expansión dorsal abrupta, siendo recto posteriormente (150: 0-1); ausencia de cresta posterior en la fosa glenoidea del articular (187: 0-1); al igual que la sinapomorfia ambigua: mitad anterior de los palatinos entre la fenestra suborbital con márgenes laterales paralelos (278: 0). También se agregaron dos nuevas sinapomorfias las cuales son: dirección ventral del eje mayor del cuadrado (149: 0-1) y posición del primer diente maxilar grande: tercer alvéolo (184: 0-1).

Luego del segundo análisis (sin los taxones conflicto), algunas de las autapomorfias de *A. buitrraensis* consideradas previamente (Fernandez Dumont *et al.*, 2020) no se recuperaron como tales: un gran palpebral (65: 3-2); dentario con una concavidad lateral para la recepción de un diente maxilar grande (158: 0-1); ausencia de exposición del supraoccipital en el techo craneano (171: 1-0) y margen posterior de los flancos pterigoideos dorsoventralmente gruesos con espacios neumáticos (198: 0-1), y otras nuevas aparecen justificando la especie: porción del yugal en la barra postorbital anteriormente continuo pero posteriormente incrustado (167: 2-1); superficie lateral de los dentarios bajo el margen alveolar, en las regiones medias y posteriores de la hilera dentaria plana orientada

lateralmente o laterodorsalmente pero dividida por una cresta del resto de la superficie lateral de los dentarios (193: 0-1).

Cabe aclarar que el género *Araripesuchus* incluye a las especies *Anatosuchus minor* y *Uruguaysuchus aznarezi*, esta última formando un clado con *Araripesuchus patagonicus*, por lo cual, coincidiendo con autores previos (ej., Turner, 2006), en esta Tesis Doctoral se propone que *Araripesuchus* no es monofilético y que debe revisarse esta clasificación. Según lo propuesto por el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN), y siguiendo el Principio de prioridad, *Araripesuchus* debería considerarse sinónimo junior de *Uruguaysuchus* y consecuentemente renombrarse todas las especies de *Araripesuchus* y *Anatosuchus minor*.



CAPÍTULO IV:

Variabilidad morfológica y paleobiología de *Araripesuchus*



CAPÍTULO IV: Variabilidad morfológica y paleobiología de *Araripesuchus*

En paleontología de vertebrados, la paleobiología es una disciplina que estudia la forma de vida de los organismos en el pasado, tanto a nivel poblacional y ecológico (ej., interrelaciones de los individuos entre sí y con el ambiente) como a nivel individual (hábitos de vida, dinámica de crecimiento, etc.). Así, la paleobiología se apoya en disciplinas como la paleoneurología, la paleohistología y la anatomía funcional para reconstruir la forma de vida de los individuos en el pasado. Durante las últimas décadas estas disciplinas tuvieron su auge y existen numerosos trabajos relacionados con estas temáticas en vertebrados, particularmente amniotas (ej., Chinsamy y Elzanowski, 2001; Liem *et al.*, 2001; Dufeu, 2011; Padian y Lamm, 2013; Paulina-Carabajal, 2015). No obstante, hay pocos trabajos sobre la paleobiología de los notosuquios en general, y los estudios publicados en esta temática están relacionados con interpretaciones sobre modos de alimentación y hábitos de vida vinculados con la terrestrialidad (ej., Bonaparte, 1991; Vasconcellos *et al.*, 2002; Fiorelli, 2005; Nobre *et al.*, 2008; Novas *et al.*, 2009; Kley *et al.*, 2010; Soto *et al.*, 2011; Fiorelli *et al.*, 2016; Leardi *et al.*, 2018; Barrios, 2021). En Uruguaysuchidae y en especial en las especies de *Araripesuchus*, solo se cuenta con algunas interpretaciones paleobiológicas incluidas dentro de descripciones morfológicas (ver más adelante; Sereno y Larsson, 2009; Soto *et al.*, 2011; Barrios, 2021).

Osteohistología. En lo que respecta a interpretaciones paleobiológicas basadas en osteohistología de formas extintas (paleohistología), el estudio de la microestructura de los huesos en fósiles nos brinda una gran información biológica para la reconstrucción de su historia de vida (Reid, 1996; Starck y Chinsamy, 2002; Sander *et al.*, 2004; Chinsamy-Turan, 2005; Klein *et al.*, 2009; Cerda *et al.*, 2016). La esqueletocronología es un método para estimar la edad y tasas de crecimiento y está basado en contar las marcas de crecimiento preservadas (LAGs –línea de crecimiento detenido o line of arrested development- y/o annuli) en un corte delgado de un hueso (Curtin *et al.*, 2008; Hugi y Sánchez-Villagra, 2012; Woodward, 2014). Los estudios utilizando esqueletocronología en diversos taxones han mostrado que los LAGs son depositados de manera cíclica en períodos anuales (Castanet,

1994; Hugi y Sánchez-Villagra 2012; Smirina 1994). Se ha sugerido que la depositación de las marcas de crecimiento en el tejido cortical de los huesos largos en reptiles está directamente relacionada con las variaciones ambientales, por su condición de ectotermos (Snover y Hohn, 2004). Sin embargo, los reptiles que viven bajo condiciones ambientales constantes también depositan marcas de crecimiento periódicamente (Castanet *et al.*, 1993) y, de la misma forma, los mamíferos endotermos muestran una variación por estación en las tasas de crecimiento esquelético (Castanet, 2006). Se sugiere entonces que los LAGs son depositados por condiciones intrínsecas al organismo (basadas en la genética), sincronizadas y reforzadas por variaciones ambientales (Patnaik y Behera, 1981; Castanet *et al.*, 1993; Guarino *et al.*, 1998; Chen y Lue, 2002).

El análisis paleohistológico permite inferir entonces, la tasa y dinámica de crecimiento de taxones extintos. Estableciendo una relación entre la organización de la microestructura de los huesos y la tasa de osteogénesis (“Regla de Amprino”, Castanet *et al.*, 2000) un bajo grado de organización de las fibras de colágeno del tejido del hueso refleja altas tasas de osteogénesis, las cuales están directamente relacionadas a un incremento en la tasa de crecimiento del individuo (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990; Castanet *et al.*, 2000). Mientras un hueso lamelar o de fibras paralelas está asociado con depositación lenta, el hueso entretejido y el fibrolamelar están asociados con un crecimiento rápido. Aunque este tipo de tejido puede ser encontrado en diferentes huesos como osteodermos y huesos largos, en este Capítulo se describe la osteohistología con base en el estilopodio (húmero y fémur) de especímenes de *Araripesuchus* aquí estudiados.

La información publicada sobre estudios en osteohistología y dinámica de crecimiento de pseudosquios se ha incrementado en estos últimos años (Botha-Brink y Smith, 2011; Werning, 2013; Cubo *et al.*, 2020). En general se reporta la presencia de hueso fibrolamelar en muchos linajes, aunque este tipo de tejido son inusuales en cocodrilos vivientes (de Ricqlès *et al.*, 2003; 2008; Padian *et al.*, 2004; Nesbitt *et al.*, 2009; Werning e Irmis, 2010; Botha-Brink y Smith, 2011; Woodward *et al.*, 2014; Cubo *et al.*, 2017; Andrade *et al.*, 2018). De acuerdo a la información publicada se propone que tejidos de crecimiento rápido como el entretejido o el fibrolamelar pudieron haber aparecido temprano en la evolución de los arcosaurios (Botha-Brink y Smith, 2011; Cubo y Jalil, 2019; Cubo *et*

al., 2020). En arcosauriformes no Archosauria, el hueso fibrolamelar (o al menos un tejido de crecimiento rápido similar), está presente en diferentes estadios ontogenéticos de varios taxones (como *Euparkeria capensis* Broom, 1913; de Ricqlès *et al.*, 2003, 2008; Botha-Brink y Smith, 2011; Legendre *et al.*, 2013; Werning, 2013; Cubo y Jalil, 2019). Una especie de tejido fibrolamelar o fibrolamelar bien vascularizado fue reportado en proterochámpsidos y otros proterosúquidos (de Ricqlès *et al.*, 2008; Garcia Marsà *et al.*, 2020). En el proterosúquido *Proterosuchus fergusi* Broom, 1903, este tipo de tejido fue reportado, aunque con dudas, en estadios tempranos de algunos especímenes (Botha-Brink y Smith, 2011). En eritrosúquidos, como *Erythrosuchus africanus* Broom, 1905, fue encontrado ampliamente distribuido a lo largo de toda la corteza de costillas, tibia, fibula, radio y metatarsales de especímenes adultos y subadultos (Botha-Brink y Smith, 2011; de Ricqlès *et al.*, 2008). Entre los pseudosuquios, el tejido fibrolamelar o entretejido fue observado en estadios tempranos de fitosaurios (*Rutiodon* Emmons, 1856), aetosaurios (*Stagonolepis* Agassiz, 1844; *Desmatosuchus* Case, 1920; Cope, 1875) y ornitosúquidos (de Ricqlès *et al.*, 2003; Werning, 2013). El tejido entretejido también fue reportado en estadios tempranos de crecimiento de Loricata (*Luperosuchus fractus* Romer, 1971; Ricqlès, 2008). Estos resultados indican que en pseudosuquios no Crocodylomorfos, la dinámica de crecimiento está caracterizada por tasas de crecimiento altas en estadios ontogenéticos tempranos, con una disminución del crecimiento en estadios más avanzados. En Crocodylomorfos basales, como *Hesperosuchus* Colbert, 1952, fue observado un tejido de crecimiento lento, como el de fibras paralelas (de Ricqlès *et al.*, 2008). Un patrón similar fue observado en cocodrilos vivientes (Lee, 2004; Klein *et al.*, 2009; Schweitzer, 2007) y en Thalattosuchia (Hua y Buffrénil, 1996). Tejido fibrolamelar y de fibras paralelas fue encontrado en otros crocodylomorfos como *Terrestrisuchus* Crush, 1984 y *Gracilisuchus* Romer, 1972 (de Ricqlès *et al.*, 2003; Padian *et al.*, 2004; Lecuona *et al.*, 2019) mostrando que la diversidad de patrones en los tejidos del hueso es mayor a la esperada.

Entre los Mesoeucrocodylia, la información sobre la histología de los huesos largos está enfocada en neosuquios dirosáuridos y eusuquios como *Susisuchus anatoceps* Salisbury *et al.*, 2003; *Leidyosuchus* Lambe, 1907; *Alligator mississippiensis* Daudin, 1801; *Crocodylus* Laurenti, 1768; *Gavialis gangeticus* Gmelin, 1789; *Caiman* Spix, 1825 (Peabody, 1961; Wink, 1987; Castanet, 1994; Lee, 2004; Schweitzer, 2007; Tumarkin-

Deratzian, 2007; Klein *et al.*, 2009; Garcia, 2011; Woodward *et al.*, 2011; 2014; Werning, 2013; Andrade y Sayao, 2014; Andrade *et al.*, 2015; 2018; Sayao *et al.*, 2016; Sena *et al.*, 2018). La presencia de tejido fibrolamelar fue reportada en Crocodylia, sin embargo, estudios osteohistológicos en cocodrilos actuales muestran una preponderancia del patrón de crecimiento lento (Enlow, 1969; Chabreck y Joanen, 1979; Horner *et al.*, 2001; de Ricqlès *et al.*, 2003; Padian *et al.*, 2004; Tumarkin-Deratzian, 2007; Garcia, 2011; Werning, 2013; Company y Pereda-Suberbiola, 2017; Andrade *et al.*, 2018).

En contraposición, la información sobre la osteohistología de los notosuquios es limitada y existen pocos estudios en algunas especies (Hill, 2010; Buffrénil *et al.*, 2015; Cubo *et al.*, 2017; Sena *et al.*, 2018; Fernández Dumont *et al.*, 2021). Las inferencias sobre tasas metabólicas en formas extintas se pueden realizar con base en la microestructura de los huesos considerando parámetros osteológicos cuantitativos y cualitativos, como secciones de osteonas, tamaños de las células, entre otros (Cubo *et al.*, 2020; Legendre *et al.*, 2020). Recientemente, Cubo *et al.* (2020) publicaron un análisis cuantitativo de la microestructura del hueso de varios notosuquios, para responder a preguntas sobre su metabolismo y termorregulación. Los autores concluyen que, como los neosuquios vivientes, los notosuquios fueron ectotermos y dado que los arcosaurios tempranos fueron probablemente endotermos (Seymour *et al.*, 2004; Farmer y Sanders, 2010; Legendre *et al.*, 2016), proponen que la ectotermia fue adquirida secundariamente en el nodo Notosuchia-Neosuchia. No obstante, las interpretaciones acerca de la presencia de endotermia en reptiles extintos, inferidas solamente a partir de la organización microestructural ósea han sido discutidas recientemente (Legendre y Davesne, 2020). Los notosuquios son un grupo intrigante debido a que son cocodrilos mayormente terrestres con diferentes estilos de vida a los cocodrilos actuales, y esto se refleja en su particular anatomía (Pol, 2005; Turner, 2006; Leardi *et al.*, 2015), lamentablemente sólo existe información osteohistológica de *Iberosuchus macrodon* (Cubo *et al.*, 2017) y *Pepesuchus deiseae* (Sena *et al.*, 2018). Recientemente parte de los resultados obtenidos en esta Tesis Doctoral acerca de la osteohistología de *Araripesuchus* fueron publicados por Fernández Dumont *et al.* (2021).

Paleoneurología. La paleoneurología estudia principalmente el sistema nervioso craneal y órganos asociados (ej., órganos de los sentidos) de los organismos fósiles (ej., Hopson, 1979).

Este estudio se realiza de manera indirecta debido a que los tejidos blandos se pierden post-mortem y en general no se preservan en el registro fósil. La evidencia se obtiene a partir del estudio de los correlatos óseos vinculados a las estructuras blandas del sistema nervioso (ej., encéfalo, órganos de los sentidos y nervios; Hopson, 1979). De esta manera la neuroanatomía craneana de reptiles fósiles se estudia principalmente (y cuando se tiene preservada la estructura) a partir de reconstrucciones del molde de la caja craneana, o “*cranial endocast*”, aunque también se basa en estudios a partir de recesos, canales y surcos que puedan dejar las estructuras blandas que no están contenidas en la caja craneana (ej., forámenes y canales en el dentario y maxilar). Cabe mencionar que, a diferencia de mamíferos y aves, en muchos reptiles no avianos el encéfalo no rellena completamente la cavidad cerebral (Hopson, 1979). Esto es una desventaja ya que la información en relación al encéfalo y sus partes suele ser aproximada. Hay dos tipos de endocast: los naturales, formados cuando el sedimento o matriz rellena la cavidad craneana, litificándose; y los artificiales realizados de forma manual (calcos de látex, siliconas, o yeso) o reconstruidos digitalmente a partir de tomografías computadas (TC) o microtomografías (mTC). El uso de TC y mTC es una alternativa no destructiva que se ha estado implementando desde hace muchos años en estudios paleoneurológicos (Paulina-Carabajal, 2015). Los estudios neuroanatómicos detallados vinculando la morfología del encéfalo y órganos de los sentidos de formas extintas con la de formas actuales estrechamente emparentadas (de las que se conoce su biología) nos aportan una novedosa aproximación para reconstruir la forma de vida de los fósiles.

El sistema nervioso es el encargado de vincular al organismo con su medio interno y externo, y de intervenir en gran parte de su metabolismo, reproducción y ciclos de vida. Funciona básicamente a partir de un sistema de estímulos percibidos a través de receptores y respuestas elaboradas, de mayor a menor complejidad. Se divide en Sistema Nervioso Central (SNC) y Sistema Nervioso Periférico (SNP). El SNC es el lugar donde ocurre el proceso de elaboración de respuestas frente al análisis de los datos que llegan a través de los receptores generales y especiales, tanto somáticos como viscerales que constituyen el SNP. Está compuesto por el encéfalo que se ubica dentro del cráneo y la médula que corre a lo largo de la columna vertebral. El SNP es el encargado de conectar y transmitir los estímulos y respuestas desde y hacia el SNC. Está compuesto por nervios que son el conjunto de fibras de neuronas que corren por fuera del SNC y cuyos cuerpos neuronales están generalmente

alojados en ganglios. Estos nervios se dividen en nervios craneales que conectan con el encéfalo, y nervios espinales o raquídeos que conectan con la médula (Liem, *et al.*, 2001).

El encéfalo se encuentra dividido en tres vesículas delimitadas por constricciones: prosencéfalo (o encéfalo anterior), mesencéfalo (o encéfalo medio) y rombencéfalo (o encéfalo posterior, ver Fig. IV.1, Romer, 1956; Hopson, 1979, Kardong, 2007). El prosencéfalo se divide en telencéfalo y diencefalo. El telencéfalo está formado por los hemisferios cerebrales, pares, y se proyecta anteriormente formando los tractos y bulbos olfatorios. El diencefalo se proyecta ventrolateralmente formando los tractos ópticos (que se disponen contralateralmente formando un quiasma) y ventralmente formando la neurohipófisis (porción anterior de la glándula pituitaria o hipófisis) y en muchos grupos también se proyecta dorsalmente formando la epífisis y el órgano pineal. El prosencéfalo se relaciona tempranamente con el sentido del olfato y el gusto. Además, es un importante centro de integración sensorial motor (especialmente en mamíferos), ritmos circadianos y reguladores del sistema nervioso autónomo. El mesencéfalo es indiviso. Se proyecta laterodorsalmente en un par de lóbulos ópticos los cuales están relacionados con estímulos visuales y funciona como un importante centro de integración en gnatostomados no mamíferos. Finalmente, el rombencéfalo se diferencia en un metencéfalo o cerebelo anterior y dorsal y un mielencéfalo o médula oblonga, de estructura similar a la médula espinal terminando a la altura del foramen magno. El rombencéfalo está relacionado con el sentido auditivo, el equilibrio y la homeostasis (Kardong, 2007).

En amniotas los nervios craneales (NC) son doce pares. El NC 0 (terminal) y el I (olfatorio) contactan con los bulbos olfatorios. El tracto óptico, o “NC II” se encuentra por delante de la hipófisis y de los núcleos del NC III (oculomotor); en el límite entre y mesencéfalo y mielencéfalo se encuentran los núcleos del NC IV (troclear) y posterior a éste, en el mielencéfalo, los núcleos de los NC V (trigémino), VI (abducens), VII (facial), el NC VIII (estado-acústico), IX (glossofaríngeo), X (vago), XI (accesorio) y XII (hipogloso); el NC VIII se encuentra relacionado con el oído interno (Schwab, 1979).

En los tetrápodos, el sentido del olfato es muy usado para localizar comida y para comunicación entre individuos de la misma especie (Zelenitsky *et al.*, 2009; 2011). Está integrado por quimiorreceptores que se ubican en parte del epitelio nasal u olfativo y contactan

a través de los bulbos y el tracto olfatorio con núcleos integradores ubicados en el prosencéfalo del SNC, de esta manera, los bulbos olfatorios decodifican la información sensorial del NC I para luego enviarla al cerebro a través del tracto olfatorio (Kardong, 2007). Usualmente lo que se puede reconstruir a partir de los recesos óseos craneales son los bulbos y el tracto olfatorio que se encuentran marcados dorsalmente en el frontal. A partir de su reconstrucción se puede inferir la capacidad o rango de olfacción (Bang y Cobb, 1968; Cobb, 1960; Zelenitsky *et al.*, 2009, 2011). El rango de olfacción es un cociente entre el largo anteroposterior de los bulbos olfatorios y los hemisferios cerebrales multiplicado por 100 (Bang y Cobb, 1968; Cobb, 1960; Zelenitsky *et al.*, 2009, 2011).

Otra estructura sensorial vinculada estrechamente con el SNC que brinda importante información biológica de los organismos es el oído interno. Este se aloja en el laberinto óseo excavado dentro de los huesos perióticos (osificaciones de la cápsula ótica embrionaria cartilaginosa), y está formado por un laberinto membranoso que se divide en una porción vestibular y una lagena (enrollada en una cóclea en mamíferos). A partir de las reconstrucciones del laberinto óseo se puede inferir la anatomía del laberinto membranoso. El oído interno es un órgano sensorial vinculado a la percepción acústica y el equilibrio y compuesto por un conjunto de fibras nerviosas sensoriales (que forman el NC VIII) y tejidos receptores asociados. Los receptores del equilibrio se encuentran en el vestíbulo en porciones discretas denominadas sáculo y utrículo, ámpulas (anterior, lateral y posterior) y canales semicirculares anterior (CSA) posterior (CSP) y lateral (CSL). El CSA y el CSP son verticales, y en general en cocodrilos tienden a formar un ángulo de 90°. La lagena se proyecta a partir del sáculo y la región ventral a la ventana oval, tapizada por el epitelio auditivo. Cuanto más larga y desarrollada es la lagena, mayor es la capacidad de audición de los organismos (Kardong, 2007).

Más adelante se presentarán las descripciones realizadas a partir de reconstrucciones digitales del encéfalo, elaboradas en dos ejemplares de *Araripesuchus buitreaensis*, donde se hará mención a los NC que fueron identificados, además de parte del oído interno de uno de los ejemplares (MPCA PV 243). En cuanto al sistema circulatorio craneal, sólo fue posible reconstruir la arteria carótida cerebral, ya que deja su correlato óseo en el cráneo a través de surcos y forámenes.

En este Capítulo se analizan la paleohistología y paleoneurología de las especies de *Araripesuchus* aquí reconocidas para el Área Paleontológica de La Buitrera (*Araripesuchus buitrraensis* y *Araripesuchus* n. sp.). Finalmente, con base en estos resultados se discuten algunos aspectos de la paleobiología de estas especies relacionados con la ontogenia y variación individual, dinámica de crecimiento y paleoneurología asociada a distintos hábitos de vida.

IV-1. Ontogenia y variación individual

A partir del estudio anatómico comparativo realizado en el Capítulo II se observó la presencia de variación morfológica, principalmente en el cráneo, entre los especímenes registrados en el Área Paleontológica de La Buitrera (Fig. IV-1.1). Estas diferencias macroanatómicas se cualificaron en una serie de caracteres que se enumeran y se discuten a continuación. En relación al tamaño corporal de los distintos especímenes también se observó la presencia de una gran disparidad en la muestra, por lo que se estimó el tamaño corporal para los distintos individuos estudiados (ver ítem Tamaño corporal, en el presente Capítulo). Estas diferencias de tamaños corporales fueron consideradas *a priori* vinculadas con distintos estadios ontogenéticos posteclosionales. No obstante, esta hipótesis fue testeada mediante esqueletocronología (ver ítems Osteohistología y dinámica de crecimiento y Discusión, en el presente Capítulo).

IV-1.1. Caracteres cualitativos variables entre especímenes que podrían corresponder a variación ontogenética o individual

Ornamentación. Hay notables cambios en la ornamentación de los huesos craneales, mayormente en la profundidad de los hoyos y surcos. Los especímenes de mayor tamaño (MPCA PV 242, 243, 513, 610) presentan una ornamentación con mayor densidad y profundidad de hoyos y surcos (Fig. IV-1.1.1A) en contraposición con especímenes de menor tamaño (MPCA PV 515 y 259) que presentan huesos de apariencia menos ornamentada (Fig. IV-1.1.1B). Cabe destacar que, a pesar de ser de tamaños menores, los cráneos de *Araripesuchus* n. sp. (MPCA PV 376 y 545) presentan ornamentación abundante. En

cocodrilos actuales, las dimensiones de los hoyos aumentan durante la ontogenia y parece ser proporcional al tamaño del animal (de Buffrénil, 1982: 157). Si bien *a priori* la diferencia en cuanto a la ornamentación presente en los especímenes de La Buitrera es considerada vinculada probablemente a ontogenia, esta hipótesis es discutida en el presente Capítulo con base en evidencia osteohistológica.

Contorno del hocico. El contorno del hocico también varía entre los diferentes especímenes, siendo más lateromedialmente expandido y convexo en los especímenes con cráneo de mayor tamaño (ej., en MPCA PV 242). En especímenes de menor tamaño, como MPCA PV 515, en cambio, el hocico es más angosto y de contorno más triangular (puntiagudo; Fig. IV-1.1.2). La expansión de la región anterior del hocico en los especímenes de mayor tamaño estaría relacionada al desarrollo de un área abultada en los márgenes laterales del maxilar al nivel del diente caniniforme. El diámetro de este diente (inferido a partir del diámetro del alvéolo cuando el diente no se preserva) es mayor en ejemplares de mayor tamaño, por lo que parecería incrementar durante la ontogenia (ver Discusión en el presente Capítulo).

Diente caniniforme. Este diente está preservado en algunos especímenes de distinto tamaño. Cuando está completo (ej., MPCA PV 515 y MPCA PV 610, Fig. IV-1.1.3) se observa que es alargado dorsoventralmente, excediendo en extensión el margen ventral del dentario cuando la mandíbula está en oclusión. La forma de la corona de este diente varía levemente en la muestra observada: en MPCA PV 515 (de 9cm, aproximadamente) es puntiagudo, casi recto y en MPCA PV 610 (de 13cm, aproximadamente) es más robusto y posteriormente curvado.

Crestas de anclaje muscular. Las crestas para el agarre de los músculos aductores mandibulares se encuentran más desarrolladas en ejemplares de mayor tamaño. De esta manera, en el ejemplar MPCA PV 242 (Fig. IV-1.1.4) las crestas de la superficie ventral del cuadrado (cresta “A” y “B” o *cresta pseudotuberalis*) y la de la superficie lateral del angular, para la inserción del *M. pterygoideus ventralis*, se encuentran bien marcadas. Iordansky (1973) opina que el desarrollo de las crestas del cuadrado en cocodrilos actuales varía ontogenéticamente, siendo más desarrolladas en especímenes adultos y lisa o ausente en juveniles y especímenes pequeños.

Foramen premaxilar-maxilar. El foramen premaxilar-maxilar es alargado con un margen anterior recto y abierto ventralmente en especímenes de menor tamaño como MPCA PV 515 y 259, pero es circular en especímenes mayor tamaño, una condición también encontrada en otros uruguaysúquidos, como en MPCA PV 243 y 610 (aunque en este último caso tiene rota la porción ventral, Fig. IV-1.1.5). La relación del contorno de este foramen con la ontogenia es discutida en el presente Capítulo.

Contacto maxilar-yugal. En el espécimen más pequeño (y probablemente juvenil) MPCA PV 259 el maxilar contacta al yugal, pero sin sobreponerse a éste (Fig. IV-1.1.6). Este ejemplar, no ha podido ser referido a ninguno de los dos taxones reconocidos para La Buitrera por tratarse probablemente de un ejemplar juvenil muy temprano y no preserva sectores diagnósticos como la parte posterior craneana (ver Discusión). En estadios más avanzados el maxilar se sobrepone al yugal en vista lateral a nivel del contacto maxilar-yugal.

Forma de la sutura maxilo-palatina en vista ventral. La forma de esta sutura varía entre especímenes independientemente del tamaño. En MPCA PV 242 y MPCA PV 610 este contacto es cuadrangular y el proceso anterior del palatino es ancho; en MPCA PV 243 y en el holotipo el proceso anterior del palatino tiene forma de corazón y es proporcionalmente más angosto (Fig. IV-1.1.7).

Concavidad del septo coanal. Al igual que la condición anterior, la concavidad del septo coanal varía en la muestra analizada independientemente del tamaño de los especímenes. De esta manera en MPCA PV 242 y el holotipo este septo es menos cóncavo que en MPCA PV 243 (Fig. IV-1.1.8).

Foramen intermandibularis oralis. En la mayoría de los especímenes de La Buitrera estudiados (y al igual que en otros uruguaysúquidos) este foramen abre en la cara medial del esplenial, cerca de la pequeña protuberancia, “peg”, que forma el hueso inmediatamente posterior a la sínfisis. Este foramen es de posición levemente más posterior en MPCA PV 515 (Fig. IV-1.1.9).

IV-1.2. Tamaño corporal

Para analizar y discutir los distintos aspectos tratados en este Capítulo (ontogenia y variación individual, inferencias paleobiológicas basadas en paleohistología y paleoneurología) se estimó el tamaño corporal de los especímenes estudiados. Para esto se consideraron diferentes ecuaciones basadas tanto en medidas craneanas (Farlow et al., 2005; Therrien y Henderson, 2007) como del estilopodio (Scott, 1990; Campione y Evans, 2012), las cuales están ajustadas con base en tetrápodos actuales. Debido a que no todos los ejemplares preservan cráneo y postcráneo, en esta Tesis Doctoral se utilizaron cuatro ecuaciones:

Ecuaciones basadas en medidas del estilopodio.

- Ecuación de Campioni y Evans (2012). En esta ecuación el índice de masa corporal (MC) se estima basándose en la circunferencia del eje medio del estilopodio con una ecuación utilizada en tetrápodos cuadrúpedos y por lo tanto con medidas del húmero y el fémur:

$$\log MC = 2,754 * \log CH + F - 1,097 \text{ (donde C=circunferencia, H=húmero y F=fémur).}$$

Dado que en ningún caso se preservaron ambos estilopodio anterior y posterior, se modificó la ecuación de la siguiente manera:

$$\log MC = 2,754 * \log CH^2 - 1,097 \text{ (si sólo hay húmero)}$$

$$\text{o } \log MC = 2,754 * \log CF^2 - 1,097 \text{ (si sólo hay fémur)}$$

- Ecuación de Scott (1990), en esta ecuación el índice de MC se estima con base en la sección del húmero, en donde:

$$\log MC = 2,4937 * \log DAPH + 0,876; \text{ donde DAPH= diámetro anteroposterior del húmero.}$$

Ecuaciones basadas en medidas del cráneo.

- Ecuación de Therrien y Henderson (2007), en esta ecuación, ajustada con base en dinosaurios, el índice de MC se estima basándose en el largo total del cráneo desde el extremo más anterior del hocico hasta el extremo más posterior de la región occipital:

MC=1,00419*10^(3,6022* logLC +3,4426), donde LC es largo de cráneo medido en metros.

- Ecuación de Farlow *et al.* (2005) en esta ecuación, ajustada con base en cocodrilos actuales (*Alligator mississippiensis*), el índice de MC se estima basándose en el largo total del cráneo desde el extremo más anterior del hocico hasta el extremo más posterior de la región occipital:

log MC= (logLC*3,48)-6,97, donde LC es el largo del cráneo medido en milímetros

Resultados de tamaños corporales. Como se puede observar en la Tabla 3, los valores de tamaños corporales calculados a partir de las cuatro ecuaciones varían. La mayor diferencia entre los valores de MC se observa entre aquellos calculados con la ecuación de Campione y Evans (2012) vs el resto de las ecuaciones. En todos los casos la MC calculada teniendo en cuenta el diámetro del húmero y del fémur dio como resultado valores mayores (con diferencias aproximadas entre 5 y 10 kg) con respecto a los otros valores, calculados para un mismo espécimen. Más aún, estos valores fueron mayores cuando la MC fue calculada con medidas del fémur. Estas diferencias entre valores pueden deberse al hecho de que, debido a que en ningún espécimen se cuenta con ambos, húmero y fémur, el ajuste de la fórmula de Campione y Evans (ej., en ausencia de húmero, considerar el diámetro de fémur x 2), da como resultado valores de MC sobreestimados. En este sentido cabe mencionar que el diámetro del fémur generalmente es mayor al del húmero en cocodrilos. En el caso de los valores de MC calculados según la fórmula de Scott (1990), estos fueron más cercanos a los resultados que contemplan medidas del largo del cráneo (ej., ver valores para MPCA PV 243 en Tabla 3).

El valor de MC mayor fue encontrado para el espécimen de *Araripesuchus buitreaensis* MPCA PV 242, con una MC estimada entre 17kg (ecuación de Campione y Evans, 2012) y de 10-5, 4kg (resto de las ecuaciones). Los valores de MC estimados a partir

de la longitud del cráneo arrojaron los siguientes resultados: que los especímenes de *Araripesuchus buitreaensis* son de mayor tamaño que los de *Araripesuchus* n. sp., presentando un rango de entre 0,98kg a 7,12kg para *Araripesuchus buitreaensis* y 0,45kg a 0,98kg para *Araripesuchus* n. sp. Cabe aclarar que la MC del espécimen de *A. buitreaensis* MPCA PV 513 fue estimado únicamente utilizando valores del estilopodio ya que su cráneo se encuentra muy fragmentado.

IV-2. Osteohistología y dinámica de crecimiento

Con el propósito de determinar estadios ontogenéticos y de interpretar la dinámica de crecimiento de los ejemplares de *Araripesuchus* registrados en el área de La Buitrera, se realizó un estudio osteohistológico. Además de contribuir al conocimiento de la variabilidad osteohistológica presente en los uruguaysúquidos y en los notosuquios en general, en este Capítulo se pretende arrojar una mayor claridad en cuanto a si las diferencias macroanatómicas observadas entre los individuos estudiados se deben a plasticidad fenotípica, dimorfismo sexual u ontogenia (ver Objetivo 4 e Hipótesis 2, en el Capítulo I).

Para esto se analizó un total de cuatro elementos estilopodiales, un fémur y dos húmeros de la especie *Araripesuchus buitreaensis* (MPCA PV 242, 243 y 513) y un húmero de *Araripesuchus* n. sp. (MPCA PV 545), siguiendo el protocolo que se detalla a continuación. De cada hueso fue tomada una muestra (fragmento del hueso cortado transversalmente) de 5mm de espesor aproximadamente. Para evitar roturas de los extremos proximal y/o distal al corte, estos fueron protegidos con masilla. Dado que esta es una técnica muy invasiva, con el objetivo de no perder información anatómica del hueso original, previamente a esto se realizaron moldes de silicona del elemento completo y luego una copia en resina del fragmento extraído, la cual fue agregada al hueso original. Esta tarea fue realizada en el Laboratorio de Preparación Técnica de la FHN por el Técnico Javier Leonardo Pazo. Luego, las muestras fueron embebidas en resina epoxy generando cubos. Estos cubos fueron transversalmente cortados usando una sierra de diamante y luego pulidos con polvo de carburo de silicio. La preparación de las secciones se llevó a cabo en el Laboratorio de Paleohistología del MPCA por la Dra. María Eugenia Pereyra. Los planos de corte se

realizaron en la circunferencia mínima de la diáfisis que es el lugar donde se preserva la mayor información de crecimiento (según Nakajima *et al.*, 2014; Fig. IV-2.1). Desafortunadamente, la circunferencia mínima de la diáfisis en MPCA PV 545 no se preservó, por lo cual, en este caso el corte se hizo lo más cerca posible a esa región (distal a la cresta deltopectoral). Los especímenes fueron preparados usando el procedimiento estándar para huesos sin calcificar (Chinsamy y Raath, 1992; Cerda *et al.* 2020). Los cortes fueron examinados en el INREMI usando microscopio petrográfico (Nikon Optiphot-Pol 255884) con filtros de luz transmitida, luz polarizada (530nm) y lambda 1/4 para aumentar la birrefringencia, usando magnificaciones de 4X, 10X y 20X. Se tomaron imágenes con una cámara digital Smartphone Samsung S6 edge. Los cortes fueron medidos usando ImageJ (Rasband, 2003).

Para estimar la edad mínima de cada individuo se usó el método de esqueletocronología, el cual se basa en la presencia de marcas de crecimiento cíclico en la corteza ósea (“lines of arrested growth” LAGs y/o annuli; Curtin *et al.*, 2008; Hugi y Sánchez-Villagra, 2012; Woodward *et al.*, 2014). Este método asume que cada LAG es anual y por lo tanto cada línea representa un año de vida en el individuo. Los LAGs fueron identificados y contados desde la cavidad perimedular al margen subperiosteal. En algunos casos las marcas no se ven completas en toda la circunferencia ya que fueron reabsorbidas por la expansión medular o fueron alteradas diagenéticamente. Debido a esto, se consideró el máximo número de LAGs observados para estimar la edad y se reconstruyeron cada marca de crecimiento para medir la tasa de crecimiento de cada individuo (Fig. IV-2.2)

Para analizar las tasas de crecimiento se debe tener en cuenta que el crecimiento de un hueso es un proceso dinámico de reabsorción y deposición de tejido, por lo que el centroide de este hueso se mueve a lo largo de su desarrollo. Debido a esto, el centroide fue calculado en base al perímetro de la primera marca de crecimiento observada con la función de perímetro de ImageJ (Rasband, 2003). Este cálculo se realizó dividiendo el área transversal en cuatro secciones, numeradas del 1 al 4 como sigue: 1-anterior, 2-medial, 3-posterior, 4-lateral (Fig. IV-2.2, Tabla 4). La tasa de crecimiento por año y diario entre cada LAG fue medido siguiendo a Woodward *et al.* (2014). Para la medición de la tasa de

crecimiento diario se consideró que un año en el Cretácico Tardío probablemente tenía 370 días (Berry y Barker, 1968).

IV-2.1. Microestructura ósea del estilopodio de *Araripesuchus buitrraensis* y *Araripesuchus* n. sp.

En esta sección se describe brevemente la osteohistología de los especímenes analizados. Los cortes presentan una matriz pseudolamelar/lamelar pobremente vascularizada con una distancia relativa de las marcas de crecimiento que va decreciendo desde el interior hacia la corteza externa (Fig. IV-2.1.1 y 2). La cavidad medular en los húmeros ocupa entre un 26% (en MPCA PV 243) y un 16% (en MPCA PV 513) y en el caso del fémur de MPCA PV 242 ocupa un 24%. Las lagunas de osteocitos tienen en su mayoría aspecto aplanado con canales vasculares orientados longitudinal y radialmente. Se observan cavidades de reabsorción en la corteza media de MPCA PV 242 y en el área anterior de MPCA PV 243. Hay capa circunferencial interna en MPCA PV 242, 243 y 513 y fibras de Sharpey en MPCA PV 242 (área posterior y lateral), 513 y 545 (área media). Asimismo, en la corteza media del fémur de MPCA PV 242 y la corteza externa del húmero de MPCA PV 243 se observó un cambio abrupto de la depositación ósea durante un periodo de tiempo (ver más adelante para discusión sobre su origen), con un tejido similar al entretejido donde las fibras intrínsecas tienen orientación diferente, mayormente desorganizada y hay abundante vascularización e incluso osteonas I. Esto podría estar vinculado a periodos de crecimiento acelerado (ver Discusión).

Como fue mencionado anteriormente se realizó un conteo de LAGs, estos números indicarían la edad mínima que tenía el espécimen antes de su muerte. En MPCA PV 242 no fue posible cuantificar el número de LAGs, debido al patrón estratificado de la matriz; en MPCA PV 243 se contabilizaron 4 LAGs; en MPCA PV 513 entre 12 y 20 y en MPCA PV 545 se reconocieron 15 LAGs.

Cabe aclarar que en ninguno de los especímenes estudiados se reconoció la presencia de un Sistema Fundamental Externo (SFE, Cormack, 1987). En algunos vertebrados con crecimiento asintótico (ej. mamíferos, tortugas, lagartos, y arcosaurios), la madurez somática

o cese del crecimiento, está histológicamente revelado por un tejido lamelar avascular, con un gradual decrecimiento de la distancia entre LAGs en la corteza externa (SFE, Cormack, 1987; Ponton et al., 2004; Klein et al., 2009; Woodward et al., 2011; Andrade y Sayão, 2014).

IV-2.2. Edad y dinámica de crecimiento de las especies de La Buitrera

Con base en el conteo de LAGs se calcularon las tasas de crecimiento anuales para cada uno de los especímenes analizados (ver Tabla 4). Estas arrojaron un máximo crecimiento de 0,284mm al año en MPCA PV 243 y un mínimo de 0,023mm al año en MPCA PV 513, las cuales a su vez resultan bajas comparadas con cocodrilos actuales (ver Discusión). A partir del cálculo de las tasas de crecimiento se reconstruyeron las curvas de crecimiento de cada uno de los individuos (curvas acumuladas), las cuales resultaron ser sigmoidales (Fig. IV-2.2.1A, C y E). Al igual que otros vertebrados, los arcosaurios actuales tienen tasas de crecimiento más altas en los estadios más tempranos de su desarrollo las que decrecen gradualmente a lo largo de su ontogenia (Nagy, 2000; Brown *et al.* 2005). Esta dinámica de crecimiento se observa en los especímenes estudiados de *Araripesuchus*.

Complementariamente, se calculó la variación de las tasas de crecimiento anuales a lo largo de la vida de cada individuo (Fig. IV-2.2.1B, D y F). En general, la presencia de un cambio abrupto en la curva de crecimiento de un individuo es interpretado como el momento aproximado donde éste alcanza la madurez sexual (Waskow y Mateus, 2017). En reptiles, este evento puede ser visualizado por un cambio mayor y abrupto de las tasas de crecimiento las cuales son altas antes de la madurez sexual y bajas y constantes luego de este evento. Cabe destacar que en cocodrilos actuales las hembras y los machos alcanzan la madurez sexual a diferentes edades (ej. *Caiman latirostris* Daudin, 1802, *Alligator mississippiensis*, *Paleosuchus trigonatus*, Magnusson et al., 1989; Magnusson y Lima, 1991; Moulton *et al.*, 1999; Lance, 2003). Los caimanes alcanzan su madurez sexual entre los 9 y 13 años (*Caiman*) y los machos de *Paleosuchus trigonatus* Schneider, 1801 a los 20 aproximadamente (Farias *et al.*, 2013; Grigg y Kirshner, 2015). A partir de los resultados aquí obtenidos se estimó que la edad mínima a la cual *Araripesuchus* habría alcanzado la madurez sexual habría sido entre los 8 (en MPCA PV 545) y los 13 años (MPCA PV 513, Fig. IV-2.2.1D y F).

Con base en la edad mínima y a la madurez sexual calculadas, y para analizar la variación morfológica ontogenética presente en la muestra, se establecieron dos estadios

ontogenéticos aproximados dentro del rango “juvenil-subadulto”. El primer estadio aquí llamado “juvenil”, estaría representado por individuos que no habrían alcanzado la madurez sexual y que en esta muestra comprende especímenes de *Araripesuchus buitrreraensis* con edades que varían entre los 4 y los 13 años aproximadamente (MPCA PV 243). El segundo estadio aquí llamado “subadulto” estaría representado por individuos maduros sexualmente pero que no habrían alcanzado la madurez somática, y que en esta muestra comprende especímenes de *A. buitrreraensis* con edades mínimas de 20 años (MPCA PV 242 y MPCA PV 513) y *Araripesuchus* n. sp. con una edad mínima de 15 años (MPCA PV 545). Como fue mencionado anteriormente, ningún espécimen estudiado presentó un SFE en la corteza externa, por lo tanto, no se consideran somáticamente maduros. Esto está también soportado por la presencia de espacios de reabsorción distribuidos en la corteza interna de MPCA PV 242 y 243, los cuales indican una expansión medular activa al momento de la muerte del animal. Además, al observar los húmeros a través de lupa binocular se vieron una serie de estrías cerca de la epífisis distal; esto podría estar relacionado a la presencia de cartílago, indicando a su vez que ninguno de estos especímenes había terminado aún su crecimiento. A pesar de ello, en MPCA PV 242 y en 513 hay un decrecimiento de la densidad vascular y la distancia entre LAGs en la corteza externa (Fig. IV-2.1.1D y IV-2.1.2D), lo cual se refleja en la meseta de la curva de crecimiento de MPCA PV 513 (Fig. IV-2.2.1D). Esta extremadamente baja tasa de crecimiento al final de la curva podría estar indicando que ambos especímenes estaban cercanos a la madurez somática al momento de su muerte.

En MPCA PV 242 y 243, se observó un patrón inusual de depositación de hueso (Fig. IV-2.1.1E e I). Este patrón es radicalmente diferente al resto de la matriz y se localiza a la misma distancia del centroide en ambos casos. El grosor de este tejido en el húmero de MPCA PV 243 es de alrededor de 0,53mm. Si se considera que este tejido habría sido depositado durante un año y teniendo en cuenta que la cantidad de días por año estimada para el Cretácico es de 370, la depositación de este hueso habría sucedido a un ritmo de 1,4 $\mu\text{m}/\text{día}$. Este valor es similar a las tasas de depositación rápida reportadas para un tejido entretejido (0,4 $\mu\text{m}/\text{día}$ - 5 $\mu\text{m}/\text{día}$; de Ricqès *et al.*, 1991). Cabe mencionar que el tejido fibrolamelar o entretejido está también presente en varios pseudosuquios no crocodyliformes extintos, en neosuquios y en los notosuquios *Pepesuchus deiseae* e *Iberosuchus macrodon* (Tumarkin-Deratzian, 2007; Woodward *et al.*, 2014; Andrade *et al.*, 2018; Cubo *et al.*, 2017;

Sena *et al.*, 2018). Entre los notosuquios se han observado algunas diferencias en los patrones de tejidos de crecimiento rápido. En la metáfisis proximal del fémur de *Iberosuchus macrodon* y en la diáfisis del húmero (MPCA PV 243) y el fémur (MPCA PV 242) de *Araripesuchus buitrreraensis*, este tejido interrumpe la matriz predominante de hueso de fibras paralelas y muestra una predominancia de fibras con arreglo radial (“un tejido radial” siguiendo a Cubo *et al.*, 2017). Por otro lado, la tibia de *Pepesuchus deiseae* exhibe tejido fibrolamelar plexiforme en la corteza interna del hueso seguido de tejido con fibras paralelas en la corteza externa. El tejido fibrolamelar es también característico de otros Crocodylia (Tumarkin-Deratzian, 2007) y las interpretaciones con éste relacionadas serán discutidas en el ítem Discusión en el presente Capítulo.

IV-3. Paleoneurología y agudeza sensorial

Como fue indicado en el Capítulo I, Materiales y Metodologías, se procedió a la reconstrucción digital del molde endocraneano de los especímenes MPCA PV 242 (subadulto) y MPCA PV 243 (juvenil) de *Araripesuchus buitrreraensis* basado en Tografías Computadas (TC). Aquí se presenta una descripción comparada del molde endocraneano del encéfalo de ambos especímenes y del oído interno del único espécimen donde este se preserva (Fig. IV-3.1 y 2, las medidas están expresadas en la Tabla 5). Si bien esta descripción está basada en los moldes en los que se alojaban las estructuras blandas, en algunas partes se hará referencia a estas estructuras blandas en sí a fin de hacer más fluida la lectura. Además, se realizaron comparaciones con moldes naturales de otros ejemplares de *Araripesuchus* (MPCA PV 259 y MPCA PV 376). Como ya se mencionó, el encéfalo de los cocodrilos no ocupa completamente la cavidad endocraneana, a diferencia de lo que sucede en aves, serpientes y mamíferos. Al cambiar la forma general del encéfalo en la ontogenia, se observa que, en juveniles, con una forma en “S”, ocupa casi un 95% del espacio endocraneano y en adultos, con un contorno en general más horizontal, ocupa un 29% (Jirak y Janacek, 2017). De todas formas, el receso del tracto y bulbos olfatorios en el frontal, el laberinto endóseo en la cápsula ótica y el sector posterior de la caja craneana que contiene al encéfalo posterior, son los sectores que más se ajustan a la forma y volumen de los tejidos blandos que alojan, reflejando su forma general y tamaño relativo (Watanabe *et al.*, 2019; Hu *et al.*, 2020).

Como resultado se observa que el molde endocraneano del espécimen MPCA PV 242, el cual corresponde a un individuo subadulto de tamaño grande, preserva gran parte del rombencéfalo junto con el tracto y los bulbos olfatorios del prosencéfalo. El encéfalo es alargado, de unos 77,59mm aproximadamente, con una morfología sigmoidal en vista lateral (Fig. IV-3.1) que presenta un ángulo entre el encéfalo anterior y el medio de 153° y entre el encéfalo medio y el posterior de 162° . Los bulbos olfatorios son conspicuos, ovales y alargados, con su sector más ancho midiendo 10,48mm. Estos bulbos no presentan una marcada separación por un surco medial como sí se observa en otros especímenes de menor tamaño. El tracto olfatorio es corto, midiendo anteroposteriormente 29mm y con un ancho dorsal en su sector medio de casi la mitad del ancho dorsal de los bulbos. La región del prosencéfalo posterior al tracto olfatorio y la región del mesencéfalo (lóbulos ópticos) no pudo ser reconstruida debido a que este espécimen no preserva los lateroesfenoides ni la porción más anterior del basiesfenoides, esta región fue interpretada siguiendo la reconstrucción del holotipo de *A. buitreaensis* disponible en Barrios (2021) para propósitos visuales. El sector correspondiente del metencéfalo se encuentra aplastado por lo cual se ve más plano ventralmente de lo que se observa en otros especímenes (holotipo y MPCA PV 243), el ancho aproximado de esta zona es de 10,07mm. En la porción más ventral de la región cerebelar, anterior a la constricción vestibular, se observa un receso flocular (flóculo) conspicuo de ambos lados. Se reconoce claramente la constricción vestibular correspondiente a la eminencia vestibular de la cápsula óptica, esta zona tiene una morfología triangular en vista dorsal y lateral. Con respecto al oído interno el laberinto endóseo se encuentra mal preservado y no ha podido ser reconstruido para una correcta identificación de las partes. No obstante, se puede inferir que la región vestibular correspondiente a los canales semicirculares sería de 7,9mm de alto y 6,55 mm de ancho, y el ángulo entre el CSA y CSP sería de 91° aproximadamente.

El molde endocraneano del espécimen MPCA PV 243 presenta deformación dorsoventral, pero fue posible reconstruir todas las regiones del encéfalo (anterior, medio y posterior) e inclusive parte del oído interno izquierdo (Fig. IV-3.2). Este material, como ya se mencionó, corresponde a un individuo juvenil de mediano tamaño. El encéfalo en vista lateral, es alargado, de unos 63,64mm aproximadamente, con una morfología sigmoidal en vista lateral. Presenta un ángulo entre el encéfalo anterior y medio de 153° y entre el encéfalo

medio y posterior de 166°. Los bulbos olfatorios son anchos (de unos 9,41mm en su sector medio), desarrollados, ovalados y separados por un surco medio marcado. El tracto olfatorio es relativamente corto, midiendo un largo de 30,12mm, casi el mismo largo que MPCA PV 242, con un ancho en su sector medio de casi la mitad del ancho de los bulbos. En este ejemplar se observa una mayor inclinación ventral de los bulbos y tracto olfatorio que el observado en MPCA PV 242.

Los hemisferios cerebrales no presentan gran desarrollo dorsoventral como el reportado para el holotipo de esta especie (Barrios, 2021), aunque su desarrollo lateral es similar a éste. Estos hemisferios en vista dorsal tienen contorno ovalado y en vista lateral presentan una leve inclinación anteroventral. Ventralmente, se encuentra una alargada y ovalada hipófisis dirigida posteroventralmente, teniendo un largo anteroposterior de casi la mitad del largo de los hemisferios. En el mesencéfalo no se pudieron reconocer con claridad los lóbulos ópticos. Esta parte del encéfalo es corta anteroposteriormente y con un ancho similar al del rombencéfalo. En el rombencéfalo, por delante de la constricción vestibular, se reconoce un flóculo conspicuo. La constricción vestibular tiene una morfología triangular en vista dorsal y lateral. El mielencéfalo por detrás de la región vestibular es corta y lateral a éste se observa el canal para el paso de los nervios de lo que aquí se interpreta como los NC IX, X y XI.

El ejemplar MPCA PV 259, que corresponde posiblemente a uno de los primeros estadios posteclosionales del desarrollo de un *Araripesuchus* sp. conserva el molde natural de los bulbos olfatorios (Fig. IV-3.3). Estas estructuras son más anchas anteriormente y se hacen más angostas posteriormente, teniendo, en vista dorsal una forma general de “gota”. Poseen un largo anteroposterior de 0,52mm y un ancho máximo de 0,4mm. Ambos bulbos olfatorios bien separados en la línea media por un surco medio bien marcado entre ellos, similar a lo observado en el espécimen juvenil MPCA PV 243 y diferente a MPCA PV 242. Sólo se preservó el sector anterior del tracto olfatorio que es levemente más angosto que los bulbos.

En el molde endocraneano de MPCA PV 376, perteneciente al espécimen *Araripesuchus* n. sp. se preserva el molde interno de la caja craneana: hemisferios cerebrales, tracto y bulbos olfatorios (Fig. IV-3.4). Los bulbos tienen un ancho de 0,73mm y un largo

levemente mayor al largo del tracto olfatorio (0,93mm) en su sector medio, son alargados anteroposteriormente y desarrollados, separados en todo su largo por un surco medio marcado. Por detrás, el tracto casi no se angosta, excepto levemente en el medio y tiene un largo anteroposterior de 0,9mm. En vista lateral los bulbos y los hemisferios cerebrales están ubicados a la misma altura. Estos hemisferios en vista dorsal tienen contorno ovalado con un ancho de casi 1,6mm y un largo de 1,1mm.

Con respecto a los NC, estos pudieron ser reconstruidos en parte en el espécimen MPCA PV 243 (Fig. IV-3.2 en amarillo). Si bien el material se encuentra fragmentado internamente a nivel de los canales y recesos que permitirían seguir el recorrido de los nervios, se pudieron reconstruir parte de los mismos. A la altura de los hemisferios cerebrales, en vista ventral se puede observar la salida del “NC” II (quiasma óptico). Lateral a la hipófisis se pudo reconstruir parte del NC V aquí interpretado como parte de la rama V_1 (oftálmica) la cual se puede seguir levemente a la altura del mesencéfalo. Esta rama en *Araripesuchus* y otros notosuchios como *Notosuchus*, corre en su porción proximal en el receso formado por el cuerpo del lateroesfenoides y el puente lateral de este hueso, que en estos taxones es anteroposteriormente ancho. Posterior a esta y ventral y lateral a la región vestibular del oído interno, se observan fragmentariamente lo que aquí se interpreta como parte de la salida del NC VII y de los NC IX, X y XI. De estos últimos también fue posible reconstruir parte de su recorrido hasta el foramen metótico.

En el espécimen MPCA PV 243, aunque no pudo ser observado el recorrido de la rama cerebral de la arteria carótida interna, ésta fue reconstruida en las regiones cercanas al foramen carotídeo en la base del basioccipital y en el sector ventromedial al mielencéfalo (Fig. IV-3.2 en rojo). Según esta reconstrucción, la rama cerebral de la carótida interna luego de entrar a la base del cráneo, se dirige en dirección medial y levemente dorsal hasta casi alcanzar la cavidad endocraneana.

El oído interno izquierdo de MPCA PV 243 fue reconstruido parcialmente. Se pueden observar el CSP casi completo y el CSL y CSA parcialmente preservados. La región vestibular formada por los canales semicirculares es de contorno triangular con un ancho anteroposterior de 7,23mm y el alto dorsoventral de 6,74mm. El CSA presenta mayor altura que el CSP, siendo el CSL y el CSP de tamaños similares. Con respecto al plano sagital, el

CSA forma un ángulo de 61, 43° y el CSP forma un ángulo de 59, 66°. El ángulo formado entre ambos canales es de 102, 7°. La porción vestibular ventral a los canales semicirculares y la lagena no pudo ser reconstruida para este espécimen.

VI-3.1. Agudeza olfativa

Como ya se mencionó anteriormente, la agudeza olfativa se obtiene a partir de la razón olfativa, definida como la dimensión lineal máxima de los bulbos olfatorios y la dimensión lineal máxima de los hemisferios cerebrales no considerando la orientación de estos, por último, esta razón se la multiplica por 100 para obtener un porcentaje (Zelenitsky, 2009; 2011).

$$RO\% = (LBO/LHC) \times 100$$

En este caso se pudo calcular esta razón para dos especímenes únicamente. Para MPCA PV 243 el resultado fue de 81% y para MPCA PV 376, 84%.

IV-4. Discusión

IV-4.1. Variación morfológica intraespecífica

En paleontología de vertebrados, el tamaño corporal de una especie, en general, es utilizado como parámetro para establecer los distintos estadios ontogenéticos de los individuos (ej., juvenil, subadulto, adulto). No obstante, en muchos grupos de tetrápodos ectotermos como en cocodrilos, el tamaño varía individualmente según numerosos factores (ej., disponibilidad de alimento, temperaturas anuales, distribución latitudinal, ver más adelante). Como se indicó en el Capítulo II, existe una diferencia de tamaño entre los especímenes asignados a *Araripesuchus buitreaensis* y *Araripesuchus* n. sp. Esta diferencia de tamaño, fue considerada *a priori* como vinculada con diferentes estadios ontogenéticos presentes en la muestra. No obstante, a partir del estudio osteohistológico realizado en este trabajo de Tesis Doctoral, se observa que especímenes de similar tamaño corporal tienen distintas edades. Esta situación se ve claramente cuando comparamos por ejemplo los individuos MPCA PV 243, de aproximadamente 4 años de edad y MPCA PV 513, de aproximadamente 20 años de edad, ambos de aproximadamente 3-4 kg, (valores calculados usando las ecuaciones de masa corporal con medidas de cráneo y postcráneo). La presencia

de un tejido óseo de depositación rápida en la corteza externa del húmero de MPCA PV 243 concuerda con estos resultados (ver más adelante en la presente Discusión), indicando que este espécimen habría tenido un momento de crecimiento acelerado temprano en su desarrollo, alcanzando tamaños corporales mayores al esperado a esa edad. De este modo se considera que, al igual que en otros reptiles, en los especímenes de *Araripesuchus* estudiados el tamaño no es un indicador directo de la edad sino un atributo que varía individualmente, y debe ser considerado con precaución cuando se pretende inferir el estadio ontogenético de los especímenes. Como fue mencionado más arriba, esto también fue reportado en otros reptiles extintos (ej., *Plateosaurus* von Meyer, 1837; Klein y Sander, 2007) y en muchos reptiles vivientes, tortugas marinas (ej., *Caretta caretta* Linnaeus, 1758; Zug *et al.*, 1986) y cocodrilos (ej., Neill, 1971). Se debe tener en cuenta que, en cualquier estado de crecimiento, el tamaño corporal de los reptiles no avianos, depende de la aptitud de un individuo y de las condiciones ambientales en el cual crece (clima y cantidad de comida disponible, además de la calidad de esta comida) llevando a una alta diversidad de tamaños adultos finales (Klein y Sander, 2007).

En relación a los caracteres que se observaron que varían individualmente (listados más arriba en el ítem IV-1.1), se propone que algunos de ellos variarían en un mismo estadio ontogenético de acuerdo al tamaño corporal y otros estarían relacionados con transformaciones ontogenéticas no vinculadas (*a priori*) al tamaño. De esta manera, dentro de un mismo estadio ontogenético hay caracteres que varían según el tamaño corporal de los especímenes. Entre estos caracteres se encuentran la ornamentación craneana y el desarrollo de las crestas para anclaje de la musculatura aductora mandibular. Por otro lado, entre los caracteres que varían entre los especímenes de distintas edades se encuentran el contorno del hocico, el desarrollo y forma del diente caniniforme y el contorno del foramen premaxilar-maxilar.

En base a los dos estadios ontogenéticos reconocidos en la muestra (juvenil y subadulto, ver ítem IV-2.2) en el individuo juvenil (MPCA PV 243) como en los subadultos (MPCA PV 242, 545 y 513) de tamaño relativo similar, se observan cráneos con una ornamentación marcada. En los especímenes de La Buitrera, el grado de ornamentación y el desarrollo de las crestas de anclaje muscular aumentan con el tamaño corporal, siendo muy

acentuados en el individuo de *Araripesuchus buitreaensis* de mayor tamaño MPCA PV 242 (con un largo total de cráneo de aproximadamente 18cm y una ornamentación con hoyos más profundos y de mayor densidad por hueso, especialmente en el techo craneano) y menos marcados en especímenes de tamaños corporales intermedios de ambas especies (ej., MPCA PV 243, 513, 545, 376, 610 y 614, con largos totales de cráneo de entre 9 a 14 cm aproximadamente). Esta variación en la ornamentación se observa también en otras especies de uruguaysúquidos, como *Araripesuchus patagonicus* (ej., MUCPV 267-270, de entre 7 y 9cm de largo total de cráneo aproximadamente), *Araripesuchus gomesi* (ej., DGM DNPM 423-R y AMNH 24450, de entre 7 y 10cm de largo total de cráneo aproximadamente), *Uruguaysuchus aznarensis* (ej., FC DPV 2320 y el holotipo sin número de colección, de entre 9 y 14cm de largo total de cráneo aproximadamente), *Araripesuchus tsangatsangana* (ej., FMNH PR 2297 con 5cm de largo total de cráneo aproximadamente) *Araripesuchus wegeneri* (ej., MNN GAD 19 con 10cm de largo total de cráneo aproximadamente) *Anatosuchus minor* (ej., MNN GAD 17 con 14cm de largo de cráneo aproximadamente), y que presentan una ornamentación marcada y más acentuada en individuos con cráneos de mayor tamaño (Tabla 2). Cabe destacar que el espécimen más pequeño de La Buitrera (MPCA PV 259) aquí asignado tentativamente a *Araripesuchus* y considerado como un juvenil muy temprano (con un cráneo de 5 cm de largo total), presenta un cráneo poco ornamentado (Fig. IV-4.1.1). Esto permitiría proponer que en *Araripesuchus*, la ornamentación del cráneo ya está presente en individuos recién eclosionados, y que se haría más acentuada tempranamente en la ontogenia posteclosional dependiendo del tamaño alcanzado por los individuos durante su desarrollo. Esto se observa de la misma manera en caimanes actuales (ej., *Caiman latirostris*; Fig. IV-4.1.2).

Con respecto a los caracteres cuya variación se interpreta vinculada a la ontogenia, se encuentra el contorno del hocico. En *Araripesuchus buitreaensis* el hocico se encuentra más lateromedialmente expandido y anteriormente redondeado en el espécimen subadulto de mayor edad (MPCA PV 242, de más de 20 años). En el espécimen juvenil MPCA PV 243, el contorno del hocico es lateromedialmente más angosto y triangular. Por lo tanto, los especímenes de *Araripesuchus buitreaensis* con un hocico más puntiagudo corresponderían a individuos ontogenéticamente más jóvenes, como por ejemplo MPCA PV 515, 610 y 614. Esto podría también extrapolarse al espécimen subadulto de *Araripesuchus* n. sp. MPCA PV

545, el cual tendría una edad aproximada de 15 años y un hocico menos redondeado que MPCA PV 242. Cabe aclarar que el espécimen MPCA PV 259 (probablemente juvenil muy temprano), tentativamente asignado a *Araripesuchus*, presenta un hocico de contorno extremadamente triangular. Un incremento relativo del ancho del hocico durante la ontogenia también sucede en especies actuales como *Alligator sinensis*, *Crocodylus acutus*, *Mecistops cataphractus* y *Tomistoma schlegelii* (Piras *et al.*, 2010) *Caiman latirostris* (Fernández Blanco, 2018)

Otro carácter que varía con la ontogenia es el desarrollo en diámetro (y probablemente en extensión dorsoventral) del diente caniniforme. En el espécimen subadulto MPCA PV 242, este diente no se ha preservado, pero su tamaño puede ser inferido en base al alvéolo, siendo notablemente grande. En cambio, en el espécimen juvenil MPCA PV 243 este diente, aunque se encuentra levemente incompleto, tiene un diámetro comparativamente más pequeño que el del espécimen subadulto. En los individuos MPCA PV 259, 515, 610 y 614, de los cuales no se cuenta con cortes histológicos para establecer su edad aproximada, el diámetro del diente caniniforme también es relativamente menor. Esto reforzaría la idea de que estos especímenes podrían ser individuos juveniles. Entre estos especímenes, se puede observar también, una variación en cuanto a la forma del diente caniniforme, siendo más recto en MPCA PV 515 que en MPCA PV 610 y 614. La variación de la forma de este diente (de recto a curvo) también podría vincularse a un cambio ontogenético que debería ser estudiado en una muestra mayor de ejemplares con material postcraneal (ej., huesos largos asociados para poder ser analizados con esqueletocronología). Estudios recientes de la variación ontogenética del cráneo en *Caiman yacare* y *Caiman latirostris*, utilizando morfometría geométrica, han reportado una correlación entre la transformación craneana y la variación en la dieta durante la ontogenia (Fernández Blanco *et al.*, 2018). Los juveniles de estas especies comen invertebrados de pequeño tamaño, en cambio los adultos se alimentan de vertebrados de mayor tamaño. Este cambio de alimentación requiere de una modificación morfológica a nivel craneano. Modificaciones similares en la dieta durante la ontogenia también fueron documentadas para otras especies de cocodrilos (Cott 1961; Webb y Messel 1978; Hutton 1987; Webb *et al.* 1991; Cleuren y de Vree 2000). Particularmente, el mayor desarrollo del diente caniniforme durante la ontogenia ha sido reportado e interpretado como vinculado a la captura y manipulación de presas de mayor tamaño

(Erickson *et al.*, 2012). De acuerdo a estas interpretaciones, la variación en tamaño (y posiblemente en forma) del diente caniniforme en *Araripesuchus* podría estar vinculado a un cambio ontogenético en la dieta similar al presente en cocodrilos actuales.

Con respecto al foramen premaxilar-maxilar, en el espécimen juvenil MPCA PV 243 éste se encuentra levemente abierto ventralmente y es de forma ovalada. Esta condición también está presente en los individuos de edad incierta MPCA PV 259 y 515. En cambio, en el espécimen subadulto MPCA PV 242 este foramen es circular y cerrado. La presencia de un foramen abierto ventralmente y ovalado en los especímenes MPCA PV 259 y 515, también reforzaría la idea de que éstos son individuos juveniles.

Con respecto a la posición del foramen *intermandibularis oralis* sobre la cara medial del esplenial, éste no varía entre los individuos asignados a estadios ontogenéticos reconocidos (esto es individuos a los que se les pudo estimar su edad mediante osteohistología). No obstante, teniendo en cuenta a los especímenes MPCA PV 259 y 515, de edad incierta, pero con rasgos morfológicos reconocidos en otros especímenes juveniles de la muestra (ver más arriba), éstos presentan un foramen *intermandibularis oralis* de posición más posterior. Por lo tanto, podría plantearse que este foramen se desplazaría anteriormente a lo largo de la ontogenia. Esto podría estar vinculado a un mayor crecimiento anteroposterior del esplenial por detrás del foramen (aunque esta hipótesis debe ser testeada más exhaustivamente).

Respecto a los dos caracteres del paladar analizados en el ítem IV-1.1 (forma de la sutura maxilo-palatina en vista ventral y concavidad del septo coanal) estos varían aleatoriamente en la muestra, por lo que se interpreta como rasgos morfológicos que corresponden a diferencias individuales.

En todos los especímenes el contacto maxilar-yugal se da por una sobreposición del maxilar sobre el yugal. Como ya se aclaró anteriormente, en el único ejemplar en el que el maxilar no se superpone con el yugal, es en el individuo MPCA PV 259, el cual es muy pequeño y con rasgos craneales de juvenil. Este espécimen, descrito en el Capítulo II, podría corresponder a los primeros estadios del desarrollo posteclosional de *Araripesuchus*. Además del tamaño relativo (cráneo de 4,8 cm) y las otras características ya mencionadas, se

observaron otras que dan idea de su temprana edad. Como sucede en individuos juveniles de todas las especies de cocodrilos actuales, este espécimen presenta unas órbitas de gran tamaño en relación al resto del cráneo. El contorno de la fenestra anteorbitaria es circular, similar al observado en MPCA PV 515, y distinto al contorno marcadamente ovalado presente en especímenes de *Araripesuchus* de estadios ontogenéticos más avanzados, como MPCA PV 242. Además, hay una ausencia del abultamiento del maxilar al nivel del tercer diente maxilar.

IV-4.2. Dinámica de crecimiento en *Araripesuchus*

En relación a la dinámica de crecimiento de *Araripesuchus*, se infiere que presentaría una dinámica de crecimiento similar a otros arcosaurios con una tasa de crecimiento lenta. Esto está reflejado en la organización de las fibras de colágeno en la matriz de la corteza, las cuales se disponen de manera paralela-fibrolamelar, y en la baja densidad de los canales vasculares, los cuales decrecen hacia la corteza externa. Como se esperaba, la tasa de crecimiento más baja fue identificada en el espécimen de más edad MPCA PV 242, con el mayor grado de organización de las fibras de colágeno. La mayor tasa de crecimiento (de 0,350µm a 1,211µm) fue encontrada en el espécimen más joven MPCA PV 243, con el más bajo grado de organización de fibras (Fig. IV-2.2.1).

Con respecto a la presencia del tejido de crecimiento rápido observado en MPCA PV 242 y 243, se pueden realizar varias interpretaciones. Considerando que el patrón observado es el mismo en ambos especímenes, la depositación de este tejido pudo deberse: a una fijación muscular, como fue propuesto para *Iberosuchus macrodon* (Cubo *et al.*, 2017); a una alteración patológica, como fue propuesto para *Iberosuchus macrodon* y *Bonitasaura salgadoi* (Cubo *et al.*, 2017; Gonzalez *et al.*, 2017); o a un periodo de rápida osteogénesis (rápida tasa de crecimiento), vinculado a factores ambientales o a factores biológicos intrínsecos (metabolismo), esto último también relacionado con el sexo (Cubo *et al.*, 2017). Con respecto a la hipótesis de la alteración patológica, se observó que en los especímenes con este tejido no había evidencias macroanatómicas de alteraciones, un factor que no necesariamente rechaza esta hipótesis, pero al menos es poco esperado. Al analizar la propuesta de un periodo de osteogénesis rápido, es interesante notar que en otro espécimen de *Araripesuchus buiterraensis*, MPCA PV 513, el húmero muestra el mismo patrón de

crecimiento a lo largo de toda la corteza, lo cual implica que este espécimen creció continua y lentamente al menos hasta el momento de la muerte. El hecho de que MPCA PV 243, de al menos 4 años de edad, tenga un tamaño corporal similar al espécimen subadulto MPCA PV 513, y que el espécimen MPCA PV 242 sea el espécimen de mayor tamaño de la muestra (Tabla 3) podría estar indicando que ambos ejemplares (MPCA PV 242 y 243) habrían tenido un periodo de crecimiento rápido a lo largo de su vida. En algunos reptiles, los machos y las hembras de una especie tienen diferentes tamaños y su dimorfismo puede ser resultado de dos estrategias de crecimiento diferentes (Andrews, 1982): 1- juveniles de ambos sexos tienen similares tasas de crecimiento, donde el sexo más chico crece hasta su tamaño final y el más grande continúa creciendo; y 2- ambos sexos tienen diferentes tasas de crecimiento al principio de la ontogenia, donde el sexo de mayor tamaño crece más rápido. Estudios previos han interpretado que, en reptiles, las hembras (eg., *Alligator mississippiensis*, *Coelophysis rhodesiensis* Raath, 1969 y *Barosaurus* Marsh, 1890) tienen más espacios de reabsorción relacionados a la formación de los huevos (Wink y Elsey, 1986; Chinsamy, 1990; Sander, 2000; *Alligator mississippiensis*, *Coelophysis rhodesiensis* y *Barosaurus* respectivamente). Siguiendo esto, es posible proponer que los especímenes MPCA PV 242 y 243 (¿hembras?) de *A. buitreaensis* habrían presentado un período temprano de crecimiento rápido, mayor reabsorción de hueso y mayor tamaño corporal. El espécimen MPCA PV 513 (¿macho?), presentaría una tasa de crecimiento más baja y uniforme, sin reabsorción de hueso y tamaños corporales relativamente más pequeños. Aunque, la muestra analizada no es lo suficientemente representativa, siguiendo esta idea, podría proponerse que las hembras de *Araripesuchus* tendrían un momento de crecimiento rápido en su ontogenia. Esto coincide con lo reportado para reptiles actuales de mediano a pequeño tamaño, donde la hembra es usualmente más grande que el macho (ver Andrews, 1982).

Un tópico ampliamente explorado en taxones extintos, especialmente en arcosaurios, son las tasas de metabolismo estimadas en base a la microestructura de huesos (de Ricqlès *et al.*, 2001; Schweitzer y Marshall, 2001). Varios autores propusieron que las tasas de crecimiento en un organismo deben correlacionarse con sus tasas metabólicas (Montes *et al.*, 2007; Legendre *et al.*, 2016; Cubo y Jalil, 2019). Para ello se ha usado la paleohistología para sugerir que la endotermia estaría relacionada a la presencia de tejido fibrolamelar similar al observado en MPCA PV 242 y 243. Pero la presencia de tejido fibrolamelar no siempre se

correlaciona con la endotermia en taxones fósiles (Cubo *et al.*, 2020; Legendre y Davesne, 2020), y las interpretaciones basadas solamente en osteohistología fueron críticamente discutidas en los últimos años. Aunque el tejido fibrolamelar fue encontrado en muchos crocodyliformes fósiles y vivientes, las tasas de metabolismo estimadas en cocodrilos actuales indican que son ectotermos (Tumarkin-Deratzian, 2007; Woodward *et al.*, 2014; Cubo *et al.*, 2020). Hay evidencias anatómicas y fisiológicas que soportan esta endotermia como una condición plesiomórfica entre los arcosaumorfos (Seymour *et al.*, 2004; Farmer y Sanders, 2010) probablemente retenida en aves (Cubo *et al.*, 2020). En amniotas con metabolismo ectotérmico (ej., la mayoría de los reptiles no avianos), la variación de las tasas de crecimiento les brinda la ventaja de persistir en ambientes con condiciones de baja disponibilidad de recursos (Andrews, 1982).

Existe poca información sobre la microestructura de los huesos de notosuquios (Cubo *et al.*, 2017; Sena *et al.*, 2018; Fernández Dumont *et al.*, 2021). Sin embargo, se pueden hacer algunas comparaciones entre los individuos de *Araripesuchus* aquí estudiados con la información disponible en la literatura. Como sucede en *Iberosuchus macrodon* Antunes, 1975, en los especímenes aquí estudiados, el hueso cortical ocupa un gran porcentaje de la sección delgada (73,55% y 83,92% en MPCA PV 243 y 515 respectivamente). Las marcas de crecimiento presentes en el hueso cortical de *Pepesuchus deiseae* indican que el crecimiento en esta especie es cíclico e interrumpido por períodos de crecimiento lento (Annuli) con ocasional cese del crecimiento (LAGs). Al contrario, en *Iberosuchus* y *Araripesuchus*, el crecimiento es cíclicamente interrumpido por períodos de cese del crecimiento (LAGs). Aunque las tasas de crecimiento no fueron calculadas en *Iberosuchus macrodon*, se reportó la variación en la distancia entre las marcas de crecimiento (Cubo *et al.*, 2017), que concuerda con lo observado en el espécimen de *Araripesuchus buiterraensis* MPCA PV 513. El decrecimiento en la distancia de las marcas de crecimiento en *Iberosuchus macrodon*, fue interpretado como relacionado a la madurez sexual (Cubo *et al.*, 2017), un evento observado y descrito también en los especímenes aquí estudiados.

IV-4.3. Paleoneurología de *Araripesuchus buitreiraensis*

A partir de los resultados obtenidos en base a los modelos 3D de los dos especímenes de *Araripesuchus buitreiraensis*, se observa que la morfología general del encéfalo de esta especie es similar a la descrita para el holotipo de *A. buitreiraensis* y para otras especies de Uruguaysúquidos como *Araripesuchus patagonicus*, *A. wegneri*, y *Anatosuchus minor* (Fig. IV-4.3.1). A sí mismo, los ángulos de las flexuras entre los especímenes aquí estudiados son muy similares a los reportados para *Notosuchus terrestris* (Barrios, 2021), *Araripesuchus wegneri* y *Anatosuchus* (Serenio et al., 2009), especialmente el ángulo entre encéfalo anterior y medio. Estos ángulos varían levemente entre los especímenes de *Araripesuchus buitreiraensis* (holotipo, MPCA PV 242 y 243): el ángulo de la flexura entre encéfalo anterior y medio es 10° menor en el holotipo de *Araripesuchus buitreiraensis* en comparación con MPCA PV 242 y 243, pero el ángulo entre encéfalo medio y posterior del holotipo es más similar a MPCA PV 242. Estas diferencias y similitudes entre ángulos de ambas flexuras se consideran como la esperada entre especímenes de este rango de tamaños.

En relación a los bulbos olfatorios de *Araripesuchus buitreiraensis*, estos pudieron reconstruir digitalmente en MPCA PV 242 y 243 (Fig. IV-3.1 y 2). Si bien en ambos especímenes los bulbos olfatorios no se encuentran separados (formando un ángulo distinto de cero entre sí) existe una diferencia en cuanto a la profundidad del surco que los separa medialmente, el cual en MPCA PV 242 es menos profundo en comparación con el espécimen juvenil MPCA PV 243, y casi no se observa en la tomografía. Esta variación observada en cuanto a la división de los bulbos olfatorios debería ser estudiada con más materiales para determinar si se debe a variación ontogenética. En este sentido cabe aclarar que en el espécimen MPCA PV 259 asignado a *Araripesuchus* sp., y del cual se conserva el molde natural de los bulbos olfatorios, se observa el surco que separa ambos bulbos está bien marcado en el sector medio y posterior y que ambos bulbos se encuentran separados en el sector anterior formando un ángulo de aproximadamente 20°. En el espécimen MPCA PV 376 asignado a *Araripesuchus* n. sp., si bien ambos bulbos no se encuentran separados anteriormente el surco medio se encuentra bien marcado diferenciándolos claramente a lo largo de toda la línea media. Cabe destacar que *Notosuchus terrestris* presenta una condición similar a MPCA PV 243 (Barrios, 2021).

En relación al tracto olfatorio de *Araripesuchus buitrraensis* presenta una leve inclinación ventral en MPCA PV 243 y es casi horizontal en MPCA PV 242. Esta leve o ausente inclinación del tracto olfatorio presente en *A. buitrraensis* es similar a la presente en otras especies de *Araripesuchus* y en el notosuquio *Yacarerani* pero diferente a *Notosuchus* y *Simosuchus* en donde esta inclinación es bien marcada.

Al igual que en otras especies de uruguaysúquidos (*A. patagonicus*, *A. wegeneri* y *Anatosuchus*), los hemisferios cerebrales en *A. buitrraensis* presentan un desarrollo lateral mayor que el observado en *Notosuchus terrestris* (ej., Sereno y Larsson, 2009; Barrios, 2021). No obstante, cabe destacar que, si bien puede haber un sesgo debido a la deformación dorsoventral entre los especímenes, la altura dorsoventral de los hemisferios cerebrales es menor en MPCA PV 242 y 243 que la reportada para el holotipo de *A. buitrraensis*, *A. patagonicus* y *Anatosuchus*, aunque similar a *Notosuchus terrestris* y *A. wegeneri* (Sereno y Larsson, 2009; Barrios, 2021).

La hipófisis es conspicua como sucede en otros miembros de la familia Uruguaysuchidae, como *A. wegeneri* y *A. patagonicus*. Un tamaño relativamente grande de esta glándula en animales de tamaños pequeños podría relacionarse con una alta tasa de reproducción y crecimiento (ver más adelante), como ya se mencionó para *Notosuchus* (Barrios, 2021).

En relación al flóculo (asociado a la estabilización visual y por lo tanto a la agilidad, ver más adelante), en *A. buitrraensis* éste se encuentra bien desarrollado en relación al resto del encéfalo. Esta estructura también es conspicua en otros notosúquidos como *A. patagonicus* y en el peirosáurido *Lomasuchus*, aunque está muy reducida en algunos como *Simosuchus*, *Notosuchus*, *Rukwasuchus* y en cocodrilos actuales (Kley *et al.*, 2010; Sertich y O'Connor, 2015 y Barrios, 2021).

IV-4.4. Consideraciones paleobiológicas de *Araripesuchus*

En esta sección, se presenta una serie de consideraciones basadas en los análisis realizados a lo largo de esta Tesis a modo de hipótesis vinculadas con el modo de vida de los *Araripesuchus* de La Buitrera.

A partir de los distintos análisis realizados en este Capítulo se infiere un hábito de vida terrestre para los especímenes aquí estudiados. En relación a la microestructura ósea

general, los especímenes de La Buitrera presentan un patrón más similar a reptiles terrestres como lepidosaurios (Castanet y Baez, 1991; Petermann *et al.*, 2017) y a la descrita para *Iberosuchus macrodon*, el cual fue interpretado también como de hábitos terrestres (Cubo *et al.*, 2017). Cabe mencionar que otros notosuquios como *Pepesuchus deiseae* presentan una microestructura ósea más similar a los cocodrilos actuales, de hábitos anfibios, lo cual coincide con el tipo de paleoambiente que se reconstruye para la zona en la que estos animales fueron encontrados (Sena *et al.*, 2017). Es interesante rescatar que hábitos de vida continentales fueron inferidos para *Araripesuchus* e *Iberosuchus* por otros autores en base a la macroanatomía ósea (ej., Pol, 2005; Sereno y Larsson, 2009; Barrios, 2021).

Además de la microestructura ósea, la anatomía del esqueleto postcraneano también sugiere hábitos terrestres para estos especímenes. Al igual que en otras especies de *Araripesuchus* o incluso en *Notosuchus*, la posición de los huesos de las extremidades de los ejemplares de *Araripesuchus* aquí estudiados, sugiere una postura más erecta que la presente en cocodrilos actuales (Ortega *et al.*, 2001; Pol, 2005; Sereno y Larsson, 2009). Además, la gracilidad de los elementos de estilopodio y zeugopodio preservados indica que estos animales pudieron haber sido ágiles corredores, ya sea para capturar presas o escapar de posibles depredadores (esto también reforzado por los datos paleoneurológicos, ver más adelante).

Un interesante resultado del estudio anatómico comparativo y de la identificación de diferentes estadios ontogenéticos en la muestra estudiada, es la presencia de variación ontogenética en la metáfisis distal de los húmeros de MPCA PV 243 y 513 (Capítulo II, Fig. II-3.27). Esta variación está relacionada con la fosa olecraneana, la cual es más profunda en MPCA PV 243. El mayor tamaño del olécranon de la ulna brinda una mayor superficie de agarre para el *M. triceps*, responsable de la extensión del zeugopodio. Considerando la hipótesis de que el MPCA PV 243 podría ser una hembra (ver sección IV-4.2) el mayor desarrollo del olécranon podría sugerir un dimorfismo en esta especie. Siguiendo esta idea la mayor ventaja mecánica para extender el brazo podría estar vinculada con hábitos reproductores como por ejemplo excavar nidos en el suelo. Sin embargo, esta es una hipótesis que debería ser testeada con una muestra mayor y en el marco de un apropiado estudio morfofuncional. Cabe mencionar que en los cocodrilos actuales las hembras son las responsables de la construcción de los nidos raspando el suelo de los márgenes del río o lago

con sus patas delanteras dejando para acumular arena y hojarasca donde ponen sus huevos. De todas formas, no ha sido reportado dimorfismo sexual entre estos huesos del estilopodio y zeugopodio en formas actuales.

En relación a caracteres anatómicos craneanos presentes en los *Araripesuchus* aquí estudiados y que podrían vincularse a hábitos terrestres vs. acuáticos, puede mencionarse por un lado la presencia y la cantidad de forámenes neurovasculares en los bordes de las quijadas. Estos forámenes, principalmente distribuidos en los huesos premaxilar, maxilar y dentario, corresponden a mecanorreceptores vinculados con la sensibilidad rostral y son más abundantes en cocodrilos acuáticos (Soares, 2002; Leitch y Catania, 2012). Estos forámenes están muy reducidos en número y limitados a los bordes de la boca en *Araripesuchus buitreaensis* y *Araripesuchus* n. sp. y la mayoría de los notosuquios, y solo se observan en mayor cantidad en peirosaúridos de hábitos semiacuáticos (Barrios, 2021).

La presencia de un gran hueso palpebral anterior cubriendo prácticamente toda la órbita en vista dorsal cumplirían una función de protección, además de la termorregulación y podría estar asociado con la terrestrialidad (ej., Grigg y Kirshner, 2015; Clarac *et al.*, 2017). Además, en los cráneos estudiados en esta Tesis, se encontraron muchos huesos con una gran neumaticidad, esto se relaciona con un desarrollo de senos que invaden los huesos generando espacios (Capítulo II, Fig. II-3.15). La neumaticidad en la zona timpánica, observada especialmente en cocodrilos actuales de edad temprana, también ha sido relacionada con una mayor capacidad auditiva, al aumentar el volumen de la cavidad timpánica, (Saunders *et al.*, 2000; Dufeu, 2011). Barrios (2021) sugirió que la gran neumaticidad encontrada en especímenes de *Notosuchus*, *Yacarerani* y *Simosuchus* además de *Araripesuchus* pudo estar relacionada con una mayor vocalización y comunicación entre individuos. Esto queda reforzado con la incorporación de nuevos especímenes de *Araripesuchus* presentados en esta Tesis y que presentan esta gran neumaticidad en variados estadios ontogenéticos, reforzando la hipótesis de la terrestrialidad de estos animales. Los estudios asociados al paleoambiente realizados en el Área Paleontológica de La Buitrera, muestran que este lugar presentaba un clima semi-árido con poca disponibilidad de agua (Candia Halupczok *et al.*, 2017). La neumaticidad encontrada en casi todos los huesos craneanos junto con la presencia de relativamente grandes huesos palpebrales y osteodermos que cubrían dorsalmente las órbitas

y el cuerpo de los especímenes de *Araripesuchus*, sugieren estrategias para sobrevivir las condiciones climáticas desarrolladas en ese momento y en esas localidades.

En cuanto a los datos paleoneurológicos, el desarrollo relativo del encéfalo encontrado en los especímenes de *Araripesuchus buiterraensis* aquí estudiados, indica un mayor procesamiento de la información proveniente de los distintos órganos sensoriales (ej., Hopson, 1979; Sayol *et al.*, 2016), y como fuera sugerido para *A. patagonicus* (Barrios, 2021). El desarrollo relativo del flóculo cerebelar también estaría soportando la idea de que estos animales eran ágiles y activos. Es muy reducido o ausente en algunos Notosuchia (*Simosuchus*, *Notosuchus*, *Rukwasuchus*) y cocodrilos actuales, aunque fue observado en otros como *Lomasuchus* y *Araripesuchus patagonicus*. Todo esto sugiere una mayor coordinación de movimientos, lo cual es necesario para animales terrestres ágiles y rápidos que necesiten adaptarse a condiciones inusuales además de capturar presas o huir de depredadores (ej., Franzosa, 2004).

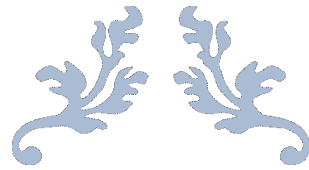
Como se mencionó anteriormente, los bulbos olfatorios de tamaño relativamente grande en estos ejemplares de *Araripesuchus* sugieren una mayor capacidad olfativa, vinculada con hábitos terrestres, condición diferente a lo observado en cocodrilos vivientes. Esto está soportado también por los porcentajes de agudeza olfativa calculados para MPCA PV 243 (81%) y MPCA PV 376 (84%), los cuales son mayores a lo reportado por Barrios (2021) para el holotipo de *Araripesuchus buiterraensis* (58,2%). No obstante, cabe mencionar que estos valores se encuentran dentro de los valores generales reportados por Barrios (2021) para los Notosuquios (58,2% a 94,7%). Esta diferencia entre porcentajes del holotipo y MPCA PV 243 puede deberse a la preservación del material holotipo o al estadio ontogenético en el que se encontraban estos individuos al momento de su muerte (juvenil para MPCA PV 243 y adulto para el holotipo). En formas actuales los individuos juveniles presentan una mayor capacidad olfativa en comparación con los adultos de la misma especie (Saunders *et al.*, 2000; Dufeu, 2011).

Otra evidencia anatómica importante, probablemente relacionada con la terestrialidad, es la estructura de los CS del laberinto vestibular del oído interno. El CSA presenta mayor radio de curvatura que el CSP, siendo el CSL y el CSP de tamaños similares. Esto es similar a lo que sucede con algunos peirosaúridos y en *Simosuchus* (Kley *et al.*, 2010) y puede deberse a que tenían hábitos depredadores activos o necesitaban de una mayor

agilidad para escapar de potenciales depredadores (Sipla, 2007; Georgi, 2008; Witmer et al., 2008; Cox y Jeffery, 2010; Georgi et al., 2013).

Otros elementos craneanos que dan información en cuanto a los hábitos de vida, particularmente alimenticios, son los dientes. Al igual que todos los uruguaysúquidos, la morfología dentaria de los especímenes aquí estudiados no indica carnivoría. Los dientes no son zifodontes, no están comprimidos labio-lingualmente, y si bien hay una heterodoncia morfológica, los caniniformes no tienen la robustez que presentan otros cocodrilos carnívoros (ej., baurusúquidos). Los dientes posteriores tienen coronas redondeadas (*Araripesuchus* n. sp.) o con una leve compresión lateral (*Araripesuchus buitrraensis*). Estudios biomecánicos recientes realizados en *Araripesuchus gomesii*, mostraron que estos animales presentarían poca fuerza al morder (Nieto *et al.*, 2021). Todo esto refuerza la idea ya planteada por otros autores, de que estos animales podrían haber sido omnívoros, alimentándose de semillas o plantas y quizá algún animal de pequeño tamaño (Serenio y Larsson, 2009; Nieto *et al.*, 2021).

Por todo lo expuesto, se sugiere que *Araripesuchus buitrraensis* y *Araripesuchus* n. sp., habrían sido cocodrilos ágiles de hábitos terrestres, ágiles corredores, perceptivos, con un buen sentido del olfato y con un tipo de alimentación omnívora. La presencia de un tamaño de las órbitas grandes sugiere que estos individuos poseían ojos de gran tamaño, lo cual podría relacionarse a hábitos más crepusculares donde las temperaturas no fueran tan altas para poder salir en la búsqueda de alimento (Walls, 1942; Garamszegi *et al.*, 2002; Hall *et al.*, 2012; Torres y Clarke, 2018).



CAPÍTULO V:

Conclusiones y perspectivas futuras



CAPÍTULO V: Conclusiones y perspectivas futuras

En esta sección se presentan las conclusiones obtenidas como resultado de la puesta a prueba de las hipótesis planteadas en este trabajo de Tesis Doctoral. En el marco del objetivo general de esta Tesis -estudiar en detalle la anatomía craneana y postcraneana de la especie *Araripesuchus buitrraensis*, para contrastar hipótesis relacionadas con la historia evolutiva del género *Araripesuchus*-, y a partir de los objetivos específicos planteados:

- 1- Se realizó una descripción detallada de 13 materiales craneanos y postcraneanos, en su mayoría inéditos, colectados en el Área Paleontológica de La Buitrera, incluido el holotipo de la especie *Araripesuchus buitrraensis* (ver Capítulo II, objetivo 1).
- 2- Se estudiaron las variaciones morfológicas detectadas en el cráneo y el postcráneo para determinar si los materiales pertenecían a la misma especie y si, además, las variaciones encontradas se debían a cambios ontogenéticos o eran variaciones individuales. Para esto último se realizó un estudio paleohistológico basado en cortes delgados de secciones del estilopodio de algunos individuos (ver Capítulos II y IV, objetivo 2).
- 3- Se realizó una descripción de los moldes endocraneanos naturales y senos neumáticos observados en materiales fragmentados. Además, se reconstruyeron digitalmente los moldes endocraneanos de dos individuos de *Araripesuchus buitrraensis* basados en tomografías computadas realizadas en el marco de esta Tesis Doctoral (ver Capítulo II y IV, objetivo 3).
- 4- Se llevó a cabo un análisis comparativo de los múltiples especímenes de *A. buitrraensis* y *Araripesuchus* n. sp., revelando características que muestran la variación ontogenética e individual mencionadas anteriormente (ej., ornamentación, forma del hocico, crestas para soporte de músculos, sutura maxilo-palatina, concavidad del septo coanal, etc.; objetivo 4).
- 5- Se llevaron a cabo varios análisis cladísticos, utilizando el software TNT 1.5, presentados en el Capítulo III, para testear las relaciones filogenéticas de los especímenes/taxones identificados en el Área Paleontológica de La Buitrera (objetivo 5).

6- Se realizaron estudios paleohistológicos y paleoneurológicos presentados en el Capítulo IV, a partir de los cuales se pudo inferir la dinámica de crecimiento y sus hábitos de vida corroborándose, en algunos casos, hipótesis propuestas por otros autores (Serenio y Larsson, 2009; Nieto *et al.*, 2021; objetivo 7).

De esta manera:

- ❖ **Se rechaza la hipótesis 1:** los ejemplares nuevos hallados en la localidad de “La Buitrera” corresponden en su totalidad a un mismo taxón, *Araripesuchus buitreaensis*.

A partir del estudio de revisión sistemática y taxonomía alfa presentado en el Capítulo II, se pudo describir una segunda especie, *Araripesuchus* n. sp., con un número significativamente menor de ejemplares en comparación con *A. buitreaensis* (dos individuos pertenecientes a *Araripesuchus* n. sp. vs ocho individuos pertenecientes a *A. buitreaensis*). Esta hipótesis fue testada en el Capítulo III a partir de un análisis filogenético donde los materiales asignados a esta nueva especie quedaron agrupados, presentando cuatro autapomorfias no ambiguas. Por esta razón se considera que los ejemplares hallados en el Área Paleontológica de la Buitrera corresponden a dos taxones diferentes del género *Araripesuchus*.

- ❖ **Se acepta la hipótesis 2:** existe variación a lo largo de la ontogenia en el cráneo y postcráneo de *A. buitreaensis*.

En base a lo presentado en el Capítulo IV, se propuso que algunos caracteres varían en un mismo estadio ontogenético según el tamaño corporal, y que otros caracteres estarían relacionados con transformaciones ontogenéticas no vinculadas al tamaño. De esta manera, entre los caracteres que varían según el tamaño corporal se encuentran la ornamentación craneana y el desarrollo de las crestas para anclaje de la musculatura aductora mandibular. Por otro lado, entre los caracteres que varían entre los especímenes de distintas edades se encuentran el contorno del hocico, el desarrollo y forma del diente caniniforme y el contorno del foramen premaxilar-maxilar.

- ❖ **Se acepta la hipótesis 3:** junto con *Uruguaysuchus*, *Araripesuchus* forma un grupo monofilético.

Luego de los análisis filogenéticos realizados en el Capítulo III Uruguaysuchidae se recupera como grupo monofilético, con valores de soporte moderados y ubicado en la base de los Notosuchia. Los Uruguaysuchidae se recuperaron como grupo monofilético, aunque algunas sinapomorfias que antes justificaban el nodo, no se recuperan como tales. Esto mismo sucedió con las autapomorfias de *Araripesuchus buiterraensis*. De todas formas, nuevas autapomorfias fueron agregadas a la diagnosis original de Pol y Apestegúa (2005). Los análisis filogenéticos soportan a *A. buiterraensis* como el miembro más basal del clado de los uruguaysúquidos sudamericanos. Además, el género *Araripesuchus* incluye a las especies *Anatosuchus minor* y *Uruguaysuchus aznarezi*, esta última formando un clado con *Araripesuchus patagonicus*. Debido a esto, coincidiendo con autores previos (Turner, 2006), se propone que *Araripesuchus* no es monofilético y siguiendo el Principio de prioridad, *Araripesuchus* debería considerarse sinónimo junior de *Uruguaysuchus* y consecuentemente renombrarse todas las especies sudamericanas y *Anatosuchus minor*.

- ❖ **Se rechaza la hipótesis 4:** Uruguaysuchidae es el grupo hermano de los Neosuchia.

Luego del estudio filogenético del Capítulo III, los Uruguaysuchidae se recuperaron como clado hermano de los Peirosauridae en la base de los Notosuchia.

- ❖ **Se acepta la hipótesis 5:** *Araripesuchus buiterraensis* era una especie ágil.

En base a la microestructura ósea, la anatomía creaneana y postcraneana y la paleoneurología, se sugiere que *Araripesuchus buiterraensis* y *Araripesuchus* n. sp., habrían sido cocodrilos ágiles de hábitos terrestres, con un tipo de alimentación omnívora. A partir de los estudios de la microestructura ósea, se observó que ésta presenta un patrón más similar a reptiles terrestres como lepidosaurios y otros notosuquios terrestres. Además, con el análisis de la dinámica de crecimiento de *Araripesuchus*, se pudo inferir que esta sería similar a otros arcosaurios con una tasa de crecimiento lenta. Además, se considera que, al igual que en otros reptiles, en *Araripesuchus* el tamaño no es un indicador directo de la edad sino un atributo que varía individualmente, y debe ser considerado con precaución cuando se pretende inferir

el estadio ontogenético de los especímenes. Con base en la edad mínima y en la madurez sexual calculadas, y para analizar la variación morfológica ontogenética presente en la muestra, se identificaron dos estadios ontogenéticos: “juvenil” y “subadulto” entre los materiales de La Buitrera.

La posición y gracilidad de los miembros sugiere una postura erecta de animales corredores ágiles. También se mencionaron algunos caracteres craneanos que sugieren terestrialidad como: la presencia y la cantidad de forámenes neurovasculares en los bordes de las quijadas que se encuentran reducidos en número en el borde de las quijadas; un gran hueso palpebral cubriendo casi toda la órbita dorsalmente; cráneos con huesos muy neumáticos. Por último los datos paleoneurológicos que indican terestrialidad son: mayor desarrollo relativo del encéfalo y desarrollo relativo del flóculo cerebelar que proporciona una mayor coordinación de movimientos, condición importante en animales terrestres ágiles de mediano a pequeño tamaño para la captura de presa o huida de depredadores; bulbos olfatorios de tamaño relativamente grande que sugieren una mayor capacidad olfativa, y la estructura de los CS del laberinto vestibular del oído interno, el CSA presenta mayor altura que el CSP lo cual está relacionado con un mayor desarrollo relativo del flóculo cerebelar.

V-1. Perspectivas futuras

Si bien los resultados obtenidos en este trabajo de Tesis Doctoral son satisfactorios ya que se pudieron cumplir con la mayoría de los objetivos planteados, se generaron nuevos interrogantes y la necesidad de que sean abordados en un futuro. De esta manera:

-A partir del estudio craneano y postcraneano realizado en esta Tesis se abordará un estudio morfofuncional para complementar la información obtenida vinculada con los hábitos de vida para las dos especies identificadas para el Área Paleontológica de La Buitrera: *A. buitrraensis* y *Araripesuchus* n. sp. (objetivo 6).

-Se pretende analizar en profundidad la variación ontogenética presente en el postcráneo de los *Araripesuchus* de La Buitrera.

-Se pretende realizar más tomografías computadas y microtomografías de los nuevos materiales craneanos recuperados en el marco de esta Tesis Doctoral a fin de analizar la neuroanatomía y neumaticidad presente en estos cocodrilos.

-Se abordarán estudios anatómicos de detalle y microanatómicos vinculados con la dentición de los *Araripesuchus* de La Buitrera a fin de seguir contrastando las hipótesis vinculadas con sus hábitos alimenticios.

-Se pretende realizar estudios de materiales postcraneanos nuevos de La Buitrera a fin de testear hipótesis vinculadas con la presencia de dimorfismo sexual en estos notosuquios.

BIBLIOGRAFÍA

Agassiz L. 1844. Monographie des Poissons Fossiles du Vieux Gres Rouge ou Systeme Edevonien (Old Red Sandstone) des Iles Britanniques et de Russie: Jent Et Gassman, Neuchatel. Soleure, 171 pp.

Andrews R. M. 1982. Patterns of growth in reptiles. In Gans, C. and Pough, F. H. (eds). Biology of the Reptilia. Volume 13. Physiology D. Academic Press, London.

Antunes T. 1975. *Iberosuchus*, crocodile Sebecosuchien nouveau, l'Eocene iberique au Nord de la Chaine Centrale, et l'origine du canyon de Nazare. Comunicações dos Servicos Geologicos de Portugal, 59, 285-330.

Apesteguía S. y Novas F. E. 2003. Large Cretaceous sphenodontian from Patagonia provides insight into lepidosaur evolution in Gondwana. Nature 425, 609-612.

Apesteguía S., Agnolin F.L. y Lio G.L. 2005. An early Late Cretaceous lizard from Patagonia, Argentina. Comptes Rendus Palevol 4, 311-315.

Apesteguía S. y Zaher H. 2006. A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. Nature 440, 1037-1040.

Apesteguía S., Agnolin F. L. y Claeson K. 2007. Review of Cretaceous dipnoans from Argentina (Sarcopterygii: Dipnoi) with descriptions of new species. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie 9 (1), 27-40.

Apesteguía S., Veiga G. D., Sánchez M. L., Argüello-Scotti A. y Candia-Halupczok, D. J. 2016. Kokorkom, el desierto de los huesos: Grandes dunas eólicas en la Formación Candeleros (Cretácico Superior), Patagonia Argentina. 11° Congreso de la Asociación Paleontológica Argentina. General Roca. Actas.

Aramayo S. A. y Bocanegra L. M. 2001. Icnofcies de *Scoyenia* en la Formación Candeleros (Subgrupo Río Limay, Grupo Neuquén, Cretácico Tardío) provincia del Neuquén, Argentina. Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial 9: 43-48.

Asurmendi E. y Sánchez M. L. 2014. Análisis petrográfico y procedencia de las sedimentitas de las Formaciones Candeleros y Huincul (Cretácico Inferior-Superior), región occidental de Cuenca Neuquina, provincia de Neuquen, Argentina. Abstract expandido. 9° Congreso de Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos. Mendoza 161-168.

Báez A. M., Trueb L. y Calvo J. O. 2000. The earliest known pipoid frog from South America: a new genus from the Middle Cretaceous of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(3): 490-500.

Bang B. G. y Cobb, S. 1968. The size of the olfactory bulb in 108 species of birds. *The auk*, 85(1), 55-61.

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.

Barrios F. 2021. El neurocráneo de los notosúquios (Crocodyliformes) del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Patagonia, Argentina): morfología endocraneana y sus inferencias paleoneurológicas. Tesis doctoral. 424pp.

Benton M. J. y Clark J. M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of Crocodylia. In: Benton, M.J. (Ed.). *The phylogeny and classification of the tetrapods*, 1. Clarendon Press, Oxford, pp. 295-338.

Berry W. B. y Barker R. M. 1968. Fossil bivalve shells indicate longer month and year in Cretaceous than present. *Nature* 217, 938.

Bonaparte J. F. 1986. History of the terrestrial Cretaceous vertebrates of Gondwana. IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Mendoza, Argentina. *Actas* 2: 63-95.

Bonaparte J. F. 1991a. Los vertebrados fósiles de la Formación Río Colorado, de la ciudad de Neuquén y cercanías, Cretácico Superior, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”*. *Paleontología*, 4: 16-123.

Bonaparte J. F. 1998b. Las faunas de tetrápodos del Cretácico Superior de América del Sur. VII (Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Bahía Blanca), Actas.

Botha-Brink J. y Smith R. M. H. 2011. Osteohistology of the Triassic archosauromorphs *Prolacerta*, *Proterosuchus*, *Euparkeria*, and *Erythrosuchus* from the Karoo Basin of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31(6), 1238-1254

Brochu C. A. 2001. Crocodylian Snouts in Space and Time: Phylogenetic Approaches Toward Adaptive Radiation. *American Zoologist*, vol. 41, num 3, p. 564-585.

Broom R. 1903. On a new reptile (*Proterosuchus fergusi*) from the Karoo beds of Tarkastad, South Africa. Trustees of the South African Museum, and Geological Commission of the Colony of the Cape of Good Hope, 4, 159–164.

Broom R. 1905. Notice of some new fossil reptiles from the Karroo beds of South Africa. *Records of the Albany Museum*, 1(5), 331-337.

Broom R. 1913. Note on *Mesosuchus browni*, Watson and on a new South African Triassic pseudosuchian (*Euparkeria capensis*). *Records of the Albany Museum*, 2, 394–396.

Brown T. K., Nagy K. A. y Morafka D. J. 2005. Costs of growth in tortoises. *Journal of Herpetology* 39, 19-23.

Buckley G. A. y Brochu C. A. 1999. An enigmatic new crocodile from the Upper Cretaceous of Madagascar. *Special papers in Palaeontology*.

Buckley G. A., Brochu C. A., Krause D. y Pol D. 2000. A pug-nosed Crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature* 405: 941-944.

Buffetaut E. y Taquet P. 1979a. An early Cretaceous terrestrial crocodilian and the opening of the South Atlantic. *Nature* 280: 486–487.

Buffetaut E. 1981. Die biogeographische Geschichte der Krokodilier, mit Beschreibung einer neuen Art, *Araripesuchus wegneri*. *Geologischen Rundschau* 70(1–2):611–624.

Buffetaut, E. 1982. Radiation évolutive, paleoecologie et biogeographie des crocodiliens mesosuchiens. *Memoires de la Société Géologique de France* 60: 1–88.

- Buffetaut E. y Rage J. C. 1993. Fossil amphibians and reptiles and the Africa-South America connection. In: George W, Lavocat R (Eds) The Africa-South America Connection. Clarendon Press, Oxford, 87–99.
- Busbey A. B. 1995. The structural consequences of skull flattening in crocodilians. In: Thomason J, editor. Functional Morphology in Vertebrate Paleontology. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 173–192.
- Calvo J. O. y Bonaparte J. F. 1990. *Andesaurus delgadoi* gen et sp. nov. (Saurischia-Sauropoda), dinosaurio Titanosauridae de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano), Neuquén, Argentina. Ameghiniana 28(3-4): 303-310.
- Calvo, J. O. 1991. Huellas de dinosaurios en la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano?), Picún Leufú, Provincia de Neuquén, República Argentina. (Ornithischia-Saurischia: Sauropoda. Theropoda). Ameghiniana 28(3-4): 241-258.
- Calvo J. O. y Salgado L. 1996. A land bridge connection between South America and Africa during Albian–Cenomanian times based on sauropod dinosaur evidence. IGCP Project N 381. South Atlantic Mesozoic Correlations, Salvador, Bahia, Brasil.
- Campione N. E. y Evans D. C. 2012. A universal scaling relationship between body mass and proximal limb bone dimensions in quadrupedal terrestrial tetrapods. BMC biology, 10(1), 1-22.
- Candia Halupczok D. J., Sánchez M. L., Veiga G. D., 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, vol. 20, 1-13.
- Carabajal A. P. 2015. Guía para el estudio de la neuroanatomía de dinosaurios Saurischia, con énfasis en formas sudamericanas. M. Fernández y Y. Herrera (Eds.) Reptiles Extintos – Volumen en Homenaje a Zulma Gasparini. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina 15(1): 108–142.

- Carrier D. A. 1987. The Evolution of locomotor stamina in tetrapods: circumventing a mechanical constraint. *Paleobiology* 13(3): 326-341.
- Case E. C. 1920. Preliminary description of a new suborder of phytosaurian reptiles with a description of a new species of *Phytosaurus*. *Journal of Geology*, 28(6), 524–535.
- Castanet J. y Baez M. 1991. Adaptation and evolution in *Gallotia* lizards from the Canary Islands: age, growth, maturity and longevity. *Amphibia-Reptilia*, 12(1) 81-102.
- Castanet J. 1994. Age estimation and longevity in reptiles. *Gerontology*, 40(1-4), 174-192.
- Castanet J., Rogers K. C., Cubo J. y Jacques-Boisard J. 2000. Periosteal bone growth rates in extant ratites (ostriche and emu). Implications for assessing growth in dinosaurs. *Comptes Rendus de l'Académie des sciences-Series III-Sciences de la Vie*, 323(6), 543-550.
- Castanet J., Francillon-Vieillot H., Meunier F. J. y De Ricqlès A. 1993. Bone and individual aging. Brian K.H. (Ed.) *Bone*, Vol. 7: Bone Growth-B, CRC Press, Boca Raton, 245-283.
- Castanet J. 2006. Time recording in bone microstructures of endothermic animals; functional relationships. *Comptes Rendus Palevol* 5, 629-636.
- Cazau L. B. y Uliana M. A. 1973. El Cretácico superior continental de la Cuenca Neuquina. V° Congreso Geológico Argentino. Actas 3: 131-163.
- Cerda I. A., Sterli J. y Scheyer T. M. 2016. Bone shell microstructure of *Condorchelys antiqua* Sterli, 2008, a stem turtle from the Jurassic of Patagonia. *Comptes Rendus Palevol*, 15(1-2), 128-141.
- Cerda I. A., Pereyra M. E., Garrone M., Ponce D., Navarro T. G., González R., Militello M., Luna C. A. y Jannello J. M. 2020. A basic guide for sampling and preparation of extant and fossil bones for histological studies. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 20(1), 15-28.
- Chabreck R. H. y Joanen T. 1979. Growth rates of American alligators in Louisiana. *Herpetologica*, 35(1), 51-57.

- Chen T. H. y Lue K. Y. 2002. Growth patterns of the yellow-margined box turtle (*Cuora flavomarginata*) in northern Taiwan. *Journal of Herpetology*, 201-208.
- Chinsamy A. 1990. Physiological implications of the bone histology of *Syntarsus rhodesiensis* (Saurischia: Theropoda). *Palaeontologia africana*, 27, 77-82.
- Chinsamy A. y Raath M. A. 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Palaeontologia Africana* 29, 39-44.
- Chinsamy A. y Elzanowski A. 2001. Evolution of growth pattern in birds. *Nature*, 412(6845), 402-403.
- Chinsamy-Turan A. 2005. The microstructure of dinosaur bone: deciphering biology with fine-scale techniques. John Wiley & Sons. University Press, Baltimore, pp. 1–195.
- Clark J. M. 1986. Phylogenetic relationships of the Crocodylomorph archosaurs. Ph.D. Dissertation, University of Chicago, Chicago.
- Clark J. M. 1994. Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. En: Fraser NC, Sues HD, eds. *In the Shadow of the Dinosaurs; Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge: Cambridge University Press, 84–97.
- Cleuren J. O. H. A. N. y De Vree F. 2000. Feeding in crocodilians. *Feeding: form, function, and evolution in tetrapod vertebrates*, 337-358.
- Cobb S. 1959. A note on the size of the avian olfactory bulb. *Epilepsia* 1 (1 – 5): 394 – 402.
- Colbert E. H. 1952. A pseudosuchian reptile from Arizona. *American Museum of Natural History*. 99(10), 561-592.
- Company J. y Pereda-Suberbiola X. 2017. Long bone histology of a eusuchian crocodyliform from the Upper Cretaceous of Spain: Implications for growth strategy in extinct crocodiles. *Cretaceous Research*, 72, 1-7.

Cope E. D. 1861. Recent species of Emydosaurian reptiles represented in the Museum of the Academy. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 1860, 549-551.

Cope E. D. 1875. The geology of New Mexico. Philadelphia Academy of Natural Sciences Proceedings, pp. 263-267.

Corbella H., Novas F. E., Apesteguía S. y Leanza H. A. 2004. First fision-track age for the dinosaur-bearing Neuquén Group (Upper Cretaceous), Neuquén Basin, Argentina. Revista del Museo de Ciencias Naturales, Nueva Serie 6(2): 227-232. Buenos Aires.

Coria, R. A. y Salgado L. 1995. A new giant carnivorous dinosaur from the Cretaceous of Patagonia. Nature 377: 224-226.

Cormack D. 1987. Ham's histology. Lippincott, New York. 732pages.

Cott, H. 1961. Scientific results of an inquiry into the ecology and economic status of the Nile crocodile (*Crocodilus niloticus*) in Uganda and Northern Rhodesia. The transactions of the Zoological Society of London, 29(4), 211-356.

Cox P. G. y Jeffery N. 2010. Semicircular canals and agility: the influence of size and shape measures. Journal of Anatomy. 216(1), 37-47.

Crush P. J. 1984. A late Upper Triassic sphenosuchid crocodilian from Wales. Palaeontology, 27(1), 131-157.

Cruz C. E., Condat E., Kozłowski E. y Manceda R. 1989. Análisis estratigráfico secuencial del Grupo Neuquén (Cretácico superior) en el valle del río Grande, Provincia de Mendoza. I° Congreso Nacional de Exploración de Hidrocarburos. Mar del Plata. Actas 2: 689-714.

Cubo J., Köhler M. y de Buffrénil V. 2017. Bone histology of *Iberosuchus macrodon* (Sebecosuchia, Crocodylomorpha). Lethaia 50, 495-503.

Cubo J. y Jalil N. E. 2019. Bone histology of *Azendohsaurus laaroussii*: Implications for the evolution of thermometabolism in Archosauromorpha. Paleobiology, 45(2), 317-330.

Cubo J., Sena M. V., Aubier P., Houee G., Claisse P., Faure-Brac M. G., Allain R., Andrade R. C. L. P., Sayão J. M. y Oliveira G. R. 2020. Were Notosuchia (Pseudosuchia:

Crocodylomorpha) warm-blooded? A palaeohistological analysis suggests ectothermy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 131(1), 154-162.

Curtin A. J., Zug, G. R., Medica, P. A. y Spotila, J. R. 2008. Assessing age in the desert tortoise *Gopherus agassizii*: testing skeletochronology with individuals of known age. *Endangered Species Research*, 5(1), 21-27.

Dashzeveg D., Novacek M. J., Norell M. A., Clark J. M., Chiappe L. M., Davidson A., McKenna M. C., Dingus L., Swisher C. y Altangerel, P. 1995. Extraordinary preservation in a new vertebrate assemblage from the Late Cretaceous of Mongolia. *Nature*, 374(6521), 446-449.

Daudin, F.M. 1801. Histoire naturelle, générale et particulière des reptiles, tome 2: 1-432. Dufart, Paris.

Daudin, F.M. 1802. Histoire Naturelle. Générale et Particulière des Reptiles; vol. 2. F. Dufart, Paris.

de Andrade M. B., Edmonds R., Benton M. J. y Schouten R. 2011. A new Berriasian species of *Goniopholis* (Mesoeucrocodylia, Neosuchia) from England, and a review of the genus. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: S66–S108.

de Andrade R. C. L. P. D. y Sayão J. M. 2014. Paleohistology and lifestyle inferences of a dyrosaurid (Archosauria: Crocodylomorpha) from Paraíba Basin (Northeastern Brazil). *PloS One*, 9(7), e102189.

de Andrade R. C. L. P., Bantim R. A. M., de Lima F. J., dos Santos Campos L., de Souza Eleutério L. H. y Sayão J. M. 2015. New data about the presence and absence of the external fundamental system in archosaurs. *Cadernos de Cultura e Ciência*, 14(1), 200-211.

de Andrade R. C. L. P., Sena M. V. A., Araújo E. V., Bantim R. A. M., Riff D. y Sayão J. M. 2018. Osteohistological study on both fossil and living Caimaninae (Crocodyliformes, Crocodylia) from South America and preliminary comments on growth physiology and ecology. *Historical Biology*.

de Broin F. y Taquet P. 1966. Découverte d'un crocodile nouveau dans le Crétacé inférieur du Sahara. Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances de L Academie des Sciences serie D, 262 (22), 2326.

de Buffrénil V. 1982. Morphogenesis of bone ornamentation in extant and extinct crocodilians. Zoomorphology 99: 155-166.

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(4), 425-445.

de Ferraris C. 1968. El Cretácico del norte de la Patagonia. III Jornadas Geológicas Argentinas, Actas 1, 121-144.

de la Fuente M. S., Calvo J.O. y González Riga B. J. 2007. A new Cretaceous chelid turtle from Northern Neuquén Basin Argentina. Ameghiniana 44 (2): 485-492.

de Ricqlès A. J., Meunier F. J., Castanet J. y Francillon-Vieillot H. 1991. Bone 3, bone matrix and bone specific products.

de Ricqlès A., Mateus O., Antunes M. T. y Taquet P. 2001. Histomorphogenesis of embryos of Upper Jurassic theropods from Lourinhã (Portugal). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series IIA-Earth and Planetary Science, 332(10), 647-656.

de Ricqlès A. J., Padian K. y Horner J. R. 2003. On the bone histology of some Triassic pseudosuchian archosaurs and related taxa. Annales de Paléontologie 89(2), 67-101. Elsevier Masson.

de Ricqlès A., Padian K., Knoll F. y Horner J. R. 2008. On the origin of high growth rates in archosaurs and their ancient relatives: complementary histological studies on Triassic archosauriforms and the problem of a “phylogenetic signal” in bone histology. Annales de Paléontologie, 94(2), 57-76.

de Souza Carvalho I. y Bertini R. J. 1999. *Mariliasuchus*: um novo Crocodylomorpha (Notosuchia) do Cretáceo da Bacia Bauru, Brasil. Geología Colombiana, 24, 83-105.

de Souza Carvalho I., Ribeiro L. C. B. y Dos Santos Avilla L. 2004. *Uberabasuchus terrificus* sp. nov., a new Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Upper Cretaceous), Brazil. *Gondwana Research*, vol. 7, num 4, 975-1002.

de Souza Carvalho I., de 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.

Dingus L., Garrido A. C., Scott G. R., Chiappe L. M., Clarke J. y Schmitt J. G. 2009. The litho-, bio-, and magnetostratigraphy of titanosaurian nesting sites in the Anacleto Formation at Auca Mahuevo (Campanian, Neuquén Province, Argentina). En: L. Barry Albright III (Ed.): *Papers on Geology, Vertebrate Paleontology, and Biostratigraphy in Honor of Michael O. Woodburne*. Museum of Northern Arizona Bulletin 65: 237-258.

Doering A. 1882. Geología. En: Informe oficial de la Comisión agregada al Estado Mayor General de la Expedición al Río Negro (Patagonia) realizada en los meses de Abril, Mayo y Junio de 1879, bajo las órdenes del General Julio A. Roca. III° Parte, Geología: 299-530. Buenos Aires.

Donoghue M. J., Doyle J. A., Gauthier J., Kluge A. G. y Rowe T. 1989. The importance of fossils in phylogeny reconstruction. *Annual review of Ecology and Systematics*, 20(1), 431-460.

Dufeu D. y Witmer L. 2007. Ontogeny and phylogeny of the tympanic pneumatic system of crocodyliform archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Vol. 27, Num. 3, 70A-70A.

Dufeu D. L. 2011. The evolution of cranial pneumaticity in Archosauria: Patterns of paratympanic sinus development. Tesis. Athens (OH): Ohio University. 174 pp.

Dufeu 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.

Emmons E. 1856. *Geological report on the midland counties of North Carolina*. George P. Putnam and Co., New York, 352 pp.

Enlow D. H. 1969. The bone of reptiles. *Biology of the Reptilia*, 1, 45-80.

Erickson G. M., Krick B. A., Hamilton M., Bourne G. R., Norell M. A., Lilleodden E. y Sawyer W. G. 2012. Complex dental structure and wear biomechanics in hadrosaurid dinosaurs. *Science*, 338(6103), 98-101.

Farias I. P., Marioni B., Verdade L. M., Bassetti L., Coutinho M. E., de Mendonça S. H., Vieira T.Q., Magnusson W.E. y Campos Z. 2013. Avaliação do risco de extinção do jacaré-do-pantanal *Caiman yacare* (Daudin, 1802) no Brasil. *Biodiversidade Brasileira*, 3(1), 21-30.

Farlow J. O., Hurlburt G. R., Elsey R. M., Britton A. R. y Langston Jr W. 2005. Femoral dimensions and body size of *Alligator mississippiensis*: estimating the size of extinct mesoeucrocodylians. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(2), 354-369.

Farmer C. G. y Sanders K. 2010. Unidirectional airflow in the lungs of alligators. *Science*, 327(5963), 338-340.

Fernández-Blanco 2018. Análisis morfológico del esqueleto de las especies argentinas del género *Caiman* (Alligatoridae: Caimaninae): aportes al conocimiento de la historia evolutiva de los alligatóridos sudamericanos. Tesis, 233pp.

Fernández Dumont M. L., Pona P. y Apesteguía S. 2020. New anatomical information on *Araripesuchus buitreaensis* with implications for the systematics of Uruguaysuchidae (Crocodyliforms, Notosuchia). *Cretaceous Research*, 113, 104494.

Fernández Dumont M. L., Pereyra M. E., Bona P. y Apesteguía S. 2021. New data on the palaeohistology and growth dynamic of the notosuchian *Araripesuchus* Price, 1959. *Lethaia*.

Fiorelli L. E. 2005. Nuevos Restos de *Notosuchus terrestris* Woodward, 1896 (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) del Cretácico Superior (Santoniano) de la Provincia de Neuquén, Patagonia, Argentina. Tesis. 80pp.

Fiorelli L. E., Leardi J. M., Hechenleitner E. M., Pol D., Basilici G., Grellet-Tinner G. 2016. A new late Cretaceous crocodyliform from the western margin of Gondwana (La Rioja Province, Argentina). *Cretaceous Research* 60:194–209.

Francillon-Vieillot H., de Buffrenil V., Castanet J., Géraudie J., Meunier F. J., Sire J. Y., Zylberberg L. y de Ricqlès A. 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. In Carter, J.G. (ed.), *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends* 1. Van Nostrand Reinhold, New York, 471–530.

Franzosa J. W. 2004. Evolution of the Brain in Theropoda (Dinosauria). Tesis. 357pp.

Frey E. 1988. Anatomie des Körperstammes von *Alligator mississippiensis* Daudin: Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Ser A, vol. 424, p. 106.

García B. J. 2011. Skeletochronology of the American *Alligator* (*Alligator mississippiensis*): examination of the utility of elements for histological study. 43pp.

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 of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1494), 961-967.

García Marsa J. A., Agnolin F. y Novas F. E. 2020. Comparative bone microstructure of three archosauromorphs from the Carnian, Late Triassic Chañares Formation of Argentina. *Acta Palaeontológica Polónica* 65 (2): 387–398.

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. Trabajo Final para el Título de Grado. Escuela de Geología de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. 78 pp.

Garrido A. C. 2010. Estratigrafía del Grupo Neuquén, Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Argentina): nueva propuesta de ordenamiento litoestratigráfico. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, NS 12: 121–177.

Garrido A. C. 2011. El Grupo Neuquén (Cretácico Tardío) En La Cuenca Neuquina. Relatorio Del 18° Congreso Geológico Argentino 231-244. Neuquén.

Gasparini Z. B. 1971. Los Notosuchia del Cretácico de América del Sur como un nuevo infraorden de los Mesosuchia (Crocodylia). *Ameghiniana* 8: 83–103.

Gasparini Z., Chiappe L. M. y Fernandez M. 1991. A new Senonian peirosaurid (Crocodylomorpha) from Argentina and a synopsis of the South American Cretaceous crocodilians. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 11(3), 316-333.

Gasparini Z., Buscalioni A. D., Ortega F. y Calvo J. O. 1998. Una nueva especie de *Araripesuchus* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) del Cretácico temprano de Patagonia (Argentina). *Actas del Segundo Congreso Uruguayo de Geología*. Punta del Este, Uruguay: 177–182.

Georgi J. A. 2008. Semicircular canal morphology as evidence of locomotor environment in amniotes. State University of New York at Stony Brook. Tesis. 223pp.

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.

Gmelin J. F. 1789. "*Lacerta gangetica*". Caroli a Linné. *Systema naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis* Tomus I. Pars III. Leipzig: G. E. Beers 1057–1058.

Goloboff P., Farris J. S. y Nixon K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774–786.

Goloboff P. A. y Catalano S. A. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* 32(3):221–238.

Gomani E. M. 1997. A crocodyliiform from the Early Cretaceous dinosaur beds, northern Malawi. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17(2), 280-294.

- Gonzalez R., Gallina P. A. y Cerda I. A. 2017. Multiple paleopathologies in the dinosaur *Bonitasaura salgadoi* (Sauropoda: Titanosauria) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 79, 159-170.
- Grigg G. y Kirshner D. 2015. *Biology and Evolution of Crocodylians*. CSIRO Publishing, Melbourne, Clayton South, 671 pp.
- Guarino F. M., Andreone F. y Angelini F. 1998. Growth and longevity by skeletochronological analysis in *Mantidactylus microtympenum*, a rain-forest anuran from southern Madagascar. *Copeia* 1998(1), 194-198.
- 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.
- Hay O. P. 1930. *Second Bibliography and Catalogue of the Fossil Vertebrata of North America*, Vol. 2, 2. Carnegie Institution of Washington, Washington DC, 1094 pp.
- Hecht M. K. 1991. *Araripesuchus* Price, 1959. Santana Fossils, TFH Publications, New Jersey, 342-347.
- Hennig W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press: Urbana, Illinois.
- Hill R. V. 2010. Osteoderms of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the late cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(sup1), 154-176.
- Hoffstetter R. y Gasc J. P. 1973. Vertebrae and ribs of modern reptiles. En: *Biology of Reptilia* Vol. 1 (Gans, C. and Parsons, T. eds.): 201-233
- 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, 457e484.
- 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, 39-146.

Horner J. R., Padian K. y de Ricqlès A. 2001. Comparative osteohistology of some embryonic and perinatal archosaurs: developmental and behavioral implications for dinosaurs. *Paleobiology*, 27(1), 39-58.

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* 304(8), 1759-1775.

Hua S. y De Buffrenil V. 1996. Bone histology as a clue in the interpretation of functional adaptations in the *Thalattosuchia* (Reptilia, Crocodylia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(4), 703-717.

Hugi J. y Sánchez-Villagra M. R. 2012. Life history and skeletal adaptations in the Galapagos marine iguana (*Amblyrhynchus cristatus*) as reconstructed with bone histological data a comparative study of iguanines. *Journal of Herpetology*, 46(3), 312-324.

Hutton J. M. 1987. Techniques for ageing wild crocodilians. *Wildlife Management: Crocodiles and Alligators*, Capítulo 20, 211-216.

Huxley T. H. 1875. On *Stagonolepis robertsoni*, and on the evolution of the Crocodilia. *Quarterly Journal of the Geological Society*, 31(1-4), 423-438.

Ibrahim N., Sereno P. C., Varricchio D. J., Martill D. M., Dutheil D. B., Unwin D. M., Baidder L., Larsson H. C. E., Zouhri S. y Kaoukaya A. 2020. Geology and paleontology of the Upper Cretaceous Kem Kem Group of eastern Morocco. *ZooKeys* 928: 1–216.

Iordansky N. N. 1964. The jaw muscles of the crocodiles and some relating structures of the crocodilian skull. *Anatomischer Anzeiger* 115, 256-280.

Iordansky N. N. 1973. The skull of the Crocodilia. En: Gans, C., Parsons, A.T.S. (Eds.), *Biology of the Reptilia*, 4. Academic Press, London, pp. 201-260.

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: 1255–1264.
- Jirak D. y Janacek J. 2017. Volume of the crocodilian brain and endocast during ontogeny. *PloS one*, 12(6), e0178491.
- Kardong, K. V. 2007. Vertebrados: anatomía comparada, función y evolución. Cuarta Edición, McGrawHill-Interamericana de España, 782 pp.
- Kellner A. W. 1994. Comments on the paleobiogeography of Cretaceous archosaurs during the opening of the South Atlantic Ocean. *Acta Geologica Leopoldensia* 17: 615–625.
- Keidel J. 1917. Über das patagonische Tafelland und ihre zuehungen zu den geologischen ercheinnugen in den Argentinischen Anden gebiet und Litoral. *Zeitschrift der Deutsche Akademie Wiessenschaft* 3(5-6): 219-245. Stuttgart.
- Keidel J. 1925. Sobre la estructura tectónica de las capas petrolíferas en el oriente del Territorio del Neuquén. Ministerio de Agricultura. Dirección General de Minería y Geología, Publicación 8: 5-67. Buenos Aires.
- Kelly S. y Olsen H. 1993. Terminal fans-a review with reference to Devonian examples. En: Fielding, C. (Ed.), *Current Research in Fluvial Sedimentology*. *Sedimentary Geology*, 85, pp. 339-374.
- Kitching I. J., Forey P., Humphries C., y Williams D. 1998. *Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis* (No. 11). Oxford University Press, USA.
- Klein N. y Sander P. M. 2007. Bone histology and growth of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus engelhardti* von Meyer, 1837 from the Norian bonebeds of Trossingen (Germany) and Frick (Switzerland). *Special Papers in Palaeontology* 77, 169.
- Klein N., Scheyer T. y Tütken T. 2009. Skeletochronology and isotopic analysis of a captive individual of *Alligator mississippiensis* Daudin, 1802. *Fossil Record*, 12(2), 121-131.

Kley N. J., Sertich J. J., 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. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(sup1), 13-98.

Lambe L. M. 1907. On a new crocodilian genus and species from the Judith River Formation of Alberta. *Transactions of the Royal Society of Canada*, 4, 219-244.

Lance V. A. 2003. Alligator physiology and life history: the importance of temperature. *Experimental gerontology*, 38(7), 801-805.

Larsson H. C. y Gado B. 2000. A new Early Cretaceous crocodyliform from Niger. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 131-141.

Laurenti J. N. 1768. Specimen medicum, exhibens synopin reptilium emendatam cum experimentis circa venena et antidota reptilium Austriacorum. Trattner.

Leanza H., Apesteguía S., Novas F. y De La Fuente M. 2004. Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. *Cretaceous Research* 25:61–87.

Leanza H. A. 2009. Las principales discontinuidades del Mesozoico de la cuenca Neuquina según observaciones de superficie. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie* 11 (2), 145-184. Buenos Aires.

Leardi J. M., Fiorelli L. E. y Gasparini Z. 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.

Leardi J. M., Pol D., Novas F. E. y Suárez Riglos M. 2015b. The postcranial anatomy of *Yacararani boliviensis* and the phylogenetic significance of the notosuchian postcranial skeleton. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35(6), e995187.

Leardi J. M., Pol D. y Gasparini Z. 2018. New Patagonian baurusuchids (Crocodylomorpha; Notosuchia) from the Bajo de la Carpa Formation (Upper Cretaceous; Neuquén, Argentina):

new evidences of the early sebecosuchian diversification in Gondwana. *Comptes Rendus Palevol*, 17(8), 504-521.

Lecuona A., Desojo J. B. y Cerda I. A. 2020. New information on the anatomy and histology of *Gracilisuchus stipanicorum* (Archosauria: Pseudosuchia) from the Chañares Formation (early Carnian), Argentina.

Lee A. H. 2004. Histological organization and its relationship to function in the femur of *Alligator mississippiensis*. *Journal of Anatomy*, 204(3), 197-207.

Legendre L. J., Segalen L. y Cubo J. 2013. Evidence for high bone growth rate in *Euparkeria* obtained using a new paleohistological inference model for the humerus. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(6), 1343-1350.

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.

Legendre L. J. y Davesne D. 2020. The evolution of mechanisms involved in vertebrate endothermy. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 375(1793), 20190136.

Leitch, D.B. y Catania, K.C. 2012. Structure, innervation and response properties of integumentary sensory organs in crocodilians. *Journal of Experimental Biology* 215: 4217 – 4230.

Liem K., Bemis W., Walker W. y Grande, L. 2000. *Functional Anatomy of the Vertebrates: An Evolutionary Perspective*. Cengage Learning.

Lemey P., Salemi M., y Vandamme A. M. (Eds.). 2009. *The phylogenetic handbook: a practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing*. Cambridge University Press.

Linnaeus C. 1758. *Systema Naturae per Regna Tria Naturae*. Tomus I. Editio Decima, Reformata. Holmiae, Laurentii Salvii.

Lipscomb D. 1998. *Basics of cladistic analysis*. George Washington University.

- Magnusson W. E., Lima A. P., Hero J. M., Sanaiotti T. M. y Yamakoshi M. 1990. *Paleosuchus trigonatus* nests: sources of heat and embryo sex ratios. *Journal of Herpetology*, 24(4), 397-400.
- Magnusson W. E. y Lima A. P. 1991. The ecology of a cryptic predator, *Paleosuchus trigonatus*, in a tropical rainforest. *Journal of Herpetology*, 25(1), 41-48.
- Makovicky P. J., Apesteguía S. y Agnolín, F. L. 2005. The earliest dromaeosaurid theropod from South America. *Nature* 437, 1007-1011.
- Makovicky P. J., Apesteguía S. y Gianechini F. A. 2012. A new coelurosaurian theropod from the La Buitrera fossil locality of Río Negro. Argentina. *Fieldiana Life and Earth Sciences* 5, 90-98.
- Marsh O. C. 1890. Description of new dinosaurian reptiles. *American Journal of Sciences* 229, 81-86.
- Marshall J. 2000. Sedimentology of a Devonian faults-bounded braidplain and lacustrine fill in the lower part of the Skrinkle Sandstone, Dyfed, Wales. *Sedimentology* 47, 325-342.
- 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., Marinho T. S., Iori F. V. y Ribeiro L. C. 2018. The first *Caipirasuchus* (Mesoeucrocodylia, Notosuchia) from the Late Cretaceous of Minas Gerais, Brazil: new insights on sphagesaurid anatomy and taxonomy. *PeerJ* 6: 5594.
- Méndez V., Zanettini J. C. y Zappetini E. O. 1987. Aspectos geológicos del Orógeno Andino Central de la República Argentina. X Congreso Geológico Argentino. Actas 1: 181-184.
- Meers M. B. 2003. Crocodylian forelimb musculature and its relevance to Archosauria. The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology: An Official Publication of the American Association of Anatomists, 274(2), 891-916.

Michard J. G., De Broin, F., Brunet M., y Hell J. 1990. Le plus ancien crocodilien néosuchien spécialisé à caractères ‘eusuchiens’ du continent africain (Crétacé inférieur, Cameroun). Comptes Rendus de l’Académie des Sciences de Paris, 311, 365-371.

Montefeltro F. C. 2013. Revisão filogenética de Mesoeucrocodylia: irradiação basal e principais controversias. Tesis Doctoral, Universidad de São Paulo.

Montefeltro F. C., Andrade D. V. y Larsson H. C. E. 2016. The evolution of the meatal chamber in crocodyliforms. Journal of Anatomy Volume 228 Issue 5.

Montes L., Le Roy N., Perret M., De Buffrenil V., Castanet J. y Cubo J. 2007. Relationships between bone growth rate, body mass and resting metabolic rate in growing amniotes: a phylogenetic approach. Biological Journal of the Linnean Society, 92(1), 63-76.

Mook C. C. 1934. The evolution and classification of the Crocodilia. The Journal of Geology, 42(3), 295-304.

Moulton T. P., Magnusson W. E. y Melo M. T. Q. 1999. Growth of *Caiman latirostris* inhabiting a coastal environment in Brazil. Journal of Herpetology, 33(3), 479-484.

Nagy K. A. 2000. Energy costs of growth in neonate reptiles. Herpetological Monographs, 14, 378-387.

Nakajima Y., Hirayama R. y Endo H. 2014. Turtle humeral microanatomy and its relationship to lifestyle. Biological Journal of the Linnean Society, 112(4), 719-734.

Neill W. T. 1971. The last of the ruling reptiles: alligators, crocodiles, and their kin. Colum U Press, New York, NY, and London, 486 pp.

Nesbitt S. J., Stocker M. R., Small B. J. y Downs A. 2009. The osteology and relationships of *Vancleavea campi* (Reptilia: Archosauriformes). Zoological Journal of the Linnean Society, 157(4), 814-864.

Nieto M. N., Degrange F. J., Sellers K. C., Pol D. y Holliday C. M. 2021. Biomechanical performance of the cranio-mandibular complex of the small notosuchian *Araripesuchus*

gomesii (Notosuchia, Uruguaysuchidae). The Anatomical Record.
<https://doi.org/10.1002/ar.24697>

Nobre P. H., de Souza Carvalho I., de Vasconcellos F. M. y Souto P. R. 2008. Feeding behavior of the gondwanic Crocodylomorpha Mariliasuchus amarali from the upper cretaceous Bauru Basin, Brazil. Gondwana Research, 13(1), 139-145.

Novas F. E., Pais D. F., Pol D., Carvalho I. D. S., Scanferla A., Mones A. y Riglos M. S. 2009. Bizarre notosuchian crocodyliiform with associated eggs from the Upper Cretaceous of Bolivia. Journal of Vertebrate Paleontology 29, 1316-1320.

Ortega F., Gasparini Z., Buscalioni A. D. y Calvo J. O. 2000. A new species of *Araripesuchus* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Lower Cretaceous of Patagonia (Argentina). Journal of Vertebrate Paleont. 20: 57-76.

Padian K., Horner J. R. y De Ricqlès A. 2004. Growth in small dinosaurs and pterosaurs: the evolution of archosaurian growth strategies. Journal of Vertebrate Paleontology, 24(3), 555-571.

Padian K. y Lamm, E. T. 2013. Bone histology of fossil tetrapods. University of California Press.

Parrish J. M. 1987. The origin of crocodilian locomotion. Paleobiology, 13(4), 396-414.

Patnaik B. K. y Behera H. N. 1981. Age-determination in the tropical agamid garden lizard, *Calotes versicolor* (Daudin), based on bone histology. Experimental Gerontology 16(4), 295-307.

Peabody F. E. 1961. Annual growth zones in living and fossil vertebrates. Journal of Morphology 108(1), 11-62.

Petermann H., Koch N. M. y Gauthier J. A. 2017. Osteohistology and sequence of suture fusion reveal complex environmentally influenced growth in the teiid lizard *Aspidoscelis tigris* -Implications for fossil squamates. Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology, 475, 12-22.

Piras P., Colangelo P., Adams D. C., Buscalioni A., Cubo J., Kotsakis T., Meloro C. y Raia, P. 2010. The *Gavialis–Tomistoma* debate: the contribution of skull ontogenetic allometry and growth trajectories to the study of crocodylian relationships. *Evolution & development*, 12(6), 568-579.

Pol D. 1999. El esqueleto postcraniano de *Notosuchus terrestris* (Archosauria: Crocodyliformes) del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina y su información filogenética. 160pp.

Pol D., Apesteguía S., Novas F. E. y Carignano A. P. 2002. Evolución y paleobiogeografía de los cocodrilos del Cretácico tardío de Gondwana. Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Corrientes.

Pol D. 2003. New materials of *Sphagesaurus huenei* (Crocodylomorpha: Meseoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 817-831.

Pol D. y Apesteguía S. 2005. New *Araripesuchus* remains from the early late cretaceous (Cenomanian–Turonian) of Patagonia. *American Museum Novitates*, 2005 (3490), 1-38.

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., 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): 93105.

Ponton F., Elżanowski A., Castanet J., Chinsamy A., De Margerie E., De Ricqlès A. y Cubo J. 2004. Variation of the outer circumferential layer in the limb bones of birds. *Acta Ornithologica*, 39(2), 137-140.

Porter W. R., Sedlmayr J. C. y Witmer L. M. 2016. Vascular patterns in the heads of crocodilians: blood vessels and sites of thermal exchange. *Journal of Anatomy*, 229(6), 800-824.

Price L. I. 1959. Sobre um crocodilídeo Notossúquio do Cretácico Brasileiro. Boletim do Departamento Nacional da Produção Mineral, Divisão de Geologia e Mineralogia, Rio de Janeiro 188:7–55.

Raath M. A. 1969. A new coelurosaurian dinosaur from the Forest Sandstone of Rhodesia. National Museums of Rhodesia.

Rasband W. 2003. Image J. 1.30. Bethesda: National Institutes of Health.

Reid R. E. H. 1996. Bone histology of the Cleveland-Lloyd dinosaurs and of dinosaurs in general, Part I: Introduction: Introduction to bone tissues. Brigham Young University Geology Studies, 41, 25-72.

Romer A. S. 1923. Crocodilian pelvic muscles and their avian and reptilian homologues. Bulletin of the American Museum of Natural History XLVIII: 533-552.

Romer A. S. 1956. Osteology of Reptiles. Chicago University Press.

Romer A. S. 1966. Vertebrate Paleontology. 3rd edn. University of Chicago Press, Chicago.

Romer A.S. 1971: The Chãnares (Argentina) Triassic Reptile Fauna: Two New Long-snouted Thecodonts, *Chanaresuchus* and *Gualosuchus*. XI. Museum. of Comparative Zoology.

Romer A. S. 1972: The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XV. Further remains of the thecodonts *Lagerpeton* and *Lagosuchus*. Breviora, 394, 1-7.

Rougier G. W., Apesteguía S. y Gaetano L. C. 2011. Highly specialized mammalian skulls from the Late Cretaceous of South America. Nature 479, 97-102

Rusconi C. 1933. Sobre reptiles cretáceos del Uruguay (*Uruguaysuchus aznarezi* n. g. n. sp.) y sus relaciones con los notosúquidos de Patagonia. Boletín del Instituto Geológico del Uruguay 19: 1–64.

Salisbury S.W., Frey E., Martill D. M. y Buchy M. C. 2003: A new crocodilian from the Lower Cretaceous Crato Formation of north-eastern Brazil. Palaeontographica Abteilung A, 3-47.

Sánchez M. L. y Asurmendi E. 2015. Stratigraphy and sedimentology of the terminal fan of Candeleros Formation (Neuquen Group), Lower Cretaceous, Neuquén basin, provinces of Neuquén and Mendoza, Argentina. *Andean Geology* 42 (3), 329-348.

Sánchez M. L. y Asurmendi E., 2016. Evolución tectono-estratigráfica del relleno del sistema de cuencas de antepaís andino cretácico: Grupo Neuquén en la región central de la Cuenca Neuquina. 7 Congreso Latinoamericano de Sedimentología 15 Reunión Argentina De Sedimentología. Actas 148. Santa Rosa.

Sánchez M. L., Asurmendi E., Candia Halupczok D. y Toro E. 2016. Los paleodesiertos del Grupo Neuquén en una cuenca de antepaís de retroarco, Cuenca Neuquina. 7 Congreso Latinoamericano de Sedimentología 15 Reunión Argentina De Sedimentología. Actas 149. Santa Rosa.

Sander P. M. 2000. Longbone histology of the Tendaguru sauropods: implications for growth and biology. *Paleobiology* 26(3), 466-488.

Sander P. M., Klein N., Buffetaut E., Cuny G., Suteethorn V. y Le Loeuff J. 2004. Adaptive radiation in sauropod dinosaurs: bone histology indicates rapid evolution of giant body size through acceleration. *Organisms Diversity & Evolution*, 4(3), 165-173.

Saunders J. C., Duncan R. K., Doan D. E. y Werner Y. L. 2000. The middle ear of reptiles and birds. 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.

Sayao J. M., Bantim R. A., Andrade R. C., Lima F. J., Saraiva A. A., Figueiredo R. G. y Kellner A. W. 2016. Paleohistology of *Susisuchus anatoceps* (Crocodylomorpha, Neosuchia): comments on growth strategies and lifestyle. *Plos One*, 11(5), e0155297.

Schneider J. G. 1801. *Historiae Amphibiorum naturalis et literariae. Fasciculus secundus continens Crocodilos, Scincos, Chamaesauras, Boas. Pseudoboas, Elapes, Angues. Amphisbaenas et Caecilias*. Frommanni, Jena. 374 pp.

Schumacher G. H. 1973. The head muscles and hyolaryngeal skeleton of turtles and crocodilians. In: Gans, C. (Ed.), *Biology of the Reptilia*, vol. 4. Academic Press, London, pp. 101-199.

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, 201-246.

Schweitzer M. H. y Marshall C. L. 2001. A molecular model for the evolution of endothermy in the theropod-bird lineage. *Journal of Experimental Zoology*, 291(4), 317-338.

Schweitzer M. H., Elsey R. M., Dacke C. G., Horner J. R. y Lamm E. T. 2007. Do egg-laying crocodilian (*Alligator mississippiensis*) archosaurs form medullary bone?. *Bone*, 40(4), 1152-1158.

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.

Sena M. V., Andrade R. C., Sayão J. M. y Oliveira G. R. 2018. Bone microanatomy of *Pepesuchus deiseae* (Mesoeucrocodylia, Peirosauridae) reveals a mature individual from the Upper Cretaceous of Brazil. *Cretaceous Research*, 90, 335-348.

Sereno P. C., Larsson H. C., Sidor C. A. y Gado B. 2001. The giant crocodyliform *Sarcosuchus* from the Cretaceous of Africa. *Science*, 294(5546), 1516-1519.

Sereno P. C., Sidor C. A., Larsson H. C. E. 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 H. C. E. 2009. Cretaceous crocodyliforms from the Sahara. *ZooKeys* 28:1-143.

Seymour R. S., Bennett-Stamper C. L., Johnston S. D., Carrier D. R. y Grigg G. C. 2004. Evidence for endothermic ancestors of crocodiles at the stem of archosaur evolution. *Physiological and Biochemical Zoology*, 77(6), 1051-1067.

Simón M. E. y Kellner A.W. 2003. New sphenodontid (Lepidosauria, Rhynchocephalia, Eilenodontinae) from the Candeleros Formation, Cenomanian of Patagonia, Argentina. Boletim do Museu Nacional, Nova Série. Geologia 68: 1-12.

Sipla J. S. 2007. The semicircular canals of birds and non-avian theropod dinosaurs. Stony Brook University. Tesis. 241 pp.

Smirina E. M. 1994. Age determination and longevity in amphibians. Gerontology 40(2-4), 133-146.

Sneh A. 1983. Desert stream sequences in the Sinai Peninsula. Journal of Sedimentary Petrology 53, 1271-1279.

Snover M. L. y Hohn A. A. 2004. Validation and interpretation of annual skeletal marks in loggerhead (*Caretta caretta*) and Kemp's ridley (*Lepidochelys kempii*) sea turtles. Fish B-NOAA. 102(4), 682-692.

Soares D. 2002. Neurology: An ancient sensory organ in crocodilians. Nature 417: 241 – 242.

Soto M. 2005. Especulaciones sobre Uruguaysuchus (Crocodyliformes, Meso-eucrocodylia). VIII Jornadas de Zoología el Uruguay, Montevideo. *Actas*, 108.

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 163: S173–S198.

Spix J. B. V. 1825: Animalia nova sive species novae lacertarum quas in itinere per brasiliam annis mdcccxvii-mdcccxx.

Starck J. M. y Chinsamy A. 2002. Bone microstructure and developmental plasticity in birds and other dinosaurs. Journal of Morphology, 254(3), 232-246.

Stipanovic P. N., Rodrigo F., Baulies O. L. y Martínez C. G. 1968. Las Formaciones presenonianas en el denominado Macizo Nordpatagónico y regiones adyacentes. Revista de la Asociación Geológica Argentina 23(2): 67-98.

Therrien F. y Henderson D. M. 2007. My theropod is bigger than yours... or not: estimating body size from skull length in theropods. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(1), 108-115.

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.

Tumarkin-Deratzian A. R. 2007. Fibrolamellar bone in wild adult *Alligator mississippiensis*. *Journal of Herpetology*, 41(2), 341-345.

Tunbridge I. P. 1981. Sandy high-energy flood sedimentation – Some criteria for recognition, with an example from the Devonian of S.W. England. *Sedimentary Geology* 28: 79-95.

Tunik M., Folguera A., Naipauer M., Pimentel M. y Ramos V. 2010. Early uplift and orogenic deformation in the Neuquén Basin: constraints on the Andean uplift from U-PB and Hf isotopic data of detrital zircons. *Tectonophysics* 489(1-4): 258-273.

Turner A. H. 2004. Crocodyliiform biogeography during the Cretaceous: evidence of Gondwanan vicariance from biogeographical analysis. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1552), 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 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. y Sertich J. J. W. 2010. Phylogenetic history of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Memoir 10: 177–236.

Turner A. H. y Pritchard A. C. 2015. The monophyly of Susisuchidae (Crocodyliformes) and its phylogenetic placement in Neosuchia. *PeerJ*, 3, e759.

Vasconcellos F. M., Carvalho I. S. y Nobre P. H. 2002. Aspectos ecológicos de *Mariliasuchus amarali* (Crocodylomorpha) do Cretáceo Superior da Bacia Bauru. *Paleontologia em destaque*, año 17, num 40, 43-44.

Von Meyer H. H. 1837. Mitteilung an Prof. Bronn (*Plateosaurus engelhardti*). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 1837, 316.

Walls G. L. 1942. *The vertebrate eye and its adaptive radiation*. Hafner Publishing Company, 785 pp.

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.

Waskow K. y Mateus O. 2017. Dorsal rib histology of dinosaurs and a crocodylomorph from western Portugal: skeletochronological implications on age determination and life history traits.

Webb G. J. W. y Messel H. 1979. Wariness in *Crocodylus porosus* (Reptilia: Crocodylidae). *Wildlife Research*, 6(2), 227-234.

Webb G. J., Hollis G. J. y Manolis S. C. 1991. Feeding, growth, and food conversion rates of wild juvenile saltwater crocodiles (*Crocodylus porosus*). *Journal of Herpetology*, 462-473.

Werning S. y Irmis R. 2010. Reconstructing the ontogeny of the Triassic basal archosauromorph *Trilophosaurus* using bone histology and limb bone morphometrics. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(3).

Werning S. A. 2013. Evolution of bone histological characters in amniotes, and the implications for the evolution of growth and metabolism. Tesis Doctoral, UC Berkeley.

Whetstone K. N. y Whybrow P. J. 1983. A “cursorial” crocodilian from the Triassic of Lesotho (Basutoland), southern Africa. *Occasional Papers of the Museum of Natural History*, 106. University of Kansas, pp. 1e37.

Wichmann R. 1927. Sobre las facies lacustres Senoniana de los estratos con dinosaurios y su fauna. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias 30(1-4): 383-406.

Werning S. A. 2013. Evolution of bone histological characters in amniotes, and the implications for the evolution of growth and metabolism. Tesis Doctoral, UC Berkeley.

Wink C. S. y Elsey R. M. 1986. Changes in femoral morphology during egg-laying in *Alligator mississippiensis*. Journal of Morphology 189, 183-188.

Wink C. S., Elsey R. M. y Hill E. M. 1987. Changes in femoral robusticity and porosity during the reproductive cycle of the female alligator *Alligator mississippiensis*. Journal of Morphology, 193: 317–321

Witmer L. M. y Ridgely R. C. 2008. The paranasal air sinuses of predatory and armored dinosaurs (Archosauria: Theropoda and Ankylosauria) and their contribution to cephalic structure. The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology, 291(11), 1362-1388.

Woodward A. S. 1896. On two Mesozoic crocodilians *Notosuchus* (genus novum) and *Cynodontosuchus* (genus novum) from the Red Sandstones of the territory of Neuquén (Argentina). Anales del Museo de La Plata, Paleontología 4:1–20.

Woodward A. S. 1907. Goniopholis bartii from Bahia (Brasil). Quart J. Geol. Sac, 62.

Woodward H. N., Horner J. R. y Farlow J. O. 2011: Osteohistological evidence for determinate growth in the American alligator. Journal of Herpetology, 45(3), 339-343.

Woodward H. N., Horner J. R. y Farlow J. O. 2014: Quantification of intraskeletal histovariability in *Alligator mississippiensis* and implications for vertebrate osteohistology. PeerJ., 2, e422.

Wu X. C. y Sues H. D. 1996. Anatomy and phylogenetic relationships of *Chimaerasuchus paradoxus*, an unusual crocodyliform reptile from the Lower Cretaceous of Hubei, China Journal of Vertebrate Paleontology 16:688–702.

Zaher H., Apesteguia S. y Scanferla C. A. 2009. The anatomy of the upper cretaceous snake *Najash rionegrina* Apesteguía & Zaher, 2006, and the evolution of limblessness in snakes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 156(4), 801-826.

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

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.

Zug G. R., Wynn A. H. y Ruckdeschel C. 1986. Age determination of loggerhead sea turtles, *Caretta caretta*, by incremental growth marks in the skeleton. *Smithsonian contributions to Zoology* 427, 1-34.