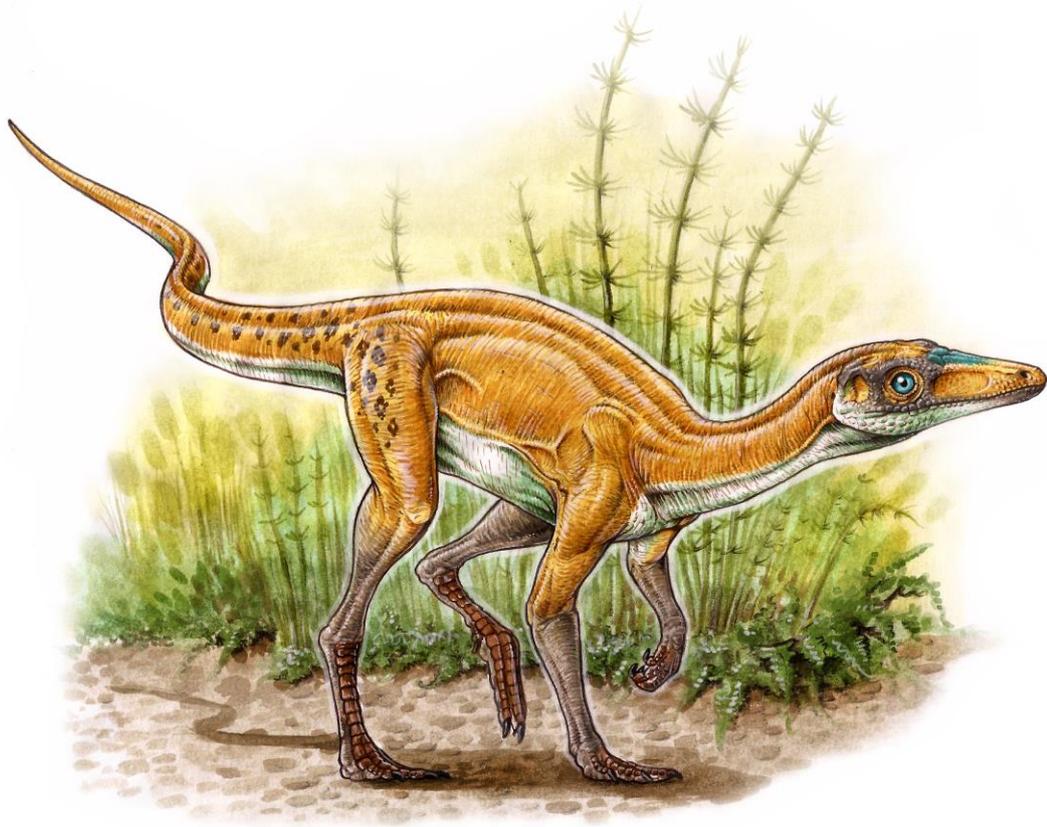


**ESTUDIO DE LOS DINOSAUROMORPHA (REPTILIA, ARCHOSAURIA) DE LA
FORMACIÓN CHAÑARES (TRIÁSICO SUPERIOR), PROVINCIA DE LA RIOJA,
ARGENTINA. SUS IMPLICANCIAS EN EL ORIGEN DE LOS DINOSAURIOS**

FEDERICO LISANDRO AGNOLÍN



Directores: Dr. Fernando E. Novas Dr. Leopoldo Soibelzon

Lugar de trabajo: Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”. Buenos Aires, Argentina.

Institución: Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.

2017

RESUMEN

En la presente tesis se lleva adelante un estudio descriptivo, comparativo y filogenético de los dinosauriomorfos basales hallados en niveles de la Formación Chañares, Triásico Superior (Carniano temprano), aflorantes en el Parque Nacional Talampaya, provincia de La Rioja, Argentina. Los taxones analizados incluyen a *Lagerpeton chanarensis*, *Lagosuchus lilloensis*, *Marasuchus talampayensis*, *Lewisuchus admixtus* y *Pseudolagosuchus major*.

Una revisión de los caracteres anatómicos de *Lagerpeton chanarensis* (unánimemente interpretado como un Dinosauromorpha basal por autores previos) resulta en el reconocimiento de numerosas similitudes con arcosauriformes basales del clado Proterochampsia. Adicionalmente, la estructura de la cadera y del miembro posterior indican que *Lagerpeton* poseía un andar más esparrancado que el linaje de los dinosauriformes.

Se revalida a *Lagosuchus talampayensis* (previamente considerado como un *nomen dubium*) y se lo considera como sinónimo más antiguo de *Marasuchus lilloensis*.

Se describe un nuevo ejemplar de *Lewisuchus admixtus*, cuyos caracteres permiten confirmar que *Pseudolagosuchus admixtus* es un sinónimo menor de *Lewisuchus*.

Se describe un nuevo género y especie de Dinosauriformes de la Formación Chañares, con numerosos rasgos derivados que permiten reconocerlo como un representante del clado Saurischia.

El análisis filogenético aquí elaborado deriva también en una serie de implicancias con respecto a la filogenia de Dinosauria basales. En primer lugar, una revisión de *Pisanosaurus mertii*, Formación Ischigualasto (Carniano Superior), permite reubicarlo como grupo hermano de Dinosauria, rechazando así la hipótesis de que se trataba de un ornitisquio basal.

De este modo, no existen registros concretos de dinosaurios Ornithischia para el Período Triásico.

Herrerasauridae y Guaibasauridae resultan dentro de Saurischia, pero por fuera del clado que incluye a Theropoda y Sauropodomorpha (=Eusaurischia). Herrerasauria incluye además de Herrerasauridae al taxón norteamericano *Chindesaurus bryansmalli* (Formación Chinle, Hayden Quarry, Nuevo México). Sobre la base de observación del material disponible, *Tawa hallae* descrito como el Neotheropoda más basal y antiguo conocido constituye un sinónimo de *Chindesaurus bryansmalli*.

Por otro lado, Guaibasauridae se compone de formas problemáticas, previamente asociadas con los Sauropodomorpha, como ser *Guaibasaurus*, *Eoraptor*, *Eodromaeus*, *Panphagia*, *Saturnalia*, y *Pampadromaeus*. Bajo este nuevo arreglo taxonómico, los supuesto ornitisquios, sauropodomorfos y terópodos pre-Carnianos no resultan más que linajes tempranos que sufren una extinción hacia el límite Carniano-Noriano. Posteriormente, durante el Noriano, Theropoda y Sauropodomorpha *sensu stricto* se constituyen en los clados dominantes de los ecosistemas terrestres.

El reconocimiento de Silesauridae y *Pisanosaurus* como grupos hermano sucesivos de Dinosauria, fortalece la hipótesis que sustenta que la condición herbívora era ancestral para Dinosauria. Sobre la base del presente análisis, es posible inferir una condición monofilética para la herbivoría en Silesauridae, *Pisanosaurus*, Ornithischia, Sauropodomorpha y Guaibasauridae, mientras que los caracteres relacionados con la carnivoría presentes en Herrerasauria y Theropoda habrían sido adquiridos convergentemente.

ABSTRACT

Present PhD thesis includes a descriptive, comparative, and phylogenetical analysis of basal dinosauriforms found in levels of the Chañares Formation, Upper Triassic (early Carnian), that outcrop at the Parque Nacional Talampaya, La Rioja province, Argentina. The analyzed taxa include *Lagerpeton chanarensis*, *Lagosuchus lilloensis*, *Marasuchus talampayensis*, *Lewisuchus admixtus*, and *Pseudolagosuchus major*.

The reanalysis of several anatomical features of *Lagerpeton chanarensis* (unanimously interpreted as a basal dinosauromorph by previous authors) results in the recognition of several similarities with basal archosauriforms of the Proterochampsia clade. Additionally, the morphology of the pelvic girdle and hindlimb, indicates that *Lagerpeton* has a sprawling locomotion, different from dinosauriform taxa.

On the other side, after a detailed analysis *Lagosuchus talampayensis* (previously considered as a *nomen dubium*) is revalidated, and is considered as the senior synonym of *Marasuchus lilloensis*.

A new specimen of *Lewisuchus admixtus* is described. Its features allow to confirm the hypothesis sustaining that *Pseudolagosuchus admixtus* is a junior synonym of *Lewisuchus*.

A new genus and species of Dinosauriformes from the Chañares Formation is described. It shows several derived features that allow recognizing it as a new representative of the Saurischia clade.

The phylogenetic analysis here performed results in several implicances regarding the phylogenetic relationships among basal dinosaurs. On the first hand, an overview of *Pisanosaurus mertii* (Ischigualasto Formation; Upper Carnian), allows reinterpreting it as the sister group of Dinosauria, contrasting with previous hypotheses that included it among

basal ornithischians. In this way, there are no single records of Ornithischia in the Triassic Period.

Herrerasauridae and Guaibasauridae are nested within Saurischia, but as sister to the clade including Theropoda and Sauropodomorpha (=Eusaurischia). Herrerasauria includes Herrerasauridae and the North American taxon *Chindesaurus bryansmalli* (Chinle Formation, Hayden Quarry, New Mexico). On the basis of the observation of available material, *Tawa hallae*, described as the most ancient and basal neotheropod constitutes a junior synonym of *Chindesaurus bryansmalli*.

On the other side, Guaibasauridae is composed by problematic taxa, previously referred to Sauropodomorpha, including *Guaibasaurus*, *Eoraptor*, *Eodromaeus*, *Panphagia*, *Saturnalia*, y *Pampadromaeus*. Under this new arrangement, the possible pre-Carnian ornithischians, sauropodomorphs, and theropods are reinterpreted as early lineages that become extinct by the Carnian-Norian limit. Posteriorly, during the Norian, Theropoda and Sauropodomorpha *sensu stricto* become the dominant clades of terrestrial ecosystems.

The recognition of Silesauridae and *Pisanosaurus* as successive stem taxa to Dinosauria, strengthen the hypothesis that sustain that herbivory was ancestral for Dinosauria. On the basis of present analysis, it is possible to infer a monophyletic condition for the herbivorous condition in Silesauridae, *Pisanosaurus*, Ornithischia, Sauropodomorpha and Guaibasauridae, whereas features related to carnivory in Herrerasauria and Theropoda were acquired by convergent phenomena.

ÍNDICE

CAPÍTULO 1- INTRODUCCIÓN.....	10
CAPÍTULO 2- OBJETIVOS E HIPÓTESIS A PONER A PRUEBA.....	14
CAPÍTULO 3- MATERIALES Y MÉTODOS.....	17
Especímenes y figuras.....	17
Análisis filogenético.....	18
Muestreo de caracteres.....	19
Análisis de la matriz de datos.....	20
CAPÍTULO 4- POSICIÓN GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA.....	21
CAPÍTULO 5- UNIDADES TAXONÓMICAS OPERACIONALES.....	26
Taxones incluidos en el presente análisis.....	27
Taxones no incluidos en el presente análisis.....	42
CAPÍTULO 6- RECONSIDERACIÓN DE LA POSICIÓN FILOGENÉTICA DE <i>LAGERPETON CHANARENSIS</i>.....	57
Introducción.....	57
Materiales estudiados de <i>Lagerpeton chanarensis</i>.....	59
Resultados.....	60
Notas anatómicas.....	62

Codificaciones modificadas del set de datos de Nesbitt (2011).....	66
Caracteres plesiomórficos compartidos entre <i>Lagerpeton</i> y Proterochampsidae que están ausentes en Dinosauriformes.....	76
Características derivadas compartidas entre <i>Lagerpeton</i> y Proterochampsia.....	78
Reevaluación sobre la postura y reconstrucción anatómica de <i>Lagerpeton</i>.....	89
Cambios en la taxonomía de Ornithodira.....	95
CAPÍTULO 7- REVALUACIÓN DE <i>LAGOSUCHUS TALAMPAYENSIS</i>.....	97
PARTE 1- DESCRIPCIÓN Y VALIDEZ TAXONÓMICA DE <i>LAGOSUCHUS TALAMPAYENSIS</i>.....	97
Introducción.....	97
Resultados.....	98
Comentarios finales.....	112
Conclusiones.....	112
PARTE 2- NOTAS DESCRIPTIVAS SOBRE “<i>MARASUCHUS LILLOENSIS</i>”	
Introducción.....	113
Notas descriptivas.....	114
Comentarios sobre la morfología del neurocráneo <i>Lagosuchus talampayensis</i>... 	122
Conclusiones.....	126
CAPÍTULO 8- DESCRIPCIÓN DE <i>LEWISUCHUS ADMIXTUS</i>.....	127

Introducción.....	127
Descripción del nuevo ejemplar PULR-V 111.....	130
Notas anatómicas sobre el holotipo de <i>Lewisuchus admixtus</i>.....	172
Sinonimia entre <i>Lewisuchus admixtus</i> y <i>Pseudolagosuchus major</i>.....	178
CAPÍTULO 9- DESCRIPCIÓN DE UN NUEVO DINOSAURIFORMES DEL TRIÁSICO.....	181
Introducción.....	182
Descripción.....	183
Comentarios y comparaciones.....	228
Conclusiones.....	235
CAPÍTULO 10- RELACIONES FILOGENÉTICAS.....	236
1) Relaciones filogenéticas entre Dinosauriformes basales.....	240
2) Relaciones filogenéticas de <i>Pisanosaurus mertii</i>.....	246
3) Relaciones filogenéticas de Herrerasauridae.....	288
4) Reconsideraciones sobre las relaciones filogenéticas de <i>Tawa</i>.....	294
Sinonimia entre <i>Tawa hallae</i> y <i>Chindesaurus bryansmalli</i>.....	302
5) Relaciones filogenéticas de Guaibasauridae.....	313
6) Monofilia Eusaurischia.....	323
CAPÍTULO 11- IMPLICANCIAS EVOLUTIVAS DEL ANÁLISIS FILOGENÉTICO	

1) Reconstrucción esquelética de Dinosauriformes basales y sus implicancias en el morfotipo ancestral de Dinosauria.....	327
2) Adquisición de caracteres neumáticos en el esqueleto y sus implicancias en la respiración de los archosauriformes.....	332
3) Implicancias macroevolutivas.....	345
CAPÍTULO 12- CONCLUSIONES.....	350
Agradecimientos.....	358
CAPÍTULO 13- BIBLIOGRAFÍA.....	361
CAPÍTULO 14- APÉNDICES	
Apéndice 1.....	391
Apéndice 2.....	393
Apéndice 3.....	407
Apéndice 4.....	409
Apéndice 5.....	509
Apéndice 6.....	517
Apéndice 7.....	540
Apéndice 8.....	544

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN

El Triásico es el primer Período en que se divide la Era Mesozoica. Se extiende aproximadamente entre los 248 a los 205 millones de años antes del presente, y constituye una etapa de profunda renovación en la composición de la flora y fauna mundiales (Bakker, 1977; Colbert, 1984; Ezcurra, 2010). Fue durante ese período en que los dinosaurios se originaron, radiaron y se convirtieron en el grupo dominante de tetrápodos continentales por el resto del Mesozoico (Langer et al., 2010; Brusatte et al., 2010).

El registro fósil de los arcosaurios triásicos de la Argentina es de suma importancia para comprender la temprana etapa de la historia de los dinosaurios y cuáles fueron sus antepasados inmediatos (Bonaparte, 1997). En las provincias de La Rioja y San Juan se expone una extensa sucesión de estratos que representa la mayor parte del Triásico, abarcando un espacio temporal de unos 30 millones de años. Entre las unidades estratigráficas reconocidas para dicha sucesión se cuenta la Formación Chañares, de edad Triásico Superior (Carniano temprano; Marsicano et al., 2016), aflorante en el ámbito de la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión, mayormente en lo que es hoy el Parque Nacional Talampaya. La Formación Chañares ha sido explorada originalmente por Alfred Romer y asistentes entre 1964 y 1965 (Romer, 1972a,b) y posteriormente por José Bonaparte y colaboradores. Como resultado de estas exploraciones, una importante diversidad de dinosauriformes basales ha sido recuperada en estas capas, incluyendo a *Lagerpeton chanarensis*, *Lagosuchus talampayensis*, *Marasuchus lilloensis*, *Pseudolagosuchus major* y *Lewisuchus admixtus* (Romer, 1972 a,b; Bonaparte, 1975; Arcucci, 1997, 2005; Sereno y Arcucci, 1993, 1994; Langer et al., 2010, 2013; Bittencourt et al., 2014). Estos taxones son

de principal relevancia en la generación de hipótesis acerca de la cladogénesis de los arcosaurios cercanamente relacionados con los dinosaurios. En tal sentido, los estudios de Bonaparte (1975), Novas (1991, 1996), Benton (1984, 1990), Sereno y Arcucci (1994), permitieron sentar las bases de la secuencia de taxones de arcosaurios derivados en dirección a los Dinosauria. De hecho, Benton (1985) acuñó el término Dinosauromorpha para el clado que agruparía a Ornithosuchidae, Lagosuchidae y Dinosauria, y el cual fue luego redefinido por Sereno, (1991) para incluir a *Lagerpeton*, *Lagosuchus* y Dinosauria. Con posterioridad, Novas (1992) erigió el nombre Dinosauriformes para clado que reúne a *Marasuchus*, Dinosauria y su ancestro común. Este último clado ha resultado estable desde su concepción, mientras que las relaciones de parentesco propuestas entre *Lagerpeton* y los Dinosauriformes son más endebles, tal como será explicado en el curso de la presente tesis doctoral.

Aunque estos taxones revisten una particular importancia a la hora de comprender el origen y la radiación inicial de los dinosaurios, aún no existe una puesta al día abarcativa sobre la morfología y taxonomía de los dinosauriformes de Chañares.

En el caso de *Lagerpeton*, la última revisión del material se remonta a consideraciones parciales sobre los ejemplares disponibles, realizadas en 1993 (Sereno y Arcucci, 1993). Del mismo modo, *Marasuchus lilloensis* fue descrito en detalle por Bonaparte en 1975 y diversos puntos de su anatomía retomados recién en 1994 por Sereno y Arcucci. Mientras que *Lagosuchus talampayensis* fue brevemente redescrito por Sereno y Arcucci (1994) quienes lo consideraron un *nomen dubium*.

Pseudolagosuchus major fue descrito en 1987 y no ha sido objeto de revisiones más recientes (Arcucci, 1987), a excepción de los comentarios y descripción detallada del tarso realizados por Novas (1989). Por último, *Lewisuchus admixtus* ha sido recientemente revisado en detalle por Bittencourt y colaboradores (Bittencourt et al., 2014), quienes

sustentaron su afiliación con los dinosauriformes (véase también Arcucci, 1997, 1998, 2005).

Las revisiones de conjunto más recientes consisten en las síntesis efectuadas por Arcucci (1997) y Langer et al. (2013). Por otro lado, desde 1994 (año en el que se revisó por última vez la anatomía de *Marasuchus*) hasta el día de la fecha, se dispone de una gran cantidad de evidencia novedosa que permite reconsiderar la posición filogenética y anatomía de la mayor parte de estos dinosauriformes, así como de otros arcosaurios y de diversos dinosaurios basales. Entre las nuevas formas de dinosauriformes descritas más recientemente se cuentan (por orden alfabético): *Agnosphytis cromhallensis* (Fraser et al., 2002), *Asilisaurus kongwe* (Nesbitt et al., 2010), *Chromogisaurus novasi* (Ezcurra, 2010), *Daemonosaurus chauliodus* (Sues et al., 2011), *Diodorus scytobrachion* (Kammerer et al., 2012), *Dromomeron romeri* (Irmis et al., 2007), *Dromomeron gregorii* (Nesbitt et al., 2009), *Eodromaeus murphi* (Martínez et al., 2011), *Eucoelophysis baldwini* (véase Ezcurra, 2006; Nesbitt et al., 2007), *Guaibasaurus candelariensis* (Bonaparte et al., 1999; Bonaparte et al., 2007; Langer et al., 2011), *Ignotosaurus fragilis* (Martínez et al., 2013), *Lutungutali sitwensis* (Peacock et al., 2013), *Pampadromaeus barberenai* (Cabreira et al., 2011), *Panphagia protos* (Martínez y Alcober, 2009), *Sacisaurus agudoensis* (Ferigolo y Langer, 2006; Langer and Ferigolo, 2013), *Sanjuansaurus gordilloi* (Alcober y Martínez, 2010), *Saturnalia tupiniquim* (Langer et al., 1999; Langer, 2003), *Silesaurus opolensis* (Dzik, 2003) y *Tawa hallae* (Nesbitt et al., 2009). Más aún, se cuenta con las descripciones detalladas del esqueleto de *Eoraptor lunensis* (Serenó et al., 2013) y *Staurikosaurus pricei* (Bittencourt y Kellner, 2009).

Debido a que los hallazgos de la Formación Chañares constituyen la mayor fuente de información disponible concerniente a los más cercanos antepasados de los dinosaurios, especialmente debido a la relativa abundancia y buena información anatómica que brindan

los ejemplares conocidos (Serenó y Arcucci, 1994; Novas, 2009; Ezcurra y Martínez, 2016), creemos que un estudio actualizado de estos materiales es requerido a la luz de los hallazgos recientes efectuados en diversas regiones del mundo y enumerados más arriba. De este modo, resulta necesaria la revisión de los numerosos ejemplares disponibles, su redescipción, y su comparación con las nuevas formas descriptas, lo que constituye una temática de gran importancia que merece ser abordada de manera conjunta.

Más aún, la diversidad y anatomía de los dinosauriformes de Chañares se han visto incrementadas recientemente por las nuevas exploraciones paleontológicas organizadas por los doctores Julia Desojo (Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires) y Lucas Fiorelli (Centro Regional de Investigaciones de La Rioja, Anillaco), que resultaron en el hallazgo de un esqueleto parcial de un nuevo dinosauriformes en esta Formación, ejemplar que se describe y analiza en la presente tesis. También, sucesivas exploraciones al Parque Nacional Talampaya dirigidas por el Dr Fernando Novas han producido un ejemplar parcialmente completo de dinosauriformes referido a *Lewisuchus*, el cual ha sido integrados a este estudio. El nuevo espécimen disponible incrementa considerablemente la información disponible sobre estos arcosaurios.

Sobre la base de lo indicado más arriba, un estudio integrador de los nuevos materiales de dinosauriformes como así también una revisión de los ejemplares de dinosauromorfos colectados por Romer y Bonaparte de la Formación Chañares, aportará datos relevantes para responder algunos de los interrogantes que atañen a la historia temprana de los antepasados de los dinosaurios.

CAPÍTULO 2

OBJETIVOS E HIPÓTESIS A PONER A PRUEBA

Los objetivos principales de la presente tesis son revisar la anatomía y analizar las relaciones filogenéticas de los Dinosauriformes basales del Triásico de la Formación Chañares. En las páginas que siguen se desarrollan tres aspectos fundamentales: 1) revisión de detalle de los ejemplares disponibles de *Lagerpeton chanarensis* con especial énfasis en testear su posición filogenética como parte del linaje Ornithodira; 2) estudio comparativo de la anatomía de los nuevos ejemplares recolectados y los restos previamente conocidos de *Lewisuchus admixtus*, con el propósito de ampliar lo conocido sobre sus características anatómicas y dilucidar sus relaciones de parentesco con otros dinosauriformes; 3) revisión de los materiales de *Lagosuchus talampayensis* y *Marasuchus lilloensis* con el propósito de verificar su validez taxonómica; 4) descripción de un nuevo Dinosauriforme derivado procedente de Formación Chañares; y 5) integración de los datos obtenidos en un análisis filogenético con la finalidad de realizar una hipótesis novedosa acerca de las relaciones de parentesco de los Dinosauria y Dinosauriformes basales.

En un contexto más integrador, el presente trabajo intenta analizar las relaciones filogenéticas de los Dinosauriformes de Chañares como un todo, incluyendo los nuevos ejemplares y los conocidos previamente, estableciendo comparaciones específicas con otros taxones Triásicos procedentes de la Argentina y de otras regiones del mundo. Se hará especial énfasis en el análisis de caracteres relacionados con los Dinosauriformes basales, así como en los dinosaurios más antiguos conocidos (e.g. *Eoraptor*, *Herrerasaurus*, *Guaibasaurus*, etc.).

En particular, los análisis realizados en la presente contribución buscan poner a prueba las siguientes hipótesis de trabajo:

1) *Lagerpeton chanarensis* no se encuentra filogenéticamente relacionado con los dinosauriformes. *L. chanarensis* ha sido considerado casi unánimemente como un dinosauromorfo primitivo y que constituiría, según autores recientes (e.g., Sereno y Arcucci, 1994; Novas, 1996), el grupo hermano de los restantes dinosauriformes. Sin embargo, su posición filogenética no es aún clara, y una dilucidación de su anatomía, así como una comparación en detalle con diversos grupos de arcosaurios basales, podría generar hipótesis novedosas acerca de las relaciones de parentesco de este peculiar reptil. En este aspecto, una revisión preliminar de los ejemplares disponibles sugiere que no se encontraría relacionado con el linaje dinosauriano sino con los Proterochampsidae (Novas y Agnolin, 2015).

2) El espécimen PULR V-111 constituye un nuevo taxón de Dinosauriformes. Como primera hipótesis se considera, sobre la base del tamaño y características generales de los materiales disponibles, que el ejemplar colectado es el más antiguo Dinosauria Saurischia. El individuo consiste de una importante cantidad de material craneano y postcraneano que en conjunto brindan datos de importancia acerca de la anatomía aún pobremente conocida de los Dinosauriformes basales.

3) *Lewisuchus* es un Dinosauriformes basal no relacionado a Silesauridae. Tradicionalmente se consideró al “*Pseudolagosuchus*” (sinonimizado con *Lewisuchus* por Arcucci, 1998; 2005; véase Capítulo 8) como el grupo-hermano de Dinosauria (Arcucci, 1987; Novas, 1996). Análisis filogenéticos más recientes han propuesto la posible inclusión de *Lewisuchus* dentro de los Silesauridae (Nesbitt et al., 2010). La mayor disponibilidad de elementos óseos de un nuevo ejemplar de *Lewisuchus* permite verificar la ausencia de rasgos de silesáuridos, por lo que se lo considera por fuera de esta agrupación de dinosauriformes basales, tal como fuera sugerido de manera preliminar por Novas et al. (2015).

4) *Lagosuchus talampayensis* es un taxón válido, diferente de otros dinosauriformes conocidos. *L. talampayensis* Romer, 1971 fue basado en un esqueleto incompleto parcialmente articulado. Debido a su naturaleza fragmentaria Sereno y Arcucci (1994) consideraron a este taxón como un *nomen dubium*, y establecieron la nueva combinación *Marasuchus lilloensis* (Romer, 1972) para incluir materiales previamente referidos a *L. talampayensis*. Sin embargo, el ejemplar holotipo de *L. talampayensis* es informativo y permite suponer que se trataría de un taxón válido y diagnosticable.

CAPÍTULO 3

MATERIALES Y MÉTODOS

Especímenes y figuras

Los ejemplares utilizados en la presente tesis que fueron observados personalmente corresponden a especímenes depositados en las siguientes instituciones de la Argentina: CRILAR, Colección de Paleontología de Vertebrados del Centro Regional de Investigaciones de La Rioja, Anillaco, Argentina; Museo Argentino de Ciencias Naturales ‘Bernardino Rivadavia’, Paleontología de Vertebrados (MACN-Pv), Museo de La Plata (MLP), Museo Palaeontológico Egidio Feruglio (MPEF), Universidad Nacional de La Rioja (PULR), Instituto ‘Miguel Lillo’ (PVL), División de Paleontología de Vertebrados del Museo de Ciencias Naturales y Universidad Nacional de San Juan (PVSJ).

Asimismo fueron consultados materiales y ejemplares de las siguientes instituciones del exterior: MCZ, Museum of Comparative Zoology, Harvard, EEUU; SNGM, Servicio Nacional de Geología y Minería, Santiago de Chile, Chile; UFRGS, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; YPM, Yale Peabody Museum, EEUU.

Todas las medidas corresponden a milímetros y fueron tomadas con un calibre con error de $\pm 0,5$ milímetros. En las tablas de medidas, cuando el elemento no se encuentra completo, la medida se ve precedida por un asterisco (*).

Se sigue la orientación anatómica tradicional (Romer, 1956), por la cual el cuerpo de un vertebrado así como cada uno de sus huesos son descritos en ejes anterior y posterior, en contraposición con la propuesta por Baumel y Witmer (1993) quienes utilizan los términos cranial o caudal, respectivamente.

Se utiliza la terminología muscular propuesta por Hutchinson (2001), Fechner (2007) y Remes (2008), mientras que para la estructura vertebral se sigue la nomenclatura de láminas de Wilson (1999) y de fosas de Wilson et al. (2011).

A lo largo del texto suelen incluirse referencias a “*Pseudolagosuchus major*” y “*Marasuchus lilloensis*” en las cuales estos géneros figuran entre comillas. Esto es debido a que en la presente contribución se los considera a “*Pseudolagosuchus major*” como sinónimo más reciente de *Lewisuchus admixtus* y a “*Marasuchus lilloensis*” como sinónimo más reciente de *Lagosuchus talampayensis* (véase Capítulos 7 y 8).

Análisis filogenético

Actualmente existe poco consenso entre los diversos autores en lo referente a varios aspectos de la taxonomía y sistemática de los Dinosauriformes y Dinosauria basales (e.g., interrelaciones entre Dinosauriformes basales, posición filogenética de los herrerasaurios, *Guaibasaurus*, *Eoraptor*, *Eodromaeus*). En el presente análisis se reunió la información empleada en trabajos recientes (e.g. Ezcurra 2006, 2010; Langer y Benton 2006; Nesbitt *et al.* 2009; Nesbitt, 2011; Martinez *et al.* 2011; Bittencourt et al., 2014) como así también información adicional basada en nuevas observaciones, con el fin de generar una hipótesis compiladora y robusta sobre las relaciones filogenéticas de los Dinosauriformes y Dinosauria basales.

Muestreo de caracteres

Se buscó realizar un muestreo de caracteres abarcativo que compile aquellos utilizados en análisis filogenéticos por diversos autores. Se utilizó como base la matriz de caracteres de Nesbitt (2011) que incluye a todos los Archosauria.

En el Capítulo 5 de la presente Tesis, con la finalidad de analizar las relaciones filogenéticas de *Lagerpeton* dentro de los arcosaurios se ha utilizado el análisis filogenético de de Nesbitt (2011), al que se le adicionaron 9 caracteres sobre la base de información publicada previamente (Serenó y Arcucci, 1993), así como observaciones propias. La matriz de datos resultante se compone de 83 taxones codificados para 421 caracteres.

Por otro lado, a partir del capítulo 6 se utilizó la matriz de Nesbitt (2011) pero con las modificaciones realizadas por Bittencourt et al. (2014) quienes solamente utilizaron los caracteres relevantes a la hora de analizar las interrelaciones de los arcosaurios Ornithodira. En la presente contribución se le adicionaron 178 caracteres a la matriz de Bittencourt et al. (2014), procedentes tanto de información éditada como observaciones personales. Al construir la nueva lista de caracteres se tomó especial cuidado en evitar violaciones a la independencia lógica entre los mismos.

Con el fin de comparar las codificaciones realizadas en el presente análisis y aquellas realizadas por autores previos, se ha indicado al final de cada carácter su correspondiente número de acuerdo al utilizado originalmente. La lista unificada está integrada por 470 caracteres craneanos y postcraneanos y por 44 taxones correspondientes a diversos clados de Archosauria. Los caracteres no han sido tratados como ordenados ni continuos.

La codificación de estados polimórficos de un carácter se utilizó tanto en los casos para los cuales se tuviera evidencia positiva de la presencia de dicho polimorfismo en la

unidad taxonómica operacional o en el caso de que pueda ser codificado ambiguamente para dos de sus estados.

Análisis de la matriz de datos

Los análisis de la matriz de datos realizados en el presente trabajo fueron conducidos utilizando un criterio de optimización de máxima parsimonia (Henning, 1950) utilizando el programa TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008). Se realizaron búsquedas heurísticas de 100 réplicas de árboles Wagner (con adición de secuencias al azar), seguido por la implementación del algoritmo de permutación de ramas TBR, guardando hasta 10 árboles por réplica. Los índices de consistencia y retención fueron calculados empleando el script STATS.RUN. Las sinapomorfias utilizadas en el presente análisis corresponden a aquellas con optimización no ambigua y presentes en todos los árboles más parsimoniosos recuperados. Los índices de decaimiento fueron calculados con el script BREMER.RUN. En algunos casos se calcularon los índices de decaimiento sobre consensos reducidos para poner a prueba si ciertos valores de soporte de Bremer bajos eran causados por la inclusión de taxones fragmentarios.

CAPÍTULO 4- POSICIÓN GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA

Los materiales aquí descriptos provienen de la Formación Chañares, la que constituye parte del relleno sedimentario de la cuenca triásica de Ischigualasto-Villa Unión. Esta formación fue reconocida por Romer y Jensen (1966) en el área comprendida por los ríos Chañares y Gualo, en base a las observaciones realizadas durante la expedición de la Universidad de Harvard-Museo de La Plata de los años 1964/1965.

La cuenca de Ischigualasto-Villa Unión se ubica en la zona limítrofe entre las provincias de San Juan y La Rioja, constituyendo una depresión alargada de orientación NO-SE (Kokogian *et al.*, 2001). Se encuentra limitada al oeste por el lineamiento de Valle Fértil, al norte por los afloramientos de Zanja de la Viuda, Agua de los Burros y Las Tucumanesas, al este por la sierra de los Tarjados, mientras que al sur lo hace por La Torre-El Chiflón (Stipanovic y Bonaparte, 1972). Los primeros estudios dados a conocer en rocas triásicas de esta región se remontan a 1911 y 1923, sin embargo, un conocimiento geológico más detallado se debe a los trabajos de síntesis brindados por Frenguelli (1944, 1948), Groeber y Stipanovic (1953), Bossi (1971, 1972) y Stipanovic y Bonaparte (1972), entre otros.

La Formación Chañares constituye la unidad basal del Grupo Agua de la Peña (Figura 1), y corresponde a la fase tardía del primer ciclo de sinrift de la cuenca (Milana y Alcober, 1995; Kokogian *et al.*, 2001). En ciertos sectores la Formación Chañares se apoya en discordancia sobre la Formación Tarjados (Romer y Jensen, 1966; Bonaparte, 1997). Los afloramientos de esta Formación donde se encuentran los Dinosauriformes que constituyen el cuerpo de la presente contribución se restringen a la zona de Ríos Chañares-Gualo y a las cabeceras del Río del Peñón. Los ejemplares recolectados de Dinosauriformes aquí descriptos proceden de 3 km al norte de la rama norte del Río Chañares y 5 km al sud-oeste

de la Puerta de Talampaya (Romer, 1972; Sereno y Arcucci, 1994; Figura 1). Particularmente, en la zona de Chañares-Gualo, los afloramientos son reducidos, desconectados entre sí y controlados por pequeñas fallas de orientación Norte-Sur (Romer y Jensen, 1966). De hecho, el ejemplar proviene de la localidad conocida como “El Torcido” (Punto GPS: 29 48 50.6 S – 67 47 16.6 W), asociado a restos de *Chiniquodon* (Fiorelli et al., 2013).

En la zona de Chañares, la mayoría de los fósiles provienen de los primeros 10 m de esta formación, contenidos en concreciones aplanadas y esféricas de entre 30 cm y 2,5 m de diámetro (Mancuso et al., 2013). Estas concreciones contienen restos de vertebrados, incluyendo diversos esqueletos semiarticulados y entremezclados (Romer y Jensen, 1966; Bonaparte, 1997; Rogers et al., 2001; Krapovickas et al., 2012; Mancuso et al., 2013). El ambiente depositacional de la Formación Chañares, ha sido interpretado como una planicie de inundación madura (Milana y Alcober, 1995; Rogers et al., 2001; véase Mancuso y Caselli, 2012).

La edad de las unidades que rellenan la cuenca Ischigualasto-Villa Unión se encuentra sujeta a diversas opiniones (Kokogian *et al.*, 2001). La visión prevalente hasta hace poco tiempo es que su edad corresponde al Triásico Medio Superior, o sea equivalente aproximadamente al Anisiano de la cronoestratigrafía europea (véase resumen en Bonaparte, 1997; Langer et al., 2010). Sin embargo, más recientemente, este consenso sobre la edad de la Formación Chañares sufrió un giro inesperado debido a nuevos fechados radimétricos: sobre la base de métodos precisos de edades circón U-Pb se reveló una edad Carniano Temprana (Triásico Superior temprano; Marsicano et al., 2016; Figura 2), o sea 5 a 10 millones de años más joven de lo propuesto tradicionalmente.

A partir de las contribuciones llevadas adelante especialmente por Romer (1967, 1971, 1972) la Formación Chañares resulta ser una de las sucesiones continentales triásicas de tetrápodos fósiles más diversa y mejor preservada en América del Sur. Entre su fauna se incluye una gran variedad taxonómica de dinosauriformes (e.g., *Lagosuchus*, *Lewisuchus*, *Pseudolagosuchus*), arcosauriformes basales (e.g., *Chanaresuchus*, *Tropidosuchus*, *Gualosuchus*, *Luperosuchus*, *Gracilisuchus*) y sinápsidos dicinodontes (e.g., *Chanaria*, *Dinodontosaurus*; Cox, 1968) y cinodontes (e.g., *Massetognathus*, *Probelesodon*, *Probainognathus*). Debido a su abundancia y diversidad, los especímenes exhumados en esta formación constituyen uno de los mejores registros de tetrápodos del Triásico Medio a nivel mundial. De hecho, el estudio de esta asociación es clave para comprender la evolución de las faunas de vertebrados terrestres durante el Triásico, así como por su valor en la correlación entre esta fauna y aquella de otras regiones de Gondwana (Marsicano et al., 2016).

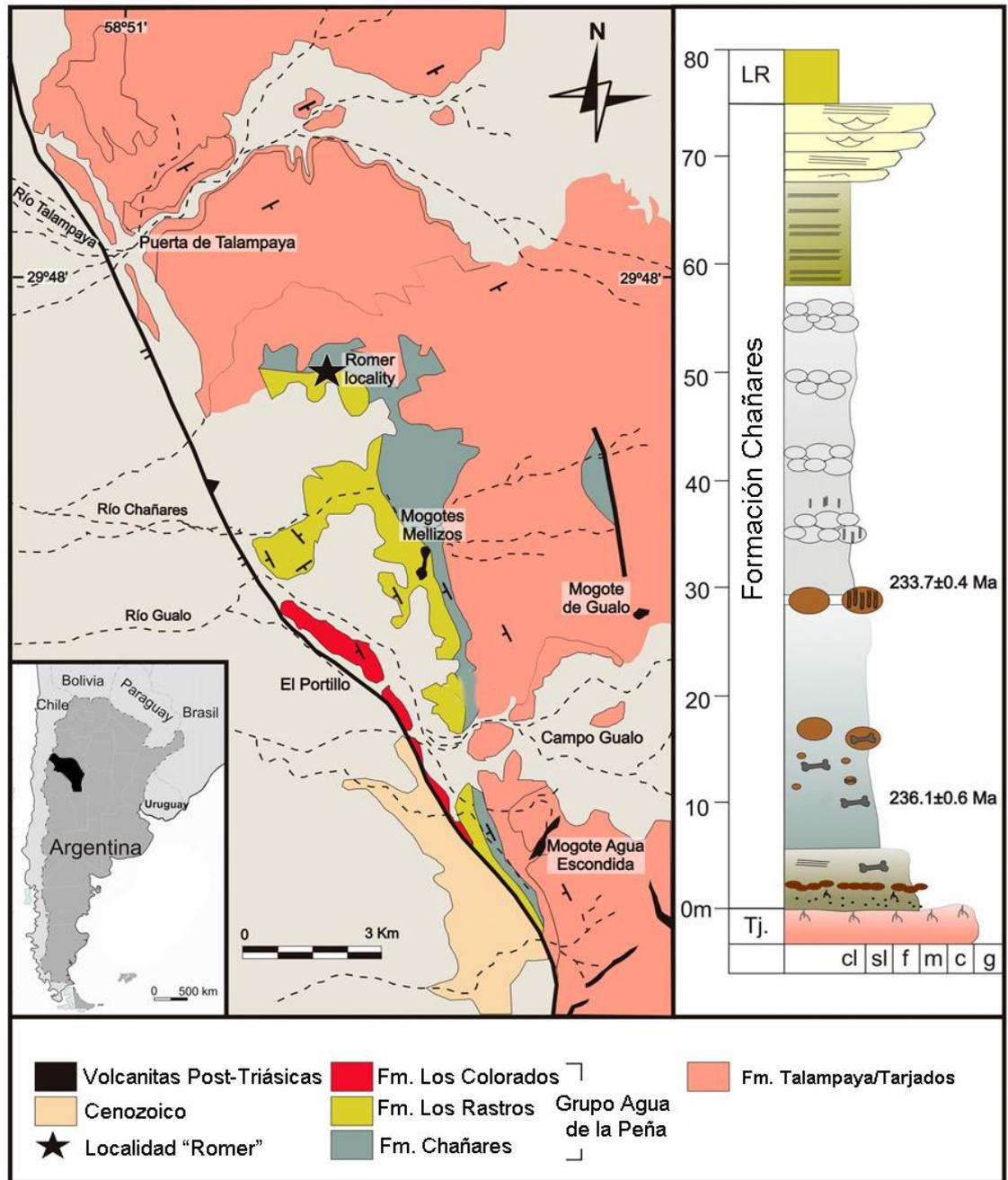


Figura 1. Mapa geológico del área Chañares-Gualo en el Parque Nacional Talampaya, Provincia de La Rioja, Argentina. Asimismo se representa la sección estratigráfica en dicho punto. La localidad fosilífera "Romer" (que constituye la localidad tipo de la Formación Chañares), de donde proceden la gran mayoría de los ejemplares que forman parte de la presente contribución, se encuentra detallada por

una estrella. Ambas imágenes han sido levemente modificadas de Marsicano et al. (2016).

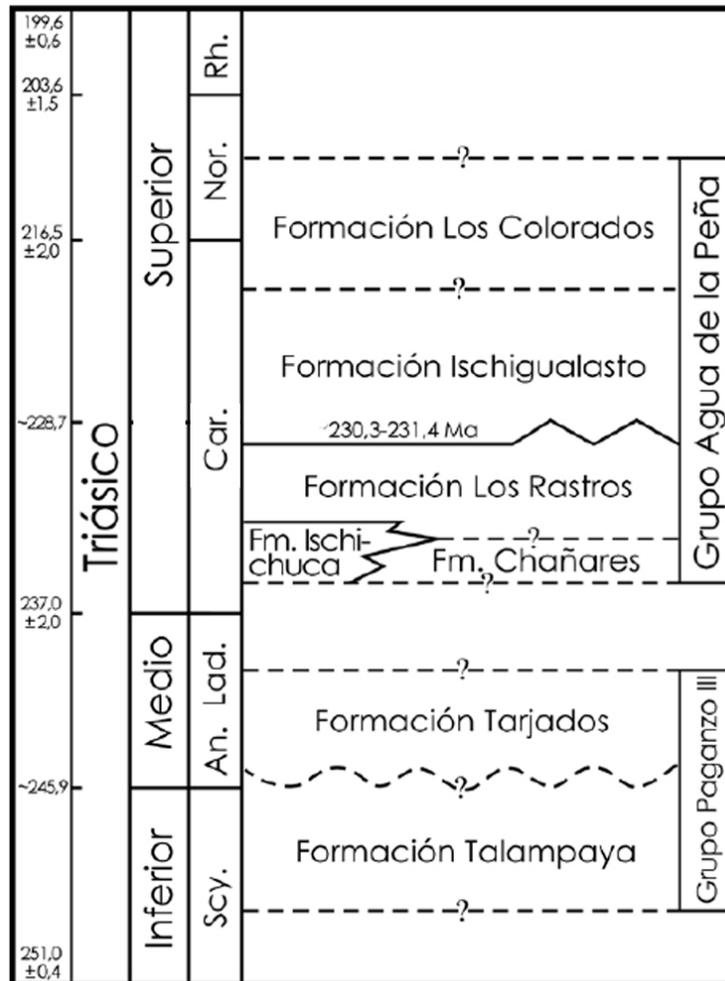


Figura 2. Debajo se detalla el cuadro estratigráfico de la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión (modificado de Rogers et al., 2001) en el que se indican las edades de las diferentes unidades representadas en la zona. Referencias: An, Anisiano; Car, Carniano; Lad, Ladiniano; Nor, Noriano; Rh, Rético; Scy, Scytiano; Fm, Formación; Ma, Millones de años.

CAPÍTULO 5

UNIDADES TAXONÓMICAS OPERACIONALES

Con el objetivo de evaluar las relaciones filogenéticas de dinosauriformes basales se eligieron principalmente especies de dinosauriformes basales del Triásico Tardío y Jurásico Temprano, así como de diversos dinosaurios saurisquios y ornitisquios del Triásico y Jurásico.

Tal como fuera indicado más arriba, con la finalidad de analizar las relaciones filogenéticas de los Dinosauriformes basales y Dinosauria, se adicionaron a la matriz original de Bittencourt et al. (2014) los siguientes taxones: *Euparkeria capensis* Broom, 1913, *Riojasuchus tenuiceps* Bonaparte, 1969, *Chanaresuchus bonapartei* Romer, 1971, *Tropidosuchus romeri* Arcucci, 1990, *Parasuchus hislopi* Lydekker, 1885, *Gracilisuchus stipanicorum* Romer, 1972, *Eudimorphodon ranzii* Zambelli, 1973, *Dimorphodon macronyx* (Buckland, 1829), *Chanaresaurus antiquus* nov., *Riojasaurus incertus* Bonaparte, 1969, *Pantyraco caducus* Galton et al., 2007, *Chilesaurus diegosuarezi* Novas et al., 2015 y *Anchisaurus polyzelus* (Hitchcock, 1865).

Para evitar repeticiones tediosas, a lo largo de las descripciones anatómicas y de las comparaciones, la fuente bibliográfica citada para cada Unidad Taxonómica Operacional en el presente Capítulo, constituye la base de la información mencionada en las revisiones y comparaciones efectuadas a lo largo de esta contribución.

Taxones incluidos en el presente análisis

A continuación se listan y proveen datos puntuales sobre las unidades taxonómicas operacionales empleadas en el presente análisis filogenético.

Allosaurus fragilis Marsh, 1877

Horizonte y localidad: Formación Morrison, Wyoming, Utah, Colorado, New Mexico, South Dakota y Oklahoma, Estados Unidos.

Edad: Kimmeridgiano-Tithoniano.

Fuente de información: Gilmore (1920); Madsen (1976).

Anchisaurus polyzelus (Hitchcock, 1865)

Horizonte y localidad. Capas Superiores del Supergrupo Connecticut. Massachusetts, Estados Unidos.

Edad: Pliensbaquiano-Toarciano.

Fuentes de información. Yates (2004); Galton (1976, 1985); Fedak y Galton (2007); Sereno (2007); YPM 1883.

Asilisaurus kongwe Nesbitt, Sidor, Irmis, Angielczyk, Smith y Tsuji, 2010

Horizonte y localidad: Cercanías de la villa de Litumba Ndyosi, Miembro Lifua, Manda Beds, porción occidental de la Cuenca Ruhuhu, suroeste de Tanzania.

Edad: Anisiano tardío. El Miembro Lifua es correlacionado con la Subzona C de la Biozona de *Cynognathus* (Anisiano tardío) debido a la presencia en común del dicinodonte *Angonisauros* y los cinodontes *Diademodon* y *Cricodon* (Nesbitt *et al.*, 2010).

Fuente de información: Nesbitt *et al.* (2010); Griffin y Nesbitt (2016); observación personal de calcotipo.

Chanaresuchus bonapartei Romer, 1971

Horizonte y localidad: Área de Chañares, 3 km al norte del brazo norte del Río Chañares y 5 km al suroeste de la Puerta de Talampaya, sección inferior de la Formación Chañares, Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, Provincia de La Rioja, Argentina.

Edad: Carniano Temprano (Triásico temprano Superior; Marsicano *et al.*, 2015).

Fuente de información: PVL 4575; MCZ 4035; Romer (1971, 1972), Sereno (1991), Trotteyn *et al.* (2013).

Chilesaurus diegosuarezi Novas *et al.* 2015

Horizonte y localidad. Cordillera Patagónica Central, cercanías de Mallín Grande, Aysén, Chile; Formación Toqui

Edad. Titoniano.

Fuente de información. SNGM 1935; SNGM 1888; Novas *et al.* (2015).

Chromogisaurus novasi Ezcurra, 2010

Horizonte y localidad: Margen norte del Valle Pintado, niveles inferiores del Miembro Cancha de Bochas, Formación Ischigualasto, Grupo Agua de la Peña, Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, Parque Provincial Ischigualasto, Provincia de San Juan, Argentina (Ezcurra, 2010).

Edad: Carniano tardío y posiblemente Noriano más temprano (Rogers *et al.*, 1993; Furin *et al.*, 2006; Martínez *et al.*, 2011).

Fuente de información: PVSJ 845; Ezcurra (2010).

Coelophysis bauri Cope, 1889

Horizonte y localidad: Ghost Ranch, *Coelophysis* Quarry, Miembro Silstone, Formación Chinle, Condado de Río Arriba, Nuevo México, Estados Unidos.

Edad: Rético.

Fuente de información. Colbert (1989, 1990); Ezcurra (2007).

Dilophosaurus wetherilli Welles, 1954

Horizonte y localidad: Formación Kayenta, noreste de Arizona, Estados Unidos.

Edad: Sinemuriano-Pliensbaquiano.

Fuente de información: Welles (1984).

Dimorphodon macronyx (Buckland, 1829)

Horizonte y localidad. Lyme Regis en Dorset, Reino Unido. Capas del “Blue Lias”.

Edad. Hettangiano-Sinemuriano.

Fuente de información: Padian (1983).

Diodorus scytobrachion Kammerer et al., 2012

Horizonte y localidad. Noreste de la Cuenca de Argana, 2.9 km al este de Imzilm, Marruecos. Base del Miembro Irohalene Mudstone, Formación Timezgadiouine.

Edad. Carniano-Noriano.

Fuente de información. Kammerer et al. (2012).

Dromomeron romeri Irmis et al., 2007

Horizonte y localidad. Sitio 3, Hayden Quarry, Ghost Ranch, Condado de Rio Arriba, Nuevo México, Estados Unidos. Parte inferior deñ Misembro Petrified Forest, Formación Chinle.

Edad. Triásico Superior (Carniano-Noriano).

Fuente de información. Irmis et al. (2007); Nesbitt et al. (2009).

Dromomeron gregorii Nesbitt et al., 2009

Horizonte y localidad. Otis Chalk Quarry 3, Otis Chalk, Texas, Estados Unidos.

Edad. Triásico Superior (Carniano-Noriano).

Fuente de información. Nesbitt et al. (2009).

Efraasia minor (Fraas, 1908)

Horizonte y localidad. Formación Lowenstein en Baden-Wurttemberg, Alemania.

Edad. Noriano.

Fuente de información. Galton (1973).

Eocursor parvus Butler, Smith y Norman, 2007

Horizonte y localidad: Granja Damplaats, parte superior de la Formación Lower Elliot, Distrito Ladybrand, Free State, Sudáfrica (Butler *et al.*, 2007).

Edad: Hettangiano (véase Olsen *et al.*, 2011).

Fuente de información: Butler *et al.* (2007); Butler (2010).

Eodromaeus murphi Martínez, Sereno, Alcober, Colombi, Renne, Montañez y Currie, 2011

Horizonte y localidad tipo: 30°04'3,5''S 67°56'11,4''W, Miembro Valle de la Luna, Formación Ischigualasto, Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, Parque Provincial Ischigualasto, Provincia de San Juan, Argentina (Martínez *et al.*, 2011).

Edad: Carniano tardío y posiblemente Noriano más temprano (Rogers *et al.*, 1993; Furin *et al.*, 2006; Martínez *et al.*, 2011).

Fuente de información: PVSJ 560, 561, 562; Martínez *et al.* (2011).

Eoraptor lunensis Sereno, Forster, Rogers y Monetta, 1993

Horizonte y localidad: Mitad inferior de la Formación Ischigualasto, Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, Parque Provincial Ischigualasto, Provincia de San Juan, Argentina (Sereno *et al.*, 1993).

Edad: Carniano tardío y posiblemente Noriano más temprano (Rogers *et al.*, 1993; Furin *et al.*, 2006; Martínez *et al.*, 2011).

Fuente de información: PVSJ 512; Sereno *et al.* (2013).

Eucoelophysis baldwini Sullivan y Lucas, 1999

Horizonte y localidad. Cross Quarry, lado nordeste de la base de Orphan Mesa, Sección 18, Cuadrángulo Ghost Ranch, Condado de Río Arriba, Nuevo México, Estados Unidos. Formación Petrified Forest, Grupo Chinle.

Edad. Noriano?

Fuente de información. Sullivan y Lucas (1999); Ezcurra (2006); Nesbitt *et al.* (2007).

Eudimorphodon ranzii Zambelli, 1973

Horizonte y localidad. Calcare di Zorzino, Lombardía, Italia.

Edad. Noriano.

Fuente de información. Zambelli (1973); Wild (1979)

Euparkeria capensis Broom, 1913

Horizonte y localidad: Formación Burgersdorp del Grupo Beaufort Group, cerca de Aliwal North (Ewer, 1965), Eastern Cape Province, Sudáfrica. Subzona B de la Zona de Asociación de *Cynognathus*.

Edad: Triásico Medio (Anisiano).

Fuente de información: Ewer (1965), Sookias y Butler (2013).

Gracilisuchus stipanicicorum Romer, 1972

Horizonte y localidad: Área de Chañares, 3 km al norte del brazo norte del Río Chañares y 5 km al suroeste de la Puerta de Talampaya, sección inferior de la Formación Chañares, Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, Provincia de La Rioja, Argentina.

Edad: Carniano Temprano (Triásico temprano Superior; Marsicano et al., 2015).

Fuente de información: Romer (1972); Lecuona y Desojo (2011).

Guaibasaurus candelariensis Bonaparte et al., 1999

Horizonte y localidad. Cercanías de la Sierra Botucaraí, al banco sur de la ruta BR-287, 8 km al oeste de Candelaria, Río Grande do Sul, Brasil.

Edad. A pesar de que la edad de esta formación es aún debatida (Da Silva et al., 2012), las localidades de donde proceden los ejemplares de *Guaibasaurus* parecen restringirse al Noriano (Langer et al., 2007).

Fuente de información. Bonaparte et al. (1999, 2007); Langer et al., (2011); UFRGS PV0725T.

Herrerasaurus ischigualastensis Reig, 1963

Horizonte y localidad: Hoyada de Ischigualasto, mitad inferior de la Formación Ischigualasto, Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, Parque Provincial Ischigualasto, Provincia de San Juan, Argentina.

Edad: Carniano tardío y posiblemente Noriano más temprano (Rogers *et al.*, 1993; Martínez *et al.*, 2011).

Fuente de información. MACN-Pv 18060 (holotipo de *Ischisaurus cattoi* Reig, 1963), MACN-Pv 18688 (calco de MCZ 4381), MLP-61-VIII-2-2, PVSJ 407; PVL 2566 (holotipo de *Herrerasaurus ischigualastensis*); Novas (1992, 1993), Sereno y Novas (1993), Sereno (1993, 2007).

Heterodontosaurus tucki Crompton y Charig, 1962

Horizonte y localidad: comercio Tyindini, Formación Clarens, Serie Stormberg, Distrito Herschel, Provincia Eastern Cape, Sudáfrica.

Edad: Sinemuriano-Pliensbaquiano

Fuente de información: Crompton y Charig (1962); Santa Luca (1980); Norman *et al.* (2011); Galton (2014).

Lagerpeton chanarensis Romer, 1971

Horizonte y localidad: Área de Chañares, 3 km al norte del brazo norte del Río Chañares y 5 km al suroeste de la Puerta de Talampaya, sección inferior de la Formación Chañares, Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, Provincia de La Rioja, Argentina.

Edad: Carniano Temprano (Triásico temprano Superior; Marsicano et al., 2015).

Fuente de información: Romer (1971); Bonaparte (1984); Arcucci (1987); Sereno y Arcucci (1993); PULR 06; PVL 4619; PVL 4625.

Lagosuchus talampayensis Romer, 1971

Horizonte y localidad: Área de Chañares, 3 km al norte del brazo norte del Río Chañares y 5 km al suroeste de la Puerta de Talampaya, sección inferior de la Formación Chañares, Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, Provincia de La Rioja, Argentina.

Edad: Carniano temprano (Marsicano et al., 2015).

Fuente de información: PVL 3870 (holotipo de *Marasuchus lilloensis*), 3872, 4670, 4671, 4672; Romer (1971b, 1972); Bonaparte (1975); Sereno y Arcucci (1994).

Lesothosaurus diagnosticus Galton, 1978

Horizonte y localidad. Likhoele, cercanías de Mapheteng, Lesotho, sur de Africa; "Red Beds", sector superior de la Formación Elliot.

Edad. Hettangiano-Sinemuriano.

Fuente de información. Sereno (1991); Knoll (2002); Butler (2005).

Lewisuchus admixtus Romer, 1972

Horizonte y localidad: Área de Chañares, 3 km al norte del brazo norte del Río Chañares y 5 km al suroeste de la Puerta de Talampaya, sección inferior de la Formación Chañares, Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, Provincia de La Rioja, Argentina.

Edad: Carniano temprano (Marsicano et al., 2015).

Fuente de información: Arcucci (1986, 1998); Romer (1972); Bittencourt et al. (2014); PULR 01 (holotipo); PULR 053; PVL 3454 (holotipo de *Pseudolagosuchus major* Arcucci, 1988); MACN PV 18954.

Pampadromaeus barberenai Cabreira et al., 2011

Horizonte y localidad: Sitio “Janner” o “Várzea do Agudo”, niveles rojos del Miembro Alemoa, Formación Santa María, Grupo Rosário do Sul, ubicado a 2 kilómetros al oeste de la ciudad de Agudo, Rio Grande do Sul, Brasil.

Edad: Carniano tardío y posiblemente Noriano más temprano (Langer et al., 2007).

Fuente de información: Cabreira et al. (2011).

Panphagia protos Martínez y Alcober, 2009

Horizonte y localidad: Valle Pintado, 40 metros por encima de la base de la Formación Ischigualasto, niveles inferiores del Miembro Cancha de Bochas, Formación Ischigualasto, Grupo Agua de la Peña, Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, Parque Provincial Ischigualasto, Provincia de San Juan, Argentina.

Edad: Carniano tardío y posiblemente Noriano más temprano (Rogers et al., 1993; Martínez et al., 2011).

Fuente de información: PVSJ 874; Martínez y Alcober (2009).

Pantyraco caducus (Yates, 2003)

Horizonte y localidad. Antigua Pant-y-ffynnon Quarry cerca de Bonvilston, South Glamorgan, South Wales, Reino Unido.

Edad. Retiano.

Fuente de información. Yates (2003); Galton et al. (2007); Galton y Kermack (2010).

Parasuchus hislopi Lydekker, 1855

Horizonte y localidad: Formación Lower Maleri en la cuenca Pranhita-Godavari, en cercanías de la Villa Maleri, Distrito de Adilabad, India (Chatterjee, 1978).

Edad: Carniano-Noriano (Lucas, 1998).

Fuente de información: Chatterjee (1978); Lucas et al. (2007); Nesbitt (2011); Kammerer et al. (2016).

Pisanosaurus mertii Casamiquela, 1967

Horizonte y localidad: Hoyada del Cerro Las Lajas, niveles medios de la Formación Ischigualasto (Bonaparte, 1976, 1997), Grupo Agua de la Peña, Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, al sudoeste de Los Palacios, Provincia de La Rioja, Argentina.

Edad: Carniano tardío y posiblemente Noriano más temprano (Rogers *et al.*, 1993; Furin *et al.*, 2006; Martínez *et al.*, 2011).

Fuente de información: PVL 2577; Casamiquela (1967); Bonaparte (1976); Novas (1989).

Plateosaurus engelhardti Meyer, 1837

Horizonte y localidad. Formación Trossingen (Baden-Württemberg), Knollenmergel (Niedersachsen), Knollenmergel (Sachsen-Anhalt), Alemania; Obere Bunte Mergel (Aargau), Suiza; Formación Marnes Irisées Supérieures Formation, Francia; Formación Fleming Fjord (Groenlandia Este).

Edad. Noriano (Triásico Superior).

Fuente de información. Von Huene (1926; 1932); Galton (1984; 1985); Prieto Márquez y Norell (2011).

Riojasaurus incertus Bonaparte, 1967

Horizonte y localidad: Formación Los Colorados, en la localidad conocida como “La esquina”, conformando parte de la fauna local “La Esquina” (Bonaparte, 1972), provincia de La Rioja, Argentina.

Edad: Noriano (Triásico Superior).

Fuente de información: Bonaparte (1967, 1972); Bonaparte y Pumares (1995); PVL 3236.

Riojasuchus tenuiceps Bonaparte, 1967

Horizonte y localidad: Formación Los Colorados, en la localidad conocida como “La esquina”, conformando parte de la fauna local “La Esquina” (Bonaparte, 1972), provincia de La Rioja, Argentina.

Edad: Noriano (Triásico Superior)

Fuente de información: Bonaparte (1967, 1972); Sereno (1991).

Sacisaurus agudoensis Ferigolo y Langer, 2006

Horizonte y localidad: Margen noreste (Av. Independência y Liberdade) de Agudo, Rio Grande do Sul, Brasil (29838'34' S; 53815'28' W). Miembro Alemoa, Formación Caturritas.

Edad: Noriano (Soares et al., 2011).

Fuente de información: Ferigolo y Langer (2006); Langer y Ferigolo (2013).

Sanjuansaurus gordilloi Alcober y Martínez, 2010

Horizonte y localidad: “Herrera de la base”, 3 kilómetros al noroeste de la localidad Cancha de Bochas, Miembro Cancha de Bochas, Formación Ischigualasto, Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, Parque Provincial Ischigualasto, Provincia de San Juan, Argentina (Alcober y Martínez, 2010).

Edad: Carniano tardío y posiblemente Noriano más temprano (Rogers *et al.*, 1993; Furin *et al.*, 2006; Martínez *et al.*, 2011).

Fuente de información: Alcober y Martínez (2010).

Saturnalia tupiniquim Langer et al., 1999

Horizonte y localidad. Parte superior de la Formación Santa Maria, Estado de Río Grande do Sul, sur de Brasil.

Edad. Carniano.

Fuente de información: Langer et al. (1999); Langer (2003); Langer et al. (2007); Delcourt y Azevedo (2013).

Scutellosaurus lawleri Colbert, 1981

Horizonte y localidad. Arizona, Estados Unidos. Formación Kayenta.

Edad. Hettangiano.

Fuente de información. Colbert (1981); Rosenbaum y Padian (2000).

Silesaurus opolensis Dzik, 2003

Horizonte y localidad: Cantera de arcilla en Krasiejów, horizonte fosilífero superior, cerca de 1 metro por abajo del tope de la sucesión del Triásico Tardío expuesta en Krasiejów, Strzelce Opolskie, cercanías de Opole, sur de Polonia (Dzik, 2003).

Edad: Carniano tardío-Noriano temprano (Dzik, 2001; Dzik y Sulej, 2007).

Fuente de información: Dzik (2003); Dzik y Sulej (2007); Fostowicz-Frelik y Sulej (2009); Piechowsky y Dzik (2010); Piechowski et al. (2014); fotos inéditas de ejemplares del ZPAL.

Staurikosaurus pricei Colbert, 1970

Horizonte y localidad: Sanga Grande, Miembro Alemoa, Formación Santa María, Cuenca de Paraná, ciudad de Santa María, Río Grande do Sul, Brasil (Colbert, 1970; Bittencourt y Kellner, 2009).

Edad: Carniano tardío y posiblemente Noriano más temprano (Langer, 2005; Langer *et al.*, 2007).

Fuente de información: Colbert (1970); Novas (1993); Galton (2000); Bittencourt y Kellner (2009).

“Tawa hallae” Nesbitt, Smith, Irmis, Turner, Downs y Norell (2009)

Horizonte y localidad: Sitio 2, Hayden Quarry, Ghost Ranch, porción inferior del Miembro Petrified Forest, Formación Chinle, Condado Río Arriba, Nuevo México, Estados Unidos (Nesbitt *et al.*, 2009a).

Edad: Noriano tardío (Irmis *et al.*, 2011).

Fuente de información: Nesbitt *et al.* (2009a); Nesbitt (2011); fotografías inéditas del holotipo y ejemplares referidos.

Tropidosuchus romeri Arcucci, 1990

Horizonte y localidad: Área de Chañares, 3 km al norte del brazo norte del Río Chañares y 5 km al suroeste de la Puerta de Talampaya, sección inferior de la Formación Chañares, Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, Provincia de La Rioja, Argentina.

Edad: Carniano Temprano (Triásico temprano Superior; Marsicano *et al.*, 2015).

Fuente de información: PVL 4601, 4601, 4604, 4606; Arcucci (1990).

Taxones no incluidos en el presente análisis

Existe una serie de taxones arcosaurianos que han sido variadamente interpretados como afines a Dinosauria por diferentes autores previos. Sin embargo, no han sido incluidos como Unidades Taxonómicas Operacionales en el presente análisis por las razones que se exponen seguidamente para cada uno de ellos.

Agnosphitys cromhallensis (Fraser et al., 2002). Este taxón procede del Triásico Superior de Inglaterra, del yacimiento fosilífero conocido como Cantera Cromhall, Avon (Fraser et al., 2002). *Agnosphitys* fue originalmente basado en un ilion relativamente completo, al que fuera asociado con dos astrágalos, un húmero, un maxilar, y algunos dientes aislados. Fraser et al. (2002) consideraron a *Agnosphitys* como grupo hermano de Dinosauria, más derivado que *Herrerasaurus* (y posiblemente *Eoraptor*), debido a la presencia de una fosa brevis bien desarrollada en el ilion. Más recientemente, Bonaparte et al. (2007) indicaron que *Agnosphitys* (al menos el ilion holotipo y los astrágalos referidos) corresponderían a un Guaibasauridae, mientras que los otros elementos disponibles provendrían de otro taxón, un criterio que ha sido sustentado por Ezcurra (2010).

Sin embargo, los materiales disponibles de *Agnosphitys* poseen caracteres que se asemejan a Silesauridae, tal como ha sido notado por Nesbitt et al. (2015) en una presentación preliminar. En efecto, el ilion de *Agnosphitys* difiere del de *Guaibasaurus* en que la cresta supracetabular se encuentra bien separada por una superficie lisa y amplia de la repisa brevis y la fosa brevis está ampliamente expuesta en vista lateral. Esta combinación de caracteres es típica de *Silesaurus* y de otros Silesauridae (Martínez et al., 2013).

Más aún, el maxilar referido a *Agnosphitys* se caracteriza por dientes anquilotecondontes, una condición que también lo acerca a Silesauridae (Langer y Ferigolo,

2013). Adicionalmente, el húmero ilustrado por Fraser et al. (2002) es muy semejante al de *Silesaurus* en el poco desarrollo de las tuberosidades proximales medial y lateral, así como los cóndilos distales pobremente definidos.

Esta combinación de caracteres sugiere que *Agnosphitys* podría ser representante del clado Silesauridae. Sin embargo, la condición disociada del material no permite su inclusión en el presente análisis filogenético.

***Alwalkeria maleriensis* (Chatterjee, 1987).** *Alwalkeria* fue descrito por Chatterjee sobre la base de un individuo compuesto por un rostro mal preservado, un fémur incompleto, un astrágalo y algunas vértebras. Este ejemplar procede de la Formación Maleri (Triásico Superior) del Valle Pranhita-Godavari, India. En su descripción original Chatterjee (1987) concluyó que *Alwalkeria* era un dinosaurio Theropoda de la familia Podokesauridae (=Coelophysoidea auct.); Paul (1988) lo refirió luego a Herrerasauridae. Posteriormente Novas (1989) analizó en detalle los caracteres del astrágalo de *Alwalkeria* y concluyó que se trataba de un Dinosauria *incertae sedis*, de caracteres comparables a *Herrerasaurus*. Incluso, algunos autores sugirieron una condición quimérica del ejemplar (Rauhut, 2003). De hecho, el rostro y mandíbulas referidos son notablemente semejantes a Crocodylomorpha (A. Lecuona et al., 2016).

Los caracteres astragalares, así como vertebrales [presencia de numerosas láminas vertebrales, recesos anteriores y posteriores a los costados del canal neural (=prechonos y postchonos de Welles, 1984)] indican que *Alwalkeria* es un Dinosauriformes. Sin embargo, su posición dentro de este clado no es clara. Un análisis de las ilustraciones y descripción llevadas adelante por Chatterjee (1987) así como fotografías brindadas por este autor permite reconocer algunos rasgos anatómicos de importancia.

En lo que respecta al fémur, el extremo proximal es notablemente autapomórfico en *Alwalkeria* (Figura 3). La cabeza femoral se encuentra expandida transversalmente y posee un extenso cuello femoral que forma un arco importante, una condición única reconocida en la descripción original por Chatterjee (1987). Por otro lado, el extremo distal del fémur presenta similitudes importantes con *Silesaurus*. Los cóndilos distales se encuentran pobremente desarrollados, la fosa intercondilar se prolonga notablemente en sentido proximal y es rodeada medial y lateralmente por dos crestas poco desarrolladas. La gran extensión proximal de estas estructuras ha sido considerada como un rasgo diagnóstico de Silesauridae (Kammerer et al., 2012).

Debido a la compleja combinación de caracteres no es posible proponer afinidades filogenéticas más allá de Dinosauriformes *incertae sedis*.

Debido a su condición fragmentaria y a su posible condición de quimera, este taxón no es incluido en el análisis filogenético.

***Barberenasuchus brasiliensis* Mattar, 1987.** Este taxón se encuentra representado por un cráneo y un axis muy distorsionados y de difícil interpretación. El ejemplar procede del sector inferior de la Secuencia Santa María 1 (Ladiniano-Carniano) en Rio Grande do Sul, Brasil. La especie ha sido brevemente descrita por Mattar (1987) y comentada en algún detalle por Barberena y Mattar (1987), quienes lo han considerado como un Sphenosuchia. Irmis et al. (2013) ha considerado a *Barberenasuchus* como un taxón problemático, que sin preparación adicional del ejemplar holotipo, debe ser considerado como un arcosaurio de afinidades inciertas. Barberena y Mattar, en su análisis (1987) han indicado una serie de caracteres que indican que *Barberenasuchus* exhibe una serie de caracteres muy diferente de aquellos descritos para otros Sphenosuchia. França et al. (2013) indican que podría tratarse

de un Dinosauromorpha basal. De hecho, en contraposición con Sphenosuchia, y a semejanza de los Dinosauriformes, *Barberenasuchus* exhibe vértebras cervicales notablemente elongadas y con un centro vertebral paralelográfico y un escamoso sin amplia expansión posterior ni curvatura ventral. Sin embargo, la pobre preservación del único ejemplar disponible no permite ajustar una posición taxonómica concreta. Consecuentemente, este taxón no es incluido en el análisis filogenético.

***Daemonosaurus chauliodus* Sues et al., 2011.** Este taxón proviene de la localidad de Ghost Ranch, en el Condado de Río Arriba, Nuevo México, Estados Unidos. Procede de la Formación Chinle (Triásico Superior, posiblemente Rético). *Daemonosaurus* fue descrito por Sues et al. (2011) como el Neotheropoda más basal conocido, incluso más basal que *Tawa*. Sin embargo, vale la pena remarcar que este último, propuesto por Nesbitt et al. (2009) como un Neotheropoda basal es aquí presentado como un Saurischia Herrerasauridae de acuerdo con Novas y Ezcurra (2011; ver Capítulo 10, Parte 4).

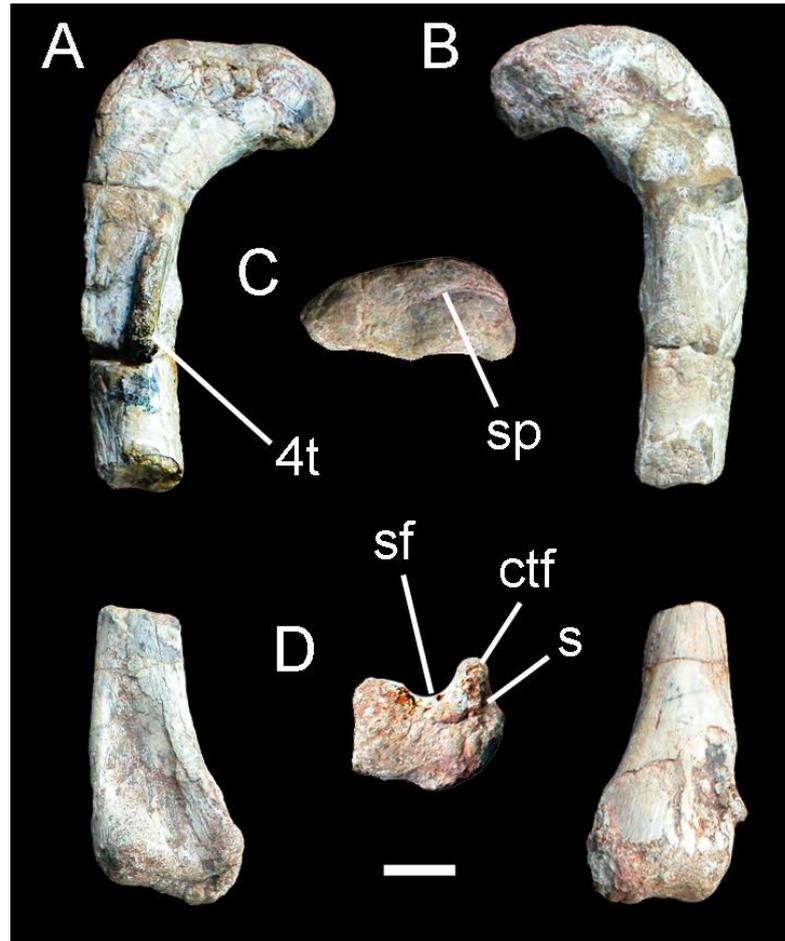


Figura 3. *Alwalkeria maleriensis* (ISI R 306, holotipo). Fémur izquierdo en vistas: A, posterior; B, anterior; C, proximal; D, distal. Referencias: ctf, cresta tibiofibular; s, surco que separa la cresta tibiofibular del cóndilo lateral; sf, surco flexor; sp, surco proximal; 4t, cuarto trocánter. Escala 1 cm.

Sues et al. (2011) incluyeron a *Daemonosaurus* dentro de Neotheropoda sobre la base de las siguientes sinapomorfías: 1) presencia de un proceso anterior del cuadradoyugal que se extiende hasta el margen posterior del proceso dorsal del yugal, 2) profundas fosas neumáticas en las vértebras cervicales, y 3) parapófisis y diapófisis en cercano contacto.

Sin embargo, estos caracteres parecen ser de distribución más amplia que la indicada por Sues y colaboradores. En primer lugar, en el presente análisis la presencia de fosas en las

vértebras cervicales resulta diagnóstico del clado *Lewisuchus* + (Silesauridae + Dinosauria) y está ampliamente distribuido a lo largo de Dinosauriformes. Del mismo modo, las parapófisis y diapófisis muy cercanas entre sí en las vértebras cervicales es una característica compartida con *Herrerasaurus* y *Lewisuchus* entre otros Dinosauriformes basales. De esta manera, el carácter 1 es el único que podría retenerse como sinapomorfía que reúne a *Daemonosaurus* con Neotheropoda. Este hecho, sumado a que *Daemonosaurus* presenta una morfología muy diferente a la de los restantes Neotheropoda basales conocidos (resaltada por Sues et al., 2011), y a que este taxón ha sido descrito solo de manera preliminar, que la posición de *Daemonosaurus* dentro de Dinosauriformes sea incierta.

Hasta no disponer de la descripción detallada o de acceso a los ejemplares disponibles no es posible incluir a *Daemonosaurus* en el presente análisis filogenético.

***Ignotosaurus fragilis* Martínez et al. 2013.** Este taxón procede de la localidad conocida como Cancha de Bochas, en el Parque Provincial Ischigualasto, Provincia de San Juan, Argentina. Fue colectado en la sección inferior del Miembro Cancha de Bochas, Formación Ischigualasto (Carniano; Martínez et al., 2013).

A pesar de estar representado solo por un ilion aislado, su inclusión en Silesauridae, como fuera originalmente propuesto por Martínez et al. (2013) parece ser correcta. No se incluye en el presente análisis debido a su condición fragmentaria.

***Lepidus praecisio* Nesbitt y Ezcurra, 2015.** Este taxón consiste en su holotipo, un astrágalo calcáneo fusionado al extremo distal de tibia y fibula, y como material referido una diáfisis femoral y un maxilar incompletos. Estos ejemplares proceden del Triásico Superior

(Carniano) del Grupo Dockum, del área Otis Chalk, Condado de Howard, Texas. Nesbitt y Ezcurra (2015) describieron en detalle y analizaron los materiales disponibles, concluyendo que *Lepidus* es asignable al clado de Theropoda Coelophysoidea, constituyéndose en uno de los terópodos más antiguos conocidos. Nesbitt y Ezcurra (2015) incluyeron a *Lepidus* en Theropoda (Neotheropoda en Nesbitt y Ezcurra, 2015) sobre la base de cuatro sinapomorfias no ambiguas: 1) astragalocalcáneo fusionado, 2) bajo proceso anterior en el astrágalo, 3) calcáneo transversalmente comprimido, 4) cresta próximodistalmente extendida en la esquina posteromedial de la tibia, y 5) una cicatriz bien marcada en la cara anterior del extremo distal de la tibia. Vale la pena remarcar que los caracteres 2 y 4 se encuentran ampliamente distribuidos en Dinosauria (e.g., *Guaibasaurus*, *Pisanosaurus*), y los caracteres 1 y 3 están presentes en una gran variedad de arcosaurios y dinosauriformes o dinosaurios basales (e.g., *Lagerpeton*, *Tawa*, *Pisanosaurus*).

Por otro lado, caracteres que Nesbitt y Ezcurra (2015) registran como posibles autapomorfias de *Lepidus* podrían ser reinterpretados como plesiomorfias para Dinosauriformes, las cuales están ausentes en Theropoda. Por ejemplo, *Lepidus* posee un proceso posterolateral (maléolo lateral) pobremente desarrollado, de manera comparable a *Lagosuchus*, mientras que en Dinosauriformes como *Silesaurus*, *Chindesaurus*, *Coelophysis*, dicha proyección se encuentra bien desarrollada y generalmente se solapa en gran parte a la fibula (Nesbitt, 2011).

Por otro lado, *Lepidus* se caracteriza por un proceso piramidal posterior en el margen lateral de la tibia que la separa de la fibula. Esta condición, interpretada por Nesbitt y Ezcurra (2015) como autapomórfica de *Lepidus*, es muy semejante a la morfología que existe en arcosauriformes basales como *Proterosuchus*, *Lagerpeton*, y *Chanaresuchus*. Este proceso en realidad podría representar la expresión posterior del proceso piramidal que se

extiende anteroposteriormente a lo largo de la cara proximal del astrágalo presente en estos arcosauriformes basales (Serenó, 2001; Nesbitt, 2011).

Como fuera notado por Nesbitt y Ezcurra (2015) en *Lepidus* la articulación del calcáneo para la fibula es cóncavo-convexa, mientras que en la totalidad de los Theropoda y Eusaurischia, dicha articulación es enteramente cóncava (Novas, 1989).

Debido a que *Lepidus* carece de numerosas sinapomorfias de Theropoda, y a que exhibe varios rasgos plesiomórficos, se considera aquí que la posición de este taxón dentro de Theropoda, y aún dentro de Dinosauriformes, es incierta.

Sobre esta base, sumado a la condición fragmentaria del material holotípico de *Lepidus*, este taxón no es incluido en el presente análisis filogenético.

***Lutungutali sitwensis* Peacock et al. 2013.** Este taxón fue establecido sobre la base de una cadera y vértebras caudales asociadas procedentes del Trásico Medio (Anisiano) del tercio superior de la Formación Ntawere, en la Provincia Este, Zambia. Ha sido anidado en Silesauridae por Peacock et al. (2013) sobre la base de caracteres generales y dos sinapomorfias no ambiguas, por lo que su inclusión en este linaje parece estar bien sustentada. En la presente contribución se aceptan las afinidades de *Lutungutali* con Silesauridae, sin embargo, no se lo incluye en el presente análisis por la condición fragmentaria de los materiales disponibles.

***Nyasasaurus parringtoni* Nesbitt et al. (2012).** Este taxón procede del Miembro Lifua de las Capas Manda, Triásico Medio (Anisiano), aflorantes en Tanzania. Este hallazgo constituiría el registro más antiguo de un Dinosauria, y uno de los más antiguos

Dinosauriformes (Nesbitt et al., 2012). Sin embargo, la edad de esta unidad estratigráfica se basa exclusivamente en su contenido faunístico (Rubidge 2005). De este modo, Marsicano et al. (2015) cuestionaron dicha datación, y concluyeron que las Capas Manda carecen de un marco temporal preciso, por lo que se debe guardar cautela a la hora de hacer inferencias evolutivas de los taxones de arcosaurios allí documentados (véase también Irmis et al., 2011).

Más aún, la asociación de los ejemplares de *Nyasasaurus* no es totalmente clara, puesto que se encontraron entremezclados con otros arcosaurios (Charig, 1957). El holotipo consiste de un húmero sin los extremos articulares y seis vértebras incompletas. Adicionalmente, se refieren a este taxón otras cinco vértebras incompletas (Nesbitt et al., 2012). Nesbitt y colaboradores (2012) han propuesto una sola sinapomorfía de Dinosauria para sostener las afinidades de *Nyasasaurus* como integrante de este grupo: la presencia de una cresta deltopectoral alargada y de contorno sigmoideo. Lamentablemente, debido a que el húmero carece de gran parte de sus extremos, la longitud total del elemento, así como la de su cresta son difíciles de calcular. Más aún, *Nyasasaurus* difiere de Dinosauriformes y Dinosauria basales (e.g., *Saturnalia*, *Herrerasaurus*, *Eoraptor*) en las diferentes proporciones humerales, debido a que posee un extremo proximal notablemente expandido transversalmente y una diáfisis proporcionalmente delgada. Vale la pena remarcar que las proporciones de las vértebras cervicales, así como la disposición de fosas y láminas de las de *Nyasasaurus* son muy semejantes a las existentes en el Arcosauromorpha basal *Trilophosaurus* (Spielmann et al., 2006) por lo que comparaciones en detalle con este taxón son requeridas.

Debido a su naturaleza incompleta y poco informativa, *Nyasasaurus* no es incluido en el presente análisis filogenético.

***Protoavis texensis* Chatterjee, 1991.** Este taxón fue erigido por Chatterjee sobre la base de especímenes parciales provenientes del yacimiento bien conocido de Post Quarry y ejemplares referidos de Cantera Kirkpatrick, de las Formaciones Bull Canyon y Tecovas, del Grupo Dockum (Carniano?), respectivamente. En su descripción original y en trabajos posteriores, Chatterjee (1991, 1997, 1998, 1999) consideró a *Protoavis* como un ave más derivada que *Archaeopteryx*, lo cual generó un agitado debate. Los especímenes sobre los cuales basó sus determinaciones fueron considerados por la mayor parte de los autores como el producto de la mezcla de individuos provenientes de diferentes linajes reptilianos (incluyendo restos de Theropoda y Drepanosauridae; Nesbitt et al., 2007), o interpretaciones anatómicas erróneas sobre el material disponible. Consecuentemente, las afinidades de *Protoavis* son hoy en día consideradas inciertas (Chiappe, 1995; Ostrom, 1996; Padian y Chiappe, 1998; Hunt et al., 1998; Renesto, 2000; Paul, 2002; Nesbitt et al., 2007).

Witmer (2001), en un reanálisis del material describió parcialmente el basicráneo de *Protoavis* y concluyó que varios de los rasgos descritos por Chatterjee en sus contribuciones efectivamente existen en el material. Estos incluyen la presencia de un pilar metótico interno con respecto al resto de la cápsula auditiva diferenciando una fenestra pseudorotunda, la presencia de un canal vago que se abre posteriormente hacia el plano occipital, y un receso timpánico caudal bien desarrollado. Para el momento en que Chatterjee describió los restos del *Protoavis* (década de 1990), el basicráneo de los Dinosauriformes basales se encontraba pobremente conocido, de modo tal que varios de los rasgos identificados por aquel autor solo podían reconocerse en terópodos Maniraptora derivados y en Aves (de ahí parte de la confusión de Chatterjee). Sobre esta base, Witmer (2001; 2002) sugiere que *Protoavis* podría ser tal vez considerado como el representante

más antiguo de Theropoda Coelurosauria, debido a la condición derivada de la estructura del basicráneo.

Sin embargo, tal como será analizado en detalle en la presente contribución (Capítulos 7 y 8), estos rasgos de tipo aviano, no son exclusivos de Theropoda derivados. De hecho, la combinación de caracteres descrita por Chatterjee y Witmer existe en diversos Dinosauriformes basales como ser *Silesaurus*, *Lewisuchus*, *Marasuchus* y *Tawa*, tal como fuera adelantado por Agnolin et al. (2016). Esto sugiere que *Protoavis* posiblemente pueda ser considerado como un Dinosauriformes basal, al menos sobre la base de lo que al basicráneo se refiere.

Debido a su condición fragmentaria y quimérica, *Protoavis texensis* no es incluido en el presente análisis filogenético.

***Saltopus elginensis* Huene, 1910.** Este taxón fue descrito por Huene sobre la base de un esqueleto incompleto proveniente del Triásico Superior (Carniano) de Lossiemouth, Escocia (Benton y Walker, 2011). Proviene de los mismos niveles que *Scleromochlus* y al igual que este, su preservación es deficiente y sus rasgos anatómicos mayormente confusos (Rauhut y Hungerbühler, 2000). Sin embargo, una reciente revisión por Benton y Walker (2011) permitió reconocer la mayor parte de sus caracteres. Estos autores lo han incluido en un análisis filogenético en el que *Saltopus* resultó ubicado como un Dinosauriformes más derivado que *Marasuchus*. Caracteres notables que sustentan su inclusión en Dinosauriformes incluyen la presencia de un fémur con trocánter anterior y repisa trocantérica, y un pubis alargado y delgado.

A pesar de su mala preservación, *Saltopus* ha conservado impresiones de los carpales y metacarpales, elementos desconocidos en otros Dinosauriformes basales. Posee dos

elementos proximales de gran tamaño (posiblemente el ulnar y el radial) y distalmente convexos. Los carpales distales 3 y 4 son pequeños y simples. La presencia de dos grandes carpales proximales y carpales distales pequeños y simples es un rasgo plesiomórfico compartido entre *Saltopus* y dinosaurios basales como *Eoraptor* y *Herrerasaurus* (véase más adelante; Sereno, 1993; Martínez et al., 2011). Los metacarpales son elongados y de tamaño relativamente pequeño, proximalmente no se encuentran en contacto entre sí, una condición plesiomórfica diferente de aquella exhibida por dinosaurios basales como *Herrerasaurus*, *Eodromaeus* y *Eoraptor*.

Debido a su condición fragmentaria y poco informativa, *Saltopus* no es incluido en el presente análisis filogenético.

***Scleromochlus taylori* Woodward, 1907.** *Scleromochlus* fue descrito por Smith Woodward sobre la base de varios individuos provenientes del Triásico Superior (Carniano) de Lossiemouth, Escocia, de la misma posición estratigráfica de donde procede *Saltopus*. Autores posteriores analizaron estos y otros materiales pertenecientes a este taxón (Huene, 1914; Sereno, 1991; Padian, 1997; Benton, 2000). Lamentablemente, los ejemplares son de tamaño muy pequeño (ninguno de ellos habría alcanzado los 20 centímetros de longitud corporal total), y su preservación es deficiente, estando mayormente representados por moldes mal preservados. Esto resulta en interpretaciones contradictorias sobre el material, e incluso, tal como expresara Bennett (1996) bastante imaginación es necesaria para dilucidar la anatomía de los ejemplares disponibles.

Padian (1984, 1997), en contraste con autores previos propuso por primera vez a *Scleromochlus* como un integrante de Ornithodira, sobre la base principal de proporciones de sus elementos. Esta propuesta fue aceptada por otros autores (e.g., Gauthier, 1986;

Sereno, 1991; Novas, 1996; Benton, 2000), y Sereno (1991) consideró que *Scleromochlus* podría relacionarse con Pterosauria en un clado luego nominado Pterosauroomorpha por Padian (1997). Por otro lado, Benton (2000) consideró a *Scleromochlus* como grupo hermano de Ornithodira, constituyendo el nuevo clado Avemetatarsalia.

Sin embargo, tal como fuera notado por autores previos, el análisis de los restos disponibles de *Scleromochlus* es de dificultoso estudio y análisis. De hecho, la gran mayoría de los caracteres utilizados por autores previos (e.g., Sereno, 1991; Benton, 2000) para sustentar las afinidades de *Scleromochlus* son caracteres que se relacionan a sus proporciones corporales, más que a caracteres osteológicos cualitativos.

En este respecto vale la pena remarcar que Bonaparte (1975) luego de analizar los ejemplares disponibles concluyó que *Scleromochlus* era poseedor de un tarso de tipo crurotarsal. En este respecto, el ejemplar BMNH R3557 es el único que ha preservado los tarsales proximales preservados. En cambio, otros autores (Sereno, 1991; Benton, 2000) concluyeron que el tarso de *Scleromochlus* era típicamente mesotarsal (Figura 4).

Sereno (1991) interpretó que los elementos ubicados cerca de los extremos proximales de los metatarsianos, podrían ser identificados como el metatarsal 5, y los tarsales distales 3 y 4. Sin embargo, esta determinación fue revisada por Benton (2000) quien correctamente indicó que dichos elementos son de tamaño proporcionalmente grande y que deberían representar elementos tarsales proximales. Benton (2000), por otro lado, identificó un metatarsal 5 y reinterpretó los tarsales distales 3 y 4 de Sereno (1991) como el astrágalo y calcáneo encimados, de tipo mesotarsal primitivo.

Sin embargo, a pesar de dichas propuestas, el tarso de *Scleromochlus* puede ser interpretado de manera algo diferente. De hecho, el elemento complejo (tarsales distales 3 y 4 encimados según Sereno, 1991, o astrágalo y calcáneo encimados según Benton, 2000)

puede ser determinado como un astrágalo crurotarsal típico en vista dorsal, con la faceta fibular expandida y muy bien desarrollada, bien elevada del resto del cuerpo astragalar. Por otro lado, el elemento identificado como metatarsal V, alternativamente puede ser determinado como un calcáneo de tipo crurotarsal en vista dorsal, con un extenso tubérculo calcáneas, comparable al que existe en *Proterosuchus* (Sereno, 1991). De ser cierta esta interpretación, la posición de *Scleromochlus* dentro de Ornithodira resulta pobremente sustentada.

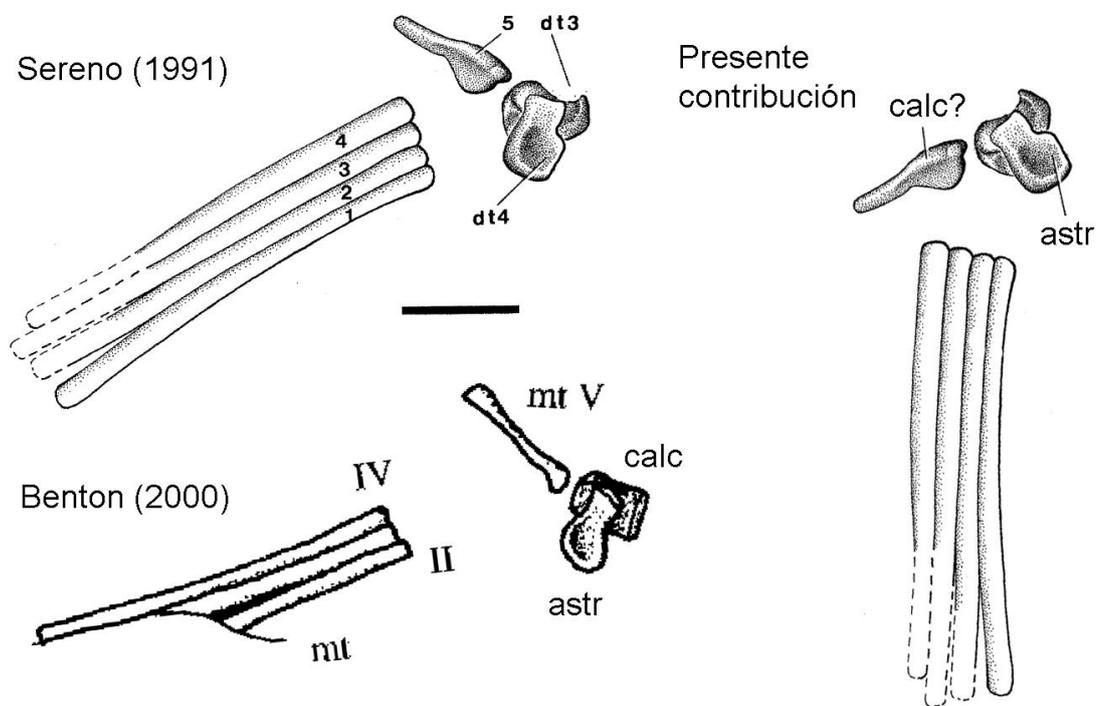


Figura 4. Interpretación del tarso de *Scleromochlus taylori* (ejemplar BMNH R3557) según Sereno (1991), Benton (2000) y la Presente contribución. Referencias: *astr*, astrágalo; *calc*, calcáneo; *dt*, tarsal distal; *mt*, metatarsal. Escala 1 cm.

Debido a su mala preservación y a sus caracteres contradictorios, se considera aquí la posición filogenética de *Scleromochlus* como incierta, y es excluido del presente análisis filogenético.

***Technosaurus smalli* Chatterjee, 1984.** Este taxón fue erigido por Chatterjee sobre la base de restos incompletos provenientes de Post Quarry en la Formación Bull Canyon, del Grupo Dockum (Carniano?). Los materiales fueron originalmente referidos a Ornithischia, aunque revisiones posteriores indican que, con excepción del dentario y el premaxilar, los especímenes pertenecen a otros taxones incluyendo Sauropodomorpha y Crurotarsi (Serenó, 1991; Nesbitt et al., 2007).

Nesbitt et al. (2007) indican una serie de caracteres que el premaxilar y dentario de *Technosaurus* comparten con *Silesaurus*. Siguiendo este criterio, Langer et al. (2013) lo incluyeron dentro de Silesauridae. Vale la pena remarcar que aunque Nesbitt et al. (2007) han indicado presencia de alvéolos en *Technosaurus*, y los dientes parecen encontrarse fusionados al dentario, condición anquilotecodonte típica de Silesauridae.

Debido a su naturaleza fragmentaria y poco informativa, *Technosaurus* no es incluido en el presente análisis filogenético.

CAPÍTULO 6

RECONSIDERACIÓN DE LA POSICIÓN FILOGENÉTICA DE *LAGERPETON*

CHANARENSIS

Introducción

Lagerpeton chanarensis fue descrito originalmente por Romer (1971) sobre la base de un miembro posterior articulado. El ejemplar holotipo, así como otros materiales referidos provienen exclusivamente de la Formación Chañares, en la localidad de Chañares, provincia de La Rioja, Argentina.

En su descripción original, Romer (1971) indicó algunas similitudes entre *Lagerpeton* y los dinosaurios terópodos, especialmente en las proporciones elongadas de los metatasales y la articulación tarsal en forma de bisagra, un criterio luego seguido por Bonaparte (1978) quién propuso a *Lagerpeton* cercanamente emparentado con *Lagosuchus*. A pesar de que nuevos y más completos ejemplares de *Lagerpeton* fueron descritos e ilustrados por Romer (1972), Bonaparte (1984) y Arcucci (1986), estos autores manifestaron sus dudas acerca de la posición filogenética de este taxón. Un punto de inflexión en lo que respecta a las relaciones filogenéticas de *Lagerpeton* entre los arcosaurios lo constituye la publicación anatómica detallada llevada adelante por Sereno y Arcucci (1993), quienes revisaron todos los ejemplares disponibles y concluyeron que *Lagerpeton* constituye parte de la radiación de dinosauromorfos basales.

El término Dinosauromorpha fue establecido por Benton (1985) para incluir Dinosauria, Ornithosuchidae y Aves. Sin embargo, fue Sereno (1991) quien lo definió

filogenéticamente para abarcar al clado de ornithodiros que agrupa a *Lagerpeton*, *Marasuchus*, *Pseudolagosuchus*, Dinosauria y todos sus descendientes.

La interpretación de que *Lagerpeton* constituye el miembro más basal de Dinosauromorpha fue seguida por la casi totalidad de los autores que han tratado esta temática (e.g., Novas, 1996; Arcucci, 1997; Ezcurra, 2006; Irmis et al., 2007; Langer et al., 2010, 2011, 2013; Brusatte et al., 2010; Nesbitt et al., 2010; Nesbitt, 2011; Bittencourt et al., 2014; Ezcurra, 2016). *Lagerpeton* junto con *Marasuchus* fueron considerados como una de las mejores evidencias disponibles sobre los ornitodiros predecesores de la radiación de los dinosaurios del Triásico Tardío (Serenó y Arcucci, 1994). En particular *Lagerpeton* ha sido frecuentemente propuesto como el ancestro dinosauriano arquetípico: es de tamaño pequeño, bípedo, y de miembros posteriores delgados (Serenó, 1997).

Irmis et al. (2007) describieron a *Dromomeron romeri*, un taxón cercanamente emparentado con *Lagerpeton*, conocido por restos aislados incompletos procedente del Noriano de Estados Unidos. Estos autores propusieron que ambos géneros formarían parte de un grupo monofilético conocido como Lagerpetidae Arcucci, 1987. Más recientemente, Nesbitt et al. (2009) y Martínez et al. (2015) reconocieron especies adicionales de *Dromomeron* basados en restos postcraneos mayormente aislados.

En el contexto de la presente revisión de los dinosauriformes de la Formación Chañares, resultó llamativa la extraña combinación de caracteres exhibida por *Lagerpeton*, tal como fuera también notado por Sereno y Arcucci en su trabajo de 1993. Entre las características más remarcables se cuenta con la presencia de miembros posteriores considerablemente elongados, similar a los dinosaurios, junto con una pelvis proporcionalmente ancha y anteroposteriormente corta semejante a la de arcosaurios primitivos. Más aún, el pie de *Lagerpeton* posee una marcada asimetría que recuerda a la de

ciertos arcosauriformes basales, en particular proterocámposidos, sugerentes de un andar parcialmente esparrancado (Fechner, 2009), francamente diferente del parasagital de los dinosauriformes

Esta combinación contradictoria de caracteres sugiere que posiblemente *Lagerpeton* no se encuentre necesariamente relacionado al linaje que dio origen a los dinosaurios. Al respecto, Bonaparte (*in* Arcucci, 1986: 241), indicó que las interesantes similitudes entre *Lagerpeton* y los arcosauriformes basales del grupo Proterochampsia podrían indicar que este género pertenecería a una radiación de la familia Proterochampsidae. Más recientemente, Peters (2013), en un blog dedicado a expresar comentarios acerca de la evolución de los reptiles ha explícitamente propuesto que *Lagerpeton* es un miembro de Proterochampsia. Por su parte, Novas y Agnolín (2015) sustentaron esta misma hipótesis sobre la base de un análisis anatómico y filogenético preliminar.

La finalidad del presente capítulo es la de analizar las posibles relaciones filogenéticas de *Lagerpeton* con dinosaurios y con clados de arcosauriformes basales, en particular los proterocámposidos.

Materiales estudiados de *Lagerpeton chanarensis*

Ha sido revisada la totalidad de los ejemplares disponibles de *Lagerpeton* (Romer, 1971, 1972; Bonaparte, 1984; Arcucci, 1986; Sereno y Arcucci, 1993), incluyendo:

PULR 06 (holotipo), miembro posterior derecho completo, incluyendo fémur, tibia, fibula, tarsales y pie.

PVL 4619, cintura pélvica y ambas extremidades posteriores.

PVL 4625, secuencia de vertebras dorsales posteriores, sacras y caudales, pubis izquierdo incompleto, isquion e ilion, fémur izquierdo y extremo proximal de tibia izquierda.

Los siguientes ejemplares de arcosauriformes procedentes del sitio fosilífero “Romer” han sido estudiados con fines comparativos: *Tropidosuchus romeri* (PVL 4601, 4602, 4603, 4604, 4605, 4606, 4624; Arcucci, 1986, 1990), *Chanaresuchus bonapartei* (PVL 4575; Arcucci, 1986), *Gualosuchus reigi* (PVL 4576; Arcucci, 1986), *Marasuchus lilloensis* (PVL 3870, 3871, 3872, 4670, 4671; Sereno y Arcucci, 1994), *Pseudolagosuchus major* (PVL 4629; MACN 18954; Arcucci, 1987) y *Herrerasaurus ischigualastensis* (PVL, 2566; PVSJ, 373, 407; Reig, 1963; Novas, 1993; Sereno, 1993; Sereno and Novas, 1993).

Resultados

Con la finalidad de analizar las relaciones filogenéticas de *Lagerpeton* dentro de los dinosauriformes se ha utilizado el análisis filogenético de Arcosauriformes de Nesbitt (2011), el cual es el más abarcativo conocido hasta el día de la fecha. Asimismo se han adicionado 9 caracteres que previamente se consideraban como únicos de *Lagerpeton* (Sereno y Arcucci, 1993), pero que hemos verificado que se encuentran más ampliamente distribuidos que lo supuesto. Fueron modificadas numerosas codificaciones de la matriz de caracteres empleada por Nesbitt (2011), basadas principalmente en observaciones directas de los ejemplares de *Lagerpeton*, *Tropidosuchus* y *Chanaresuchus* (ver Apéndices 1 y 2). La matriz de datos resultante se compone de 83 taxones codificados para 421 caracteres.

El análisis filogenético llevado adelante resultó en 48 árboles de 1319 pasos, Ci, 35, Ri, 77. El consenso estricto resultó en un árbol con una topología muy semejante a la propuesta por Nesbitt (2011) (Figura 5). El único cambio importante en la topología resultó

la posición de *Lagerpeton* dentro de la base de los Archosauriformes, bien anidado dentro de Proterochampsia y en particular como grupo hermano de *Tropidosuchus*. La señal filogenética es fuerte, con nodos bien soportados dentro de Arcosauriformes. En topologías de árboles subóptimos se requieren 13 pasos adicionales para reposicionar a *Lagerpeton* como el grupo hermano de Dinosauriformes, o como grupo hermano de Ornithodira. Adicionalmente, se necesitan 20 pasos adicionales para forzar su inclusión como grupo hermano de Archosauria o Pseudosuchia.

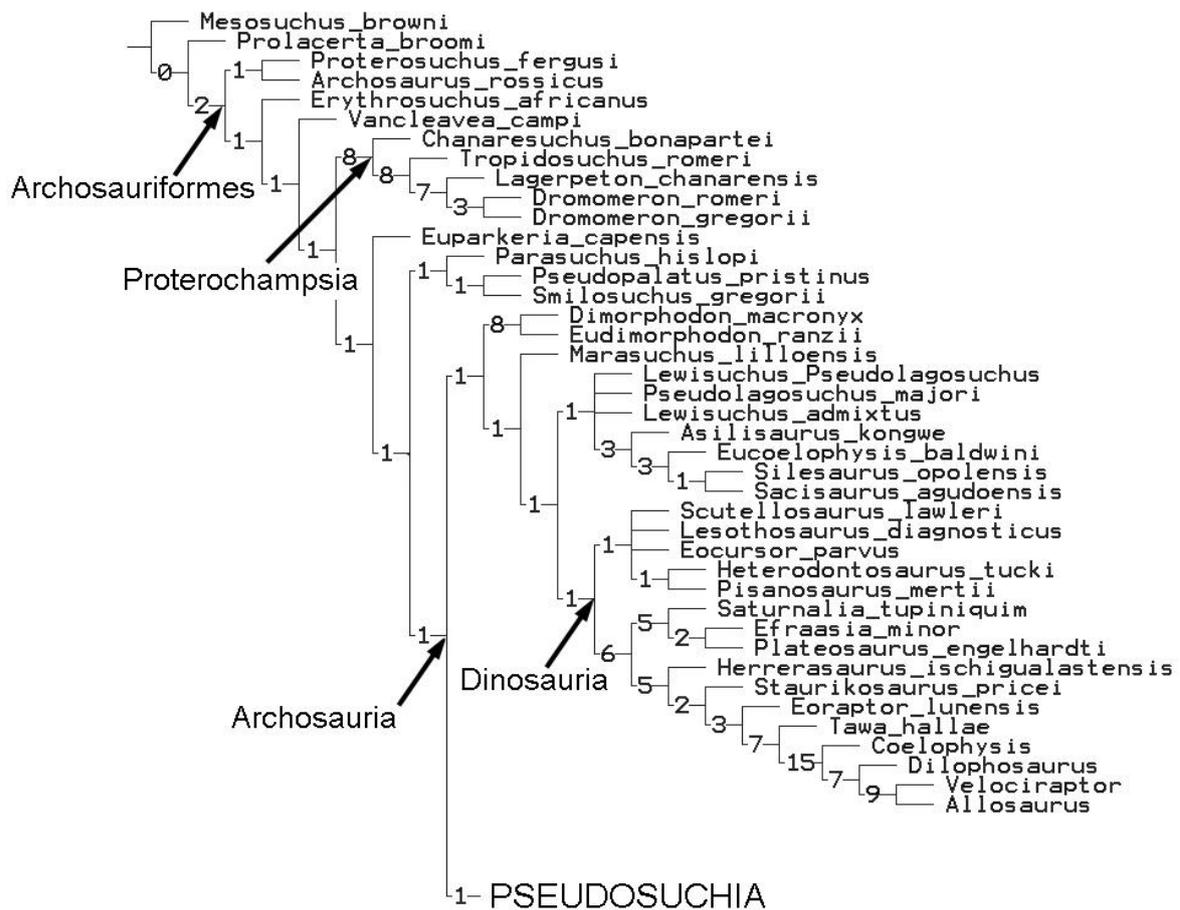


Figura 5. Relaciones filogenéticas de *Lagerpeton chanarensis* en el contexto de Archosauriformes. Los números indican los valores de Soporte de Bremer por rama.

Con la finalidad de chequear la robustez del árbol se calculó el soporte de Bremer para cada rama del árbol. La inclusión de *Lagerpeton* dentro de Proterochampsidae y como grupo hermano de *Tropidosuchus* se encuentra bien soportada, con un soporte de Bremer de 8 en ambos casos). El nodo Lagerpetidae también exhibe un alto soporte de Bremer (=7) (Figura 5).

Notas anatómicas sobre *Lagerpeton*

Las descripciones disponibles sobre *Lagerpeton* brindadas por Arcucci (1985, 1986) y por Sereno y Arcucci (1993), son suficientemente detalladas, por lo que no se requiere profundizar aquí sobre la anatomía de este género. Sin embargo, se brindan seguidamente una serie de observaciones anatómicas específicas no brindados por autores previos.

Vértebras caudales. Estos elementos no han sido descriptos en detalle por autores previos (Figura 6). El ejemplar PVL 4625 presenta las primeras seis vértebras caudales relativamente bien preservadas, pero aún parcialmente incluidas en el sedimento, lo que impide el reconocimiento de numerosos caracteres. Se trata de elementos relativamente cortos anteroposteriormente. Se orientan levemente posterodorsalmente y su extremo dorsal es relativamente robusto y expandido transversalmente, aunque no conforma una tabla espinal. La morfología de la espina neural es semejante a lo largo de toda la serie, y su altura descende paulatinamente desde las caudales más anteriores hacia las distales. Los procesos transversos se encuentran orientados ventralmente debido posiblemente a efectos de deformación diagenética. Sin embargo, puede reconocerse con facilidad su morfología general. Se trata de elementos notablemente elongados, superando el valor de su longitud en cinco veces la extensión anteroposterior de la base del proceso transversos. Los procesos

reducen paulatinamente su tamaño y aumentan su ancho anteroposterior a lo largo de la serie caudal. Las pre-y postzygapophysis son cortas y se orientan subhorizontalmente.

Debido a su pobre preservación, mayores detalles sobre las zigapófisis, centros vertebrales, o arcos neurales no son discernibles.

Ilion. El ilion de *Lagerpeton* ha sido descrito en detalle por Arcucci (1985, 1986) y Sereno y Arcucci (1993). Estos autores indican que el ilion es relativamente pequeño y su margen dorsal es sigmoideo, comparable en este aspecto a una silla de montar. Más aún, señalan como característica propia de *Lagerpeton* el hecho de que la primera vértebra sacra se expande anteriormente hasta alcanzar el extremo anterior de la lámina precetabular. Estos caracteres son luego tomados por Benton y Walker (2010) como sinapomorfias de Dinosauromorpha. Sin embargo, es posible que la particular morfología del ilion en *Lagerpeton* sea el producto de deformación tafonómica. En efecto, Langer et al. (2010) indican que es frecuente en Dinosauria basales que la condición de ilion en forma de silla de montar se deba a la fragilidad que presenta el delgado margen dorsal del elemento (Figura 7). Este margen suele quebrarse con facilidad, lo que resulta en un contorno en forma de silla de montar. Esto parece haber ocurrido en los ejemplares PVL 4619 y PVL 4625 de *Lagerpeton*, en donde las únicas cinturas pélvicas conocidas presentan los márgenes dorsales incompletos.

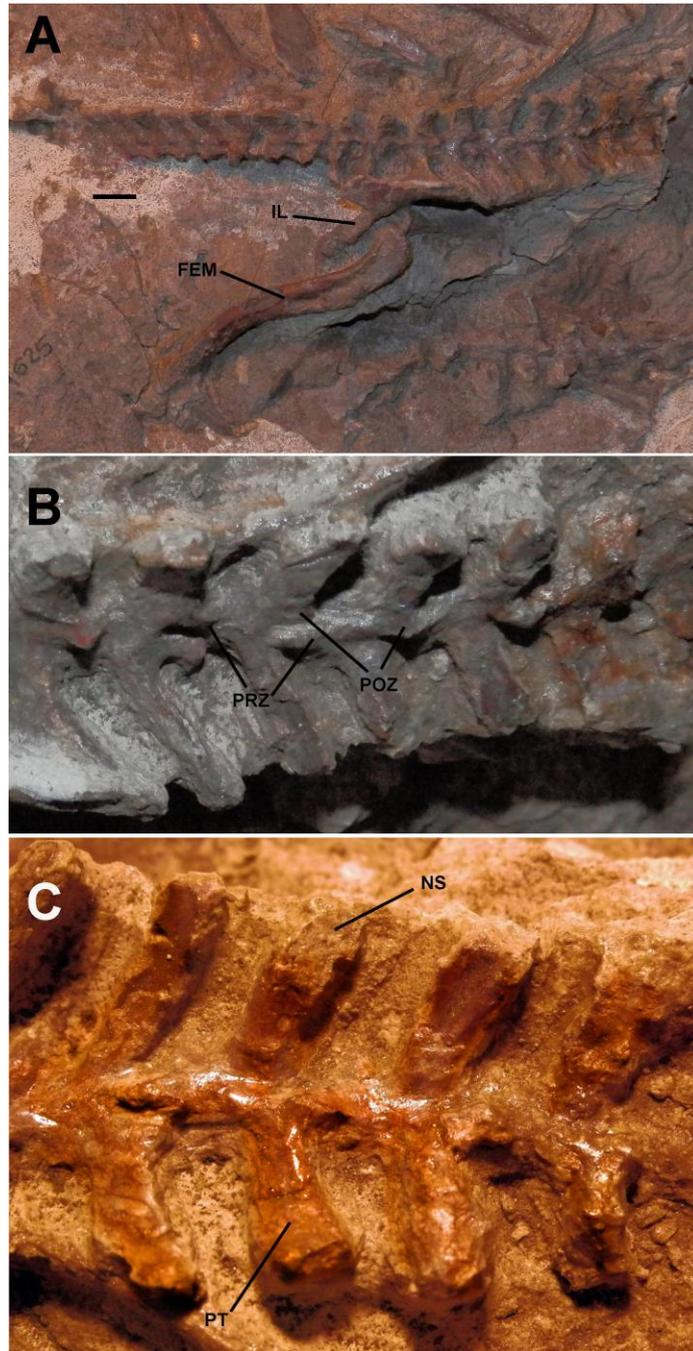


Figura 6. *Lagerpeton chanarensis* (PVL 4625). A, columna vertebral parcial, cadera y miembro posterior en vista lateral izquierda; B-C, detalle de las vértebras caudales en vistas: B, dorsal; C, lateral izquierda. Referencias: fem, femur; il, ilion; ns, espina neural; poz, postzigapófisis; prz, prezigapófisis; pt, proceso transverso. Escala: 1 cm.

Sereno y Arcucci (1993) indicaron como autapomorfia de *Lagerpeton* el hecho que la primera costilla sacra alcance el margen anterior del ilion. Sin embargo, esta característica es posiblemente el resultado de una preservación defectuosa. En efecto, como fuera indicado más arriba, el margen anterior de la lámina preacetabular del ilion se encuentra incompleto en todos los ejemplares conocidos. La porción preservada de la lámina ílica se restringe a la zona de anclaje de las costillas sacras, que constituyen un refuerzo adicional al ilion, y consecuentemente, es una zona de menor fragilidad. Por otro lado, la región ílica por fuera del anclaje de dichas costillas es notablemente frágil y se quiebra con facilidad. Es posible que esta sea la razón por la cual Sereno y Arcucci (1993) interpretaron que la primera vértebra sacra de *Lagerpeton* alcance el margen anterior del ilion.



Figura 7. *Lagerpeton chanarensis* (PVL 4625). *Ilion izquierdo indicando el margen dorsal incompleto. Escala: 1 cm.*

Astrágalocalcáneo. En *Lagerpeton* el astrágalo y calcáneo son notablemente semejantes a los Dinosauriformes, tal como fuera apuntado por Sereno y Arcucci (1993). Sin embargo, es posible que la morfología descrita por estos autores sea el resultado de mala preservación de los ejemplares. En efecto, el espécimen PVL 4619, sobre el cual la mayor parte de los autores basan la interpretación de la morfología tarsal de *Lagerpeton*, se encuentra pobremente preservado. De hecho, los márgenes anterior y posterior del astrágalo y calcáneo se encuentran erodados y la cara anterior del astrágalo está dañada. Más aún, la cresta de orientación anteroposterior que divide a la faceta tibial en dos cuencas menores se presenta notablemente rodada, por lo que aparenta ser más baja que lo supuesto.

Asimismo, el calcáneo no ha conservado su mitad posterior, por lo que la ausencia de tubérculo calcáneo no puede ser determinada de manera fehaciente, en contraposición a lo interpretado por Sereno y Arcucci (1993; Figura 9) y otros autores.

Revisión de la codificación de datos morfológicos de *Lagerpeton*, *Chanaresuchus* y *Tropidosuchus* aportados en el trabajo de Nesbitt (2011)

Nesbitt (2011) realizó un extenso análisis de las interrelaciones de los arcosauriformes, incluyendo un gran número de taxones y caracteres. Sin embargo, algunas de sus codificaciones necesitan una reevaluación sobre la base de las observaciones directas realizadas sobre algunos de los especímenes que forman parte de la presente tesis.

Carácter 197. Este carácter se refiere a la expansión distal de la espina neural de las vértebras dorsales, cuya ausencia fue considerada por Sereno (1991) como sinapomorfia de Ornithodira. Nesbitt (2011) codificó este carácter como desconocido (“?”) para *Lagerpeton*.

Sin embargo, el espécimen PVL 4625 preserva las espinas neurales de las vértebras dorsales bien conservadas, las cuales claramente carecen de una expansión transversal en el margen dorsal de la espina neural. En consecuencia, la condición de este carácter en *Lagerpeton* es recodificada como “ausente” (0). Vale la pena remarcar que en el análisis filogenético la ausencia de espina neural expandida transversalmente en su margen dorsal (formando una tabla espinal) resulta un carácter sinapomórfico de los arcosauriformes más derivados que *Proterochampsia*.

Carácter 313. Novas (1996) indicó la ausencia de una depresión posterolateral (también conocida como fosa trocantérica) en la superficie proximal del fémur en *Lagerpeton* (PVL 4619). Nesbitt (2011) indicó que debido a que los ejemplares disponibles de *Lagerpeton* se encuentran mal preservados y distorsionados, por lo cual la presencia o ausencia de una fosa trocantérica es incierta en este taxón. Sin embargo, a pesar de estar distorsionado, el extremo proximal del fémur en *Lagerpeton* claramente carece de una fosa trocantérica, tal como fuera indicado originalmente por Novas (1996; Figura 8).

Adicionalmente, Nesbitt (2011) ha indicado que ambas especies de *Dromomeron* poseen una conspicua fosa posterolateral. Sin embargo, esta fosa no es mencionada en la descripción de *Dromomeron* (Nesbitt et al., 2009) y no hemos podido determinar su presencia en las figuras brindadas por estos autores, ni en los calcos de *Dromomeron* disponibles para estudio.

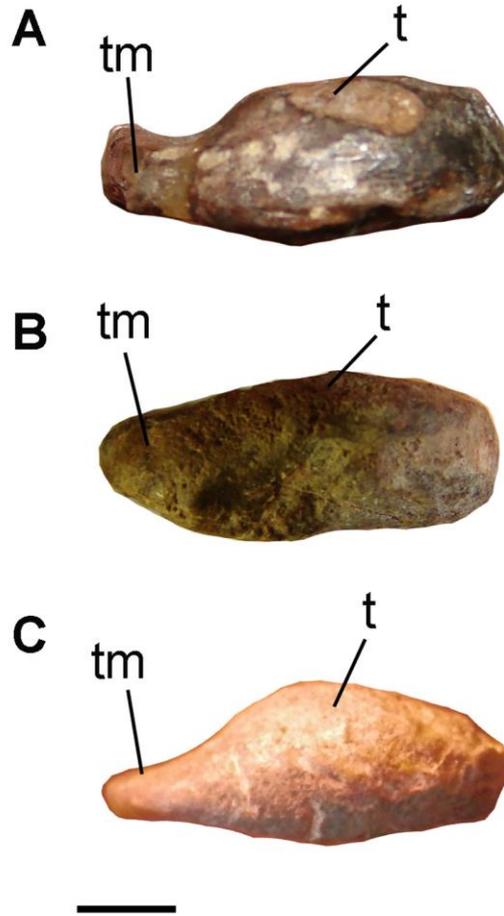


Figura 8. Extremo proximal de fémur derecho en vista proximal de diferentes individuos de *Lagerpeton chanarensis* indicando la ausencia de fosa trocantérica: A, PULR 06 (holotipo); B, MCZ 4121; C, PVL 4619. Referencias: tm, trocánter mayor; t, tuberosidad posterior. Escala: 5 mm.

En suma, en el presente análisis se recodifica a *Lagerpeton* como carente de una fosa trocantérica (estado “0”), y ambas especies de *Dromomeron* como dudosas (estado “?”), hasta que se disponga de nuevas evidencias al respecto.

Carácter 316. Nesbitt (2011) ha considerado la forma de un cuarto trocánter en el fémur de *Tropidosuchus* y *Chanaresuchus*, como redondeado y en forma de bulto (estado 0). Sin embargo, en ambos Proterochampsidae el cuarto trocánter posee forma de cresta y es aliforme, como ha sido descrito e ilustrado por Arcucci (1986). En consecuencia, se ha recodificado este carácter para *Tropidosuchus* y *Chanaresuchus* con el estado 1 (Figura 10J-L).

Carácter 328. Sereno y Arcucci (1993) han descrito a la tibia de *Lagerpeton* como desprovista de cresta cnemial (Figura 9 H-I). Posteriormente, Nesbitt (2011) redefinió la condición de *Lagerpeton* como cresta cnemial anteriormente recta. En la misma contribución, Nesbitt (2011), codificó a *Tropidosuchus* como carente de cresta cnemial en la tibia. Sin embargo, en contraposición con este autor, la cresta está presente en *Tropidosuchus* (e.g., PVL 4601, 4604), y como tal ha sido descrita por Arcucci (1986), quién la definió como bien desarrollada, recta y anteroposteriormente expandida. Sobre esta base, *Tropidosuchus* es codificado como estado 1, para este carácter.

Carácter 348. Nesbitt (2011) codificó para *Tropidosuchus* la presencia de tarsal distal 4 con una amplia superficie de articulación con el metatarsiano V (estado 0). Sin embargo, una revisión del espécimen PVL 4606 referido a este taxón demuestra que la superficie de articulación para el metatarsiano V se encuentra restringida a la esquina anterolateral del tarsal distal 4, y consecuentemente se codifica aquí bajo el estado 1.

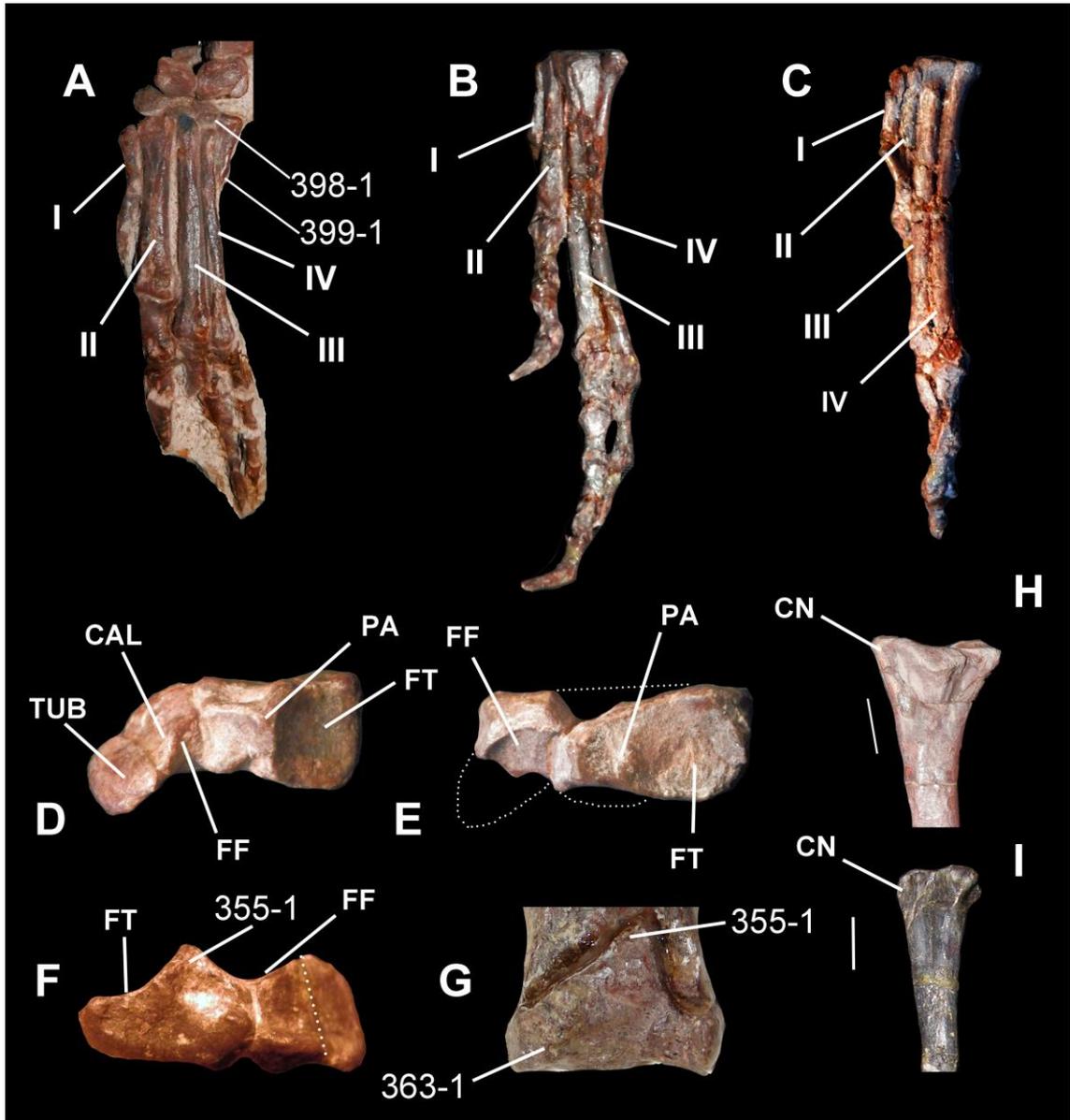


Figura 9. Comparaciones entre Proterochampsidae, Dinosauriformes y Lagerpeton. A-C, cintura pélvica en vista lateral derecha de A, *Tropidosuchus romeri* (PVL 4601); B, *Lagerpeton chanarensis* (PVL 4619); C, *Lagosuchus talampayensis* (PVL 3870); D-F, vista anterior de la cadera de: D, *Tropidosuchus romeri* (PVL 4601), E, *Lagerpeton chanarensis* (PVL 4619), F, *Lagosuchus talampayensis* (PVL 3870); G-I, fémur derecho en vista lateral de: G, *Lagerpeton chanarensis* (PVL 4619); H, *Gualosuchus reigi* (PVL 4573); I, *Lagosuchus talampayensis* (PVL 3871); J-L, extremo

proximal de fémur derecho en vista medial: J, *Lagosuchus talampayensis* (PVL 3871), K, *Lagerpeton chanarensis* (PVL 4619), L, *Gualosuchus reigi* (PVL 4573); M-O, extremo distal de tibia derecha en vistas posterior (arriba) y distal (abajo) de: M, *Lagerpeton chanarensis* (PULR 06), N, *Gualosuchus reigi* (PVL 4573), O, *Herrerasaurus ischigualastensis* (PVL 2469). Referencias: ac, acetábulo; ap, proceso ambiens; f, fenestra púbica; fac, faceta debajo de la cabeza del fémur; fpa, faceta para el proceso ascendente del astrágalo; is, isquion; pc, proceso central; pub, pubis; sac, cresta supracetabular; tr, trocánter cuarto. Escalas: A-F, 1 cm; G,I, 5 mm; H, 2 mm; J,K,M, 2 mm; L, 5 mm; N, 5 mm; O, 1 cm.

Carácter 355. Este carácter se refiere a la presencia en el astrágalo de una expansión posterolateral formando un proceso ascendente posterior para articulación con la tibia (*sensu* Sereno y Arcucci, 1993). Esta condición fue considerada por Nesbitt (2011) como ausente tanto en *Chanaresuchus* como en *Tropidosuchus* (estado 0). Sin embargo, la inspección directa del astrágalo de estos dos taxones indica la presencia de un importante proceso posterolateral (véase Arcucci, 1986; Sereno, 1991). Así, se recodificó este carácter como “presente” (estado 1) en *Chanaresuchus* y *Tropidosuchus*.

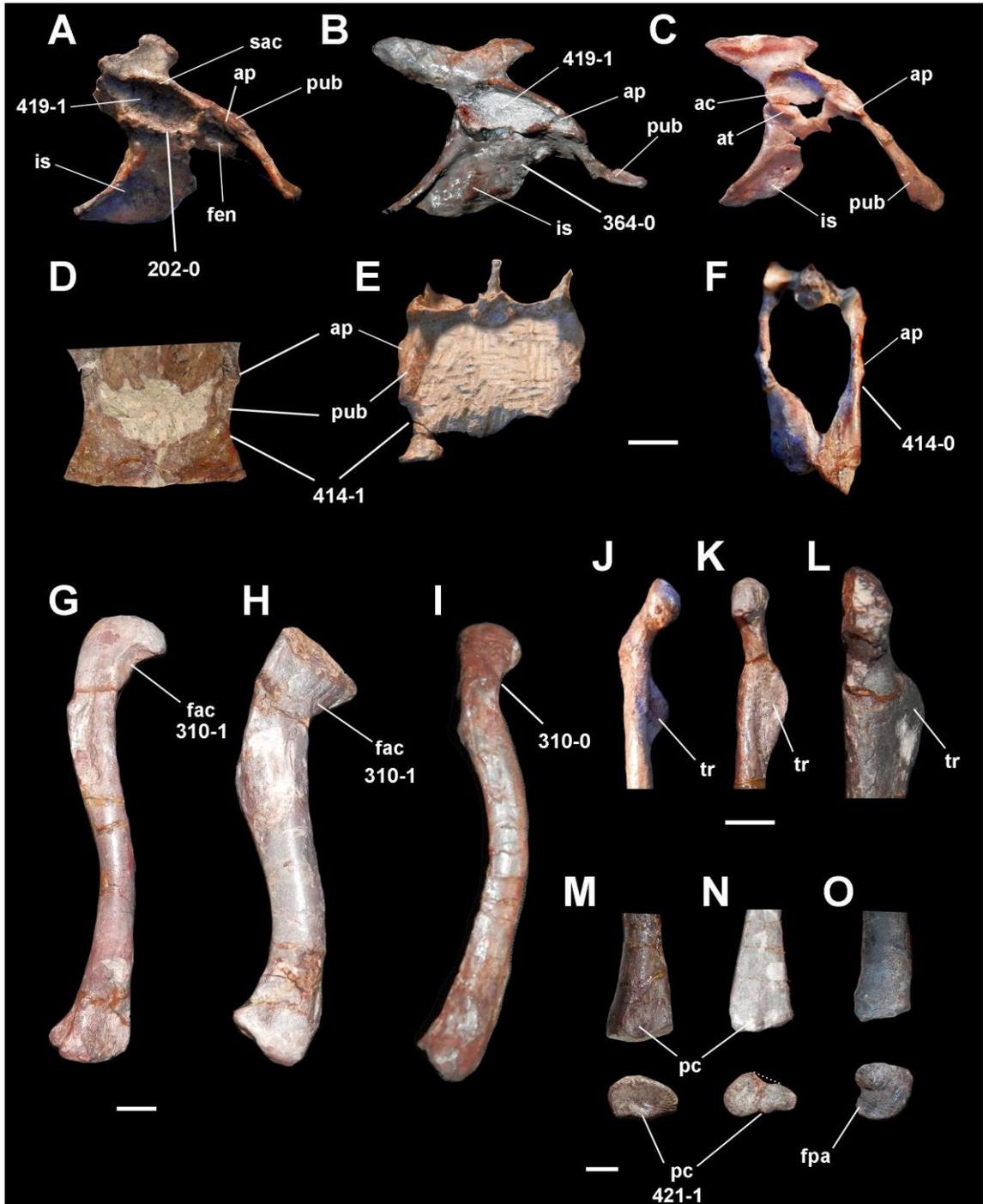


Figura 10. Comparaciones entre *Proterochampsidae* y *Lagerpeton chanarensis*.
A-C, pie derecho en vista anterior de *A*, *Tropidosuchus romeri* (PVL 4606); *B*, *Lagerpeton chanarensis* (PVL 4619); *C*, *Lagerpeton chanarensis* (PULR 06); *D-E*, astrágalo y calcáneo derechos en vista proximal, *D*, *Tropidosuchus romeri* (PVL 4601),

E, *Lagerpeton chanarensis* (PVL 4619); F-G, astrágalo y calcáneo derechos en vista posterior de F, *Tropidosuchus romeri* (PVL 4601), G, *Lagerpeton chanarensis* (PULR 06); H-I, extremo proximal de tibia derecha en vista medial de H, *Chanaresuchus bonapartei* (PVL 4575) e I, *Lagerpeton chanarensis* (PULR 06). Escala A-C, H, 1 cm; D-G, I, 5 mm.

Carácter 360. Nesbitt (2011) indicó que en *Chanaresuchus* y *Tropidosuchus* las porciones anterior y posterior del margen dorsolateral del astrágalo solapan de manera subigual al calcáneo. Sin embargo, la observación personal de los materiales de *Chanaresuchus* y *Tropidosuchus* indica que la porción posterior del margen dorsolateral del astrágalo que solapa al calcáneo se prolonga en mayor medida que la porción anterior. Esta condición es indistinguible de aquella descrita por Nesbitt (2011) como típica de *Lagerpeton* y Dinosauriformes. En suma, esta característica ha sido recodificada como estado “1” para *Tropidosuchus* y *Chanaresuchus*.

Character 361. Nesbitt (2011) ha indicado que *Chanaresuchus* y *Tropidosuchus* poseen un margen anteromedial del astrágalo redondeado (estado de carácter 0). Sin embargo, el margen anteromedial del astrágalo en otro ejemplar disponible de *Chanaresuchus* (PVL 4575), es claramente agudo, a semejanza de lo que ocurre en *Tropidosuchus* (PVL 4601) (Arcucci, 1990). Consecuentemente, ambos taxones han sido recodificados con la condición 1.

Carácter 366. En contraste con lo indicado por Nesbitt (2011), el astrágalo de *Tropidosuchus* posee una clara subdivisión de las facetas tibial y fibular. En efecto, tal como ocurre en numerosos arcosaurios, incluyendo *Lagerpeton*, la superficie de articulación tibial

del astrágalo de *Tropidosuchus* se subdivide en cuencas posteromedial y anterolateral, tal como ha sido ilustrado por Arcucci (1986). Esta condición es también clara en el ejemplar MCZ 4035 perteneciente a *Chanaresuchus*. En consecuencia, *Tropidosuchus* y *Chanaresuchus* son codificados bajo el estado 1.

Character 378. Nesbitt (2001) ha propuesto que la superficie articular del calcáneo para articular con la fibula es convexa en Proterochampsidae. En contraposición, tanto en *Tropidosuchus* como en *Chanaresuchus*, la superficie articular para la fibula es cóncava, un rasgo observado también en *Lagerpeton* y otros dinosauriformes. En consecuencia, el estado de carácter de *Tropidosuchus* y *Chanaresuchus* es considerado como “2”.

Carácter 382. Este carácter se relaciona al grado de divergencia de los metatarsianos con respecto al tarso. Nesbitt (2011) ha interpretado que los metatarsianos divergentes es una condición frecuente en arcosauriformes basales, incluyendo Proterochampsidae. Sin embargo, la morfología en *Tropidosuchus* es indistinguible de los ornitodiros, en presentar más de la mitad proximal de los metatarsianos II, III y IV en contacto entre sí. Consecuentemente *Tropidosuchus* es recodificado como “1”.

Carácter 383. Sereno y Arcucci (1993) registraron las medidas de los metatarsianos para dos ejemplares de *Lagerpeton*: en el ejemplar PULR 06, el metatarsiano más largo (i.e., el IV) supera el 50% de la longitud de la tibia. Sin embargo, en el ejemplar PVL 4619 de *Lagerpeton*, el metatarsiano más largo es más corto que el 50% de la longitud tibial, coincidiendo en este aspecto con la condición plesiomórfica para Archosauriformes (*sensu* Nesbitt, 2011). En consecuencia, esta característica resulta variable en *Lagerpeton*, y este taxón debe ser codificado alternativamente como “0/1”. Es posible que esta diferencia entre ambos ejemplares corresponda a diferencias ontogenéticas dentro de la misma especie. Sin embargo, a pesar de no haberse hecho un análisis histológico para determinar la edad de los

materiales, vale la pena aclarar que ambos ejemplares corresponden a especímenes de talla comparable (longitud total del fémur en PULR 06: 77.8; longitud total del fémur en PVL 4619: 76.7).

En adición, el individuo PVL 4606 de *Tropidosuchus* la longitud del metatarsiano IV (32.47mm) es levemente mayor que el 50% de la longitud tibial (64.45mm), y el mismo se codifica como “estado 1” en el presente análisis.

Carácter 388. Nesbitt (2011) consideró que *Chanaresuchus* y *Tropidosuchus* eran apomórficos en poseer el diámetro a la altura media de la diáfisis del metatarsal II mayor al del metatarsal I. Esta condición se encuentra también presente en *Lagerpeton* y fue considerada como autapomórfica de este taxón por Sereno y Arcucci (1993). En *Lagerpeton* el diámetro a media altura de la diáfisis del metatarsal II es 3.82 mm, siendo un valor mayor al de los metatarsianos III (3.31 mm.) y IV (3.16 mm). Consecuentemente, *Lagerpeton* es codificado bajo el estado de carácter “1”.

Carácter 398. Nesbitt (2011) codificó la existencia de un proceso en forma de gancho en el metatarsal V como presente (“0”) para *Tropidosuchus* y *Chanaresuchus*. Sin embargo, la observación personal de especímenes de *Tropidosuchus* (PVL 4601) y *Chanaresuchus* (PVL 4575) permite confirmar que el extremo proximal del metatarsal V está desprovisto del proceso en forma de gancho que caracteriza a los arcosauriformes basales (Nesbitt, 2011). Por lo tanto, esta característica es recodificada como ausente (“1”) en Proterochampsidae.

Caracteres plesiomórficos compartidos por *Lagerpeton* y Proterochampsidae que están ausentes en Dinosauriformes

Lagerpeton posee numerosas plesiomorfias presentes en Proterochampsidae y ausentes en Dinosauriformes. Entre estos caracteres, *Lagerpeton* retuvo un tarsal distal 4 de gran tamaño en proporción al tarsal distal 3. Este último en *Lagerpeton* es un elemento muy pequeño, en forma de disco, coosificado con el extremo proximal del metatarsal III, siendo su ancho transversal menor que 2/3 del diámetro del tarsal distal 4 (Serenó y Arcucci, 1993). Por otro lado, la presencia de tarsales distales 3 y 4 de tamaño subigual se considera como sinapomórfico de Ornithodira por Nesbitt (2011; carácter 394).

En adición, *Lagerpeton* comparte con los Proterochampsidae como *Tropidosuchus* y *Chanaresuchus* la ausencia de diversos caracteres diagnósticos de Dinosauriformes. Estos caracteres fueron descritos por autores previos (e.g., Bonaparte, 1984; Arcucci, 1986; Sereno, 1991; Sereno y Arcucci, 1993; Novas, 1996; Nesbitt, 2011; Langer et al., 2013), e incluyen un pedicelo isquiático del ilion subvertical y de gran tamaño (en contraposición con la condición subhorizontal y reducida de los dinosauriformes; carácter 364-0), porción proximal del pubis con las superficies de articulación para el ilion e isquion continuas (al contrario de los dinosauriformes en los que están separadas por un espacio; carácter 202-0), superficies para la articulación del ilion y del pubis continuas en el extremo proximal del isquion (diferentes de aquellas de los dinosauriformes en los que están separadas por un espacio no articular; carácter 214-0), trocánter anterior y repisa trocantérica del fémur ausentes (al contrario de lo que ocurre en la gran mayoría de los dinosauriformes basales en los cuales están presentes y bien desarrollados; carácter 224-0; carácter 227-0), ausencia de fosa trocantérica en el extremo proximal del fémur (profunda y bien definida en Dinosauriformes; carácter 228-0), y astrágalo con proyecciones anterior y posterior de

tamaño subigual (en dinosauriformes la proyección anterior es más alta y conforma una estructura conocida como proceso ascendente del astrágalo; caracter 259-0).

Por otro lado, *Lagerpeton* comparte con Dinosauria y *Marasuchus* numerosos caracteres que fueron interpretados como sinapomórficos de Dinosauromorpha (Serenó y Arcucci, 1993; Novas, 1996; Nesbitt, 2011), incluyendo un prominente antitrocánter acetabular, extremo proximal del fémur con un tubérculo medial pequeño y redondeado, astrágalo con surco anterior reducido a una fosa ubicada en la base del proceso ascendente, astrágalo con superficie ventral cóncava, astrágalo con esquina anteromedial aguda, calcáneo con superficies articulares para la fíbula y el tarsal distal 4 continúa, superficie articular para el metatarsal V en el tarsal distal 4 reducida, metatarsianos elongados y en amplio contacto entre sí, metatarsal V proximalmente recto y distalmente aguzado, sin falanges. Sin embargo, varios de estos caracteres derivados presuntamente diagnósticos de Dinosauromorpha también se encuentran presentes en el Proterochampsidae *Tropidosuchus*, incluyendo un antitrocánter acetabular prominente, extremo proximal del fémur con un tubérculo medial pequeño, tibia con cresta cnemial bien desarrollada (aunque recta y poco proyectada proximalmente en *Lagerpeton* y Proterochampsidae), astrágalo con superficie distal cóncava y esquina anteromedial aguda, calcáneo con superficies articulares para la fíbula y el tarsal distal 4 continuas, metatarsianos elongados y con amplio contacto entre sí, y superficie articular para el metatarsal V en el tarsal distal 4 reducida.

Más aún, en el presente análisis algunos de estos caracteres resultaron sinapomórficos de Proterochampsia (i.e., metatarsal V proximalmente recto y distalmente aguzado, sin falanges), mientras que otros resultaron sinapomórficos del clado formado por *Tropidosuchus* + *Lagerpeton*. Estos rasgos se consideran aquí como convergentemente adquiridos entre Proterochampsidae derivados y Dinosauriformes.

Características derivadas compartidas entre *Lagerpeton* y *Proterochampsia*

En el presente análisis fueron identificados 10 caracteres derivados que reúnen a *Lagerpeton* con los *Proterochampsia*, más 11 sinapomorfias compartidas entre *Lagerpeton* y *Tropidosuchus* (Apéndice 3). Estas características son listadas y analizadas a continuación:

1- Emarginación presente en la superficie ventral de la cara lateral del fémur (Sereno y Arcucci, 1993; Irmis et al., 2007a; carácter 310-1). *Lagerpeton* y *Dromomeron* se caracterizan por tener una cabeza femoral curvada y ventralmente delimitada por una superficie plana bien desarrollada (Sereno y Arcucci, 1993; Nesbitt et al., 2009). Esta superficie (equivalente a la “emarginación ventral” descrita por Sereno y Arcucci, 1993) está delimitada por un suave reborde extendido posterodorsalmente (Nesbitt et al., 2009), lo que recientemente fue considerado como sinapomórfico de Lagerpetidae (Irmis et al., 2007a; Nesbitt et al., 2009; Langer et al., 2013). Sin embargo, dicha superficie no es única de los lagerpétidos, y está presente en diversos Proterochampsidae, como ser *Chanaresuchus* (PVL 4575; MCZ 4035), *Tropidosuchus* (PVL 4606), *Gualosuchus* (PVL 4576), así como *Pseudochampsia* y *Proterochampsia* (Trotteyn, 2011; Trotteyn y Ezcurra, 2014). Más aún, aunque en estos taxones la superficie no se encuentra tan bien definida como en Lagerpetidae, en *Chanaresuchus*, *Gualosuchus* y *Tropidosuchus* existe una débil cresta posterodorsal delimitándola.

2- Astrágalo con proceso posterolateral elevado (Sereno y Arcucci, 1993; carácter 355-1). Sereno y Arcucci (1993) mencionaron la presencia de un proceso ascendente posterior en el astrágalo, solapando la porción adyacente de los extremos distales de la tibia y fibula, como una posible autapomorfia de *Lagerpeton*. Más recientemente, Irmis et al. (2009) describieron en detalle un astrágalo referido a *Dromomeron romeri* e indicaron la

presencia de este proceso ascendente posterior como sinapomórfico de Lagerpetidae. Subsecuentemente, Nesbitt et al. (2009) sugirieron su presencia en *D. gregorii*. Sin embargo, esta condición no parece ser exclusiva de estos géneros. En efecto, en los Proterochampsidae como *Tropidosuchus*, *Proterochampsa* y *Chanaresuchus* el astrágalo se encuentra muy modificado con respecto a la condición plesiomórfica de los arcosauriformes. El astrágalo es simple, y se aproxima notablemente a la condición mesotarsal derivada de la línea dinosauriana (Arcucci, 1986; véase también Trotteyn, 2011) y a los Lagerpetidae. Más aún, la cara posterior del astrágalo alcanza su punto más alto hacia el centro del astrágalo, lo que se asemeja al proceso ascendente posterior presente en *Lagerpeton*. Este proceso se interpone entre las diáfisis tibial y fibular. En consecuencia, sobre la base de similitudes morfológicas y posición anatómica, este proceso puede ser considerado como homólogo entre Proterochampsidae y Lagerpetidae.

3- Calcáneo con superficie para la articulación con la fibula cóncava (Serenó, 1991; carácter 378-2). Como fuera indicado por Nesbitt (2011), el calcáneo muestra la superficie de articulación para la fibula convexa en los arcosauriformes basales y en Pseudosuchia. Por el contrario, en Dinosauria y Lagerpetidae el calcáneo muestra una superficie articular para la fibula en forma de copa (Serenó y Arcucci, 1993; Nesbitt et al., 2009), mientras que en *Lagosuchus* y *Lagerpeton* es plesiomórficamente convexo (Novas 1996). Revisión en detalle de los calcáneos de *Tropidosuchus* (PVL 4601) y *Chanaresuchus* (PVL 4575) muestra una superficie para la fibula fuertemente cóncava. La pobre preservación del calcáneo en *Pseudochampsa* y *Proterochampsa* no permite distinguir la condición de la faceta articular para la fibula. Este carácter es aquí recuperado como una sinapomorfía compartida entre Proterochampsidae y Lagerpetidae, convergenetemente adquirida por Dinosauria.

4- Diámetro medio de la diáfisis del metatarsal II mayor que el diámetro medio de la diáfisis del metatarsal I (modificado de Romer, 1972; carácter 388-1). Romer (1972) fue el primer autor en describir en detalle la anatomía postcraneana de los Proterochampsia. Este autor describió el pie de *Chanaresuchus* y concluyó que la característica más distintiva del género la constituía esta estructura. En efecto, en este género los dedos III y IV son transversalmente delgados, el dedo y metatarsiano II son los de mayor tamaño y más anchos, mientras que los metatarsianos I y V son muy cortos. Esta combinación de caracteres es compartida por *Tropidosuchus*, *Gualosuchus* (PVL 4576) y *Pseudochampsia* (Trotteyn y Ezcurra, 2014). Este tipo de pie fuertemente asimétrico fue considerado como una sinapomorfia de los Proterochampsia por Trotteyn et al. (2013). Nesbitt (2011) especificó que la condición apomórfica del pie de los Proterochampsidae la constituía el metatarsal II con una diáfisis marcadamente ancha, mayor en diámetro al metatarsal I.

Es muy importante remarcar que tanto en Proterochampsidae como en *Lagerpeton* el metatarsal I se encuentra muy reducido en todas sus dimensiones y es notablemente más delgado que el metatarsal II. Esta condición del metatarsal I fue previamente considerada como autapomorfia de *Lagerpeton* por Sereno y Arcucci (1993), pero el hecho de compartir el mismo rasgo con los Proterochampsidae lleva a proponer que en verdad se trate de un carácter derivado que une a *Lagerpeton* con Proterochampsidae, y que fue convergentemente adquirido por Dinosauriformes

5- Metatarsal V con superficie articular para el tarsal distal 4 de posición subparalela al eje de la diáfisis (Sereno, 1991; Juul, 1994; Benton, 1999; carácter 398-1). Sereno (1991) describió y discutió en detalle esta característica morfológica y concluyó que la ausencia de un proceso proximal en el metatarsal V y la orientación subvertical de la superficie para articular con el tarsal distal 4 constituían sinapomorfias de Dinosauromorpha. Más tarde, Sereno y Arcucci (1993) propusieron que su presencia en *Lagerpeton* reforzaba

la filiación dinosauriana de este taxón. Sin embargo, Romer (1972) previamente había indicado que dicha morfología se encuentra también presente en *Chanaresuchus*, y del mismo modo, un pie articulado de *Tropidosuchus* (PVL 4606) muestra claramente la ausencia de un proceso proximal en forma de gancho en el metatarsal V, así como también una faceta subvertical para articular con el tarsal distal 4. Esta misma combinación de caracteres es exhibida por *Pseudochampsia* y *Proterochampsia* (Trotteyn, 2011; Trotteyn y Ezcurra, 2014).

En suma, esta particular morfología del extremo proximal del metatarsal V es aquí considerada como una sinapomorfia de Proterochampsia, incluyendo a *Lagerpeton*, y convergentemente adquirida con los Dinosauriformes.

6- Metatarsal V sin falanges y distalmente aguzado (Gauthier, 1986; carácter 399-2). Entre los arcosauriformes basales, el metatarsal V posee de tres a ninguna falange (Parrish, 1993; Nesbitt, 2011). Sin embargo, en la línea de los dinosauriformes el metatarsal V tiene forma de tablilla y posee como máximo una sola falange (Nesbitt, 2011). Sin embargo, esta característica no es única de este clado. Como fuera notado por diversos autores (Romer, 1972; Arcucci, 1986; Nesbitt, 2011; Trotteyn, 2011; Trotteyn et al., 2012; Trotteyn y Ezcurra, 2014) en los Proterochampsia *Chanaresuchus*, *Tropidosuchus*, *Proterochampsia* y *Pseudosuchia* el metatarsal V se encuentra también reducido y carece de falanges. En el presente análisis, y de acuerdo a lo indicado por Trotteyn et al. (2013) se considera la reducción del metatarsal V como una sinapomorfia de Proterochampsia, adquirida convergentemente por los Dinosauriformes.

7- Lámina púbica se arquea medialmente distal al proceso ambiens (Serenó y Arcucci, 1993; carácter 414-1). Sereno y Arcucci (1993) propusieron que *Lagerpeton* era único entre los arcosauriformes debido a que en vista anterior el pubis, distalmente al

proceso ambiens, se estrecha abruptamente en sentido transversal (Figura 9). Sereno y Arcucci (1993) indican que el proceso ambiens en Dinosauriformes como *Marasuchus* y *Herrerasaurus* se desarrolla como una protuberancia suave, y el pubis se estrecha levemente distalmente en sentido transversal, una condición diferente a *Lagerpeton*.

Sin embargo, un fuerte estrechamiento transverso del pubis, distal al proceso ambiens, no es único de *Lagerpeton*, y se encuentra también en Proterochampsia. Romer (1972) describió e ilustró esta condición en la pelvis articulada de *Chanaresuchus*, y esto ha sido corroborado mediante observación personal del espécimen PVL 4575. Más aún, en *Tropidosuchus* (PVL 4601, PVL 4604) los pubis son indistinguibles de aquellos de *Lagerpeton* en el grado de estrechamiento distal.

En suma, el notable estrechamiento del pubis, distal al proceso ambiens es considerado como una sinapomorfía presente en Proterochampsia, incluyendo a *Lagerpeton*.

8- Extensión próximodistal del cuarto trocánter del fémur excede la distancia entre el trocánter y la cabeza femoral (Sereno y Arcucci, 1993; carácter 417-1). Sereno y Arcucci (1993) describieron el extremo proximal del fémur de *Lagepteton* como anteriormente curvado y posterolateralmente convexo, lo que resulta en una diáfisis marcadamente sigmoidea. Esta región diafisaria culmina en un cuarto trocánter elongado y laminar y de aspecto aliforme. En contraste con Dinosauriformes basales (e.g., *Marasuchus*, *Silesaurus*, *Herrerasaurus*, *Eoraptor*) la extensión del cuarto trocánter en *Lagerpeton* excede la distancia entre el margen proximal de este elemento y el margen proximal de la cabeza femoral (Sereno y Arcucci, 1993). Notablemente, este gran trocánter ha sido también ilustrado por Arcucci (1984) para *Gualosuchus*, *Chanaresuchus* y *Tropidosuchus*, un hecho que es corroborado por la revisión personal de los ejemplares disponibles. Del mismo modo, un extenso cuarto trocánter aliforme ha sido descrito para *Proterochampsia* (Trotteyn,

2011). Por otro lado, este trocánter ha sido descrito como próximodistalmente corto en *Pseudochampsia* por Trotteyn y Ezcurra (2014). Lamentablemente, la pobre preservación del ejemplar disponible no permite observar adecuadamente la extensión del cuarto trocánter en este taxón.

En conclusión, la presencia de un cuarto trocánter aliforme y elongado es una característica derivada que diagnostica el clado Proterochampsia, incluyendo a *Lagerpeton*.

9- Acetábulo de contorno elipsoideo (carácter 419-1) y completamente rodeado por un reborde óseo. *Lagerpeton* exhibe un acetábulo de conformación particular. En este género el acetábulo es amplio, y presenta su eje mayor oblicuo, dirigido anteroventral-posterodorsalmente; esto resulta en un contorno elipsoidal (Arcucci, 1987). El acetábulo de *Lagerpeton* se extiende sobre una gran parte del extremo proximal del pubis, el cual muestra el margen posterodorsal deprimido. Asimismo, el extremo proximal del isquion y el pedicelo isquiático se encuentran excavados, y este último muestra una superficie en forma de canal que conecta la cresta supracetabular y con la región antitrocantérica del isquion, como fuera indicado por Sereno y Arcucci (1993).

Sin embargo, esta combinación de caracteres descrita para *Lagerpeton* también está presente en todos los Proterochampsidae, incluyendo *Tropidosuchus* (PVL 4601), *Gualosuchus* (PVL 4576), y *Chanaresuchus* (PVL 4575; también descrito por Romer, 1972).

Esta condición no se encuentra en los arcosaurios de la línea dinosauriana, incluyendo *Marasuchus*, *Eoraptor*, *Chromogisaurus* y *Herrerasaurus*, en los cuales el acetábulo tiene a ser de contorno subcircular y muestra el margen posterior delimitado por una elevación poco pronunciada (Nesbitt, 2011).

10- Extremo distal de la tibia complejo en vista posterior, mostrando un tubérculo de posición central separado por dos surcos longitudinales que lo delimitan lateral y medialmente (Serenó y Arcucci, 1993; carácter 421-1). En *Lagerpeton* la superficie posterior del extremo distal de la tibia es plana, y su ancho máximo transversal duplica la longitud anteroposterior del extremo distal del hueso. Esta morfología es compartida por dinosauriformes basales, incluyendo *Marasuchus* y *Silesaurus*. Sin embargo, *Lagerpeton* es diferente de estos últimos en la morfología de la cara posterior de la tibia. Tal como fuera indicado por Sereno y Arcucci (1993) en *Lagerpeton* la tibia en vista posterior es compleja: muestra su margen medial formando una cresta próximodistalmente expandida y redondeada y una protuberancia que se extiende a lo largo de la línea media de la diáfisis, la cual se encuentra rodeada medial y lateralmente por dos surcos amplios y poco profundos. El surco medial es continuo con la superficie posterior del astrágalo, tal como fuera inferido por Sereno y Arcucci (1993) y corroborado por Nesbitt et al. (2009). Estos autores también proponen que la cresta central se articula distalmente con el astrágalo. Una morfología semejante fue descrita por Nesbitt et al. (2009) para *Dromomeron romeri*.

Vale la pena remarcar que la morfología particular de *Lagerpeton* y *Dromomeron* está también presente en algunos Proterochampsidae, incluyendo *Chanaresuchus* (PVL 4575), *Gualosuchus* (PVL 4576) y posiblemente *Proterochampsia* (Trotteyn, 2011). Lamentablemente, el extremo distal de la tibia en *Tropidosuchus* no está bien conocido debido a que en todos los ejemplares la tibia se encuentra firmemente articulada al astrágalo o está incompleta y mal preservada.

Esta combinación particular de caracteres es muy diferente a la condición presente en dinosauriformes, en los cuales el extremo distal de la tibia es posteriormente plano o débilmente convexo (Novas, 1989).

En conclusión, el extremo distal de la tibia con una protuberancia de posición central, rodeada lateral y medialmente por dos surcos poco profundos en la cara posterior parece ser una condición diagnóstica de Proterochampsia, incluyendo *Lagerpeton*.

Los caracteres antes enumerados sustentan la ubicación de *Lagerpeton* dentro de Proterochámpsidae. En el presente análisis filogenético este taxón resulta y *Dromomeron* conforman un clado (i.e., Lagerpetidae) hermano con *Tropidosuchus*. Esta agrupación se encuentra sustentada sobre la base de las siguientes sinapomorfias:

En el presente análisis filogenético *Lagerpeton* y *Dromomeron* se encuentran bien anidados entre los Proterochampsidae, y ambos conforman un clado como grupo hermano de *Tropidosuchus*. Esta agrupación se encuentra sustentada sobre la base de las siguientes sinapomorfias:

1- Extremo proximal de la tibia con una cresta cnemial bien desarrollada y recta (Nesbitt, 2011; carácter 328-1). *Lagerpeton* carece de una cresta cnemial de tipo dinosauriana, sino que la misma constituye una cresta próximodistalmente extensa y recta, que no supera el margen proximal de los cóndilos tibiales. Una condición semejante fue descrita por Arcucci (1986) para *Tropidosuchus*. Una cresta cnemial bien definida se encuentra ausente en *Chanaresuchus*, *Gualosuchus* y *Proterochampsia* (Arcucci, 1985; Trotteyn, 2011).

2- Tarsal distal 4, con la superficie de articulación para el metatarsal V menor que la mitad de la superficie lateral del tarsal distal 4 (Serenó, 1991; carácter 348-1). Una superficie articular reducida para el metatarsal V en el tarsal distal 4 es una característica presente en *Lagerpeton* y Dinosauriformes, mientras que en taxones más basales, más de la mitad de la superficie lateral del tarsal distal 4 se encuentra ocupada por dicha superficie articular (Novas, 1996). Una inspección detallada de los especímenes de

Tropidosuchus muestra un metatarsal V anteroposteriormente comprimido que articula en una reducida porción del tarsal distal 4.

Como conclusión, la presencia de una superficie articular para el metatarsal V en el tarsal distal 4 es un carácter derivado compartido por *Tropidosuchus* y Lagerpetidae, y adquirido convergente por los Dinosauriformes.

3- Ausencia de un surco posterior en el astrágalo (Nesbitt, 2011; carácter 363-1).

Como fuera detallado por Nesbitt (2011), la presencia de un surco separando la superficie posterior del cuerpo astragalar es un carácter plesiomórfico para Archosauria. Este surco es retenido por los Proterochampsia *Chanaresuchus* (Serenó, 1991) y *Proterochampsia* (Trotteyn, 2011). En contraste, dicho surco está ausente en Dinosauriformes, incluyendo “*Pseudolagosuchus*” (= *Lewisuchus*) y “*Marasuchus*” (= *Lagosuchus*) (Nesbitt, 2011). Dado que *Dromomeron* y *Lagerpeton* también carecen de surco posterior dicha ausencia fue considerada diagnóstica para Dinosauromorpha por Nesbitt (2011).

Sin embargo, un surco posterior se encuentra también ausente en *Tropidosuchus*, como fuera reconocido por Nesbitt (2011). Bajo el presente análisis filogenético, se considera que la ausencia de un surco posterior puede ser sinapomórfico del clado Lagerpetidae + *Tropidosuchus*, que fuera posiblemente adquirido de manera convergente por los Dinosauriformes.

4- Metatarsiano compacto, con metatarsianos II-IV fuertemente unidos a lo largo de la mitad proximal (Gauthier, 1986; carácter 382-1).

Gauthier (1986) propuso que los metatarsianos articulados apretadamente entre sí constituye una característica sinapomórfica de los arcosaurios de la línea dinosauriana. Sereno y Arcucci (1993) describieron dicha condición para los metatarsianos de *Lagerpeton*. Nesbitt (2011) propuso esta condición como típica de Dinosauriformes y consideró que algunos suquios adquirieron

convergentemente este carácter, como ser los Crocodyliformes basales *Terrestrisuchus*, *Protosuchus* y *Macelognathus* (Gohlich et al., 2005). Por otro lado, en la gran mayoría de los arcosauriformes no dinosaurianos, incluyendo *Chanaresuchus* (Romer, 1972), *Gualosuchus* (PVL 4576) y *Pseudochampsia* (Trotteyn y Ezcurra, 2014), los vástagos de los metatarsianos se disponen separados en la mayor parte de su longitud.

Vale la pena remarcar que Arcucci (1986; 1990) describió a los metatarsianos de *Tropidosuchus* como fuertemente unidos entre sí. En efecto, la inspección personal de especímenes de *Tropidosuchus* (PVL 4601; PVL 4604; PVL 4606) indica que los metatarsianos II-IV están en contacto a lo largo de su mitad proximal.

En base a la evidencia disponible, la disposición apretada de los metatarsos es considerada como un carácter derivado que une a *Tropidosuchus* con *Lagerpeton*, y que esta condición habría sido adquirida convergentemente por los Dinosauriformes.

5- Metatarsal IV más largo que el metatarsal III (Romer, 1972; carácter 393-0).

La mayor parte de los arcosaurios de la línea crocodiliana se caracterizan por poseer un metatarsal III más largo que el metatarsal IV (Serenó, 1991), una característica retenida por diversos Proterochampsidae, incluyendo *Chanaresuchus* y *Pseudochampsia* (Trotteyn y Ezcurra, 2014). Por otro lado, miembros basales de la línea aviana retienen un metatarsal IV más largo que el III (e.g., Pterosauria; Nesbitt, 2011). Esta condición también ocurre en *Lagerpeton* y *Tropidosuchus* (PVL 4601; Arcucci, 1987; Nesbitt, 2011), y se considera aquí como convergentemente adquirida por Dinosauriformes y Proterochampsia derivados.

6- Lámina distal del isquion orientada subhorizontalmente (Serenó y Arcucci, 1993; carácter 416-1).

Serenó y Arcucci (1993) indicaron que en la gran mayoría de los arcosauriformes las láminas distales de ambos isquiones articulan entre sí formando una angulación ventromedial. Estos autores resaltaron que *Lagerpeton* era único entre los

reptiles en poseer isquiones que tenían una lámina isquiática de orientación subhorizontal. Sin embargo, dicha condición está presente también en *Tropidosuchus* tal como fuera indicado por Arcucci (1990) y corroborado por inspección personal de los especímenes disponibles (PVL 4601, 4604). Como resultado, en el presente trabajo se considera que la presencia de una lámina del isquion orientada subhorizontalmente sería una sinapomorfía del clado *Tropidosuchus* + Lagerpetidae

7- Astrágalocalcaneo fusionado (Serenó y Arcucci, 1993; Nesbitt et al., 2009; carácter. 418-1). Sereno y Arcucci (1993) incluyeron entre la lista de autapomorfias de *Lagerpeton* la fusión entre astrágalo y calcáneo, conformando un astrágalocalcaneo. Este elemento compuesto fue posteriormente descrito por Nesbitt et al. (2009) para *Dromomeron romeri*, y estos autores sustentaron su condición como sinapomorfía de Lagerpetidae, a pesar de que se encontraba también presente de manera convergente en Pterosauria, Ornithischia y Theropoda basales. Una condición semejante a la existente en Lagerpetidae se observa en *Tropidosuchus* (PVL 4601), mientras que en *Chanaresuchus*, *Proterochampsia* y *Pseudochampsia* ambos elementos están separados (Romer, 1972; Trotteyn, 2011; Trotteyn y Ezcurra, 2014). Sobre esta base, el presente análisis reconoce la presencia de un astrágalocalcaneo resulta diagnóstica del clado *Tropidosuchus* + Lagerpetidae.

Vale la pena remarcar que el presente análisis es coincidente con trabajos previos en reconocer a *Lagerpeton* y *Dromomeron* como grupos-hermano, conformando el clado Lagerpetidae, como fuera concebido por autores previos (Irmis et al., 2007; Nesbitt et al., 2009; Nesbitt, 2011). Este clado se encuentra sustentado por los siguientes caracteres derivados: 1) tubérculo anteromedial en la región proximal del fémur redondeado y pequeño (carácter 300-1), 2) ausencia de proceso anterolateral en el extremo proximal del fémur (carácter 302-1), 3) cabeza femoral ganchuda (carácter 306-1), 4) cóndilo medial del

extremo distal del fémur redondeado en vista distal (carácter 320-1), 5) extremo distal del fémur con cresta tibiofibular de mayor tamaño que el cóndilo medial (carácter 326-1), 6) fosa anterior del astrágalo reducida a un diminuto foramen (carácter 357-1), 7) calcáneo con superficies para la articulación de la fibula y el tarsal distal 4 continua (carácter 380-1), y 8) ausencia de osteodermos (carácter 401-0). Con respecto a este último carácter, los osteodermos se encuentran totalmente ausentes en el Proterochampsidae *Proterochampsia* (Trotteyn, 2011) mientras que están presentes y bien desarrollados en *Chanaresuchus*, *Gualosuchus* y *Pseudochampsia* (Trotteyn et al., 2013; Trotteyn y Ezcurra, 2014).

Reevaluación sobre la postura y reconstrucción anatómica de *Lagerpeton*

Es ampliamente aceptado que los dinosaurios retuvieron la locomoción bípeda de ancestros como *Lagerpeton*, reptiles de andar parasagital y bípedalismo obligado (Sereny y Arcucci, 1993; Rauhut, 2003; Fechner, 2009).

Bonaparte (1984) fue el primer investigador en realizar un análisis detallado sobre la postura de *Lagerpeton* (Figura 11). Este autor reconstruyó para *Lagerpeton* una pelvis articulada con ambos fémures en una posición estrictamente parasagital. Esto fue criticado por Sereny y Arcucci (1993), quienes argumentaron que la reconstrucción llevada a cabo por Bonaparte era incorrecta debido a que el cuarto trocánter del fémur se encontraba proyectado posteriormente, y consecuentemente estaba rotado de su posición original. Más aún, una inspección personal de los ejemplares indica que si la cabeza femoral de *Lagerpeton* es articulada tal como fuera indicado por Bonaparte (1984) su superficie articular proximal solo contacta con una porción muy reducida del acetábulo, y su margen proximal no articula correctamente. En esta posición, la diáfisis femoral resulta lateralmente curvada, y los cóndilos del fémur lateralmente orientados. Esta conformación no es conocida en ningún

arcosauriformes, y consecuentemente, la postura propuesta por Bonaparte (1984) pareciera no ser anatómicamente plausible.

Como fuera expresado por Sereno y Arcucci (1993) la cabeza femoral de *Lagerpeton* se dirige anteromedialmente dentro del acetábulo cuando se articulan ambos elementos. Esta orientación aparenta ser la correcta, basado en la inspección detallada del acetábulo y la superficie articular proximal del fémur. Sin embargo, Sereno y Arcucci (1993) no analizaron en detalle los efectos que tendría esta posición de la cabeza femoral en la posición y orientación del extremo distal del fémur.

De esta manera, Sereno y Arcucci (1993) ilustraron los cóndilos distales del fémur de *Lagerpeton* orientados posteriormente, subparalelos al eje anteroposterior del cuerpo del animal, como ocurre en un dinosauriformes parasagital. Sin embargo, cuando los ejemplares son articulados de acuerdo a lo propuesto por Sereno y Arcucci (1993) resulta en que los cóndilos distales del fémur se orientan posteromedialmente. De este modo, la tibia, cuando es articulada al fémur estaría orientada anterolateral a medioposteriormente con respecto al eje mayor del animal, una condición desconocida en otros arcosauriformes. Esto contrasta con la reconstrucción de Sereno y Arcucci (1993) quienes propusieron que los cóndilos distales se orientaban posteriormente en *Lagerpeton* (“...the transverse axis through lateral and medial condyles is perpendicular to the sagittal plane of the pelvic girdle.”; Sereno y Arcucci, 1993: 390).

Por otro lado, cuando la cabeza femoral es articulada dentro del acetábulo, la diáfisis femoral se orienta fuertemente lateral y distalmente, describiendo un ángulo próximo a los 45 grados en vista anterior. De este modo, la orientación de los cóndilos distales del fémur es posteroventral, en tanto que la tibia se orienta subverticalmente. De acuerdo con esta posición anatómica, los miembros posteriores del *Lagerpeton* no se orientaban

parasagitalmente sino separados de la línea media del cuerpo, de un modo intermedio a la postura esparrancada de los lepidosaurios y cocodrilos modernos y aquella subvertical característica de los dinosauriformes (Charig, 1972).

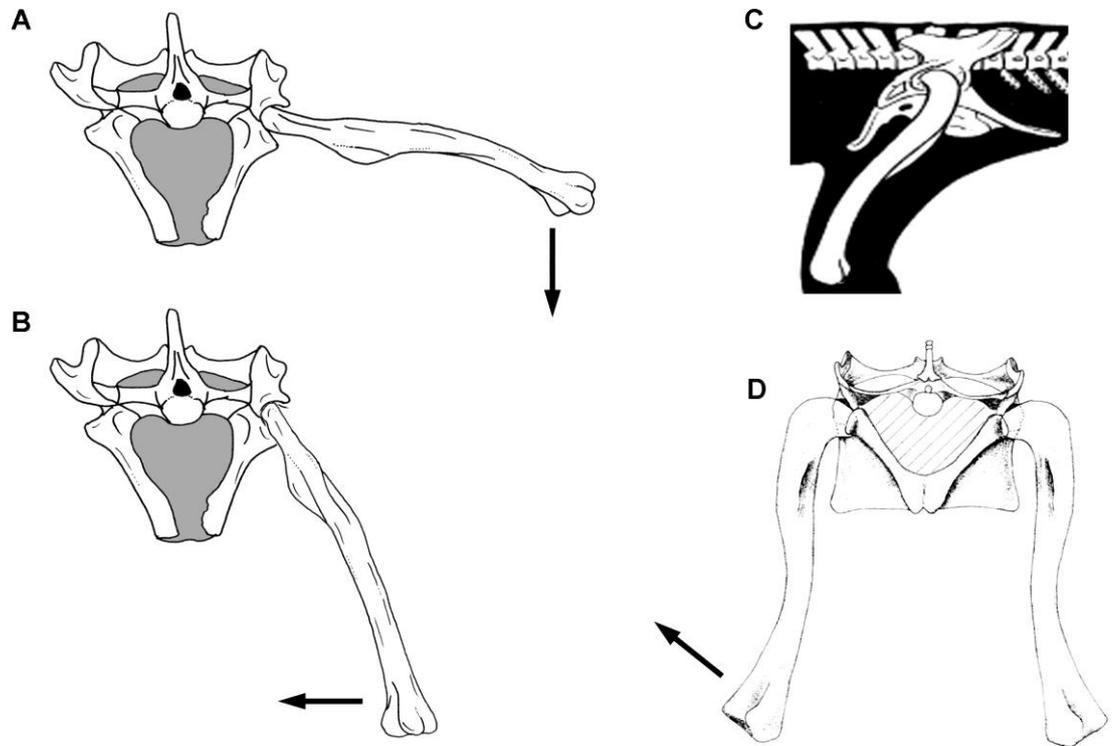


Figura 11. Hipótesis acerca de la posición del fémur con respecto a la cadera en *Lagerpeton chanarensis*, basadas en el ejemplar PVL 4619. A,B,D, en vista posterior; C, en vista lateral izquierda. A,B, postura según la presente contribución, máxima (A) y mínima (B) abducción del fémur; C, postura según Sereno y Arcucci (1993), en este caso la orientación de los cóndilos distales del fémur es medial, y no posterior, a diferencia de lo inferido por estos autores; D, postura según Bonaparte (1984). Las flechas indican la orientación aproximada de los cóndilos del fémur.

Sobre la base de la presente reconstrucción, *Lagerpeton* se asemeja a los reptiles de andar esparrancado en poseer los miembros posteriores a los costados del eje mayor del

cuerpo posicionados en ángulo recto, con el muslo descansando subhorizontalmente, y la región inferior de los miembros de orientación subvertical (Charig, 1972). Como fuera detallado por Charig (1972) en las especies de andar esparrancado el plano de flexión de las piernas es transversal y la principal función de la rodilla es la de levantar el cuerpo del suelo, una condición compartida por *Lagerpeton*. Sin embargo, en contraste con otros taxones, este género se acerca a reptiles de postura erecta en poseer un pie elongado, comprimido y digitígrado (Serenio y Arcucci, 1993). Vale la pena remarcar, tal como fuera notado más arriba, que esta combinación de caracteres se encuentra también en el Proterochampsidae *Tropidosuchus* (véase Arcucci, 1990). Debido a que esta combinación de caracteres no es conocida en reptiles vivientes es posible que los Proterochampsia derivados tuvieran algún tipo de locomoción diferente al de resto de los reptiles.

Como fuera indicado por Serenio y Arcucci (1993) es dificultoso establecer los hábitos locomotores específicos de *Lagerpeton*, incluyendo su tipo de marcha (i.e. parasagital, esparrancada, semi-parasagital). *Lagerpeton* fue caracterizado por Serenio y Arcucci (1993) como poseedor de una combinación de rasgos típicos de arcosaurios bípedos, incluyendo miembros posteriores elongados y pie digitígrado con dedos externos reducidos (Serenio y Arcucci, 1993). Más aún, Serenio y Arcucci (1993) sugirieron que *Lagerpeton* era de hábitos saltadores, sobre la base de la inclinación anterior de las espinas neurales de las vértebras dorsales posteriores, el tamaño proporcionalmente pequeño de la cintura pélvica y la reducción de los dedos externos del pie.

Las características que sustentan los hábitos bipedales y saltadores propuestos por Serenio y Arcucci (1993) están también presentes en el reptil cuadrúpedo *Tropidosuchus* (aquí considerado como su grupo hermano) y consecuentemente, no se encuentran ligados de manera unívoca al tipo de locomoción parasagital bípeda. Más aún, la elongación de los

metatarsianos y la reducción de los dedos externos es una característica típica de *Proterochampsia* (Romer, 1972; Trotteyn et al., 2010), reptiles cuadrúpedos obligados.

Por otro lado, la pelvis de tamaño relativamente pequeña es claramente plesiomórfica para Archosauriformes (Parrish, 1986; Novas, 1996), y en el caso de *Lagerpeton* es posible que su pequeño tamaño sea el resultado de defectos de preservación en los fósiles.

En lo que respecta a la orientación anterior de las espinas neurales de las vértebras dorsales, esta se debe a una importante capacidad de flexión de la columna vertebral (Slijper, 1946), pero no se relaciona necesariamente con hábitos saltadores. De manera semejante, Fechner (2009) indica que los caracteres utilizados por Sereno y Arcucci (1993; e.g., importante disparidad de los miembros, y segmentos distales de los miembros posteriores elongados) para reconstruir hábitos bípedos obligados para *Lagerpeton* son indicativos de hábitos locomotores cursoriales, más que de un andar parasagital o de una postura erecta.

La revisión del material disponible de *Lagerpeton* llevada adelante coincide con los detallados estudios de reconstrucción muscular y postura elaborados por Fechner (2009). Este autor concluye que *Lagerpeton* poseyó una postura basada en aducción, semejante a la de los reptiles basales, y diferente de la postura basada en abducción, tal como ocurre en los arcosaurios de la línea dinosauriana. Fechner (2009) correctamente indicó que el amplio acetábulo cerrado y poco profundo de *Lagerpeton* recordaba al de arcosauriformes basales y otros reptiles. Esto permite un amplio rango de protracción y retracción, aducción y abducción, así como rotación medial del fémur (Hutchinson y Gatesy, 2000). Este amplio grado de movimiento se relaciona con un fémur proyectado hacia afuera, por lo que el pie se ubicaría lateralmente a la articulación de la cintura pélvica. El acetábulo cerrado indica que las fuerzas de la cabeza femoral se dirigen principalmente medialmente más que en sentido dorsal, un componente clave en los reptiles de andar esparrancado (Brinkman, 1980).

Finalmente, *Lagerpeton* muestra una pelvis ancha en sentido transversal, tal como fuera notado por Bonaparte (en Arcucci, 1986). En efecto, Fechner (2009) indicó que la distancia interacetabular es de 1.2 con respecto al largo total de la pelvis, un valor semejante al de los reptiles basales. Fechner (2009) expresó que dichos valores son muy altos y se contraponen a una postura bípeda obligada para *Lagerpeton*.

Sereno y Arcucci (1993) argumentaron que el pie estrecho y didáctilo de *Lagerpeton* era también consistente con una función saltadora y andar bípedo. En este taxón, el dedo II es notablemente más corto que los dedos III y IV, la extrema elongación de este último pudo haber compensado la reducción del dedo II en el lado opuesto del pie. Como resultado el eje principal del pie se desplazó lateralmente desde una presunta posición plesiomórfica en el dedo III hacia una posición apomórfica en el dedo IV. Sin embargo, una conformación pedal muy semejante, con un dedo IV elongado y un dedo II relativamente corto, resultando en un eje principal desplazado lateralmente está presente y ampliamente distribuida en lepidosaurios terrestres y arborícolas (Abdala et al., 2014), tal como fuera indicado por Fechner (2009). En estos taxones, el fuerte desarrollo del dedo IV en el pie presenta una adaptación para resistir la rotación lateral (Rewcastle, 1980), más que una evidencia de didactilismo o bipedalismo.

Finalmente, Sereno y Arcucci (1993) argumentaron que las proporciones elongadas de los miembros posteriores indican que *Lagerpeton* exhibía una remarcable disparidad de los miembros, y era un bípedo obligado. Sin embargo, debido a que los miembros anteriores aún no se conocen, este argumento no es considerado como una evidencia válida que sustente el bipedalismo en este taxón.

Como conclusión, *Lagerpeton* comparte con arcosauriformes basales y lepidosaurios una postura basada en un control aductor, y las articulaciones de los elementos esqueléticos sugieren un modo de locomoción esparrancado.

Cambios en la taxonomía de Ornithodira

Nesbitt et al. (2009) definieron filogenéticamente por primera vez a Lagerpetidae, una agrupación monogénica nominada por Arcucci (1986) para incluir a *Lagerpeton chanarensis*. Sin embargo, debido a que estos autores consideraron a *Lagerpeton* como un Dinosauromorpha basal, su definición del clado incluyó como taxones de referencia a *Alligator*, *Eudimorphodon*, *Marasuchus*, *Silesaurus*, *Triceratops*, *Saltasaurus*, y *Passer*. Bajo el presente esquema filogenético, si dicha definición es empleada, Lagerpetidae se vuelve sinónimo de Archosauriformes. Con la finalidad de conservar el término, Lagerpetidae es aquí redefinido filogenéticamente como todos los taxones más cercanamente relacionados a *Lagerpeton chanarensis*, que a *Chanaresuchus bonapartei*, *Gualosuchus reigi*, *Pseudochampsia barrionueoi* y *Proterochampsia barrioi*.

Con el reconocimiento de Lagerpetidae como un arcosauriformes basal, la definición del clado Dinosauromorpha Benton, 1985, carece de soporte empírico. Benton (1985) propuso este nombre con la finalidad de incluir Dinosauria y Ornithosuchidae. Sin embargo, fue Sereno (1991) el primero en definir filogenéticamente el clado Dinosauromorpha bajo los siguientes términos: Dinosauromorpha incluye *Lagerpeton chanarensis*, *Lagosuchus talampayensis*, *Pseudolagosuchus major*, Dinosauria (incl. Aves), y todos los descendientes de su ancestro en común (véase también Langer et al., 2010). Más recientemente, Sereno (2005) redefinió el clado como el clado más inclusivo que contiene *Passer domesticus*, pero no *Pterodactylus antiquus*, *Ornithosuchus longidens* ni *Crocodylus niloticus*. Debido a los

cambios sufridos en su definición y contenido, Langer et al. (2010) consideraron el término Dinosauromorpha como especialmente problemático.

Basado en la definición original, tal como fuera indicado más arriba, la exclusión de Lagerpetidae de la línea dinosauriana y su inclusión como un arcosauriformes basal, resulta en que el nombre Dinosauromorpha se convierte en un sinónimo de Archosauriformes. A pesar de que la definición de Sereno (2005) de Dinosauromorpha no es idéntica a Dinosauriformes dado que una es node-based y la otra es stem-based, el empleo de Dinosauromorpha, debido a su confusa historia taxonómica y cambios en su composición y arreglo interno. Con la finalidad de evitar mayores confusiones, en la presente tesis se opta por abandonar, al menos de manera provisoria, el término Dinosauromorpha.

Por otro lado, se propone que el clado más inclusivo disponible para los reptiles de la línea dinosauriana es Dinosauriformes Novas, 1992. Este clado fue definido como un taxón basado en el nodo bajo los siguientes términos: el ancestro común más cercano entre *Marasuchus lilloensis*, Dinosauria, y todos sus descendientes (Novas, 1992; Langer et al., 2010). En este aspecto, este clado ha sido considerado estable y bien soportado en la totalidad de las filogenias de diferentes autores, y su contenido taxonómico es claro (Langer et al., 2010).

CAPÍTULO 7 - REVALUACIÓN DE *LAGOSUCHUS TALAMPAYENSIS*

PARTE 1- DESCRIPCIÓN Y VALIDEZ TAXONÓMICA DE *LAGOSUCHUS TALAMPAYENSIS*

Introducción

Romer (1971), en su serie de trabajos acerca de la fauna de reptiles Triásicos de Chañares, describió de manera preliminar dos nuevas formas de “pseudosuquios” de miembros gráciles. El primero de ellos, *Lagerpeton chanarensis* fue tratado en detalle en el capítulo anterior y sugirió como formando parte de los arcosauriformes basales de la familia Proterochampsidae. En ese mismo trabajo, Romer describe e ilustra el nuevo género y especie *Lagosuchus talampayensis* sobre la base de miembros posteriores incompletos y parcialmente articulados así como un miembro anterior incompleto. En su descripción original, Romer propone que esta forma sería de andar bípedo, y que sobre la base de los caracteres tarsales, podría relacionarse al origen de los dinosaurios celurosaurios (*Coelophysoidea* auct.). Luego, Romer (1972) refiere ejemplares adicionales a *Lagosuchus talampayensis* y describe la especie *Lagosuchus lilloensis* basado únicamente en su mayor tamaño (un 50% mayor). Esta última sustentada sobre esqueletos relativamente completos procedentes de la misma localidad. Posteriormente, Bonaparte (1975) en su detallada descripción del *Lagosuchus talampayensis*, propone que las diferencias de tamaño entre ambas especies son superficiales y formaliza la sinonimia entre estas formas, considerando, por cuestión de prioridad temporal, a *Lagosuchus talampayensis* como sinónimo más

antiguo, un criterio que hasta 1994 fue seguido por la gran mayoría de los autores (Galton y Bakker, 1971; Novas, 1989, 1993; Benton, 1990). Sin embargo, en el análisis más reciente de estos taxones, Sereno y Arcucci (1994) luego de una detallada discusión, consideran que *Lagosuchus talampayensis* se basa en materiales no diagnósticos y lo proponen como un *nomina dubia*. Al considerar a la especie tipo del género *Lagosuchus* como *nomina dubia*, Sereno y Arcucci (1994) nominaron al nuevo género *Marasuchus* para la especie “*Lagosuchus*” *lilloensis* basada en el ejemplar diagnóstico PVL 3871, resultando en la nueva combinación *Marasuchus lilloensis* (Romer, 1972). Desde entonces, la mayoría de los autores han seguido este último criterio (Novas, 1996, 2011; Sereno, 1999; Langer et al., 2004; 2013; Langer y Benton, 2006). Una excepción la constituye Bonaparte (1995), quién sostuvo la validez de *Lagosuchus talampayensis*, incluyendo a *Marasuchus lilloensis* como un sinónimo más reciente. Bonaparte (1995) indica asimismo la posibilidad de que tanto *Marasuchus* como *Pseudolagosuchus* correspondan a una secuencia ontogenética perteneciente a *Lagosuchus*.

En la presente contribución, se propone revalidar a *Lagosuchus talampayensis*, sobre la base de la revisión del material holotipo, así como reconsiderar su posible sinonimia con *Marasuchus lilloensis*.

Resultados

Lagosuchus talampayensis Romer, 1971

Sinonimia. *Lagosuchus lilloensis* Romer, 1972; *Marasuchus lilloensis* (Romer, 1972) Sereno y Arcucci, 1994.

Holotipo. PULR 08-09, esqueleto incompleto semiarticulado compuesto por vértebras dorsales medias y posteriores, sacras y primeras caudales articuladas, ulna, radio, húmero y escápuloacoracoides izquierdos articulados, cadera y miembros posteriores incompletos (Figura 12; Apéndice 8).

Diagnosis. Sereno y Arcucci (1994) en la diagnosis de *Marasuchus lilloensis* citaron numerosos caracteres diagnósticos para este taxón. Estos autores afirmaron que ninguno de los caracteres citados en la diagnosis podía ser observado en el material holotípico de *Lagosuchus talampayensis*, lo que fundamentaba su condición de *nomen dubium*. Sin embargo, entre las posibles autapomorfias de *M. lilloensis* enumeran la presencia de una hoja escapular ancha. Esta característica es observable tanto en los materiales referidos a *M. lilloensis*, como en el holotipo de *L. talampayensis* (PULR 08-09), y en consecuencia, no solo sustenta la sinonimia entre ambos taxones, sino también la validez de este último. Más aún, Sereno y Arcucci (1994) en la diagnosis original de *Marasuchus* incluyeron caracteres tales como: vértebras dorsales medias y posteriores con espinas neurales expandidas y subtriangulares en vista lateral y vértebras dorsales posteriores con una profunda fosa por debajo de los procesos transversos. Estos caracteres, aunque son compartidos por otros dinosauriformes basales (e.g., *Lewisuchus*, *Silesaurus*), están presentes también en el material holotípico de *L. talampayensis*, lo cual refuerza la hipótesis de sinonimia con *Marasuchus*.

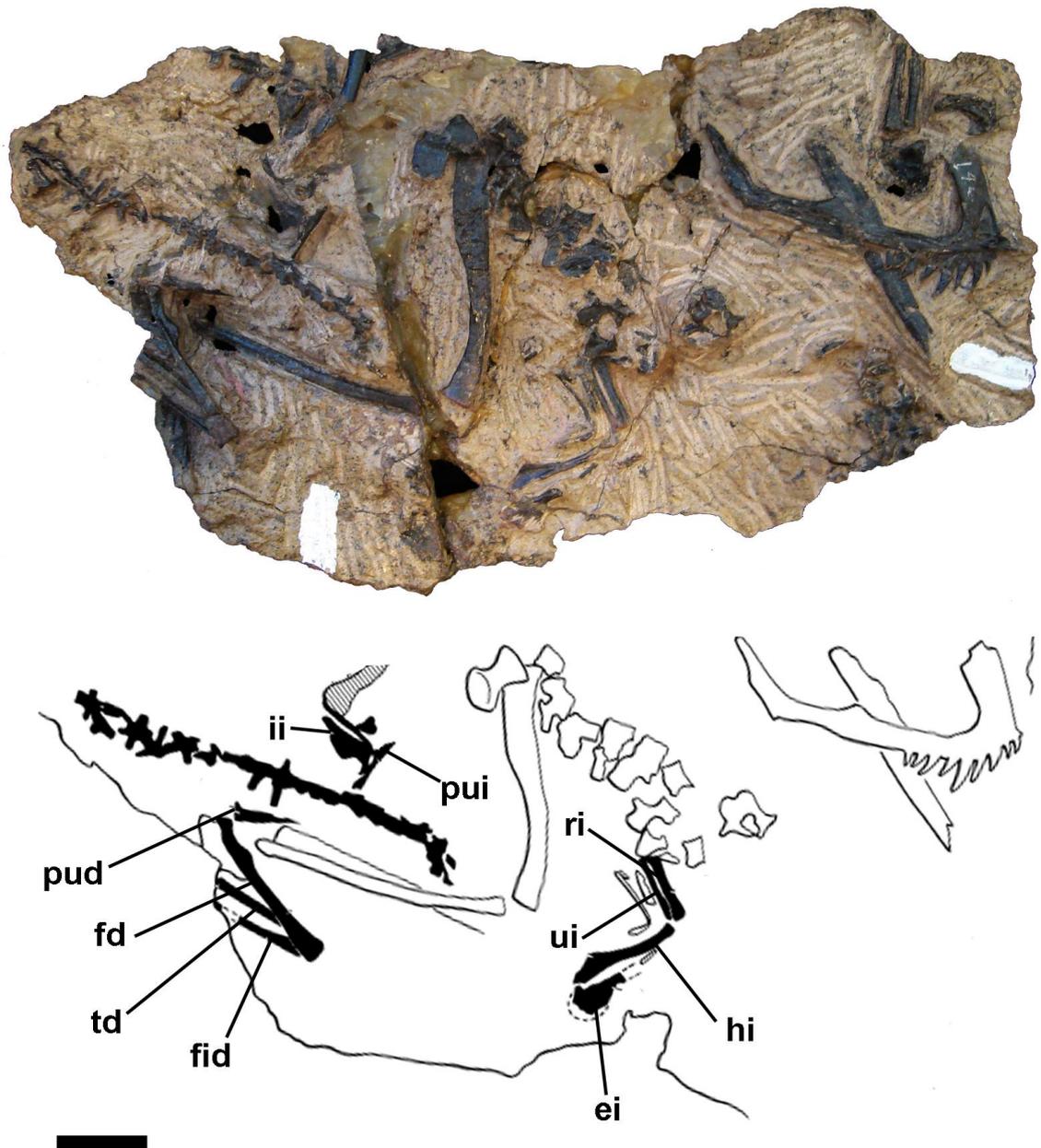


Figura 12. *Lagosuchus talampayensis* Romer, 1971 (PULR 08-09, holotipo). Esqueleto incompleto (arriba) e ilustración interpretativa, modificada de Sereno y Arcucci (1994) (debajo). Referencias: ei, escápulocoracoides derecho; fd, fémur derecho; fid, fibula derecha; hi, húmero izquierdo; ii, isquion izquierdo; pud, pubis derecho; pui, pubis izquierdo; ri, radio izquierdo; td, tibia derecha; ui, ulna izquierda. Escala: 2 cm.

Más aún, es posible reconocer una característica derivada compartida entre los materiales holotípicos de *Marasuchus lilloensis* y *Lagosuchus talampayensis*. Ambos ejemplares poseen una configuración particular del extremo proximal del fémur (Figura 13). La cabeza femoral se encuentra orientada fuertemente dorsalmente y su extremo es bulboso, y proximalmente convexo a lo largo de toda su longitud. Esta condición es desconocida en *Lewisuchus* y Silesauridae, los cuales poseen un fémur orientado principalmente en sentido anteromedial, no proyectado proximalmente y la cabeza femoral es de contorno subrectangular y dirigida ventralmente (Langer et al., 2013). Por otro lado, dinosaurios basales como *Saturnalia*, *Guaibasaurus* o *Herrerasaurus* muestran una cabeza femoral inclinada ventromedialmente y de contorno sub-cilíndrico (Novas, 1996; Bonaparte et al., 1999; Langer, 2003).

El reanálisis de los caracteres de Sereno y Arcucci (1994) permite rediagnosticar a *Lagosuchus* sobre la base de las siguientes autapomorfias: 1) cabeza femoral notablemente expandida y de contorno ovoidal en vista posteromedial; 2) vértebras caudales medias que duplican la longitud de las vértebras anteriores; 3) arcos hemales anteriores que triplican la longitud de las vértebras caudales respectivas. Otro carácter de difícil cuantificación, pero que posiblemente sea autapomórfico para *Lagosuchus*, es la lámina escapular muy amplia, que supera la mitad de la longitud anteroposterior la superficie articular para el coracoides, una característica puntualizada por autores previos (Bonaparte, 1975; Sereno y Arcucci, 1994).

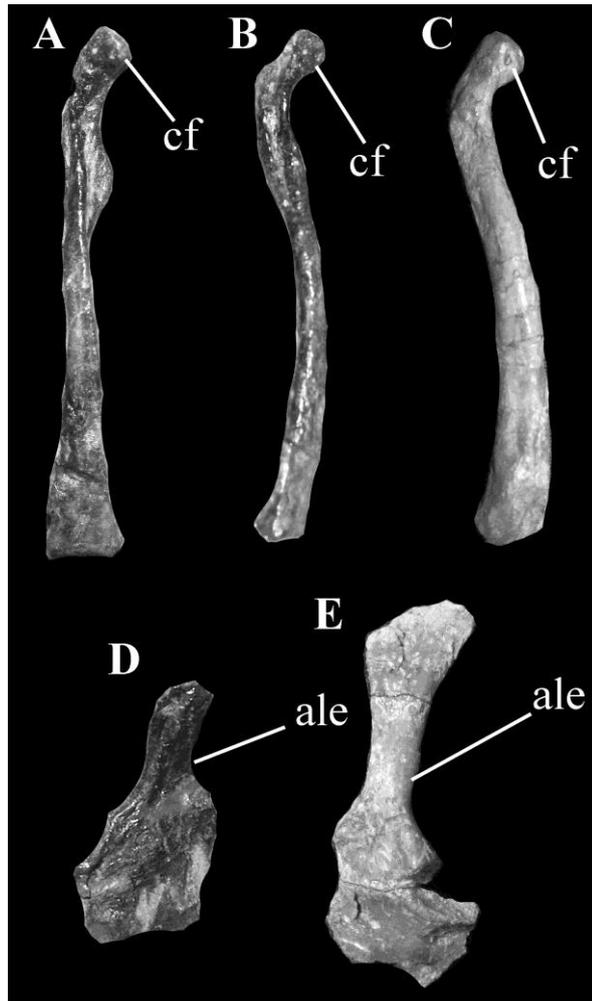


Figura 13. *Lagosuchus talampayensis*, caracteres diagnósticos de ejemplares seleccionados. A-C, fémur derecho en vistas A, anterior y B,C, lateral; D-E, escapulocoracoides izquierdo en vista lateral. A,B,D, PULR 08-09, holotipo de *L. talampayensis*; C, PVL 3871, holotipo de *Marasuchus lilloensis*; D, PVL 4672 espécimen referido a *Marasuchus lilloensis* por Sereno y Arcucci (1994). Referencias: ale, lámina escapular amplia; cf, cabeza femoral bulbosa.

Descripción.

El ejemplar PULR 08-09 ha sido descrito solo de manera somera por Romer (1971) y Sereno y Arcucci (1994), y en consecuencia, una descripción de detalle es necesaria con la finalidad de reconocer sus principales rasgos anatómicos, así como fundamentar la validez taxonómica de *L. talampayensis*.

El espécimen PULR 08-09, se presenta semiarticulado y cubierto parcialmente en una concreción. Se encuentra entremezclado con materiales de *Gracilisuchus* y un Proterochampsidae, posiblemente *Tropidosuchus* (véase Romer, 1971; Sereno y Arcucci, 1994). No existe evidencia de elementos gastrales u osteodermos.

Columna vertebral. Las vértebras dorsales están pobremente preservadas (Figura 14). No se han conservado las espinas neurales completas, pero la base es anteroposteriormente extensa y abarca la totalidad de la longitud del arco neural. Se han preservado las últimas 8 vértebras dorsales. La séptima dorsal presenta la espina neural expandida hacia el margen dorsal, lo que resulta en un contorno subtriangular. Esta expansión sugiere que la vértebra contactaría las espinas neurales de las vértebras inmediatamente contiguas por delante y por detrás, una condición considerada como diagnóstica de “*Marasuchus lilloensis*” por Sereno y Arcucci (1994), pero que también es compartida por el dinosauriformes *Lewisuchus* (Bittencourt et al., 2004).

Las parapófisis de *Lagosuchus* se ubican cerca de las diapófisis y se conectan con ellas mediante una corta lámina diapoparapofiseal. Los centros vertebrales, proporcionalmente elongados, están bien excavados lateralmente. Esta última característica fue considerada por Sereno y Arcucci (1994) como diagnóstica de “*Marasuchus lilloensis*”, aunque como se ve

la misma condición se verifica también en *Lagosuchus talampayensis*, *Silesaurus* y *Lewisuchus*.

Las vértebras caudales están representadas por la mitad dorsal de los primeros nueve elementos. Aparentemente los procesos transversos son largos, anteroposteriormente estrechos y de márgenes anterior y posterior subparalelos. Las espinas neurales son de tamaño relativamente pequeño y se encuentran ubicadas en el extremo posterior del arco neural, separando las pequeñas postzigapófisis. Por otro lado, en *Silesaurus* las espinas neurales de las primeras caudales se encuentran bien extendidas anteroposteriormente (Dzik, 2003).

Las espinas neurales se prolongan anteriormente en forma de una débil cresta que alcanza el margen anterior del arco neural. Las prezigapófisis están bien desarrolladas y se orientan anterodorsalmente. Están bien separadas entre sí por un amplio espacio interzigapofisiario que tiene contorno en forma de “U”. Se encuentran conectadas a la espina neural por medio de láminas espinoprezigapofisiarias débiles. Las postzigapófisis son relativamente pequeñas y están ubicadas cercanas entre sí en vista dorsal.

Cintura pélvica. La cintura pélvica de este ejemplar no arroja datos de importancia con respecto a los elementos conocidos en otros ejemplares y descritos en detalle por Bonaparte (1975) y Sereno y Arcucci (1994). Se han conservado el pubis e isquion izquierdos y el pubis derecho incompletos. Lamentablemente, debido a la incompleta preservación y deformación parcial de los elementos, las principales características anatómicas no pueden ser reconocidas con seguridad, y la presente descripción solo reposa en algunos detalles o caracteres discernibles.

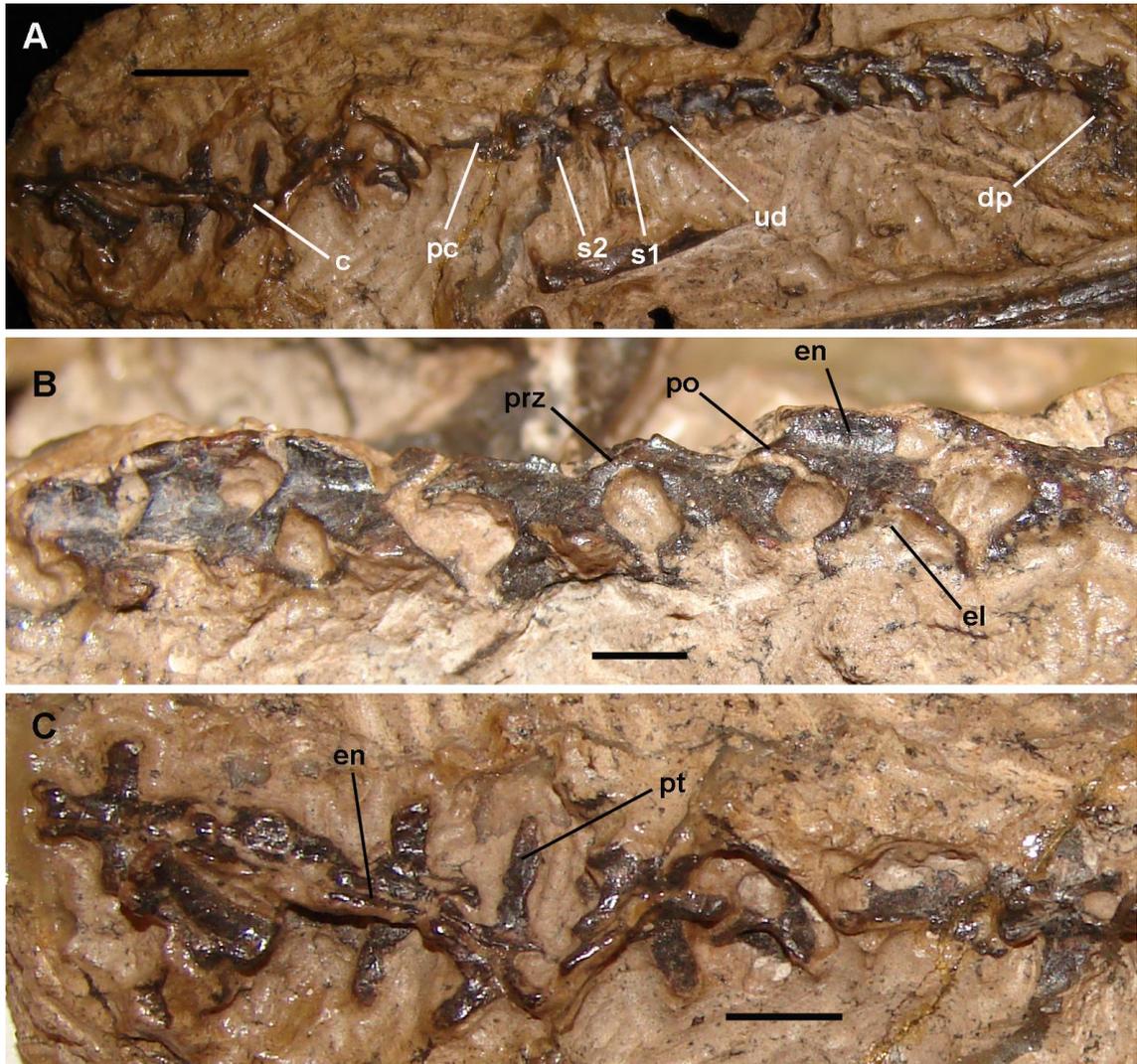


Figura 14. Columna vertebral de *Lagosuchus talampayensis* (PULR 08-09, holotipo). A, vista dorsal de columna vertebral preservada; B, detalle de las vértebras dorsales en vista lateral derecha; C, detalle de las vértebras caudales preservadas en vista dorsal. Referencias: c, vértebra caudal; dp, primera vértebra dorsal preservada; el, excavación lateral del centro; en, espina neural; pc, primera vértebra caudal preservada; po, postzygapófisis; prz, prezygapófisis; pt, proceso transverso; s1, s2, vértebras sacras 1 y 2; ud, última vértebra dorsal. Escala: A,C, 1 cm; B, 5 mm.

Los restos preservados del isquion indican que era un elemento anteroposteriormente amplio, casi tan largo como el pubis, y transversalmente comprimido, tal como fuera reconstruido en "*Marasuchus lilloensis*" (Serenio y Arcucci, 1994; Novas, 1996). El margen posterior del hueso es marcadamente cóncavo (al menos en la porción preservada). El pedicelo ilíaco es relativamente pequeño y de contorno subrectangular; proximalmente es recto. El margen acetabular es mayormente rectilíneo. La superficie lateral del hueso es prácticamente lisa, con la excepción de un fuerte reborde lateral que delimita su margen posterior.

El pubis exhibe proximalmente el pedúnculo para el ilion, el cual es anteroposteriormente extenso y posee la superficie articular proximal cóncava. El tercio proximal del vástago del púbis se separa del resto del elemento mediante un adelgazamiento tanto en sentido anteroposterior como transversal. La superficie posterior del pubis es marcadamente cóncava. Esta característica fue considerada por Serenio y Arcucci (1994) como diagnóstica de "*Marasuchus lilloensis*", aunque como se observa, la misma condición se verifica también en *Lagosuchus talampayensis* y en otros dinosauriformes como *Silesaurus* (Dzik, 2003).

Miembro posterior. Se han preservado ambos fémures, de los cuales solo el derecho se encuentra completo (Figura 15). Su extremo proximal está deformado, fuertemente comprimido, lo que no permite reconocer la totalidad de los caracteres anatómicos. Se trata de un elemento relativamente grácil y en vista anterior de diáfisis levemente sigmoidea, con el extremo proximal suavemente orientado internamente. En vista lateral o medial el fémur es fuertemente sigmoideo, con el tercio proximal curvado en sentido posterior, mientras que el resto del hueso, a partir aproximadamente del nivel del cuatro trocánter, se curva notablemente en sentido anterior.

La cabeza femoral es bulbosa, posee contorno proximal convexo, y se proyecta anteromedialmente;. Tal como fuera indicado más arriba, la orientación de la cabeza es principalmente en sentido dorsal. Esta se prolonga distalmente y se encuentra bien delimitada con respecto al resto del hueso, posiblemente indicando la existencia de un capuchón de cartílago en vida del animal (Bonaparte, 1975; Sereno y Arcucci, 1994). La superficie medial de la cabeza femoral presenta un surco para el ligamento *capitis femoris* poco profundo y pobremente definido, ubicado medialmente, y una depresión posterior que representa la fosa trocántérica, hacia el margen lateral.

El trocánter mayor está representado por una gruesa cresta que se desarrolla en el margen lateral de la porción proximal del fémur hasta aproximarse distalmente al nivel del trocánter menor. Este trocánter está representado por una prominente rugosidad ubicada en el margen posterolateral del hueso. La pobre preservación impide la descripción o reconocimiento de la repisa trocántérica.

El trocánter 4to se encuentra restringido al tercio proximal del fémur. Es aliforme y simétrico, y sus extremos distal y proximal se conectan suavemente con el vástago del hueso.

El extremo distal del fémur es de contorno subtriangular, con los márgenes lateral y medial rectos y suavemente divergentes distalmente. No se observa un surco o fosa extensora.

La tibia y la fibula están mal preservadas y son observables pocos rasgos anatómicos. Ambos elementos son elongados y gráciles, de vástago rectilíneo. Medialmente la fibula parece estar fuertemente excavada. La cresta cnemial de la tibia es de contorno subtriangular en vista lateral y bien prolongada anteriormente. La cara medial se presenta excavada a lo largo de toda su longitud, aunque esto posiblemente se deba a deformación tafonómica.

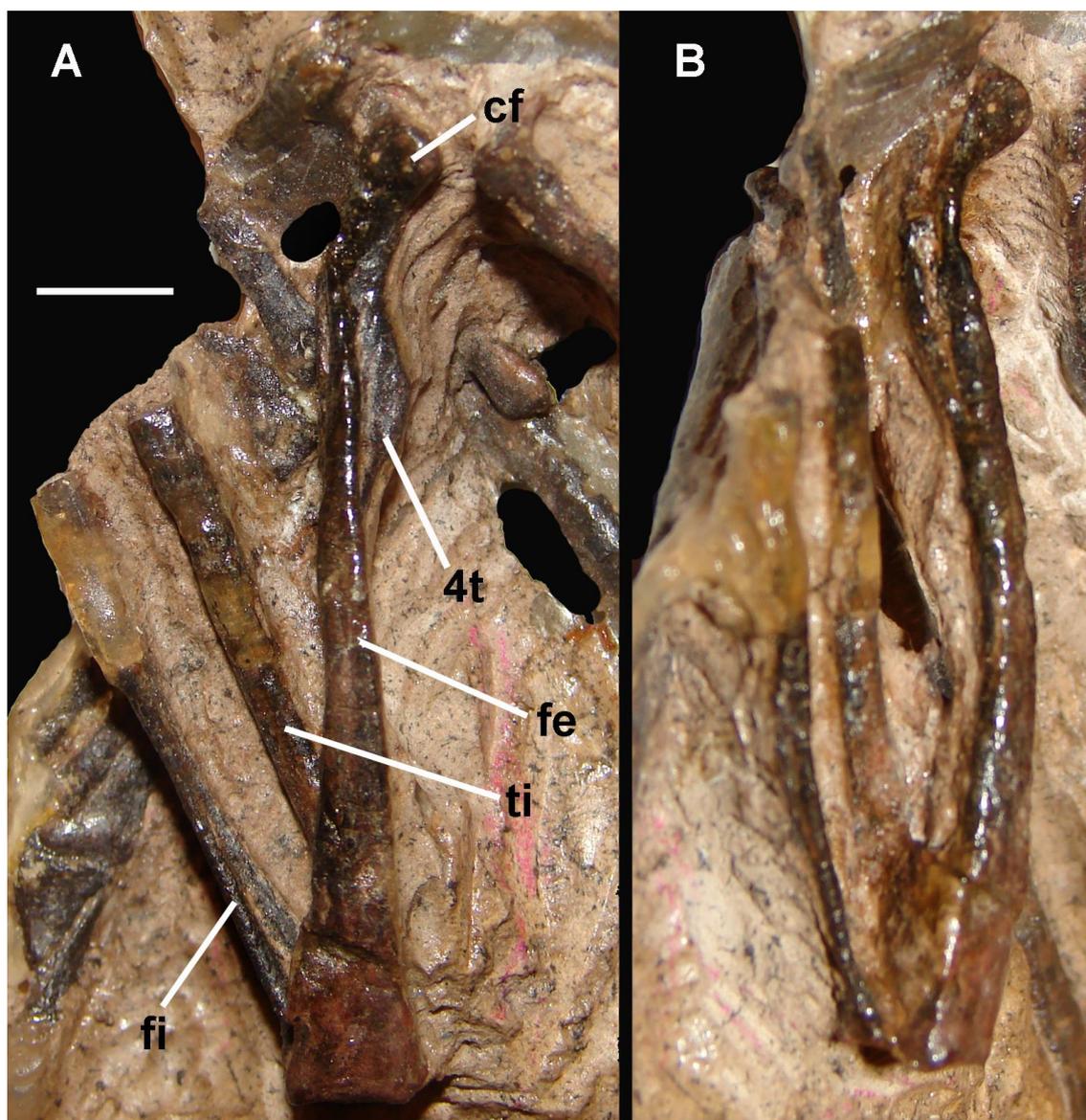


Figura 15. *Lagosuchus talampayensis* (PULR 08-09, holotipo). A, B, miembro posterior incompleto. Referencias: cf, cabeza femoral; fe, fémur; fi, fibula; ti, tibia; 4t, cuarto trocánter. Escala: 1 cm.

El extremo distal de la tibia exhibe una cresta longitudinal de posición posteromedial que separa las caras posterior y medial de la tibia, una característica compartida con otros dinosauriformes y dinosaurios (Novas, 1989). Tal como ocurre en otros dinosauriformes, incluyendo *Lewisuchus* (Novas, 1996), existe un surco longitudinal que se extiende a lo largo del margen lateral de la tibia en su tercio distal. Este surco culmina distalmente en una muesca de márgenes redondeados delimitada anteriormente por la cresta para la articulación con el proceso ascendente del astrágalo y posteriormente por el proceso descendente de la tibia.

Cintura pectoral. Se han preservado parcialmente ambos escápulocoracoides izquierdos en vista medial. Debido a su condición fragmentaria, no es posible brindar una descripción anatómica de detalle (Figura 16). La escápula y el coracoides se encuentran fusionados. La cavidad glenoides es profunda y bien definida, con el labio coracoidal de posición subhorizontal y más prominente posteriormente que el labio escapular. La escápula posee una hoja anteroposteriormente ancha, que supera la mitad de la longitud anteroposterior la superficie articular para el coracoides, un aspecto que constituiría una posible autapomorfia de *Lagosuchus* (Bonaparte, 1975). Por otro lado, en dinosauriformes basales como *Lewisuchus* y *Silesaurus* la base de la lámina escapular es muy estrecha y representa menos de un tercio de la extensión anteroposterior de la superficie articular para el coracoides (Dzik, 2003; Bittencourt et al., 2014).

Su margen anterior es transversalmente más ancho que el posterior, el cual es sublaminar. La superficie medial es levemente cóncava, con excepción de una cresta baja y anteroposteriormente amplia que recorre la hoja longitudinalmente cerca del margen posterior. El coracoides es amplio y posee una profunda concavidad subglenoidea.

Miembro anterior. El húmero izquierdo se ha preservado en vista anterior (Figura 16). Se encuentra deformado y su extremo distal incompleto impide la descripción de fosas y cóndilos distales. Se trata de un elemento elongado, de diáfisis delgada. Su extremo proximal, suavemente expandido, es transversalmente cóncavo en vista anterior. Esta concavidad, que serviría como superficie de alojamiento al músculo *coracobrachialis brevis pars ventralis* (Langer et al., 2007), es de contorno subtriangular, con el ápice dirigido distalmente. Su margen lateral está delimitado por la cresta deltopectoral, amplia y bien desarrollada. Esta se encuentra algo alejada del margen proximal del húmero, donde se ubica la tuberosidad lateral. Sin embargo, está conectada a esta última mediante una cresta delgada de orientación próximodistal. La cresta deltopectoral posee los márgenes proximal y distal rectos, que se conectan suavemente con la diáfisis humeral. Representa aproximadamente un quinto de la longitud humeral total. La conformación del húmero es muy distinta de aquella conocida en *Silesaurus* que carece de una cresta deltopectoral reducida y extremo proximal transversalmente estrecho (Dzik, 2003).

Radio y ulna se encuentran expuestos en vista medial. Sus extremos distales están cubiertos por otros elementos óseos y sus extremos proximales están mal preservados. Más aún, la fuerte compresión tafonómica en sentido anteroposterior resultó en la notable compresión y deformación de los elementos, los cuales aparentan ser transversalmente más anchos de lo que habrían sido originalmente (contra Sereno y Arcucci, 1994). El radio está articulado con la ulna mediante una amplia y profunda concavidad. El proceso medial de la ulna rodea al radio y es de contorno subtriangular cuando es observado de lado. Ambos elementos presentan la diáfisis rectilínea.

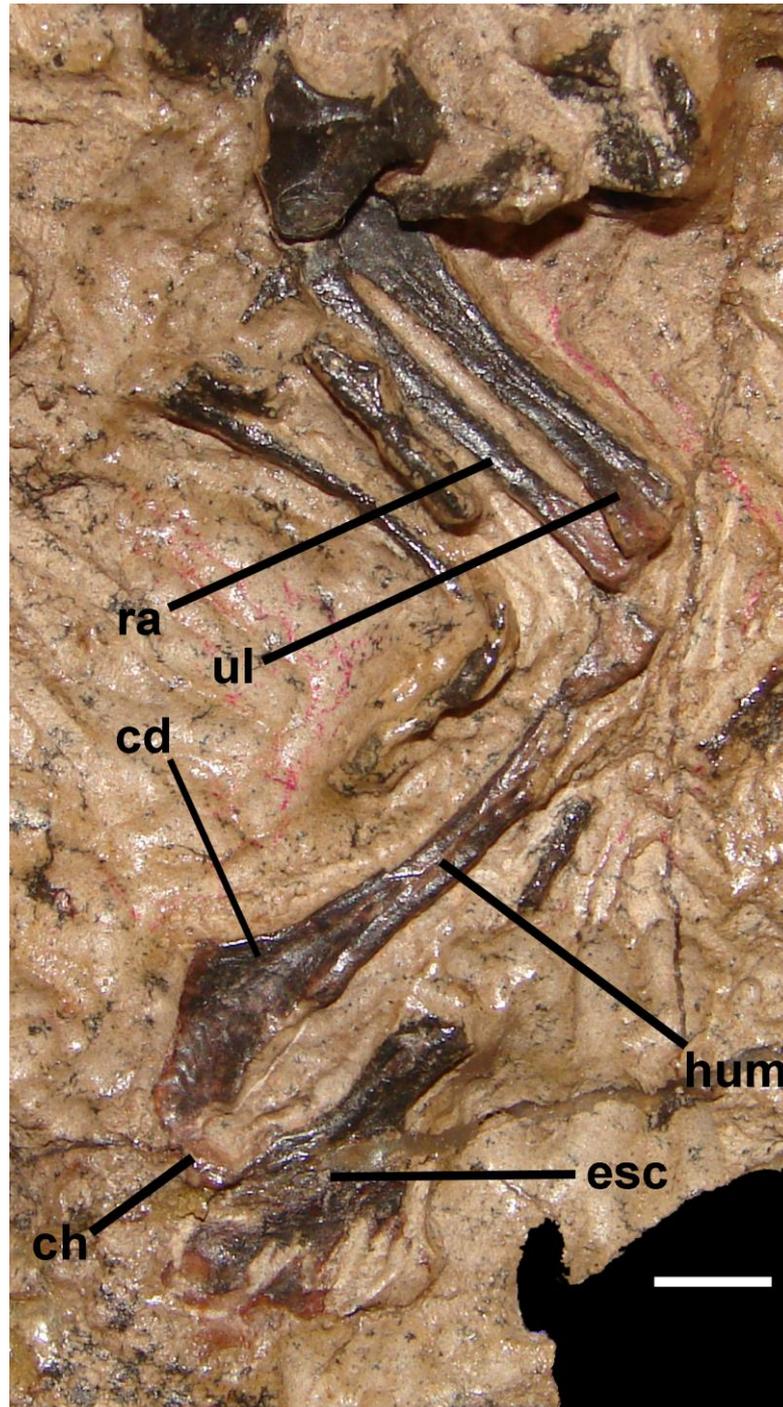


Figura 16. Miembro anterior y cintura pectoral izquierdas de *Lagosuchus talampayensis* (PULR 08-09). Referencias: *cd*, cresta deltopectoral; *ch*, cabeza humeral; *esc*, escápulacoracoides; *hum*, húmero; *ra*, radio; *ul*, ulna. Escala: 5 mm.

Comentarios finales

Sereno y Arcucci (1994) indican una serie de caracteres que permitirían distinguir a *Lagosuchus talampayensis* de *Marasuchus lilloensis*. Entre ellos indican que la hoja escapular es más estrecha en *L. talampayensis* que en *M. lilloensis*, y que existen marcadas diferencias de robustez y longitud en los elementos del miembro anterior. Sin embargo, vale la pena remarcar que, cuando es comparada con la expansión anteroposterior de su porción proximal, la hoja escapular no presenta ninguna diferencia en proporciones entre el holotipo de *L. talampayensis* y los ejemplares de *M. lilloensis*. Más aún, las supuestas diferencias en el tamaño de los elementos del antebrazo se deben a que en el material holotipo de *L. talampayensis* los extremos distales del radio y ulna se encuentran ocultos por sedimento y por restos esqueléticos de un ejemplar del arcosaurio basal *Gracilisuchus stipanicorum* (Sereno y Arcucci, 1994). Adicionalmente, han sido deformados tafonómicamente, lo que resulta en una apariencia marcadamente robusta. Por otro lado, el único antebrazo disponible entre los ejemplares referidos a *Marasuchus lilloensis* se encuentra también fuertemente deformado, y sus proporciones y robustez posiblemente se encuentren distorsionadas. En consecuencia, creemos que las diferencias reconocidas por Sereno y Arcucci (1994) que sustentarían la diferenciación entre ambas formas no pueden ser corroboradas, tal como fuera adelantado por Bonaparte (1995).

Conclusiones

Sobre la base de la inspección del material holotípico, se revalida al género y especie *Lagosuchus talampayensis*, y se considera como sinónimo más antiguo de *Marasuchus lilloensis*, de acuerdo a lo propuesto por Bonaparte (1975; 1995). Adicionalmente, la

descripción detallada del holotipo, permite reconocer dos caracteres diagnósticos únicos de la especie: cabeza femoral bulbosa y fuertemente dirigida en sentido dorsal y la lámina escapular notablemente ancha, que supera la mitad de la longitud anteroposterior la superficie articular para el coracoides.

PARTE 2- NOTAS DESCRIPTIVAS SOBRE “*MARASUCHUS LILLOENSIS*”

Introducción

Como fuera indicado más arriba, en la presente contribución, luego de un exhaustivo análisis de todos los materiales disponibles, incluyendo los holotipos, se sigue el criterio expresado por Bonaparte (1975; 1995) en considerar a *Marasuchus lilloensis* como sinónimo más reciente de *Lagosuchus talampayensis*.

La nueva evidencia aportada sobre la base de la redescrición y estudio de *Lewisuchus admixtus* llevado adelante por Bittencourt et al. (2014), así como la observación personal de ejemplares inéditos procedentes del Triásico de Texas (Agnolin et al., 2016), permiten reconsiderar algunos aspectos de la morfología de los ejemplares referidos a “*Marasuchus lilloensis*” por Sereno y Arcucci (1994). A continuación se realizan algunos comentarios y notas críticas sobre la anatomía de dichos ejemplares, así como la reconsideración de algunos caracteres importantes desde el punto de vista filogenético.

Notas descriptivas

Maxilar. El ejemplar PVL 3870 conserva parte del maxilar izquierdo en vista medial. Tal como indican Sereno y Arcucci (1994) no existe evidencia de la preservación de un premaxilar, en contra de la interpretación original de Bonaparte (1975). De hecho, el proceso anterior del maxilar es notablemente elongado y de contorno subtriangular, al igual que en *Lewisuchus* y *Agnosphitys* (Fraser et al., 2002; Bittencourt et al., 2014). De este modo, el

maxilar de PVL 3870 sería de contorno subtriangular, notablemente bajo y elongado. El escalón óseo medial preserva 6 surcos de orientación dorsoventral que han sido interpretados por Bonaparte (1975) y otros autores (Serenio y Arcucci, 1994; Langer et al., 2013) como los límites de placas interdientarias. Sin embargo, un análisis detallado sugiere que dichos surcos no representan límites de placas interdientarias, sino, más probablemente, fracturas debido a mala preservación y defectos en la preparación de los materiales. Estas estructuras no coinciden con las placas interdientales presentes en otros dinosaurios debido a que se encuentran ocupando la totalidad del escalón medial del maxilar. Más aún, las supuestas placas interdientales coinciden con la raíz de cada elemento dentario, lo cual no ocurre en la gran mayoría (o totalidad) de los dinosaurios conocidos, en los que estas placas se ubican en los espacios entre dientes. Concluimos, entonces, que “*Marasuchus lilloensis*” carece de placas dentarias diferenciadas. En tal sentido, este taxón comparte dicha característica compartida con otros dinosauriformes basales, tales como *Silesaurus*, *Lewisuchus*, y *Asilisaurus* (Langer et al., 2013).

Se han conservado 9 dientes y 3 espacios dentarios, lo que resulta en un conteo maxilar de no menos de 12 dientes maxilares (Figura 17). La base del tercer diente preservado se encuentra expandida (formando una suerte de collar), lo cual sugiere que los dientes tendrían una implantación anquilotecodonte. En adición, no ha sido posible reconocer alvéolos discretos y bien definidos. Los dientes no están bien preservados, y debido a esto no es posible reconocer la morfología y cantidad de denticulos en las carenas. Vale la pena remarcar que los dientes son semejantes a aquellos presentes en *Agnosphitys* (Fraser et al., 2010) y *Lewisuchus* (material no publicado, observación personal). Como fuera comentado por Langer et al. (2013), los dientes de PVL 3870 no son del morfotipo típicamente carnívoro. En efecto, los dientes más posteriores no se encuentran fuertemente curvados distalmente. Más aún, labialmente, son abultados labialmente y muestran un débil surco en

la mitad proximal de la corona. Hacia las carenas mesial y distal la corona se comprime labiolingualmente.

Vale la pena remarcar que la presencia de dientes de tipo anquilotecondonte en sucesivos grupos hermano de Dinosauria como *Lagosuchus*, *Lewisuchus* y Silesauridae (véase Langer y Ferigolo, 2013), sugiere que la condición tecodonte típica de Dinosauria posiblemente pueda ser considerada como una característica derivada de este clado, convergentemente adquirida por otros linajes.

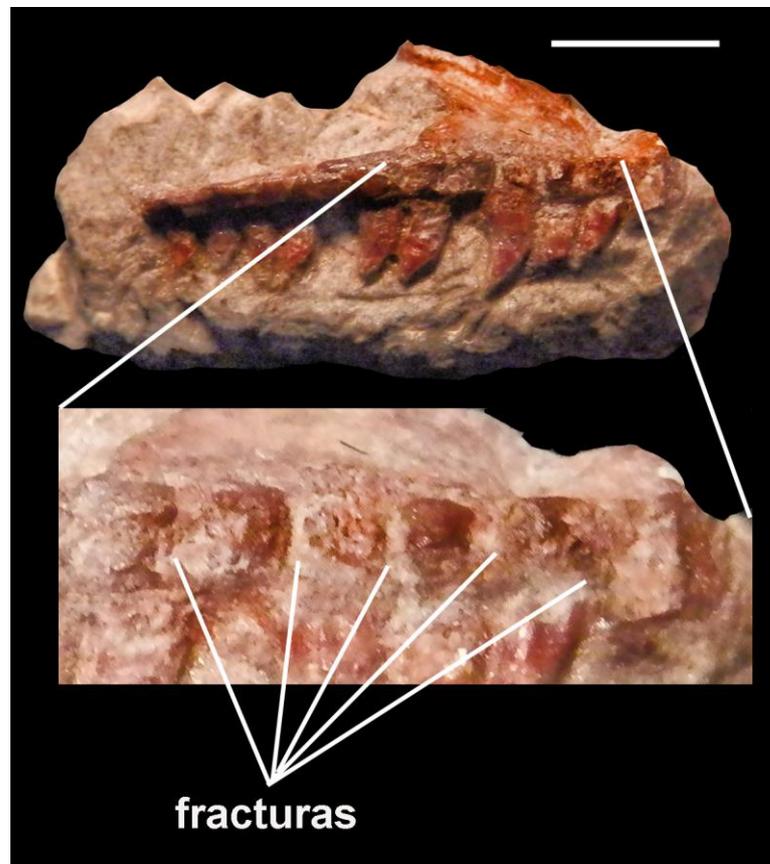


Figura 17. Maxilar izquierdo parcialmente preservado de “*Marasuchus lilloensis*” (PVL 3870), en vista medial. Se detalla en recuadro las fracturas previamente consideradas como los surcos de delimitación de las placas interdentarias.

Escala: 1 cm.

Neurocráneo. Posiblemente la región menos conocida en lo que respecta a la anatomía y evolución de los dinosauriformes basales sea el neurocráneo. En el caso de “*Marasuchus lilloensis*” esta zona del cráneo se encuentra parcialmente preservada tanto en PVL 3870 como en PVL 3872. Ambos ejemplares han sido descritos de manera sumaria por Bonaparte (1975) y por Sereno y Arcucci (1994). Sin embargo, debido al hallazgo y descripción reciente de basicráneos parcialmente (e.g., *Lewisuchus*; Bittencourt et al., 2004) o completamente (e.g., *Silesaurus*; Dzik, 2003) preservados, así como el hallazgo e interpretación de un neurocráneo de un dinosauriformes del Triásico de Texas (Agnolin et al., 2016), es que se hace necesaria una redescrición y reinterpretación de los materiales disponibles de “*Marasuchus lilloensis*”. En la presente contribución se hará especial hincapié en la descripción de regiones anatómicas reinterpretadas o previamente no descritas.

El ejemplar PVL 3870 (Figura 18) se encuentra representado por un fragmento de caja craneana que abarca desde el cóndilo occipital hasta la apertura del forámen para el nervio trigémino (V). En vista lateral derecha se observa gran parte de la cápsula ótica expuesta; las paredes de la misma, así como la pared lateral del neurocráneo no se han preservado. Este ejemplar se encuentra en articulación parcial con las vértebras cervicales.

Todos los huesos del neurocráneo se encuentran firmemente fusionados, por lo que no es posible reconocer los límites exactos de sus componentes. El proótico ha conservado el margen posterior de la amplia apertura del nervio V. Esta posteriormente se delimita por la amplia superficie para la articulación con el laterosfenoides, la cual robusta y columnar. Se continúa anteriormente por un proceso clinoides robusto, que a pesar de su incompleta preservación, sería de contorno subrectangular en vista lateral. Dorsalmente se continúa con

una cresta que conecta con la pared dorsal de la cápsula ótica. Ventrolateralmente a este proceso se encuentra un pequeño foramen que representa la salida del nervio facial (VII), no reconocida por Bonaparte (1975), pero descrita por Sereno y Arcucci (1994). Por detrás de este foramen existe una suave superficie levemente cóncava que es limitada posteriormente por una aguda cresta proótica que delimita parte del receso timpánico a lo largo de su margen anterodorsal. Esta cresta está posteriormente demarcada por un surco estrecho y profundo, de incierta función y homologación, comparable al presente en el dinosaurio basal *Panphagia* (Martínez et al., 2013), y que posiblemente se relacione al pasaje del nervio hiomandibular (rama del nervio VII).

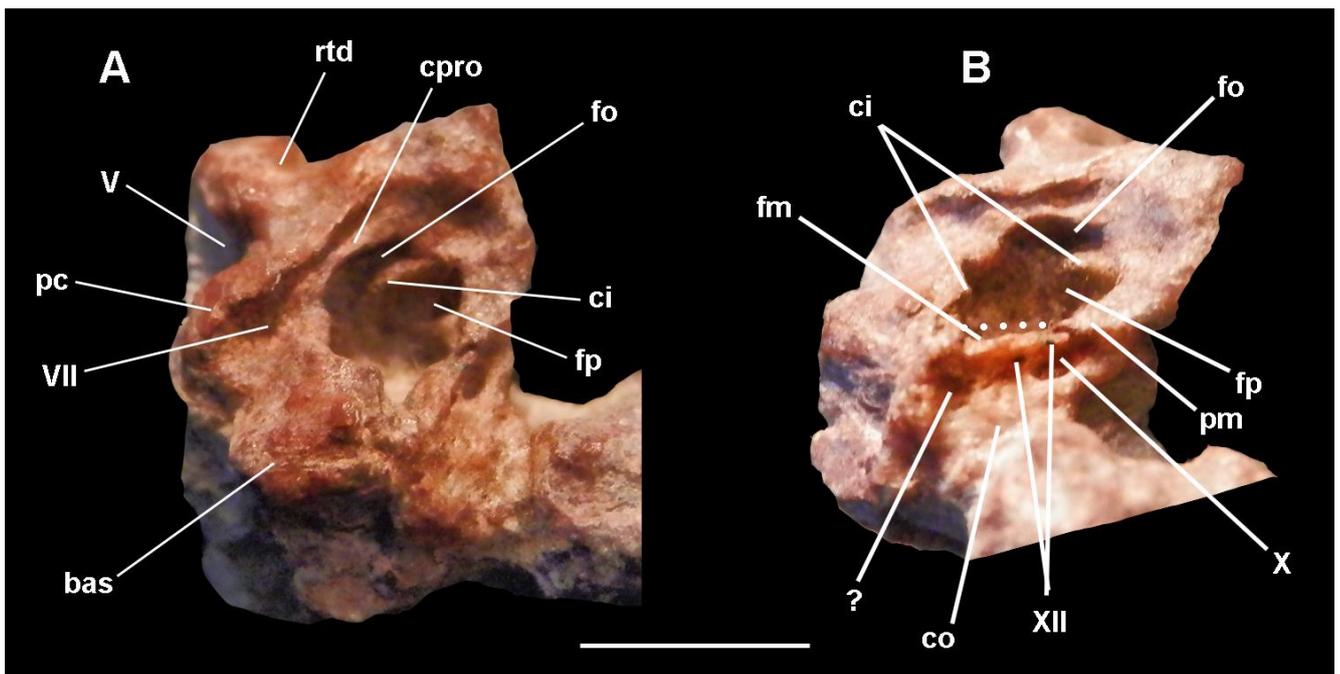


Figura 18. Neurocráneo parcial de “*Marasuchus lilloensis*” (PVL 3870) en vistas A, lateral izquierda; B, posterolateral izquierda. Referencias: bas, basiesfenoides; ci, cresta interfenestral; co, cóndilo occipital; cpro, cresta proótica; fm,

fenestra metótica; fo, fenestra oval; fp, fenestra pseudorotunda; pc, proceso clinoideo; pm, pilar metótico; rtd, receso timpánico dorsal; ?, fosa indeterminada; V, X, XII, entradas de los nervios V, X, XII. Escala: 5 mm.

Se ha conservado la base incompleta de una cresta interfenestral estrecha y aguda, de orientación oblicua, desde el margen posterodorsal hacia el margen anteroventral del receso ótico. Esta importante cresta separa la fenestra oval propiamente dicha y de posición anterior, de una fenestra posterior, posiblemente homologable a la fenestra pseudorotunda (véase Chatterjee, 1995).

Posteriormente, el receso ótico se encuentra delimitado por una cresta, de la cual se han conservado únicamente las bases dorsal y ventral. Esta cresta, homologable a la cresta metótica, delimitaría una fenestra o fisura metótica transversalmente estrecha. Lamentablemente, la pobre preservación del ejemplar impide reconocer con precisión la morfología de la cresta y fenestra metóticas. Posteriormente a dicha cresta existen dos pequeños forámenes que representarían el pasaje dividido del nervio hipogloso (XII). Ubicado posteromedialmente a dicho foramen existe un foramen de mayor tamaño, notablemente amplio, que delimita dorsalmente el cuello del cóndilo occipital. Dicho foramen ha sido interpretado por Sereno y Arcucci (1994) como una de las salidas del nervio XII. Sin embargo, como fuera indicado más arriba, ambas salidas del nervio XII se encuentran representadas en PVL 3870 en adición a este foramen, por lo cual es poco probable determinarlo como uno de los pasajes del nervio XII. Este mismo foramen ha sido interpretado con anterioridad por Bonaparte (1975) como el pasaje del nervio vago (X), el cual tendría una salida por fuera de la fenestra oval y la fenestra metótica.

Dorsalmente al receso ótico existe una amplia concavidad con márgenes bien definidos que se corresponde en posición con el receso timpánico dorsal (Witmer, 1997).

La base del cuello del cóndilo está excavada lateralmente por una fosa ciega de contorno subcircular (Figuras 18, 19). Esta fosa no se ha registrado en otros dinosauriformes basales y posiblemente constituya una autapomorfía de *Lagosuchus talampayensis*.

El ejemplar PVL 3872 se encuentra más completo que el espécimen PVL 3870, sin embargo, tal como fuera indicado por Bonaparte (1975), ha sufrido una importante deformación dorsolateral, lo cual impide reconocer con claridad numerosos rasgos anatómicos.

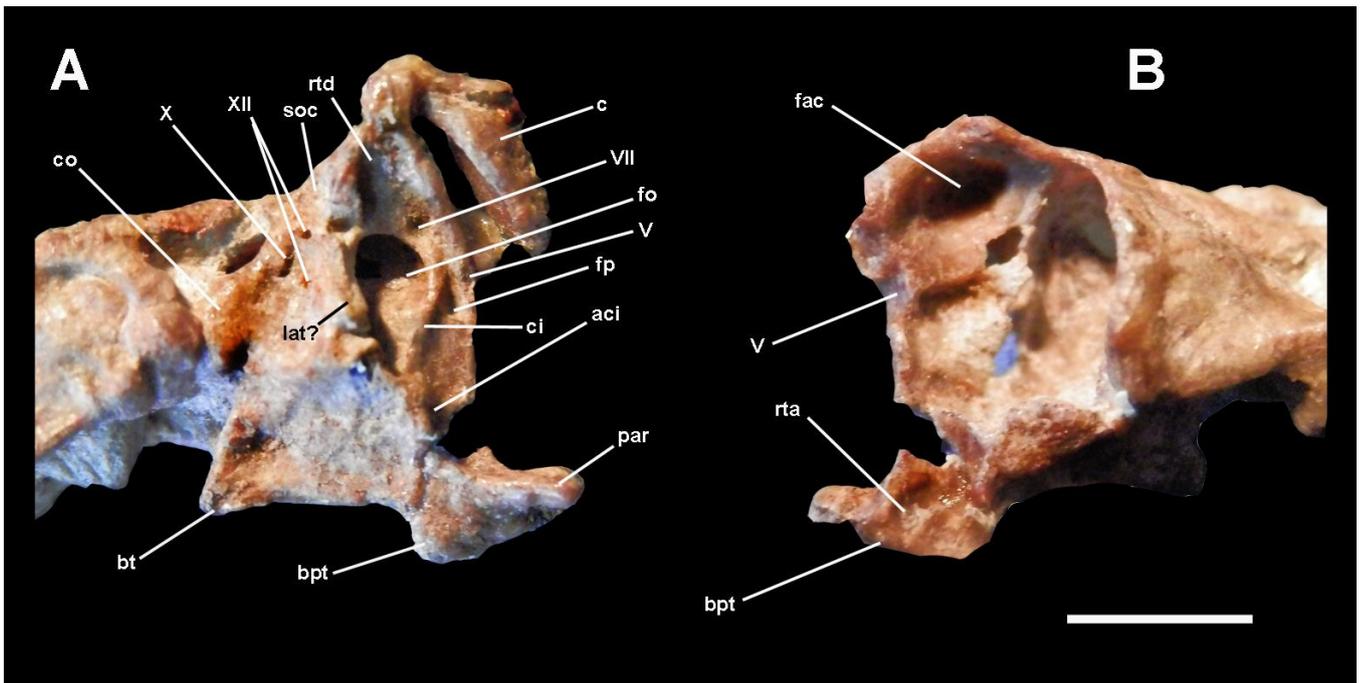


Figura 19. Neurocráneo parcial de “*Marasuchus lilloensis*” (PVL 3872) en vistas A, lateral derecha; B, lateral izquierda. Referencias: aci, salida de la arteria carótida interna; bpt, proceso basipterigoideo; bt, tuberosidades basales; c, cuadrado; ci, cresta interfenestral; co, cóndilo occipital; fac, fosa auricular cerebelar; fo, fenestra

oval; fp, fenestra pseudorotunda; lat?, laterosfenoides?; par, parasfenoides; rta, receso timpánico anterior; rtd, receso timpánico dorsal; soc, supraoccipital; V, VII, X, XII, entrada de los nervios V, VII, X y XII. Escala: 5 mm.

Se han preservado la porción más proximal del cuadrado y la parte del escamoso con la cual se contacta (que fueron reportados como perdidos por Sereno y Arcucci, 1994; Figura 19). Ambos elementos se encuentran notablemente deformados. En vista lateral derecha está expuesta gran parte del neurocráneo por detrás de la apertura del nervio V. Esta se encuentra representada por una concavidad relativamente amplia localizada en el margen posterior de la porción conservada del neurocráneo. Por debajo y algo posteriormente existe un amplio foramen de contorno subcircular que representa la entrada de la arteria carótida interna. El receso ótico está fuertemente deformado. La cresta interfenestral se ha preservado; es delgada y aguda y de orientación oblicua, y se dirige desde el margen posterodorsal del receso ótico hacia el margen anteroventral. Esta cresta separa la fenestra oval, de ubicación anterior de una fenestra adicional interpretada aquí como la fenestra pseudorotunda. Langer et al. (2013) interpretaron que las cavidades aquí interpretadas como fenestras oval y pseudorotunda, corresponderían a las fenestras metótica y oval, respectivamente.

Sin embargo, la propuesta de Langer et al. (2013) no coincide con las estructuras reconocidas en otros arcosaurios. La fenestra oval se separa de la supuesta fenestra metótica por una delgada cresta que se corresponde exactamente a la cresta interfenestral presente en PVL 3870, la cual se ubica enteramente dentro del receso ótico. Esto resulta en que la determinación más probable sea que el receso ótico posea dos concavidades (fenestra oval y pseudorotunda) separadas por una cresta interfenestral, tal como ocurre en otros dinosaurios

(Chatterjee, 1995). Por sobre esta fenestra existe una fosa ciega de contorno subtriangular, que representa un amplio receso timpánico dorsal (Witmer, 1997).

El receso timpánico dorsal se encuentra delimitado posteriormente por una barra ósea que posiblemente representa el contacto con el laterosfenoides. Lamentablemente, gran parte de la pared lateral del neurocráneo no se ha preservado, lo que impide reconocer la existencia de cresta o fenestra metótica. Por detrás de esta barra, existen dos pequeños forámenes ubicados al mismo nivel, que representan el doble pasaje del nervio XII. Posteriormente a ambas aberturas existe un foramen de mayor tamaño y contorno ovoidal que podría representar la salida del nervio X, tal como ocurre en el ejemplar PVL 3870, y como fuera interpretado originalmente por Bonaparte (1975). Por otro lado, Sereno y Arcucci (1994) describieron a este foramen como la salida del nervio XII.

En vista lateral izquierda no se ha preservado la mayor parte de la pared del neurocráneo, lo que permite reconocer algunas estructuras craneanas internas. Por delante de la salida del nervio V y hacia el margen dorsal existe una amplia y profunda concavidad de contorno ovoidal que representa la fosa auricular cerebelar. Hacia el margen ventral preservado existe una región pobremente conservada en la esquina anterior, en el sector que en parte corresponde a los procesos basipterigoideos. Esta región se encuentra compuesta por delgadas láminas óseas que separan espacios amplios y que, sobre la base de posición y morfología, se corresponderían con el receso timpánico rostral, tal como ocurre en *Panphagia* (Martínez et al., 2013).

Comentarios sobre la morfología del neurocráneo *Lagosuchus talampayensis*

Los caracteres del neurocráneo de *Lagosuchus* merecen comentarios más detallados debido a que se trata de uno de los elementos más informativos de los ejemplares

disponibles (Figura 20). Esta porción del cráneo es aún pobremente conocida en dinosauriformes y dinosaurios basales y por lo tanto, la descripción provista más arriba brinda datos de importancia en lo que respecta a la morfología y presencia de diversas estructuras en dinosauriformes basales.

Lagosuchus difiere de dinosaurios basales en la apertura del nervio vago (X). Este nervio sale del neurocráneo lateralmente a través del foramen yugular en la mayor parte de los reptiles, incluyendo arcosauromorfos basales y pseudosuquios (Gower & Weber 1998). En saurisquios basales, como el sauropodomorfo *Plateosaurus* (GPIT Skelett 1; Rauhut 2003), un pequeño foramen para el nervio vago se encuentra algo desplazado posteriormente del foramen yugular, pero aún se abre lateralmente en el basicráneo. En terópodos basales como *Syntarsus* (Raath 1985) y Abelisauridae (Rauhut 2004) no existe un pasaje separado para el nervio vago, asemejándose en este aspecto a los arcosaurios basales. En la mayor parte de los Theropoda Tetanurae, incluyendo formas basales como *Baryonyx* y *Piatnitzkysaurus* y taxones más derivados como las aves, el pasaje para el nervio vago se encuentra ampliamente separado del foramen yugular (formando una fenestra pseudorotunda) y se abre en la cara posterior del neurocráneo (Currie & Zhao 1993; Currie 1995; Coria & Currie 2002; Rauhut 2004). Esto resulta en el desarrollo de un proceso metótico que entuba al nervio vago (Chatterjee 1997) el cual emerge hacia atrás lateralmente al foramen para el hipoglosso (XII). Esta condición fue interpretada como sinapomórfica para Tetanurae por Rauhut (2004).

La cresta interfenestral internalizada y la salida separada del nervio glossofaríngeo (IX) son otros dos caracteres homoplásticos de *Lagosuchus* que son observados en terópodos maniraptores y aves modernas, respectivamente.

Una morfología semejante de la cresta interfenestral está presente en terópodos como Oviraptorosauria, Dromaeosauridae y Troodontidae (Currie 1985; Makovicky et al. 2003; Norell et al. 2004; Balanoff et al. 2009). Por el contrario, en otros dinosaurios, la cresta interfenestra se encuentra al mismo nivel, o incluso proyectada más lateralmente que los márgenes del receso ótico. En este aspecto, *Lagosuchus* se asemeja a los maniraptores anteriormente mencionados en poseer una cavidad del oído medio muy bien definida y delimitada, lo que posiblemente represente una mejora en el sentido auditivo, por sobre otros taxones (Currie 1985).

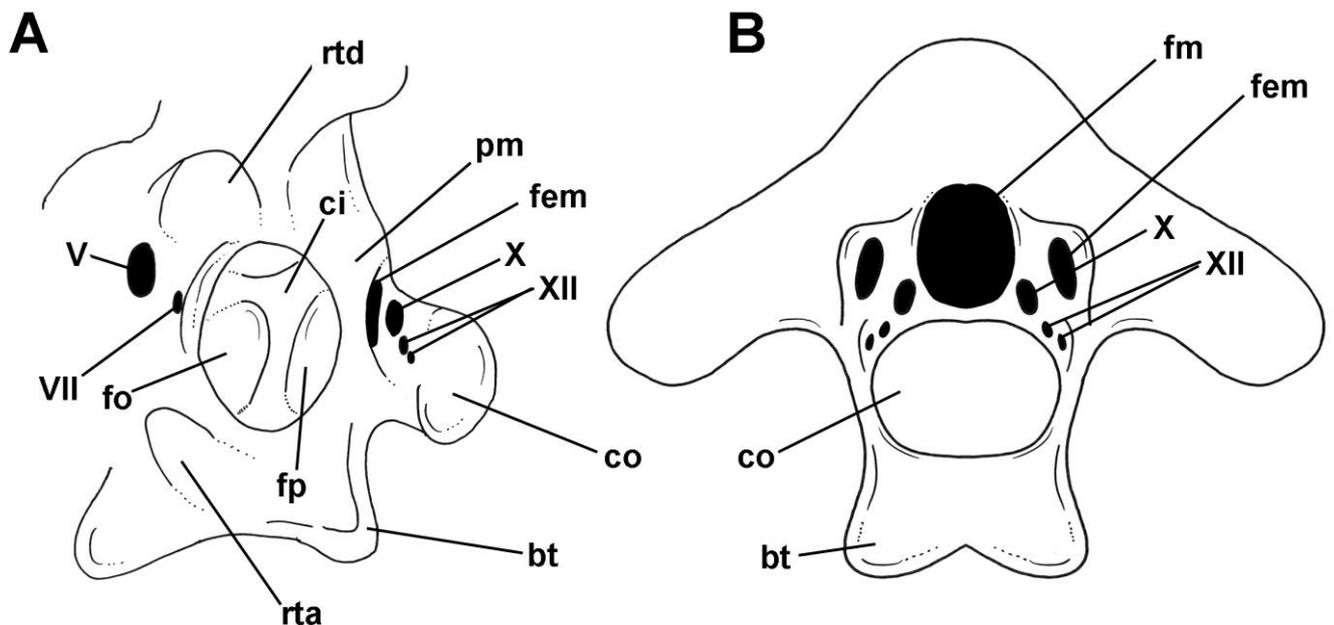


Figura 20. Reconstrucción del neurocráneo de *Lagosuchus talampayensis* basada en los ejemplares PVL 3870 y PVL 3872 en vistas A, lateral izquierda y B, posterior. Referencias: bt, tuberosidades basales; ci, cresta interfenestral; co, cóndilo occipital; fem, fenestra metótica; fm, foramen magno; fp, fenestra pseudorotunda; fo, fenestra oval; pm, pilar metótico; rta, receso timpánico anterior; rtd, receso timpánico dorsal; V, VII, X, XII, entrada de los nervios V, VII, X, XII.

La situación de la salida separada del nervio glossofaríngeo (IX) en *Lagosuchus* es particular. Este nervio generalmente sale del basicráneo junto con el nervio vago (X) (Romer 1956); de hecho, en terópodos tetanuros, el nervio glossofaríngeo sale del forámen metótico, como en *Troodon*, *Dromaeosaurus* y *Archaeopteryx* (Currie & Zhao 1993; Currie 1995; Walker 1985). La condición aquí descrita para *Lagosuchus* es también observada en algunas aves modernas y Pseudosuchia (Walker 1985).

En *Lagosuchus*, los divertículos neumáticos, que en aves vivientes neumatizan los elementos óseos que rodean la cavidad timpánica conformando una especie de anillo (Witmer, 1990), se encuentran bien desarrollados. La expansión de las cavidades perióticas mediales a la membrana timpánica posiblemente hayan producido el efecto de un cojín de amortiguación de aire para una mejor detección de sonidos de baja frecuencia (Whetstone y Martin, 1979). A pesar de que en arcosauriformes basales como *Euparkeria* no existe indicación de divertículos perióticos (Ewer, 1965), algunos crocódilomorfos basales muestran dichas estructuras (Wu y Chatterjee, 1993). En *Lagosuchus* el receso timpánico rostral representa la correlación con el divertículo timpánico anterior en aves y en terópodos no avianos (Witmer, 1997). En terópodos, el receso timpánico rostral se encuentra mayormente situado en el basiesfenoides, pero también invade parte de la superficie lateral del proótico (Rauhut, 2004), una condición más desarrollada aún en los terópodos coelurosaurios (Chatterjee, 1997). La presencia de este receso fue considerada como una posible sinapomorfía de Neotheropoda por Rauhut (2004), debido a su presencia en taxones basales (e.g., *Syntarsus*, *Dilophosaurus*, y *Ceratosaurus*; Raath, 1985; Welles, 1984; Madsen y Welles, 2000) y derivados (Currie y Zhao, 1994; Witmer, 1997; Makovicky y Norell, 1998; Rauhut 2004; Brusatte et al., 2009; Witmer y Ridgely, 2009).

Su presencia de dichos divertículos en *Lagosuchus* indica una historia compleja para esta estructura auditiva. De hecho, la presencia de un receso neumático rostral poco profundo en *Panphagia*, *Tawa* y *Silesaurus* (Nesbitt et al. 2009; Martínez et al., 2013; Langer et al., 2013), sugiere una amplia distribución de esta característica dentro de Ornithodira.

Conclusiones

La presente revisión de los materiales conocidos para *Lagosuchus* permite reconsiderar una serie de caracteres anatómicos de importancia. En primer lugar, *Lagosuchus* poseía un maxilar desprovisto de placas dentarias o alvéolos bien definidos. La base engrosada de los dientes sugiere que *Lagosuchus* habría poseído una dentición de implantación anquilotecodonte semejante a la de *Agnosphyts*, *Lewisuchus* y Silesauridae. Debido a la amplia distribución de dientes de tipo anquilotecondonte en sucesivos grupos hermano de dinosauria, es posible especular que la condición tecodonte típica de Dinosauria pueda ser considerada probablemente como una característica derivada de este clado.

En lo que respecta a los caracteres del neurocráneo, el análisis de *Lagosuchus* indica que caracteres previamente interpretados como diagnósticos de diferentes agrupaciones dentro de Dinosauria, e incluso dentro de Theropoda, presentarían una distribución mucho más amplia y compleja que lo supuesto con anterioridad.

CAPÍTULO 8

REDESCRIPCIÓN DE *LEWISUCHUS ADMIXTUS*

Introducción

Lewisuchus admixtus fue descrito por Romer (1972) sobre la base de un esqueleto incompleto, que constituyó el único ejemplar referido a esta especie hasta el año 1997 (Bonaparte, 1997). Originalmente, Romer (1972) propuso a este taxón como un posible ancestro de Coelurosauria (=Coelophysoidea, Theropoda auct; Gauthier, 1986), mientras que autores posteriores lo consideraron como un Sphenosuchia de posición incierta (Bonaparte, 1982; Barberena y Mattar, 1987).

Posteriormente, Arcucci (1997, 1998, 2005) fue la primer autora en proponer que *Lewisuchus* podría ser un Dinosauriformes basal, y sugirió la potencial sinonimia de *Lewisuchus* con *Pseudolagosuchus*, un criterio que luego fue aceptado por otros autores (e.g., Hutchinson, 2001; Langer y Benton, 2006; Nesbitt et al., 2010; Nesbitt, 2011; Ezcurra y Martínez, 2016). Más recientemente, Bittencourt et al. (2014) describieron detalladamente el material holotipo de *Lewisuchus admixtus* y fundamentaron su posición como un Dinosauriformes basal.

Recientemente, Novas et al. (2015) descubrieron un nuevo ejemplar de *Lewisuchus* conformado por un esqueleto parcial. Este hallazgo permitió consolidar la interpretación de que *Lewisuchus* es un género válido de dinosauriformes basales y que *Pseudolagosuchus* constituye un sinónimo de dicho taxón, de acuerdo con lo propuesto originalmente por Arcucci (1997).

***Lewisuchus admixtus* Romer, 1972**

Diagnosis. Bittencourt et al. (2014) reconocieron una serie de caracteres que podrían ser considerados como autapomorfias de *Lewisuchus*. El presente restudio de *Lagosuchus*, junto con el hallazgo del nuevo ejemplar de *Lewisuchus* que seguidamente se describe, permiten modificar la diagnosis elaborada por Bittencourt et al. (2014).

Lewisuchus puede diagnosticarse sobre la base de las siguientes autapomorfias: 1) presencia de una cresta rugosa extendida anteroposteriormente a lo largo de la cara lateral de la espina neural del axis (Bittencourt et al., 2014); 2) presencia de una cresta baja y rugosa de orientación subhorizontal en la cara lateral del postorbital (conocido tanto para el holotipo como para el nuevo ejemplar); 3) escamoso con porción anterior transversalmente ancha y proceso posterior reducido; 4) cuerpo del pterigoides fuertemente flexionado en su porción media (conocido tanto para el holotipo como para el nuevo ejemplar); 5) fémur con cóndilos fibular y lateral se disponen en un ángulo recto entre si; y 6) superficie anterior del proceso ascendente del astrágalo separada del resto del astrágalo por un surco sigmoideo.

Material referido. PULR V-111, esqueleto semiarticulado compuesto por los siguientes elementos: postorbital izquierdo completo, escamoso y cuadrado izquierdos incompletos, vértebras c7-d5, d13-19, costillas dorsales, ilion, pubis e isquion izquierdos, miembro posterior izquierdo incompleto compuesto por fémur, tibia, astrágalo y calcáneo (Figura 21; Apéndice 8). Este ejemplar ha sido presentado de manera preliminar por Novas et al. (2014).

Comentarios: Este ejemplar es referido a *L. admixtus* debido a su correspondencia en caracteres y tamaño absoluto. Posee vértebras dorsales con su margen dorsal levemente expandido conformando una tabla espinal (Arcucci, 1998) y las vértebras cervicales poseen su cara ventral totalmente lisa, sin quilla, cresta ni surco, a diferencia de muchos otros dinosauriformes (Bittencourt et al., 2014). Adicionalmente presenta dos caracteres que podrían ser interpretados como autapomorfias de *Lewisuchus* y que son compartidos con el ejemplar holotipo: postorbital con una cresta baja y rugosa de orientación subhorizontal en su cara lateral y cuerpo del pterigoides fuertemente flexionado en su porción media.

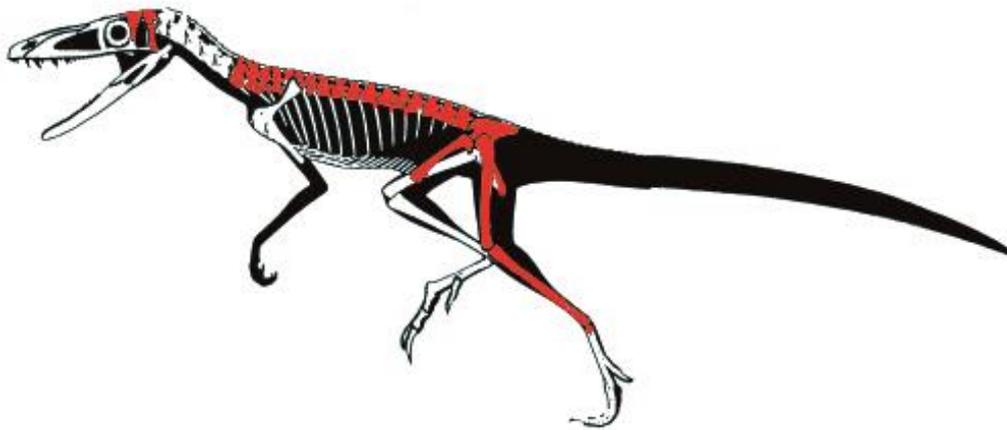


Figura 21. Reconstrucción esquelética de *Lewisuchus admixtus* (basado en Paul, 1988). En rojo se resaltan los elementos esqueléticos del nuevo ejemplar PULR-VIII.

Descripción del nuevo ejemplar PULR V-111

Material craneano. El nuevo ejemplar conserva del cráneo los huesos postorbital, escamoso, cuadrado y pterigoides incompletos del lado izquierdo.

Postorbital. Se ha preservado casi completo el postorbital izquierdo, con excepción de los extremos de los procesos frontal, escamosal y yugal, así como el margen más medial de la cresta medial que recorre el hueso (Figura 22).

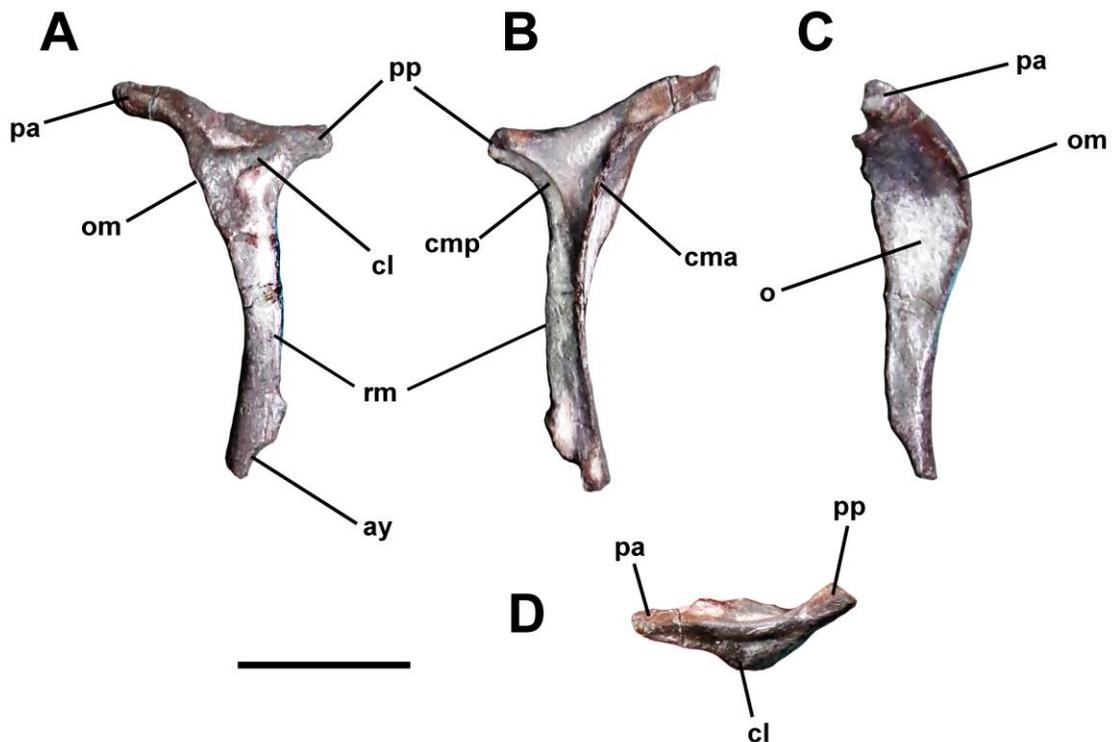


Figura 22. Postorbital izquierdo de *Lewisuchus admixtus* (PULR-V 111) en vistas A, lateral; B, medial; C, anterior; D, dorsal. Referencias: cl, cresta lateral; cma, cresta medial anterior; cmp, cresta medial posterior; o, superficie orbital; om, margen orbital; pa, proceso anterior; pp, proceso posterior. Escala: 1 cm.

Se trata de un hueso trirradiado que contacta anterior y medialmente con el frontal, posteriormente con el escamoso y distalmente con el yugal. Carece de una superficie medial definida para la articulación con el laterosfenoides.

Una lámina orbital en forma de media luna se desarrolla en la esquina orbitaria del postorbital. Esta lámina se encuentra delimitada dorsal y ventralmente por márgenes anteriores suavemente cóncavos. El margen orbitario se presenta levemente engrosado y con ornamentación superficial rugosa, subparalela al margen orbitario. Esta lámina orbital es medialmente cóncava y se orienta levemente en sentido lateral, cerrando parcialmente la cavidad orbitaria, lo que se aprecia especialmente cuando se observa en vista anterior. El proceso frontal es notablemente largo, representa más del 50% de la longitud del proceso ventral para el yugal. Se encuentra orientado fuertemente en sentido anterodorsal. Su extremo anterior es dorsalmente cóncavo y culmina en un extremo orientado dorsalmente. Posterior a dicho proceso el margen dorsal es suavemente convexo y luego vuelve a tornarse cóncavo, especialmente a nivel de las fosas supratemporales. Esta peculiar conformación resulta en un proceso de contorno suavemente sigmoideo. El margen orbitario del proceso se conforma por un suave reborde óseo delimitado dorsolateralmente con una concavidad longitudinal poco profunda. El proceso anterior es de sección subtriangular con los márgenes medial y lateral rectos y ventral suavemente cóncavo.

El proceso posterior es relativamente agudo y corto, representa menos del 50% de la longitud del proceso anterior. Carece de ornamentación en su cara lateral y dorsalmente presenta una leve cresta que separa las caras lateral y dorsal del hueso. En sección es de contorno subtriangular, con las caras lateral y medial rectas y la cara ventral cóncava. La

superficie ventral se separa de la lateral por una cresta aguda y poco desarrollada que recorre la cara ventral en toda su longitud.

En vista lateral la superficie del proceso posterior es suavemente convexa y totalmente lisa. Se continúa anteriormente a modo de una cresta ancha y baja hasta alcanzar el margen orbital del postorbital. Esta cresta se delimita tanto dorsal como ventralmente por concavidades profundas, pero poco definidas. La presencia de esta cresta ha sido corroborada también en el ejemplar holotipo de *Lewisuchus* (PULR 01) y debido a que está ausente en otros dinosauriformes, puede ser considerada como una autapomorfía de este taxón.

El proceso ventral es el de mayor tamaño. Es levemente sigmoideo, con el margen orbital convexo en su mitad dorsal y cóncavo distalmente, mientras que el margen posterior es fuertemente cóncavo en su sector dorsal y suavemente convexo en el resto de su extensión. La superficie lateral del proceso es recta, suavemente cóncava hacia el extremo distal.

La articulación con el yugal está incompletamente preservada. Sin embargo, se observa en su margen posterior parte de una lámina que representaría la superficie de apoyo para el yugal. Esta lámina sugiere que el extremo distal del yugal se encontraba bien expandido anteroposteriormente. En sección la porción media del proceso ventral es subtriangular y fuertemente comprimida anteroposteriormente, con todos los márgenes prácticamente rectos.

En vista medial el postorbital exhibe dos crestas principales rodeadas por depresiones bien marcadas. Una cresta principal, muy aguda que se desarrolla desde el extremo anterior del proceso frontal hasta el extremo distal, conformando un semicírculo que delimita posteriormente la cavidad orbitaria. No se observa la existencia de una superficie articular bien definida para el laterosfenoides.

Por otro lado, el proceso anterior presenta una cresta más baja que la anterior, levemente convexa, de contorno en forma de media luna que rodea la esquina anterior de la fenestra infratemporal. Distalmente esta cresta no alcanza a contactar a la cresta medial principal.

Comentarios sobre el postorbital. El postorbital es un hueso pobremente conocido en Dinosauriformes basales, e incluso en dinosaurios basales. Vale la pena remarcar que en el caso de *Lewisuchus* sobresalen una serie de rasgos, como ser el margen orbital laminar que rodea posteriormente la órbita, el proceso anterior orientado dorsalmente y el proceso posterior corto y agudo. Esta combinación de caracteres es muy semejante a la descrita en el Dinosauria basal *Eoraptor* y en el Silesauridae *Sacisaurus* y no se ha registrado en otros arcosaurios basales. Sobre esta base, es posible que estos caracteres sean diagnósticos de clados inclusivos como Dinosauriformes u Ornithodira. Lamentablemente, la falta de conocimiento de postorbitales en otros Dinosauriformes basales impide un análisis detallado de la distribución filogenética de estos caracteres.

A primera vista el postorbital del nuevo ejemplar aquí descrito, cuando es comparado con el holotipo de *Lewisuchus* (PULR 01), presenta una serie de diferencias importantes. Sin embargo, un análisis detallado de PULR 01 permitió observar que el postorbital de este último se encuentra pobremente preservado y carece de la mayor parte del proceso anterior. En el resto de los caracteres ambos ejemplares coinciden en todos los detalles disponibles.

Escamoso. Se dispone de un escamoso parcial preservado, con los márgenes anterior y medial incompletos (Figura 23). En vista dorsal el escamoso se expande de manera gradual anteriormente, resultando en un elemento transversalmente ancho. Presenta los márgenes lateral y medial notablemente cóncavos.

Posteriormente el escamoso es transversalmente estrecho y exhibe una muesca para la articulación con el extremo proximal del cuadrado. Esta muesca delimita lateralmente un pequeño proceso de contorno subtriangular que forma parte de la articulación con el cuadrado.

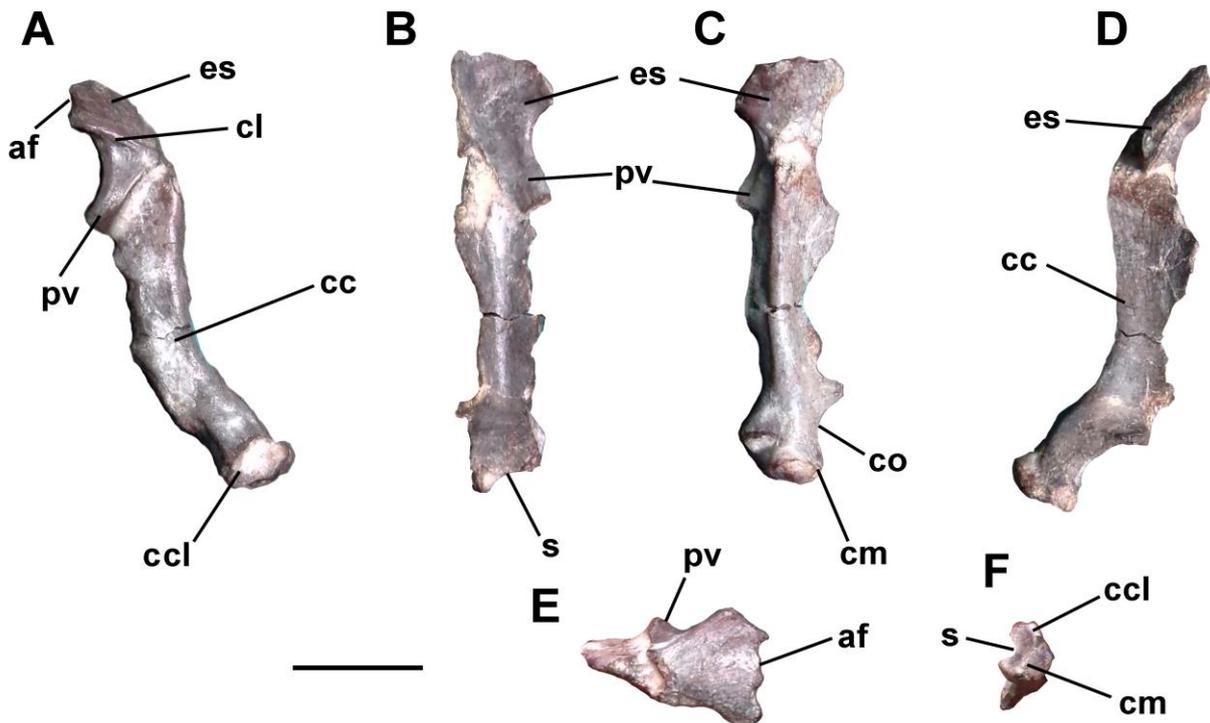


Figura 23. Escamoso y cuadrado izquierdos de *Lewisuchus admixtus* (PULR-V 111) en vistas A, lateral; B, anterior; C, posterior; D, medial; E, dorsal; F, extremo distal del cuadrado. Referencias: af, articulación para el frontal; cc, cuerpo del cuadrado; ccl, cóndilo lateral distal; cl, cresta lateral; cm, cóndilo medial distal; co, concavidad por sobre los cóndilos distales; es, escamoso; pv, proceso ventral del escamoso; s, surco intercondilar anterior. Escala: 1 cm.

La superficie dorsal del escamoso es suavemente convexa y se separa de la cara lateral del hueso mediante una cresta longitudinal suave. Esta cresta longitudinal constituye el margen dorsal de la cara lateral del hueso, la que es suavemente cóncava. La superficie lateral se encuentra compuesta en gran parte por el proceso ventral del escamoso, el cual se encuentra incompleto distalmente. Este proceso se presenta muy desarrollado y está cubierto medialmente en gran parte por el hueso cuadrado.

En vista interna, el escamoso es de contorno subtriangular, con el margen lateral fuertemente cóncavo. La cara interna del elemento es cóncava, especialmente en su región central, donde existe una débil cresta transversal.

Comentarios sobre el escamoso. La morfología del escamoso en *Lewisuchus* es muy particular y este elemento difiere en gran medida del conocido en otros taxones. Los rasgos más particulares consisten en el gran ancho transversal de la porción anterior del elemento y en la notable reducción del proceso posterior. Ambos caracteres no se conocen en otros Dinosauriformes basales y podrían resultar apomórficos de *Lewisuchus*. Vale la pena remarcar que el escamoso de *Eoraptor* coincide con el de *Lewisuchus* en ser anteriormente ancho en sentido transversal.

Cuadrado. Se ha conservado un cuadrado izquierdo con los márgenes medial y lateral fuertemente dañados (Figura 23). Se trata de un elemento elongado y sublaminar, con un vástago con sección en forma de cresta redondeada de la cual se desprenden dos amplias láminas. Una lámina se dirige anteriormente y es prácticamente recta, mientras que la otra lámina es suavemente cóncava y se orienta anteromedialmente.

En vista lateral, a lo largo de gran parte de su extensión, exhibe su margen posterior profundamente cóncavo, lo que conjuntamente con la articulación proximal oblicua con el escamoso, resulta en un cuadrado fuertemente dirigido posteriormente.

La articulación con el escamoso es recta, y oblicua.

En vista posterior el vástago del cuadrado es levemente sigmoideo. En vista anterior es cóncavo longitudinalmente y presenta una pronunciada inflexión posterior cercana al nivel proximal de los cóndilos distales.

El extremo distal es notablemente complejo y exhibe una serie de caracteres únicos. En vista lateral, se diferencia del resto del hueso por presentar el margen anterior notablemente cóncavo. La superficie para la articulación con el cuadradoyugal es profunda y bien definida, delimitada proximalmente por una cresta ósea bien desarrollada.

En vista medial, el margen anterior del extremo distal es también cóncavo y se encuentra delimitado proximalmente por un proceso pobremente desarrollado y dirigido en sentido medial.

La superficie articular distal está compuesta por dos cóndilos articulares. El cóndilo medial, de contorno arriñonado es anteriormente cóncavo y posterior y distalmente convexo. Presenta una proyección leve en forma de cresta dirigida anteriormente. Hacia el margen posterolateral se encuentra el cóndilo lateral, el cual no se separa medialmente del cóndilo medial. Es anteroposteriormente comprimido y de disposición oblicua, se orienta anteromedial a posterolateralmente. Los márgenes anterior y posterior son levemente cóncavos.

Comentarios sobre el cuadrado. Uno de los rasgos más llamativos del cuadrado posiblemente sea su notable inclinación posterior, en especial hacia el extremo distal. Esto,

junto a la posición y morfología de su articulación con el cuadradoyugal, sugieren que esta región del cráneo era relativamente baja. Esta condición es corroborada por el ejemplar holotipo (PULR 01), tal como fuera notado por Bittencourt y colaboradores (2014) y como fuera reconstruido por Paul (1987).

Pterigoides. Se ha preservado un pterigoides izquierdo muy incompleto, sin la rama ectopterigoidea ni la rama del cuadrado, mientras que las ramas vomeropalatina y basiesfenoidea se encuentra incompletas, representadas solo por su base (Figura 24). Se trata de un elemento complejo y de difícil interpretación por su pobre preservación.

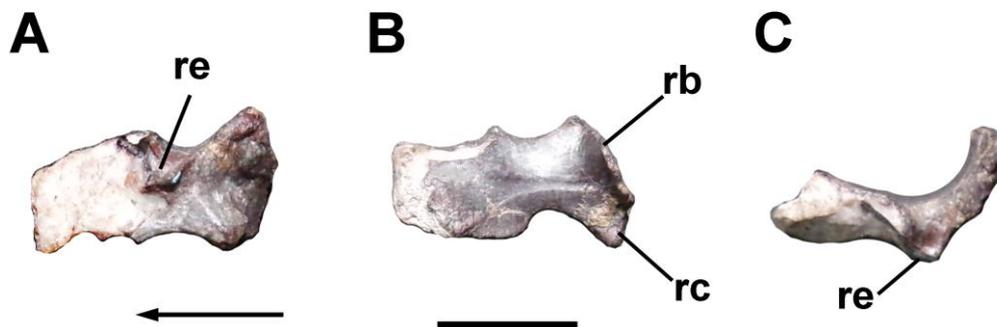


Figura 24. *Pterigoides* izquierdo incompleto de *Lewisuchus admixtus* (PULR-V 111) en vistas A, ventral; B, dorsal; C, lateral izquierda. La flecha indica hacia donde se encuentra la cabeza del animal. Referencias: rb, rama basiesfenoidea; re, rama ectopterigoidea; rc, rama para el cuadrado. Escala: 1 cm.

El cuerpo del hueso se encuentra fuertemente constreñido en la sección media, donde presenta los márgenes medial y lateral cóncavos, especialmente el lateral. En vista lateral exhibe una gran angulación, con la porción anterior del hueso ubicada a casi 90° de la porción posterior, un rasgo que comparte con el holotipo (PULR 01) y que no se observa en otros dinosauriformes o dinosaurios basales.

Al nivel de esta constricción transversal existe un proceso dirigido ventralmente que representa la base de la rama ectopterigoidea.

La cara dorsal del elemento es homogéneamente cóncava, con la única excepción de una suave cresta de orientación oblicua que comienza en el margen anterolateral. En vista ventral existe una rama basiesfenoidea corta y robusta que se orienta posteromedialmente para contactar los proceso basipterigoideos del basiesfenoides. La rama del cuadrado es más delgada y menos conspicua que la rama basiesfenoidea, y está representada únicamente por la porción más basal. Ambas están separadas por una amplia superficie levemente cóncava en sentido transversal.

La porción anterior del elemento está pobremente preservada, y solo llega a reconocerse que sería de gran extensión anteroposterior.

Vértebras cervicales. Se reconocen las tres últimas vértebras cervicales, que comparadas con las homólogas de "*Marasuchus*", corresponderían a las cervicales 7a 9. Se distinguen de las vértebras dorsales por poseer el centro vertebral notablemente elongado y grácil, las fosas prezigapofiseal-centrodiapofisial, postzigapofisial-centrodiapofisial, y centrodiapofisial más profundas y bien delimitadas, con las láminas prezigodiapofisial, parapodiapofisial, y diapopostzigapofisial agudas y bien definidas. En vista lateral, los centros vertebrales presentan una fosa lateral más profunda y mejor definida que en las

vértebras dorsales (Figura 25). Los centros vertebrales en su margen ventral son prácticamente rectos, mientras que en las dorsales son marcadamente cóncavos, con los márgenes anterior y posterior más engrosados y prominentes.

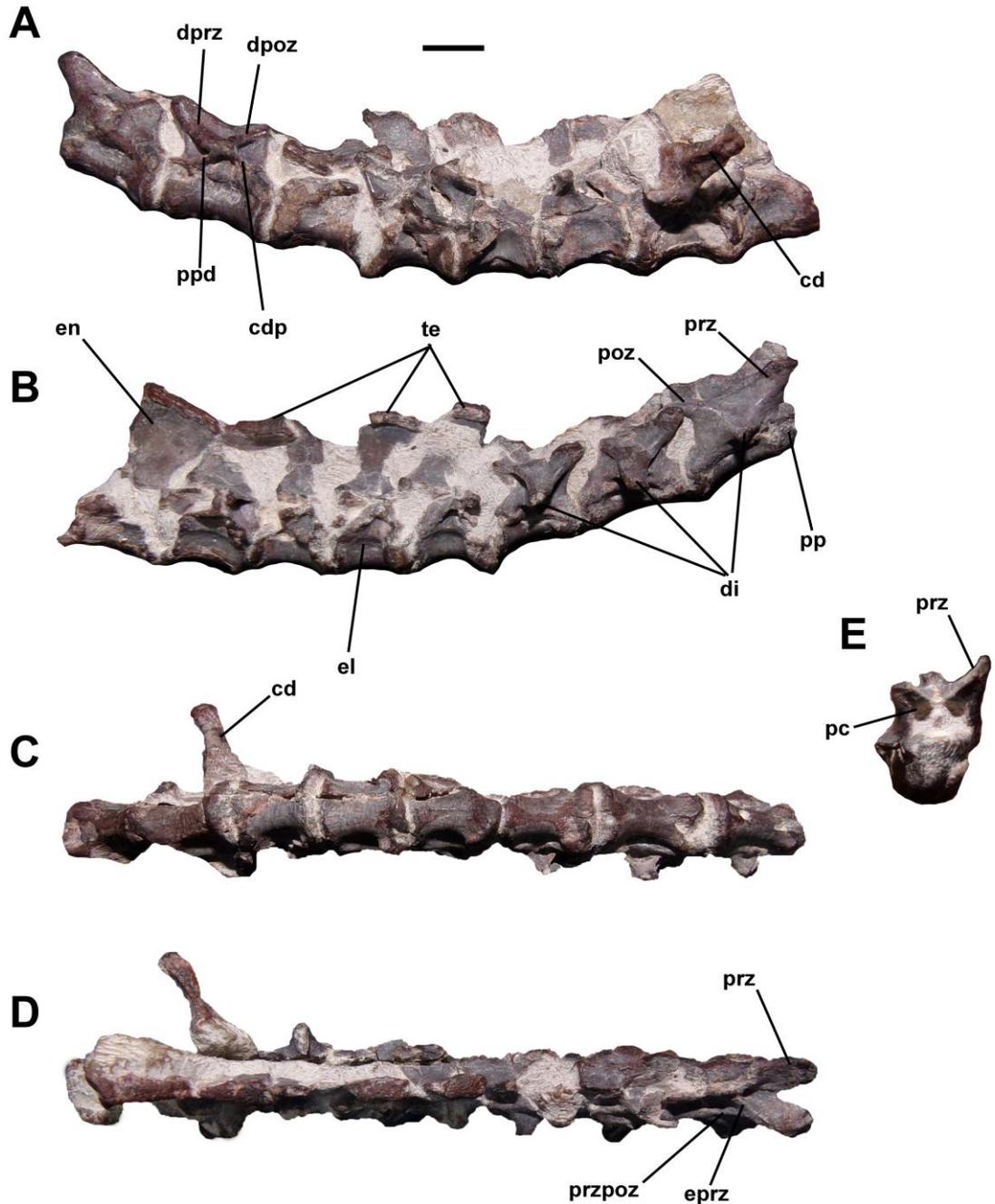


Figura 25. Vértebras cervicales 7-9 y dorsales 1-5 de *Lewisuchus admixtus* (PULR-V 111) en vistas A, lateral derecha; B, lateral izquierda; C, ventral; D, dorsal;

E, vértebra cervical 7 en vista anterior. Referencias: cd, costilla dorsal; cdp, lámina centrodiapofiseal; di, diapófisis; dprz, lámina diapoprezigapofiseal; dpoz, lámina diapopostzigapofiseal; el, excavación lateral; en, espina neural; eprz, espinoprezigapofiseal; te, tabla espinal; pc, fosa centroprezigapofiseal; poz, postzigapófisis; pp, parapófisis; ppd, lámina parapodiapofiseal; prz, prezigapófisis; przpoz, lámina prezigopostzigapofiseal. Escala: 1 cm.

Lás vértebras cervicales y dorsales se encuentran levemente deformadas por compresión transversal. Las espinas neurales están pobremente preservadas. Los centros vertebrales no están fusionados con los arcos neurales en ninguno de los elementos, lo que sugiere que se trata de un ejemplar que no habría alcanzado la madurez esquelética.

Cervical 7. Se trata de una vértebra notablemente elongada y grácil. El alto de la cara posterior del centro vertebral entra unas tres veces en la longitud total del centro. El centro vertebral se encuentra deformado, especialmente en su porción anterior y en consecuencia no es posible describir la cara articular anterior. La superficie ventral del centro es levemente cóncava en vista lateral, pero carece de surcos o crestas ventrales longitudinales. En vista lateral el centro se encuentra excavado por una fosa de contorno elíptico relativamente amplia y bien definida, dorsalmente delimitada por la sutura persistente entre el centro y el arco neural.

El centro vertebral es levemente paralelográfico, con la cara articular anterior ubicada más dorsalmente que la posterior.

Las parapófisis no se encuentran bien preservadas, presentan un contorno subcircular y se ubican en pedicelos parapofisiales bien definidos. El canal neural está deformado pero posiblemente fuese amplio y de contorno subcircular.

La laminación del arco neural es compleja. Se reconocen láminas prezigopostzigapofisiales, postzigodiapofisiales, prezigodiapofisiales, diapoparapofisiales, espinoprezigapofisiales, centrodiapofisiales, centroprezigapofisiales y centropostzigapofisiales. Las láminas postzigodiapofisiales, prezigodiapofisiales, diapoparapofisiales, centrodiapofisiales, centroprezigapofisiales y centropostzigapofisiales no se encuentran bien definidas y están representadas por contrafuertes redondeados débilmente diferenciadas del resto de la vértebra. La lámina prezigopostzigapofisial se encuentra mejor definida y se desarrolla a modo de una cresta relativamente aguda. Las láminas espinoprezigapofisiales son robustas y bien definidas, delimitan dos caras a lo largo de las prezigapófisis: una cara lateral y otra medial. Asimismo delimitan dorsalmente la fosa prespinal. Las láminas centroprezigapofisiales son agudas y muy bien desarrolladas y conforman el margen anterior de las prezigapófisis.

Solo se ha preservado la base de las diapófisis, la cual es relativamente amplia anteroposteriormente y de sección subtriangular.

La espina neural está solo representada por su base. La misma indica que se trataba de una estructura laminar extendida anteroposteriormente en una distancia aproximada a la mitad de la longitud total del centro vertebral. La fosa prespinal es muy profunda, amplia y de contorno elipsoideo, y está delimitada ventralmente por una lámina transversal que une los extremos ventrales de las prezigapófisis. Aunque se encuentran parcialmente cubiertas por sedimento, se observa una profunda concavidad en la base de cada superficie articular de las prezigapófisis y a lo largo de los pedúnculos que las sostienen se observan cavidades, muy posiblemente homólogas de la fosa centroprezigapofiseal de Wilson et al. (2011).

Las fosas que rodean a la diapófisis se encuentran desarrolladas como depresiones superficiales apenas definidas, en el caso de las fosas prezigapofiseal-centrodiapofisial y la

postzigodiapofisial-centrodiapofisial. Por otro lado, aunque es relativamente pequeña, la fosa centrodiapofisial es profunda y delimitada por las láminas centrodiapofisial y diapoparapofisial.

Cervical 8. Este elemento es subigual en contorno y aspecto general a la vértebra precedente. La espina neural se encuentra representada solo por su base, y las postzigapófisis no se han preservado.

El centro vertebral es de contorno subrectangular, a diferencia de la vértebra cervical 7 las caras articulares se ubican prácticamente a la misma altura.

A diferencia de la octava vértebra cervical las láminas diapoprezigapofiseal, diapoparapofisial, centrodiapofisial, y diapopostzigapofisial se encuentran bien desarrolladas y agudas. La lámina diapopostzigapofisial es aguda y alcanza el margen anterior de la prezigapófisis, lo que conjuntamente con la lámina diapoparapofisial definen una fosa prezigapofisial-centrodiapofisial de contorno subtriangular y muy profunda. La fosa centrodiapofisial es más profunda y amplia. En el caso de la lámina diapopostzigapofisial, esta es más notoria que en la vértebra precedente y define una leve fosa postzigapofisial-centrodiapofisial. Las prezigapófisis son relativamente más cortas que en la vértebra anterior.

Las diapófisis se encuentran mejor preservadas que en el elemento anterior. La base es de sección subtriangular. Es anteroposteriormente amplia, y en vista dorsal resulta en un contorno subrectangular.

Cervical 9. Este elemento difiere de las cervicales descritas más arriba en sus proporciones notablemente más robustas y en su menor extensión anteroposterior. Su centro vertebral es corto, ocupa cerca de dos tercios de la longitud de las otras vértebras cervicales. El margen óseo que delimita la cara articular anterior del centro vertebral conforma un anillo

más prominente que en las restantes vértebras cervicales conocidas. Las caras articulares del centro vertebral se ubican a la misma altura.

La fosa prezigapofisial-centrodiapofisial es notablemente profunda y delimitada por láminas agudas y bien desarrolladas. A diferencia de otras vértebras cervicales las láminas centrodiapofisial y postzigodiapofisial se encuentra muy bien desarrolladas y delimitan una fosa postzigapofisial-centrodiapofisial profunda y orientada posterolateralmente.

Las prezigapófisis son más cortas y su superficie se orienta dorsalmente de manera más pronunciada.

Dorsal 1. La morfología general y proporciones de esta vértebra son semejantes a aquellas reconocidas en la vértebra cervical 9 (Figura 25). Se distingue principalmente por la diapófisis de contorno subrectangular, sin la base subtriangular presente en las cervicales. Las diapófisis son extensas, de mayor desarrollo que en las vértebras cervicales.

El centro vertebral es proporcionalmente más corto y alto, pobremente excavado lateralmente. Las prezigapófisis, postzigapófisis y otros detalles se encuentran mal preservados y no se pueden reconocer detalles de su anatomía.

La espina neural es notablemente alta y en su margen dorsal presenta una tabla espinal transversalmente expandida y engrosada, que le confiere a la espina un contorno de “T” cuando se la observa en vistas anterior o posterior. La tabla espinal exhibe una superficie rugosa, que contrasta con la superficie lisa del resto de la espina neural.

La espina neural es anteroposteriormente corta y se encuentra orientada anteriormente, a unos 30° con respecto de la línea vertical.

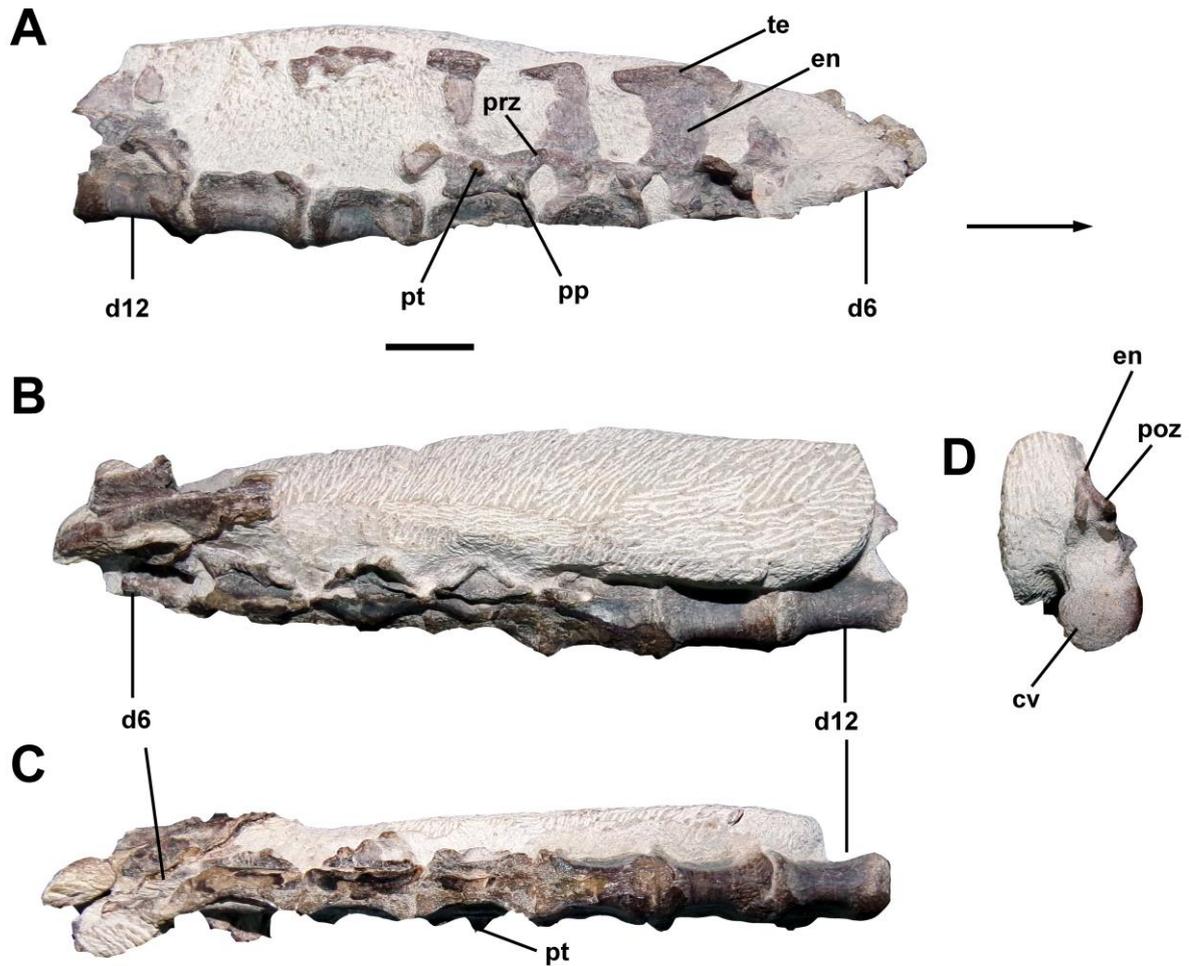


Figura 26. Vértebrales dorsales 6-12 de *Lewisuchus admixtus* (PULR-V 111) en vistas A, lateral derecha; B, lateral izquierda; C, ventral; y D, dorsal 12 en vista posterior. Referencias: cv, centro vertebral; d, vértebra dorsal; en, espina neural; poz, postizapófisis; pp, parapófisis; pt, diapófisis; prz, prezigapófisis; te, tabla espinal. Escala: 1 cm.

Dorsal 2. Se trata de un elemento muy semejante en aspecto a la primer dorsal. La mala preservación impide la descripción precisa de láminas, fosas y apófisis. Puede reconocerse que las prezigapófisis eran relativamente más cortas que en las vértebras

cervicales. El centro vertebral es levemente más corto anteroposteriormente que en la vértebra dorsal 1.

Las parapófisis se encuentran bien desarrolladas. Son de contorno subcircular cuando se las observa lateralmente y se encuentran ubicadas en pedicelos bien definidos. Al igual que en las vértebras dorsales 1 y 3, las parapófisis están ubicadas en el margen dorsolateral del centro vertebral.

La espina neural se inclina anteriormente al igual que en la vértebra dorsal 1 y es anteroposteriormente corta. La tabla espinal está bien desarrollada.

Dorsal 3. Se trata de una vértebra muy semejante a las dorsales 1 y 2. Al igual que en estas vértebras la espina neural es proporcionalmente corta anteroposteriormente. Aunque se encuentra mal preservada, la tabla espinal estaría presente.

Las láminas centrodiapofisiarias y diapoparapofisiales se encuentran bien desarrolladas, delimitando fosas bien definidas. La mala preservación impide una descripción en mayor detalle.

Dorsal 4. Al igual que las vértebras dorsales más posteriores, este elemento se diferencia de las dorsales 1-3 por presentar una espina neural anteroposteriormente extensa y laminar, casi tan larga como el centro vertebral, y una tabla espinal dorsoventralmente baja, pero transversalmente bien expandida. Adicionalmente, el centro vertebral es más bajo y alargado que en las dorsales 1-3. A diferencia de las dorsales precedentes, las parapófisis han migrado dorsalmente y se encuentran emplazadas en el margen ventral del arco neural. Esta característica es compartida con las vértebras dorsales más posteriores.

A pesar de la fuerte deformación postmortem es posible reconocer la existencia de láminas centrodiapofisiales, diapoparapofisiales y prezigodiapofisiales agudas y bien

desarrolladas. Las fosas prezigapofisial-centrodiapofisial y postzigapofisial-centrodiapofisial son amplias y bien definidas. La fosa centrodiapofisial es relativamente superficial y amplia.

Dorsal 5. Se trata de un elemento muy semejante a la vértebra dorsal 4. A pesar de su mala preservación, el centro vertebral aparenta ser más bajo y alargado que en las vértebras precedentes. A semejanza de la vértebra dorsal 4, la espina neural es anteroposteriormente extensa y la tabla espinal dorsoventralmente baja y lateralmente expandida. La espina se dirige anteriormente en un ángulo de unos 30° con respecto de la línea vertical. Debido a esta orientación y a su gran extensión anteroposterior, es posible que las tablas espinales de las vértebras dorsales posteriores a la cuarta, estuvieran en contacto, e incluso parcialmente articuladas, tal como se observa entre las vértebras 4-5 y en algunas dorsales más posteriores.

En vista lateral la espina neural presenta sus márgenes anterior y posterior divergentes dorsalmente, lo que resulta en un contorno subtriangular, comparable al de un abanico. Sus márgenes anterior y posterior son rectos, con excepción de la base del margen anterior que es levemente cóncava.

Dorsal 6. Este elemento está incompleto y distorsionado, lo que impide el reconocimiento de caracteres o detalles anatómicos.

Dorsal 7. De este elemento solo se ha preservado parte del arco neural y la espina neural. La diapófisis se encuentra deformada y solo la base se ha preservado (Figura 26). Las prezigapófisis y postzigapófisis son relativamente cortas y de orientación subhorizontal. La lámina prezigodiapofisial es aguda y se encuentra muy bien desarrollada. La lámina centrodiapofiseal es robusta y ancha, pero menos definida que en las vértebras cervicales y dorsales más anteriores. La lámina diapopostzigapofisial es corta, aguda y de orientación subhorizontal. La fosa prezigapofisial-centrodiapofisial es relativamente profunda, mientras

que las fosas centrodiapofisial y postzigapofisial-centrodiapofisial son superficiales y pobremente definidas, a diferencia de lo que ocurre en las vértebras precedentes.

La espina neural está incompletamente preservada, lo que no permite reconocer con precisión la morfología de los márgenes anterior y posterior así como su extensión. Sin embargo, sobre la base de la porción preservada, este elemento sería de extensión y morfología semejantes a la espina neural de la vértebra dorsal 4. La tabla espinal se encuentra muy bien desarrollada, es relativamente baja y transversalmente bien expandida, tal como ocurre en la vértebra dorsal 4. A diferencia de las vértebras dorsales más anteriores, la espina neural no parece inclinarse anteriormente, un rasgo que es compartido con las vértebras más posteriores preservadas.

Dorsales 8 y 9. Ambos elementos están muy pobremente preservados. Las zigapófisis son relativamente pequeñas y de orientación subhorizontal, al igual de lo que ocurre en la vértebra dorsal 7. Las espinas neurales están pobremente preservadas. Sobre la base de los restos conservados puede inferirse que eran anteroposteriormente más cortas que en las vértebras dorsales 4-7 y que no se orientaban anteriormente. La tabla espinal se encuentra bien desarrollada.

Se ha conservado solo el margen dorsal de los centros vertebrales. Esos centros son notablemente elongados anteroposteriormente, una característica compartida con las vértebras dorsales más posteriores.

Dorsal 10. De este elemento solo se ha conservado el margen dorsal de la espina neural, la prezigapófisis derecha y la mitad derecha del centro vertebral. El centro vertebral es notablemente bajo y alargado, a diferencia de las dorsales más anteriores y a semejanza de las dorsales posteriores. Carece de una fosa o excavación lateral.

Una fractura longitudinal permite observar la estructura interna del centro vertebral. Este posee al menos una gran cámara, posiblemente neumática.

La tabla espinal se encontraba presente y bien desarrollada.

Dorsal 11. Solo se ha preservado el centro vertebral. Al igual de lo que ocurre en las vértebras dorsales posteriores, carece de parapófisis, las caras laterales son débilmente cóncavas y carece de una fosa o concavidad lateral profunda, a diferencia de las vértebras cervicales. Es notablemente elongado, su longitud representa aproximadamente el doble de su altura.

Dorsal 12. Se encuentra incompletamente preservada. El centro vertebral es elongado, de proporciones y morfología semejantes al descrito para la dorsal 11. Las láminas diaparafisiales y centrodiafisiales están bien desarrolladas. Por otro lado, las fosas centrodiafisial, prezigapofisial-centrodiafisial y postzigapofisial-centrodiafisial son poco profundas y están mal definidas.

Existe una lámina espinopostzigapofisial pobremente desarrollada. La espina neural está mal preservada, no era anteroposteriormente extensa como en las dorsales más anteriores.

Costillas. Se conservan fragmentos de costillas dorsales, desarticulados, fragmentados y mal preservados. Se reconoce un extremo proximal de la costilla correspondiente a la vértebra dorsal 4. A pesar de su pobre preservación y deformación tafonómica pueden reconocerse caracteres generales. Se trata de una costilla bicipitada, con un capitulum largo y estrecho. El tuberculum es relativamente corto y robusto. Ambos procesos están separados por una concavidad anterior de contorno subtriangular poco profunda. En sección, la diáfisis es de contorno subtriangular, con una arista que recorre longitudinalmente el elemento a partir de la base del capitulum.

Comentarios. Bonaparte (1975) reconoció una serie de caracteres compartidos entre *Lagosuchus* y los dinosaurios saurisquios. Entre estos rasgos interpretó que la zonación morfológica y diferenciación por sectores de la columna vertebral constituiría una de las particularidades más importantes a la hora de caracterizar el linaje dinosauriano, puesto que dicha zonación es pobre o incluso está prácticamente ausente en otros taxones, incluso formas bien conocidas y penecontemporáneas de *Lagosuchus*, como ser *Gracilisuchus* o *Chanaresuchus*. Autores posteriores (Gauthier, 1986; Novas, 1996) corroboraron que dicha zonación, uno de los caracteres de mayor importancia para definir Dinosauria, se relacionaba a que las vértebras cervicales eran morfológicamente distintas a las dorsales, especialmente en lo que a la morfología del centro vertebral se refiere.

El nuevo ejemplar de *Lewisuchus* permite reconocer una zonación vertebral marcada, sustentando la propuesta original de Bonaparte (1975). Este autor reconoció una regionalización vertebral en *Lagosuchus* conformada por tres secciones: cervical, cérvico-dorsal y dorsal. En *Lewisuchus* la columna vertebral permite reconocer 5 regiones con características propias: 1) vértebras cervicales posteriores (con cuerpo notablemente elongado, prezigapófisis largas y dirigidas dorsalmente), 2) vértebra “cervico-dorsal” (cervical 9; con cuerpo vertebral más corto, láminas muy bien desarrolladas, presencia de fosa postzigapofisial-centrodiapofisial), 3) vértebras dorsales 1-3 (con pérdida de excavación lateral del centro y láminas vertebrales muy agudas; espinas neurales bien dirigidas anteriormente), 4) vértebras dorsales 4-5 (con espinas neurales altas y anteroposteriormente estrechas, bien dirigidas anteriormente, tabla espinal gruesa y alta), y 5) vértebras dorsales 7-12 (con cuerpos vertebrales notablemente bajos y largos, sin excavaciones laterales, espinas neurales de orientación subvertical, en abanico y con tabla espinal baja).

Esta zonación vertebral compuesta por 5 tipos vertebrales no se ha registrado previamente en otros Dinosauriformes, incluyendo *Lagosuchus*, lo cual es debido

posiblemente al estado de preservación excepcional del presente espécimen, que permite el reconocimiento de detalles como la profundidad diferencial de fosas y el desarrollo relativo de láminas vertebrales. Es posible que nuevos ejemplares y estudios en mayor detalle permitan reconocer una zonación semejante a la que existe en *Lewisuchus* en otros dinosauriformes que aún permanecen incompletamente conocidos. La marcada zonación vertebral se relaciona, según Bonaparte (1975, 1995) con una gran especialización locomotora y muscular, consecuente con una libertad de movimiento mayor a la de numerosos arcosaurios basales, carentes de esta zonación.

Por otro lado, al igual que *Lagosuchus*, *Lewisuchus* posee prezigapófisis subhorizontales en las vértebras dorsales, lo que junto con la presencia de espinas neurales expandidas dorsalmente y que se solapan parcialmente entre sí darían mayor firmeza al espinazo, una característica remarcada por Bonaparte (1975). La mayor firmeza en la columna vertebral posiblemente refleje el desarrollo de un sistema respiratorio más semejante al aviano (O'Connor y Claessens, 2005) que al de arcosaurios más basales (i.e., cocodrilos). En efecto, estos rasgos aseguran rigidez y un marco esquelético rígido a la cavidad pulmonar, impidiendo la torsión lateral del espinazo (Nesbitt et al., 2010; véase discusión en Capítulo 10).

Ilion. Se ha preservado el ilion izquierdo prácticamente completo con excepción de gran parte del margen dorsal de la lámina ilíaca y del proceso preacetabular (Figura 27).

Ambas alas ilíacas se encuentran bien desarrolladas, siendo el ala postacetabular más extensa que la preacetabular.

La superficie ilíaca en vista lateral es lisa, carece de convexidades, tubérculos o crestas para anclaje de musculatura. Sobre la cara lateral del ilion, paralelo al margen dorsal, se

observa una profusión de rugosidades oblicuas que indican el origen de los músculos *iliotibialis*, tal como ocurre en cocodrilos y dinosaurios (Carrano y Hutchinson, 2002). La cresta ilíaca dorsal, que forma el margen dorsal del ilion, es notablemente cóncava en vista dorsal, una característica pronunciada especialmente en su sector anterior. Esto se encuentra relacionado a la marcada concavidad lateral de las alas ilíacas.

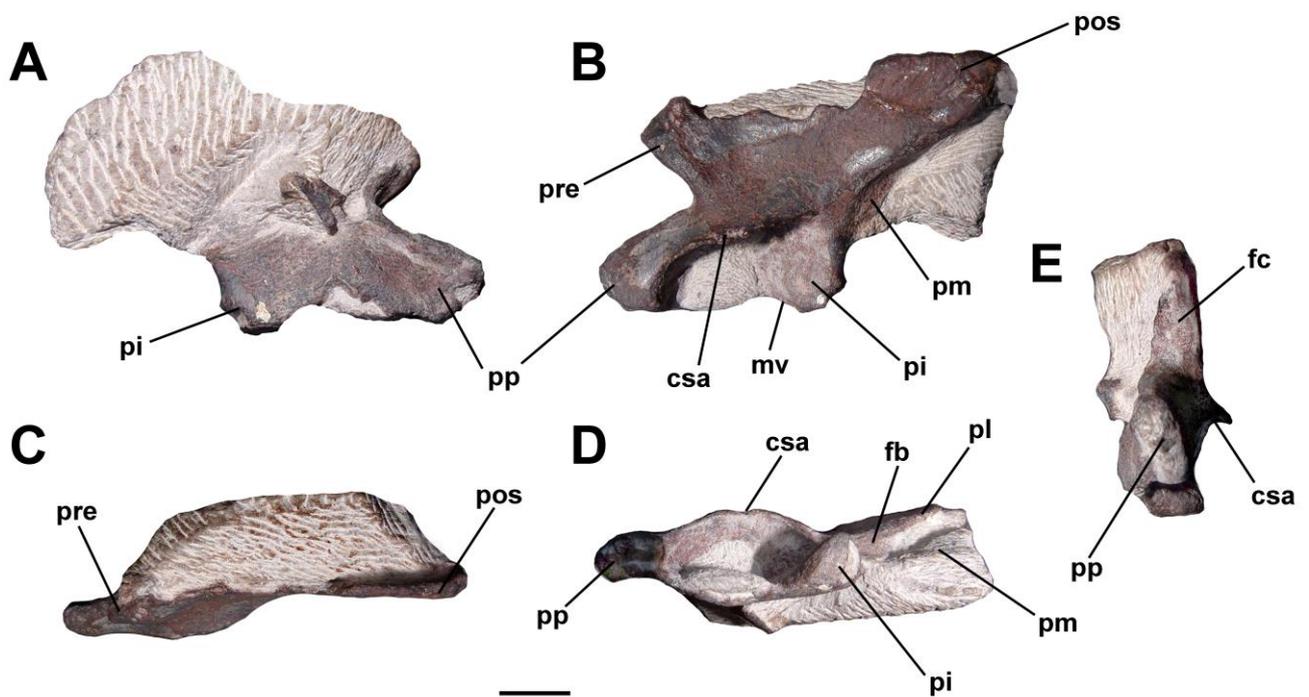


Figura 27. Ilion izquierdo de *Lewisuchus admixtus* (PULR-V 111) en vistas: A, medial; B, lateral; C, dorsal; D, ventral; E, anterior. Referencias: csa, cresta supracetabular; fc, fosa anterior o “fosa cuppedicus”; mv, porción ventral del acetábulo preservada naturalmente; pi, pedicelo isquiático; pl, pared lateral de la fosa brevis o “repisa brevis”; pm, pared medial de la fosa brevis; pos, proceso postacetabular; pp, pedicelo púbico; pre, proceso preacetabular. Escala: 1 cm.

El ala preacetabular es relativamente corta y de contorno subrectangular, se dirige anterodorsalmente y se orienta levemente medialmente en vista dorsal. Su margen anterior se encuentra bien por detrás del margen anterior del pedicelo púbico del ilion. El extremo anterior no presenta una expansión transversal, pero si la superficie rugosa. Esto indica posiblemente, tal como se ha mencionado para algunos sauropodomorfos basales (Cooper, 1981) que el ala preacetabular presentaba una cobertura cartilaginosa.

La superficie lateral del ala es levemente convexa y algo rugosa, lo que posiblemente indique el origen del músculo *iliofemoralis cranialis*, tal como ocurre en diversos dinosaurios (Carrano y Hutchinson, 2002; Langer, 2003).

El ala preacetabular del ilion se encuentra recorrida anteroventralmente por una cresta preacetabular. Esta cresta delimita medialmente una concavidad relativamente poco profunda pero bien definida y de contorno subtriangular, con el ápice dirigido anteriormente. Esta fosa podría considerarse homóloga de la fosa preacetabular que en los terópodos tetanuros y abelisaurios es conocida como fosa cuppedicus, y que se relaciona el sitio de origen del músculo *iliofemoralis internus* (Rowe, 1989; Novas, 1996).

El ala postacetabular es notablemente elongada, de contorno subtriangular, con los márgenes dorsal y ventral prácticamente rectos y posteriormente convergentes. La longitud del ala postacetabular es mayor que la longitud existente entre los pedicelos púbico e isquiático del ilion. La repisa de inserción del origen del músculo caudofemoralis brevis (abreviadamente “repisa brevis”) está conformada por una lámina gruesa y poco prominente que se desarrolla a lo largo de todo el margen ventral de la lámina postacetabular, sin alcanzar la base del pedicelo isquiático. La fosa brevis, delimitada lateralmente por la repisa brevis, es relativamente profunda y transversalmente estrecha. Esta fosa se delimita

medialmente por una cresta posteromedial aguda y aparentemente bien desarrollada, sobre la cual se articulan las costillas sacras. En vista lateral, en la porción proximal del ala postacetabular, la repisa posteromedial se proyecta ventralmente, haciéndose visible en vista lateral, y alcanza anteriormente la porción proximal del pedicelo isquiático.

A pesar de encontrarse incompleto, el extremo posterior de la hoja postacetabular presenta rugosidades que son interpretadas tentativamente como el origen de músculos retractores del miembro posterior, tal como ocurre en dinosaurios basales como *Saturnalia* y *Chromogisaurus* (Ezcurra, 2010).

El pedicelo púbico presenta el margen anterodorsal recto, orientado a unos 45° con respecto de la línea horizontal. El pedicelo en su extremo distal es de contorno elipsoidal, transversalmente comprimido y anteroposteriormente extenso. La superficie articular para el pubis es marcadamente rugosa y amplia, carece de crestas o superficies de articulación bien diferenciadas. Su superficie rugosa sugiere un contacto con el pubis por medio de un amplio capuchón de cartílago (véase Thulborn, 1972). El margen posterolateral del pedicelo se encuentra delimitado por la extensión anteroventral de la cresta supracetabular, que alcanza la superficie articular para el pubis. Esta cresta, en especial proximalmente, le confiere al vástago del pedicelo púbico del ilion un contorno subtriangular. La cresta supracetabular es prominente y muy bien desarrollada, y al encontrarse dirigida lateroventralmente oculta parcialmente la abertura acetabular cuando es vista de lado. Conformada una amplia repisa por sobre la cabeza femoral, es convexa lateralmente y su mayor desarrollo lateral ocurre en la porción media de su extensión.

La longitud anteroposterior de la porción acetabular del ilion es mayor que su altura dorsoventral y es más profunda en su mitad posterior. Se trata de un acetábulo casi enteramente cerrado. Sin embargo, a pesar de encontrarse el borde ventral del mismo

ligeramente roto, la porción posterior ha conservado su contorno original. Este es levemente cóncavo, lo que resulta en un acetábulo casi enteramente cerrado, con la excepción de una abertura ojival muy reducida, al igual que lo que ocurre en *Lagosuchus*, por ejemplo (Serenó y Arcucci, 1994). En vista medial, la pared medial del acetábulo es notoriamente convexa.

Tal como fuera indicado más arriba, la mitad posterior del acetábulo es plana y lisa, ubicada algo más internamente que el resto del acetábulo. Esta porción es interpretada tentativamente como parte del antitrocánter y se articularía con el margen dorsal del trocánter mayor del fémur, como ocurre en *Lagosuchus* (Serenó y Arcucci, 1994).

El pedicelo isquiático es corto y robusto, y puede ser dividido en dos secciones. Una parte anterior, conformada por la porción acetabular, y mayormente representada por el antitrocánter, y una parte posterior, continúa con la pared medial de la fosa brevis. En vista lateral esta última parte se estrecha ventralmente, y desaparece antes de alcanzar la superficie de articulación con el isquion. Esta última se dirige ventralmente y se encuentra por debajo de la porción antitrocantérica del pedicelo. Es suavemente cóncava y carece de rugosidades pronunciadas.

En vista medial se observan las cicatrices para la articulación con las vértebras sacras. Ambas se emplazan al nivel de la altura del margen ventral de la cresta preacetabular. Presentan su eje mayor orientado subhorizontalmente y son levemente cóncavas dorsalmente. La articulación para la vértebra sacra 1 se ubica posteriormente al pedicelo púbico y se extiende posteriormente hasta acercarse a la mitad de la pared medial del acetábulo. La articulación para la segunda sacra se desarrolla en la mitad posterior de la pared acetabular y alcanza el margen posterior del ilion, en la base de la pared medial de la fosa brevis.

Comentarios acerca del ilion. Tal como fuera indicado más arriba, el ilion presenta una serie de caracteres de importancia. En primer lugar, el proceso postacetabular es notablemente elongado, a diferencia de *Lagosuchus*, una condición considerada por Ezcurra (2010) como diagnóstica de Guaibasauridae. Su presencia en *Lewisuchus* sugiere una distribución más amplia dentro de Dinosauriformes basales.

En *Lewisuchus* existen numerosas marcas musculares y crestas en el ilion en vista lateral, tal como ocurre en dinosaurios basales como *Eoraptor* y *Saturnalia* (Langer, 2003), incluyendo una cresta subvertical marcada que diferencia los paquetes de los músculos *iliofemoralis externus* e *iliotibialis* (Hutchinson, 2001).

A diferencia de *Lagosuchus*, pero a semejanza de dinosaurios basales como *Eoraptor*, en *Lewisuchus* existe una excavación anteroproximal al pedicelo púbico del ilion que puede ser homóloga de una fosa cuppedicus. Esta estructura parece encontrarse también en *Silesaurus* y en *Guaibasaurus*, lo que sugiere que podría ser una característica diagnóstica del clado que incluye a los Dinosauriformes más derivados que *Lagosuchus*.

Pubis. Se ha preservado el pubis derecho en vista lateral (Figura 28). Este elemento está mal preservado, carece de la porción articular proximal así como más del tercio distal no se ha preservado. Sobre la base de la porción preservada es posible que la pelvis haya sido propúbica, tal como ocurre en Silesauridae y *Lagosuchus*, por ejemplo (Serenó y Arcucci, 1994; Langer et al., 2013).

El extremo proximal es de contorno subtriangular, y presenta el margen anterior relativamente agudo. Esta zona sublaminar se separa lateralmente del tubérculo púbico por una superficie marcadamente cóncava. El tubérculo púbico está representado por una zona abultada poco definida ubicada distalmente al margen distal de la región sublaminar

anterior. En vista lateral se encuentra ubicado cerca del margen posterior del hueso. Tanto este tubérculo como el margen laminar anterior constituirían el anclaje de diferentes cabezas del músculo *ambiens* (Hutchinson, 2002; Langer, 2003).

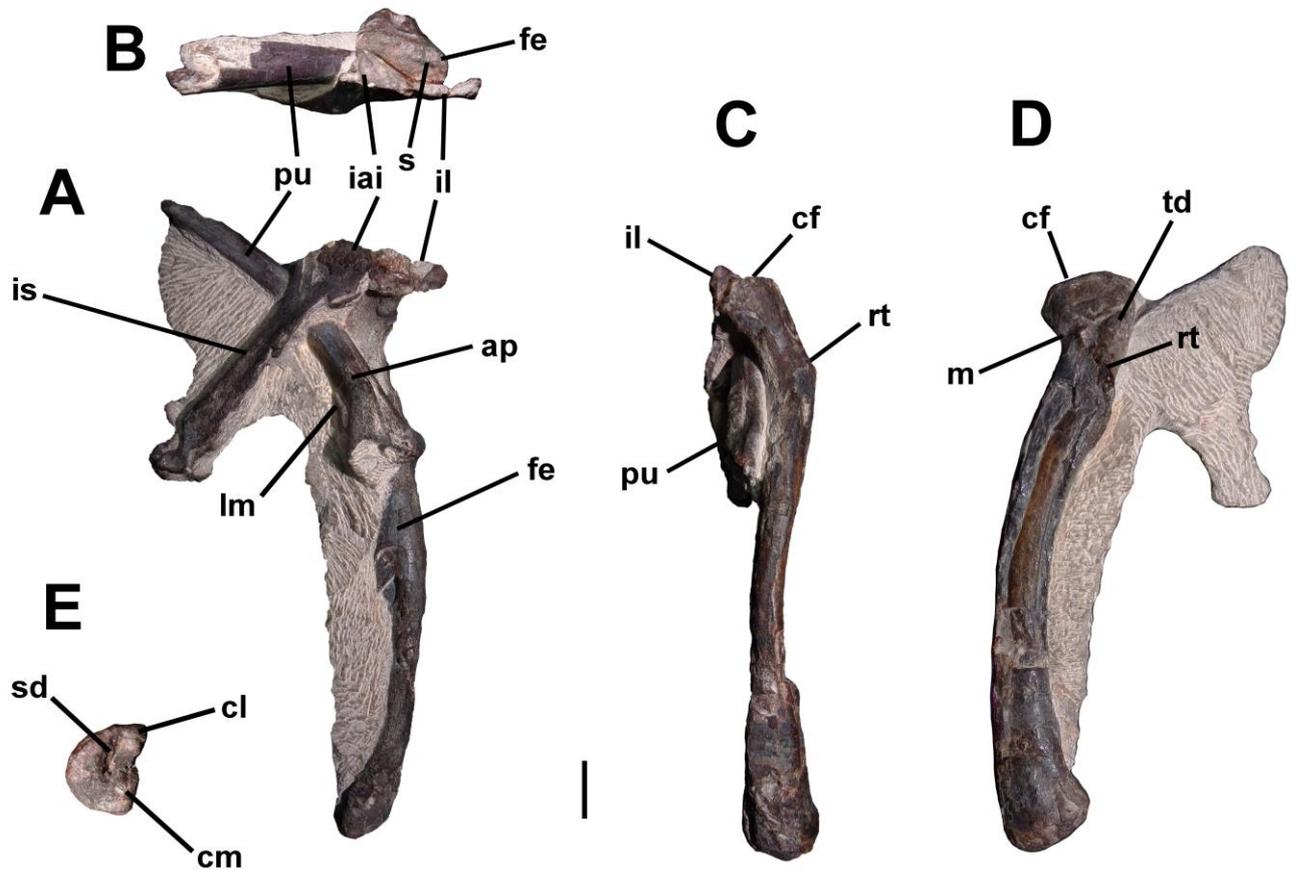


Figura 28. Pubis, isquion y fémur izquierdos de *Lewisuchus admixtus* (PULR-V 111). A, vistas medial de fémur e isquion y lateral de pubis; B, vistas proximal de fémur e isquion y anterior de pubis; C, vista anterior de fémur; D, vista lateral de fémur; E, vista distal de fémur. Referencias: ap, proceso ambiens; cf, cabeza femoral; cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial; fe, fémur; iai, superficie articular del isquion para el ilion; il, fragmento acetabular de ilion; is, isquion; lm, lámina medial del proximal de pubis;

m, muesca por debajo de la cabeza femoral; pu, pubis; rt, repisa trocantérica; s, surco proximal del fémur; sd, surco distal; td, trocánter dorsolateral. Escala: 1 cm.

Posteriormente, por sobre dicho tubérculo se observa la presencia de la placa obturadora del pubis, aunque su mala preservación impide una descripción más detallada. Esta lámina se orienta distalmente en sentido medial, y se separa del resto del pubis por un surco oblicuo de orientación posteroproximal hacia anterodistal.

Distalmente al tubérculo púbico, el vástago del pubis se ensancha transversalmente y su margen medial conforma la lámina para la articulación con el pubis del lado opuesto. En sección el vástago resulta en un contorno en forma de “L” recostada, con una lámina transversal extensa y hacia el margen lateral levemente dirigido posteriormente.

Isquion. El ejemplar PULR V-111 preserva gran parte del isquion derecho, expuesto en vista medial (Figura 28). Presenta los márgenes anterior, distal y proximal mal conservados, y se ha erodado gran parte del extremo distal.

El isquion se compone de un extremo proximal relativamente robusto con el que articulan el ilion y el pubis, y un vástago laminar. A pesar de encontrarse incompleto, la región preservada del isquion indica que este elemento poseería una longitud comparable a la del fémur, una característica compartida con el ejemplar holotipo de “*Pseudolagosuchus major*” (Arcucci, 1987).

El extremo proximal está pobremente preservado y parcialmente articulado a fragmentos proximales irreconocibles del pubis. Es de contorno subtriangular, presenta un ápice dirigido anteriormente y gradualmente se ensancha hacia atrás. Proximalmente posee

la superficie antitrocantérica y la articulación para el ilion continuas, separadas por una débil cresta ósea transversal oblicuamente orientada anteromedial-posterolateralmente. No existe una superficie no articular entre ambas estructuras.

La superficie de articulación con el pubis es recta, orientada dorsalmente y de contorno subtriangular, con los vértices dirigidos anteromedial, posteromedial y lateralmente. La superficie antitrocantérica es amplia, de contorno semicircular y orientada lateral y algo dorsalmente. No existen evidencias de forámenes o fenestras en la porción proximal preservada del isquion.

La parte conservada del vástago es sublaminar, una condición ausente en otros dinosauriformes basales (e.g. *Lagosuchus*, *Silesaurus*), en los cuales es generalmente más grueso y de contorno ovoidal, o presenta un marcado engrosamiento posterior. Esta condición podría resultar una autapomorfía de *Lewisuchus*. No existen evidencias de la presencia de una lámina de contacto para el isquion del lado opuesto.

El vástago en vistas anterior y posterior es de contorno sinuoso: es cóncavo lateralmente hacia la región proximal, marcadamente convexo hacia la porción media del hueso y distalmente es nuevamente cóncavo. Más aún, presenta un leve grado de torsión. La cara medial del hueso exhibe el sector proximal levemente dirigido posteriormente, mientras que distalmente y de manera gradual, se orienta de manera casi exclusivamente en sentido medial.

El margen posterior del isquion es longitudinalmente cóncavo en toda su extensión, y medialmente se observa una cresta dorsomedial apenas representada por un leve abultamiento óseo. El vástago exhibe un surco sinfisiario poco profundo que lo recorre en sentido longitudinal, y es más profundo distalmente.

Distalmente, diverge levemente en sentido lateral, una condición única, no conocida en otros dinosauriformes. Sin embargo, debido a que el extremo distal de este elemento se encuentra algo distorsionado, es posible, que dicha característica sea resultado de una deformación post-mortem. En caso de ser la morfología original, constituiría una autapomorfia adicional para *Lewisuchus*.

Fémur. Se encuentra deformado, transversalmente comprimido, y carece de gran parte de la superficie lateral de la diáfisis (Figuras 28 y 29). La notable deformación impide el reconocimiento de diversas características anatómicas. Gran parte de la cara medial del hueso se encuentra cubierta aún por sedimento.

En vista lateral el vástago femoral exhibe una notable surcatura sigmoidea, siendo convexo anteriormente en la región media de su longitud. En vista anterior, debido a la orientación medial de la región proximal también presentaría un contorno sigmoideo, aunque la deformación transversal del hueso no permite un reconocimiento preciso de esta característica.

La cabeza femoral es ovoidal en vista proximal y presenta su superficie decorada por rugosidades y estrías que sugieren el anclaje de un capuchón de cartílago. Aparentemente existe un surco lateromedial proximal a lo largo de la cabeza, aunque se encuentra pobremente definido. La totalidad de la superficie proximal del fémur articula con el acetábulo de la pelvis. Debido a la deficiente preservación no es posible reconocer superficies de inserción muscular.

La cabeza se orienta anteromedialmente en un ángulo aproximado a los 45° con respecto al eje mayor de los cóndilos distales. En vista lateral es de contorno subrectangular, debido a la posición proximal del trocánter mayor y a la leve inclinación ventral de la

superficie proximal de la cabeza femoral. Distalmente a la superficie articular, existe una superficie rugosa que representa la cicatriz anterolateral (*sensu* Griffin y Nesbitt, 2016) para la inserción del ligamento iliofemoral.

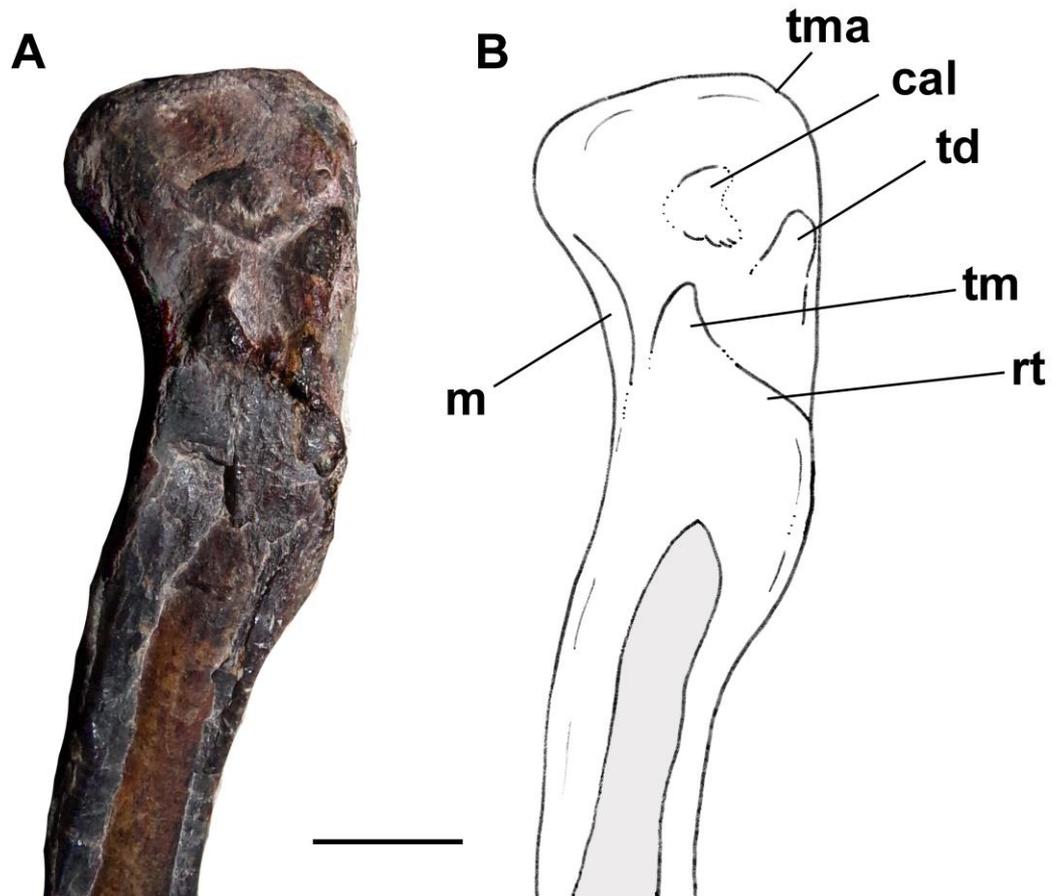


Figura 29. Detalle del extremo proximal del fémur izquierdo de *Lewisuchus admixtus* (PULR-V 111) en vista lateral: A, fotografía del ejemplar; B, esquema interpretativo. Referencias: cal, cicatriz anterolateral para la inserción del ligamento femoral; m, muesca en la base de la cabeza femoral; rt, repisa trocantérica; td, trocánter dorsolateral; tm, trocánter menor; tma, trocánter mayor. Escala: 1 cm.

A pesar de encontrarse incluido en sedimento, la porción visible del trocánter mayor que presentaría una cresta semejante a la cresta obturadora que existe en terópodos basales como *Syntarsus* (Raath, 1990) y que habría delimitado una fosa posterolateral (o fosa trocantérica; Novas, 1996). La cabeza femoral conforma una prominencia redondeada que está anteromedialmente delimitada por una concavidad poco marcada.

En su margen posterolateral se desarrolla una cresta de orientación subvertical ubicada a unos 5 milímetros de la superficie proximal del fémur. Esta estructura es anteroposteriormente ancha y culmina en una suerte de proceso subtriangular, que en su conjunto se conoce como “trocánter dorsolateral” (Bonaparte et al. 1999) y constituiría un sitio de anclaje adicional para el músculo *puboisquiofemoralis externus* (Hutchinson, 2002) o para el *M. iliotrochantericus* (Langer, 2003).

Distalmente existe una cresta sigmoidea que representa el sitio de inserción para la musculatura iliofemoral (Rowe, 1986). Esta cresta se orienta oblicuamente en sentido anteroproximal a posterodistal. Su porción está diferenciada a modo de un tubérculo bajo y de contorno subtriangular que representa el trocánter menor. Este trocánter constituiría el sitio de inserción del músculo *iliotrochantericus caudalis* (Hutchinson, 2002). Desde la base de dicho trocánter se desprende una línea ósea poco marcada que se continúa posteriormente con una cresta bien definida conocida bajo el nombre de repisa trocantérica. Esta se extiende posteromedialmente y recorre gran parte del margen posterior del hueso. Esta cresta representa el anclaje del músculo *iliofemoralis externus* (Hutchinson, 2002; Langer, 2003).

Debido a que el elemento se encuentra cubierto en sedimento no es posible observar la presencia de un cuarto trocánter.

El extremo distal del fémur es relativamente simple en morfología. Vale la pena remarcar que no se han preservado marcas musculares que indiquen inserciones de ningún tipo, ni marcas intermusculares en esta región del hueso. Más aún, producto de deformación tafonómica, esta región es de difícil interpretación y numerosos caracteres y aspecto general de las estructuras pueden reconocerse con dificultad.

En vista distal, presenta el margen anterior fuertemente convexo en toda su extensión y carece totalmente de surco o fosa extensora. El cóndilo medial se encuentra incompleto y distorsionado. Ocupa la totalidad de la cara medial del extremo distal del hueso y articula con el cóndilo medial de la tibia. Este cóndilo se delimita lateralmente por el surco intercondilar, que en este caso se restringe a la mitad posterior del extremo distal del hueso.

En la mitad posterior del extremo distal, en vista distal, existe una amplia y profunda concavidad que contrasta con la mitad anterior del hueso, la cual es notablemente convexa. Esta concavidad representa el anclaje de los ligamentos cruzados (Currie y Zhao, 1993).

La región anterolateral del extremo distal del fémur se encuentra ocupada por el cóndilo fibular. Este cóndilo es débilmente convexo y se delimita distalmente por un surco de posición posterior y orientación transversal. Este surco separa el cóndilo fibular del cóndilo lateral (o cresta tibiofibular) y alcanza el margen lateral del hueso, aunque sin resultar en un margen lateral cóncavo. Esto hace que los cóndilos fibular y lateral se dispongan en un ángulo recto entre sí, a diferencia de otros dinosauriformes, y a semejanza de los ejemplares conocidos referidos a *Pseudolagosuchus major* (PVL 4629), una condición posiblemente apomórfica de este taxón.

El cóndilo lateral es de contorno subtriangular, con su extremo posterior agudo. Su ancho transversal representa aproximadamente la mitad del cóndilo medial.

A pesar de encontrarse ocultos en gran parte por sedimento, las crestas que se continúan proximalmente a los cóndilos distales y que delimitan la fosa poplíteica están bien desarrolladas, pero no alcanzan a extenderse proximalmente como ocurre en Silesauridae (Kammerer et al., 2012).

Comentarios sobre el fémur. El fémur del presente espécimen presenta un trocánter dorsolateral bien desarrollado. Este trocánter fue descrito por primera vez por Bonaparte y colaboradores (1999) para *Guaibasaurus*, y posteriormente registrado por otros autores para dinosaurios basales como *Herrerasaurus*, *Saturnalia* y *Syntarsus* (Hutchinson, 2001; Langer, 2003), e incluso estaría presente en *Silesaurus*, *Asilisaurus* y *Sacisaurus* (Nesbitt, 2011; Langer y Ferigolo, 2013; Griffin y Nesbitt, 2016). Debido a esto, Nesbitt (2011) propuso la presencia de un trocánter dorsolateral como diagnóstico de Silesauridae + Dinosauria.

La presencia de dicho trocánter ha sido considerada por Hutchinson (2001) como el sitio de anclaje para parte del *M. puboischiofemoralis internus*, y consecuentemente, como parte del trocánter mayor (contra Bonaparte et al., 1999).

Tibia. Se ha preservado la tibia izquierda, algo distorsionada tafonómicamente en sus extremos proximal y distal (Figura 30).

El extremo proximal se encuentra bien expandido anteroposteriormente con respecto a la diáfisis. Sin embargo, parte de esta expansión se relaciona a la compresión artificial que afectó esta porción del hueso.

La cresta cnemial se encuentra muy bien desarrollada. El margen anterior de la cresta es levemente convexo y se separa marcadamente de la diáfisis. A pesar de la deformación

del extremo proximal, la cresta cnemial se proyecta notablemente proximalmente, sobrepasando los cóndilos articulares proximales. En vista proximal la cresta cnemial es transversalmente estrecha y se encuentra tanto lateral como medialmente delimitada por concavidades relativamente estrechas que la separan de los cóndilos proximales.

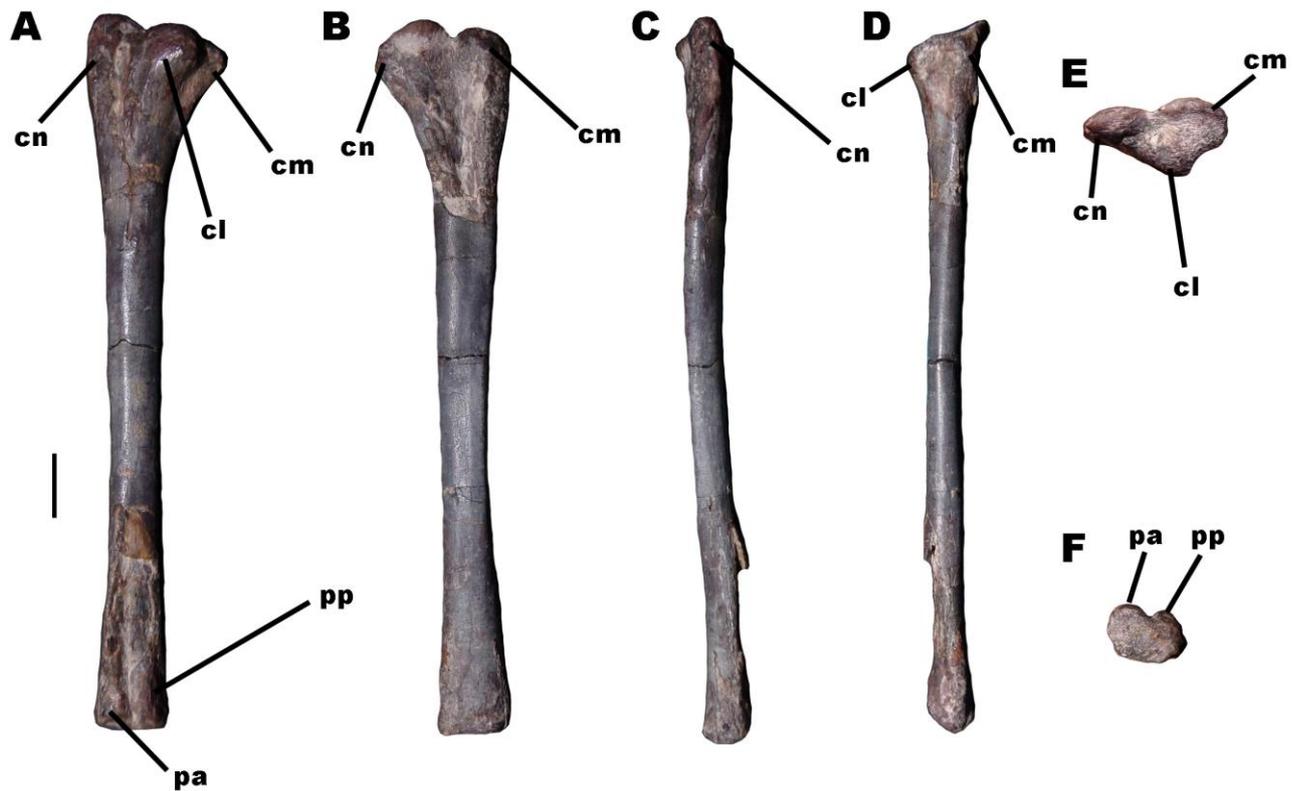


Figura 30. Tibia izquierda de *Lewisuchus admixtus* (PULR-V 111) en vistas A, lateral; B, medial; C, anterior; D, posterior; E, proximal; F, distal. Referencias: cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial; cn, cresta cnemial; pa, proceso anterior; pp, proceso posterior. Escala: 1 cm.

El cóndilo lateral se encuentra afectado por deformación, por lo que su contorno y posición están parcialmente distorsionados. El cóndilo lateral se ubica más anteriormente que el cóndilo medial, cerca del eje central del extremo proximal de la tibia.

El cóndilo lateral es de contorno subovoidal, con la superficie lateral recta y orientada anteromedial-posterolateralmente, resultando en un margen lateral oblicuo. Proximalmente el cóndilo muestra la superficie articular levemente convexa. Hacia el margen posterior se separa del cóndilo medial por un surco amplio y fuertemente cóncavo, que se extiende subverticalmente superando distalmente la base del cóndilo lateral.

El cóndilo medial se encuentra fuertemente deformado, comprimido transversalmente y torsionado proximalmente. Su margen medial es suavemente convexo a lo largo de toda su longitud y aparentemente es más extenso anteroposteriormente que en cóndilo lateral.

En vista lateral, en el tercio proximal de la diáfisis, ubicado entre la base de la cresta cnemial y el cóndilo lateral se ubica un foramen nutricio de la arteria tibial cranial (Baumel, 1993) que se continúa proximalmente a modo de un surco leve y poco profundo.

En sección la diáfisis es de contorno ovoidal, con el eje mayor dispuesto anteroposteriormente. El tercio distal de la diáfisis está comprimido transversalmente y varios aspectos de su morfología han sido distorsionados. La superficie articular distal es suavemente convexa. En vista posterior el extremo distal es plano y se orienta en un plano transversal.

Al igual que en el ejemplar holotipo de "*Pseudolagosuchus major*" (PVL 4629) y su ejemplar referido MACN 18954, el extremo distal en vista distal de la tibia es de contorno subrectangular, con su eje anteroposterior más extenso que el transversal, casi duplicándolo en extensión.

En vista lateral, a lo largo del eje central del hueso, en extremo distal, existe un surco de orientación subvertical. Este surco culmina en una muesca lateral que permite la articulación con el proceso ascendente del astrágalo. Esta muesca separa un proceso posterior subtriangular (conocido también como lámina posteromedial por Sereno y Arcucci, 1994) de tamaño menor y un proceso subrectangular de mayor tamaño de posición anterior. Este proceso en su margen posterior exhibe una concavidad poco profunda y mal definida.

El margen medial del extremo distal de la tibia presenta un reborde grueso y bien definido, pero de escasa proyección distal que posiblemente representa un equivalente al maléolo medial de la tibia en dinosaurios más derivados.

Comentarios sobre la tibia. La tibia en *Lewisuchus* exhibe una serie de caracteres que vale la pena resaltar. En primer lugar, la cresta cnemial se encuentra llamativamente bien desarrollada y prolongada proximalmente, superando el nivel de los cóndilos proximales. Además es notablemente estrecha en sentido transversal. Esta es una combinación de caracteres típica de Dinosauria, ausentes en dinosauriformes basales como *Lagosuchus* y *Silesaurus*, e incluso Dinosauria basales como *Herrerasaurus* y *Saturnalia*, donde esta cresta es proporcionalmente más ancha en su base (Langer, 2003). Esta condición saltuaria indica que estos rasgos tibiales frecuentemente utilizados para definir diferentes grupos de Dinosauriformes (e.g., Novas, 1996; Langer y Benton, 2006), posiblemente sean de distribución más compleja que lo supuesto con anterioridad.

El extremo distal de la tibia de *Lewisuchus* presenta una notable longitud anteroposterior que casi duplica la extensión transversal del elemento. Esta condición, se conoce en el presente ejemplar, así como en el holotipo de "*Pseudolagosuchus major*" (PVL 4629) y en el ejemplar referido MACN PV18954 (Arcucci, 1987). Esta morfología se contrapone al ensanchamiento transversal presente en Dinosauria derivados (e.g.,

Coelophysis, *Syntarsus*, *Guaibasaurus*; Novas, 1996; Rauhut, 2003). Por otro lado en Dinosauriformes y Dinosauria basales (e.g., *Silesaurus*, *Herrerasaurus*, *Eoraptor*) el contorno del extremo distal de la tibia es básicamente subcuadrangular (Serenó y Arcucci, 1994; Novas, 1996; Sereno et al., 2013), y en *Sacisaurus* es de contorno irregularmente subtriangular (Langer y Ferigolo, 2013). Es posible que la morfología particular del extremo distal de la tibia de *Lewisuchus* sea una autapomorfía de este taxón, adquirida de manera convergente por Dinosauria derivados.

Astrágalo. El astrágalo izquierdo está prácticamente completo con excepción de algunos daños en la porción posterolateral (Figura 31).

En vista anterior el astrágalo presenta un contorno subrectangular. En vista dorsal la superficie anterior es prácticamente recta, levemente cóncava hacia el centro, al nivel proceso ascendente. Lateral a dicho nivel la cara anterior es suavemente convexa. Esta cara anterior no-articular separa las superficies distal y proximal para el contacto con los tarsales distales y la tibia-fibula, respectivamente.

La superficie anterior del proceso ascendente del astrágalo se encuentra separada del resto de la cara anterior del astrágalo por un surco sigmoideo ubicado hacia el margen lateral. Este surco, a diferencia de otros dinosauriformes se encuentra bien delimitado dorsal y ventralmente y culmina en una depresión medial mayor, posiblemente homóloga al “foramen o fosa anterior” presente en numerosos arcosaurios (Serenó y Arcucci, 1994). Esta conformación parece ser única de *Lewisuchus* y se ha registrado también en los ejemplares referidos de “*Pseudolagosuchus major*” (Arcucci, 1987).

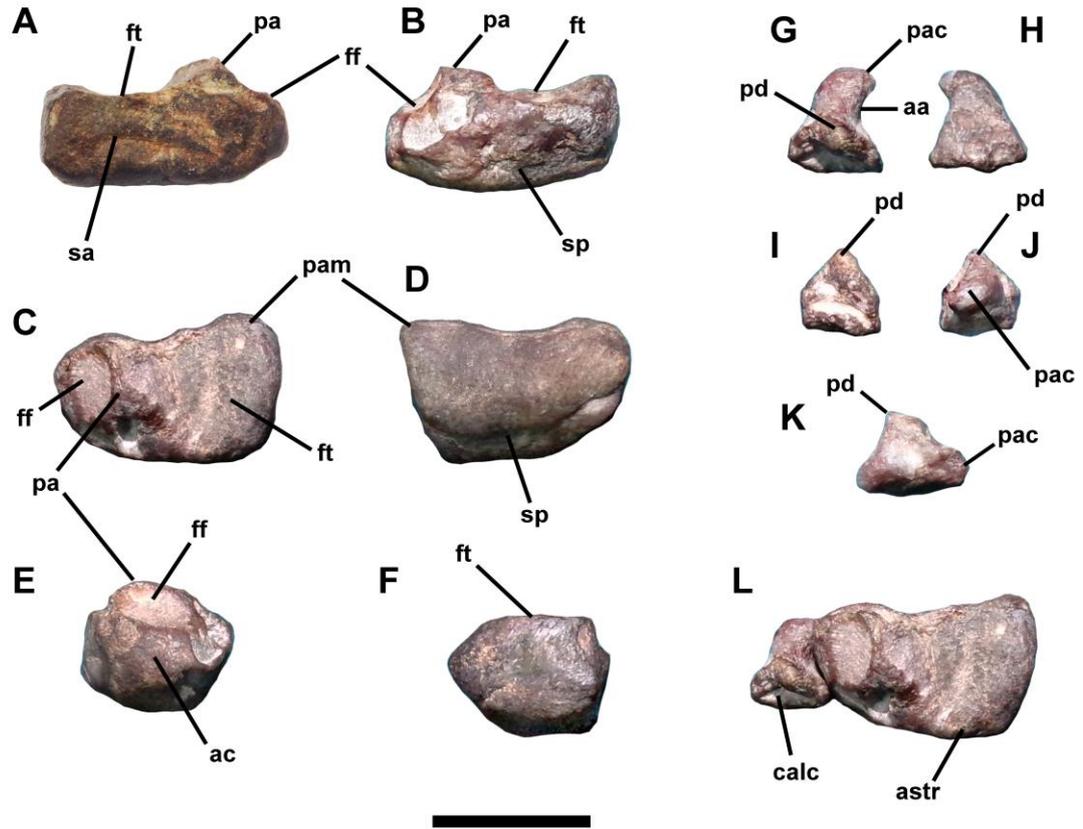


Figura 31. Astrágalo (A-F) y calcáneo (G-K) izquierdos de *Lewisuchus admixtus* (PULR-V 111) en vistas A,J, anterior; B,I, posterior; C,G, proximal; D,H, distal; E, medial; F,K, lateral. L, vista proximal de astrágalo y calcáneo izquierdos articulados. Referencias: aa, articulación para el astrágalo; ff, faceta fibular; ft, faceta tibial; pa, proceso ascendente; pac, proceso ascendente del calcáneo; pam, proceso anteromedial; pd, proceso dorsal; sa, surco anterior; sp, surco posterior. Escala: 1 cm.

La superficie posterior del astrágalo es levemente convexa a lo largo de su extensión transversal, aunque esta condición posiblemente se encuentre afectada por el daño que ha sufrido el elemento en su margen lateral. La pobre preservación del margen posterolateral impide reconocer la presencia de un proceso posterior como el descrito por Arcucci (1987) en “*P. major*”.

En vista dorsal el astrágalo es de contorno subtrapezoidal, con el margen anterior transversalmente más amplio que el posterior. La esquina anteromedial es aguda, una condición derivada de los dinosauriformes (Novas, 1996). La faceta tibial es de contorno subtriangular y es levemente cóncava en toda su longitud. Es fuertemente cóncava y bien definida, delimitada anterior y posteriormente por crestas óseas bajas y bien definidas. Esta superficie representa aproximadamente un tercio del tamaño de la superficie articular de la tibia.

La articulación para la tibia se encuentra separada de la superficie de articulación para la fibula por el proceso ascendente del astrágalo. Este se desarrolla a modo de una cresta de orientación anteroposterior que recorre toda la extensión del hueso, y carece de una superficie posterior plana no-articular. Esta cresta es más alta anteriormente y disminuye levemente en altura hacia atrás.

La articulación con el calcáneo es relativamente simple en forma de una concavidad bien diferenciada pero baja y un proceso de ubicación proximal pobremente desarrollado.

En vista medial la superficie medial del hueso es de orientación subvertical. La parte anterior es más alta que la mitad posterior del astrágalo. Tanto los márgenes distal y proximal del astrágalo son levemente convexos. El extremo posterior del astrágalo es subredondeado.

En vista ventral la superficie distal del astrágalo es de contorno subtriangular. El margen anteromedial es agudo y prominente. El extremo distal muestra dos convexidades poco desarrolladas y pobremente definidas para la articulación de los tarsales III y IV, ubicadas medial y lateralmente. Ambas convexidades se separan por una concavidad muy leve que resulta en una superficie astragalar comparable a una incipiente silla de montar.

Calcáneo. El calcáneo es relativamente pequeño y de aspecto subpiramidal. Medialmente es de contorno subtriangular, con ápices de posición anterior, posterior y dorsal. Los márgenes ventral y posterodorsal son rectos mientras que el anterodorsal es cóncavo. La superficie de articulación para el astrágalo es fuertemente cóncava y se encuentra bien delimitada por márgenes óseos en forma de crestas que se extienden anterior y posterodorsalmente. El margen posterodorsal es especialmente prominente y conforma una suerte de labio poco saliente.

Carece de faceta fibular definida, al igual de lo que ocurre en *Lagosuchus* (Serenó y Arcucci, 1994).

En vista posterior el calcáneo es de contorno subtriangular. Su margen ventral es recto, mientras que los márgenes medial y lateral son subverticales en el tercio inferior y convergen en el resto de su extensión, hasta contactarse proximalmente. Lamentablemente la superficie posterior del hueso no se encuentra bien preservada y no pueden observarse caracteres anatómicos de importancia.

En vista lateral el calcáneo es también de contorno subtriangular, con los márgenes ventral y anterodorsal levemente cóncavos. Debido a la pobre preservación, el margen posterodorsal es de morfología incierta. La superficie lateral del calcáneo es suavemente convexa, hacia el centro presenta una depresión pobremente desarrollada, posiblemente natural o resultado de mala preservación.

En vista anterior, la superficie del calcáneo se encuentra dominada por el proceso anterior, fuertemente convexo, redondeado, y levemente dirigido medialmente.

En vista proximal el calcáneo es de contorno subtriangular. En su centro exhibe un fuerte proceso redondeado que conforma el ápice de la pirámide calcaneal. Este proceso se continúa mediante una fuerte cresta hacia el proceso posteromedial del calcáneo. Esta cresta

posiblemente constituya parte del contacto con la fibula, especialmente en su porción más proximal, donde se ensancha levemente en sentido transversal.

En vista proximal, la cara medial es cóncava, para articular con la cara lateral del astrágalo. El proceso anterior se encuentra curvado medialmente. Posteriormente el calcáneo se ensancha de manera gradual hasta conformar dos procesos (lateral y medial) pobremente desarrollados. El proceso medial, incompletamente preservado, se expande a modo de un reborde óseo subtriangular.

El proceso lateral, conocido como tubérculo del calcáneo, está representado por una prominencia subtriangular, poco desarrollada y comprimida transversalmente. Su cara lateral es recta.

La cara distal del calcáneo es prácticamente recta. La superficie para el contacto con el tarsal distal IV es levemente convexa, aunque la mala preservación impide una caracterización adecuada.

Comentarios. El astrágalo de *Lewisuchus* es muy semejante en la mayor parte de sus aspectos al de *Lagosuchus*. El calcáneo, sin embargo, difiere de *Lagosuchus* y se asemeja a Dinosauria basales como *Saturnalia* y *Eoraptor* en el que el margen posterior no es fuertemente cóncavo y en el menor desarrollo de los procesos lateral y medial (Langer, 2003; Sereno et al., 2013).

Notas anatómicas sobre el ejemplar holotipo de *Lewisuchus admixtus*

Bittencourt et al. (2014) describieron detalladamente el material holotipo de *Lewisuchus admixtus* (PULR 01), y fundamentaron su posición como un Dinosauriformes basal. Debido a que la descripción realizada por Bittencourt y colaboradores es detallada y profunda, no se realiza aquí una redescipción del material. Por el contrario, se revisan solo detalles de su anatomía a la luz de la información aportada por el nuevo ejemplar PULR V-111.

Dentario. Romer (1971) refirió en la descripción original un dentario incompleto al holotipo de *Lewisuchus admixtus*. Más recientemente, debido a sus características anatómicas generales, Bittencourt et al. (2014) consideraron que este elemento correspondía a un Arcosauriformes de la familia Proterochampsidae. Nuevos ejemplares aún sin publicar de *Lewisuchus* (observación personal), así como el material perteneciente a *Chanaresaurus*, permiten corroborar la primera asignación de Romer (1971). En efecto, Bittencourt et al. (2014) fundamentan su asignación a Proterochampsidae sobre la base de una cresta longitudinal que recorre gran parte del dentario, y su perfil notablemente elongado en vista lateral. Sin embargo, ambos caracteres existen en dinosaurios basales como *Panphagia*, *Eoraptor* y *Chanaresaurus*, y en consecuencia, la asignación a Proterochampsidae es ambigua. Al igual que en *Chanaresaurus*, el dentario de *Lewisuchus* presenta el extremo anterior curvado dorsalmente, mientras que en Proterochampsidae dicha curvatura no existe y los dentarios son mayormente rectos (Trotteyn et al., 2013). En consecuencia, se sigue aquí el criterio de Romer (1971) en considerar a este dentario como parte del holotipo de *Lewisuchus*.

Se ha preservado el dentario derecho casi completo (Romer, 1971, lo reconstruye como ventralmente incompleto). Se trata de un elemento notablemente elongado, de perfil dorsoventralmente bajo. Los márgenes dorsal y ventral son subparalelos y se curvan dorsalmente. En vista lateral el dentario exhibe una repisa longitudinal en la mitad ventral, que lo recorre en toda su longitud. Hacia el extremo anterior existen unos 4 forámenes de gran tamaño: uno de ellos se ubica en la esquina anteroventral del dentario, un segundo foramen a la altura del tercer diente y contactando el margen de la repisa longitudinal, un tercer foramen ubicado por detrás y cerca del margen alveolar, y un cuarto foramen de posición posterior, emplazado a la altura del sexto diente.

En vista medial la sínfisis del dentario es relativamente corta y alta, de contorno ovoidal. Su contacto con el dentario opuesto era libre, sin incluir fusión de la sínfisis dentaria. El canal de meckel comienza en la esquina posteroventral de la sínfisis dentaria. Los márgenes dorsal y ventral de dicho surco divergen posteriormente. Esto implica la presencia de un esplenial notablemente elongado y de contorno subtriangular.

Cuenta con 20 posiciones dentarias. Debido a su mala preservación, no es posible saber si poseía alvéolos discretos o los dientes eran efectivamente anquilotecodontes. No es posible reconocer placas interdientarias. Los dientes se encuentran cubiertos por pegamento y numerosos detalles de su anatomía permanecen desconocidos, incluyendo la morfología y cantidad de dentículos en las carenas. Los dientes son semejantes a aquellos presentes en *Agnosphytis* (Fraser et al., 2010) y *Lewisuchus* (material no publicado, observación personal), no son del morfotipo típicamente carnívoro. Se encuentran curvados caudalmente y relativamente bien comprimidos transversalmente. Son abultados en sentido labial; hacia las carenas mesial y distal la corona se comprime labiolingualmente.

Neurocráneo. La región neurocraneana de *Lewisuchus* se ha preservado prácticamente completa y la descripción brindada por Bittencourt et al. (2014) es muy detallada y precisa. Sin embargo, existen algunos rasgos en los cuales la interpretación de los autores difiere de la presente contribución y en consecuencia, se brinda una breve redesccripción del neurocráneo del holotipo de *Lewisuchus*. Lamentablemente, gran parte de la cápsula ótica se encuentra erosionada, y el lado derecho del neurocráneo está fuertemente deformado (Figura 32).

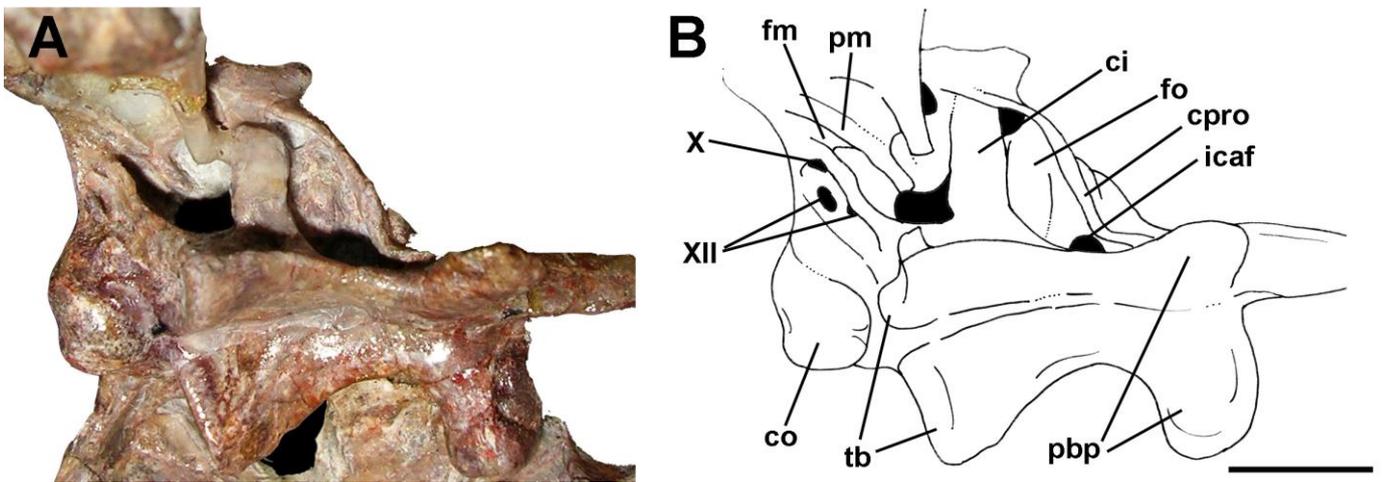


Figura 32. Neurocráneo de *Lewisuchus admixtus* (PULR 06) en vista láteroventral derecha. Referencias: *ci*, cresta interfenestral; *co*, cóndilo occipital; *fo*, fenestra oval; *pbp*, proceso basipterigoideo; *pm*, pilar metótico; *tb*, tuberosidad basal; *V*, *X*, *XII*, entrada de los nervios *V*, *X*, *XII*. Escala: 1 cm.

En vista lateral izquierda se observan la mayor parte de las estructuras anatómicas relevantes (Figura 33). *Lewisuchus* se asemeja en la mayor parte de sus rasgos generales al neurocráneo de “*Marasuchus lilloensis*”. El receso ótico es amplio, de contorno subcircular. En el margen anterior no se han preservado los vestigios de la entrada del nervio trigémino (V). Dentro del receso ótico, por detrás de las crestas proóticas se encuentran dos forámenes: en posición dorsal el pasaje del nervio facial (VII) y en posición ventral y de mayor tamaño, la apertura para la entrada de la arteria carótida interna. Anteriormente, se encuentra una amplia y profunda concavidad que es separada dorsoventralmente por una gruesa cresta interfenestral (descrita como “middle strut” por Bittencourt et al., 2014). Esta separa dos fenestras, una anterior, que es aquí interpretada como la fenestra oval, y otra de posición más posterior, posiblemente homologable a la fenestra pseudorotunda de terópodos derivados (Chatterjee, 1995) y determinada como la fenestra oval y salidas de los nervios VII, IX, X por Romer (1972). Anteriormente, se encuentra una cresta metótica incompletamente preservada. Esta aparentaba ser relativamente robusta y delimitaba lateralmente una fenestra metótica.

Posteriormente, emplazados dentro de un receso común ubicado por sobre el cuello del cóndilo occipital se encuentran tres forámenes notorios, de los cuales el dorsal es el de mayor tamaño. Este último ha sido determinado por Bittencourt et al. (2014) como el pasaje del nervio accesorio (XI). Sin embargo, es posible identificarlo con la salida del nervio vago (X), debido a similitudes en morfología y posición con aquel de “*Marasuchus lilloensis*”. Los restantes dos forámenes son pequeños y de contorno subcircular y pueden ser reconocidos como el pasaje doble del nervio hipogloso (XII), tal como fuera identificado por Bittencourt et al. (2014). Romer (1971) determinó como el pasaje del nervio XII a lo que aquí (coincidiendo parcialmente con Bittencourt et al., 2014) se describe como las salidas conjuntas de los nervios XII y X.

Dorsal a la fenestra pseudorotunda existe una amplia concavidad ciega, dorsalmente delimitada por una lámina, que es aquí identificada como el receso timpánico dorsal, de acuerdo con Bittencourt et al. (2014).

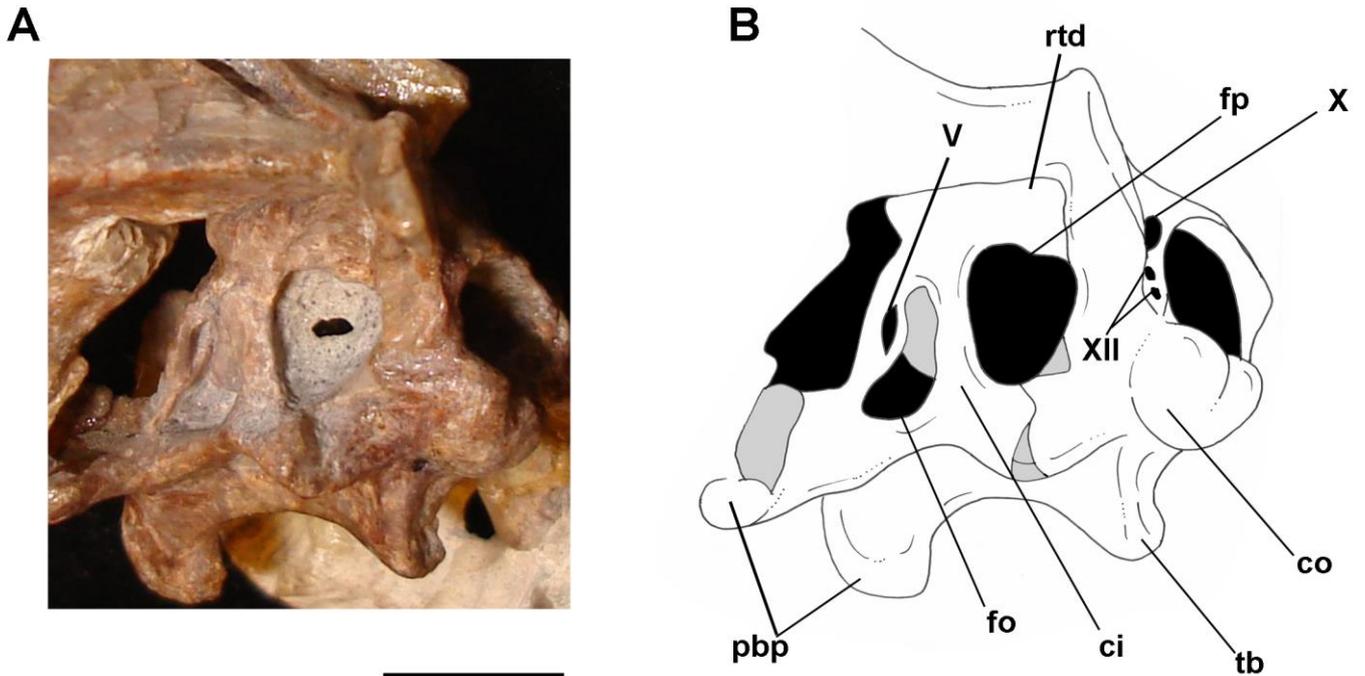


Figura 33. Neurocráneo de *Lewisuchus admixtus* (PULR 06) en vista lateral izquierda. Referencias: ci, cresta interfenestral; co, cóndilo occipital; cpro, cresta proótica; fm, fenestra metótica; fp, fenestra pseudorotunda; ica, foramen para la arteria carótida interna; pbp, proceso basipterigoideo; pm, pilar metótico; rtd, receso timpánico dorsal; tb, tuberosidad basal; VII, X, XII, entrada de los nervios VII, X, XII. Escala: 1 cm.

En vista lateral izquierda, la profunda deformación y deficiente preservación dificultan el reconocimiento de rasgos anatómicos de importancia. Se reconoce la presencia de dos grandes fenestras [identificadas aquí como oval (interpretada como salida del nervio V por Romer, 1972) y pseudorotunda] separadas por una robusta cresta interfenestral (“middle strut” de Bittencourt et al., 2014). Un amplio foramen ubicado por delante de la fenestra oval, de contorno elipsoidal, se reconoce como el pasaje del nervio trigémino (V). Se observa asimismo un amplio receso timpánico dorsal ubicado por sobre la fenestra pseudorotunda.

Bittencourt et al. (2014) reconocen en el margen posterodorsal de la fenestra oval una proyección que determinan como parte de la columela. Debido a la mala preservación y deformación del ejemplar no hemos podido corroborar la identidad de ese accidente óseo.

Comentarios sobre el neurocráneo. Como fuera indicado más arriba, la anatomía del neurocráneo en *Lewisuchus* es notablemente similar a la de *Lagosuchus*. Ambos comparten rasgos como la abertura del nervio vago individualizada y orientada posteriormente, cresta interfenestral internalizada, y salida separada del nervio glossofaríngeo. Un carácter que permite diferenciar a simple vista a ambos taxones es la morfología diferente de la cresta interfenestral. Mientras que en *Lagosuchus* esta cresta es reativamente delgada, en *Lewisuchus* es notablemente gruesa y anteroposteriormente amplia. Esta condición se desconoce en otros Dinosauriformes basales y posiblemente constituya una autapomorfía de este taxón.

Columna vertebral. Bittencourt et al. (2014) indican que *Lewisuchus* poseería unas 7 vértebras cervicales, un número equivalente al reconstruido por Piechowski y Dzik (2010) para *Silesaurus*. Sin embargo, vale la pena remarcar que la transición cérvico-dorsal en los

materiales descritos por dichos autores se encuentra notablemente dañada, y en consecuencia, este conteo debe ser considerado tentativo. Para *Lagosuchus talampayensis* Bonaparte (1975) incluyó un conteo de 9 vértebras cervicales sobre la base de dos ejemplares articulados y sin deformación. En *Lagosuchus* las vértebras cervicales posteriores se caracterizan por un centro vertebral relativamente corto y alto con caras articulares anterior y posterior a diferente altura, espinas neurales dirigidas anteriormente, prezigapófisis dirigidas dorsalmente y extendidas por delante del margen anterior del centro vertebral (Bonaparte, 1975). Estas características son retenidas en la vértebra identificada por Bittencourt et al. (2014) como la primera vértebra dorsal. Más aún, este elemento posee una costilla articulada relativamente corta, que condice con su posible identificación como una vértebra cervical. Por otro lado, la vértebra determinada por Bittencourt et al. (2014) como la segunda dorsal posee una costilla notablemente larga y gruesa que la permite determinarla con seguridad como el primer elemento dorsal.

En consecuencia, es posible concluir que holotipo de *L. admixtus* poseía al menos unas 8 vértebras en el cuello, y muy probablemente su conteo total sería de 9 cervicales, tal como ocurre en taxones relacionados como *Lagosuchus* o *Eoraptor*.

Sinonimia entre *Lewisuchus admixtus* y *Pseudolagosuchus major*

Arcucci (1987) describió el género y especie *Pseudolagosuchus major* sobre la base de cuatro ejemplares incompletos pero informativos (Figura 34). Posteriormente, Arcucci (1997) sugiere que *Lewisuchus* debe ser excluído de los Sphenosuchia, y debe ser considerado como un Dinosauriformes. Sobre esta base, así como por la revisión de diversos materiales, Arcucci (1997, 1998, 2005) concluye que *Pseudolagosuchus major* debe ser considerado como un sinónimo más reciente de *Lewisuchus admixtus*. Este criterio fue

posteriormente fundamentado por Nesbitt y colaboradores (Nesbitt et al., 2010; Nesbitt, 2011). Más recientemente, Novas et al. (2015) propusieron la sinonimia entre ambos taxones sobre la base del hallazgo del ejemplar PULR V-111. Este ejemplar posee una gran cantidad de material solapable con ejemplares previamente descritos de *Lewisuchus* y *Pseudolagosuchus*.

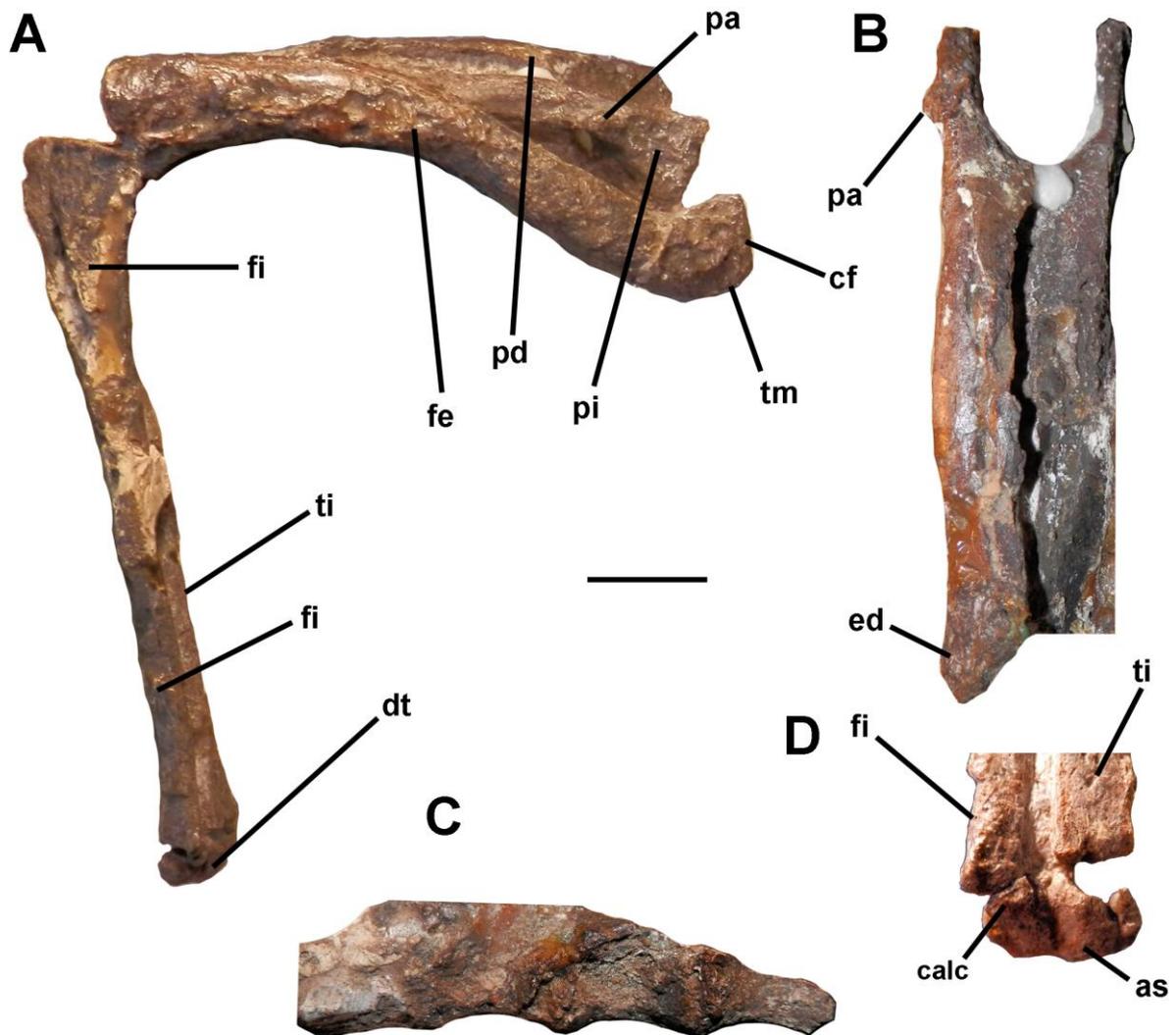


Figura 34. Ejemplar holotipo de *Pseudolagosuchus* major (=Lewisuchus admixtus) (PVL 4829). A, vista lateral de miembro posterior izquierdo incompleto y de ambos pubis; B, vista anterior de pubis incompletos; C, vista lateral izquierda de tres

vértebras sacras; D, vista posterior de los tarsales proximales y extremo distal de tibia y fibula. Referencias: as, astrágalo; calc, calcáneo; cf, cabeza femoral; dt, tarsales distales; ed, extremo distal; fe, fémur; fi, fibula; pa, proceso ambiens; pd, pubis derecho; pi, pubis izquierdo; ti, tibia; tm, trocánter mayor. Escala: A-C, 2 cm; D, 1 cm.

En este respecto, aunque el ejemplar holotipo de “*Pseudolagosuchus*” (PVL 4629) se encuentra muy pobremente preservado y es poco informativo, posee una serie de rasgos que comparte con el nuevo ejemplar de *Lewisuchus*. Ambos se diferencian de otros dinosauriformes basales como *Lagosuchus* y *Silesaurus*, en el extremo distal de la tibia expandido anteroposteriormente y de contorno subrectangular. Asimismo, son semejantes en proporciones y morfología general del fémur, tibia y pubis. Los elementos tarsales se encuentran muy dañados en el holotipo de *Pseudolagosuchus*, por lo que el reconocimiento de caracteres es dificultoso. En uno de los ejemplares referidos a este taxón (MACN PV 18954; Arcucci, 1987) el astrágalo y calcáneo se encuentran muy bien preservados. Esto permite reconocer que los ejemplares referidos a *Pseudolagosuchus* y *Lewisuchus* son muy semejantes en proporciones y morfología general, y que ambos comparten la presencia apomórfica de un surco sigmoideo ubicado hacia el margen lateral del extremo anterior del astrágalo (véase Arcucci, 1987).

En conclusión, *Pseudolagosuchus major* Arcucci, 1987 es considerado aquí como un sinónimo más reciente de *Lewisuchus admixtus* Romer, 1971.

CAPÍTULO 9

DESCRIPCIÓN DEL NUEVO DINOSAURIFORMES *CHANARESAURUS* *ANTIQUUS* NOV. GEN. NOV. SP. DE LA FORMACION CHAÑARES

Introducción

La diversidad y anatomía de los dinosauriformes de Chañares se han visto incrementadas recientemente por las nuevas exploraciones paleontológicas organizadas por los doctores Julia Desojo (Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires) y Lucas Fiorelli (Centro Regional de Investigaciones de La Rioja, Anillaco). Estas exploraciones resultaron en el hallazgo de un esqueleto parcial de un Dinosauriformes en esta formación. El tamaño y las características generales de este ejemplar permiten reconocerlo como diferente de *Lewisuchus admixtus* o *Lagosuchus talampayensis*. Por el contrario, sus rasgos anatómicos son notablemente derivados y lo acercan a los Dinosauria Saurischia.

El nuevo espécimen está en proceso de preparación técnica en el Museo Argentino de Ciencias Naturales bajo la dirección científica del Dr. Fernando Novas, y se encuentra alojado de manera provisoria en dicha institución. Este hallazgo constituye un valioso descubrimiento que sin dudas incrementa la información disponible sobre los primeros Dinosauria. En la presente contribución se compara y describen en detalle los elementos disponibles de este nuevo taxón. En capítulos posteriores se analizará en algún detalle y se fundamentará su posición filogenética.

DINOSAURIA Owen, 1842

SAURISCHIA Seeley, 1887

Chanaresaurus antiquus nov. gen. nov. sp.

Holotipo. CRILAR-Pv 562, húmero y escápulocoracoides izquierdos articulados (Apéndice 8).

Paratipo. CRILAR-Pv 563, elementos desarticulados íntimamente asociados y entremezclados entre sí y con el holotipo. Su tamaño es concordante con individuos de tamaño semejante. Consiste en premaxilar derecho, postorbital derecho, prefrontal izquierdo, lacrimal izquierdo, palatino izquierdo, pterigoides derecho, prearticular derecho, dentario derecho, axis, cuerpo de vértebra cervical anterior, dos vértebras dorsales, vértebra sacra, vértebra caudal, costillas, elementos gastrales, 2 fémures izquierdos y derecho incompletos, tibia izquierda, fibula derecha, y calcáneo izquierdo (Apéndice 8).

Diagnosis. Dinosauriformes diagnosticable sobre la base de las siguientes autapomorfías: 1- fenestra palatal accesoria en el margen posteromedial del palatino, 2- proceso anterior del lacrimal sublaminar, dorsoventralmente expandido en la base y anteroposteriormente extenso, duplicando en tamaño la longitud del proceso ventral, 3- cabeza humeral compleja con una cresta longitudinal proximomedial y una segunda cresta baja y aguda, de posición central, 4- húmero con cresta bicipital extendida distalmente hasta casi alcanzar el nivel distal de la cresta deltopectoral, y 5- coracoides con foramen coracoideo sin apertura medial.

Etimología. “*Chanares*” por “Los Chañares”, localidad y unidad estratigráfica de donde proviene el holotipo; y “*saurus*” del Latín, reptil. El nombre de la especie, “*antiquus*”, deriva del Latín, y significa antiguo.

Posición geográfica y estratigráfica. Área de Chañares, 3 km al norte del brazo norte del Río Chañares y 5 km al suroeste de la Puerta de Talampaya, sección inferior de la Formación Chañares, Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, Provincia de La Rioja, Argentina.

Premaxilar. Se ha obtenido un premaxilar derecho casi completo con dos dientes (Figura 35).

Se trata de un elemento grácil y fuertemente comprimido transversalmente. En vista dorsal es prácticamente laminar, por lo que es posible que el rostro de *Chanaresaurus* fuese transversalmente estrecho.

En vista lateral el cuerpo del hueso es de contorno subtriangular, notablemente más largo que alto. Se encuentra dividido en dos sectores: el sector posterior está ocupado por la depresión que conforma la fosa narial de extensión anteroventral a las narinas, y una mitad anterior convexa que está perforada por numerosos forámenes. Existen tres forámenes notables que se disponen verticalmente cerca del margen anterior del premaxilar. Existe un notable foramen ubicado dentro de la fosa narial, en cercanías del margen ventral.

En vista lateral el proceso nasal es notablemente elongado, se aguza posteriormente y es de sección subcircular; se orienta subparalelo al margen alveolar. El margen dorsal del

cuerpo del hueso forma un ángulo de unos 25° con el margen alveolar. Anteriormente al proceso nasal, el margen dorsal del premaxilar es suavemente convexo y se curva ventralmente hasta alcanzar el margen alveolar, resultando en un borde anterior redondeado.

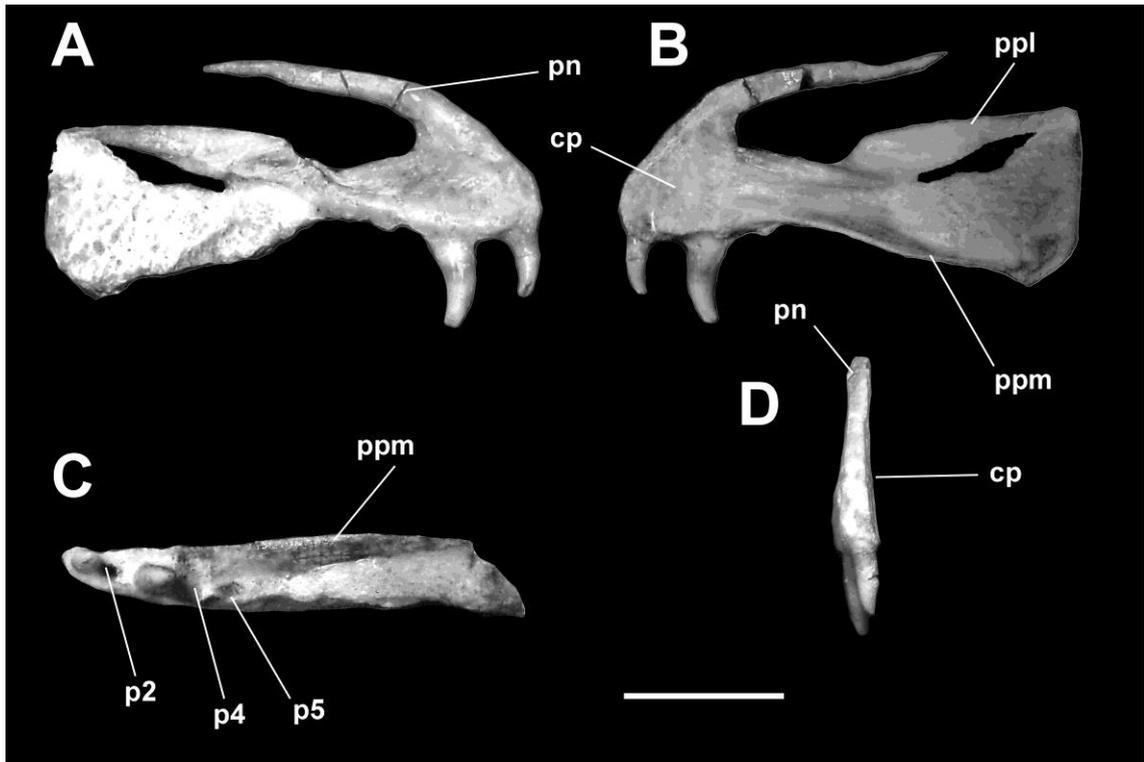


Figura 35. Premaxilar derecho de *Chanaresaurus antiquus nov.* (CRILAR-Pv 563) en vistas: A, lateral; B, medial; C, ventral; D, anterior. Referencias: cp, superficie de contacto con el premaxilar del lado opuesto; p2,4,5, posición de los dientes 2,4,5; pn, proceso nasal; ppl, proceso posterolateral; ppm, proceso posteromedial. Escala: 1 cm.

En vista medial el cuerpo del premaxilar es prácticamente recto y plano, con la excepción de un suave surco poco definido que recorre la mitad posterior del hueso, subparalelo al margen alveolar y que constituiría la superficie de contacto con el proceso

premaxilar del maxilar. La cara medial del elemento está ocupada en gran parte por la superficie de contacto con el premaxilar del lado opuesto.

El proceso posterior del premaxilar es de base subrectangular, con los márgenes dorsal y ventral subparalelos. En vista lateral se encuentra representado por un suave escalón subhorizontal. Medialmente está excavado por un surco longitudinal cuyo límite dorsal lo constituye una pronunciada cresta ósea subhorizontal.

El proceso posterior del hueso se encuentra dividido en dos: un proceso posterolateral y otro posteromedial. El posterolateral es grácil y agudo, con márgenes que convergen posteriormente. Es proceso es transversalmente angosto, sublaminar, con márgenes dorsal y ventral agudos. El margen ventral presenta en su tercio anterior una débil lámina que lo recorre hasta alcanzar la base del proceso.

Su margen dorsal es recto y anteriormente presenta un quiebre abrupto, que orienta su base en sentido subvertical. Esta base conforma un escalón que constituye el límite posteroventral de la fosa narial. Tanto en sus caras lateral como medial el proceso es plano, a débilmente cóncavo.

Debido a la presencia de sedimento, el proceso posteromedial se expone solo en vista medial. Es laminar y se origina anteriormente al proceso posterolateral, mientras que su extremo posterior termina casi a su mismo nivel. Se trata de una lámina reflexa que se curva medialmente hacia el margen ventral, resultando en un amplio y profundo surco medial que alcanza anteriormente el nivel del tercer diente premaxilar y que constituiría una importante superficie de contacto para el proceso premaxilar del maxilar.

Se han preservado solo dos dientes, aunque el conteo de los espacios dentarios indica una fórmula dentaria de 5. El tamaño de los alvéolos, así como los dientes preservados, sugieren cierto grado de heterodoncia. Los dos primeros dientes habrían sido de tamaño

pequeño, mientras que los dientes tercero y cuarto habrían sido de mayor talla, para disminuir nuevamente de tamaño hacia el quinto diente. Sobre la base de los dientes preservados, la corona del primer diente equivale solo a un 60% del tamaño de la corona del tercer diente. Los espacios dentarios son de contorno subcircular, con excepción del quinto, el cual es labiolingualmente más angosto y mesiodistalmente más elongado. Este se encuentra ubicado a la altura de la base del proceso posteromedial del premaxilar.

Los dientes son cónicos, bien curvados hacia atrás. Carecen de crestas, quillas o carenas, con la excepción de débiles estrías de esmalte que recorren su corona. Los dientes aparentemente están fusionados al hueso, resultando en una implantación anquilotecodonte.

Postorbital. Se ha recolectado un postorbital derecho completo que aún posee su superficie medial con sedimento (Figura 36). En su morfología y aspecto generales es muy semejante al descrito para *Lewisuchus* por Bittencourt et al. (2014). Se trata de un hueso trirradial que contacta anterior y medialmente con el frontal, posteriormente con el escamoso y distalmente con el yugal.

Una lámina orbital en forma de semicírculo se desarrolla en la esquina orbitaria del postorbital. Esta lámina se encuentra delimitada dorsal y ventralmente por márgenes anteriores suavemente cóncavos. El margen orbitario está levemente engrosado y exhibe ornamentación superficial rugosa subvertical. Esta lámina orbital es medialmente cóncava y se orienta levemente en sentido lateral, cerrando parcialmente la cavidad orbitaria, lo que se aprecia especialmente cuando se observa en vista anterior. El proceso frontal, es más corto que el 50% de la longitud del proceso ventral para el yugal y sobrepasa en un 10% al proceso posterior. Se encuentra orientado en sentido anterodorsal. Su extremo anterior es

dorsalmente convexo y está algo curvado ventralmente. Posterior a dicho proceso el margen dorsal es fuertemente cóncavo, especialmente a nivel de la fosa supratemporal.

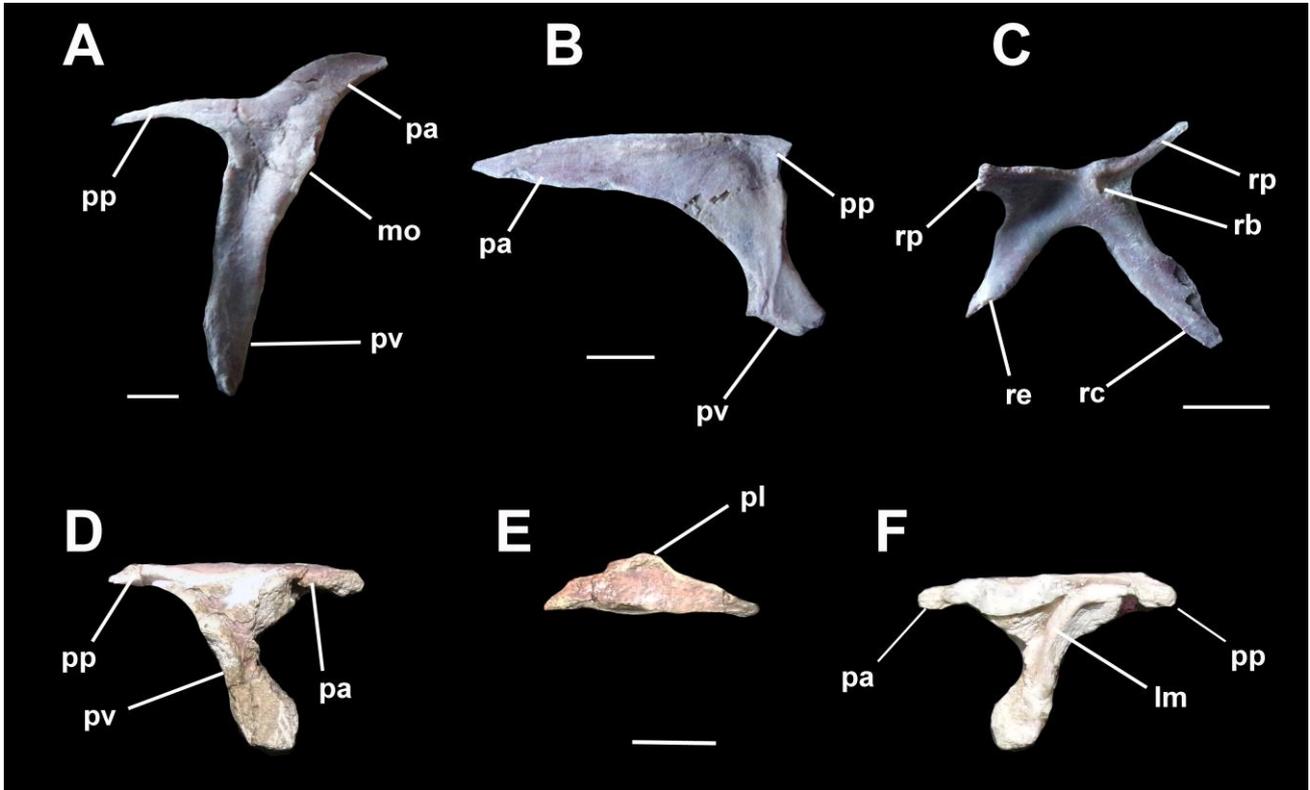


Figura 36. Elementos craneanos de *Chanaresaurus antiquus nov.* (CRILAR-Pv 563). A, postorbital derecho en vista lateral; B, lacrimal derecho en vista medial; C, posible pterigoides derecho incompleto en vista ventral; D-F, prefrontal izquierdo en vistas D, lateral; E, dorsal; F, medial. Referencias: lm, lámina medial; mo, margen orbitario; pa, proceso anterior; pl, proceso lateral; pp, proceso posterior; pv, proceso ventral; rb, rama parabasiesfenoidea; rc, rama para el cuadrado; re, rama para el ectopterygoides; rp, rama palatina. Escala: 1 cm.

El margen orbitario se encuentra representado por un suave reborde óseo poco saliente, delimitado dorsolateralmente con una suave concavidad longitudinal.

El proceso posterior es relativamente agudo y corto. Carece de ornamentación en su cara lateral y dorsalmente presenta una leve cresta que separa las caras lateral y dorsal del hueso.

En vista lateral la superficie del proceso posterior es levemente.

El proceso ventral es el de mayor tamaño. Es prácticamente recto, con una curvatura posteriormente. El margen orbital es convexo en su mitad dorsal y recto distalmente, mientras que el margen posterior es suavemente convexo a lo largo de toda su extensión.

El extremo distal es de contorno subtriangular. Presenta dos depresiones de orientación dorsoventral que se desarrollan a lo largo de los márgenes anterior y posterior del hueso. La depresión posterior representa la articulación para el hueso yugal, y está delimitada anteriormente por un débil escalón óseo.

Prefrontal. Se ha recuperado un prefrontal izquierdo, aún cubierto parcialmente por roca y relativamente mal preservado (Figura 36). El proceso ventral se encuentra muy incompleto y no puede reconocerse su longitud total. En *Chanaresaurus*, al igual de lo que ocurre en la mayor parte de los dinosaurios basales (Gauthier, 1986), el prefrontal se encuentra sin fusionar al hueso lacrimal.

Es un hueso trirradiado que contacta anterolateralmente con el lacrimal y medialmente con el frontal y el nasal. Los procesos anterior y posterior son agudos y relativamente delgados, con sus extremos algo orientados ventralmente. Son subiguales en desarrollo y extensión. En sección son de contorno subtriangular, dorsoventralmente comprimidos.

Medialmente, el prefrontal se encuentra recorrido por una cresta en forma de semicírculo que comienza en el margen más anterior del proceso anterior y se curva en su recorrido hasta cubrir gran parte del proceso ventral del lacrimal. Esta cresta posee su margen anterior cóncavo y el posterior convexo. Es delimitada anterior y dorsalmente por un surco profundo y de dirección subhorizontal que forma parte del ducto naso-lacrimal. Este surco ocupa gran parte de la extensión del proceso posterior a lo largo de su superficie medial.

En vista dorsal el prefrontal es de contorno subtriangular, con los extremos anterior y posterior agudos. La superficie dorsal se encuentra recorrida por numerosas rugosidades y surcos débiles. El margen medial, para el contacto con los nasales y frontales es prácticamente recto y dorsoventralmente laminar. El margen lateral es sigmoideo y se encuentra representado por un suave engrosamiento longitudinal. Sus secciones anterior y posterior son suavemente cóncavas y su porción central conforma un vértice prominente y redondeado.

Lacrimal. Se ha conservado un lacrimal izquierdo en vista medial. Es un elemento que contacta anterior y medialmente con el nasal, posteriormente con el frontal, distalmente con el yugal, y posterolateralmente con el prefrontal (Figura 36). Es transversalmente comprimido, sublaminar y de superficie medial prácticamente lisa. En vista medial tiene contorno en forma de “L” invertida. Su margen dorsal es recto, mientras que los márgenes anterior y posterior son cóncavos. Su margen orbitario es suavemente cóncavo y compartía el límite posterior de la órbita con el hueso prefrontal. No se observa pneumatización evidente.

El proceso anterior es de contorno subtriangular, dorsoventralmente alto en su base y con el extremo anterior agudo. Este proceso es notablemente elongado y duplica en su longitud al proceso ventral, una característica ausente en otros dinosauriformes basales, y posiblemente autapomórfica de *Chanaresaurus*. Este proceso presenta su margen dorsal recorrido por un pequeño escalón óseo que se prolonga a lo largo de todo el lacrimal, y que a partir de la mitad posterior exhibe un suave surco que representa la articulación para el prefrontal. Su margen ventral es laminar y suavemente cóncavo.

El proceso posterior del lacrimal se ha conservado a modo de un molde en la roca. Es de contorno subtriangular y notablemente corto, representa menos de un séptimo de la longitud del proceso anterior y aproximadamente un cuarto de la extensión del proceso ventral. La base del proceso indica que este sería algo más grueso transversalmente que el proceso anterior. Anteriormente está delimitado por una concavidad bien definida que representa la superficie de apoyo para el hueso prefrontal.

El proceso ventral es notablemente corto y comprimido transversalmente, sublaminar. Presenta los márgenes anterior y posterior cóncavos, lo que resulta en un suave constreñimiento de la parte central del vástago. Así, el proceso ventral se expande distalmente para conformar la superficie de articulación con el yugal, carece de la torsión típica de sauropodomorfos basales como *Pantyraco* (Galton y Kermack, 2010). La superficie lateral exhibe una débil cresta ósea que recorre al hueso desde la esquina posteromedial del margen orbitario, y que oblicuamente se dirige hasta el margen anteroventral del proceso descendente. Esta cresta posee una bifurcación a la mitad de la altura del proceso ventral. Esta bifurcación delimita el margen ventral del foramen del ducto nasolacrimal, y distalmente conforma el margen orbital del hueso hasta alcanzar el extremo distal. El ducto lacrimal está representado por un foramen de contorno ojival parcialmente expuesto medialmente. Se delimita medial y lateralmente por láminas óseas bien definidas,

que al converger dorsalmente conforman un leve abultamiento. La lámina resultante de dicha convergencia se prolonga dorsalmente hasta alcanzar la altura media del proceso posterior.

Palatino. Se ha recolectado un palatino izquierdo incompleto sin su mitad posterior (Figura 37). Se encuentra parcialmente cubierto por sedimento y solo se expone su cara dorsolateral. Debido a esta escasa exposición se desconocen sus contactos con el lacrimal, vómer o pterigoides.

El proceso anterior es agudo, laminar, y de contorno subtriangular, con el ápice orientado anterodorsalmente. En un elemento relativamente estrecho en sentido transversal, lo que sugiere que *Chanaresaurus* tendría un hocico relativamente delgado. La superficie lateral es lisa, con la excepción de un marcado escalón que lo recorre a lo largo de su margen ventral, para el contacto con el maxilar. Por debajo de dicho escalón existe un proceso laminar que se dirige anteriormente y que constituiría parte de la articulación del margen medial del maxilar. Dicho proceso está separado del proceso anterior por una escotadura estrecha y aguda.

En el margen posterodorsal del palatino existe una suave concavidad que define una posible fenestra palatal accesoria, tal como ocurre en diversos Pseudosuchia (Serenó, 1991; Nesbitt, 2011) y terópodos celurosaurios derivados (e.g., *Tyrannosaurus*, *Deinonychus*; Rauhut, 2003).

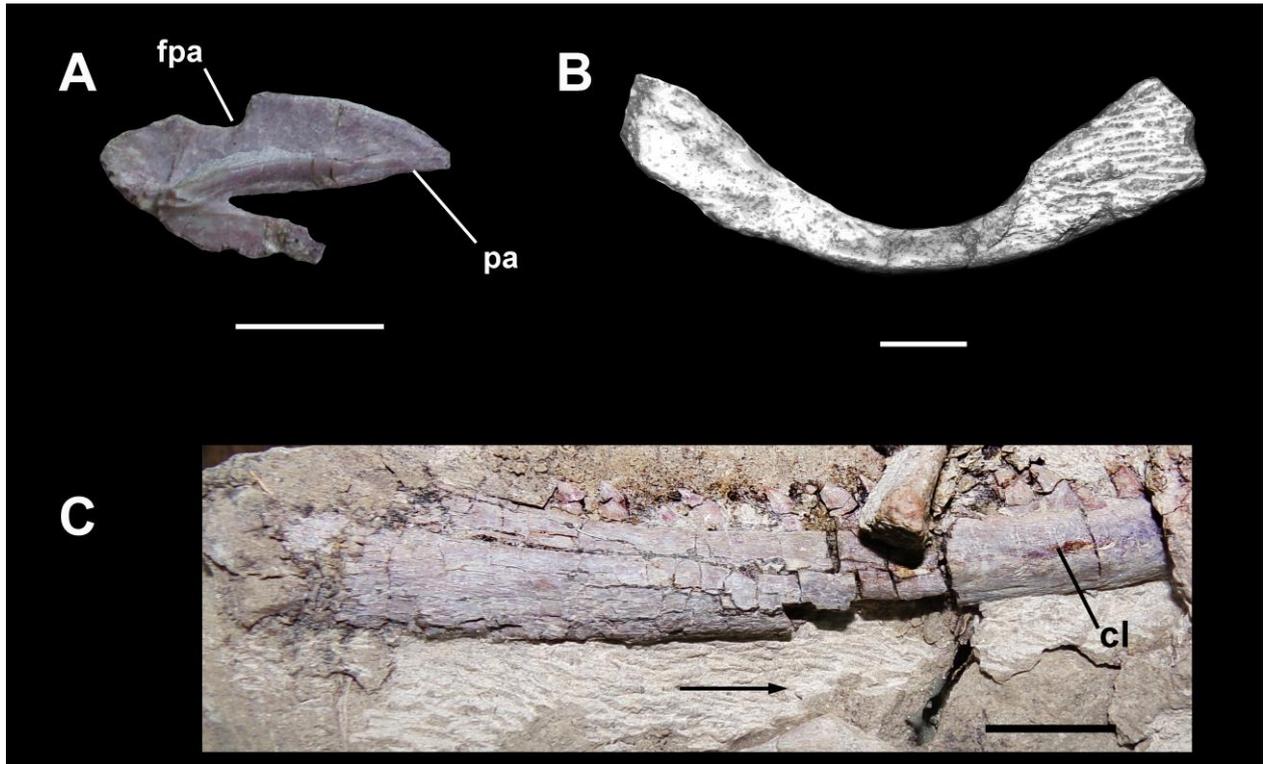


Figura 37. Elementos craneanos de *Chanaresaurus antiquus nov.* (CRILAR-Pv 563). A, palatino izquierdo incompleto en vista dorsolateral; B, prearticular derecho en vista medial; C, dentario derecho en vista lateral. La flecha indica hacia dónde se dirige el rostro. Referencias: cl, cresta longitudinal del dentario; fpa, fenestra palatal accesoria; pa, proceso anterior. Escala: 1 cm.

Pterigoides. Se ha preservado parte de un posible pterigoides derecho, expuesto en su cara ventral (Figura 36). Se han conservado las ramas para la articulación con el ectopterigoides y el cuadrado, y existen fragmentos que evidencian la presencia de las ramas palatinas y parabasiesfenoidea. Esta última está representada por la base, que se orienta en sentido posteromedial. La rama palatina se orienta anteriormente y se ubica hacia el margen medial del elemento. No existen evidencias de dientes pterigoideos, aunque puede deberse a preservación insuficiente del espécimen.

El cuerpo del pterigoides se encuentra constreñido en su sector medio. En esta región exhibe la base de un proceso ventral, tal como ocurre en *Lewisuchus*. Posteriormente el pterigoides está bien excavado por una amplia concavidad profunda de contorno subtriangular. Anteriormente al constreñimiento medio, el hueso se expande transversalmente, conformando una superficie amplia y levemente cóncava.

La rama para la articulación con el cuadrado es elongada y aguda, comprimida dorsoventralmente. Su margen anterior es suavemente convexo y el posterior algo sigmoideo: cerca de la base es cóncavo, se torna levemente convexo hacia el extremo y luego vuelve a tornarse cóncavo. La superficie ventral del elemento es débilmente cóncava, con una suave lámina orientada oblicuamente.

La rama de cuadrado se separa de la rama para el ectopterigoides por una profunda concavidad lateral en forma de “U” abierta. La rama para el ectopterigoides es relativamente delgada y de márgenes anterior y posterior subparalelos, suavemente convergentes hacia el extremo lateral. La superficie ventral es suavemente cóncava en la base de la rama y se torna recta más lateralmente.

Se encuentra preservada la base de la rama palatina. Es transversalmente ancha y su margen medial está levemente curvado ventralmente. Aparentemente se encontraba orientada a un ángulo de 90° con respecto a la rama ectopterigoidea. La pobre preservación del elemento impide reconocer caracteres anatómicos adicionales.

Prearticular. Se ha recolectado un prearticular derecho aún cubierto parcialmente en roca (Figura 37). Se trata de un elemento notablemente elongado y delgado, comprimido transversalmente. Su porción central tiene forma de varilla, comprimida transversalmente, y tanto hacia los extremos anterior como posterior el prearticular se expande

dorsoventralmente. Se encuentra fuertemente curvado en sentido ventral, con su margen cóncavo de posición dorsal.

Medialmente la superficie del hueso es totalmente lisa, algo convexa. Por otro lado, en la cara medial exhibe un suave surco que recorre al elemento en toda su longitud y se hace más evidente en el extremo anterior. Este surco separa las superficies de contacto para los huesos articular y antarticular (*sensu* Madsen, 1976). Debido a su preservación, este sector no permite reconocer numerosas características anatómicas. Puede observarse una prominencia en forma de tubérculo anteroposteriormente orientado que conformaría la base de la superficie de apoyo para el antarticular. Esta superficie está ventralmente delimitada por el surco longitudinal mencionado anteriormente. La superficie de articulación para el hueso articular está representada por una suave cresta cercana al margen ventral del hueso. Por debajo de esta existen fragmentos óseos que posiblemente representen parte del hueso articular.

El extremo posterior es redondeado, y notablemente comprimido transversalmente, sin prominencias evidentes para la articulación con el hueso coronoides.

Dentario. Se ha recolectado un dentario derecho incompleto y con la superficie medial aún incluida en sedimento (Figura 37). El dentario presenta un contorno débilmente subtriangular. Los márgenes dorsal y ventral convergen suavemente anteriormente. El margen dorsal es suavemente cóncavo y el ventral algo convexo. Esto resulta en que el dentario presenta una suave curvatura dorsal, especialmente en su extremo anterior.

En vista lateral el dentario es prácticamente liso, con excepción de un fuerte escalón óseo longitudinal que se ubica en la mitad ventral del dentario. Este escalón se delimita dorsal y ventralmente por unos surcos poco profundos.

Cuenta con unos 17 dientes cuya pobre conservación impide la descripción y análisis de los denticulos y otros detalles morfológicos. Su morfología es muy semejante a la de *Lagosuchus* y *Lewisuchus*; son levemente comprimidos labiolingualmente, y se encuentran curvados posteriormente. No puede reconocerse si se implantaban en alvéolos o si por el contrario, se fusionan al hueso.

Columna vertebral. La columna vertebral de *Chanaresaurus* se encuentra pobremente representada, se ha recuperado un axis completo, un centro cervical postaxial, dos vértebras dorsales incompletas, una vértebra sacra aún embebida en sedimento, y una vértebra caudal fragmentaria (Figura 38).

Las vértebras cervicales son elongadas y comprimidas transversalmente, comparten la existencia de una quilla longitudinal ventral en el centro, que lo distingue de *Lewisuchus*. El centro vertebral es proporcionalmente pequeño, cuando es comparado con el arco neural. Por otro lado, las vértebras dorsales, sacra y caudal son transversalmente anchas y proporcionalmente cortas, carecen de quilla ventral y las superficies articulares del centro anterior y posterior poseen un agudo y prominente anillo óseo periférico.

Los arcos neurales fusionados al centro sugieren que el ejemplar habría adquirido madurez esquelética.

Axis. El axis posee un centro vertebral notablemente elongado. La altura dorsoventral del centro vertebral equivale aproximadamente a un 60% de su longitud anteroposterior (Figura 38). Es proporcionalmente pequeño, a semejanza de lo que ocurre en *Silesaurus* (Piechowski y Dzik, 2010). En vista posterior, la superficie articular del centro es levemente más alta en sentido dorsoventral que transversalmente ancha, y es de contorno subovoidal.

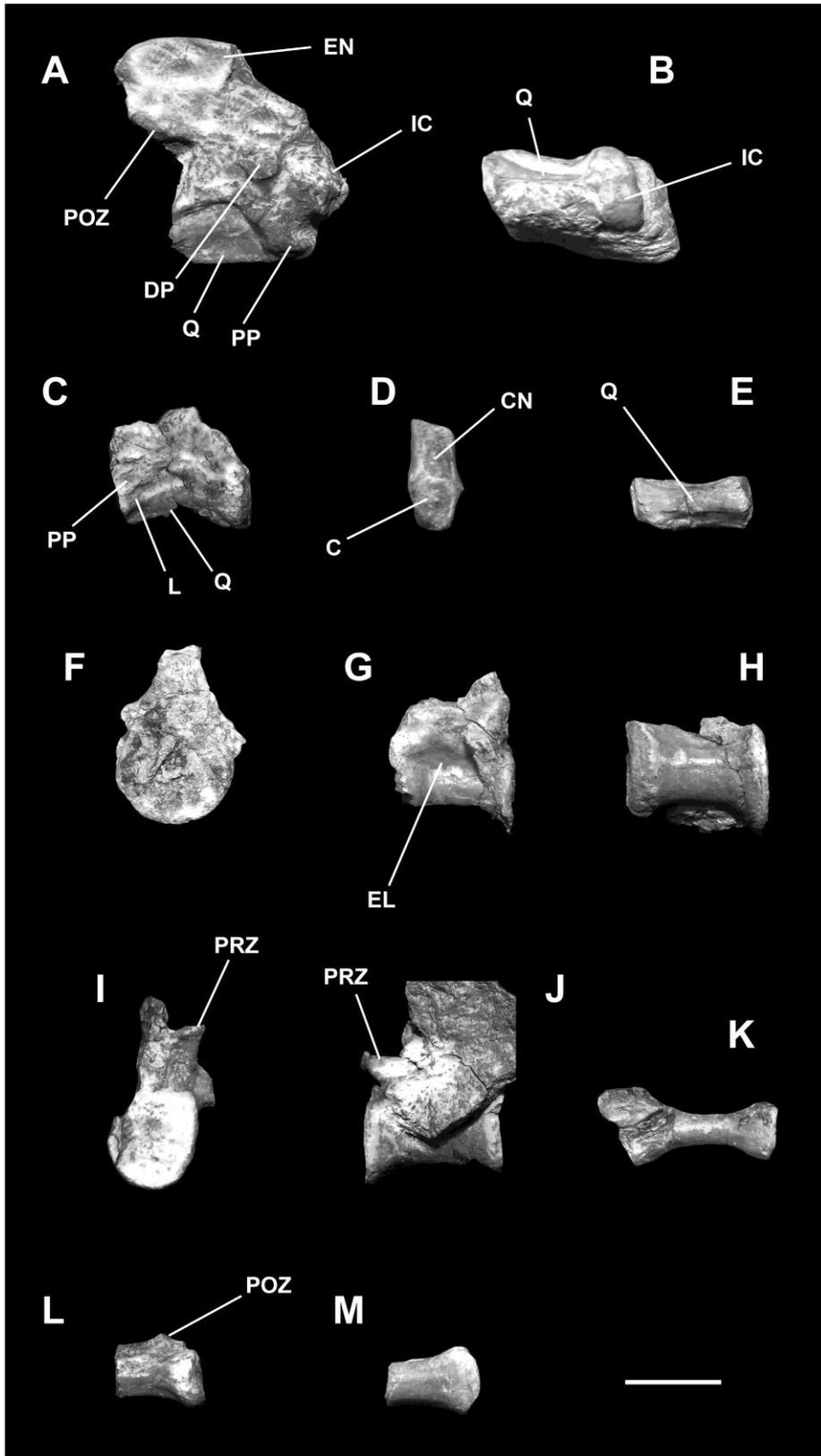


Figura 38. Columna vertebral de *Chanaresaurus antiquus nov.* (CRILAR-Pv 563) en vistas: A,G,L, lateral derecha; C,J, lateral izquierda; B,E,H,K,M ventral; F,I, anterior; D, posterior. A-B, axis; C-E, vértebra cervical posterior; F-H, vértebra dorsal anterior; I-K, vértebra dorsal posterior; L-M, vértebra caudal. Referencias: c, centro vertebral; cn, canal neural; dp, diapófisis; el, excavación lateral; en, espina neural; ic, intercentro del axis; l, lámina; poz, postzigapófisis; pp, parapófisis; prz, prezigapófisis; q, quilla ventral. Escala: 1 cm.

El intercentro axial se presenta fusionado al centro y es prominente, conformando el límite anterior de la superficie lateral. La superficie articular anterior del cuerpo vertebral es transversalmente ancha y la superficie para la articulación con el intercentro del atlas es fuertemente cóncava. El proceso odontoides se encuentra dañado. En vista anterior es de contorno arriñonado, cóncavo a lo largo de su margen dorsal y convexo en el margen ventral.

El centro vertebral es notablemente comprimido transversalmente, en especial en su porción media, donde es sublamina. El margen ventral exhibe una quilla muy aguda que se extiende a lo largo de toda su longitud.

En vista lateral el centro vertebral es complejo. Una cresta saliente y bien desarrollada en forma de semicírculo contacta el margen dorsal del intercentro del axis con la esquina posterodorsal del centro vertebral. Esta cresta separa el centro vertebral del arco neural. Adicionalmente el centro posee una suave cresta longitudinal que separa excavaciones dorsal y ventral (*sensu* Bittencourt et al., 2014).

La parapófisis se ubica a la altura media del centro, aunque posiblemente esta ubicación sea el resultado de la deformación parcial de la vértebra. No existen vestigios de diapófisis.

La prezigapósis está bien desarrollada, se orienta anterolateralmente, y en vista lateral es de contorno subcircular. Existe una lámina prezygo-postzygapofiseal bien desarrollada que se orienta oblicuamente y define lateralmente una superficie subtriangular lisa cuyo límite ventral es la cresta subhorizontal que separa el centro vertebral del arco neural.

La espina neural es amplia y dorsoventralmente extensa, con la superficie lateral levemente cóncava y el margen dorsal suavemente convexo. La espina neural se extiende anteriormente entre las prezygapófisis y no se encuentra delimitada anteriormente por una fosa prespinal. Hacia su esquina posterodorsal la espina neural se subdivide en dos láminas orientadas ventrolateralmente que se continúan ventralmente con la base de las epipófisis. Las epipófisis son pequeñas y agudas, transversalmente estrechas y se localizan en la esquina posterodorsal de las postzigapófisis.

En vista posterior una amplia fosa postespinal de contorno subtriangular se encontraría presente. Las postzigapofisis son amplias en sentido transversal y se orientan lateroventralmente. Se contactan medialmente y conforman el piso ventral de la fosa postespinal. Desde esta unión parte una débil lámina subvertical.

Vértebra cervical. Se ha conservado únicamente una vértebra cervical postaxial representada por el centro vertebral y la base del arco neural (Figura 38). Sobre la base de la curvatura y las proporciones del centro, es interpretada como una cervical posterior, posiblemente la séptima o la octava de la serie.

El centro vertebral es elongado, sobrepasando en un 10% la longitud de los centros vertebrales dorsales. Es transversalmente comprimido, especialmente en su sección central. Lateralmente presenta una amplia excavación poco profunda, cuyo límite dorsal lo constituye una lámina subhorizontal que parte desde las parapófisis hasta la esquina posterodorsal del elemento y que es aquí interpretada como la lámina centroparapofiseal. Esta excavación exhibe una débil lámina subhorizontal cercana al margen ventral del centro, que subdivide a esta excavación en una región dorsal y otra ventral al igual de lo que ocurre con el axis. Finalmente, existe una pronunciada quilla longitudinal que recorre el centro vertebral en vista ventral.

En vista lateral el centro muestra la superficie articular posterior ubicada más ventralmente que la anterior, lo que resulta en una forma de paralelogramo irregular. En *Chanaresaurus* esta asimetría es muy pronunciada, y la mitad anterior del centro se encuentra a un ángulo aproximado de 40° con respecto al eje longitudinal de la mitad posterior del centro.

Las superficies articulares del centro son débilmente anficélicas y presentan los márgenes laterales y dorsal relativamente rectos, mientras que los restantes son convexos. Más aún, los márgenes laterales convergen suavemente hacia el margen ventral. Esto resulta en un contorno subrectangular irregular de dichas superficies articulares.

Las parapófisis están ubicadas en la mitad ventral del centro; aunque se encuentran mal preservadas, la porción conservada indica que serían de tamaño relativamente pequeño. Se continúan posteriormente con la lámina centroparapofiseal.

Se ha conservado la base del arco neural, pero no se observan vestigios de las diapófisis, lo que sugiere que estas se ubicarían dorsalmente tal como ocurre en las vértebras cervicales posteriores de la mayor parte de los dinosauriformes (e.g., *Silesaurus*,

Herrerasaurus; Sereno y Novas, 1993; Dzik, 2003). La base del arco neural se ubica anteriormente y no alcanza el margen posterior del hueso. Las paredes del canal neural son rectas y altas, y culminan posteriormente en dos láminas agudas que contactarían la esquina posterodorsal del centro con la base de las postzigapófisis. El canal neural es amplio y de contorno subcuadrangular.

Vértebras dorsales. Se han preservado solo dos vértebras dorsales incompletas (Figura 38). Sobre la base de la posición de las parapófisis y las proporciones de los centros vertebrales son interpretadas como posibles dorsales 3 y 11.

La tercera dorsal es notablemente corta, el centro es relativamente ancho y los anillos que rodean a las caras articulares anterior y posterior son prominentes. Esto resulta en que el centro vertebral en vista ventral tenga forma de carrete. Las superficies articulares anterior y posterior son más anchas que altas y sus márgenes laterales y ventral conforman una curva continua. El margen dorsal es recto y delimita un amplio canal neural.

El centro en vista lateral está bien excavado en su mitad dorsal, mientras que la mitad ventral es convexa transversalmente. Dorsalmente esta excavación se delimita por una cresta subhorizontal que conecta la parapófisis con la esquina posterodorsal del centro (interpretada aquí como una lámina centroparapofiseal). Esta cresta es dorsalmente convexa. Las parapófisis se ubican en la esquina anterodorsal del centro. A pesar de la mala preservación se reconoce que eran de tamaño relativamente pequeño. El margen ventral del centro es plano.

La mala preservación del elemento impide el reconocimiento de numerosos detalles anatómicos del arco neural. La porción conservada indica que el arco es dorsoventralmente bajo y transversalmente ancho. Las prezigapófisis son robustas y proporcionalmente cortas,

ya que no sobrepasan el nivel del margen anterior del centro vertebral. Se encuentran fuertemente orientadas dorsalmente. La base de la espina neural indica que esta se extendería anteroposteriormente a lo largo de todo el arco neural y sería transversalmente muy estrecha en la base.

La vértebra dorsal 11 es elongada y transversalmente comprimida. En vistas anterior y posterior el centro presenta las superficies articulares más altas que anchas y de contorno subvoidal. El margen dorsal es recto y delimita un amplio canal neural más ancho que alto. Las caras articulares son anficélicas y el anillo óseo que las rodea es prominente (aunque en menor medida que en la tercera vértebra dorsal). En vista lateral el centro vertebral es casi liso, levemente excavado, en especial en su mitad dorsal.

El arco neural está pobremente preservado. Las prezigapófisis son elongadas y se orientan subhorizontalmente. La superficie articular es elíptica y se prolonga más allá del margen anterior del centro vertebral. La parapófisis se ubica cerca de la base de la prezigapófisis, en el límite entre el arco neural y el centro vertebral. Es poco prominente y pequeña, carece de pedicelo bien definido, y en vista lateral es de contorno subcircular. Se encuentra conectada a la esquina anterodorsal del centro por medio de una corta y robusta lámina. Existe una corta lámina parapodiapofiseal. La diapófisis no está bien preservada, pero la porción conservada indica que sería transversalmente corta y fuertemente orientada posteriormente.

La espina neural está representada por fragmentos poco reconocibles, que solo permiten indicar que habría sido dorsoventralmente alta y relativamente estrecha.

Vale la pena remarcar que no se existen evidencias de articulaciones accesorias del tipo hipósfeno-hipantro, aunque esto podría deberse a un sesgo preservacional del material.

Sacro. Se ha recuperado gran parte de la última vértebra sacra (Figura 39). Sin embargo, debido a que es el único elemento preservado, no resulta posible calcular el número total de sacras en *Chanaresaurus*.

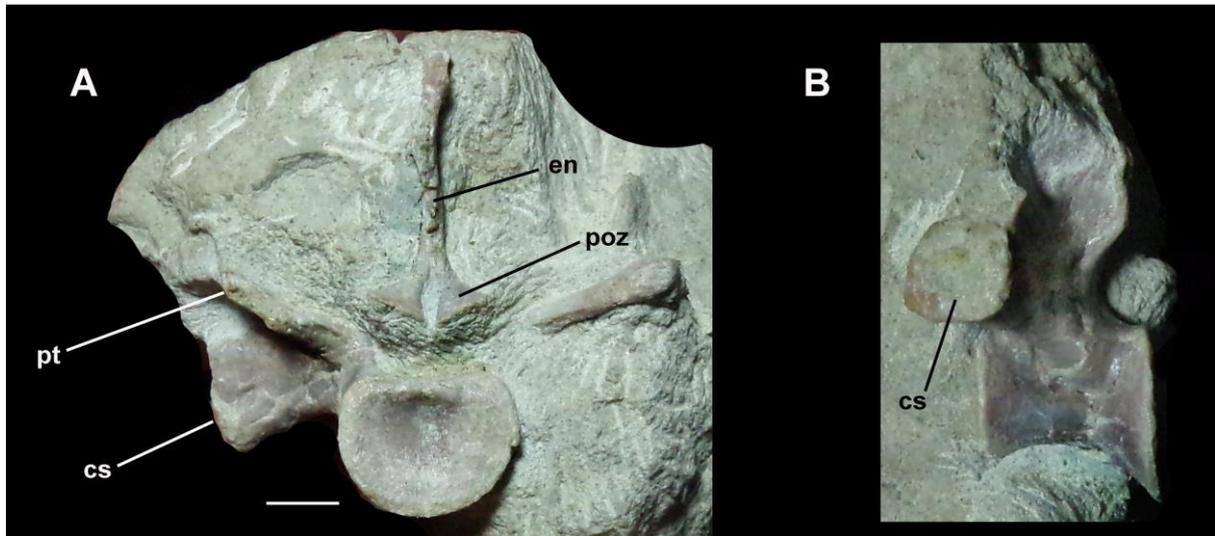


Figura 39. Última vértebra sacra de *Chanaresaurus antiquus nov.* (CRILAR-Pv 563) en vistas: A, posterior; B, lateral izquierda. Referencias: cs, costilla sacra; en, espina neural; poz, postzigapófisis; pt, proceso transversal. Escala: 5 mm.

El centro vertebral recuerda al de las vértebras dorsales. Es relativamente corto y ancho, con los anillos óseos periféricos que rodean a las superficies articulares anterior y posterior, bien desarrollados y agudos. La carilla articular posterior es cóncava, lo que sugiere un elemento anficélico, tal como existe en todos los dinosauriformes basales conocidos. En vista posterior, la cara articular es de contorno arriñonado, con los márgenes laterales y ventral formando una curvatura continua y el margen dorsal levemente cóncavo,

formando el piso de un canal neural transversalmente amplio. Ventralmente el centro es plano, carente de quilla o surco longitudinal.

En la mitad anterior del centro vertebral está fusionada la base de la costilla sacra. Esta costilla es continua proximalmente mediante una amplia lámina, con el proceso transversal de la vértebra, conformando una amplia estructura de contorno subtriangular (en vistas anterior o posterior). La costilla sacra es relativamente robusta y su superficie de articulación es amplia, de contorno subcuadrangular. Se orienta anteriormente y su base está incluida dentro del cuerpo vertebral, careciendo de la participación del centro vertebral anterior. Esto se contrapone a Silesauridae, en los que la base de las costillas sacras es compartida por dos vértebras adyacentes (Dzik, 2003; Nesbitt, 2011). El proceso transversal propiamente dicho es laminar y está fuertemente orientado dorsolateralmente.

Las postzigapófisis son relativamente pequeñas y están separadas entre sí por un suave surco subvertical. Se orientan lateroventralmente y carecen de exposición posterior. La espina neural es sublaminar en sentido transversal. Es notablemente alta y equivale a una vez y media la altura del centro. Carece de expansión transversal o tabla espinal, en contraposición con *Lewisuchus* (Bittencourt et al., 2014).

Vértebra caudal. Se encuentra representada por una mitad anterior del centro vertebral, deformado y con el arco neural incompleto (Figura 38). La superficie articular anterior es transversalmente ancha y dorsoventralmente baja. Presenta un prominente anillo óseo periférico menos desarrollado que en las vértebras dorsales. El margen ventral es plano, carente de quilla o surco longitudinal. Se encuentra preservada la base de las prezigapófisis indicando que eran relativamente robustas.

Costillas. Existen unas 8 costillas dorsales posteriores, mayormente incompletas. Una de ellas ha preservado su extremo proximal, que indica que eran bicípitas. Lamentablemente la pobre preservación impide la descripción exacta del tuberculum o capitulum, de los cuales se ha preservado solo la base. El extremo proximal, especialmente el refuerzo óseo que conecta el tuberculum y el capitulum es sublaminar, fuertemente comprimido transversalmente. El tuberculum aparenta ser pequeño y se orientaría dorsal y posteriormente, mientras que el capítulum es de mayor tamaño y se orientaría anterior y ventralmente, tal como ocurre en la gran mayoría de los arcosaurios (Bakker et al., 1992). El extremo proximal se encuentra separado del cuerpo costal por un cuello bien definido, con los márgenes lateral y medial cóncavos. El margen posterolateral del cuello presenta un engrosamiento y una región levemente rugosa que indica el anclaje del músculo iliocostal, una condición plesiomórfica para Dinosauria (Bakker et al., 1992).

El cuerpo costal se encuentra transversalmente comprimido y curvado hacia fuera, es de sección suboval. En sus caras lateral y medial presenta un surco longitudinal a lo largo de gran parte de su extensión, con excepción de su extremo proximal. Este surco es más profundo y mejor definido en la superficie lateral. Estos surcos, conocidos como “surcos intercostales” están delimitados posteriormente por suaves crestas que representan el anclaje de los músculos intercostal externo e interno, respectivamente (Bakker et al., 1992). Los surcos intercostales en si mismos, constituyen el pasaje del nervio, vena y arteria intercostales. Aproximadamente en el último tercio del cuerpo costal existe una superficie rugosa pobremente definida que podría representar el anclaje del músculo *serratus*, tal como fuera sugerido por Bakker et al. (1992) para Theropoda.

Gastralia. Se han conservado dos elementos gastrales solapados y articulados. Lamentablemente, la mala preservación impide una descripción detallada. Se trata de dos elementos posiblemente fusionados medialmente que conforman una estructura compuesta en forma de “V” abierta, con el vértice orientado posteriormente. El vástago es anteroposteriormente más amplio hacia el margen lateral del elemento. Dorsalmente exhiben un surco longitudinal poco profundo. Vale la pena remarcar que el único grupo de Dinosauriformes que carece de vestigios de elementos gastrales es el de los Ornithischia (Claessens, 2006).

Escápula-coracoides. Se ha recolectado un escápulo-coracoides izquierdo que posee el margen anteroventral y el extremo distal de la lámina escapular incompletos (Figura 40). Gran parte de la lámina escapular se ha conservado a modo de molde natural en la roca.

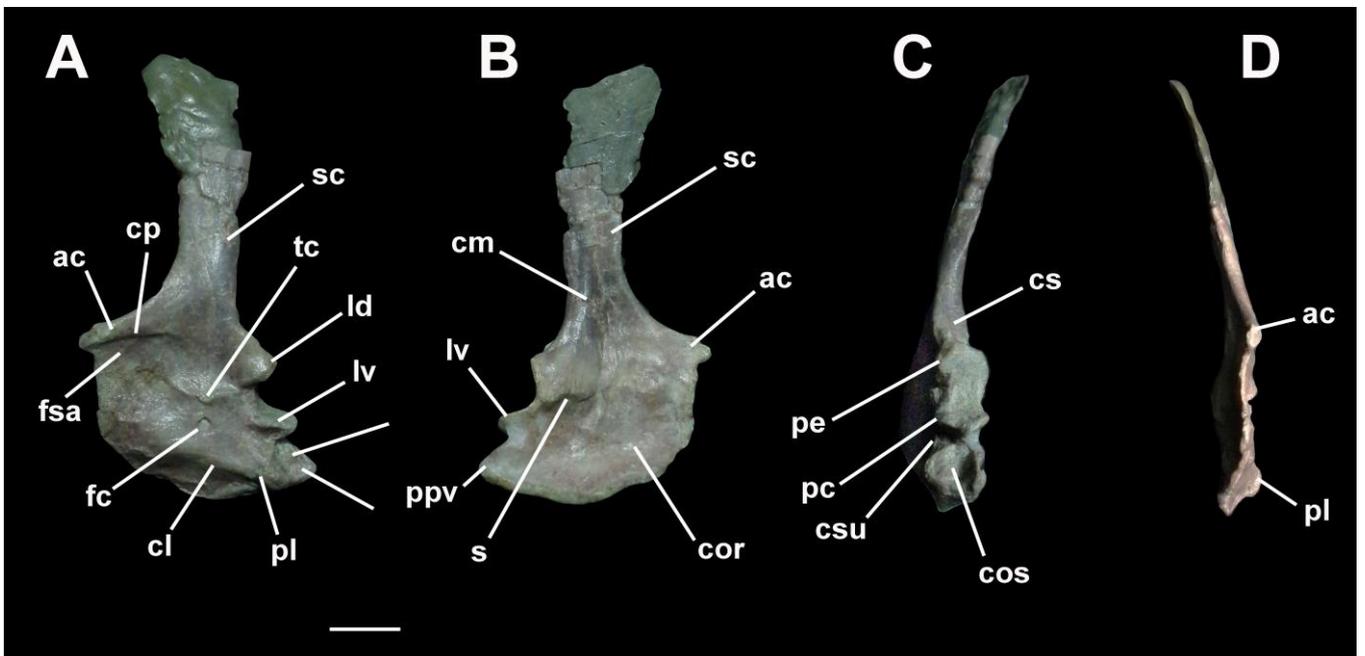


Figura 40. *Escápulo-coracoides izquierdo de Chanaresaurus antiquus nov. (holotipo; CRILAR-Pv 562) en vistas: A, lateral; B, medial; C, posterior; D, anterior. ac, acromion; cl, cresta longitudinal; cm, cresta cnemial; cor, coracoides; cos,*

concauidad subglenoidea; cp, cresta preglenoidea; cs, cavidad supraglenoidea; csu, cresta subglenoidea; fc, foramen coracoideo; fsa, fosa subacromial; ld, labio dorsal de la cavidad glenoidea; lv, labio ventral de la cavidad glenoidea; pc, porción coracoidea del glenoides; pe, porción escapular del glenoides; pl, proceso lateral (=tubérculo acrocoracoideo); s, sutura entre coracoides y escápula; sc, escápula; tc, tubérculo coracoideo. Escala: 1 cm.

La escápula y el coracoides se encuentran fuertemente fusionados entre si, aunque la sutura entre estos elementos aún es evidente en la región posterior, cercana a la articulación glenoidea. Esta condición es típica para arcosaurios, en los cuales el escapulocoracoides comienza su fusión de adelante hacia atrás (Langer et al., 2007). En vista medial, la región posterior de la sutura está cubierta por estrías sincondrales que la recorren próximodistalmente.

La articulación entre ambos elementos es compleja y sugiere que era inmóvil en vida del animal. Es de contorno sigmoideo, con la mitad anterior convexa proximalmente y la mitad posterior convexa distalmente. Esto resulta en que el margen proximal de la escápula esté proyectado distalmente en su margen posterior. Al nivel del foramen coracoideo la sutura exhibe una profunda muesca debido a una proyección proximal de la escápula que articula en una concauidad ubicada del coracoides. Esta proyección sobresale lateralmente del plano escapular, y Langer et al. (1997) han considerado esta estructura como homóloga al tubérculo coracoidal de las aves ratites modernas.

Una compleja articulación entre la escápula y el coracoides semejante a la que existe en *Chanaresaurus* fue descrita por Bakker et al. (1992) para diferentes grupos de Dinosauria derivados, incluyendo Sauropoda, Ornithischia y especialmente Theropoda,

aunque también existe en Dinosauria basales como *Saturnalia*, *Eoraptor* y *Herrerasaurus*). Por otro lado, en Dinosauriformes basales como *Silesaurus* y *Lagosuchus* la articulación entre ambos elementos es recta. Es posible que la articulación compleja anteriormente descrita resulte diagnóstica de Dinosauria.

El escápuloacoracoides es prácticamente recto en vistas anterior y posterior, exhibiendo una leve curvatura medial, con la superficie convexa orientada externamente. Esta curvatura en *Chanaresaurus* es menor que en Dinosauria basales como *Saturnalia*, *Eoraptor* y *Dilophosaurus*, en los cuales el margen medial es marcadamente cóncavo (Welles, 1984; Langer et al., 2007; Sereno et al., 2013).

Escápula. Al igual que en Dinosauriformes, la escápula es elongada, transversalmente comprimida y arqueada medialmente. La lámina escapular presenta un cuello relativamente estrecho, de sección ovoidal, con los márgenes anterior y posterior cóncavos, mientras que más distalmente, los márgenes escapulares son rectos y subparalelos entre sí. El margen anterior de la escápula es transversalmente más comprimido que el margen posterior y en vista medial posee una débil cresta que lo recorre en casi toda su longitud. Por otro lado, el margen posterior es transversalmente más ancho que el anterior y exhibe una cresta ósea longitudinal bien desarrollada que se inicia al finalizar el cuello escapular. En vista medial la hoja escapular presenta una cresta longitudinal redondeada, ancha y baja, que recorre al elemento cerca del margen posterior del hueso. Esta cresta posiblemente represente la separación entre los músculos subescapular y escápulohumeral caudal (Langer et al., 2007).

La región proximal de la escápula que articula con el coracoides es anteroposteriormente extensa. Anteriormente se proyecta en un proceso acromial muy desarrollado. El margen dorsal del proceso acromial es convexo y se contacta suavemente

con la hoja escapular. El margen anterior del acromion es sigmoideo en vista anterior, con la cara medial convexa en su mayor parte y brevemente cóncava hacia el margen dorsal. Por otro lado, la superficie lateral es cóncava, lo que conforma una amplia depresión preglenoidea. Esta depresión es proximalmente delimitada por la cresta preglenoidea, que conforma el margen dorsal del acromion y que contacta la región glenoidea. Esta cresta anteriormente está definida por un fuerte escalón que paulatinamente disminuye en tamaño hasta conformar una débil concavidad subacromial cerca de la cavidad glenoides. La cresta preglenoidea constituye el anclaje de los músculos deltoideos y del escapulohumeral anterior (Langer et al., 2007), mientras que la depresión subacromial representaría una amplia superficie para la inserción de músculos supracoracoideos (Remes, 2008). En vista posterior, dorsalmente a la articulación glenoidea, existe una amplia superficie plana, delimitada por una cresta lateral conocida como “cavidad supraglenoidea” (llamada “supraglenoid pit” por Langer et al., 2007), que constituiría un punto de anclaje del músculo *triceps brachii* (Remes, 2008).

La porción glenoidea de la escápula es de contorno ovoidal, con su eje mayor orientado en sentido transversal. Los labios que rodean la cavidad glenoidea son prominentes y gruesos. El labio dorsal es recto y poco saliente, mientras que los labios medial y lateral son prominentes. El labio medial se proyecta más posteriormente que el labio lateral. Este último es de orientación posteroventral, aunque su desarrollo posterior es menor al del medial. Esto resulta en que la porción escapular de la cavidad glenoidea se orienta posterolateroventralmente. Una orientación posterolateroventral de esta cavidad se ha registrado en Dinosauria basales como *Herrerasaurus* y *Saturnalia* (Langer et al., 2007), mientras que en Dinosauriformes como *Silesaurus* y *Lagosuchus* el glenoides se orienta estrictamente en sentido posteroventral.

Coracoides. Se trata de un elemento de contorno subovoidal, con su eje mayor orientado anteroposteriormente; su extensión anteroposterior duplica la altura dorsoventral del hueso. En vistas anterior y posterior el coracoides presenta un contorno semicircular, con el margen lateral convexo y el medial cóncavo. El coracoides es un elemento transversalmente comprimido, especialmente en su mitad anterior, donde es prácticamente laminar, mientras que posteriormente se engrosa notablemente.

La superficie lateral del coracoides es compleja, estando recorrida por numerosos accidentes óseos, mientras que la cara medial es prácticamente lisa. El margen ventral es suavemente convexo, mientras que el proximal contacta con la escápula mediante la articulación sigmoidea descrita más arriba. Presenta un proceso posteroventral agudo, de contorno subtriangular, y fuertemente comprimido transversalmente.

El foramen coracoideo se ubica por debajo del nivel del “tubérculo coracoidal” de la escápula. Es de contorno subcircular y no se abre sobre el margen proximal del coracoides. A diferencia de otros dinosauriformes el foramen coracoideo no tiene una salida medial, lo que posiblemente constituya una autapomorfía de *Chanaresaurus*.

En vista lateral el coracoides puede ser dividido en tres áreas discretas: proximal, distal y anterior. La sección anterior es convexa y levemente rugosa. Las superficies proximal y distal, en tanto, son suavemente cóncavas en sentido longitudinal y dorsoventral. Las superficies proximal y distal del coracoides se encuentran flexionadas y se intersectan en un ángulo de unos 60°. Esta intersección se encuentra bien definida por una cresta longitudinal que anteriormente no alcanza el margen óseo, y que posteriormente culmina en un proceso lateral (*sensu* Sereno et al., 2013; = “acroracoid tubercle” en Langer et al., 2007), prominente y rugoso, que contacta con la cavidad glenoides

La porción glenoidea es compleja. Comparada con la porción escapular es transversalmente más ancha y posteriormente más extendida, conformando una suerte de plataforma subhorizontal. La superficie de articulación humeral es suavemente cóncava y no presenta una expresión lateral, en contraste con la porción escapular. El margen medial del labio glenoideo está poco desarrollado y es suave, siendo más prominente hacia su extremo posterior. El margen lateral de la cavidad glenoides presenta proximalmente una región pobremente definida, sin un labio prominente. Sin embargo, hacia los márgenes distal y posterior los labios son agudos y sobresalientes, especialmente en su sector posterior, donde forman parte de la plataforma longitudinal conocida como “refuerzo subglenoideo” (traducido de “subglenoid buttress”, en Madsen y Welles, 2000; Langer et al., 2007). La porción subglenoidea del coracoides es compleja. Por debajo del margen anterior del glenoides, en vista lateral, se desprende una suave cresta en forma de semicírculo, convexa anteriormente, que se contacta con el proceso lateral. De este proceso se desprende una cresta gruesa en forma de labio, conocida como cresta subglenoidea (“subglenoid ridge” en Langer et al., 2007). La misma tiene forma de medialuna, es convexa anteriormente, y se orienta subverticalmente. Por otro lado, una cresta estrecha se desarrolla desde el el margen posteromedial del glenoides hasta alcanzar la esquina posteromedial del hueso. Todas estas crestas rodean la concavidad subglenoidea, amplia y bien definida. Esta fosa presenta una gran concavidad profunda de contorno subcircular que se ubica en la esquina proximomedial de la fosa, justo por debajo del glenoides. Por debajo de la cresta subglenoidea se encuentra una zona algo elevada y rugosa que podría representar el origen del músculo coracobraquial (Serenó et al., 2013).

Húmero. Se ha preservado un húmero izquierdo completo, algo deformado por compresión transversal (Figura 41).

Cuando es articulado al escapulocoracoides, en posición de descanso, presenta una abducción de 15°, mientras que alcanza niveles de máxima protracción y retracción de 70 ° y 45° con respecto al eje longitudinal del escapulocoracoides, respectivamente.

El húmero es un elemento notablemente elongado. Su diáfisis es recta en vistas medial y anterior, y carece de una curvatura sigmoidea. Los extremos proximal y distal están ligeramente expandidos en sentido transversal.

La cabeza humeral es relativamente comprimida en sentido transversal y no ocupa la totalidad del extremo proximal del húmero. La cabeza humeral es compleja y está bien extendida posterodistalmente, separándose de la diáfisis por una concavidad profunda. La cabeza humeral se compone de una porción central de gran tamaño y aspecto robusta (conformando la cabeza humeral propiamente dicha), y un sector lateral anteroposteriormente estrecho (denominado tubérculo externo) que se proyecta anterolateralmente a unos 15° con respecto del eje mayor de la cabeza. Como resultado, en vista proximal, la cabeza humeral es de contorno arriñonado, con el margen anterior cóncavo y el posterior convexo.

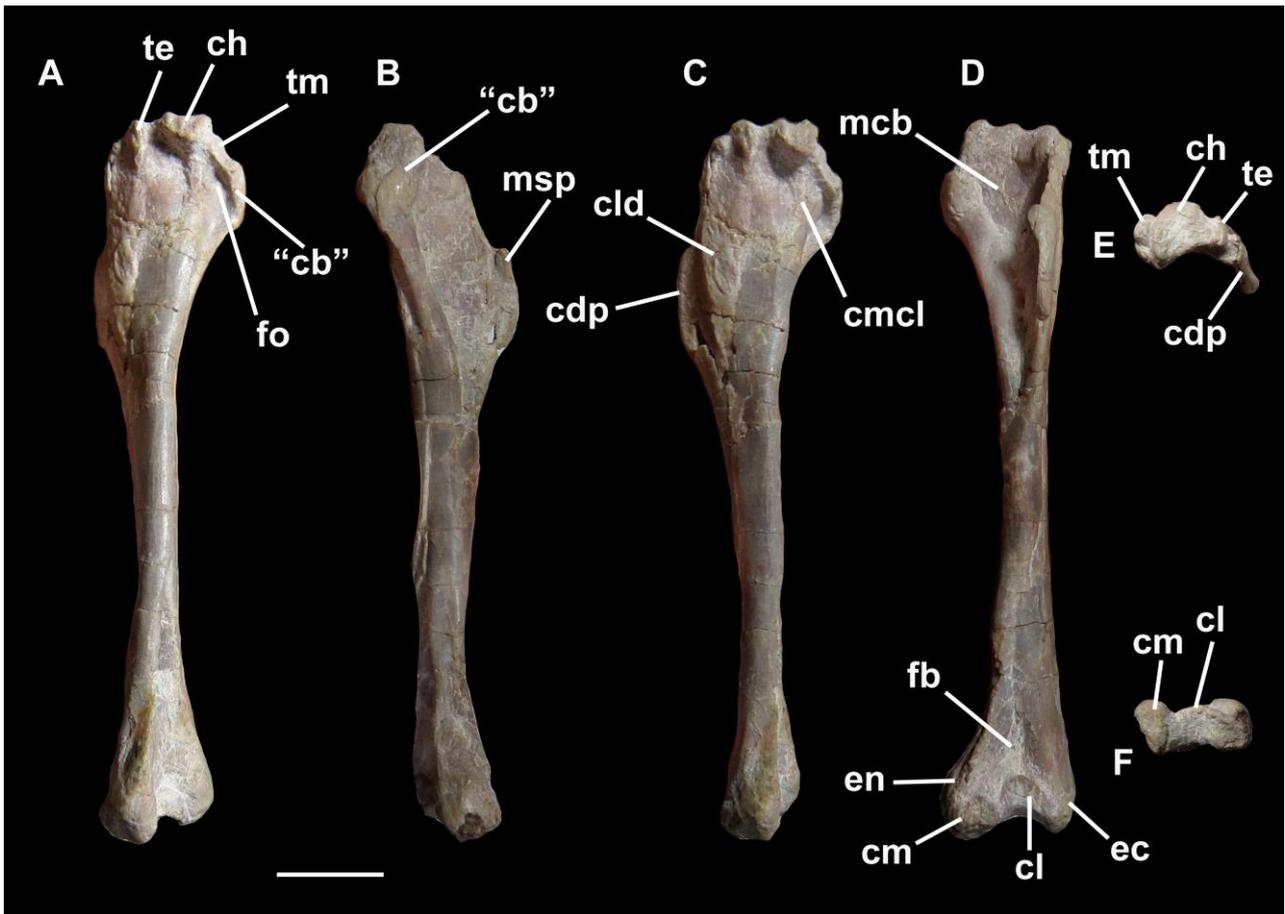


Figura 41. Húmero izquierdo de *Chanaresaurus antiquus nov.* (holotipo; CRILAR-Pv 562) en vistas: A, posterior; B, medial; C, lateral; D, anterior; E, proximal; F, distal. Referencias: "cb" cresta medial posiblemente homóloga a la cresta bicipital de aves modernas; ch, porción central de la cabeza humeral; cdp, cresta deltopectoral; cl, cóndilo lateral; cld, cicatriz para el *M. latissimus dorsi*; cm, cóndilo medial; cmcl, cresta para el anclaje del *M. coracobrachialis longus*; ec, ectepicóndilo; en, entepicóndilo; fb, fosa braquial; fo, fosa; mcb, concavidad para el músculo coracobrachialis brevis; msp, anclaje para el músculo supracoracoideo; te, tubérculo externo; tm, tubérculo medial. Escala: 1 cm.

La cabeza humeral propiamente dicha, es compleja y en su conformación general recuerda a una silla de montar. Su margen medial presenta una robusta cresta de dirección anteroposterior y de margen dorsal convexo, que en vista lateral tiene forma de semicírculo. Esta cresta se encuentra separada de otra cresta de menor tamaño y de posición lateral, por un surco bien definido y profundo, de orientación anteroposterior. Este surco amplio conforma la superficie principal de articulación con la faceta glenoidea del escápuloacoracoides. La segunda cresta es robusta, aunque de menor tamaño y menos proyectada proximalmente que la gran cresta medial y no se extiende anteriormente hasta alcanzar el límite distal de la cabeza humeral. Este límite distal de la cabeza humeral está débilmente marcado por una concavidad, mientras que en vista posterior se encuentra conformado por un fuerte escalón.

El eje mayor del extremo proximal del húmero forma un ángulo de unos 45° con el eje mayor del extremo distal. Esta torsión humeral marcada resulta en una supinación permanente del extremo proximal (Langer et al., 2007).

El tubérculo medial del húmero está bien separado de la cabeza humeral por un surco poco profundo de orientación anteroposterior. Este surco se continúa subhorizontalmente y delimita la cabeza humeral, conformando la *incisura capitis*, considerada homóloga de aquella de las aves modernas (Baumel y Witmer, 1993). El tubérculo medial es relativamente bulboso, próximodistalmente amplio, redondeado y poco prominente, lo que indica un amplio anclaje del músculo subescapular (Ostrom, 1969; Langer et al., 2007). Este tubérculo se continúa distalmente a modo de una cresta aguda que delimita el margen medial del hueso, conformando una estructura homóloga a la cresta bicipital de las aves modernas (Baumel y Witmer, 1993). Esta cresta es relativamente aguda y bien definida y se extiende distalmente hasta casi alcanzar el nivel distal de la cresta deltopectoral. Está delimitada posteriormente en su margen lateral por un surco poco profundo, pero bien definido, que

culmina en una concavidad relativamente pequeña y bien definida que se encuentra en posición comparable a la fosa pneumotricipital de las aves vivientes (Baumel y Witmer, 1993).

Esta fosa está delimitada lateralmente por una cresta baja que se prolonga proximalmente hasta alcanzar la base de la cabeza humeral y que posiblemente represente el sitio de anclaje del músculo *coracobrachialis longus* (Dilkes, 2000; Langer et al., 2007). Lateralmente, a esta cresta existe una suave depresión de márgenes poco definidos, que a su vez se delimita lateralmente por una suave y pequeña cresta ósea.

Lateralmente, la cresta lateral que delimita la cabeza humeral linda con un débil surco de orientación anteroposterior que la separa del tubérculo lateral. Este tubérculo, relativamente pequeño, de superficie rugosa y de contorno ovoidal se continúa distalmente mediante una cresta ósea aguda y bien desarrollada.

La cresta deltopectoral es continua proximalmente con la cresta anteriormente mencionada. Es de contorno subrectangular en vista lateral. Su margen proximal es perpendicular al eje mayor del hueso y es recto, lo que delimita claramente el extremo proximal de la cresta con el comienzo de la cresta lateral antes mencionada. En vista lateral se observa que el margen anterior de la cresta deltopectoral es suavemente convexo y su extensión anteroposterior disminuye en tamaño distalmente hasta finalizar en el segundo tercio de la cresta. La cresta deltopectoral se encuentra bien expandida y representa aproximadamente el 36.5% del largo total del húmero. En vista anterior la cresta deltopectoral se curva medialmente. Su margen anterior es rugoso, y especialmente engrosado transversalmente en su sector proximal, posiblemente representando el anclaje del músculo supracoracoideo (Bakker y Galton, 1974; Dilkes, 2000). Lateroposteriormente a la cresta deltopectoral existe una cicatriz muscular amplia y rugosa. Es de contorno

subtriangular, anteroposteriormente expandida en su extremo proximal y aguzada distalmente, y representaría un amplio anclaje para el músculo *latissimus dorsi* (Remes, 2008). Esta cicatriz se continua distalmente con una línea intermuscular que se extiende hasta la mitad de la diáfisis, aunque debido a la mala preservación es incierta su extensión distal.

La cresta deltopectoral delimita lateralmente el extremo proximal del húmero, el cual en vista anterior se encuentra recorrido por una amplia y profunda concavidad de contorno subtriangular que posiblemente refleje el anclaje del músculo *coracobrachialis brevis* (Langer et al., 2007; Remes, 2008).

La diáfisis humeral ha sufrido compresión transversal. El extremo distal del húmero se encuentra afectado de manera importante por deformación, lo cual no permite reconocer de manera precisa la morfología de varias estructuras. El extremo distal está levemente expandido en sentido transversal y es anteroposteriormente estrecho (algo exagerado por la compresión). La región central se encuentra deprimida, aunque la misma ha sido exagerada por efectos tafonómicos. Por sobre la intersección entre los cóndilos ulnar y radial existe una fosa braquial, homóloga de la existente en aves modernas (Baumel y Witmer, 1993).

El ectepicóndilo y el entepicóndilo se encuentran muy bien desarrollados. El ectepicóndilo es transversalmente comprimido y distalmente es sublaminaar, de contorno subcircular en vista lateral. Esta estructura se continúa proximalmente con una débil cresta que posiblemente represente la expresión distal de la línea intermuscular lateral. Esta delimita anteriormente una depresión orientada en sentido próximodistal, que posiblemente representa el anclaje de ligamentos relacionados a la estabilidad del codo, tal como ocurre en *Saturnalia* (Langer et al., 2007). El ectepicóndilo está parcialmente separado del cóndilo radial por una débil concavidad proximal. Posterolateralmente, en el ectepicóndilo existe un

área algo elevada con una pequeña fosa distal, presente en *Herrerasaurus* y *Saturnalia* (Sereno, 1993; Langer et al., 2007). Lamentablemente la mala preservación impide realizar una descripción más detallada.

El entepicóndilo se encuentra bien desarrollado y representado por una cresta aguda y dorsoventralmente corta, de orientación próximodistal, que constituye el anclaje de los músculos *extensor carpi ulnaris* y *extensorum digitorum* (Dilkes, 2000; Remes, 2008). Esta cresta presenta medialmente una excavación de contorno subcircular de posición central, rodeada por un débil anillo óseo que conforma el “segundo entepicóndilo” (*sensu* Langer et al., 2007) y que aquí preferimos denominar como “fosa ventrodistal”, de acuerdo con la nomenclatura aplicada en aves modernas por Clarke y Chiappe (2002). Según Langer et al. (2007) dicha excavación posiblemente refleje el anclaje de músculos flexores de los dedos.

El cóndilo medial o ulnar es transversalmente corto y próximodistalmente bajo, de contorno subcircular en vista anterior. Se encuentra ubicado más distalmente que el cóndilo lateral (o radial). Es de tamaño menor que este último y representa aproximadamente dos tercios de su extensión transversal. Se encuentra separado del cóndilo lateral por un surco de orientación dorsoventral estrecho y profundo.

El cóndilo lateral es de contorno elipsoideo irregular. Se dispone oblicuamente y su orientación es proximomedial a distolateral. Su margen proximal es homogéneamente convexo y el distal es cóncavo; el cóndilo se estrecha hacia la esquina lateral del húmero.

En vistas anterior o posterior, el extremo distal del húmero es notablemente cóncavo, especialmente en su región central. En vista posterior dicha concavidad parece continuarse proximalmente, aunque por efectos de deformación no es posible aseverarlo. En su margen distal exhibe una cresta transversal poco saliente, pero bien delimitada.

En vista distal el húmero es de contorno subrectangular. Su margen anterior es débilmente cóncavo, con excepción de la superficie equivalente al cóndilo ulnar, que es algo convexa. Posteriormente el húmero es convexo en su región central y esta convexidad es delimitada por dos concavidades que separan a esta región del entepicóndilo y del ectepicóndilo.

Fémur. Se han recuperado tres fémures, dos izquierdos incompletos y fuertemente deformados y uno del lado derecho en buen estado de conservación. Sobre este último elemento se basará la siguiente descripción, con información adicional procedente de los otros elementos (Figura 42).

El fémur posee una diáfisis marcadamente sigmoidea en vistas anterior y lateral. Esta curvatura resulta en las caras diafisiarias anterior y medial convexas.

La cabeza femoral no se encuentra bien preservada, aunque puede observarse que proximalmente es relativamente lisa, con algunas rugosidades dispersas de disposición aleatoria. Posteriormente no existe una profunda fosa posterolateral (o fosa trocántérica), estando representada por una depresión poco profunda y pobremente definida. En consecuencia, la separación entre la cabeza femoral y el trocánter mayor es pobre. Distalmente al trocánter mayor, en vista lateral se encuentra una prominencia redondeada que posiblemente represente parte del anclaje del músculo iliotrocántérico (Rowe, 1986; Hutchinson, 2001; Langer, 2003). Esta prominencia ha sido denominada por Bonaparte et al. (1999) como el trocánter dorsolateral. La mala preservación impide reconocer la morfología y caracteres del trocánter mayor.

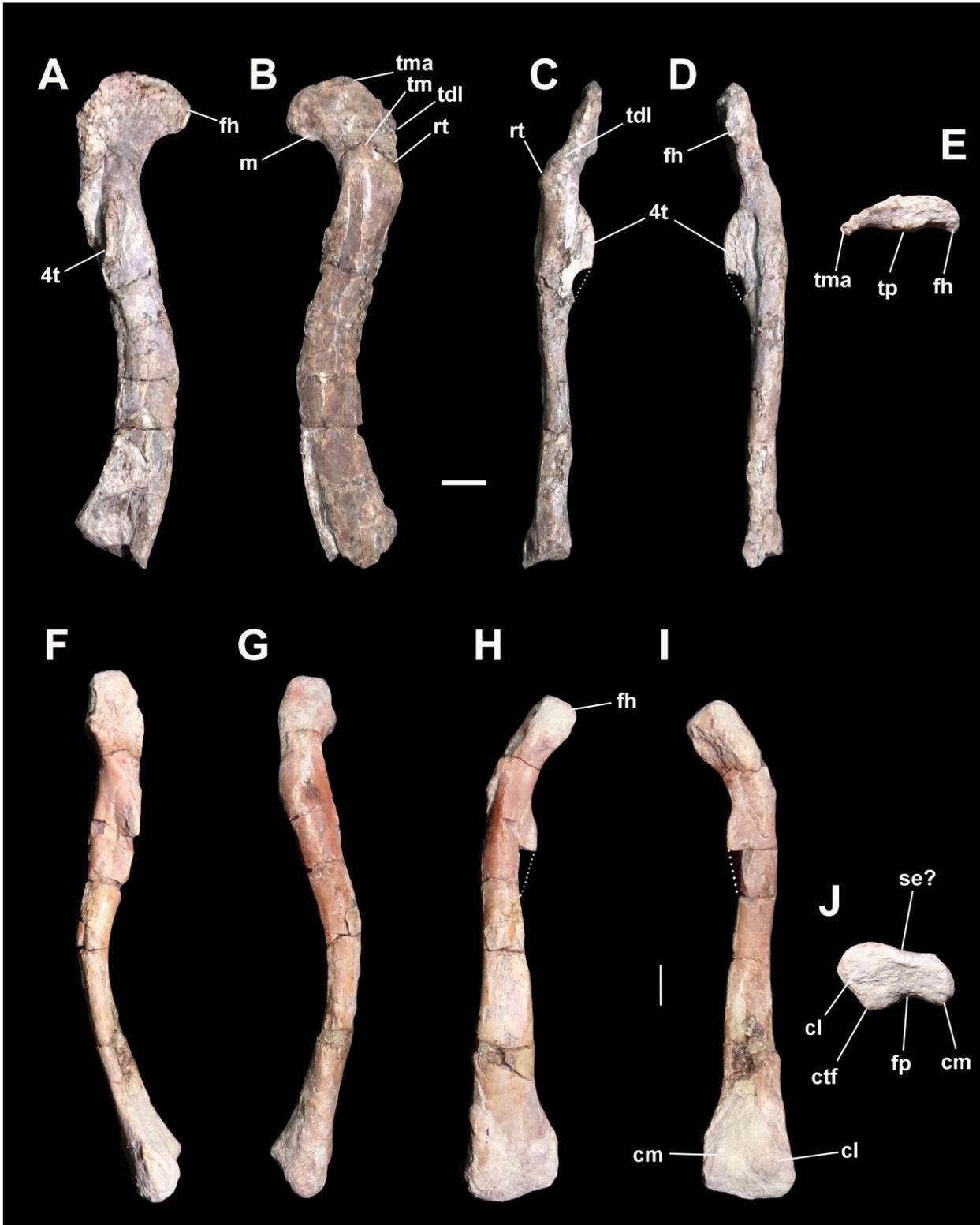


Figura 42. Fémures de *Chanaresaurus antiquus nov.* (CRILAR-Pv 563) A-E, fémur derecho fuertemente comprimido en sentido anteroposterior; F-J, fémur izquierdo; en vistas: A,F, posterior; B,G, anterior; C,H, lateral; D, I, medial; E, J, dorsal.

proximal; J, distal. Referencias: 4t: cuarto trocánter; cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial; ctf, cresta tibiofibular; fh, cabeza femoral; fp, fosa poplítea; m, muesca por debajo de la cabeza femoral; rt, repisa trocantérica; se?, posible surco extensor; tdl, trocánter dorsolateral; tm, trocánter menor; tma, trocánter mayor; tp, tubérculo posterior. Escala: 1 cm.

La cabeza femoral propiamente dicha se encuentra separada de la diáfisis por un cuello femoral bien definido, especialmente por una concavidad suave que conforma una suerte de plataforma casi plana que se extiende a lo largo de todo el cuello. Posteriormente, existe una tuberosidad relativamente prominente y de contorno ovoidal, ubicada casi centralmente entre los márgenes medial y lateral del fémur en vista proximal.

La cabeza femoral está dirigida anteromedialmente, en un ángulo de menos de 45° con respecto al eje mayor del extremo distal y, consecuentemente, el trocánter mayor se dirige en sentido lateral, sin exposición anterior.

Distalmente al tubérculo para la inserción de la musculatura ilirotrocantérica, existe una estructura subhorizontal sigmoidea que finaliza a la altura del nivel proximal del cuarto trocánter y que representa la inserción de musculatura iliofemoral (Rowe, 1986). Esta estructura se desarrolla proximalmente a modo de un incipiente tubérculo anterolateral subcónico que representa un trocánter menor reducido. Este trocánter constituye la inserción del músculo ilirotrocantérico caudal (Hutchinson, 2001). Desde su base se desprende una cresta ósea (la repisa trocantérica) que en su inicio se orienta subverticalmente y luego se posiciona subhorizontalmente para luego, a nivel del cuarto trocánter, dirigirse subverticalmente hasta alcanzar la altura media del trocánter cuarto, donde desaparece. Esta repisa transversal representa el anclaje de diversos músculos: proximalmente se anclaría el

músculo isquiotrocantérico, y distalmente, en una concavidad poco profunda que delimita ventralmente a la repisa, se anclaría el músculo iliofemoral externo (Hutchinson, 2001; Langer, 2003). Finalmente, la diáfisis femoral por debajo de la repisa y ocupando una amplia superficie lisa de posición lateral se encuentra el anclaje del músculo femorotibial externo (Hutchinson, 2001; Langer, 2003; Fechner, 2007).

Próximolateralmente al trocánter menor existe una profunda fosa subtriangular que se delimita posterior y anteriormente por crestas bien desarrolladas, de las cuales la posterior se contacta proximalmente con el trocánter dorsolateral.

El cuarto trocánter está conformado por una lámina prominente ubicada en el tercio proximal de la diáfisis. Se orienta levemente en sentido oblicuo proximomedial a posterodistal, lo que resulta en una cresta suavemente sigmoidea. A pesar de hallarse incompleto, la porción preservada indica que tanto los márgenes proximal como distal se contactaban suavemente a la diáfisis, lo que sugiere un trocánter cuarto simétrico. La superficie posteromedial exhibe un área lisa que posiblemente representa la inserción del músculo *caudofemoralis brevis* (Langer, 2003). Anteromedialmente exhibe una superficie suboval bien delimitada anteriormente por una cresta. Esta superficie rugosa representa el anclaje del músculo *caudofemoralis longus* (Romer, 1923; Rowe, 1986), mientras que la cresta que la rodea indica la existencia del anclaje del músculo *puboischiofemoralis internus pars medialis* (Langer, 2003). Posterolateralmente al cuarto trocánter existe un foramen para la arteria nutricia del fémur (Baumel, 1975).

Se reconocen dos líneas intermusculares principales: una lateral y otra anterior. La línea intermuscular lateral se extiende desde el margen posterolateral de la repisa trocantérica hasta alcanzar el margen lateral de la cresta tibiofibular. A diferencia de *Saturnalia*, esta línea no presenta evidencias de bifurcarse distalmente (Langer, 2003). Por

su parte, la línea intermuscular anterior (o cranial, *sensu* Hutchinson 1002; Langer, 2003) se extiende oblicuamente desde la base del trocánter menor hasta el tercio distal de la diáfisis, cerca del margen medial del cóndilo medial distal. Existe una débil línea intermuscular posteromedial (caudomedial, *sensu* Langer, 2003) que se desarrolla desde el extremo distal de la inserción del músculo *caudofemoralis longus* hasta el margen lateral del cóndilo medial.

El extremo distal del fémur es relativamente simple. Anteriormente aparenta poseer un surco extensor amplio y suave, aunque dicha concavidad podría representar un artefacto tafonómico. El cóndilo medial ocupa el margen medial del hueso y articula con el cóndilo femoral o medial de la tibia. Se encuentra pobremente preservado, pero su tamaño es comparable al del cóndilo tibiofibular. En vista medial es de contorno suboval, con el eje mayor orientado próximodistalmente y con el margen posterior suavemente convexo. Está separado del cóndilo tibiofibular por una fosa poplítea amplia transversalmente, pero poco profunda.

La superficie articular distal es levemente cóncava y se dirige oblicuamente en sentido anterodistal a posteroproximal. En vista distal se observa una concavidad en forma de media luna poco definida que representa el anclaje de los ligamentos cruzados (Currie y Zhao, 1993). La cresta tibiofibular es de contorno subtriangular en vista distal; se encuentra separada del cóndilo fibular por un surco suave y poco extendido proximalmente, lo que resulta en una tróclea fibular pobremente desarrollada. El cóndilo lateral es robusto y su superficie articular levemente convexa. En vista distal es ovoidal, con el eje mayor orientado en sentido transversal y su margen lateral es marcadamente convexo.

Tibia. Se ha preservado una tibia derecha completa pero fuertemente deformada y comprimida transversalmente, lo que impide el reconocimiento de numerosos caracteres anatómicos (Figura 43).

Es un elemento de diáfisis prácticamente recta, con los extremos proximal y distal expandidos anteroposteriormente.

El extremo proximal exhibe tres principales accidentes óseos: dos cóndilos articulares prominentes (uno lateral y otro medial) y una cresta cnemial de posición anterior. El cóndilo medial (o femoral) se encuentra ubicado en el extremo posteromedial del hueso. Cuando se observa de lado, el cóndilo medial es de contorno subtriangular, con el ápice levemente dirigido distalmente. Se extiende posteriormente, hasta sobrepasar en gran medida el nivel del margen posterior del cóndilo lateral. Proximalmente se presenta bien comprimido transversalmente, aunque parte de esta compresión es debida a deformación tafonómica. Su superficie proximal es plana a levemente cóncava.

El cóndilo lateral (o fibular), es relativamente pequeño, de contorno subtriangular cuando es visto proximalmente. Se ubica aproximadamente en el centro del eje anteroposterior de la tibia, bien por delante del nivel del cóndilo medial. Su superficie articular proximal es convexa y se orienta marcadamente en sentido posterolateral. Este cóndilo se separa del cóndilo medial por una amplia escotadura posterolateral en forma de “L” abierta.

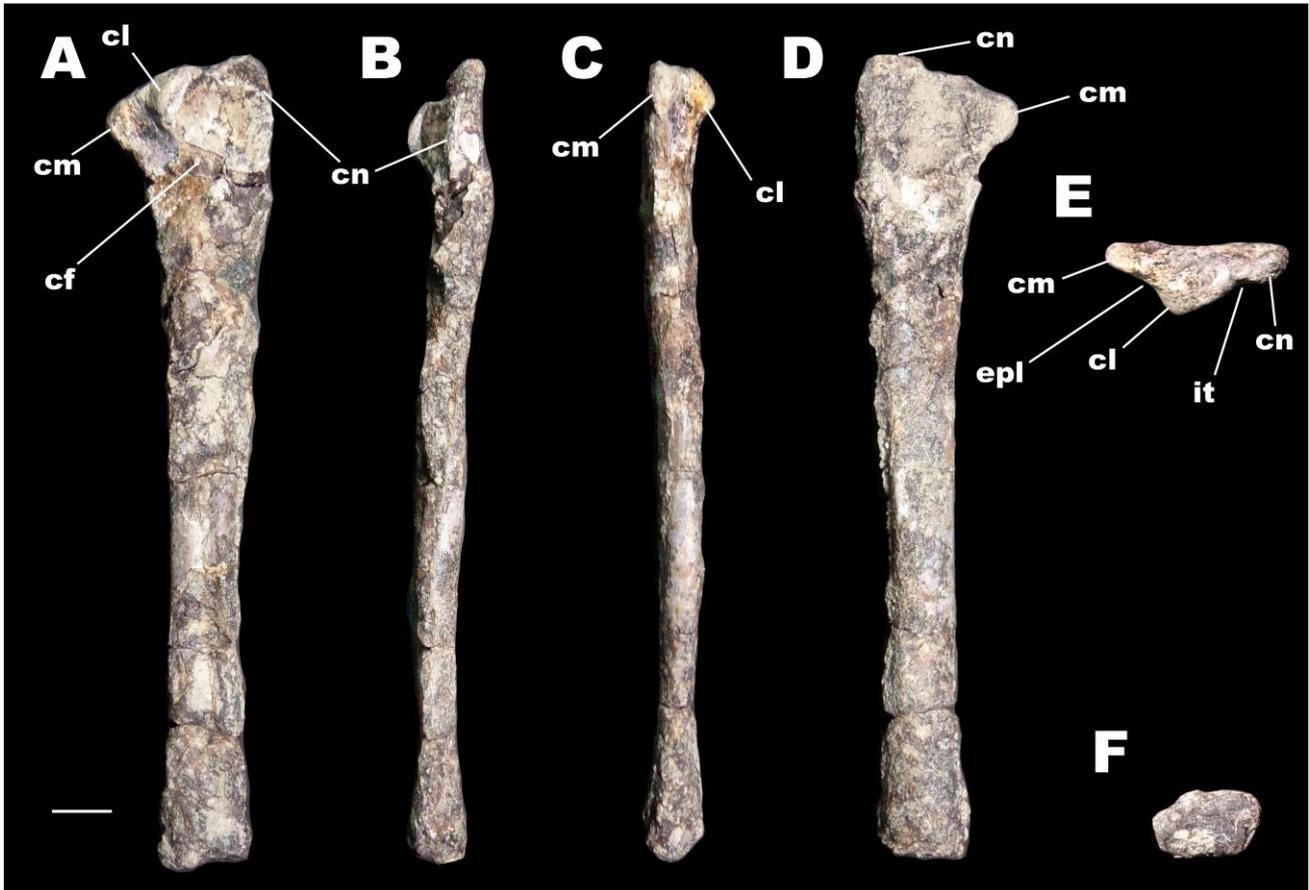


Figura 43. Tibia derecha de *Chanaresaurus antiquus* (CRILAR-Pv 563) en vistas: A, lateral; B, anterior; C, posterior; D, medial; E, proximal; F, distal. Referencias: cf, cresta fibular; cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial; cn, cresta cnemial; epl, escotadura posterolateral; it, incisura tibial. Escala: 1 cm.

La cresta cnemial se encuentra notablemente desarrollada. Está separada de los cóndilos medial y lateral por un surco poco profundo orientado transversalmente. Este surco es continuo lateralmente con una incisura tibial en forma de “U” abierta que separa la cresta cnemial del cóndilo lateral. La cresta cnemial presenta su base algo más estrecha transversalmente que su extremo anterior. En vista lateral es de contorno subtriangular y se

prolonga distalmente a modo de una lámina ósea a lo largo de la quinta parte proximal del hueso. Se encuentra fuertemente orientada proximalmente, sobrepasando el nivel de los cóndilos proximales. Lamentablemente, el mal estado de preservación de la tibia en general, impide reconocer marcas musculares y otros detalles osteológicos. Se observa parte de la cresta fibular de ubicación anterolateral, delimitando caudalmente la incisura tibial. Esta cresta no alcanza el extremo proximal del hueso, y está totalmente ausente en *Lewisuchus*.

La diáfisis tibial es prácticamente recta. Su mal estado de preservación impide el reconocimiento de marcas y líneas musculares. Es de sección subrectangular, con las caras medial y lateral rectas, mientras que las caras anterior y posterior son débilmente convexas. Esta sección posiblemente no represente la condición natural de *Chanaresaurus*, puesto que se encuentra fuertemente deformada por presión del sedimento.

El extremo distal, al igual que en *Lewisuchus* presenta su eje mayor de orientación anteroposterior y un contorno distal subrectangular-ovoidal, cuyo eje anteroposterior duplica en tamaño a su eje transversal. Lamentablemente, no es posible reconocer si esta conformación es o no el resultado de la profunda deformación tafonómica sufrida por este hueso. El margen medial del extremo distal de la diáfisis se expande levemente en sentido anteroposterior, mientras que en su margen lateral no existe dicha expansión. La superficie medial para la articulación con el astrágalo es levemente convexa en sentido transversal y algo cóncava en sentido anteroposterior. Lateralmente, la articulación para el astrágalo es más compleja, es débilmente convexa y se orienta proximolateralmente. Se separa de la superficie de articulación posterior por medio de una muesca en forma de “U” bien desarrollada y anteroposteriormente estrecha. La porción posterolateral de la tibia conforma una suerte de “proceso descendente” incipiente, más distalmente proyectado que la superficie anterolateral de articulación. Este proceso rodea la cara posterior del proceso ascendente del astrágalo, al igual que ocurre en numerosos dinosauriformes (Novas, 1989).

Fíbula. Se ha conservado gran parte de la fíbula derecha sin su tercio distal (Figura 44). La diáfisis está pobremente preservada y afectada por deformación. Proximalmente presenta una superficie articular fuertemente cóncava, para alojar el cóndilo tibiofibular del fémur. El extremo proximal de la fíbula es anteroposteriormente expandido y transversalmente estrecho. La expansión posterior es menor que la anterior, es de contorno subtriangular y dorsoventralmente reducida. La expansión anterior es de aspecto laminar y bien extendida próximodistalmente, hasta alcanzar el margen proximal del tubérculo iliofibular. En vista medial exhibe una fosa poco profunda y amplia que proximalmente posee una cresta oblicua dirigida desde el extremo anterodistal al posterproximal del hueso. El tubérculo iliofibular está representado por una cresta débil, ligeramente rugosa. Proximal y distalmente se continúa por delgadas crestas óseas que delimitan los extremos lateral y medial del vástago tibial. La diáfisis es de sección suboval, con el margen medial plano y el lateral redondeado. El margen medial liso y recto indica una amplia superficie de contacto con la tibia, una característica derivada del clado Silesauridae + Dinosauria (véase Remes, 2008).

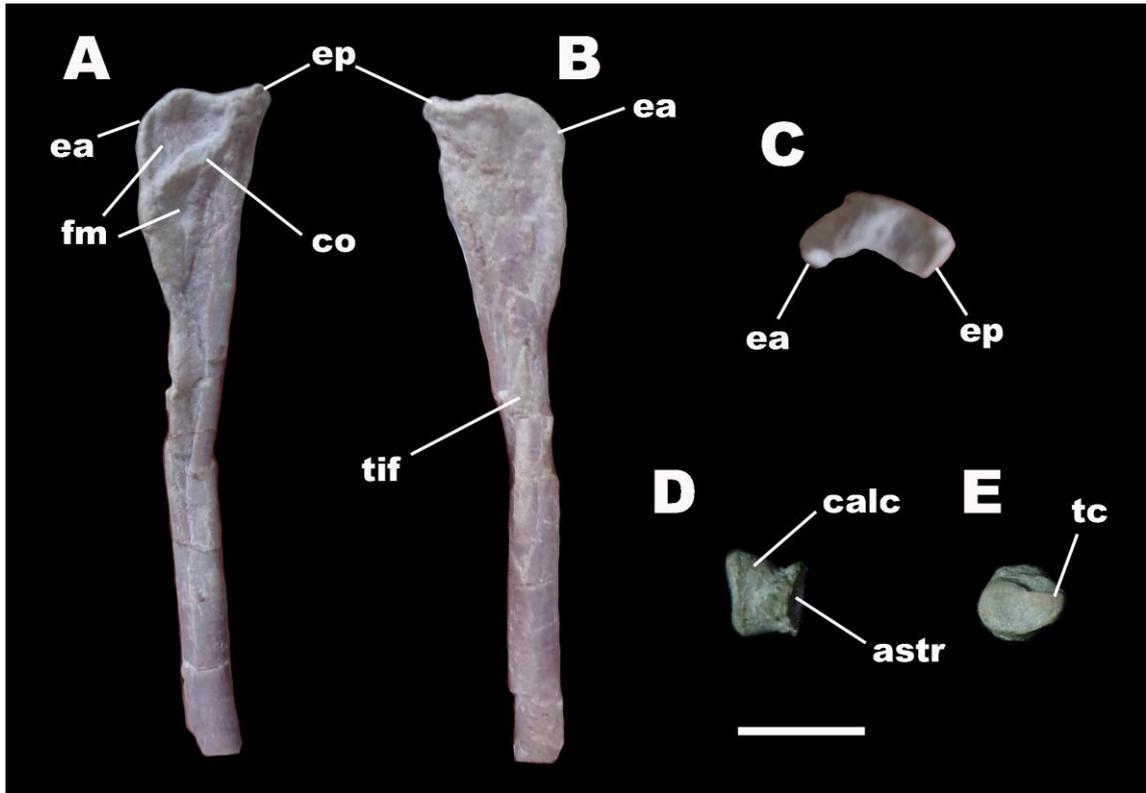


Figura 44. *Chanaresaurus antiquus* (CRILAR-Pv 563). A-C, Fíbula izquierda en vistas A, medial; B, lateral; C, proximal; D-E, Astrágalo-calcáneo izquierdos en vistas D, ventral; E, lateral. Referencias: astr, astrágalo; calc, calcáneo; co, cresta oblicua; ea, expansión anterior; ep, expansión posterior; fm, fosa medial; tc, tubérculo calcáneo; tif, tubérculo iliofibular. Escala: 1 cm.

Calcáneo-astrágalo. Se ha conservado un calcáneo izquierdo completo aún adherido a la porción más lateral del astrágalo correspondiente (Figura 44). La mala preservación impide reconocer la morfología del astrágalo o si este se encontraba fusionado o articulado al calcáneo.

El calcáneo es un elemento notablemente comprimido en sentido transversal. En vista lateral posee un contorno irregular en forma de lágrima. Su margen anterior es relativamente grueso y redondeado; su extremo proximal es cóncavo y converge posteriormente con el margen ventral conformando un vértice.

La superficie lateral exhibe una concavidad en forma de lágrima que se encuentra delimitada con márgenes suaves y gruesos. En vista proximal, el calcáneo es de contorno débilmente triangular, con los márgenes posteriores divergentes. El margen posterolateral es prominente y algo engrosado, lo que sugiere la existencia de un tubérculo calcáneo vestigial.

La superficie proximal del calcáneo exhibe su extremo anterior convexo y la mitad posterior cóncava. Esta concavidad, de contorno triangular, presenta los márgenes muy bien definidos y delimitados por rebordes óseos, que conforman la superficie articular con la fíbula.

En vista anterior el calcáneo es de contorno subrectangular, con los márgenes lateral, proximal y distal rectos. En vista posterior es de contorno subtriangular, con el margen lateral orientado oblicuamente hacia el margen ventromedial.

La superficie articular distal es suavemente convexa a lo largo de todo su recorrido, con excepción del extremo posterior, que se encuentra representado por una superficie plana de aspecto rugoso y que carecería de contacto con los tarsales distales.

Debido a la mala preservación, la morfología de la superficie para articulación con el astrágalo permanece incierta.

Comentarios y comparaciones de los elementos óseos de *Chanaresaurus antiquus*

El premaxilar de *Chanaresaurus* exhibe una serie de rasgos anatómicos que merecen comentarios en detalle.

En vista lateral, el proceso nasal es subparalelo al margen alveolar del premaxilar. Esta condición es semejante a la de *Tawa* (Nesbitt et al., 2009), mientras que en otros dinosaurios basales como *Herrerasaurus*, *Eoraptor*, y *Dracovenator*, este proceso se orienta a más de 25° con respecto al eje subhorizontal del premaxilar (Yates, 2003).

Otro rasgo particular de *Chanaresaurus* es la presencia de un proceso posterior subdividido en procesos posteroventral y posterodorsal. Esta condición ha sido descrita por Rauhut (2003) como sinapomórfica de Coelophysoidea (e.g., *Coelophysus*, *Syntarsus*). Una condición semejante ha sido descrita en “*Tawa*” y consecuentemente, Nesbitt et al. (2009) consideraron a este rasgo como diagnóstico de Neotheropoda. La presencia de un proceso posterior bifurcado en *Chanaresaurus* sugiere que esta condición se encuentra más ampliamente distribuida que lo supuesto con anterioridad y posiblemente pueda ser considerado como sinapomórfico de Saurischia. Vale la pena remarcar que en Dinosauriformes basales como Silesauridae, *Lewiscuhus* y *Lagosuchus* el premaxilar permanece desconocido o pobremente preservado, y en consecuencia, la distribución de esta característica en Dinosauriformes basales es desconocida.

Chanaresaurus presenta una condición particular en la cantidad de dientes premaxilares. En este taxón existe espacio para la implantación de 5 dientes, una condición desconocida en otros Dinosauriformes, en donde el número frecuente es el de 4 dientes premaxilares (Rauhut, 2003; Langer, 2004). A pesar del escaso material conocido en Dinosauriformes, existe un premaxilar incompleto de *Silesaurus* (ejemplar ZPAL Ab III/361), donde se reconocen cinco posiciones dentarias, por lo que es posible que esta

condición se encuentre ampliamente distribuida a lo largo de Dinosauriformes basales y sea este el número plesiomórfico para Dinosauria. Sin embargo, nuevos materiales y una adecuada comparación son necesarios para sustentar o rechazar esta hipótesis.

Chanaresaurus presenta una serie de caracteres particulares en el postorbital que permiten distinguirlo de *Lewisuchus*. En este taxón el proceso anterior es relativamente corto, y es solo levemente más largo que el proceso posterior, mientras que en *Lewisuchus* el proceso anterior es notablemente más largo, comparable al de *Eoraptor* y *Pampadromaeus*. El proceso ventral en *Chanaresaurus* es también más corto, robusto y anteroposteriormente extenso que en *Lewisuchus*, *Pampadromaeus* y *Eoraptor*.

La morfología del postorbital en *Chanaresaurus* es particular y es posible que el proceso anterior corto y el proceso ventral relativamente robusto y anteroposteriormente extenso, sean caracteres autapomórficos de este taxón.

El prefrontal es un elemento conocido en escasos Dinosauriformes o Dinosauria basales, aunque permanece como un elemento separado y bien desarrollado en diversos Pseudosuchia (Weinbaum, 2011; Nesbitt et al., 2013). En *Chanaresaurus* el prefrontal está muy desarrollado, en especial su proceso ventral que es comparativamente más largo que en Dinosauria basales como *Eoraptor* o *Pampadromeus*; en Dinosauria más derivados los prefrontales se presentan notablemente reducidos (Gauthier, 1986; Rauhut, 2003). Lamentablemente no se han descrito en mayor detalle prefrontales para la mayor parte de los Dinosauriformes basales, lo cual impide mayores consideraciones.

El lacrimal de *Chanaresaurus* es un elemento particular, cuya morfología difiere del conocido en otros Dinosauria basales como *Eoraptor* o *Herrerasaurus*. En *Chanaresaurus* el proceso anterior del lacrimal es notablemente elongado y dorsoventralmente alto, mientras que el proceso ventral excesivamente corto, lo que se relacionaría a una región preorbitaria

del cráneo notablemente baja. Esta combinación de caracteres podría resultar autapomórfica de *Chanaresaurus*; sin embargo, debido a que el lacrimal se desconoce en otros dinosauriformes basales como *Lagosuchus* y *Lewisuchus*, no es improbable que esta conformación estuviera más ampliamente distribuida que lo supuesto.

Vale la pena remarcar que la presencia de una débil cresta interna en el lacrimal que separa pobremente las regiones orbitaria y preorbitaria posiblemente indique el pobre desarrollo o total ausencia de cornetes nasales (Witmer, 1995).

En el margen posterodorsal del palatino de *Chanaresaurus* existe una suave concavidad que define una posible fenestra palatal accesoria, tal como ocurre en diversos Pseudosuchia (Serenó, 1991; Nesbitt, 2011) y terópodos celurosaurios derivados (e.g., *Tyrannosaurus*, *Deinonychus*; Rauhut, 2003). Puesto que esta fenestra está ausente en dinosaurios y dinosauriformes basales, podría ser considerada como una posible autapomorfía de *Chanaresaurus*, aunque su existencia en diversos pseudosucios sugiere que podría tratarse de una plesiomorfía. Lamentablemente, debido a que el palatino es conocido en pocos dinosauriformes y dinosaurios basales, su condición de autapomorfía o plesiomorfía para *Chanaresaurus* es de significado incierto.

Chanaresaurus posee el primer elemento prearticular descrito para un Dinosauriformes basal. Lamentablemente, la escasez de información en otros Dinosauriformes o Dinosauria basales no permite comparaciones en detalle. Vale la pena remarcar que en *Chanaresaurus* el prearticular en su extremo anterior carece de una expansión para la articulación con el hueso coronoides, lo cual lo distingue de Dinosauria basales como *Eoraptor* (Serenó et al., 2013).

Las vértebras de *Chanaresaurus* son profundamente paralelogramáticas, la mitad anterior del centro se encuentra a un ángulo aproximado de 40° con respecto al eje longitudinal de la mitad posterior del centro. Por otro lado, en Dinosauriformes basales como *Lagosuchus*, *Lewisuchus* y *Herrerasaurus* las vértebras presentan una menor diferencia entre la orientación de las caras anterior y posterior del cuerpo vertebral, que en ningún caso alcanza los 40°. La diferencia en posición entre ambas caras articulares indica el grado de curvatura sigmoidea del cuello (Bonaparte, 1975; Novas, 1996). La marcada diferencia de posición entre las carillas articulares de los centros en *Chanaresaurus* indica que su cuello exhibiría una marcada curvatura sigmoidea. En este aspecto, *Chanaresaurus* parece ser único entre los Dinosauriformes basales, en los cuales la curvatura cervical parece ser menor.

La notable complejidad del coracoides y de la escápula, así como la conformación de la región glenoidea, son características compartidas entre *Chanaresaurus* y Dinosauria basales como *Saturnalia*, *Guaibasaurus* y *Eoraptor*. Esta conformación está ausente o es incipiente en Dinosauriformes basales y es posible que represente una característica diagnóstica de taxones más derivados que *Lagosuchus*. La marcada complejización topográfica se corresponde con importantes zonas de anclaje muscular, que incluyen una profunda fosa para el *M. sternocoracoideus* y *M. coracobrachialis pars. ventralis*, y una cresta longitudinal subhorizontal que diferencia claramente las superficies de inserción del *M. biceps brachii*, *M. coracobrachialis* y *M. scapulocoracoidei* (véase Remes, 2008). Posiblemente este aumento de complejidad indique que en Dinosauria existió una especialización del miembro anterior con una mayor amplitud o control de movimientos que en otros arcosaurios, tal como fuera anticipado por Bakker y Galton (1974). La mayor exposición lateral de la cavidad glenoidea observada en *Chanaresaurus* y otros dinosaurios,

en comparación con dinosauriformes más basales, posiblemente reflejaría un aumento del rango de movimientos de abducción del húmero (véase Carpenter, 2002).

El húmero de *Chanaresaurus* exhibe una serie de caracteres compartidos con Dinosauria basales, los cuales no se encuentran bien desarrollados en arcosaurios no Dinosauriformes. Entre estos caracteres se cuenta la presencia de una incipiente cresta bicipital, una fosa pneumotricipital, una fosa ventrodiscal, una cresta deltopectoral bien desarrollada que se continúa con el extremo proximal del húmero mediante una cresta aguda y una fosa braquial en el extremo distal del húmero (véase Remes, 2008).

Proximalmente el húmero de *Chanaresaurus* es notablemente complejo, especialmente en lo que respecta a su cabeza humeral en forma de silla de montar, con numerosas crestas y depresiones que la delimitan. Esta condición es desconocida en otros Dinosauriformes (e.g., *Silesaurus*, *Lagosuchus*) o Dinosauria (e.g., *Herrerasaurus*, *Eoraptor*) en los cuales la cabeza humeral es simple, sin crestas agudas y con un aspecto general subcilíndrico, algo cóncavo hacia el centro.

En *Chanaresaurus* la cabeza femoral se encuentra separada ventralmente de la diáfisis por una superficie plana bien diferenciada. Esta condición fue propuesta como diagnóstica de diferentes grupos de arcosaurios, incluyendo Lagerpetidae (Nesbitt et al. 2010), Silesauridae (Nesbitt, 2011) y Herrerasauridae (Niedźwiedzki et al., 2014), aunque la misma se encuentra también presente en Theropoda basales como *Coelophysis* (Nesbitt, 2011). Debido a su amplia distribución, es posible que su presencia sea diagnóstica de un clado más abarcativo (e.g., Dinosauriformes).

Chanaresaurus posee próximolateralmente al trocánter menor una fosa subtriangular bien definida y delimitada posterior y anteriormente por crestas, de las cuales la posterior se contacta proximalmente con el trocánter dorsolateral. Esta condición no se observa en arcosaurios basales, incluyendo *Lagosuchus*. Por otro lado, su presencia ha sido corroborada en *Silesaurus* y *Asilisaurus* y posiblemente exista también en *Saturnalia* (Langer, 2003). Debido a que esta fosa es de difícil reconocimiento en los ejemplares fósiles (debido a defectos en la preservación) es posible que se encuentre más ampliamente distribuida dentro de Dinosauriformes, y constituya una sinapomorfía de un clado más abarcativo que Dinosauria (e.g., Silesauridae + Dinosauria). Sin embargo, es necesario el hallazgo de nuevos ejemplares para comprobar o rechazar esta hipótesis.

A diferencia de arcosaurios basales y de *Lagosuchus*, la inserción del *M. caudofemoralis longus* en *Chanaresaurus* se encuentra representada por una restringida área suboval rugosa y delimitada por crestas óseas delgadas y agudas que se ubican en el margen anteromedial del fémur. Esta característica se encuentra ampliamente distribuida en Dinosauria (Bakker y Galton, 1974), en especial en Ornithischia (Calvo y Salgado, 1996). Del mismo modo, la disposición de las líneas intermusculares en *Chanaresaurus* es muy semejante a la de otros Dinosauria, incluyendo formas basales como *Saturnalia* (Langer, 2003; véase Hutchinson, 2001). Esto sugiere que en *Chanaresaurus* la inserción de músculos relacionados con la locomoción era comparable a la de otros Dinosauria conocidos.

En *Chanaresaurus* la línea intermuscular lateral (línea caudolateral, *sensu* Langer, 2003) es simple, y se dirige desde la repisa trocantérica hasta el margen proximal de la cresta tibiofibular. Por otro lado, en *Saturnalia*, *Massospondylus*, *Hypsilophodon*, *Iguanodon* y *Tyrannosaurus* (Carrano y Hutchinson, 2002; Langer, 2003) esta cresta exhibe una bifurcación distal de la que se desprenden dos líneas menores: una de ellas se extiende

hasta alcanzar el cóndilo lateral y una segunda alcanza la fosa poplíteica y en las aves actuales se conoce como línea intermuscular caudal (Baumel y Witmer, 1993). Estas líneas representan la separación entre el origen del *M. femorotibialis externus* y las inserciones de los músculos *caudofemoralis brevis* y *adductor femoris 2* (Carrano y Hutchinson, 2002). Debido a la ausencia de bifurcación en la línea intermuscular lateral en *Chanaresaurus*, *Lewisuchus* y *Lagosuchus*, es posible que en estos taxones no ocurriera la marcada regionalización de la musculatura en el extremo distal del fémur que caracteriza a Dinosauria más derivados.

La tibia de *Chanaresaurus* exhibe una serie de rasgos típicos de Dinosauria, ausentes en otros Dinosauriformes, como ser la cresta cnemial proyectada anteroproximalmente, sobrepasando el nivel de los cóndilos proximales y la presencia de una cresta proximodistal en la cara posterior del extremo distal (véase Novas, 1996; Nesbitt, 2011). La combinación de estos caracteres distingue a *Chanaresaurus* de otros taxones procedentes de la misma unidad estratigráfica, como ser *Lagosuchus* y *Lewisuchus*.

La conformación del extremo proximal de la fibula en *Chanaresaurus* exhibe una serie de rasgos típicos de Dinosauria basales como *Saturnalia* (Langer, 2003). Ambos comparten una importante expansión en el margen anterior del extremo proximal y en vista medial la fosa medial exhibe una cresta oblicua, rasgos ausentes en Dinosauriformes más basales como *Silesaurus* o *Lagosuchus*.

El calcáneo de *Chanaresaurus* presenta caracteres más derivados que *Lagosuchus* y *Lewisuchus*. Al igual que *Silesaurus* y Dinosauria basales (a excepción de Saurischia basales como *Saturnalia*, *Herrerasaurus* y *Eoraptor*; Novas, 1989, 1993; Langer, 2003; Sereno et al., 2013) el calcáneo de *Chanaresaurus* ha perdido su conformación piramidal, se encuentra

bien comprimido transversalmente, los procesos medial y lateral están ausentes, y el tubérculo calcáneo está reducido.

Conclusiones

El hallazgo de *Chanaresaurus* eleva a tres el número de taxones de Dinosauriformes de la fauna de Los Chañares: *Lagosuchus talampayensis* (= *Marasuchus lilloensis*), *Lewisuchus admixtus* (= *Pseudolagosuchus major*) y *Chanaresaurus antiquus* nov.

Sobre la base de la descripción y comparaciones efectuadas en las páginas previas, podemos inferir que *Chanaresaurus antiquus* es un Dinosauria basal, por lo que constituiría el primer registro de este clado para la Formación Chañares. *Chanaresaurus*, por lo tanto, sería el representante más antiguo de Dinosauria y tiene el potencial de brindar información novedosa acerca de la evolución temprana del grupo.

En los capítulos que siguen se analizan las relaciones filogenéticas de *Chanaresaurus* con respecto a las de otros dinosauriformes basales y se fundamenta en mayor detalle su inclusión dentro de Dinosauria y Saurischia.

CAPÍTULO 10

RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LOS DINOSAURIFORMES Y DINOSAURIA BASALES

Las relaciones filogenéticas de los Dinosauriformes y Dinosauria basales han sido tema de intenso debate, especialmente durante las últimas dos décadas. Esto, sumado a los numerosos hallazgos realizados en los últimos años, resultó en una importante diversidad de hipótesis filogenéticas, en muchos casos contradictorias, sobre las relaciones de parentesco de estos taxones.

El presente análisis filogenético se enfoca en las relaciones de parentesco entre dinosauriformes basales y los dinosaurios más basales conocidos. Constituye también el análisis más abarcativo sobre esta temática en comparación con estudios integradores recientemente publicados en lo que respecta a la transición Dinosauriformes no-Dinosauria/Dinosauria (Apéndices 4-6). La hipótesis filogenética resultante incluye varios puntos que merecen ser discutidos en mayor profundidad, y que en muchos casos, deben ser fundamentados de manera detallada. En consecuencia, a lo largo de este capítulo se discuten los principales aspectos referentes a las relaciones filogenéticas de los Dinosauriformes y Dinosauria basales.

El análisis filogenético llevado adelante resultó en 66 árboles de 1658 pasos, Ci, 0323, Ri, 0665. El consenso estricto resultó en un árbol con una topología semejante a la propuesta por Nesbitt (2011) y Bittencourt et al. (2011)(Figura 45).

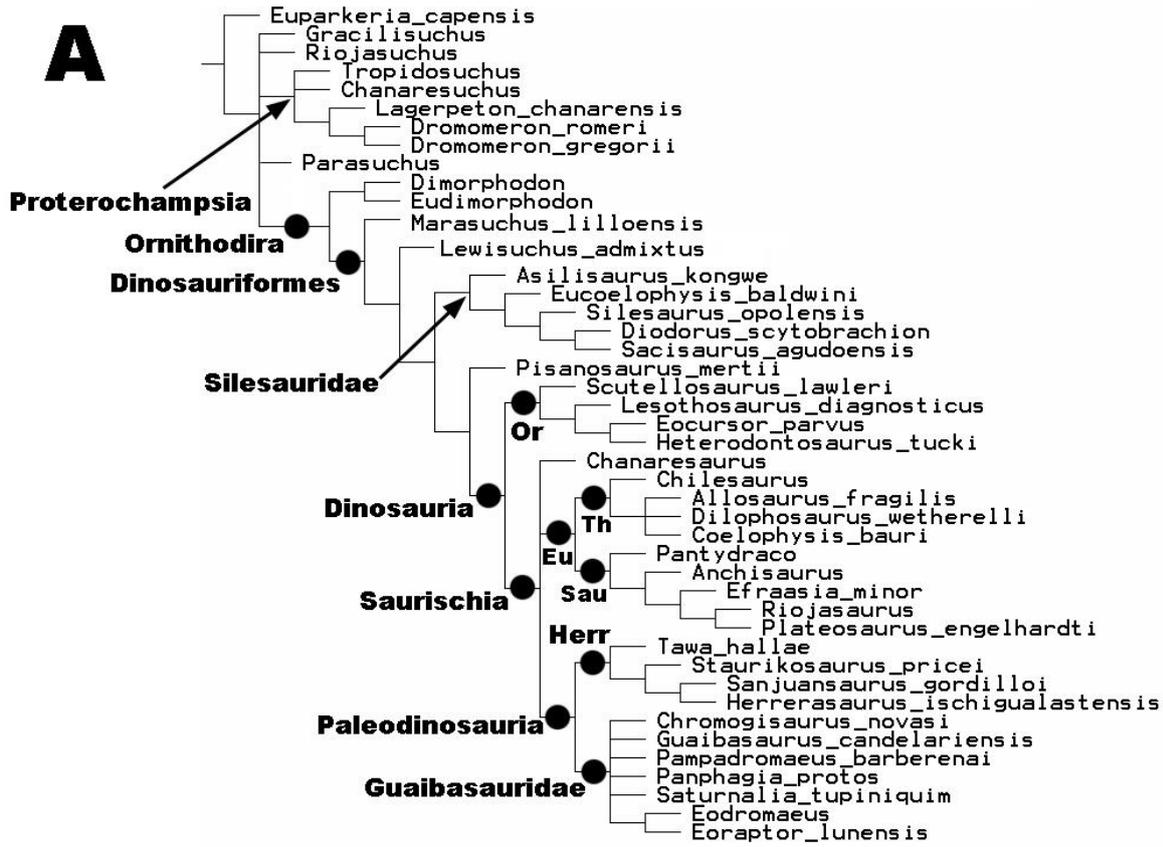


Figura 45. A, *Árbol filogenético de los que indica las relaciones filogenéticas de los Dinosauriformes basales; B, valores de soporte de Bremer. Referencias: Eu, Eusaurischia; Herr, Herrerasauria; Or, Ornithodira; Sau Sauropodomorpha; Th, Theropoda.*

Con la finalidad de testear la robustez del árbol se calculó el soporte de Bremer para cada rama. Esto resultó en un árbol de consenso con altos soportes estadísticos en los siguientes nodos: *Lewisuchus* + (*Silesauridae* + *Dinosauria*); *Silesauridae* + *Dinosauria*; *Pisanosaurus* + *Dinosauria*; *Dinosauria*; *Saurischia*; *Theropoda*; *Massopoda*; *Ornithischia*; *Herrerasauridae*; *Eoraptor* + *Eodromaeus*. Por otro lado, otros nodos tales como *Paleodinosauria* (*Guaibasauridae* + *Herrerasauria*); *Guaibasauridae*; *Herrerasauria*; *Silesauridae*; *Sauropodomorpha* el soporte de Bremer es de valores bajos, tal como fuera indicado por Nesbitt (2011) y en concordancia con Bittencourt et al. (2014) (Figura 45),

Sobre la base de este análisis se obtuvieron resultados novedosos para determinadas porciones del árbol. En primer lugar, *Lagerpeton* y *Dromomeron* resultaron bien anidados dentro de *Proterochampsia*, sin relación directa con la línea *Ornithodira*. Esta propuesta se encuentra fundamentada en detalle en el Capítulo 5 de la presente contribución y no será tratado de manera pormenorizada más adelante. Vale la pena remarcar que el soporte de Bremer del nodo *Proterochampsidae* + *Lagerpeton* es notablemente alto (=9).

Lagosuchus resultó el Dinosauriformes más basal, de acuerdo a estudios previos. *Lewisuchus admixtus* fue anidado como grupo hermano del clado *Silesauridae* + *Dinosauria*, en contraposición con propuestas previas que lo incluían dentro de *Silesauridae*. Por otro lado, el supuesto *Ornithischia Pisanosaurus mertii* resultó grupo hermano de *Dinosauria*, una hipótesis novedosa, que no ha sido propuesta por autores previos.

Los clado Dinosauria, Ornithischia, Saurischia, Eusaurischia, Sauropodomorpha y Theropoda resultaron monofiléticos.

Finalmente, los clados Guaibasauridae y Herrerasauria resultaron anidados dentro de Dinosauria Saurischia. Ambos conforman un grupo monofilético (=Paleodinosauria aquí) por fuera de Eusaurischia (=Sauropodomorpha + Theropoda). Guaibasauridae se compone de varios géneros, incluyendo al problemático *Eoraptor*. Por otro lado, Herrerasauria incluye, entre otros, al supuesto Neotheropoda basal *Tawa*.

Todos estos puntos son discutidos y detallados de manera breve a lo largo del presente Capítulo.

PARTE 1- RELACIONES FILOGENÉTICAS ENTRE LOS DINOSAURIFORMES BASALES

Relaciones filogenéticas de Lagosuchus y Lewisuchus

Los primeros Dinosauriformes basales procedentes de la Formación Chañares fueron nominados por Romer (1971) quién describió *Lagosuchus talampayensis*. En ese trabajo Romer indica que *Lagosuchus* podría constituir parte de la radiación temprana de los dinosaurios, y particularmente a los Saurischia Coelurosauria (en aquel entonces Coelurosauria incluía formas de terópodos basales conocidos hoy día como Coelophysoidea; Gauthier, 1986).

Sin embargo, es Bonaparte (1975), quien en un trabajo adelantado para su época, concibe la importancia de *Lagosuchus* en lo que respecta al origen de Dinosauria. Este autor analiza en detalle los caracteres de los ejemplares disponibles de *Lagosuchus* y concluye que este taxón presentaba la mayor parte de los caracteres diagnósticos de los dinosaurios, y que constituiría una forma potencialmente ancestral a Dinosauria. Desde entonces, la mayor parte de los autores han seguido esta propuesta (véase Novas, 1996; Benton, 1999; Ezcurra, 2016). Posteriormente, Arcucci (1987) describió *Pseudolagosuchus major* (= *Lewisuchus admixtus*) sobre la base de una serie de ejemplares incompletos e informativos. Esta autora incluye a *Pseudolagosuchus* (= *Lewisuchus*) dentro de la familia Lagosuchidae, un grupo monotípico acuñado por Bonaparte en 1975 para incluir a *Lagosuchus*. Posteriormente, Novas (1992, 1996) analizando los caracteres postcraneos de “*Pseudolagosuchus*”, especialmente aquellos del tarso, concluyó que Lagosuchidae no constituía una agrupación monofilética en si misma y este género se encontraría más cercanamente relacionado a

Dinosauria que a *Lagosuchus*. Novas (1992) acuña el nombre Dinosauriformes para incluir a *Lagosuchus*, *Pseudolagosuchus* y Dinosauria. Bonaparte (1995) sin embargo, sostuvo la posible sinonimia entre *Pseudolagosuchus* y *Lagosuchus*, debido a que las diferencias entre ambos taxones corresponderían a caracteres relacionados a la ontogenia de una misma especie. A pesar de esta propuesta, Bonaparte (1995, 1997) consideró que ambos géneros eran válidos, debido a que dicha hipótesis aún no podía ser corroborada, y a que ambos taxones presentan diferentes “estadios evolutivos” dentro de un mismo linaje, con *Pseudolagosuchus* exhibiendo caracteres decididamente más dinosauriano que *Lagosuchus*. La parafilia de Lagosuchidae propuesta por Novas (1992) fue seguida por la gran mayoría de los autores, y este criterio es compartido en la presente contribución.

Con respecto a *Lewisuchus admixtus*, esta especie ha sido considerada por Romer (1972b) como un posible Saurischia basal ancestral a Coelurosauria (que en ese momento incluía a los Coelophysoidea). Sobre la base de la reconstrucción craneana de Romer (1972a), Bonaparte (1987; 1997) concluyó que *Lewisuchus* estaría relacionado a los Crurotarsi Sphenosuchia. Posteriormente, Paul (1988) lo incluyó entre los Dinosauriformes basales como miembro de la familia Lagosuchidae, cercanamente emparentado a *Lagosuchus*. Más recientemente, Arcucci (1997, 1998) sinonimizó a *Pseudolagosuchus* con *Lewisuchus*, un criterio compartido por otros autores (Nesbitt et al., 2010; Kammerer et al., 2011; Novas et al., 2015) y sustentado en la presente contribución sobre la base de numerosos caracteres (véase Capítulo 8).

Nesbitt et al. (2010) propusieron que *Lewisuchus/Pseudolagosuchus* podría ser incluido dentro de Silesauridae, un criterio compartido por otros autores (Kammerer et al., 2011). Siguiendo el criterio expresado por Nesbitt et al. (2010), Nesbitt (2011) fundamenta de manera más detallada la inclusión de *Lewisuchus* dentro de Silesauridae. Este autor señala las siguientes sinapomorfias que sustentan esta propuesta: 1) presencia de una muesca

en el margen ventral de la cabeza femoral; 2) salidas del nervio hipoglosso alineadas subverticalmente; 3) cresta rugosa en el margen anterolateral del supraoccipital; y 4) centros cervicales más largos que las vértebras dorsales medias. Estos caracteres son analizados y criticados en detalle por Bittencourt et al. (2014), quienes indican correctamente que las salidas del nervio hipoglosso alineadas subverticalmente existen también en *Lagosuchus*, y sobre la base de la presente contribución, es posible que se encontraran ampliamente distribuidas dentro de Dinosauriformes. Por otro lado, una muesca debajo de la cabeza femoral es un carácter ampliamente distribuido en Dinosauriformes y Dinosauria, incluyendo *Herrerasaurus*, *Chanaresaurus* y *Eoraptor* (véase Niedźwiedzki et al., 2014).

En lo que respecta a la cresta rugosa en los márgenes anterolaterales del supraoccipital está también presente en varios Dinosauria basales (Langer y Ferigolo, 2013) y la presencia de vértebras cervicales 3-5 más largas que las dorsales en la presente contribución resultó un rasgo diagnóstico de Dinosauriformes más derivados que *Lagosuchus*.

En consecuencia, la totalidad de los caracteres propuestos por Nesbitt et al. (2010) y Nesbitt (2011) para sustentar la inclusión de *Lewisuchus* dentro de Silesauridae presentan una amplia distribución en Dinosauriformes.

En contraposición con la propuesta de Nesbitt et al. (2010), Bittencourt et al. (2014) sostuvieron que *Lewisuchus* es grupo hermano del clado Silesauridae + Dinosauria. En la presente contribución, de acuerdo a lo propuesto por Bittencourt et al. (2014), *Lewisuchus* resulta basal al clado Silesauridae + Dinosauria. En este respecto, *Lewisuchus* carece de 8 sinapomorfias no ambiguas que comparten tanto Silesauridae como Dinosauria (Apéndice 6).

Adicionalmente, se necesitan al menos 5 pasos adicionales para incluir a *Lewisuchus* dentro de Silesauridae.

Relaciones filogenéticas de Silesauridae

Desde la descripción original de Dzik (2003) *Silesaurus* y sus parientes fueron propuestos como el grupo hermano de Dinosauria, un criterio compartido por la gran mayoría de los investigadores (Ezcurra, 2006, 2016; Irmis et al., 2007; Brusatte et al., 2010; Nesbitt, 2011), así como por la presente contribución. En efecto, aquí Silesauridae y Dinosauria comparten unas 8 sinapomorfias ausentes en otros Dinosauriformes como *Lagosuchus* y *Lewisuchus* (Apéndice 6).

Por otro lado, Langer y Benton (2006) consideran a Silesauridae como grupo hermano de Dinosauria, pero resaltan los caracteres compartidos con Ornithischia, sugerentes de una posible cercanía filogenética. En este respecto, Ferigolo y Langer (2006) describen preliminarmente el Silesauridae *Sacisaurus* y concluyen que junto con *Silesaurus* podrían representar formas basales del clado Ornithischia. Lo mismo sostienen Niedzwiedzki et al. (2009) en una presentación filogenética preliminar y finalmente, Langer y Ferigolo (2013) en un análisis filogenético detallado incluyen a varios Silesauridae dentro de Ornithischia. En su análisis Silesauridae no resulta monofilético, con algunos taxones emplazados en la base de Dinosauriformes y otros como sucesivos taxones escalonados dentro de la base de Ornithischia. Estos mismos autores indican que el arreglo filogenético al que arribaron no es demasiado robusto, y escasos caracteres sustentan el clado Silesauridae + Ornithischia. Entre ellos se incluyen: 1) dentículos de los dientes de gran tamaño; 2) tres vértebras sacras; 3) lámina escapular elongada; 4) trocánter menor del fémur separado de la diáfisis por una hendidura; 5) ausencia de repisa trocantérica en el fémur; 6) facies trocantérica del fémur a la misma altura que el trocánter mayor; 7) cóndilos proximales de la tibia al mismo nivel; 8) maléolo lateral de la tibia fuertemente desarrollado; y 9) ausencia de surco astragalar

posterior. Sin embargo, estos caracteres parecen presentar una distribución más amplia que lo propuesto por estos autores. En este respecto, los caracteres 1,2,3,4,7,9 están presentes en una gran variedad de Dinosauriformes basales, incluyendo *Eoraptor*, *Eodromaeus* y *Herrerasaurus*. Por otro lado, los caracteres 5 y 6 parecen ser plesiomorfias, tal como lo reconocen Langer y Ferigolo (2013; véase Novas, 1996; Nesbitt, 2011). Finalmente, el carácter 8 podría ser el único rasgo derivado compartido entre Silesauridae y Ornithischia. Sin embargo, vale la pena remarcar que la extensión distal del maléolo tibial en los diferentes Silesauridae es variable. De hecho, aunque una condición comparable a la de Ornithischia (véase Novas, 1989) existe en *Sacisaurus* (Langer y Ferigolo, 2013), en *Silesaurus* y *Asilisaurus* el maléolo tibial lateral se encuentra solo débilmente prolongado, una condición plesiomórfica ausente en los ornitisquios.

En consecuencia, sobre la base de lo expresado por autores previos y en la presente contribución, la inclusión de Silesauridae en Ornithischia sobre la base de la evidencia disponible, no resulta bien sustentada.

Relaciones filogenéticas de Chanaresaurus antiquus

En el presente análisis *Chanaresaurus* resultó como un Dinosauria Saurischia, en una politomía dentro junto con los clados Eusaurischia y Paleodinosauria. Su inclusión en Dinosauria se basa en la presencia de una cresta cnemial en la tibia curvada proximal y anterolateralmente (caracter 245-2) y en el extremo distal de la tibia con una cresta desarrollada en su cara posterior (caracter 253-1). Más aún, se lo incluye en Saurischia sobre la base de numerosas sinapomorfias, incluyendo axis con epipófisis (caracter 110-1), cóndilo lateral y cresta tibiofibular del fémur separados por un surco bien desarrollado (caracter 236-

1), extremo distal del húmero con ectepicóndilo, entepicóndilo y estructuras relacionadas muy bien desarrolladas (caracter 328-1) (véase Apéndice 6).

Esta combinación única de sinapomorfías permite incluir a *Chanaresaurus* dentro de Dinosauria Saurischia con cierto grado de certeza. Es posible, que análisis en mayor detalle o el hallazgo de nuevos ejemplares resulte en una posición filogenética diferente de la aquí propuesta.

Vale la pena remarcar que la inclusión de *Chanaresaurus* como grupo hermano de Dinosauria resulta en un árbol de 7 pasos accesorios. Como grupo hermano de Dinosauriformes necesita unos 24 pasos adicionales, como Grupo Hermano de Silesauridae unos 15 pasos, como Grupo Hermano del clado *Lewisuchus* + Dinosauria unos 19 pasos adicionales, y como Grupo Hermano de Paleodinosauria se necesitan unos 2 pasos adicionales.

PARTE 2- POSICIÓN FILOGENÉTICA DE *PISANOSAURUS MERTII*

Introducción

Pisanosaurus mertii fue descrito por Casamiquela (1967) sobre la base de un individuo pobremente preservado y parcialmente articulado (Bonaparte, 1976). El único ejemplar conocido proviene de los niveles medios de la Formación Ischigualasto, Carniano Tardío-Noriano Temprano (Triásico Tardío) en la localidad fosilífera de Hoyada de Las Lajas, provincia de La Rioja, Argentina (ver detalles en Novas, 2009). Como fuera notado por autores previos (Irmis et al., 2007; Sereno, 2012), la pobre preservación del espécimen es la mayor dificultad para interpretar su morfología.

En la descripción original, Casamiquela (1967) consideró a *Pisanosaurus* como un Ornithischia, y desde entonces, fue invariablemente considerado como el representante más antiguo del clado (Bonaparte, 1976, 1996; Novas, 1989, 1996, 2009; Norman and Weishampel, 1990; Sereno, 1991, 2012; Norman et al., 2004; Brusatte et al. 2010; Langer et al. 2010; Butler, 2010). Debido a sus características únicas fue concebido como un representante de una familia propia: Pisanosauridae (Casamiquela, 1967). Fue relacionado a ornitisquios basales como Heterodontosauridae, “Fabrosauridae” o “Hypsilophodontidae” (Thulborn 1971, 1972; Galton 1972, 1986; Charig and Crompton 1974; Bonaparte 1976; Cooper 1985; Weishampel 1984; Crompton and Attridge 1986; Sereno, 2012), o propuesto como el miembro más basal de todos los ornitisquios (Novas, 1989, 1996; Weishampel y Witmer 1990; Sereno 1991; 1999; Langer, 2004; Butler, 2005; Butler et al., 2007; 2008; Langer y Benton, 2006; Boyd, 2015). La falta de certeza acerca de las relaciones filogenéticas de *Pisanosaurus* se debe a la combinación de una morfología dentaria muy

derivada y una anatomía postcraneana marcadamente plesiomórfica. Esto hizo que algunos autores propusieran una naturaleza quimérica del ejemplar (Serenó, 1991, 2012; Norman et al., 2004), e incluso Thulborn (2006), Novas (2009) y Olsen et al. (2011) dudaron de sus afinidades con Ornithischia. En este sentido, Agnolín (2015) propuso la inclusión de *Pisanosaurus* dentro de Silesauridae, aunque solo de manera preliminar. Finalmente, Coria (2016) indicó que las similitudes entre *Pisanosaurus* y Silesauridae son remarcables, aunque la naturaleza incompleta del primero es posiblemente una dificultad infranqueable para reconocer sus afinidades filogenéticas.

Pisanosaurus es el único ornitisquio que procede con certeza de capas de edad Triásica (Olsen et al., 2011). Así, la posición filogenética de *Pisanosaurus* es crítica, debido a que sería el único ornitisquio Triásico del mundo y tendría el potencial de brindar nuevas luces al respecto del origen y radiación temprana de este grupo de dinosaurios.

Como fuera reconocido por autores previos, las afinidades ornitisquianas de *Pisanosaurus* fueron basadas principalmente en los caracteres de la dentición y huesos asociados. Sobre esta base, Norman et al. (2004) indican que los restos craneanos de *Pisanosaurus* (especialmente la dentición) sugieren su ubicación dentro de Genasauria (Thyreophora+ Cerapoda) o aún Cerapoda (Marginocephalia+ Ornithopoda). Sin embargo, vale la pena remarcar que no existían reptiles basales antes del año 2000 que mostraran especializaciones dentarias de tipo ornitisquiano. Esto cambió drásticamente con la descripción de *Silesaurus opolensis*, un dinosauriforme no dinosauriano con dentición notablemente especializada de tipo ornitisquiano, proveniente del Triásico Tardío de Polonia (Dzik, 2003). Más aún, Parker et al. (2005; véase también Irmis et al., 2007) indican que el descubrimiento del crurotarso basal *Revueltosaurus* y los silesauridos demuestra que arcosaurios Triásicos con morfología masticatoria derivada eran más diversos que lo anteriormente supuesto.

Silesaurus era el primer miembro reconocido de Silesauridae, un clado actualmente reconocido como el grupo hermano de Dinosauria (Dzik 2003; Irmis et al., 2007; Brusatte et al., 2010; Langer et al., 2010; Nesbitt et al., 2010; Nesbitt, 2011). Desde su descubrimiento, los silesáuridos han sido descritos para Polonia (Dzik, 2003; Piechowski and Dzik, 2010), Norte América (Ezcurra, 2006), Brasil (Ferigolo and Langer, 2007), África (Nesbitt et al., 2010; Kammerer et al., 2012; Peacock et al., 2013) y Argentina (Irmis et al., 2007; Martínez et al., 2013). Esto, junto con los descubrimientos llevados adelante por Parker et al. (2005) y Jalil y Knoll (2002; véase también Nesbitt et al., 2015) demuestran que la diversidad de reptiles con dentición de tipo ornitisquiano es aún pobremente conocida, y en este contexto, Novas (2009) expresó algunas dudas acerca de las afinidades ornitisquianas y aún dinosaurianas de *Pisanosaurus*. En el mismo sentido, Langer y Ferigolo (2013) realizaron un análisis filogenético en el cual *Pisanosaurus* fue retenido como un ornitisquio basal, pero incluyendo a parte de los Silesauridae dentro de los Ornithischia, indicando que existen grandes incertidumbres acerca de las relaciones filogenéticas de estos taxones.

En consecuencia, el reconocimiento de una dentición de tipo ornitisquiana en dinosauriformes no dinosaurianos del clado Silesauridae así como las dudas expresadas por otros autores sobre la filiación de *Pisanosaurus*, invitan a reevaluar algunas características anatómicas de este taxón y a reconsiderar su posición filogenética a la luz de los últimos hallazgos realizados.

Materiales y métodos

Pisanosaurus mertii fue encontrado en el Triásico Superior (Carniano Tardío-Noriano Temprano) de la Formación Ischigualasto en el noroeste de Argentina (Casamiquela 1967; Martínez et al. 2011). El espécimen fue encontrado en la localidad fosilífera de Hoyada de

Cerro Las Lajas, en la provincia de La Rioja (Casamiquela, 1967; Bonaparte, 1976). Como fuera indicado por Bonaparte (1976), procede de los niveles más superiores de la Formación Ischigualasto, y fue encontrado en los mismos estratos de donde proceden el holotipo del Orithosuchidae *Venaticosuchus rusconii* (Bonaparte, 1970; Von Baczko et al., 2014), y un ejemplar referido al Crocodylomorpha *Trialestes romeri* (Bonaparte, 1970).

Se revisaron de manera crítica las codificaciones sobre *Pisanosaurus* realizadas por Nesbitt (2011) y Bittencourt et al. (2014). Cada una de las recodificaciones y modificaciones efectuadas a las matrices de estos autores ha sido puntualizada en detalle en el Apéndice 7.

Asociación del espécimen. El holotipo y único ejemplar conocido (Colección de Paleontología de Vertebrados, Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; PVL 2577) consiste en un esqueleto fragmentario, incluyendo mandíbula inferior y maxilar incompletos, una serie de siete vértebras dorsales articuladas, cuatro vértebras de posición incierta en la columna [identificadas como caudales por Casamiquela (1967) y Thulborn (2006), y como cervicales por Bonaparte (1976)], la impresión de una porción central de la pelvis y sacro, una extremidad posterior derecha, incluyendo fémur incompleto, tibia, fibula, tarsales proximales, tarsal distal 4, y dedos III y IV, así como el extremo distal del fémur izquierdo, una escápula izquierda incompleta (actualmente perdida), un posible metacarpal III, y las impresiones de algunos metacarpales (actualmente perdidos).

Sereno (1991, 2012) puntualizó que los fragmentos del cráneo, la pelvis y los miembros posteriores podrían pertenecer a un mismo individuo, mientras que la escápula, metacarpales, y columna vertebral podrían pertenecer a otro individuo. Sereno (2012) indicó que las proporciones de la escápula y vértebras no se asemejan a otros huesos comparables de ornitisquios heterodontosaúridos. Más aún, este autor sostuvo que la justificación de la asociación y articulación del material es débil. Siguiendo esta línea de pensamiento, Norman

et al. (2004) sugirieron que el cráneo y el postcráneo asignado a *Pisanosaurus* pertenecería a dos individuos diferentes, basado en la supuesta señal filogenética contradictoria, en la cual el cráneo se asemeja a los ornitiscuios, mientras que el postcráneo es congruente con un taxón de afinidades no dinosaurianas. Sin embargo, como fuera indicado por Irmis et al. (2007) el espécimen no puede ser simplemente considerado como un quimera solo sobre la base de incongruencia de caracteres en el esqueleto. Más aún, Novas (2009) sostuvo que el holotipo de *Pisanosaurus* fue encontrado articulado, tal como fuera indicado por Casamiquela (1967) y Bonaparte (1976). Este último autor incluyó un esquema del espécimen tal como fuera encontrado por el en el campo, y claramente demuestra que proviene de un solo ejemplar. Más aún, Bonaparte personalmente (com. pers.) corroboró el hallazgo y el grado de articulación del espécimen. De este modo, aquí se considera el holotipo de *Pisanosaurus mertii* como un solo ejemplar, tal como fuera descrito por Casamiquela (1967).

Notas descriptivas

Pisanosaurus mertii fue descrito y comentado en detalle por varios autores (e.g., Casamiquela, 1967; Bonaparte, 1976; Sereno, 1991, 2012; Novas, 1989, 2011), consecuentemente, una descripción completa se encuentra fuera del propósito de la presente contribución. En consecuencia, solo observaciones novedosas y reinterpretaciones anatómicas son puntualizadas a continuación.

Dentario. La pobre preservación del espécimen es la mayor dificultad para interpretar su morfología, y el reconocimiento de numerosos caracteres es tentativo. Como fuera originalmente reconocido por Casamiquela (1967), los elementos de la mandíbula son difíciles de describir y delimitar. En efecto, los elementos post-dentarios están pobremente

preservados, y las suturas entre los huesos no son reconocibles con claridad. Consecuentemente, la extensión y morfología de los huesos articular, surangular, coronoideo, y otros no es certera (Figura 46).

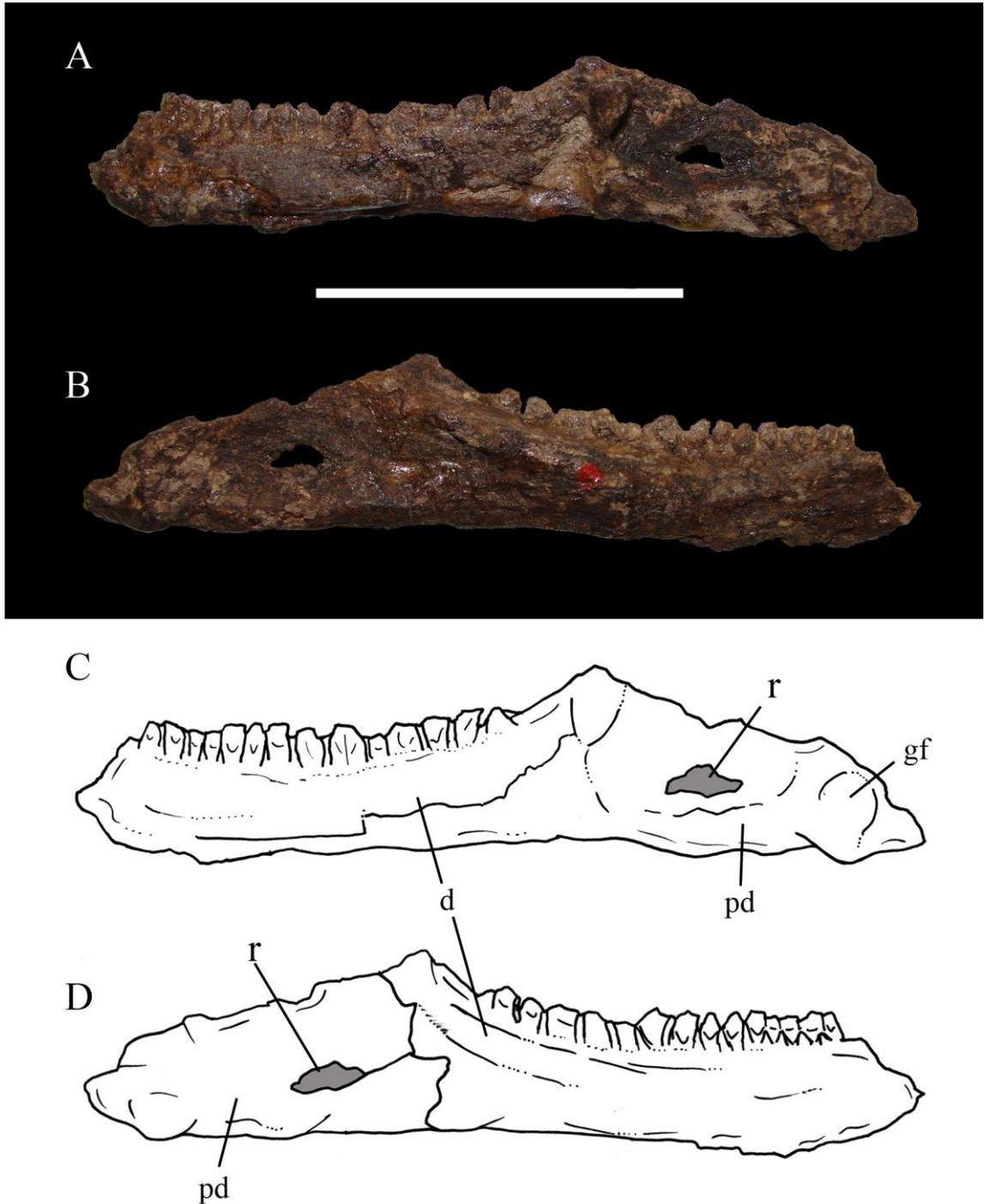


Figura 46. *Pisanosaurus mertii* (PVL 2577, holotipo). Mandíbula derecha en vistas A,C, medial, y B,D, lateral. Referenciass: d, dentario, gf, fosa glenoidea, pd,

huesos postdentarios, r, area dañada, interpretada por algunos autores como fenestra mandibular. Escala: 5cm.

Casamiquela (1967) y Bonaparte (1976), indican que la fenestra mandibular estaba ausente en *Pisanosaurus*, un criterio seguido por Irmis et al. (2007). Por otro lado, Sereno (1991, 2012) propuso que una pequeña abertura en la mandíbula podría representar una pequeña fenestra mandibular. Más específicamente, Sereno (2012) indica que “the curved margin of a small mandibular fenestra appears to be preserved in two walls of the adductor fossa”. Sin embargo, una revisión de detalle del ejemplar indica que esta fenestra es una superficie rota de la mandíbula, debido a que todos sus márgenes se encuentran compuestos de superficies incompletas y distorsionadas (Figura 47). De este modo, acordamos con la interpretación original de Casamiquela (1967), y consideramos a dicha estructura como un defecto preservacional.



Figura 47. *Pisanosaurus mertii* (PVL 2577, holotipo). Región incompleta de la mandíbula interpretada por algunos autores como fenestra mandibular.

Langer (2004) ha indicado que los ornitisquios, incluyendo *Pisanosaurus* comparten un margen ventral de la sínfisis mandibular expandido. En este sentido, Langer y Benton (2006) propusieron que en *Pisanosaurus*, el margen ventral del extremo anterior del dentario se encuentra medialmente expandido, y la sínfisis dentaria caudalmente extendida. Sin embargo, la región sinfisiaria del dentario en *Pisanosaurus* está fuertemente dañada y no es claramente reconocible en el ejemplar disponible. A pesar que en el holotipo de *Pisanosaurus* existe un engrosamiento en la región anteroventral del dentario, este está fuertemente distorsionado y dañado, y su reconocimiento como parte de la sínfisis dentaria está lejos de ser certero.

Dentición. La dentición de *Pisanosaurus* fue interpretada de manera variada según los diferentes autores que revisaron el holotipo. En efecto, tanto el maxilar como el dentario poseen los dientes incompletos, deformados y fragmentados, con la totalidad de la superficie coronal compuesta por fragmentos de hueso y esquirlas de esmalte fragmentadas y superpuestas. Esto hace que la correcta interpretación del material sea dificultosa (Figura 48).

En primer vistazo, los dientes no se encuentran incluidos dentro de alvéolos individuales en el dentario o en el maxilar. Las bases dentarias mejor preservadas son continuas con el hueso dentario, indicando alguna clase de anquilotecodoncia (sensu Chatterjee, 1974). Casamiquela (1967) consideró que el primer diente dentario estaba ausente y en su lugar existe una impresión subcircular (interpretada por Casamiquela en 1967 como una posible raíz). Esta estructura es continua con el hueso dentario y es mejor interpretada como la sección de la base de un diente anquilotecodonte (Figura 49).



Figura 48. *Pisanosaurus mertii* (PVL 2577, holotipo). A,B, maxilar derecho incompleto en vistas A, lateral, y B, oclusal. Escala: 2cm; C,D, posible metacarpal III en vistas C, lateral?, y D, medial?. Escala: 1cm; E, dos posibles vértebras cervicales en vista lateral. Escala: 2cm; F-I, tercer metatarsal derecho en vistas F, medial, G, anterior, H, posterior, e I, lateral. Escala: 2cm; J-M, cuarto metatarsal derecho en vistas J, anterior, K, lateral, L, medial, y M, posterior. Escala: 2cm. Referencias: ns, espina neural; prz, prezigapófisis; vc, centro vertebral.

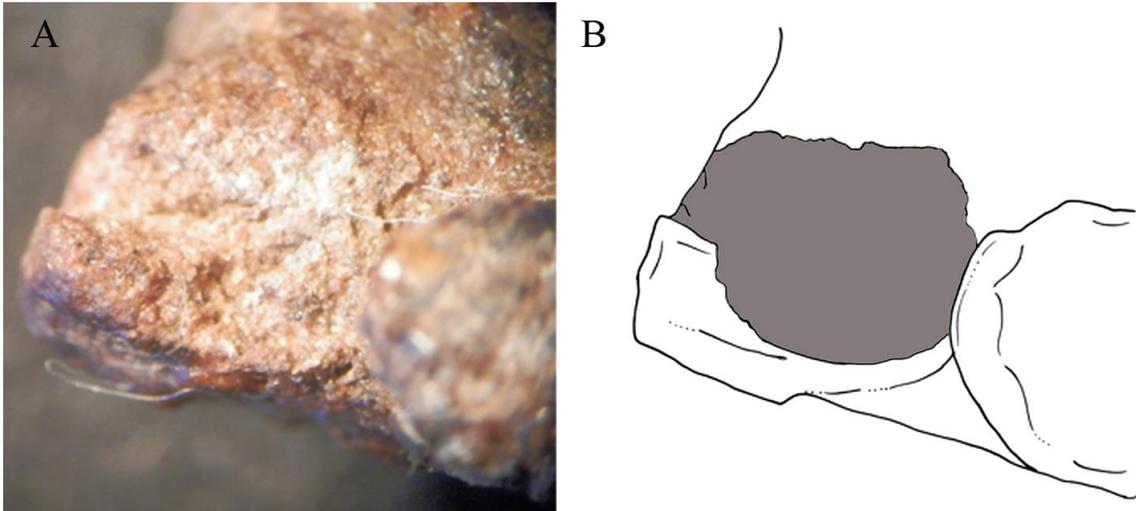


Figura 49. *Pisanosaurus mertii* (PVL 2577, holotipo). A,B, extremo anterior del dentario derecho indicando la ausencia de alvéolos. El área sombreada corresponde a la base del diente más anterior del dentario. Escala: 2 mm.

Los dientes son mesiodistalmente comprimidos y labiolingualmente expandidos. Los anteriores son de menor tamaño y labiolingualmente más comprimidos que los medios y posteriores.

En vista oclusal el eje principal de la corona se encuentra oblicuamente orientado con respecto al eje mayor del dentario. Los dientes anteriores y posteriores son más pequeños y bajos que los dientes centrales. Los dientes anteriores son relativamente globulares, y muestran los márgenes mesial, distal, labial y lingual convexos (Figura 50) en vista oclusal. En algunos dientes parece existir una superficie masticatoria de posición oblicua en su cara labial.

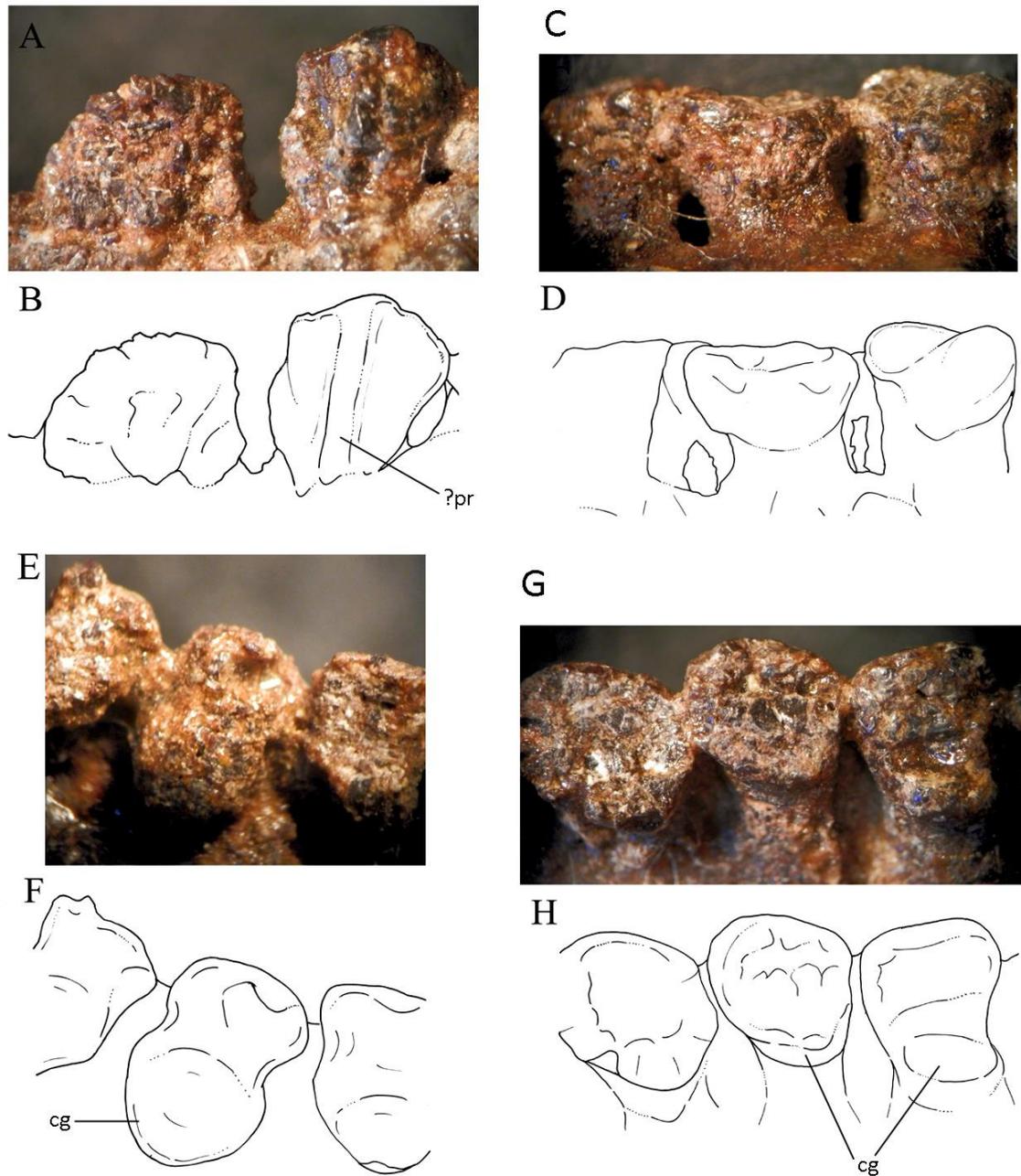


Figura 50. *Pisanosaurus mertii* (PVL 2577, holotipo), dientes seleccionados. A,B dientes posteriores en vista lingual; C,D,E,F, dientes centrales del dentario en vistas C,D, lingual, y E,F, oclusal; G,H, dientes centrales maxilares en vista oclusal. Referencias: ?cg, cíngulo; pr, posible cresta primaria. Escala: 2 mm.

Los dientes centrales son bilobulados en vista oclusal, y muestran surcos mesial y distal bien desarrollados, una condición desconocida en otros dinosaurios herbívoros, por lo que podría constituir una autapomorfía de *Pisanosaurus*. En otros taxones herbívoros como *Silesaurus*, *Heterodontosaurus*, *Fruitadens*, *Manidens* y *Panphagia* los dientes tienen forma de hoja, son de sección ovoidal, y poseen un eje mayor mesiodistal extenso (Dzik, 2003; Martínez y Alcober, 2009; Butler et al., 2010; Norman et al., 2011; Becerra et al., 2013).

Dientes caudales y centrales son globulares y con la base de las coronas mesiodistalmente expandida, una condición que es más evidente en los dientes más posteriores, que muestran las bases débilmente solapadas entre sí. Estas bases son extensas debido a la existencia de un cíngulo bulboso que forma de un gran escalón labial (contra Norman et al., 2004; Figura 50), especialmente en los dientes posteriores. La constricción raíz-corona es profunda, y la base de la corona es mesiodistalmente y labiolingualmente más amplia que la raíz. La raíz es de contorno subcircular en sección.

Los dientes maxilares son relativamente globulares, homogéneos en tamaño y forma. Poseen un margen labial levemente convexo y una superficie masticatoria lingual cóncava. El cíngulo lingual es globoso y fuertemente convexo. Los márgenes mesial y distal son lisos, sin carenas o denticulos notorios (Figura 50).

Todos los dientes carecen de carenas denticuladas claras (Figura 50). Es posible que las estructuras interpretadas por autores previos como denticulos y carenas (Casamiquela, 1967; Bonaparte, 1976) sean en realidad márgenes incompletos y fuertemente distorsionados de los dientes. El esmalte es de grosor semejante en las caras lingual y labial. Báez y Marsicano (2001) indicaron que no existían crestas en las coronas de los dientes maxilares de *Pisanosaurus*. Sin embargo, a pesar de su mala preservación, algunos dientes muestran

crestas relativamente bien definidas, y en ocasiones una posible cresta primaria es discernible en algunos elementos.

Como fuera correctamente interpretado por Sereno (1991) los dientes no conforman una “empalizada” o superficie masticatoria continua, en contraposición a lo propuesto por algunos autores (Bonaparte, 1976; Norman et al., 2004). En efecto, superficies masticatorias varían en ángulo entre cada diente y los márgenes de los dientes no se encuentran modificados para solaparse entre sí.

En adición, no pudieron reconocerse facetas masticatorias claras en los dientes maxilares posteriores y en los dentarios. Pequeñas facetas, orientadas oblicuamente parecen existir en algunos dientes anteriores.

Las facetas masticatorias interpretadas por algunos autores en dientes posteriores y centrales parecen ser, en cambio, defectos de la preservación por deformación y pobre conservación del ejemplar. En esta línea de pensamiento, las supuestas superficies masticatorias de varios dientes no son planas, sino convexas, lo que contrasta con las superficies masticatorias conocidas para la totalidad de los ornitisquios (Galton, 1973; Sereno, 2012).

Vértebras de posición incierta. Bonaparte (1976), mencionó la presencia de vértebras cervicales en *Pisanosaurus* (Figura 48). Este autor reconstruyó las prezigapófisis como relativamente largas, mientras que las postzigapófisis son cortas y robustas y se localizan a la longitud media del centro. El centro es elongado y de contorno paralelográfico en vista lateral. La cara articular posterior es de contorno subcuadrangular, con un margen ventral cóncavo. Estos elementos son muy diferentes de las vértebras cervicales descritas para dinosauriformes basales u ornitisquios (como fuera notado por Sereno, 2012). Por el contrario, las prezigapófisis elongadas y la posición anterior de las postzigapófisis son muy

semejantes a las vértebras caudales (como fuera originalmente indicado por Casamiquela, (1967) y más recientemente por Thulborn, 2006), siendo casi indistinguibles de los descritos en dinosauriformes basales como *Sacisaurus* (Langer y Ferigolo, 2013). En este aspecto, Langer y Benton (2006) siguieron a Casamiquela (1967) en considerar esos elementos como vértebras caudales. Sin embargo, debido a la naturaleza incompleta y deformada de los elementos disponibles preferimos considerarlos como de posición incierta dentro de la serie vertebral.

Las **vértebras dorsales** de *Pisanosaurus* están representadas por una serie de siete elementos articulados completos y un elemento incompleto. A pesar de su pobre preservación, la mayor parte de las características morfológicas son aún discernibles (Figura 50). Los centros vertebrales son muy elongados y fuertemente comprimidos transversalmente, con un margen ventral redondeado, careciendo de toda evidencia de una quilla longitudinal. La superficie lateral de los centros exhibe una excavación de contorno elipsoidal pobremente definida, de orientación anteroposterior. Las espinas neurales son de contorno subrectangular, próximodistalmente altas y fuertemente elongadas anteroposteriormente. Debido a su pobre preservación, la longitud total de las espinas es incierta.

Las vértebras muestran un fuerte complejo de láminas en la espina neural y parte del arco. Láminas prezigo-parapofiseales se encuentran bien desarrolladas. Existen láminas prezigo-diapofiseales y postzigo-diapofiseales agudas y orientadas subhorizontalmente. Las láminas parapo-diapofiseales y centro-diapofiseales son agudas y bien desarrolladas; se orientan oblicuamente (Figura 51). En los ornitiskios estas láminas se están solo presentes de manera ocasional en algunos taxones, como ser *Lesothosaurus* (Butler et al., 2012), pero se encuentran apenas insinuadas.

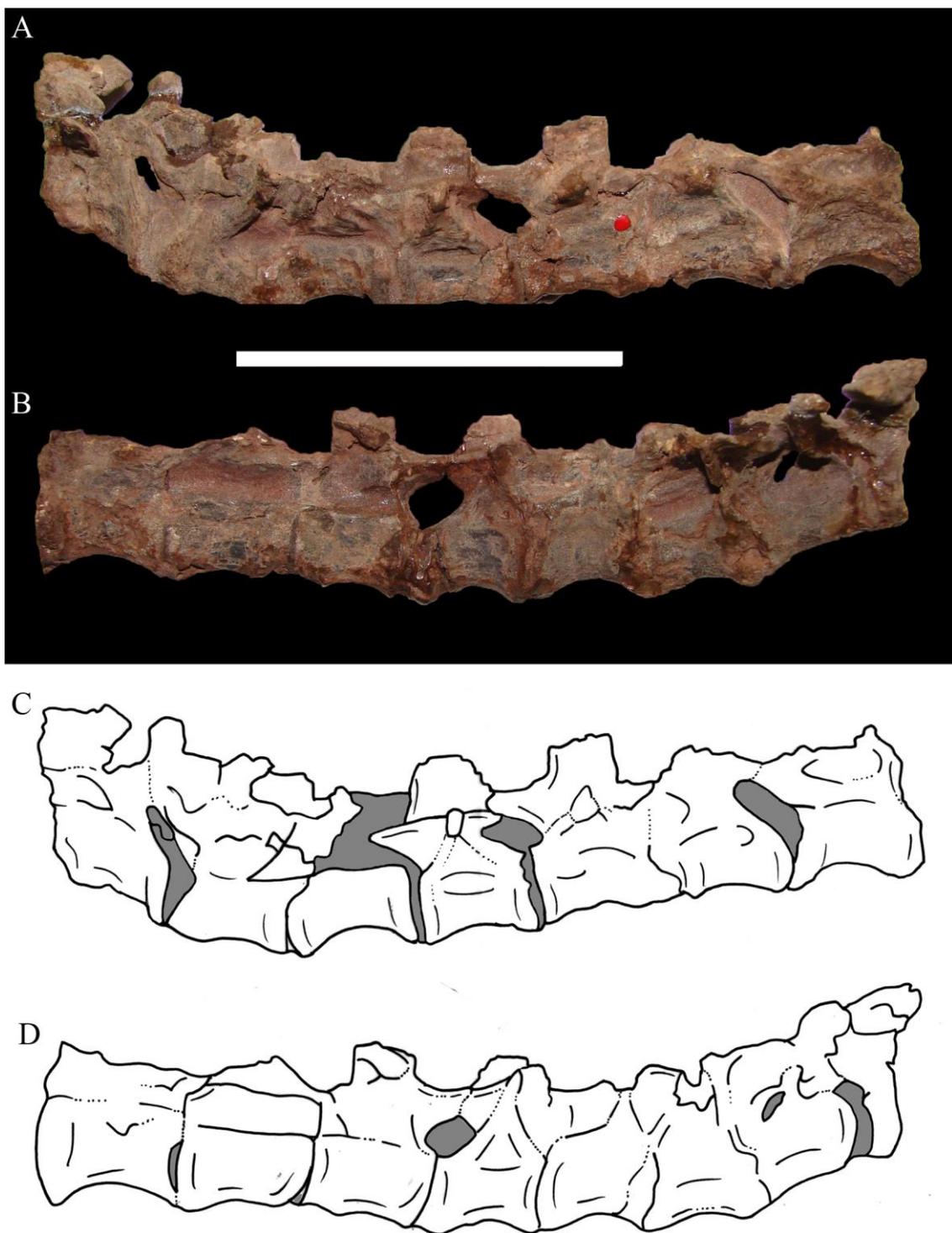


Figura 51. *Pisanosaurus mertii* (PVL 2577, holotipo), vértebras dorsales en vistas A,C, lateral izquierda, B,D, lateral derecha. Escala: 5cm.

Debido a su pobre preservación a modo de moldes, la cantidad de **vértebras sacras** en *Pisanosaurus* es objeto de debate. Bonaparte (1976) reconoció la presencia de cinco vértebras sacras, Langer y Benton (2006) indicaron la existencia de cuatro o cinco elementos, Sereno (1991) concluyó que habría solo dos sacras, mientras que Irmis et al. (2007) propusieron que no se han preservado vértebras sacras [esta última opinión ha sido refutada por Sereno (2012)].

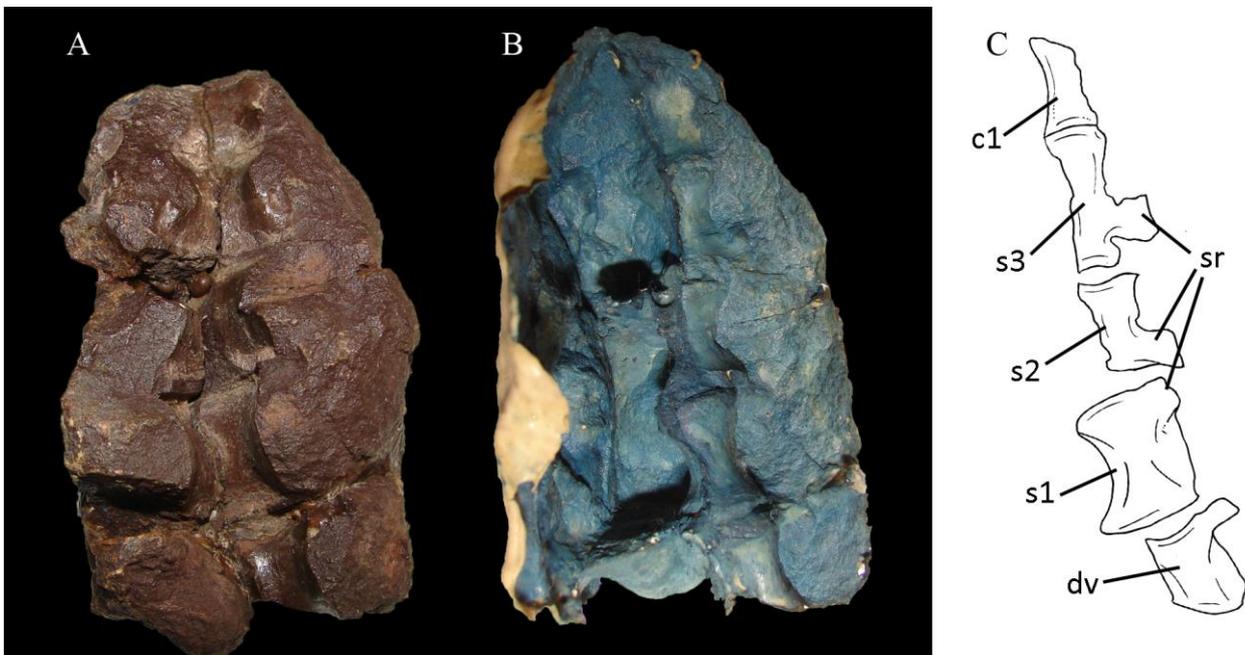


Figura 52. *Pisanosaurus mertii* (PVL 2577, holotipo), molde de la superficie ventral de las vértebras sacras. A, impronta preservada, B, molde de látex, C, interpretación de las improntas sacras. Referencias: c1, primera vértebra caudal, dv, last dorsal vertebrae; s1-4, vértebras sacras; 1-4, sr, costillas sacras. Escala: 5cm.

Es cierto, tal como lo indican Irmis et al. (2007), que algunas supuestas impresiones de costillas sacras son en realidad fracturas de la matriz de la roca, y que no existe evidencia que indique que alguno de los centros se encuentren fusionados entre sí. Sin embargo, una observación detallada del bloque que preserva los moldes de las vértebras, así como su molde de látex, sugieren la existencia de unas cuatro vértebras sacras. En efecto, el centro de la primera vértebra caudal es notablemente más comprimido transversalmente que los elementos interpretados como vértebras sacras (Figura 52). En vista ventral, los centros sacros están bien expandidos transversalmente. El centro que aquí se interpreta como parte de la primera sacra, muestra en su base una articulación para la costilla sacra, la cual es compartida con la segunda vértebra. Del mismo modo, la segunda sacra comparte con la tercera la base de una costilla sacra bien desarrollada en el margen anterior del centro. Lamentablemente, la presencia de una vértebra caudosacra o dorsosacra es aún incierta para *Pisanosaurus* (contra Langer y Benton, 2006) debido a su mala preservación.

Langer y Benton (2006) indicaron que las costillas sacras de *Pisanosaurus* no poseen forma de abanico, asemejándose a aquella de los típicos ornitisquios. Sin embargo, debido a que solo se ha preservado la base de dichos elementos, su morfología es difícil de discernir.

La pelvis está representada por fragmentos de huesos e impresiones en un bloque de roca. Debido a su pobre estado de preservación su interpretación es dudosa en varios aspectos, y posiblemente debido a esto no fue descrita ni mencionada originalmente por Casamiquela (1967). Es sin lugar a dudas el elemento de más difícil interpretación entre el material disponible de *Pisanosaurus*. Bonaparte (1976) brindó un esquema detallado y una posible reconstrucción de estos elementos.

Bonaparte (1976) interpretó que la pelvis estaba expuesta a modo de moldes de la superficie medial de la pelvis y la cabeza femoral, una interpretación que fue tomada por

autores posteriores. Sin embargo, en contraposición con Bonaparte y otros autores, es más probable interpretar que la pelvis se encuentra expuesta en vista lateral, más que medial. Esta interpretación se basa en dos líneas de evidencia. En primer lugar, el sacro se encuentra en posición de vida con respecto de la pelvis. Las vértebras sacras, incluyendo sus costillas correspondientes se encuentran en contacto con los márgenes internos de la porción preservada de la pelvis, indicando que el sector visible de costado es la vista lateral de la misma (Figure 53). Por otro lado, la cabeza femoral preservada se encuentra en gran parte rodeada de hueso, lo que sugiere que la supuesta cara medial de la cabeza femoral puede representar un fragmento de la cara externa de la cabeza femoral. Sobre esta base, se considera que la pelvis de *Pisanosaurus* se encuentra expuesta en vista lateral.

Bonaparte (1976) interpretó *Pisanosaurus* como poseedor de una pelvis opistópica de tipo ornitisquiana. Posteriormente, Sereno (1991, 2012) reinterpretó esta pelvis como plesiomórficamente propúbica, con una amplia lámina puboisquiática, y ausencia de un proceso postpúbico, muy diferente de la morfología ornitisquiana (Sereno, 1986). En efecto, la pelvis de *Pisanosaurus* es semejante a la de los dinosauriformes basales como *Marasuchus* y *Silesaurus* (Sereno y Arcucci, 1994; Dzik, 2003). Una inspección detallada del espécimen permite reinterpretar algunos caracteres. En primer lugar, no se ha podido reconocer claramente la superficie de articulación o la sutura entre el pubis y el isquion. La supuesta sutura entre ambos huesos reconocida por Bonaparte (1976) y Sereno (1991, 2012) es una fisura de orientación dorsoventral en la roca.

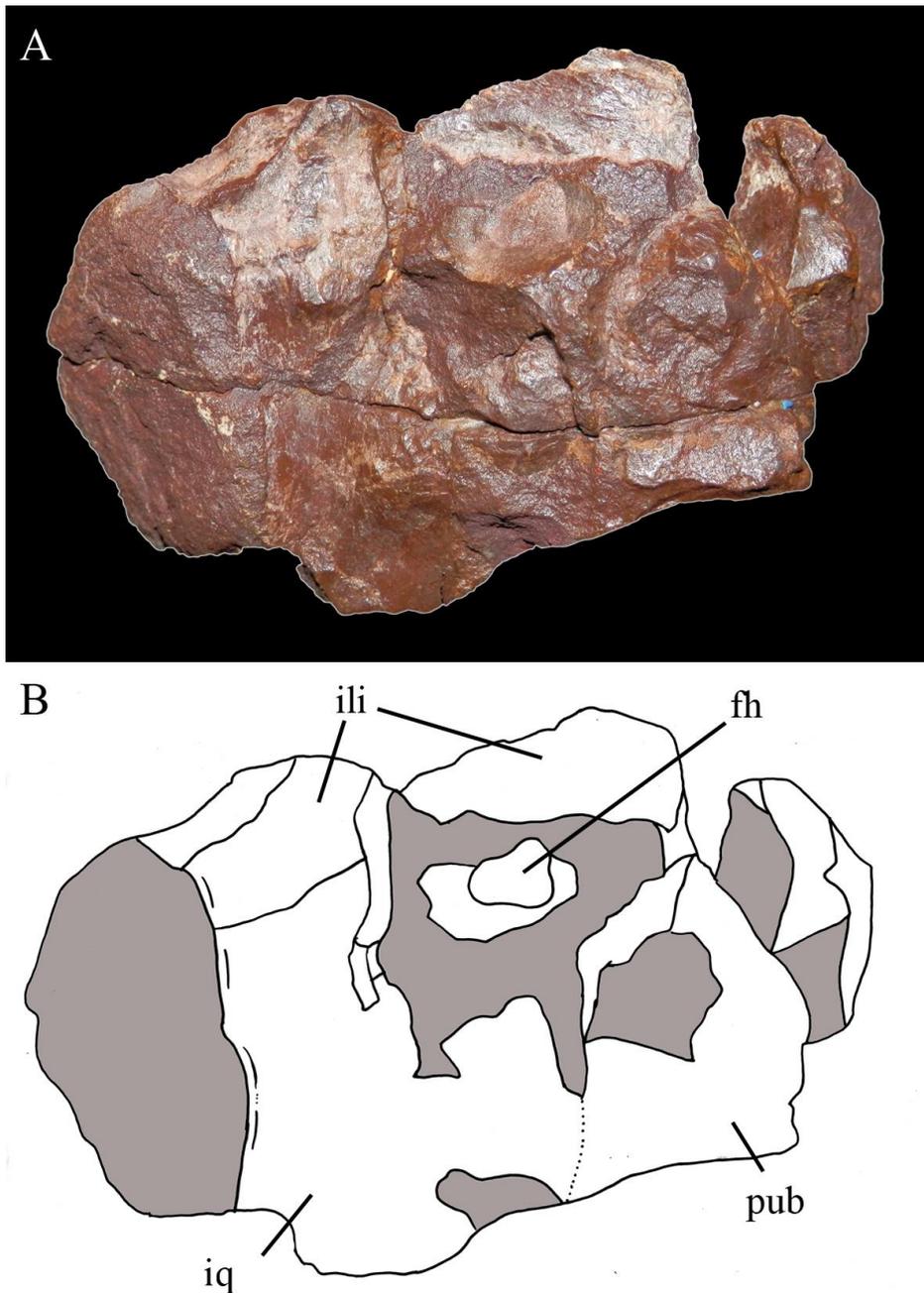


Figura 53. *Pisanosaurus mertii* (PVL 2577, holotipo), molde de pelvis derecha en vista lateral. Referencias. fh, cabeza femoral; ili, ilion; iq, isquion; pub, pubis. Escala: 5cm.

La porción del ilion por sobre la impresión de la cabeza femoral fue interpretada por Bonaparte (1976) y Sereno (1991) como parte de la superficie lateral del ilion. Sin embargo,

debido a que se encuentra en una posición más interna con respecto al pedicelo púbico del ilion, puede, en efecto, representar una porción de la pared interna del acetábulo. Más aún, Bonaparte (1976) interpretó parte del extremo proximal del pubis como un proceso posterior (=proceso postpúbico). Sin embargo, dicha impresión se encuentra posicionada medialmente, y sobre la base de la porción preservada, muy posiblemente rodearía medialmente a parte de la cabeza femoral. Esto sugiere que el acetábulo de *Pisanosaurus* estaba posiblemente cerrado, en contraste con las interpretaciones de Bonaparte (1976) y Sereno (1991, 2012). Los pedúnculos ilíacos para el pubis e isquion son amplios y pobremente definidos, y el acetábulo era anteroposteriormente amplio y dorsoventralmente bajo, tal como fuera reconocido por autores previos (Bonaparte, 1976, Sereno, 1991). Este tipo de acetábulo es congruente con los dinosauriformes no dinosaurianos como *Lagosuchus* y *Silesaurus*, más que con los ornitiscios como *Eocursor* (Butler, 2010), *Lesothosaurus* (Sereno, 1991) o *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980; Galton, 2014).

El **fémur** está representado por el extremo distal de los elementos derecho e izquierdo, pero en ambos casos se encuentra muy mal preservado (Figura 54). El extremo distal del fémur se encuentra curvado posteriormente y es transversalmente estrecho, subigual al ancho distal de la diáfisis. La cara anterior de la diáfisis carece de cualquier signo de línea muscular bien desarrollada. Carece asimismo de surco flexor, y el surco poplíteo es profundo y estrecho, rodeado por dos crestas longitudinales que se extienden proximalmente a partir de los cóndilos distales. El cóndilo lateral se localiza en el margen lateral del fémur. El surco intercondilar es profundo y en forma de “U” en vista distal. Un surco claro separando el cóndilo lateral de la cresta tibiofibular está ausente.

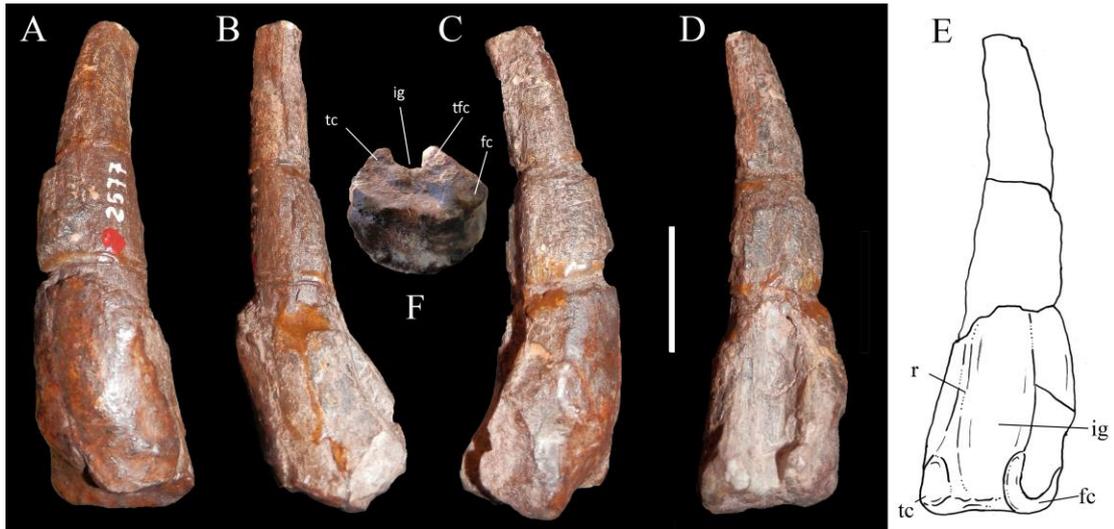


Figura 54. *Pisanosaurus mertii* (PVL 2577, holotipo), A-G, extremo distal de fémur izquierdo en vistas: A, anterior; B, medial; C, lateral; D,E, posterior; y F, distal. Referencias: fc, cóndilo fibular; ig, surco intercondilar; tc, cóndilo tibial; tfc, cresta tibiofibular. Escala: 2cm.

La **tibia** ha sido descrita en detalle por Bonaparte (1976), Sereno (1991) e Irmis et al. (2007), por lo que solo se resaltan algunos caracteres. En vista medial el extremo proximal de la tibia muestra una elongada impresión del origen del *M. tibialis anterior*, en cual está rodeado anteriormente por una cresta extendida próximodistalmente, como ocurre en *Sacisaurus* (Ferigolo y Langer, 2013). En vista lateral, el margen proximal de la tibia muestra una cresta fibular próximodistalmente extendida, aunque baja, que rodea posteriormente el margen distal de la incisura tibial (Figura 55).

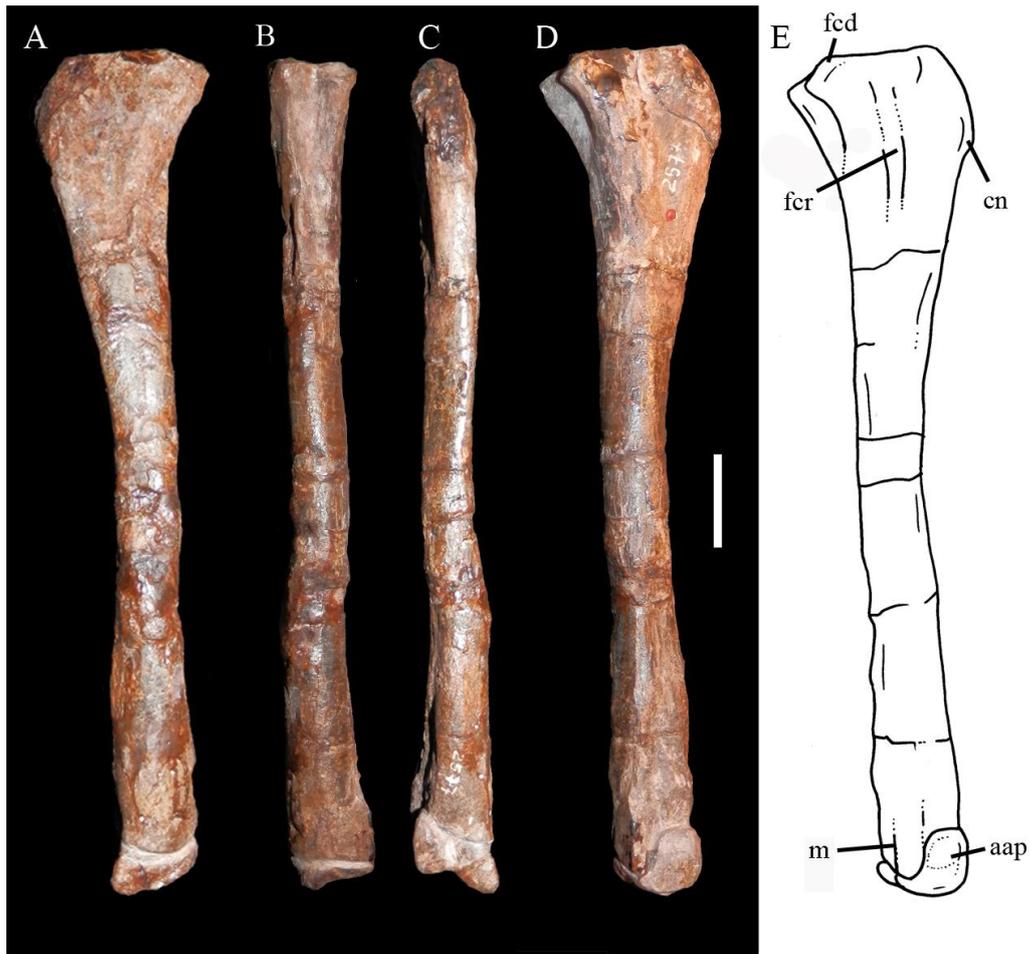


Figura 55. *Pisanosaurus mertii* (PVL 2577, holotipo), A-E, tibia y astrágalo derechos en vistas: A, medial, B, posterior, C, anterior, y D,E, lateral. Referencias: aap, proceso ascendente del astrágalo; cn, cresta cnemial; fcd, cóndilo fibular; fcr, cresta fibular; m, cresta lateral. Escala: 2cm.

Con respecto al **calcáneo**, Bonaparte (1976) interpretó la existencia de un tubérculo calcáneo en el margen posterior del hueso, un criterio seguido por otros autores (Novas, 1989; Langer y Benton, 2006). Por el contrario, Sereno (1991) consideró esta estructura como arte del margen posterodistal de la fibula. Una inspección en detalle del espécimen corrobora la aseveración de Bonaparte. En efecto, el proceso posterior del calcáneo se asemeja en posición y morfología general a el tubérculo calcáneo de otros dinosauriformes

basales (Arcucci, 1987; Nesbitt et al., 2010). Más aún, no hay signo de separación o sutura entre el cuerpo principal del calcáneo y la supuesta porción posterodistal de la fibula en vistas medial o lateral (Figura 56).



Figura 56. *Pisanosaurus mertii* (PVL 2577, holotipo), A-D, fibula y calcáneo derechos en vistas: A, lateral, B, medial, C, anterior, y D, posterior. Referencias: cc, calcáneo, ct, tubérculo del calcáneo. Escala: 2cm.

Irmis et al. (2007) han concluido que el calcáneo en *Pisanosaurus* posee una superficie dorsal cóncava para la articulación con la fibula. Sin embargo, como fuera indicado por Novas (1989) la articulación entre el calcáneo y la fibula en *Pisanosaurus* es compleja. En vista lateral, el calcáneo articula con la fibula mediante una superficie cóncava (Irmis et al., 2007). En vista medial, la superficie proximal del calcáneo no es totalmente cóncava. Muestra una superficie dorsal muy conexa en su mitad anterior que se torna levemente cóncava o plana hacia el margen posterior. Esta morfología compleja recuerda aquella de *Silesaurus* (Dzik, 2003) y *Asilisaurus* (Nesbitt et al., 2010).

Sereno (1991) indicó la total ausencia de tarsales distales preservados en *Pisanosaurus*. Sin embargo, un tarsal distal 4 aún articulado al metatarsal IV fue ilustrado y descrito por Casamiquela (1967) y fue recuperado entre los restos del holotipo de *Pisanosaurus* (PVL, 2577; Figura 57). En vista proximal este elemento es de contorno subtriangular, con un margen lateral convexo y un corto y redondeado proceso caudomedial. El margen medial muestra los márgenes anteromedial y posteromedial cóncavos que convergen en una cresta central. La superficie proximal muestra un surco superficial oblicuamente orientado que recorre el hueso desde el margen anterolateral al posteromedial.

En vista distal el hueso es de contorno subtriangular. Dos excavaciones están presentes: una pequeña concavidad ubicada medialmente, y posiblemente constituye la superficie de articulación para el extremo proximal del metatarsal III. Una excavación más amplia en forma de surco recorre el elemento desde el margen anterolateral al posteromedial. Esta concavidad puede ser posiblemente el anclaje del metatarsal IV.

En vista medial, el elemento muestra las superficies proximal y distal con los márgenes anterior y posterior convexos.

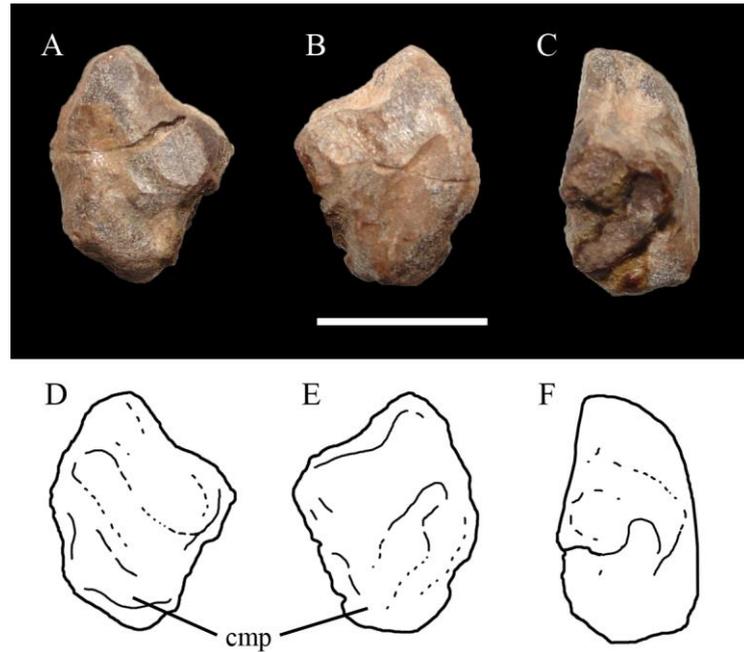


Figura 57. *Pisanosaurus mertii* (PVL 2577, holotipo), A-F, tarsal distal 4 derecho en vistas A,D, distal, B,E, proximal, y C,F, lateral. Referencias: cmp, proceso caudomedial. Escala: 1cm.

Proximalmente, los metatarsianos III y IV son transversalmente estrechos (Figura 58). El extremo proximal del metatarsal III tiene forma de gota en vista proximal, con el margen anterior más expandido transversalmente que el posterior.

El metatarsal IV en vista proximal se encuentra bien comprimido transversalmente, y exhibe el margen posterior agudo. En contraste a la reconstrucción de Bonaparte (1976), y siguiendo la propuesta de Sereno (1991), el metatarsiano era posiblemente muy compacto y sus elementos notablemente comprimidos (Figura 58). En efecto, la diáfisis del metatarsal IV en vista medial muestra una amplia y bien desarrollada superficie para la articulación del metatarsal III, sugiriendo que ambos huesos se encuentran en firme contacto.

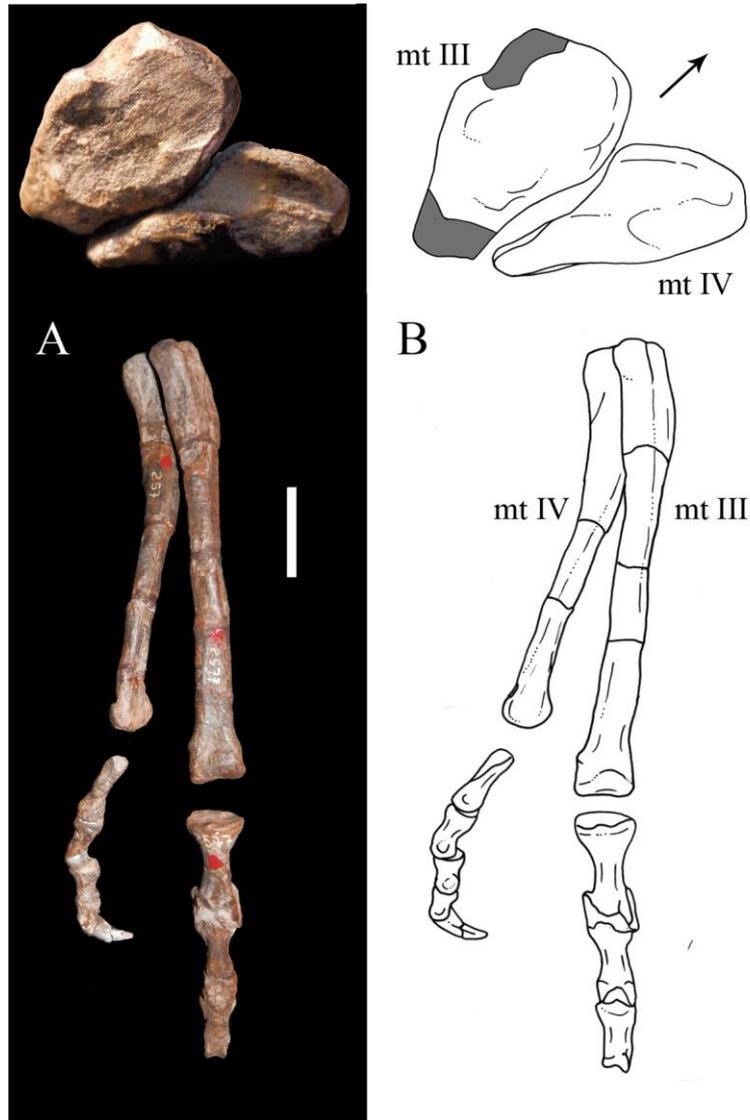


Figura 58. *Pisanosaurus mertii* (PVL 2577, holotipo), A,B, metatarsianos derechos III y IV en vistas proximal (arriba) y anterior (debajo). La flecha indica la cara anterior. Referencias: mt, metatarsal. Scale bar: 2cm.

A pesar de que los metatarsianos están pobremente conocidos en los Silesauridae, el metatarsal IV en *Sacisaurus* y *Silesaurus* está comprimido transversalmente (Langer y

Ferigolo, 2013), como en *Pisanosaurus*, pero que también existe en saurisquios basales (Novas, 1996; Figura 59).

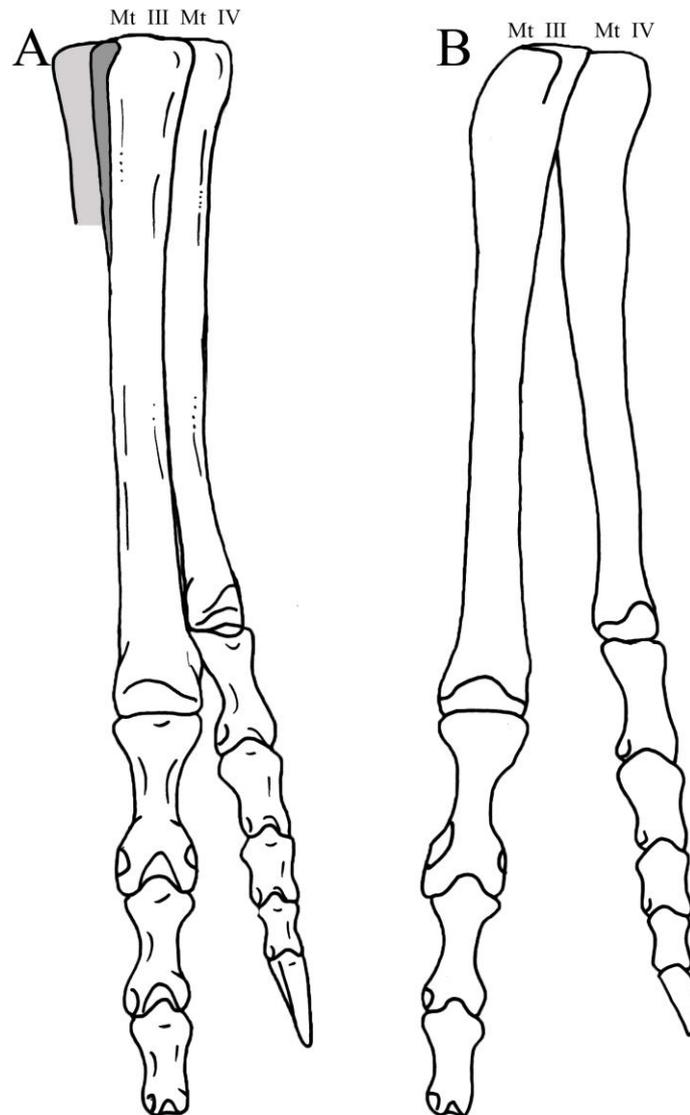


Figura 59. Reconstrucción del metatarsiano de *Pisanosaurus mertii* en vista anterior. A, presente reconstrucción; B, reconstrucción por Bonaparte (1976). Referencias: mt, metatarsal. El área sombreada representa el metatarsal II y el área sombreada en gris oscuro indica el solape entre los metatarsianos II y III. Sin escala.

Las falanges disponibles son elongadas, con extremos proximal y distal transversalmente expandidos (Figura 60). La falange ungueal del dedo IV es elongada, dorsoventralmente comprimida y con el extremo distal agudo. La superficie ventral es casi plana y muestra surcos colaterales profundos que delimitan expansiones medial y lateral bien desarrolladas, como ocurre en *Sacisaurus* (Langer y Ferigolo, 2013).

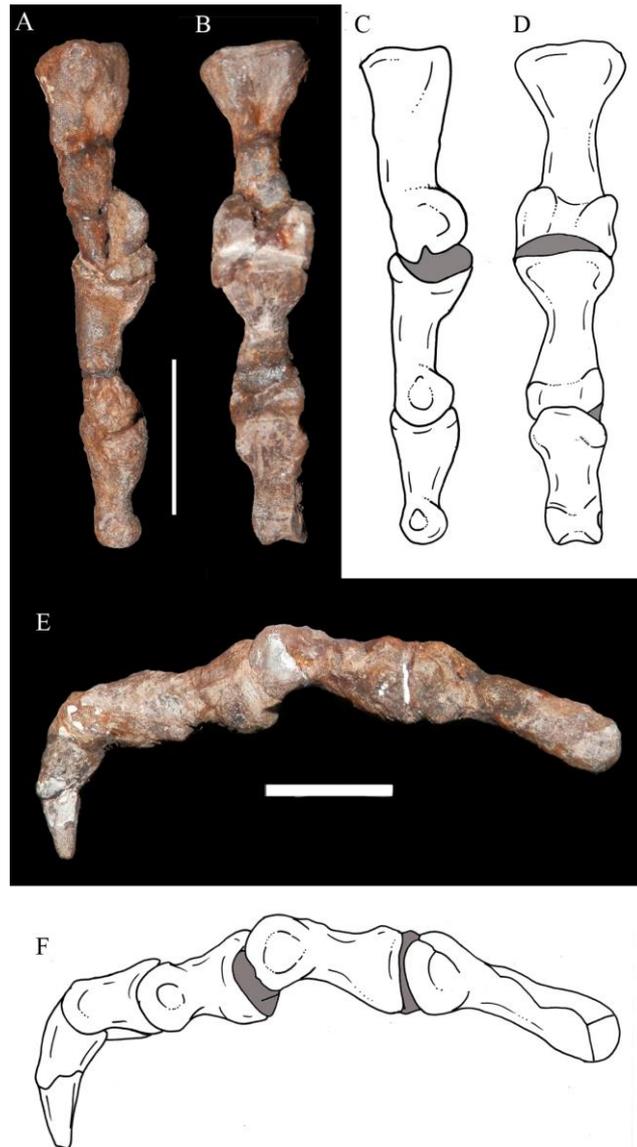


Figura 60. *Pisanosaurus mertii* (PVL 2577, holotipo), A-D, falanges III-1 a III-3 del pie derecho en vistas A,C, medial, y B,D, ventral; Escala: 2cm. E-F, falanges IV-1 a IV-5 del pie derecho en vista medial; Escala: 1cm.

Ha sido preservado un hueso de pequeño tamaño que posiblemente pertenezca al miembro anterior. Debido a proporciones generales y tamaño es tentativamente determinado como un tercer metacarpal. Este elemento es relativamente robusto y muestra su margen lateral débilmente cóncavo (Figura 48). El margen medial es prácticamente recto y muestra la superficie plana para el anclaje del metacarpal II. El extremo distal del hueso se encuentra fuertemente fragmentado. Muestra la porción proximal de los cóndilos distales, los cuales están separados por un surco estrecho, profundo y próximodistalmente extendido. El extremo proximal del hueso es de contorno elíptico, con su eje mayor orientado transversalmente.

Discusión

Comparaciones con dinosauriformes basales y ornitisquios

En la descripción original de *Pisanosaurus*, Casamiquela (1967) consideró que este taxón retenía una serie de plesiomorfías en el esqueleto y detalló especiales similitudes con *Poposaurus* (en ese entonces considerado como un Ornithischia, hoy en día un Crurotarsi; Long y Murry, 1995; Gauthier et al., 2011). Como fuera indicado más arriba, la combinación de caracteres de *Pisanosaurus* ha despertado variadas interpretaciones acerca de su posición filogenética.

En el presente análisis *Pisanosaurus* resulta un Dinosauriformes basal, que constituye el grupo hermano de Dinosauria. Debido a las notables similitudes entre *Pisanosaurus* con Ornithischia y Silesauridae, comparaciones generales son llevadas adelante con ambos grupos taxonómicos.

Los caracteres dentarios y mandibulares de *Pisanosaurus* son poseedores de numerosos caracteres ornitisquianos (Casamiquela, 1967; Bonaparte, 1976). El dentario muestra caracteres considerados como diagnósticos de Ornithischia: es proporcionalmente corto, con un alto proceso coronoideo y una fenestra mandibular externa reducida (ausente en el caso de *Pisanosaurus*) y un glenoides ventralmente desplazado (Weishampel y Witmer, 1990; Norman et al., 2004; Butler, 2005; Langer y Benton, 2006). Lamentablemente, la naturaleza de estos caracteres es difícil de chequear en los ejemplares conocidos de Silesauridae. Sin embargo, la porción posterior de mandíbula preservada en *Silesaurus* muestra una fenestra mandibular muy reducida y en forma ojival, y un proceso coronoideo relativamente alto (Dzik y Sulej, 2007). En otros silesaúridos como *Sacisaurus* y *Technosaurus*, el margen dorsal del dentario es cóncavo, lo que sugiere que posiblemente su margen posterior fuera elevado, tal como ocurre en ornitisquios. Más aún, el grado de desarrollo de la región coronoidea en *Pisanosaurus* no puede ser establecido con certeza debido a que este sector se encuentra muy pobremente preservado (Norman et al., 2004).

Del mismo modo, un glenoides desplazado ventralmente se encuentra más ampliamente distribuido que lo supuesto previamente. Esta condición puede ser observada en Dinosauria basales como *Eoraptor*, *Panphagia*, y sauropodomorfos más derivados que *Thecodontosaurus* y *Anchisaurus*, en adición a ornitisquios basales (Gauthier, 1986; Langer and Benton, 2006; Martinez & Alcober, 2009; Sereno et al., 2013). En otros dinosaurios, tal como ocurre en *Herrerasaurus*, *Staurikosaurus*, y terópodos basales, el glenoides se ubica a la misma altura que el margen alveolar del dentario (Gilmore 1920; Welles 1984; Colbert 1989; Charig & Milner 1997; Sampson et al. 1998). *Silesaurus* es semejante a ornitisquios y *Pisanosaurus* en que el glenoides se encuentra ventralmente desplazado con respecto al margen horizontal del dentario (Dzik and Sulej, 2007).

Sereno (1991; véase también Norman et al., 2004) reconoció que la emarginación de los huesos dentarios en *Pisanosaurus* era una característica derivada compartida por ornitisquios más derivados que el los “Fabrosauridae” (i.e. Genasauria). Esta condición en general se relaciona a la existencia de mejillas musculares (Galton 1973; Paul 1984). Sin embargo, este rasgo no es único de Ornithischia, y está presente en algunos Silesauridae, incluyendo *Technosaurus* y *Sacisaurus* (Chatterjee, 1984; Langer y Ferigolo, 2003). Sauropodomorpha basales y terópodos Therizinosauria (Paul 1984; Bonaparte y Pumares 1995; Yates 2003; Barrett y Upchurch, 2007) también muestran dientes emarginados, lo que contrasta con la condición de los restantes saurisquios (Langer y Benton, 2006).

Dientes preservados de *Pisanosaurus* muestran diversos caracteres considerados como diagnósticos de ornitisquios por autores previos. Posiblemente, la principal característica que promovió la referencia de *Pisanosaurus* a Ornithischia fue su dentición en forma de empalizada (Bonaparte, 1976; Norman et al., 2004). Sin embargo, como fuera interpretado por Sereno (1991), la presente revisión indica que los dientes de *Pisanosaurus* no conforman una “empalizada” o superficie masticatoria continua (*contra* Bonaparte, 1976; Norman et al., 2004) como la existente en Heterodontosauridae, por ejemplo (Butler et al., 2009; Butler, 2010; Norman et al., 2011; Sereno, 2012; Becerra et al., 2013).

Pisanosaurus comparte con los ornitisquios diversos caracteres dentarios, incluyendo: 1-dientes de mayor tamaño ubicadas en la región posterocentral de la serie dentara, 2-cíngulo basal más expandido lingualmente, 3-dientes bajos de corona no recurvada, 4-constricción corona-raíz bien desarrollada, y 5-dientes asimétricos en vistasl mesial y distal (Sereno, 1986; Hunt y Lucas, 1994; Norman *et al.*, 2004; Ferigolo y Langer, 2007). Sin embargo, esta combinación de caracteres, considerada alguna vez única de ornitisquios, fue adquirida de manera paralela por numerosos linajes de arcosaurios, incluyendo el crurotarso *Revueltosaurus* (Irmis et al., 2007), y los silesauridos como *Sacisaurus* y *Silesaurus* (Dzik,

2003; Ferigolo y Langer, 2007). Más aún, la presencia de un cínulo basal asimétrico es un rasgo frecuente en Silesauridae (Ferigolo y Langer, 2007; Langer y Ferigolo, 2013).

Presencia de dientes subtriangulares y no recurvados son caracteres considerados por Sereno (1986, 1991) como apomórficos para los ornitisquios, incluyendo *Pisanosaurus*. Langer y Benton (2006) diferenciaron esta condición de aquella de los sauropodomorfos y *Silesaurus* en los cuales los dientes, con coronas frecuentemente asimétricas poseían el margen mesial más extenso que el distal, resultando en una inclinación posterior de los dientes dentarios. Sin embargo, no hemos podido observar una marcada curvatura posterior en los dientes de *Silesaurus*, *Asilisaurus*, y *Sacisaurus* (Dzik y Sulej, 2007; Nesbitt et al., 2010; Langer y Ferigolo, 2013) indicando que esos caracteres están más ampliamente distribuidos que lo supuesto con anterioridad. A pesar de similitudes generales, *Pisanosaurus*, Silesauridae, y Ornithischia difieren de Sauropodomorpha en la combinación de dientes bulbosos, con denticulos pequeños (or ausentes), y una notable constricción entre la raíz y la corona (Irmis et al., 2007).

Como fuera notado por autores previos, *Pisanosaurus* muestra algunas características muy diferentes de los ornitisquios. En efecto, exhibe una columna vertebral notablemente plesiomórfica (Figuras 61,62), en la cual los centros vertebrales son elongados y transversalmente comprimidos, diferentes del aspecto corto y robusto presente en los ornitisquios, como ser los Heterodontosauridae (Sereno, 2012).

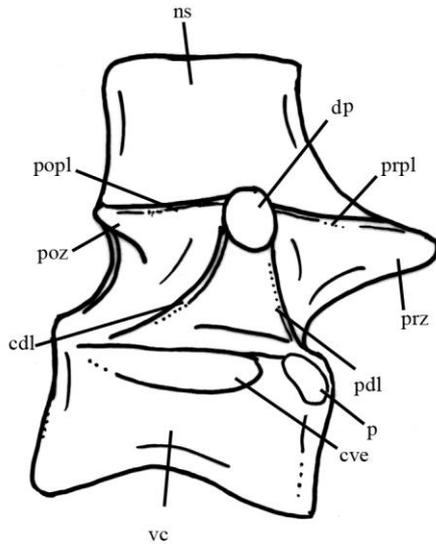


Figura 61. *Pisanosaurus mertii* (PVL 2577, holotipo), reconstrucción de vértebra dorsal media en vista lateral derecha. Referencias, *cdI*, lámina centrodiapofisial, *cve*, fosa centro diapofiseal, *dp*, diapófisis, *ns*, espina neural, *p*, parapófisis, *pdl*, lámina diapoparapofisial, *popl*, lámina postzigapofisial, *poz*, postzigapófisis, *prz*, prezigapófisis, *prpl*, lámina prezigodiapofisial, *vc*, centro vertebral. Sin escala.

Pisanosaurus presenta fuertes láminas vertebrales prezigodiapofiseales, postzigodiapofiseales, e infradiapofiseales, las cuales no existen en la mayor parte de los ornitisquios (Galton y Powell, 1980; Britt, 1993; Butler et al., 2008), con excepción de algunas formas derivadas (e.g. *Cumnoria*, *Mantellisaurus*, *Valdosaurus*; Barret et al., 2011; Butler et al., 2012). La presencia de estas láminas son comunes en dinosauriformes basales (e.g., *Silesaurus*; Piechowski y Dzik, 2010) y en saurisquios (Bonaparte, 1999; Wilson, 1999). En adición, la constricción lateral y las excavaciones presentes en el centro de las vértebras dorsales están ausentes en los ornitisquios basales, mientras que está presente en

dinosauriformes basales (e.g., *Lagosuchus*, *Silesaurus*; Bonaparte, 1976; Piechowski y Dzik, 2010) y saurisquios (O'Connor, 2006).

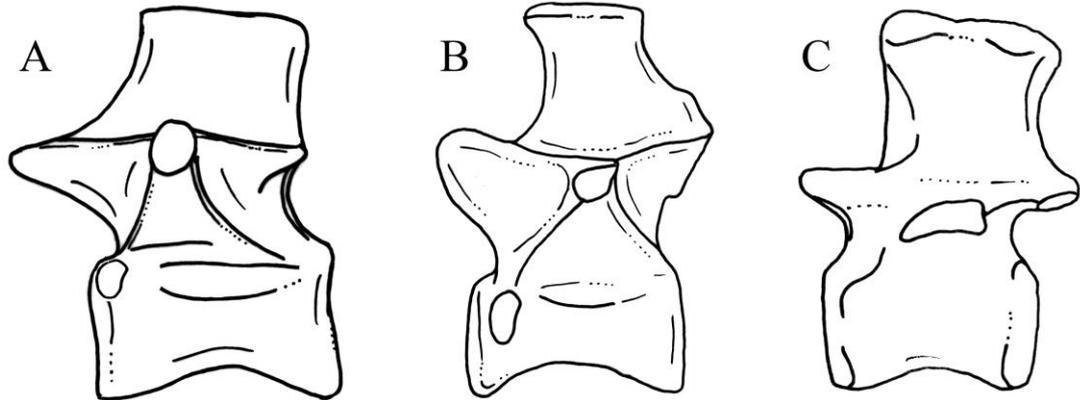


Figura 62. Figura comparativa en vista lateral derecha de las vértebras dorsales medias de: A, reconstrucción de *Pisanosaurus mertii*, B, *Silesaurus opolensis* (basado en Piechowski y Dzik, 2010), C, *Heterodontosaurus tucki* (basado en Santa Luca, 1980). Sin escala.

En *Pisanosaurus*, como apomórficamente ocurre en ornitisquios y Silesauridae (e.g., *Silesaurus*, *Asilisaurus*) las bases de las costillas sacras son compartidas por dos vértebras (Dzik, 2003; Nesbitt et al., 2010), y esta condición fue propuesta por Langer y Ferigolo (2013) como diagnóstica del clado Ornithischia + Silesauridae. Esto difiere de la condición presente en otros dinosaurios, en los cuales cada vértebra sacra articula con una sola costilla sacra (Nesbitt, 2011).

Otra porción del esqueleto de *Pisanosaurus* que es muy diferente de los ornitisquios es la pelvis. Como fuera remarcado por autores previos (Serenó, 1991, 2012) la pelvis no es opistopúbica, los isquiones presentan una sínfisis próximodistalmente extensa (Serenó, 1991), y el contacto isquion/pubis es muy amplio, caracteres ausentes en Ornithischia. El

acetábulo es anteroposteriormente extendido, dorsoventralmente bajo y cerrado medialmente, una combinación plesiomórfica de caracteres ausente en ornitisquios, pero presente en dinosauriformes como *Lagosuchus* (Novas, 1996) y *Silesaurus* (Dzik, 2003), en otros arcosaurios (Nesbitt, 2011) y dinosaurios basales como *Saturnalia* y *Guaibasaurus* (Bonaparte et al., 1999; Langer et al., 1999). Esto contrasta con el acetábulo perforado presente en dinosaurios más derivados (Novas, 1996; Nesbitt, 2011).

El fémur de *Pisanosaurus* muestra similitudes adicionales con Silesauridae, incluyendo una fosa poplítea entre los cóndilos distales bien prolongada proximalmente, un carácter presente en *Asilisaurus*, *Silesaurus* y *Sacisaurus* (Nesbitt et al., 2010; Figura 54). *Pisanosaurus* carece de una línea intermuscular anterior a lo largo de la diáfisis femoral, la cual está presente en la mayor parte de los dinosaurios basales como *Lesothosaurus*, *Saturnalia*, *Guaibasaurus*, *Herrerasaurus* (Novas, 1993; Bonaparte et al., 1999; Langer, 2003; Barret *com. pers.*) y ornitisquios como *Eocursor*, *Stormbergia* y *Heterodontosaurus* (Butler et al., 2007; Butler, 2010; Galton, 2014). En este aspecto la morfología de *Pisanosaurus* recuerda al Silesauridae *Sacisaurus* (Langer y Ferigolo, 2013).

Como fuera puntualizado por Irmis et al. (2007), más allá de los caracteres autapomórficos de la tibia y el astrágalo, ambos elementos en *Pisanosaurus* son plesiomórficos para Dinosauriformes. En este aspecto, Ferigolo y Langer (2007) indican que en *Sacisaurus* y otros Silesauridae, la cresta cnemial no está bien desarrollada y proyectada proximalmente como en la mayoría de los dinosaurios (Novas, 1996), siendo semejante a la condición de *Pisanosaurus* (Bonaparte, 1976). En efecto, en vistas lateral y medial la cresta cnemial muestra su ápice anterior desplazado distalmente con respecto al margen proximal del elemento (Langer y Ferigolo, 2006). Esto contrasta con la condición de los dinosaurios, incluyendo ornitisquios basales como *Eocursor*, *Lesothosaurus* (Thulborn, 1972) y *Heterodontosaurus*, en los cuales la cresta cnemial está bien proyectada proximalmente

(Santa Luca, 1980; Novas, 1993, 1996; Butler, 2005; 2010; Martínez y Alcober, 2009; Bittencourt y Kellner, 2009; Galton, 2014). Más aún, como fuera detallado por Irmis et al. (2007) *Pisanosaurus* es plesiomórfico en carecer del margen posterolateral cóncavo en vista distal de la tibia, en contraposición a *Lesothosaurus*, otros ornitisquios (Serenó 1991), sauropodomorfos basales, y terópodos (Langer 2004), asemejándose Silesauridae en este aspecto (Dzik, 2003).

Novas (1989), Sereno (1991), y Weishampel y Witmer (1990) indican que la longitud anteroposterior del extremo distal de la tibia es mayor que su ancho transversal, una condición posiblemente autapomórfica para *Pisanosaurus*. En adición, el extremo distal de la tibia muestra un proceso descendente, tal como existe en Silesauridae y Dinosauria (Ferigolo y Langer, 2007). Este se expande lateralmente, y contacta pero no solapa la fibula, contrastando con el amplio solape documentado en terópodos y ornitisquios (Colbert, 1981; Butler, 2005; Ferigolo y Langer, 2007; Irmis et al., 2007; Figura 55). En este aspecto *Pisanosaurus* retiene la condición plesiomórfica de *Silesaurus* y *Sacisaurus* (Dzik, 2003; Langer and Ferigolo, 2013).

En vista lateral el extremo proximal de la tibia muestra una cresta fibular baja, próximodistalmente extensa (Figura 55). Esta estructura rodea caudalmente la incisura tibial, tal como ocurre en *Sacisaurus* (Langer and Ferigolo, 2013). En este aspecto, una cresta fibular parece estar ausente en la gran mayoría de los ornitisquios basales, pero existe en terópodos (Rahut, 2003) y Silesauridae (e.g., *Silesaurus*, *Sacisaurus*; Dzik, 2003; Langer and Ferigolo, 2013). Proximalmente, la tibia de *Heterodontosaurus*, *Tianyulong*, y *Fruitadens* exhibe una cresta semejante en la superficie lateral del extremo proximal (Butler et al., 2007; 2012; Galton, 2014). Sin embargo, a diferencia de la condición que existe en saurisquios, silesáuridos y *Pisanosaurus*, conforma una lámina prominente, de posición

distal al cóndilo accesorio fibular, extendiéndose a lo largo del tercio proximal del hueso (Galton, 2014).

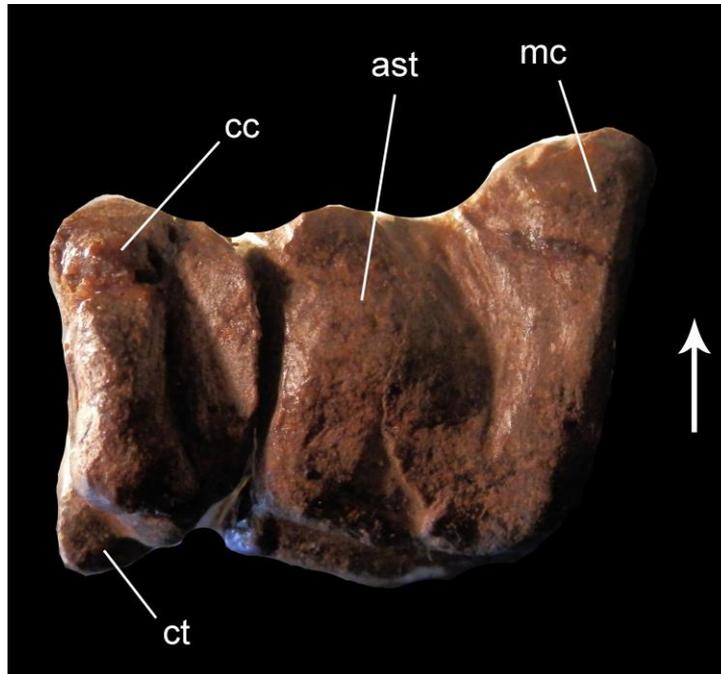


Figura 63. *Pisanosaurus mertii* (PVL 2577, holotipo), en vista distal del astrágalo y calcáneo. La flecha indica la superficie anterior. Referencias: astr, astrágalo, cc, calcáneo, ct, tubérculo calcáneo, mc, cóndilo medial. Escala: 1cm.

En contraste a la mayor parte de los ornitisquios (e.g. *Heterodontosaurus*; *Lesothosaurus*, *Scelidosaurus*; Colbert, 1981; Sereno, 1991; Galton, 2014) el proceso ascendente del astrágalo se encuentra bien desarrollado (Sereno, 1991), y se presenta bien extendido anteroposteriormente. En efecto, el proceso ascendente es bajo, de contorno subcuadrangular en vista lateral, y su ancho anteroposterior es mayor que la mitad de la altura del astrágalo (Novas, 1989). Una extensión anteroposterior comparable existe en algunos sauropodomorfos basales (e.g., *Lessemsaurus*, *Riojasaurus*; Bonaparte, 1972; Pol and Powell, 2007), y fue considerado como una característica plesiomórfica para Dinosauria

por Novas (1989). En adición, el proceso ascendente ubicado en el margen lateral del astrágalo es una condición compartida con dinosaurios basales (Norman et al. 2004), dinosauriformes basales (e.g. Dzik 2003), y algunos ornitisquios (Novas, 1989).

El cuerpo astragalar de *Pisanosaurus* exhibe un ancho transversal que es menor que su longitud anteroposterior, y muestra surcos anterior y posterior profundos, que resultan en un contorno groseramente bilobulado en vista distal (Figura 63). Esta morfología no es conocida en otros dinosauriformes basales, con la única excepción del Herrerasauria basal *Chindesaurus* (=Tawa; Long and Murry, 1995; Nesbitt et al., 2009).

Es posible inferir que el astrágalo bilobado en vista distal y el proceso ascendente subrectangular en vista lateral y puedan ser considerados como rasgos autapomórficos de *Pisanosaurus*.

El calcáneo de *Pisanosaurus* posee una compleja articulación para la fíbula. En vista lateral es proximalmente cóncavo, mientras que en vista medial es convexo (Novas, 1989; Figura 56). Esta articulación compleja se asemeja a la de dinosauriformes basales como *Asilisaurus* (Nesbitt et al., 2010) y *Silesaurus* (Dzik, 2003), contrastando con Dinosauria en los cuales la articulación proximal es totalmente cóncava (Nesbitt, 2011). El calcáneo en *Pisanosaurus* es simple, en forma de disco, y difiere de la morfología compleja presente en Silesauridae, y saurisquios basales como *Herrerasaurus* y *Eoraptor* (Novas, 1993; Sereno et al., 2013).

Por otro lado, *Pisanosaurus* se asemeja a saurisquios y dinosauriformes en poseer metatarsianos proximalmente solapados entre sí (Novas, 1996; Ezcurra, 2010), diferente a la condición de los ornitisquios (Butler et al., 2008). Los metatarsianos están fuertemente comprimidos proximalmente (especialmente el metatarsal II) y se contactan entre si a lo

largo de la mayor parte de su longitud. En estos aspectos, los metatarsianos de *Pisanosaurus* son muy semejantes a los de *Sacisaurus* y *Silesaurus* (Langer y Ferigolo, 2013).

A continuación se realizan breves comparaciones con el clado de ornitiskios Heterodontosauridae, al cual fuera referido por Bonaparte (1976) y autores más recientes (Cooper 1981; Weishampel 1984; Sereno, 1991; 2012). Sereno (2012) recientemente sostuvo las afinidades con Heterodontosauridae de *Pisanosaurus* sobre la base de numerosos caracteres incluyendo la ausencia de forámenes de remplazo en huesos dentarios, una amplia fosa mandibular externa, y calcáneo en forma de disco. Sin embargo, la ausencia de forámenes de remplazo en huesos dentarios y una amplia fosa mandibular son caracteres compartidos con algunos Silesauridae (Dzik y Sulej, 2007; Nesbitt et al., 2010). La presencia de un calcáneo en forma de disco no se conoce en ningún dinosauriformes basal, con la excepción de *Lesothosaurus*, Heterodontosauridae (e.g., *Heterodontosaurus*, *Tianyulong*; Sereno, 2012), “*Tawa*” (Nesbitt et al., 2009), y *Silesaurus*. En este aspecto, esta característica es la única que podría permanecer como un rasgo derivado compartido entre Heterodontosauridae y *Pisanosaurus*. Sin embargo, vale la pena remarcar que en *Pisanosaurus* la compresión del calcáneo es mucho mayor que en Heterodontosauridae, por lo que fue considerada como una característica autapomórfica de este género por Novas (2009), criterio que es aquí compartido.

A pesar de las similitudes notadas a lo largo del texto, y como también fuera notado por otros autores, *Pisanosaurus* es muy diferente de Heterodontosauridae en una gran cantidad de caracteres. Como fuera indicado por Galton (1974) y Sereno (2012) las características diagnósticas de Heterodontosauridae reposan mayormente en el cráneo, especialmente en la morfología dentaria. En este respecto, *Pisanosaurus* difiere de *Heterodontosaurus* en poseer dientes inclinados lingualmente, careciendo de fuertes carenas con grandes denticulos, coronas dentaris bajas, y los dientes no conformando una

empalizada con superficie masticatoria continua (Weishampel y Witmer, 1990; Báez y Marsicano, 2001). Con respecto al postcráneo, Sereno (2012) consideró que el acetábulo abierto era otra característica compartida entre *Pisanosaurus* y Heterodontosauridae. Sin embargo, la presente reinterpretación de la pelvis sugiere que el acetábulo se encontraba mayormente cerrado.

El miembro posterior de *Pisanosaurus* también muestra numerosos caracteres diferentes de Heterodontosauridae. Por ejemplo, la mayor parte de los heterodontosáuridos, incluyendo *Fruitadens*, *Tianyulong*, *Abriktosaurus*, y *Heterodontosaurus* muestran tarsales proximales, fibula, y tibia coosificados (Thulborn, 1974; Santa Luca, 1980; Zhen et al., 2009; Butler et al., 2012; Sereno, 2012; Galton, 2014). En contraste, estos elementos permanecen libres en *Pisanosaurus*. Sereno (2012) listó una sola sinapomorfia potencial en el postcráneo de Heterodontosauridae: fibula con diáfisis y extremo distal reducidos, que representa menos de un 25% del ancho distal de la tibia. Sin embargo, y tal como fuera reconocido por Sereno (2012) el extremo distal de la fibula no está reducido en *Pisanosaurus* y representa aproximadamente un 70% del ancho tibial (véase también Sereno 1991).

Revaluación de la posición filogenética de *Pisanosaurus*

Tal como fuera indicado más arriba, *Pisanosaurus* resultó un Dinosauriformes basal, no relacionado de manera directa a Ornithischia. Sinapomorfias de Dinosauriformes presentes en *Pisanosaurus* son numerosas, e incluyen la presencia de una cresta cnemial en la tibia bien desarrollada, astrágalo con un margen anteromedial agudo, presencia de un proceso ascendente anterior en el astrágalo, calcáneo reducido, tarsal distal 4 de contorno

subtriangular, y metatarsianos elongados y en amplio contacto, entre otros (Novas, 1989; 1996; Ezcurra, 2006; Nesbitt, 2011; Langer et al., 2013; Apéndice 6).

Por otro lado, *Pisanosaurus* retiene caracteres pelsiomórficos para al menos dos apomorfias no ambiguas de Dinosauria: 1) tibia con cresta cnemial anterolateralmente curvada (recta y relativamente baja en *Pisanosaurus*; Irmis et al., 2007), y 2) ausencia de un tubérculo calcáneo (presente en *Pisanosaurus*; Bonaparte, 1976). Estos caracteres junto con otros registrados a lo largo del texto, sustentan la posición basal de *Pisanosaurus*.

Por otro lado, *Pisanosaurus* exhibe algunos caracteres propios de los Dinosauriformes Silesauridae, incluyendo margen lateral del extremo proximal de la tibia con una cresta fibular (presente también en diversos saurisquios basales), falanges ungueales aplanadas (presente también en Ornithischia), fosa poplíteica del fémur rodeada por crestas bien extendidas proximalmente, y dientes anquilotecodontes (Nesbitt et al., 2010; Nesbitt, 2011; Langer y Ferigolo, 2013). A pesar de estas similitudes, *Pisanosaurus* exhibe una serie de caracteres derivados ausentes en Silesauridae, en especial en la conformación de los tarsales proximales. Sin embargo, tal como fuera indicado por Agnolin (2015), no puede desecharse totalmente su pertenencia al clado Silesauridae. De hecho, solo se necesitan 3 pasos adicionales para incluir a *Pisanosaurus* en Silesauridae, mientras que para regresarlo a Ornithischia se necesitan 5 pasos.

En la presente contribución, *Pisanosaurus* resulta en una posición filogenética intermedia entre Silesauridae y Dinosauria.

Implicancias filogenéticas y evolutivas

La exclusión de *Pisanosaurus* de Ornithischia implica que este taxón no constituye el más antiguo representante de este clado. *Pisanosaurus* era el único ornitisquio registrado para el lapso Carniano Tardío-Noriano Temprano (Rogers et al., 1992) conocido hasta la fecha. Esto también repercute en el espacio significativo de unos 30 millones de años que existía entre *Pisanosaurus* y los primeros ornitisquios como *Eocursor* y *Lesothosaurus* (Irmis et al., 2007). Vale la pena mencionar que Olsen et al. (2011) luego de un análisis detallado de las localidades del Triásico que han brindado ornitisquios, concluye que la edad de *Eocursor* y otros taxones es cuestionable, y puede remontarse al Jurásico Temprano (Hettangiano).

El otro único registro Triásico de ornitisquio en Sudamérica fue descrito por Báez y Marsicano (2001). Estas autoras reportaron un fragmento de cráneo con dientes de la Formación Laguna Colorada del Triásico Superior, en la Provincia de Santa Cruz, Argentina. Caracteres como dientes columnares en cercano contacto, con amplias facetas de masticación, y crestas linguales bien desarrolladas, sugieren su pertenencia a Heterodontosauridae (Báez y Marsicano, 2001; Irmis et al., 2007). A pesar de que este ejemplar fuera datado como de edad Noriana (Báez y Marsicano 2001), Olsen et al. (2011) consideran que es altamente probable que la edad de la Formación Laguna Colorada sea Jurásico Temprana.

Debido a que los supuestos ornitisquios triásicos están representados por tres ejemplares provenientes del Hemisferio Sur, fueron considerados como componentes excepcionalmente raros durante el Triásico, y geográficamente restringidos a regiones de latitudes medias y altas de las regiones del sur de Pangea (Irmis y Whiteside, 2011). Sin embargo, sobre la base del análisis de Olsen et al. (2011), *Pisanosaurus* constituiría el único

ornitisquio Triásico y poseería el potencial de brindar luz sobre el origen y radiación temprana de los ornitisquios.

La exclusión de *Pisanosaurus* de Ornithischia implica que el registro más antiguo del clado se remonta a formas del Jurásico Inferior, como ser *Laquintasaura* y *Lesothosaurus*, ambos de edad Hettangiana (Barrett et al., 2014). El hallazgo del Saurischia *Chanaresaurus* en el Carniano temprano indica que los Ornithischia estaban también presentes en dicha etapa temporal. Sin embargo, la ausencia de registros de ornitisquios triásicos brinda dudas sobre la hipótesis de una radiación pre-Jurásica para diversos clados (Báez y Marsicano, 2001; Irmis et al., 2007). En contraste, el magro (o ausente) registro Triásico de los ornitisquios invita a pensar que el mayor evento de diversificación del clado pudo haber ocurrido en tiempos Jurásicos. Esto concuerda con interpretaciones previas (e.g. Sereno, 1999; Irmis, 2007; Butler et al. 2007) que proponen que la radiación de ornitisquios ocurrió luego de la frontera Jurásico-Triásica, cuando varios grupos de sinápsidos y arcosauromorfos herbívoros desaparecieron (Olsen y Sues, 1986), permitiendo a los ornitisquios llenar nichos ecológicos vacantes. En efecto, Barrett et al. (2014) indicaron que durante el Jurásico temprano el registro de ornitisquios es más rico que el Triásico, estando representado por varios ornitisquios basales, heterodontosáuridos, y dinosaurios armados plesiomórficos en Europa, Norteamérica, Sudamérica, y África. La exclusión de *Pisanosaurus* refuerza esta última hipótesis y sostiene que los ornitisquios se encontraban pobremente diversificados y eran muy escasos en tiempos Triásicos.

La posición de *Pisanosaurus* como un Dinosauriformes basal, nuevamente indica la precaución que hay que utilizar a la hora de determinar ejemplares incompletos con denticiones de tipo ornitisquiana, reforzando el descubrimiento de numerosos reptiles no-Dinosauria este tipo de elementos dentarios (Dzik, 2003; Parker et al., 2005; Irmis et al., 2007; Flynn et al., 2010).

PARTE 3- RELACIONES FILOGENÉTICAS DE HERRERASAURIDAE

Posición filogenética de Herrerasauridae dentro de Dinosauria

Las relaciones filogenéticas de *Herrerasaurus* han sido controversiales desde su descripción original por Reig (1963). Este autor concluyó que *Herrerasaurus ischigualastensis* presentaba una particular combinación de características, pero que su inclusión dentro del Infraorden Carnosauria de Theropoda, no ofrecía mayores dudas. Por otro lado, en esa misma contribución, Reig (1963) describió *Ischisaurus cattoi* (hoy en día considerado como un probable sinónimo de *Herrerasaurus*; Novas, 1992, 1993) como un dinosaurio saurisquio de afinidades inciertas.

Diversos investigadores propusieron diferentes posiciones taxonómicas para *Herrerasaurus* (e.g., Rozhdestvendky y Tatarinov, 1964; Walker, 1964; Romer, 1966; Colbert, 1970; Bonaparte, 1970; van Heerden, 1978; Cooper, 1980; 1981; Galton, 1985). Más recientemente, Gauthier (1984, 1986; Gauthier y Padian, 1985), Novas (1989; 1991; 1992) y otros autores (Gauthier, 1986; Brinkman y Sues, 1987; Benton, 1990; Novas, 1991, 1992; Bonaparte, 1997; Fraser et al., 2002) sostuvieron que Herrerasauridae podría constituir el grupo hermano de Ornithischia + Saurischia (=Eudinosauria, sensu Novas, 1991).

Benedetto (1973) luego de un detallado análisis de caracteres comparó *Herrerasaurus* con Sauropodomorpha basales y diferentes linajes de Theropoda. Este autor concluyó que *Herrerasaurus* y sus parientes deberían ser incluidos dentro de Theropoda; sin embargo, debido a sus particularidades anatómicas no podrían referirse a ninguno de los linajes conocidos hasta el momento (Coelurosauria o Carnosauria *sensu* Huene, 1926). Sobre esta

base, Benedetto (1973) erigió *Herrerasauridae* para incluir a los géneros Triásicos *Herrerasaurus* y *Staurikosaurus*.

Luego del descubrimiento de material craneano de *Herrerasaurus* y de nueva información anatómica, hacia la década de 1990, la mayor parte de los autores consensuaron en que *Herrerasauridae* debería ser incluido dentro de Theropoda (Serenó y Novas, 1992, 1993; Novas, 1993; Sereno, 1993; Sereno et al., 1993; véase una crítica en Bonaparte, 1997). Este criterio ha tomado fuerza recientemente con amplios análisis cladísticos realizados especialmente por Paul Sereno y Stirling Nesbitt y colaboradores (Serenó, 1999, 2007; Benton, 1999; Rauhut, 2003; Nesbitt et al., 2009, 2012; Nesbitt, 2011; Martínez et al. 2011, Sues et al. 2011).

Por otro lado, décadas atrás Charig et al. (1965) propusieron que *Herrerasaurus*, al igual que otros taxones triásicos antiguos no parece tener una ubicación filogenética satisfactoria entre los linajes de Saurischia conocidos hasta ese entonces. Estos son los primeros autores en reconocer que *Herrerasaurus* y otras formas basales podrían no constituirse en ancestros directos de ninguno de los grupos de Saurisquios post-Triásicos. Langer (2004) y Langer y Benton (2006) realizaron un análisis filogenético abarcativo, en el cual *Herrerasauridae* es considerado como el linaje más basal de Saurischia, un criterio seguido por varios autores (Yates, 2005, 2007; Ezcurra, 2006, 2010; Upchurch et al., 2007; Irmis et al., 2007; Smith et al., 2007; Martínez y Alcober, 2009; Alcober y Martínez, 2010; véase también Langer et al., 1999) que retoman la propuesta inicial de Charig y colaboradores (Brusatte et al., 2011).

En la presente contribución *Herrerasauridae* resultó dentro de un grupo de Saurischia basales que a su vez constituye grupo hermano de Eusaurischia, de acuerdo parcialmente con la propuesta original de Langer (2004). Su inclusión en Saurischia está sustentada por 6

sinapomorfias no ambiguas, entre las cuales se cuentan epipófisis en el axis, fémur con cresta tibiofibular separada del cóndilo fibular por un surco y extremo distal del húmero con entepicóndilo, ectepicóndilo y estructuras asociadas bien desarrollados. Se necesitan 18 pasos para incluir a Herrerasauridae como Theropoda, 57 como grupo hermano de Dinosauria, y 45 como grupo hermano de Sauropodomorpha.

En primer lugar, Herrerasauridae conforma un grupo monofilético junto con Guaibasauridae. Esta agrupación novedosa se encuentra sustentada por unas 6 sinapomorfias no ambiguas (Apéndice 6) que incluyen entre otras una tibia con superficie posterior del extremo distal convexa, carpal distal 5 de gran tamaño y morfológicamente complejo, diáfisis proximal de fémur de sección subtriangular, y extremo distal del isquion con un tubérculo suave ubicado en el margen lateral del extremo distal. Estos caracteres están ausentes tanto en Dinosauriformes basales como en Eusaurischia (e.g., *Coelophysis*, *Riojasaurus*).

Sobre la base del fuerte apoyo tanto estadístico como morfológico, la posición de Herrerasauridae como grupo hermano de Guaibasauridae se encuentra bien sustentada (Capítulo 10, Parte 1). Debido a esto, este clado merece una denominación especial, y en la presente contribución se lo designa bajo el epíteto de Paleodinosauria. Este nombre fue originalmente erigido por Paul (1988) para incluir una serie de Dinosauriformes y Dinosauria basales, incluyendo a *Staurikosaurus*.

Aunque su contenido no es el mismo que el propuesto en la nominación original, en la presente contribución el término Paleodinosauria Paul, 1988 es redefinido y revalidado para nominar el clado que incluye a Herrerasauridae y Guaibasauridae y que constituye el grupo hermano de Eusaurischia. Paleodinosauria es aquí definido filogenéticamente bajo los

siguientes términos “todos los taxa más cercanos a *Herrerasaurus* y *Guaibasaurus* que a *Passer* o *Saltasaurus*”.

Composición del clado Herrerasauridae

La composición taxonómica de Herrerasauridae es relativamente estable. Desde su reconocimiento por Benedetto (1973) y su afianzamiento por Novas (1992, 1997), casi ningún autor (salvo con la excepción de Galton, 1985, 2000 y Brinkman y Sues, 1987) cuestionó la monofilia de Herrerasauridae. Ese clado fue establecido para abarcar a *Herrerasaurus ischigualastensis* y *Staurikosaurus pricei* (Novas, 1997). Más recientemente se incluyó dentro de este clado a *Sanjuansaurus gordilloi* (Alcober y Martínez, 2010), y es posible que *Ischisaurus cattoi* Reig, 1963 y *Frenguellisaurus ischigualastensis* Novas, 1986, previamente considerados como sinónimos de *Herrerasaurus* (Novas, 1992, 1993) sean géneros válidos de esta agrupación taxonómica (Bonaparte, 1997).

Sin embargo, existe un taxón cuya ubicación dentro de Herrerasauridae es dudosa. Long y Murry (1995) describieron para el Triásico Superior de Estados Unidos al género y especie *Chindesaurus bryansmalli* y lo refirieron a Herrerasauridae, un criterio sostenido por Novas (1997; véase también Hunt et al., 1998; Sereno, 1999; Irmis et al., 2007; Nesbitt et al., 2009). Más recientemente, diversos autores han dudado de la posición filogenética de *Chindesaurus* y concluyeron que este taxón podría encontrarse relacionado a Saurischia basales, pero no a Herrerasauridae (Rauhut, 2003; Langer 2004; Nesbitt et al. 2007; Yates, 2006; Bittencourt and Kellner 2009). Todos estos autores coinciden en indicar que la posición del taxón es incierta debido a su condición fragmentaria. Como es indicado más adelante, en la presente contribución *Chindesaurus* es propuesto como un sinónimo más antiguo de *Tawa*, el cual se conoce sobre la base de un esqueleto prácticamente completo y

varios ejemplares adicionales. Sobre la base de esta nueva información, *Chindesaurus* resulta grupo hermano de Herrerasauridae. Esta agrupación se sustenta sobre la base de 11 sinapomorfias no ambiguas (Apéndice 6), entre las que se incluyen dientes en forma de hoja con finas aserraciones, fosa antorbitaria anteroposteriormente estrecha y en forma de “U”, porción dorsal de la fenestra laterotemporal notablemente más comprimida anteroposteriormente que su mitad ventral, y proceso ventral del escamoso notablemente expandido anteroposteriormente, de contorno subrectangular en vista lateral. Adicionalmente se necesitan 13 pasos adicionales para ubicar a *Chindesaurus* como grupo hermano de Theropoda y 20 más para ubicarlo como grupo hermano de Saurischia.

Debido a su robustez filogenética, en el presente análisis se considera necesario establecer una denominación para el grupo *Chindesaurus* + Herrerasauridae *s. str.* Galton (1986) ha erigido el término Herrerasauria para incluir una serie de saurisquios basales que abarcaba a *Herrerasaurus* entre otros taxones. En la presente contribución se redefine el término Herrerasauria con la finalidad de incluir dentro de este grupo a Herrerasauridae y *Chindesaurus*. Aquí se lo define filogenéticamente bajo los siguientes términos: “el grupo que incluye a *Herrerasaurus*, *Chindesaurus*, su ancestro común más cercano y todos sus descendientes”.

En el presente análisis, Herrerasauridae resultó monofilético de acuerdo a la mayor parte de autores recientes desde el reconocimiento del grupo por Benedetto (1973; e.g., Novas 1992, 1994, 1996, 1997; Sereno y Novas 1994; Sereno 1999; Kellner y Campos 2000; Rauhut 2003; Langer 2004; Langer y Benton 2006; Bittencourt y Kellner 2009). Se encuentra sustentado sobre la base de 6 sinapomorfias no ambiguas ausentes en *Chindesaurus* (Apéndice 6).

PARTE 4- RECONSIDERACIONES SOBRE LA POSICIÓN FILOGENÉTICA Y ESTATUS DE *TAWA HALLAE*

Introducción

Tawa hallae fue hallado en el sitio fosilífero conocido como “Ghost Ranch”, ubicado en Nuevo México, USA (Nesbitt et al., 2009). Procede del sector inferior del Miembro Petrified Forest de la Formación Chinle, cuyos niveles han sido datados entre ~215 a 213 millones de años, equivalentes al Noriano Temprano.

En su descripción original *Tawa* fue interpretado como el grupo hermano de Neotheropoda (Nesbitt et al., 2009), sobre la base principal de sus similitudes con Coelophysoidea. Desde entonces, la mayor parte de los autores coinciden en incluir a *Tawa* en la base de Neotheropoda (Langer et al., 2010; Sues et al., 2011; Nesbitt y Ezcurra, 2015; Ezcurra, 2016). Sin embargo, Novas y Ezcurra (2011) son los primeros autores en dudar sobre las afinidades filogenéticas de *Tawa*. Estos investigadores proponen que este taxón retiene una notable cantidad de caracteres plesiomórficos que impiden considerarlo como un Neotheropoda. Más aún, posee similitudes remarcables con Herrerasauridae, especialmente *Chindesaurus*, un taxón registrado en el mismo sitio fosilífero del que procede *Tawa* (Long y Murry, 1995).

El presente análisis filogenético es coincidente con la hipótesis esbozada por Novas y Ezcurra (2011). A continuación se realizan una serie de notas anatómicas y observaciones sobre el material original, una reevaluación de determinados puntos anatómicos, así como una discusión acerca de la posible sinonimia entre *Tawa* y *Chindesaurus*.

Notas descriptivas sobre “Tawa hallae”

En las presentes notas se hace especial hincapié en los caracteres plesiomórficos o distintivos que se observan en el esqueleto de *Tawa hallae*. Una descripción completa de este taxón se encuentra en proceso por Nesbitt y colaboradores.

Neurocráneo. El neurocráneo de *Tawa*, en su descripción original por Nesbitt et al. (2009) fue interpretado como portador de numerosos caracteres únicos. Sin embargo, la reinterpretación de dinosauriformes basales como *Lagosuchus* y *Lewisuchus* llevada adelante en la presente contribución, indica que todas estas formas poseían un patrón neurocraneano en común. En primer lugar, al igual que en estas formas, *Tawa* posee un receso timpánico anterior expandido notablemente abarcando gran parte del proótico.

En segundo lugar, la cresta interfenestral es relativamente pequeño y se encuentra internalizada con respecto al margen externo de la cavidad ótica, una condición compartida con *Lagosuchus* y *Lewisuchus*. Asimismo, la presencia de un proceso metótico muy bien desarrollado que delimita posteriormente las aberturas ótica y pseudorotunda (considerada previamente como diagnóstica de Theropoda Tetanurae), es también conocida en *Lagosuchus* y *Lewisuchus*.

Nesbitt et al. (2009) indicaron que la presencia de una débil excavación parabasiesfenoidea es un rasgo diagnóstico que *Tawa* comparte con *Herrerasaurus*, *Eoraptor*, y Neotheropoda. Sin embargo, tal como fuera indicado por Rauhut (2003) el clado de los Neotheropoda se caracteriza por una excavación basiesfenoidea profunda y con forámenes en su interior, una condición diferente de la presente en *Tawa*, *Herrerasaurus*, *Eoraptor*, y Sauropodomorpha, en donde está representada por una fosa ciega pobremente definida.

Premaxilar. Este elemento posee numerosos caracteres que recuerdan en gran medida a Neotheropoda basales, especialmente Coelophysoidea como *Ceolophysis* o *Liliensternus* (Nesbitt et al., 2009). El cuerpo del premaxilar es relativamente elongado, con un proceso nasal muy largo, que forma un ángulo bajo con el margen alveolar, al cual es subparalelo (Figura 64), una condición que existe en taxones basales como *Chanaresaurus* y *Eoraptor* (Serenó et al., 2013).

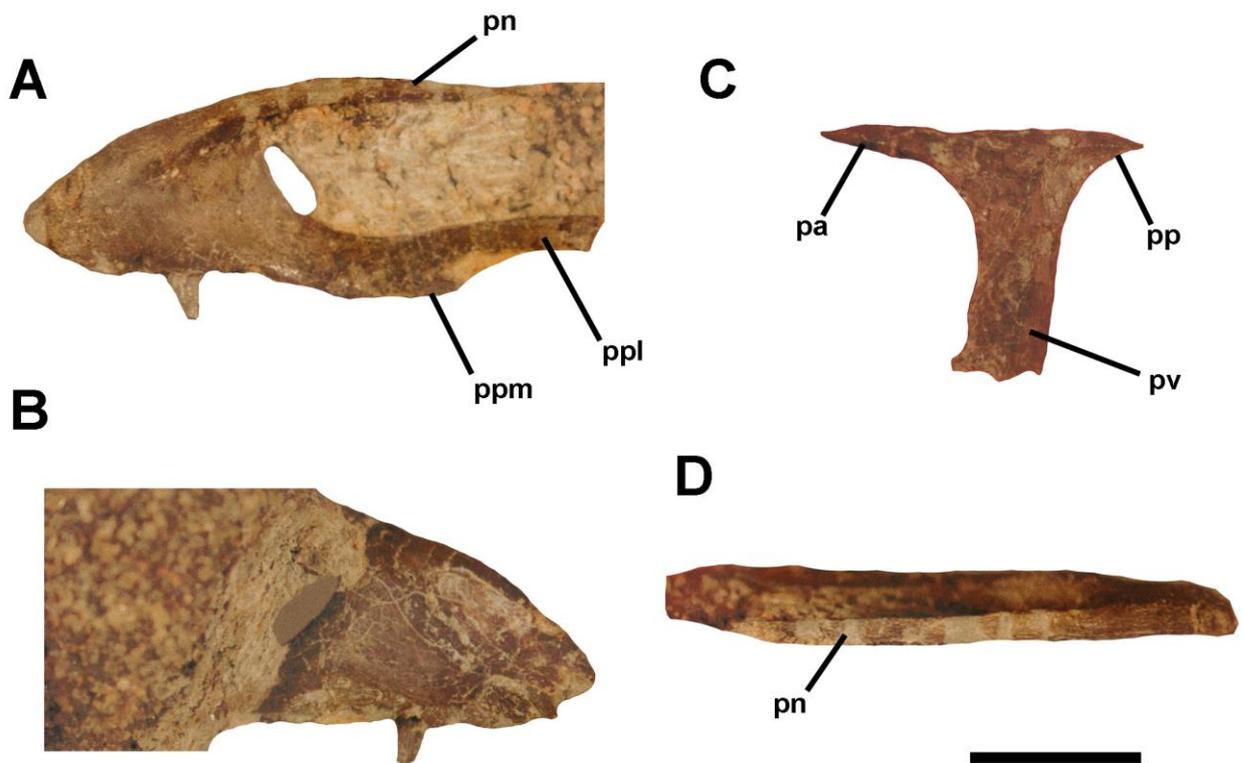


Figura 64. Elementos craneanos selectos de *Chindesaurus bryansmalli* (GR 241; originalmente referido como holotipo de *Tawa hallae* por Nesbitt et al., 2009). A,B,D, premaxilar izquierdo en vistas A, lateral; B, medial; D, dorsal; C, escamoso izquierdo en vista lateral. Referencias: pa, proceso anterior; pn, proceso nasal; pp, proceso posterior; ppl, proceso posterolateral; ppm, proceso posteromedial; pv, proceso ventral. Escala: 1 cm.

El proceso maxilar se encuentra subdividido, es notablemente elongado y alto, y se prolonga posteriormente más allá del margen posterior de la narina. Esta combinación de caracteres está presente en taxones basales como *Eoraptor*, *Herrerasaurus*, y *Chanaresaurus*. En Coelophysoidea como *Liliensternus* el proceso maxilar es más corto, tal como fuera originalmente notado por Nesbitt et al. (2009).

Los dientes premaxilares, al igual que en Coelophysoidea carecen de carenas aserradas (Nesbitt et al., 2009). Si bien es una característica derivada compartida, su presencia se observa también en el saurisquio basal *Chanaresaurus*, y posiblemente en *Herrerasaurus*.

Finalmente, Nesbitt et al. (2009) puntualizan que *Tawa*, al igual que neoterópodos basales como *Ceolophysis* y *Dilophosaurus* posee un diastema subnarial entre el premaxilar y el maxilar. Sin embargo, esta condición no es exclusiva de Neotheropoda. Esto ocurre en saurisquios basales como ser *Chanaresaurus*, *Pampadromaeus* y posiblemente *Eoraptor*. En este último taxón, Sereno et al. (2013) indican que no existe dicho espacio. Sin embargo, esta interpretación podría deberse a una desarticulación parcial del elemento. En efecto, los premaxilares en *Eoraptor* se encuentran desaplazados posterodorsalmente, lo que podría dar idea de la ausencia de un espacio subnarial. Sin embargo, en *Eoraptor* existe un sector edéntulo por detrás del cuarto diente, y el margen alveolar del premaxilar se curva levemente en sentido dorsal. Esto sugiere la existencia que un espacio subnarial entre el maxilar y el premaxilar estaba presente.

Del mismo modo, *Herrerasaurus* fue reconstruido como careciendo de un diastema premaxilar-maxilar por Sereno y Novas (1994), un aspecto aceptado por la mayor parte de los autores. Sin embargo, esta reconstrucción se ha basado mayormente en el ejemplar PVSJ 407, el cual se encuentra fuertemente comprimido transversalmente y deformado en el

extremo anterior del rostro. Sobre la base de la morfología preservada del proceso maxilar del premaxilar, es posible inferir que este elemento era más elongado anteroposteriormente que lo supuesto, y que posiblemente existiera un espacio subnarial amplio. De hecho, en el ejemplar MCZ 7063 (Sereno, 2013) de *Herrerasaurus* el premaxilar es anteroposteriormente más extenso que el PVSJ 407. Es posible que el rostro de este taxón sea más semejante a *Pampadromeus*, *Eoraptor* y *Chindesaurus* que lo anteriormente supuesto.

Vértebras. Las vértebras cervicales de *Tawa* se caracterizan por presentar una quilla longitudinal a lo largo del margen ventral del centro, una característica compartida con Herrerasauridae como *Herrerasaurus* y *Sanjuansaurus* (Nesbitt et al., 2009; Alcober y Martínez, 2010). Por otro lado, en neoterópodos basales como *Coelophysis* y *Dilophosaurus* el margen ventral no presenta una quilla media, sino una concavidad longitudinal bien definida (Welles, 1984; Colbert, 1989).

En *Tawa* existe una fosa anterior rodeada por un reborde óseo en las vértebras cervicales anteriores. Este carácter también se encuentra representado en el centro vertebral anterior disponible del holotipo de *Chindesaurus* (Long y Murry, 1995) y en el dinosauriformes basal *Silesaurus* (Piechowski y Dzik, 2010, fig.3B), en el saurisquio basal *Eodromaeus* (Martinez et al., 2009) y en neoterópodos Coelophysoidea (Rowe and Gauthier, 1990).

Como fuera resaltado por Nesbitt et al. (2009) *Tawa* exhibe vértebras caudales distales con prezigapófisis notablemente elongadas, una condición que comparte con Neotheropoda (Rauhut, 2003), y también con Herrerasauridae (Novas, 1993). Vale la pena remarcar que la longitud de las prezigapófisis en *Tawa* es menor proporcionalmente que la exhibida por Herrerasauridae, siendo semejante en extensión anterior a las caudales disponibles de

Eodromaeus, descritas como “elongadas” por Martínez et al. (2009). Esta característica requiere una cuantificación más precisa entre los dinosauriformes.

Escápula. Lamentablemente, la escápula disponible de *Tawa* carece gran parte del proceso acromial, y en consecuencia, numerosos caracteres anatómicos de importancia son inciertos. La lámina escapular de *Tawa* es marcadamente estrecha anteroposteriormente, su margen anterior es prácticamente recto, y su extremo distal carece de una expansión anteroposterior. Esta combinación de caracteres es típica de Herrerasauridae, y está presente en *Herrerasaurus* y *Sanjuansaurus* (Novas, 1993; Alcober y Martínez, 2010; Novas y Ezcurra, 2011). Esto contrasta con la escápula de lámina robusta y expandida distalmente presente en saurisquios basales como *Eoraptor* y *Saturnalia* o neoterópodos basales como *Coelophysis* y *Dilophosaurus*.

Elementos carpales. Nesbitt et al. (2009) han indicado que la mano de *Tawa* es particularmente semejante a la de Neotheropoda. Sin embargo, presenta una serie de caracteres plesiomórficos compartidos con saurisquios basales como *Herrerasaurus*, *Eoraptor* y *Eodromaeus*. Al igual que en estos taxones y en contraposición con Neotheropoda (Botelho et al., 2013), *Tawa* retiene unos 9 elementos carpales, incluyendo el ulnar. En *Tawa* el ulnar y el radial son de mayor tamaño que los carpales distales y presentan las superficies proximales cóncavas, lo cual permite flexión y extensión dorsoventral del carpo, tal como fuera descrito para *Herrerasaurus* por Sereno (1993). Tanto el ulnar como el radial no solo son de mayor tamaño que los carpales distales, sino que también son notablemente complejos, una condición compartida con *Herrerasaurus* (Sereno, 1993). El carpal distal 5 se encuentra bien desarrollado.

Esta combinación de caracteres carpales es notablemente diferente de la exhibida por Neotheropoda, en los cuales los carpales proximales son relativamente pequeños y rectos o débilmente convexos proximalmente (véase Sereno, 1993).

Astrágalo. En aspecto general el astrágalo en “*Tawa*” se asemeja al de saurisquios basales como Herrerasauridae en la mayor parte de sus caracteres (Figura 65). Sin embargo, es notablemente apomórfico en ser transversalmente corto y anteroposteriormente extenso, siendo ambos ejes subiguales en extensión. Más aún, presenta el margen anterior fuertemente inciso por un surco profundo en forma de “V” abierta. Esta morfología particular, desconocida en otros dinosauriformes basales constituye una posible autapomorfía de este taxón. Vale la pena remarcar que esta condición existe también en el holotipo de *Chindesaurus* (Long y Murry, 1995), lo que constituye una importante evidencia acerca de la posible sinonimia entre ambos taxones. Otro carácter compartido entre los holotipos de *Tawa* y *Chindesaurus* es la existencia de un surco profundo y bien definido de orientación transversal en la cara posteroventral del astrágalo. Este surco está totalmente ausente en otros dinosauriformes basales.

Calcáneo. Se trata de un elemento transversalmente estrecho y simple, una condición que Nesbitt et al. (2009) consideraron como una apomorfía compartida con Neotheropoda. Sin embargo, el calcáneo de *Tawa* está considerablemente más comprimido transversalmente que en otros dinosaurios, incluyendo Theropoda (véase Rauhut, 2003; Figura 65). En *Tawa* se trata de un elemento de tamaño general muy reducido, especialmente cuando es comparado con el extremo distal de la fibula. Aquí se interpreta que la profunda compresión transversal del calcáneo así como la reducción general de su tamaño como caracteres autapomórficos de *Tawa*.

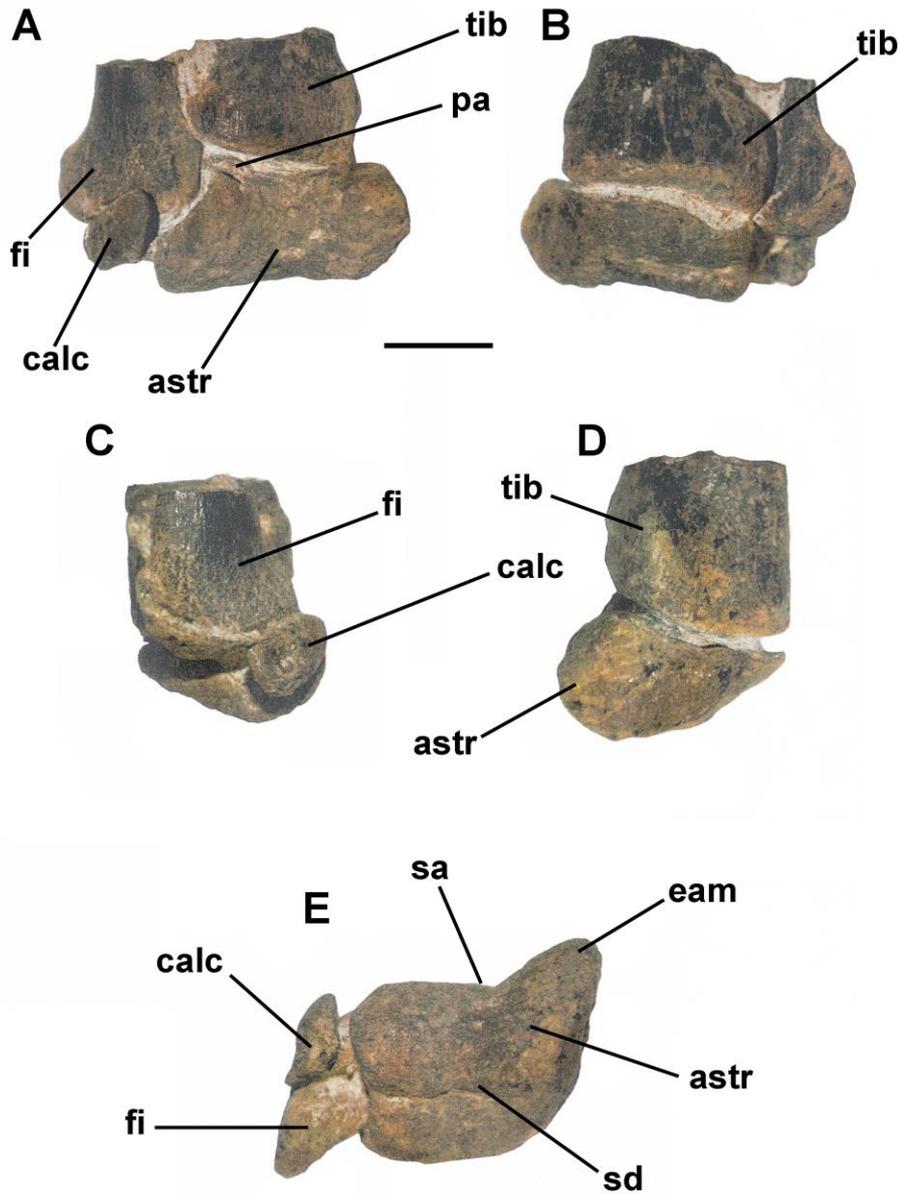


Figura 65. Astrágalo y calcáneo de *Chindesaurus bryansmalli* (GR 242; originalmente referido a *Tawa hallae* por Nesbitt et al., 2009) en vistas: A, anterior; B, posterior; C, lateral; D, medial; E, distal. Referencias: astr, astrágalo; calc, calcáneo; eam, esquina anteromedial del astrágalo; fi, fibula; pa, proceso ascendente del astrágalo; sa, surco anterior; sd, surco distal; tib, tibia. Escala: 1 cm.

Sinonimia entre Tawa hallae y Chindesaurus bryansmalli

Nesbitt et al. (2009) en la descripción original de *Tawa* consideraron a este taxón como el grupo hermano de Neotheropoda, mientras que en el mismo trabajo propusieron a *Chindesaurus* como un Herrerasauridae. A pesar de su diferente posición filogenética, ambos taxones presentan marcadas similitudes, por lo que Nesbitt et al. (2009) definieron una serie de detalles anatómicos que permitirían distinguir *Tawa* de *Chindesaurus*, ambos procedentes de un mismo nivel estratigráfico e incluso de una misma localidad geográfica (véase Capítulo 1). Esos caracteres merecen una revaloración en detalle.

Nesbitt et al. (2009) indican que en *Chindesaurus* el cóndilo lateral del extremo proximal de la tibia es mucho mayor que el cóndilo medial, mientras que en *Tawa* ambos son subiguales. Sin embargo, la tibia disponible de *Chindesaurus* no solo se encuentra fuertemente deformada, sino que presenta el cóndilo medial incompleto (Long y Murry, 1995). Esto sugiere que la diferencia entre ambos cóndilos puede ser el resultado de preservación defectuosa, más que la condición natural de los ejemplares. Adicionalmente, Nesbitt et al. (2009) indican que en *Chindesaurus* el cóndilo lateral de la tibia forma un ángulo agudo con la diáfisis del hueso, una condición que también se relaciona a la mala preservación y deformación del material disponible.

Otra característica que Nesbitt et al. (2009) puntualizan para distinguir *Chindesaurus* de *Tawa* es la presencia de un reborde lateral en la tibia para articular con la esquina posterolateral del astrágalo. Sin embargo, en al menos un ejemplar de *Tawa* (GR 242), la morfología del extremo distal de la tibia, es indistinguible de la ilustrada para *Chindesaurus* por Long y Murry (1995).

Nesbitt et al. (2009) indicaron diferencias entre las vértebras cervicales de *Chindesaurus* y *Tawa*. Estos autores sostienen que las vértebras de *Chindesaurus*, a

diferencia de *Tawa*, carecen de una quilla ventral longitudinal bien desarrollada. Sin embargo, en contraposición a lo indicado por Nesbitt et al. (2009) una quilla longitudinal ventral bien desarrollada se encuentra presente en *Chindesaurus* tal como fuera descripto e ilustrado por Long y Murry (1995).

Más aún, Nesbitt et al. (2009) indican que existe un pleurocelo neumático en la mitad anterior del centro en la vértebra cervical anterior conocida en *Chindesaurus*. Según Nesbitt et al. (2009) en *Chindesaurus* existe un foramen bien desarrollado, mientras que en *Tawa* existe una fosa ciega rodeada por márgenes óseos agudos. Sin embargo, en contraposición de lo indicado por Nesbitt y colaboradores, Long y Murry (1995) puntualizan claramente “There does not appear to be a pleurocoel present on the lateral faces of the centrum”, lo cual puede ser observado también en las ilustraciones brindadas por estos últimos autores. Consecuentemente, se considera en la presente contribución que no existen caracteres diferenciales en la neumatización cervical entre ambos taxones.

Nesbitt et al. (2009) también indican que la cresta supracetabular del ilion en *Chindesaurus* se extiende distalmente hasta alcanzar el extremo distal del pedicelo púbico, mientras que en *Tawa* dicha cresta culminaría proximalmente a dicho pedúnculo. Sin embargo, el extremo distal de la cresta supracetabular en este último se encuentra pobremente preservado y es posible que también alcanzara el extremo distal del pedicelo púbico. En consecuencia, sobre la base de los materiales preservados, la diferencia de desarrollo de esta cresta entre ambos taxones no es clara.

Nesbitt et al. (2009) indican que el cuarto trocánter del fémur en *Chindesaurus* es asimétrico y rugoso, mientras que en *Tawa* es laminar y simétrico. Sin embargo, sobre la base del análisis del material holotípico de *Chindesaurus*, no se ha podido corroborar la

existencia de las diferencias puntualizadas por Nesbitt et al. (2009). De hecho, la morfología del cuarto trocánter parece ser indistinguible entre ambos taxones.

Nesbitt et al. (2009) indican también que *Tawa* se diferencia de *Chindesaurus* debido al diferente desarrollo de la repisa trocantérica. Sin embargo, las diferencias indicadas por estos autores no pudieron ser debidamente corroboradas. Más aún, la morfología de la repisa trocantérica en el fémur exhibe una notable variación intraespecífica en Dinosauriformes basales (Piechowski et al., 2014; Griffin y Nesbitt, 2016).

En conclusión, las diferencias propuestas por Nesbitt et al. (2009) entre *Tawa* y *Chindesaurus* no han podido ser corroboradas, y se deben mayormente a diferencias en la preservación de los diferentes ejemplares disponibles. Por otro lado, ambos taxones presentan semejanzas generales en tamaño y proporciones, siendo especialmente gráciles la tibia y el fémur (Long y Murry, 1995; Nesbitt et al., 2009). Adicionalmente, debido a que ambos provienen de una misma localidad y nivel estratigráfico, es posible considerar una posible sinonimia entre ambos taxones.

La mala preservación del ejemplar holotipo de *Chindesaurus bryansmalli* no permite comparaciones en gran detalle con el holotipo y materiales referidos de *Tawa hallae*. Sin embargo, tanto en *Chindesaurus* como en *Tawa* se ha conservado el astrágalo completo. Long y Murry (1995) indican en la descripción original de *Chindesaurus* que su morfología astragalar es única entre los dinosaurios. En primer lugar, el margen anterior del astrágalo en vista distal posee una amplia muesca en forma de “V” que se continúa a modo de surco a lo largo de la superficie ventral del astrágalo. Adicionalmente, el ancho transversal del astrágalo es subigual a su longitud anteroposterior, y resulta en un contorno cordiforme. Esta combinación de caracteres particular ocurre también en *Tawa* (Nesbitt et al., 2009) y parece ser autapomórfica dentro de los Dinosauria basales.

En consecuencia, sobre la base de los caracteres generales, las proporciones de los elementos y los rasgos apomórficos compartidos en el astrágalo, sumados a la misma procedencia geográfica y estratigráfica permiten concluir que *Tawa hallae* Nesbitt et al., 2009 constituye un sinónimo más reciente de *Chindesaurus bryansmalli* Long y Murry, 1995.

Posición filogenética de “*Tawa hallae*”

Nesbitt et al. (2009) han indicado una serie de caracteres sinapomórficos que sustentarían la posición filogenética de “*Tawa*” como grupo hermano de Neotheropoda. A continuación, esos caracteres son comentados y revisados críticamente. Entre paréntesis se indica el número de carácter y la codificación correspondientes al trabajo de Nesbitt et al. (2009).

1) Cociente entre altura/longitud del premaxilar por debajo de la narina externa: .5-1.25 (0); <.5 (1); >1.25 (2) (Carácter 9 estado 2). Esta condición es difícil de precisar en “*Tawa*”, debido a que en especies con narinas que son extensas anteroposteriormente el valor es variable. Por ejemplo, en *Eoraptor* dicho valor ronda entre 0.37 y 0.5; en “*Tawa*” ronda entre 0.25 y 0.15, valores muy semejantes a los obtenidos para *Chanaresaurus* y *Pampadromeus*. En consecuencia, este carácter resulta de validez taxonómica dudosa debido a su difícil cuantificación, su condición variable dentro de un mismo taxón, y su presencia en diversos Dinosauria basales.

2) Proceso nasal del premaxilar más largo que el cuerpo del premaxilar (Carácter 2, estado 1). Esta condición, presente en Neotheropoda basales como *Coelophysis* y *Dilophosaurus* está claramente presente en “*Tawa*”. Sin embargo, su presencia en saurisquios basales como *Eoraptor*, *Pampadromeus* y *Chanaresaurus* indica que se

encuentra más ampliamente distribuida que lo supuesto por Nesbitt et al. (2009). Lamentablemente se desconoce su condición en Silesauridae, *Lagosuchus* o *Lewisuchus*.

3) Ángulo del proceso nasal del premaxilar relativo al margen alveolar menor a 70° (carácter 3, estado 1). Si bien “*Tawa*” se asemeja a Neotheropoda basales como *Ceolophysis* y *Liliensternus* en la orientación del proceso nasal del premaxilar casi subhorizontal, esta condición es compartida con saurisquios basales como *Eoraptor*, *Pampadromeus*, y *Chanaresaurus*. De hecho, en el presente análisis, esta condición resulta sinapomórfica del clado Paleodinosauria. En consecuencia, su validez como sinapomorfía de Neotheropoda + “*Tawa*” resulta dudosa.

4) Proceso maxilar del premaxilar más largo anteroposteriormente que el cuerpo del premaxilar (Carácter 4, estado 1). “*Tawa*” comparte con Neotheropoda basales como *Coelophysis* y *Dilophosaurus* la gran longitud del proceso maxilar. Esta condición es compartida con saurisquios como *Eoraptor*, *Pampadromeus*, *Herrerasaurus* y *Chanaresaurus*. En consecuencia, es de amplia distribución dentro de Dinosauria, en contraposición con lo propuesto por Nesbitt et al. (2009).

5) Margen anterodorsal del maxilar separado de la narina externa por el proceso maxilar del premaxilar (Carácter 22, estado 1). Esta condición está presente en la gran mayoría de Neotheropoda (Langer y Benton, 2006) y está ausente en saurisquios basales como *Eoraptor* y *Herrerasaurus*, en los cuales el proceso maxilar del premaxilar delimita el margen posterior de las narinas. Si bien Nesbitt et al. (2009) han indicado que en “*Tawa*” el premaxilar no excluye al maxilar de su contribución al límite posterior de las narinas, el proceso maxilar del premaxilar se encuentra incompleto, por lo que la condición en “*Tawa*” debe ser considerada como incierta. Vale la pena remarcar que la notable extensión y longitud de la parte preservada de dicho proceso sugieren que el maxilar estaría excluido de

su contribución a las narinas externas, como plesiomórficamente ocurre en saurisquios basales.

6) Centro de las vértebras cervicales 3-5 más largo que las vértebras dorsales medias (carácter 121, estado 1). Esta condición no es exclusiva de Neotheropoda y “*Tawa*”, estando presente también en un gran número de dinosauriformes y saurisquios basales como *Herrerasaurus*, *Lagosuchus* y *Silesaurus*.

7) Diapófisis y parapófisis de las vértebras cervicales anteriores y medias cercanamente ubicadas entre si (carácter 124, estado 1). En contra de lo indicado por Nesbitt et al. (2009) esta condición parece no ser única de Neotheropoda y “*Tawa*”. En efecto, la cercanía de ambas apófisis es clara en las cervicales disponibles de *Silesaurus*, especialmente en la tercer cervical (Piechowski y Dzik, 2010). Luego de la cuarta vértebra, las diapófisis y parapófisis se separan paulatinamente hacia los elementos más posteriores (Piechowski y Dzik 2010). Esta misma condición ocurre en *Herrerasaurus* (Serenó y Novas, 1993) y fue reconstruida también para *Eoraptor* (Serenó et al., 2013).

8) Vértebras cervicales con recesos anteriores y posteriores a los costados del canal neural (=prechonos y postchonos de Welles, 1984)(caracteres 122 y 125, estado 1). Esta condición, ha sido considerada como una sinapomorfía compartida por “*Tawa*” y Neotheropoda por Nesbitt et al. (2009). Sin embargo, en la mayor parte de los dinosauriformes no puede ser corroborada debido a defectos de preservación, y en la mayor parte de los casos a falta de preparación de los ejemplares. En consecuencia, la distribución de este carácter es incierta en la gran mayoría de los dinosauriformes basales.

9) Vértebras cervicales con una fosa profunda y bien definida en la porción anterior del centro vertebral (carácter 128, estado 1). La presencia de estas fosas ciegas en “*Tawa*” (y en *Chindesaurus*) es compartida no solo por Neotheropoda, sino también por *Silesaurus* y

Eodromaeus (Martínez et al., 2011; Figura 66). Al igual que el carácter anterior parece presentar una distribución mas amplia que la supuesta anteriormente.

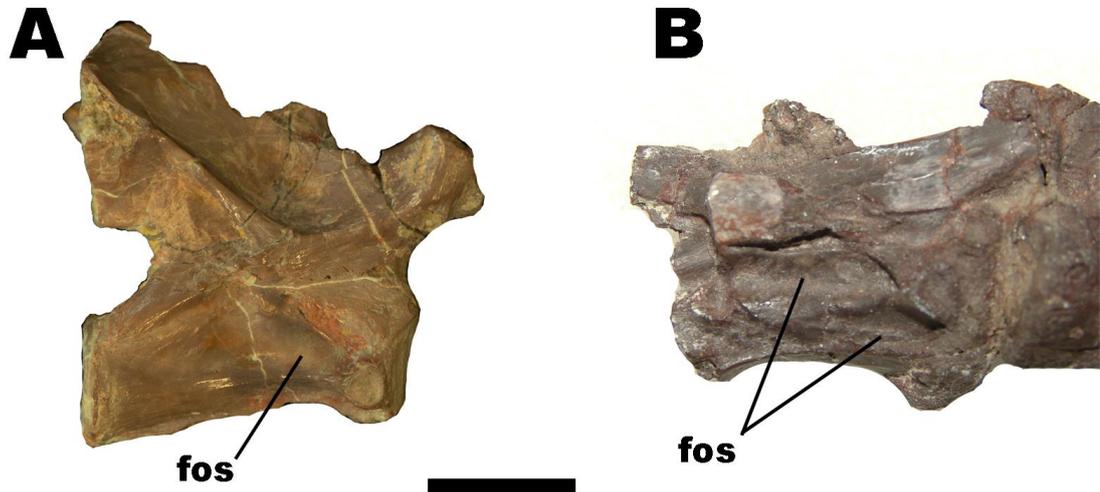


Figura 66. *Vértabras cervicales en vista lateral derecha de A, Silesaurus opolensis (ZPAL Ab III) y B, Eodromaeus murphi (PVSJ 562). Referencias: fos, fosas laterales. Escala: 1 cm.*

10) Extremo distal de la escápula entra más de tres veces en la longitud total de la lámina escapular (carácter 154, estado 1). Esta condición se encuentra más ampliamente distribuída que lo supuesto, por Nesbitt et al. (200). En efecto, proporciones semejantes se encuentran también en *Herrerasaurus* y *Sanjuansaurus* así como en el dinosauriformes basal *Silesaurus*. De hecho, fue considerada como un carácter derivado que “*Tawa*” compartiría con Herrerasauridae, según Novas y Ezcurra (2011).

11) Longitud de los dedos de la mano representa más que el 0.4 de la longitud total del húmero mas el radio combinados (carácter 174, estado 2). Lamentablemente, en la mayor parte de los dinosauriformes basales las manos no se han conservado o solo existen elementos aislados que impiden una adecuada comparación. El único dinosauriformes no-Dinosauria que ha conservado parte de sus manos es *Saltopus* (Benton y Walker, 2011). Sin embargo la mala preservación del ejemplar no permite conocer las proporciones adecuadas de los elementos.

Vale la pena remarcar que esta condición derivada ha sido observada en saurisquios basales como *Herrerasaurus* (0.56) y *Eoraptor* (0.42), indicando que este carácter se encuentra más ampliamente distribuido que lo propuesto por Nesbitt y colaboradores.

12) Extremo distal de la cresta supracetabular del ilion culmina proximalmente a la faceta de articulación con el pubis (carácter 190, estado 1). Este carácter es de distribución saltuaria dentro de los Dinosauriformes. La cresta supracetabular claramente alcanza la articulación con el pubis en los dinosauriformes *Silesaurus* y *Lagosuchus* y en los Herrerasauridae *Staurikosaurus* y *Herrerasaurus*. Sin embargo, una condición derivada, indistinguible de la que exhiben “*Tawa*” y los Neotheropoda, existe también en *Eoraptor*, *Asilisaurus* y *Sacisaurus*. Adicionalmente, tal como fuera indicado más arriba, en “*Tawa*” la cresta acetabular no se encuentra bien preservada, por lo que su extensión distal no es clara.

13) Extremo distal del pubis comprimido transversalmente con respecto a su extremo proximal (carácter 213, estado 1). Esta característica se encuentra presente también en algunos saurisquios basales como *Herrerasaurus*, *Eodromaeus* y *Guaibasaurus* (Martínez et al., 2011; Langer et al., 2011). En otros dinosauriformes como *Silesaurus*, *Pseudolagosuchus*, *Eoraptor* y *Lagosuchus* el pubis distalmente carece de compresión

transversal. De esta manera, la distribución de este carácter dentro de los Dinosauria basales resulta saltuaria, en contraposición a lo sugerido por Nesbitt et al. (2009).

14) Tubérculo anteromedial del extremo proximal del fémur pequeño y redondeado (Carácter 223, estado 1). Esta condición ha sido analizada en detalle por Novas (1996) quien considera que su total ausencia es diagnóstica del clado Theropoda. Más allá de la distribución de este tubérculo, vale la pena remarcar que *Herrerasaurus* y *Staurikosaurus* poseen una condición indistinguible de “*Tawa*” (Novas, 1993; Bittencourt y Kellner, 2009) y en consecuencia, la validez de este carácter como sinapomorfía de Neotheropoda es ambigua.

15) Diáfisis del fémur con paredes delgadas (ancho de la pared con respecto al diámetro de la diáfisis: $<0.3, > 0.2$)(Carácter 243, estado 1). Esta condición es difícil de analizar debido a los escasos dinosauriformes y dinosaurios basales en los cuales puede ser testeada. Sin embargo, vale la pena remarcar que una condición comparable a la de “*Tawa*” es conocida para Silesauridae (e.g., *Silesaurus*, *Eucoelophysis*; Sullivan y Lucas, 1999; Piechowski et al., 2014).

16) El margen lateral del cóndilo lateral de la tibia es de contorno subcuadrangular (carácter 252, estado 1). En Neotheropoda como *Gojirasaurus* (Carpenter, 1997) y *Liliensternus* (Huene, 1934) el cóndilo lateral de la tibia es de contorno subcuadrangular, es anteroposteriormente corto y su margen externo es subparalelo al eje mayor anteroposterior del extremo proximal de la tibia. En cambio, en “*Tawa*”, la condición es diferente de la de los Neotheropoda. En este taxón el cóndilo lateral no es redondeado ni exactamente subcuadrangular. Su margen lateral es anteroposteriormente extenso y recto, pero converge gradualmente a lo largo de toda su extensión hacia la cresta cnemial. Esta condición recuerda a la presente en algunos saurisquios basales como *Eoraptor* y *Herrerasaurus*.

17) Calcáneo transversalmente comprimido, con reducción de los procesos medial y posterior (carácter 291, estado 1). Tal como fuera remarcado por Nesbitt et al. (2009) este carácter se encuentra presente en “*Tawa*”. Sin embargo, como se indicó más arriba, la condición de “*Tawa*” es diferente de aquella de los neoterópodos. En “*Tawa*” el calcáneo se encuentra notablemente reducido en tamaño, pero no tiene forma de disco como en Neotheropoda (Rauhut, 2003). Este elemento en vista distal se aguza hacia los márgenes anterior y posterior y sus bordes lateral y medial son sinuosos, confiriendo una forma de guijarro. Esta condición no se asemeja a la conocida en otros taxones, y consecuentemente se la considera aquí como una autapomorfía propia de “*Tawa*”, bien distinta de la morfología presente en Neotheropoda.

Otro caracteres citados por Nesbitt et al. (2009) para sustentar las relaciones filogenéticas de “*Tawa*” incluye los dientes premaxilares que no alcanzan el margen anterior del dentario (carácter 11, estado 1), muesca para la articulación con el cuadradoyugal ubicada anterior al margen posterior del proceso ascendente del yugal (carácter 52, estado 1), yugal con una cresta longitudinal (carácter 57, estado 1), surco transversal proximal en la cabeza femoral curvado (carácter 236, estado 2) y cuarto trocánter del fémur simétrico (carácter 238, estado 0). Estos caracteres son compartidos entre “*Tawa*” y Neotheropoda y especialmente los últimos dos caracteres estarían ausentes en dinosauriformes no-Dinosauria y dinosaurios basales incluyendo *Herrerasaurus*, por lo que constituirían posibles sinapomorfías no ambiguas que anidarían “*Tawa*” en Neotheropoda.

Comentarios finales

A pesar del gran número de sinapomorfías que incluyen a “*Tawa*” dentro de Herrerasauria, existen algunos caracteres que lo distinguen claramente de Herrerasauridae

típicos como *Staurikosaurus*, *Herrerasaurus* y *Sanjuansaurus*. En efecto, “*Tawa*” carece de una tuberosidad interna cónica en el extremo proximal del húmero, la ulna carece de proceso olecraneano y el fémur es notablemente grácil y elongado, el extremo proximal carece de una fosa trocánterica, el cuarto trocánter es laminar y simétrico en vista lateral, y el extremo distal presenta un surco extensor poco profundo (ausente en *Herrerasauridae*).

Sobre la base de esta combinación de caracteres, así como por sus rasgos únicos, es posible inferir que “*Tawa*”/*Chindesaurus* representa parte de una radiación de *Herrerasauria* no-*Herrerasauridae* particular que aún permanece pobremente conocida en el registro fósil.

PARTE 5- RELACIONES FILOGENÉTICAS DE GUAIBASAURIDAE

Posición filogenética de Guaibasauridae

Al igual que Herrerasauridae, el clado Guaibasauridae posee relaciones filogenéticas inciertas, y su ubicación ha despertado debate desde su reconocimiento original. Guaibasauridae fue erigido por Bonaparte y colaboradores (1999) como una agrupación monotípica para incluir a *Guaibasaurus candelariensis*, del Triásico Superior de Brasil. Según estos autores, *Guaibasaurus* posee caracteres más primitivos que Herrerasauridae, y representaría una forma ancestral a Theropoda y Sauropodomorpha. Más recientemente, Bonaparte et al. (2006) sostuvieron dicha propuesta filogenética. Por otro lado, otros investigadores, especialmente Max Langer (2004; Langer et al., 2007, 2011; Yates, 2007; Bittencourt y Kellner, 2009) propusieron a *Guaibasaurus* como el grupo hermano de Theropoda y algunos autores sostuvieron que se encontraba cercanamente relacionado a Sauropodomorpha (Ezcurra, 2006, 2010; Ezcurra y Novas, 2009; Novas, 2009)

En el presente análisis, Guaibasauridae resulta bien anidado dentro de Paleodinosauria, como grupo hermano de Herrerasauridae. Esta agrupación se sustenta por unas 6 sinapomorfias no ambiguas (Apéndice 6) que incluyen la presencia de una sección proximal del fémur de contorno subtriangular, presencia de un tubérculo suave o rugosidad prominente en el margen lateral del extremo distal del isquion, y proceso narial del premaxilar notablemente elongado. Esta posición se encuentra bien sustentada, y se necesitan 27 pasos adicionales para que Guaibasauridae sea incluido en Sauropodomorpha y 9 para que lo sea en Theropoda.

Por otro lado, el presente análisis resulta novedoso en la composición de Guaibasauridae. Dentro de este clado se incluyen formas de relaciones filogenéticas debatidas, como ser *Guaibasaurus*, *Eoraptor*, *Eodromaeus*, *Panphagia*, *Saturnalia*, y

Pampadromaeus. A continuación se analizan brevemente las diferentes propuestas filogenéticas sostenidas por distintos autores para cada uno de estos taxones.

La inclusión de *Guaibasaurus* en Theropoda fue fundamentada por Langer et al. (2011; véase también Upchurch et al., 2007; Yates, 2007), quienes refutaron detalladamente los caracteres que lo aliaban a Sauropodomorpha descritos por Ezcurra (2010). Langer et al. (2011) han propuesto ocho caracteres sinapomórficos entre Theropoda y *Guaibasaurus*. Sin embargo, estos autores reconocen que la totalidad de esos caracteres se encuentra compartida con otros Dinosauria basales como *Eoraptor* y sostienen que muchas de esas supuestas sinapomorfias seguramente se encuentran ampliamente distribuidas dentro de Dinosauriformes. En efecto, la mayor parte de los caracteres citados por Langer et al. (2011) se concentran en proporciones de los elementos del miembro anterior, que son prácticamente desconocidas en otros Dinosauriformes basales (e.g., metacarpales proximalmente en amplio contacto pero sin solaparse, húmero representa 0.6 de la longitud femoral, mano más larga que el 0.4 de la longitud húmero+radio, metacarpal IV notablemente estrecho). De hecho, tal como fuera indicado por Langer et al. (2007) la anatomía escapular y del miembro anterior ha sido pobremente analizada en análisis filogenéticos de Dinosauriformes.

Adicionalmente, Langer et al. (2011) mencionan otros caracteres sinapomórficos del clado *Guaibasaurus* + Theropoda (e.g., costillas sacras compartidas por dos vértebras, cóndilos tibiales proximales alineados posteriormente) que parecen presentar una distribución más amplia. De hecho, existen en Dinosauriformes basales como ser *Silesaurus* (Dzik, 2003). Sin embargo, se debe considerar que en la mayoría de los análisis previos (e incluso en la presente contribución), los silesáuridos están a más de tres nodos de distancia de Dinosauria, por lo cual la presencia de un carácter compartido entre algún Silesauridae y *Guaibasaurus*, *Pampadromeus* u otro dinosaurio basal, puede ser considerado alternativamente como una convergencia y no necesariamente como un rasgo plesiomórfico.

Vale la pena remarcar que la gran mayoría de los autores han consensuado en que *Saturnalia*, *Panphagia*, *Pampadromaeus* y *Chromogisaurus* constituyen Sauropodomorpha basales (véase Apaldetti et al., 2013; Martínez y Alcober, 2009; Otero et al., 2015, 2016), y fueron descritos como tales desde sus respectivas descripciones originales (Langer et al., 1999; Martínez y Alcober, 2009; Ezcurra, 2010; Cabreira et al., 2011). En este respecto, Martínez y Alcober (2009) propusieron una serie de rasgos derivados que *Panphagia* y *Saturnalia* comparten con Sauropodomorpha y que estarían ausentes en otros Dinosauria. Estos incluyen coronas dentarias constreñidas en la base, de contorno lanceolado, coronas de los dientes dentarios anteriores más altos que los posteriores, y una corta lámina posterolateral en el extremo distal de la tibia. La totalidad de estos caracteres existen en Dinosauriformes basales como Silesauridae, tal como se observa en *Silesaurus* y *Sacisaurus* (Dzik, 2003; Langer y Ferigolo, 2013). Vale la pena remarcar, como fuera indicado más arriba, que es posible que la presencia de estos caracteres compartidos por *Panphagia* y *Saturnalia* con los Silesauridae sean considerados de manera alternativa como rasgos adquiridos convergentemente. Sin embargo, sobre la base de los resultados a los que se han arribado en la presente contribución, la validez de estos rasgos como sinapomorfias de Sauropodomorpha + *Panphagia* + *Saturnalia* es equívoca.

En el presente análisis filogenético la inclusión de *Panphagia* y *Saturnalia* dentro de Sauropodomorpha resulta en un árbol de 27 pasos adicionales en ambos casos.

Cabreira et al. (2011) sostuvieron en la descripción original la inclusión de *Pampadromaeus* en Sauropodomorpha. Sin embargo, dichos autores resaltaron los caracteres en mosaico de este nuevo taxón e indicaron la baja consistencia de los rasgos que sustentarían la inclusión de *Panphagia* en Sauropodomorpha. Cabreira et al. (2011) citan las siguientes sinapomorfias que sustentan dicha relación: 1) proceso ventral del escamoso agudo y extenso (en forma de acintada), 2) vértebras caudales anteriores con espinas

neurales extensas anteroposteriormente, 3) húmero con extremo distal transversalmente ancho, 4) ilion con proceso preacetabular subtriangular, y 5) ilion con pedicelo púbico elongado.

Vale la pena remarcar que los caracteres 2 y 5, se encuentran bien desarrollados en Dinosauriformes basales como *Lewisuchus* y *Silesaurus*, lo que sugiere una distribución amplia dentro del clado. Por otro lado, el carácter 1 se encuentra también presente en *Silesaurus* (Dzik y Sulej, 2007). Debido a la escasa representación del escamoso en Dinosauriformes basales, es posible que una morfología comparable a la de *Pampadromeus* se encuentre distribuida de manera más amplia que lo supuesto por Cabreira et al. (2011).

En consecuencia, posiblemente el único carácter válido que sustente la relación *Pampadromeus* + Sauropodomorpha sea el húmero con el extremo distal transversalmente ancho.

La inclusión de *Pampadromaeus* dentro de Sauropodomorpha resulta en un árbol de 7 pasos adicionales.

Ezcurra (2010) sustenta la inclusión de *Chromogisaurus novasi* dentro de Sauropodomorpha sobre la base de las siguientes sinapomorfias no ambiguas: 1) espinas neurales de las vértebras caudales proximales elongadas; 2) lámina iliaca curvada lateralmente; 3) gran longitud del pedicelo púbico; 4) cóndilo lateral de la tibia ubicado más anteriormente al cóndilo medial.

Tal como fuera indicado previamente, los caracteres 2 y 3 presentan una distribución amplia dentro de los Dinosauria basales, e incluso entre Dinosauriformes como *Silesaurus* y *Lewisuchus*. Por otro lado, el carácter 1, se encuentra claramente presente y ampliamente distribuido en Dinosauriformes no Dinosauria como *Silesaurus* y *Asilisaurus*. Asimismo, el carácter 4 exhibe una amplia distribución en Dinosauriformes basales (e.g., *Lagosuchus*,

Lewisuchus) y Saurischia (e.g., *Chanaresaurus*). Sobre esta base, es posible inferir que *Chromogisaurus* carece de caracteres no ambiguos que permitan incluirlo dentro de Sauropodomorpha.

La inclusión de *Chromogisaurus* dentro de Sauropodomorpha resulta en un árbol de 9 pasos adicionales.

Eoraptor lunensis en su descripción original ha sido propuesto como el taxón más basal dentro de Theropoda (Serenó et al., 1993), un criterio seguido luego por numerosos autores (e.g., Sereno, 2007; Ezcurra, 2010). Por otro lado, Padian y May (1993; Padian et al., 1999) y más recientemente Langer (2004) cuestionaron las afinidades teropodias de *Eoraptor* y lo incluyeron entre los Saurischia basales (Langer y Benton, 2006; Langer et al., 2010; Brusatte et al., 2010), un criterio sostenido por Brusatte et al. (2010) quienes indican que se trata de un taxón de posición filogenética ambigua. Estos autores, así como Langer y Benton (2006) puntualizan que *Eoraptor*, así como *Herrerasaurus*, comparten con Theropoda caracteres casi exclusivamente relacionados con hábitos predatoriales (e.g., dientes aserrados y recurvados, manos elongadas con garras agudas y curvas). En consecuencia, estos rasgos podrían ser considerados como adquisiciones convergentes, debido a hábitos tróficos semejantes. Esto ha sido parcialmente sustentado en un análisis detallado por Martínez et al. [2011; véase también Martínez et al. (2012) y Nesbitt y Ezcurra (2015)] quienes incluyen a *Eoraptor* entre los Sauropodomorpha como grupo hermano de *Panphagia* y *Saturnalia*, constituyendo el clado más basal dentro de ese linaje.

Martínez et al. (2011) y Sereno et al. (2013) incluyen a *Eoraptor* dentro de Sauropodomorpha sobre la base de algunos caracteres derivados: 1) rotación medial de la diáfisis de la falange manual I-1 lo que resulta en que el extremo de la falange ungueal se orienta internamente; 2) mandíbula inferior notablemente más corta que la superior; 3)

vértebras caudales de la mitad posterior de la cola notablemente cortas; 4) apertura narial proporcionalmente amplia; 5) proceso ventral del escamoso delgado; 6) primer diente dentario no alcanza el margen anterior del dentario.

Si bien todos estos caracteres parecen ser sinapomorfias válidas para incluir a *Eoraptor* en Sauropodomorpha, en su gran mayoría no pueden ser contrastados en Dinosauriformes basales debido a que los elementos manuales, craneanos y caudales son conocidos en escasos taxones. Vale la pena remarcar que los caracteres 2,4 y 5 se encuentran presentes al menos en *Silesaurus* (Dzik y Sulej, 2007), mientras que el carácter 6 está presente en la totalidad de los Silesauridae conocidos (Nesbitt, 2011).

La longitud de las vértebras caudales posteriores con respecto a las anteriores (característica 3) es de difícil cuantificación, y elementos caudales posteriores son desconocidos en la mayor parte de Dinosauriformes basales. En el caso de *Silesaurus*, las vértebras caudales anteriores y posteriores son de longitud semejante entre si (Piechowski y Dzik, 2010), lo que resulta contrastante con la condición de *Eoraptor*. A pesar de los inconvenientes notados más arriba, el acortamiento notable de las vértebras caudales posteriores podría ser un rasgo derivado compartido entre Sauropodomorpha y *Eoraptor*.

Martínez et al. (2011) han reconocido que en *Eoraptor* existe una rotación medial de la diáfisis de la falange manual I-1, que es compartida con Sauropodomorpha y que difiere en gran medida de Theropoda e incluso *Eodromaeus*. Este rasgo es tradicionalmente considerado como típico de Sauropodomorpha por la gran mayoría de los autores (Galton, 1977; Gauthier, 1986; Sereno, 2007). Sin embargo, vale la pena remarcar que una torsión semejante a la de *Eoraptor* es descripta por Sereno (1993) en la falange I-1 de la mano de *Herrerasaurus*. Lamentablemente, debido a que las falanges manuales son desconocidas en

Dinosauriformes basales, su condición no puede ser corroborada en otros taxones como *Silesaurus* o *Lagosuchus*.

Vale la pena remarcar que la inclusión de *Eoraptor* dentro de Theropoda resulta en un árbol de 67 pasos adicionales y dentro de Sauropodomorpha resulta en un árbol de 1720 pasos. Esto, sumado al breve análisis de caracteres realizado más arriba, sugiere que la inclusión de *Eoraptor* dentro de Sauropodomorpha no es robusta. Sobre la base del presente análisis, se considera aquí a *Eoraptor* como parte de los Paleodinosauria del clado Guaibasauridae.

Eodromaeus murphi es un taxón establecido sobre la base de un solo ejemplar consistente en un esqueleto deformado y parcialmente articulado, de tamaño y aspecto superficial semejantes a *Eoraptor* (véase Martínez et al., 2011).

Eodromaeus ha sido propuesto como un Theropoda basal por Martínez et al. (2011), un criterio compartido por otros autores (e.g., Nesbitt y Ezcurra, 2015; Ezcurra y Martínez, 2016). Martínez et al. (2011) sustentaron la inclusión de *Eodromaeus* en Theropoda sobre la base de los siguientes caracteres sinapomórficos: 1) fenestra promaxilar; 2) fosa basiesfenoidea; 3) pleurocelos en vértebras cervicales; 4) prezigapófisis caudales elongadas; 5) aposición de las diáfisis de ulna y radio; 6) penúltimas falanges de la mano elongadas; 7) lámina púbica transversalmente estrecha hacia la mitad distal; 8) presencia de pie púbico; 9) depresión extensora en el extremo distal del fémur; 10) tibia con cresta fibular.

Vale la pena remarcar que los caracteres 2,4,5,6,7,9,10 son caracteres cuya distribución en Dinosauriformes es saltuaria, y muchos de ellos se encuentran presentes en Silesauridae y Dinosauria basales (e.g., *Silesaurus*, *Chanaresaurus*, *Guaibasaurus*, “*Tawa*”), por lo que su condición como sinapomorfias de Theropoda es dudosa.

Por otra parte, la presencia de una fenestra promaxilar (Carácter 1) es una característica considerada tradicionalmente como diagnóstica de Theropoda (Gauthier, 1986; Rahut, 2003). Sin embargo, dicha fenestra existe también en otros Dinosauria basales como *Herrerasaurus*, *Pampadromeus* y *Heterodontosaurus* (Serenó, 2007; Cabreira et al., 2011; Sereno, 2012) y aún en Dinosauriformes como *Sacisaurus* (Langer y Ferigolo, 2013) y en el enigmático *Agnosphitys* (Fraser et al., 2002). Más aún, debido a que el maxilar es desconocido en la mayor parte de los Dinosauriformes no-Dinosauria, es posible que su presencia se encuentra más ampliamente distribuida que lo supuesto por Martínez et al. (2011).

Otro rasgo resaltado por Martínez y colaboradores (2011) que sustenta la relación filogenética entre *Eodromaeus* y Theropoda es la presencia de pleurocelos en las vértebras cervicales. Sin embargo, el análisis de las vértebras cervicales del holotipo (Figura 66), así como de las ilustraciones brindadas por Martínez et al. (2011) no permite reconocer la existencia de forámenes penetrantes en los centros cervicales. Por otro lado, se observan fosas ciegas profundas y bien definidas en las mitades anteriores de las vértebras cervicales disponibles, de manera semejante a lo que ocurre en otros taxones como ser *Silesaurus*, *Eoraptor* y *Herrerasaurus*. Más aún, la profundidad de estas fosas también ha sido incrementada por la deformación de los centros vertebrales del ejemplar holotípico de *Eodromaeus*. En consecuencia, sobre la base de estas observaciones es posible concluir que *Eodromaeus* carecería de los verdaderos pleurocelos penetrantes presentes en Theropoda (véase descripción en detalle de estas estructuras en Britt, 1997; O'Connor, 2006; Sereno et al., 2008).

En suma, la mayor parte de los caracteres previamente reportados para reunir a *Eodromaeus* con Theropoda parecen ser problemáticos o se encuentran más ampliamente distribuidos que lo supuesto por autores previos.

Por otro lado, dentro del nuevo arreglo taxonómico, *Eoraptor* conforma un subgrupo junto con *Eodromaeus* dentro de Guaibasauridae. Este subgrupo se encuentra sustentado sobre la base de unas 7 sinapomorfias no ambiguas que incluyen entre otros caracteres un yugal con una fuerte cresta longitudinal en su cara lateral, y olécranon de la ulna reducido.

La inclusión de *Eodromaeus* en la base de Theropoda resulta en un árbol con 38 pasos adicionales.

En conclusión, sobre la base de los caracteres anatómicos, es posible sostener la inclusión de *Eodromaeus* dentro de Guaibasauridae.

El presente análisis resulta en la inclusión de *Guaibasaurus*, *Eoraptor*, *Eodromaeus*, *Panphagia*, *Saturnalia*, *Chromogisaurus* y *Pampadromaeus* dentro del clado Guaibasauridae. Este grupo comparte unas 9 sinapomorfias no ambiguas (Apéndice 6), entre las que se cuentan nasales cortos, pterigoides con articulación para el ectopterigoides conformada por un proceso redondeado que articula en una muesca ubicada en el ectopterigoides, metacarpiano I relativamente ancho y corto, y margen distal de la fosa glenoidea coracoescapular muy desarrollado.

Composición de Guaibasauridae

Guaibasauridae fue establecido originalmente por Bonaparte et al. (1999) como un taxón monotípico para incluir a *Guaibasaurus candelariensis*. Más recientemente, Bonaparte et al. (2006) incluyeron dentro de Guaibasauridae al supuesto Sauropodomorpha basal *Saturnalia tupiniquim* y a materiales referidos al dinosauriformes *Agnosphyys*. De esta manera, Guaibasauridae se encontraba restringido hasta hace poco tiempo a unos pocos taxones.

Posteriormente, en un detallado análisis filogenético Ezcurra (2010) expande el concepto de Guaibasauridae con la inclusión de *Saturnalia*, *Panphagia*, *Guaibasaurus*, *Chromogisaurus* y *Agnosphitys* dentro de este clado. De manera semejante, Martínez et al. (2011) concluyen que *Saturnalia*, *Panphagia* y *Eoraptor* conformarían un clado monofilético de Sauropodomorpha basales (estos autores no incluyeron en su análisis filogenético a *Guaibasaurus*).

En el presente análisis, se obtiene un arreglo muy semejante al obtenido por Ezcurra (2010) en lo que representa a la monofilia y composición de Guaibasauridae. Sin embargo, a diferencia de Ezcurra, Guaibasauridae incluye también a los géneros *Eoraptor* y *Eodromaeus*. Por otro lado, dentro del nuevo arreglo taxonómico, *Eoraptor* conforma un subgrupo junto con *Eodromaeus* dentro de Guaibasauridae.

En la presente contribución no se reconoció el subclado Saturnaliinae *sensu* Ezcurra (2010) y los géneros *Saturnalia*, *Pampadromeus*, *Panphagia*, *Guaibasaurus* y *Chromogisaurus* resultaron en una gran politomía en la base de Guaibasauridae.

Finalmente, tal como fuera indicando anteriormente (Capítulo 1) *Agnosphitys* es excluido de Guaibasauridae, con los cuales exhibe numerosas diferencias morfológicas y se lo considera como un posible Silesauridae.

En conclusión, Guaibasauridae se reconoce como un clado válido de Dinosauria Saurischia compuesto por *Guaibasaurus*, *Eoraptor*, *Eodromaeus*, *Panphagia*, *Saturnalia*, *Chromogisaurus* y *Pampadromaeus*.

PARTE 6- MONOFILIA DE EUSAURISCHIA

La monofilia de Saurischia fue definida tradicionalmente (Colbert, 1964) sobre la base principal de una pelvis de tipo reptiliano primitivo (Romer, 1956). Como fuera indicado por Novas (1992) la “pelvis sauriscuiana” constituye una asociación de caracteres plesiomórficos para Dinosauria. A pesar de esto, desde el trabajo seminal de Gauthier (1986), la monofilia de Saurischia ha sido sostenida por la gran mayoría de los autores que han tratado la temática. En la presente contribución la monofilia de Saurischia se encuentra sustentada por unas 7 sinapomorfias no ambiguas. Dentro de Saurischia, se incluyen taxones problemáticos como *Eoraptor*, *Guaibasaurus*, *Herrerasaurus*, *Saturnalia* y *Staurikosaurus*, así como los subclados Theropoda y Sauropodomorpha, con la exclusión de Ornithischia y *Silesaurus* entre otros.

Algunos autores previos han dudado de la monofilia de Saurischia. De hecho, Bakker y Galton (1974) y Bonaparte (1976) consideraron a Sauropodomorpha y Ornithischia más cercanamente relacionados entre sí, con Theropoda como su grupo hermano, una agrupación conocida bajo el nombre de Phytodinosauria (Bakker, 1987). Sin embargo, a partir del análisis de detalle llevado adelante por Gauthier (1986), el clado Saurischia ha sido considerado monofilético por la mayor parte de los investigadores. Gauthier (1986) propuso que los caracteres que sustentaban Phytodinosauria eran el resultado de convergencias debido principalmente a los hábitos mayormente herbívoros inferidos para Sauropodomorpha y Ornithischia.

En la presente contribución, dentro de Saurischia, se sustenta la monofilia del grupo conocido como Eusaurischia (Padian et al. 1999). Este clado incluye a Sauropodomorpha y Theropoda, mientras que Guaibasauridae, Herrerasauridae y *Chanaresaurus* resultan ser

basales a esta agrupación taxonómica. Eusaurischia cuenta con 10 sinapomorfias no ambiguas que incluyen: extremo proximal de metacarpiano III comprimido transversalmente y de contorno subtriangular, extremo proximal de la ulna con dos procesos bien diferenciados para articular con el radio, proceso lateral de la ulna extendido distalmente a modo de cresta, margen posterolateral del extremo distal de la tibia cóncavo y extremo distal del isquion expandido (Apéndice 6).

Dentro de Eusaurischia, se reconocen dos grandes grupos monofiléticos sustentados por una gran cantidad de sinapomorfias: Theropoda y Sauropodomorpha.

Recientemente, varios autores propusieron que dentro del clado Theropoda se incluyen varias formas basales como *Herrerasaurus*, *Eoraptor* y *Eodromaeus*, mientras que formas más derivadas que estos se agruparían en el clado Neotheropoda, Bakker 1984 (Serenó, 1991). Este último ha sido definido por Sereno (1998) como el clado más inclusivo que contiene a *Coelophysis bauri* (Cope, 1889) y a *Passer domesticus* (Linneo, 1758), un criterio seguido por la totalidad de los autores posteriores

En la presente contribución las formas basales como *Herrerasaurus* y *Eoraptor* han sido excluidas de Theropoda. En consecuencia, el término Neotheropoda Bakker, 1984 resulta ser redundante con Theropoda Marsh, 1881, y es aquí considerado como un sinónimo más reciente de este último.

En el presente análisis se incluyen solo 4 miembros de Theropoda, por lo que la topología indicativa de las interrelaciones dentro de este clado dista de estar bien resuelta. Sin embargo, vale la pena remarcar que *Chilesaurus*, descrito originalmente como un Tetanurae basal (Novas et al., 2015) resultó ser el Theropoda más basal. Esto se debe especialmente a los rasgos plesiomórficos que este género exhibe en los elementos del miembro posterior, especialmente el astrágalo, calcáneo y metatarsianos (Novas et al.,

2005). De hecho, *Chilesaurus* carece de 23 sinapomorfías presentes en otros Theropoda (Apéndice 6), incluyendo proceso postacetabular del ilion relativamente largo, presencia de cresta mediodistal del fémur, cresta fibular en la tibia, y astrágalo con una plataforma en la base del proceso ascendente. Sin embargo, tal como fuera indicado más arriba, debido a la falta de una mayor cantidad de Theropoda en el análisis, este resultado debe ser tomado con cautela.

Por otro lado, el clado Sauropodomorpha se encuentra sustentado sobre la base de 4 sinapomorfías no ambiguas. Vale la pena remarcar que en el presente análisis se incluyen solo 5 miembros de Sauropodomorpha, por lo que la topología indicativa de las interrelaciones dentro de este clado dista de ser robusta. De acuerdo con autores previos *Pantydraco* resultó en la base de Sauropodomorpha (véase Galton et al., 2007; Galton y Kermack, 2010; McPhee et al., 2015; Otero et al., 2015). De hecho, los restantes Sauropodomorpha comparten 8 sinapomorfías no ambiguas ausentes en *Pantydraco* (Apéndice 6).

Por otro lado, *Anchisaurus polyzelus* resultó en la base de Sauropodomorpha, pero más derivado que *Pantydraco*. *Anchisaurus* fue considerado por algunos autores como Bakker y Galton (1964) como un “Prosauropoda” basal, con una combinación de caracteres compartida con Theropoda, Ornithischia y Sauropodomorpha (véase Galton, 1976; Galton y Cluver, 1976). Sin embargo, recientemente, Yates (2002, 2004) propuso que *Anchisaurus* constituye un Sauropodomorpha derivado cercano a Sauropoda, un criterio compartido por otros autores.

En la presente contribución, *Anchisaurus* es considerado como un Sauropodomorpha basal. *Anchisaurus* carece de 21 sinapomorfías no ambiguas compartidas por Sauropodomorpha más derivados que *Efraasia*, entre las que se cuentan una emarginación

bucal del dentario, hoja escapular corta y relativamente ancha, ilion con proceso preacetabular corto, diáfisis fibular de sección subcircular, y extremo distal del metatarsal V transversalmente ancho (Apéndice 6).

Sin embargo, tal como fuera indicado más arriba, debido a la falta de una mayor cantidad de Sauropodomorpha en el presente análisis, este resultado debe ser tomado con cautela.

CAPÍTULO 11

IMPLICANCIAS EVOLUTIVAS DEL ANÁLISIS FILOGENÉTICO

PARTE 1- RECONSTRUCCIÓN ESQUELETARIA DE DINOSAURIFORMES BASALES Y SUS IMPLICANCIAS EN EL MORFOTIPO ANCESTRAL DE DINOSAURIA

Tradicionalmente, el morfotipo ancestral de los Dinosauriformes fue concebido como el de un pequeño animal bípedo y carnívoro/insectívoro, con estructura osteológica del tipo saurisquio, como resultado de su nicho ecológico conservativo que era a grandes rasgos el mismo el de que sus ancestros “tecodontes” (Bonaparte, 1976). Este criterio ha sido seguido por la gran mayoría de los autores recientes (Novas, 1991; Sereno y Arcucci, 1993, 1994; Sereno, 1999; Langer y Benton, 2006; Langer et al. 2010; Benton y Walker, 2011; Martínez et al. 2011; Kubo, 2012). De hecho, Sereno (1999) indica que inequívocamente la radiación dinosauriana se encontraba enraizada entre pequeños taxones bípedos. La mayor parte de estos autores han propuesto que la condición cuadrupedal observada en algunos Dinosauriformes ha sido adquirida de manera secundaria (véase Langer y Benton, 2006). Del mismo modo, Sereno (1999) propuso que la herbivoría habría sido adquirida de manera convergente en diferentes linajes de Dinosauriformes, una hipótesis sostenida por otros autores (Langer y Benton, 2006; Nesbitt et al., 2010; Martínez et al. 2011).

Sin embargo, la descripción del Dinosauriformes cuadrúpedo y herbívoro *Silesaurus*, resultó en que la condición del morfotipo ancestral de Dinosauria se tornara ambigua (Dzik,

2003; Dzik y Sulej, 2007). De hecho, Nesbitt et al. (2010) indican en este respecto que los Silesauridae poseen un bauplan inesperado y previamente desconocido en Dinosauriformes. Nesbitt et al. (2010) consideran que la característica más aberrante de Silesauridae es la presencia un pico edéntulo seguido por una serie de de dientes bajos, subtriangulares, y con una fuerte constricción entre la raíz y la corona dentaria que sugieren una dieta herbívora u omnívora (Barrett, 2000).

Ante estos hallazgos, algunos autores han sugerido que la condición herbívora/omnívora podría ser ancestral para Dinosauria, mientras que la condición insectívora/carnívora habría sido adquirida secundariamente en Theropoda y Herrerasauria (Langer et al., 2010; Barrett et al., 2011; Kubo, 2011).

En el presente análisis, los Lagerpetidae han sido excluidos de la base de Dinosauromorpha, lo que debilita en parte la hipótesis que sostiene que los Dinosauriformes habrían adquirido postura bípeda y hábitos carnívoro/insectívoros de sus ancestros, contra lo propuesto por Sereno y Arcucci (1993).

Más aún, el reconocimiento de Silesauridae y *Pisanosaurus* como grupos hermano sucesivos de Dinosauria, fortalece la hipótesis de la condición herbívora como ancestral para Dinosauria. De hecho, el clado Silesauridae + (*Pisanosaurus* + Dinosauria) obtenido en la presente contribución se sustenta entre otros caracteres por sinapomorfias no ambiguas que se relacionan a una dentición de tipo herbívora (e.g., margen posterior de los dientes maxilares posteriores notablemente convexo, superposición de coronas dentarias adyacentes, coronas cortas y subtriangulares en vista lateral, y presencia de cingulo basal en la corona de los dientes).

En consecuencia, sobre la base del presente análisis, es posible inferir que la herbivoría en Silesauridae, *Pisanosaurus*, Ornithischia, Sauropodomorpha y Guaibasauridae ha sido

adquirida de manera monofilética, mientras que los caracteres relacionados a la carnivoría presentes en Herrerasauria y Theropoda habrían sido adquiridos de manera convergente (Figura 67).

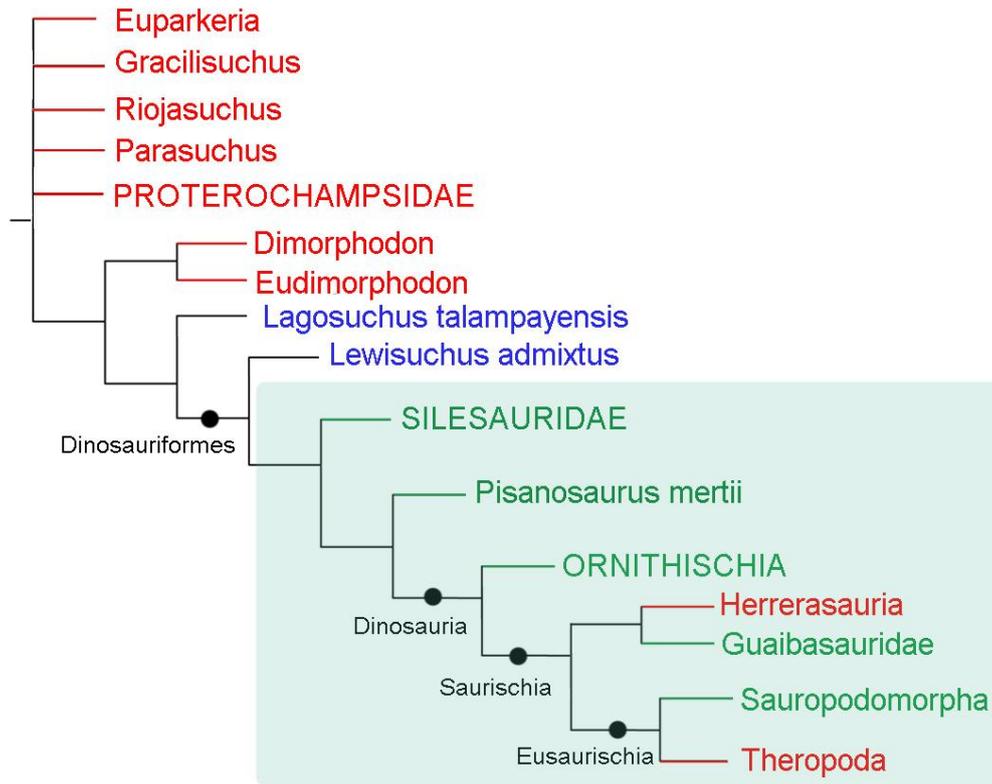


Figura 67. Cladograma mostrando los principales linajes analizados en la presente contribución con inferencias acerca de su dieta sobre la base de la morfología del aparato masticador (véase Barrett, 2005). En rojo se indican los taxones carnívoros, en azul aquellos taxones de dieta indeterminada, y en verde aquellos principalmente herbívoros u ocasionalmente omnívoros. En el recuadro verde se indica el clado Silesauridae + Dinosauria, el cual es hipotetizado en la presente contribución como plesiomórficamente herbívoro/omnívoro. Los hábitos carnívoros habrían sido adquiridos de manera convergente por Theropoda y Herrerasauridae.

La presente revisión y reinterpretación de *Lagosuchus*, *Lewisuchus*, *Chanaresaurus*, así como la descripción de *Silesaurus* por Dzik (2003) y Dzik y Sulej (2007) resultan importantes al momento de descifrar la morfología craneana de los Dinosauriformes basales.

En este respecto, Romer (1971) y Bittencourt et al. (2014) han reconstruido el cráneo de *Lewisuchus* como notablemente elongado y de contorno dorsoventral bajo. En vista posterior la superficie occipital del cráneo es notablemente ancha en sentido transversal. De hecho, la altura máxima a nivel del foramen magno, equivale aproximadamente a un tercio del ancho transversal.

Por otro lado, el maxilar y el dentario de *Lewisuchus* y *Chanaresaurus* son notablemente elongados y dorsoventralmente bajos. La porción maxilar preservada de *Lagosuchus* indica un rostro igualmente elongado y bajo, al igual de lo que ocurre en *Agnosphytis*. Más aún, materiales inéditos de *Lewisuchus* (obs. pers.) y el premaxilar disponible de *Chanaresaurus*, indican un hocico relativamente bajo y elongado. El premaxilar en *Chanaresaurus* (y posiblemente en *Silesaurus*) se encuentra separado del maxilar por un diastema importante, tal como ocurre en *Coelophysoidea*, *Eoraptor* y “*Tawa*” (Nesbitt et al., 2010). Adicionalmente, la notable compresión transversal del premaxilar y su amplia sínfisis de contacto con el elemento del lado opuesto, indica un rostro transversalmente estrecho. En el mismo sentido, los palatinos transversalmente delgados de *Chanaresaurus*, apuntan a un hocico transversalmente angosto.

El lacrimal de *Chanaresaurus* posee escasa extensión dorsoventral, lo que se correlaciona con un rostro bajo. El proceso anterior es notablemente elongado, lo que refuerza la reconstrucción de estos dinosauriformes basales como arcosaurios de cráneo bajo y elongado.

En este respecto, el cuadrado del nuevo ejemplar de *Lewisuchus* es dorsoventralmente bajo y se encuentra fuertemente curvado y orientado posteriormente, en consonancia con un cráneo bajo y una superficie occipital oblicuamente orientada.

Esto sugiere una relativa homogeneidad en la morfología craneana en estos ornitodios basales. En la gran mayoría de los ejemplares se trata de cráneos bajos, de rostros angostos y de tablas occipitales transversalmente anchas. Esta conformación posiblemente sea plesiomórfica para Dinosauria, e incluso Dinosauriformes. Lamentablemente, la escasez de material craneano en la gran mayoría de los Dinosauriformes disponibles impide corroborar esta hipótesis.

**PARTE 2- ADQUISICIÓN DE CARACTERES NEUMÁTICOS EN EL
ESQUELETO Y SUS IMPLICANCIAS EN LA RESPIRACIÓN DE LOS
ARCHOSAURIFORMES**

Introducción

Las aves y los cocodrilos constituyen los únicos clados vivientes de arcosaurios. Ambos linajes muestran sistemas respiratorios y morfología pulmonar notablemente modificados y muy diferentes entre sí (Perry, 1983). Por un lado, los cocodrilos poseen un sistema pulmonar único de pistón diafragmático-hepático (Perry, 1983), frecuentemente considerado como la condición plesiomórfica para Archosauria (véase Ruben et al., 2003). Por otro lado, las aves tienen un sistema respiratorio muy heterogéneo, su pulmón es pequeño y rígido y se encuentra ventilado por un sistema de sacos aéreos subordinados (Dunker, 1989; Maina, 2000). Esta marcada disparidad entre los linajes ha dado paso a un agitado debate acerca de cuál sería la morfología pulmonar y el sistema respiratorio en los arcosaurios extintos, especialmente en los dinosauriformes (Bakker, 1972, 1978; Desmond, 1975; Ruben et al., 1997, 1999, 2003; Chinsamy and Hillenius, 2004; O'Connor, 2004, 2006; O'Connor and Claessens, 2005; Paul, 2001; Schachner et al., 2009). Evidencia reciente sugiere que diversos grupos de Dinosauria adquirieron un sistema respiratorio de tipo aviano, aunque se desconoce si su presencia se debe a eventos convergentes o a un origen monofilético (Britt et al. 1998; Wedell, 2003, 2009; O'Connor, 2006; Claessens et al. 2009; Perry et al. 2011; Yates et al., 2012; Cerda et al., 2012). De este modo, el origen de la neumatización postcraneana así como su distribución en la base de Dinosauria es aún controvertida y pobremente conocida.

La importancia en el conocimiento del sistema respiratorio es clave a la hora de entender el origen y radiación temprana de los dinosauriformes. En efecto, numerosos autores están de acuerdo en resaltar que la evolución del sistema respiratorio va de la mano con atributos locomotores y fisiológicos (e.g., Schuch, 1951; Heath, 1968; Ostrom, 1969; Bakker, 1971, 1972; De Ricqlès, 1976).

Introducción a la morfología del sistema respiratorio en aves

Las aves poseen un sistema respiratorio altamente modificado con respecto a otros reptiles (see Hunter, 1774; Duncker, 1978, 1989; Perry, 1983, 2001). Varias partes de los pulmones se han modificado a modo de sacos aéreos que se extienden dentro de la cavidad visceral y ayudan a la especializada ventilación a contracorriente que ocurre durante la inhalación y exhalación, lo que resulta en altos ritmos de ventilación e intercambio gaseoso (Maina y Africa 2000; Figura 68). Los sacos aéreos permiten una respiración unidireccional del aire a través de los pulmones, diferente de la condición bidireccional presente en los mamíferos, en los cuales el aire se mueve de ida y vuelta dentro y fuera de los pulmones (King, 1993). Mientras que los sacos aéreos residen dentro de la cavidad corporal, los divertículos neumáticos originados desde los sacos aéreos (cervicales, interclavicular, abdominales) y pulmones se extienden a lo largo de los tejidos blandos y esqueléticos de la cavidad del cuerpo (Hunter, 1774; Duncker, 1978, 1989; Perry, 1983, 2001; O'Connor, 2006).

En particular, los divertículos de los sacos aéreos cervicales neummatizan las vértebras cervicales, los sacos abdominales neummatizan las dorsales posteriores, el sinsacro y el miembro posterior, y finalmente el saco interclavicular neummatiza el esternón, costillas esternales, coracoides, clavícula, escápula y miembro anterior (Wedel, 2003). King (1993)

indica que los divertículos cervicales invaden el cráneo, conformando las cavidades timpánica y nasal; en efecto, en aves se ha corroborado la existencia de conexiones entre la cavidad nasal y los sacos aéreos cervicales.

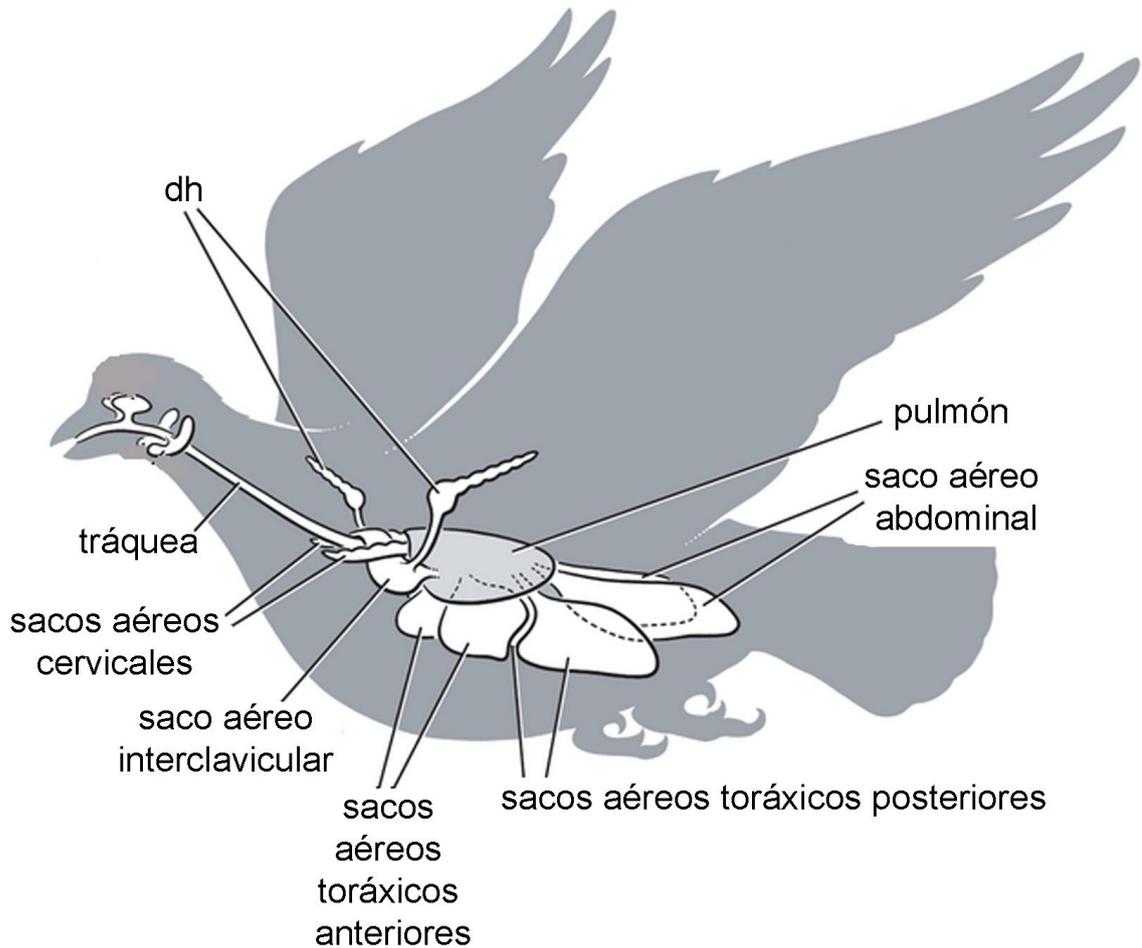


Figura 68. Esquema del sistema respiratorio de las aves vivientes, modificado de Sereno et al. (2004). Referencias: dh, divertículo humeral del saco aéreo clavicular.

Vale la pena mencionar que todo el intercambio gaseoso tiene lugar en los pulmones (Magnussen, Willmer & Scheid, 1976), mientras que los sacos aéreos y divertículos carecen de función respiratoria (Perry et al. 2001). Los divertículos tienen una función principal

fisiológica, eliminan calor mediante evaporación a los sacos aéreos, y este enfriamiento parece ser un termorregulador más eficiente que el de los mamíferos (Wedel, 2003). Igualmente, los sacos aéreos juegan un rol importante en el control de la temperatura en transferir aire desde los sacos fermentadores del sistema digestivo, los cuales son los principales productores de calor del cuerpo (Perry et al., 2001).

Correlatos neumáticos en los elementos óseos

Debido a que no es posible determinar directamente la fisiología y anatomía pulmonar de las especies fósiles, debemos usar métodos indirectos, basados en anatomía esquelética, para inferir la biología respiratoria y fisiología en taxones extintos.

La gran mayoría de los correlatos osteológicos se restringen a la columna vertebral y estructuras relacionadas.

O'Connor y Claessens (2005) consideraron que varias adaptaciones esqueléticas sugieren una biología respiratoria de tipo aviana en terópodos no avianos y aves: presencia de articulaciones hipófeno-hipantro en vértebras dorsales, disposición vertical de las parapófisis y diapófisis en las vértebras dorsales, y costillas bicípitas. En combinación, estos rasgos aseguran rigidez y un marco esquelético rígido a la cavidad pulmonar, impidiendo la torsión lateral del espinazo (Nesbitt et al., 2010). En la misma línea de pensamiento, la articulación bicípita de las costillas con las vértebras correspondientes resulta en una caja torácica rígida en comparación con la de los cocodrilos, por ejemplo. En estos últimos, las costillas posteriores son unicípitas, lo que permite movilidad entre vértebra y costilla (Schachner et al., 2009; Perry et al. 2011).

Con respecto a la neumatización de los huesos postcraneanos, existen varias líneas de evidencia que pueden ser útiles a la hora de determinar la invasión de sacos aéreos. Owen (1856) fue el primer autor en sugerir que las fosas externas de las vértebras de saurópodos alojaron divertículos neumáticos de los pulmones, una idea desarrollada en mayor detalle por Janensch (1926). Siguiendo esta propuesta, Britt (1997) y Wilson (1999) indicaron que las fosas vertebrales constituían espacio para el alojamiento y delimitación de divertículos neumáticos (ver también Schwarz et al., 2007). En este respecto, Perry (2001) consideró que la presencia de espacios neumáticos extensos indica el anclaje directo de los pulmones a la cavidad dorsal del cuerpo, y consecuentemente pulmones diferenciados y heterogéneos.

En contraste con esas propuestas, O'Connor (2006) concluyó que la mayor parte de la evidencia de neumatización esquelética citada por autores previos era ambigua. De hecho, este autor propuso que la única evidencia de neumatización en la columna vertebral de los arcosaurios la constituye la presencia de forámenes corticales que conecten a cámaras internas dentro de las vértebras. O'Connor (2006) indicó que fosas ciegas y láminas no son prueba de neumatización y dichas estructuras podrían encontrarse relacionadas al alojamiento de músculos o depósitos de grasa, tal como ocurre en cocodrilos y lepidosaurios.

Sin embargo, como fuera detallado por Yates et al. (2012; véase también Wedel, 2003), no es necesario que la neumatización esquelética sea de este modo. Hoy en día un gran número de fosas neumáticas en aves vivientes son fosas ciegas que no entran dentro de los huesos o vértebras (Wedel, 2003; 2007). Vale la pena remarcar que a diferencia de otros reptiles, ninguna de las aves vivientes exhibe depósitos de grasa o anclaje de musculatura asociados a estas fosas en las vértebras (O'Connor, 2006).

En efecto, cuando una fosa ciega bien definida y profunda, o láminas óseas bien desarrolladas ocupan un sitio conocido de invasión de un divertículo neumático en un ave viviente (véase O'Connor and Claessens 2005), en la cual no existe otro tipo de tejido blando conocido que produzca dicho accidente óseo, deberían ser consideradas de origen neumático. Este es uno de los principales criterios de homología: el de posición, por el cual se realizan gran parte de las evaluaciones de homología primaria (Remane, 1952). A pesar de que el protocolo para reconocer estructuras neumáticas llevado adelante por O'Connor (2006) es ventajoso, es en realidad de utilidad limitada para examinar el origen y evolución temprana de estructuras neumáticas que son menos elaboradas y no penetran el hueso.

En este respecto, debe ser indicado que las fosas presentes en las superficies laterales de las vértebras cervicales, dorsales y caudales de cocodrilos y lepidosaurios se encuentran débilmente delimitadas, careciendo de márgenes bien definidos (Britt, 1997). Esta condición es muy diferente de las fosas laterales, profundas y bien definidas invadidas por divertículos neumáticos en aves vivientes (véase O'Connor, 2006). Estas fosas se encuentran definidas por un margen óseo en forma de anillo (Britt, 1997), una morfología que no es igualada por ninguna fosa producto del depósito de grasa o anclaje muscular de otros grupos de vertebrados, un hecho ya notado por Butler et al. (2012).

En consecuencia, la presencia de grandes fosas bien definidas y profundas en las caras laterales de los centros vertebrales pueden ser indicativas de sacos aéreos de tipo aviano (*contra* O'Connor, 2006). Este tipo de fosas están presentes en una gran diversidad de aves vivientes (e.g., Anhimidae, Charadriiformes, Procellariiformes), y extintas (Enantiornithes, *Longicrusavis*, *Confuciusornis*, *Zhongornis*; Chiappe and Walker, 2002; O'Connor et al., 2010; Zhou et al., 2009 ; Gao et al., 2008).

En adición a dichas fosas, en aves y dinosaurios no avianos el arco y espina neural de las vértebras muestran una gran diversidad de láminas óseas (véase Wilson, 1999; Wilson et al., 2014). En el caso de las aves vivientes estas estructuras constituyen los límites de los diferentes divertículos neumáticos (Britt, 1997; Yates et al. 2012). Yates et al. (2012) indican que las fosas infradiapofisiarias delimitadas por láminas muy posiblemente alojaron divertículos neumáticos. Por el contrario, en cocodrilos y lepidosaurios las láminas están ausentes o existen solo a modo de barras óseas apenas definidas (O'Connor, 2006), muy diferentes de la condición aviana (see Hoffstetter and Gasc, 1988). En consecuencia, la presencia de láminas bien definidas y agudas en el arco neural en taxones extintos constituye una evidencia notoria de la presencia de divertículos neumáticos (véase discusión detallada por Salgado et al., 2006).

Sobre la base de lo indicado, la presencia de láminas en el arco neural, así como la existencia de fosas bien definidas y profundas en el centro constituyen una fuerte evidencia de neumatización. Esto no solamente indican la presencia de sacos aéreos y divertículos neumáticos, sino también un alto grado de heterogeneidad pulmonar, semejante al de las aves modernas.

Presencia de neumatización en la columna vertebral de Dinosauriformes

Evidencia de neumatización ha sido citada ocasionalmente en la columna vertebral de arcosauriformes y arcosaurios basales (e.g., Rhynchosauria, Proterosuchidae, *Erythrosuchus*; Gower, 2002); sin embargo, análisis recientes indican que no existe evidencia de neumatización en estos grupos (Butler et al. 2012). Por otro lado, la mayor parte de los autores modernos se encuentran de acuerdo en aceptar la presencia de características neumáticas en el esqueleto de los Pterosauria (Britt, 1997; Claessens et al. 2009; Butler et al.

2012). Los patrones de neumatización en estos reptiles voladores son semejantes a los de las aves y coinciden en indicar la existencia de un sistema pulmonar heterogéneo (Claessens et al. 2009).

Diversos dinosaurios exhiben evidencia de neumatización en forma de profundas depresiones en la cara lateral del centro vertebral (Colbert, 1989; Britt, 1993; Yates, 2003; Wedel, 2007). En este respecto, varios autores han propuesto que la profusa laminación vertebral, así como la presencia de fosas vertebrales eran rasgos diagnósticos de Saurischia (Ezcurra; 2006; Rauhut et al. 2011; Yates et al. 2012). De hecho, en los saurisquios más basales, como ser *Eodromaeus* y *Guaibasaurus*, para citar dos ejemplos, existen profundas fosas y un complejo sistema de laminación en los arcos neurales (Bonaparte et al., 1999; Langer et al., 2011; Martínez et al. 2011). Por otro lado, la distribución de estas fosas y láminas, en Dinosauriformes basales no es clara.

En *Lagosuchus*, las vértebras presacras se encuentran pobremente preservadas e impiden el reconocimiento de algunos detalles (Figura 69). Sin embargo, en las vértebras cervicales existe una profunda y bien definida fosa ciega en la cara lateral del centro vertebral, que se hace menos evidente hacia las vértebras dorsales. Más aún, aunque la laminación del arco neural en *Marasuchus* no es muy pronunciada, láminas infradiapofisiarias separando fosas se encuentran bien definidas, al menos en las vértebras cervicales.

En cambio, en *Lewisuchus*, la presencia de estructuras relacionadas a la neumatización parece ser más evidente. En este taxón las vértebras cervicales exhiben profundas y bien definidas fosas laterales ciegas con márgenes bien definidos. Hacia las vértebras dorsales, dichas fosas son menos profundas y sus márgenes no se encuentran tan bien delimitados, una característica notada por Romer (1972) en la descripción original. Por otro lado, las

vértebras cervicales de *Lewisuchus*, poseen láminas infradiapofisiarias agudas y bien desarrolladas, delimitadas por profundas fosas ciegas.

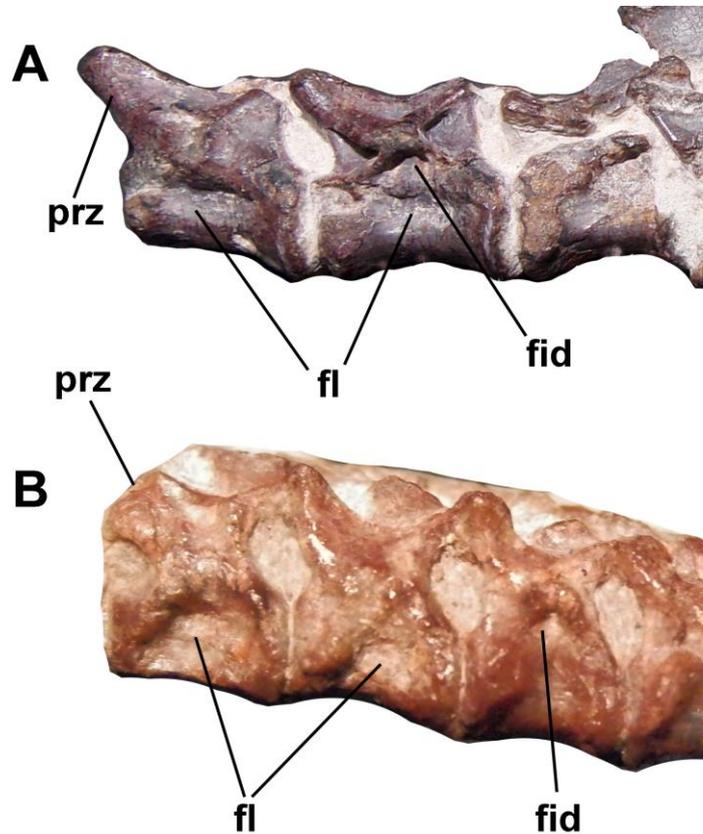


Figura 69. Vértebras cervicales medias y posteriores de: A, *Lewisuchus admixtus* (PULR-V111) y B, *Lagosuchus talampayensis* (PVL 3872) en vista lateral izquierda. Referencias: fid, fosa infradiapofisiaria; fl, fosa lateral; prz, prezigapósis. Sin escala.

Estas características existen en una variedad de Dinosauriformes basales, como ser Silesauridae (e.g., *Silesaurus*, *Eucoelophysis*, *Asilisaurus*) los cuales poseen amplias y bien definidas fosas ciegas en los centros vertebrales cervicales y dorsales (Ezcurra, 2006;

Piechowski y Dzik, 2010; Nesbitt et al., 2010), así como láminas y fosas bien desarrolladas en el arco neural (Piechowski y Dzik, 2010).

En *Chanaresaurus* las vértebras se encuentran mal preservadas, y en ninguna de ellas el arco neural se encuentra completo. Sin embargo, en un centro vertebral dorsal disponible existe una fosa de contorno elipsoidal bien desarrollada y definida que abarca gran parte de la cara lateral del centro (Figura 38).

Sobre la base de la presencia de láminas complejas en el arco neural, delimitando fosas profundas y la existencia de una fosa amplia a los costados de los centros vertebrales, es posible inferir la existencia de neumatización postcraneana en dinosauriformes basales.

Origen monofilético de la neumatización postcraneana

Presencia de neumatización postcraneana en pterosaurios, saurópodos y terópodos fue considerada por numerosos autores como resultado de adquisición convergente (Britt et al. 1998; Wedel, 2007; Butler et al. 2009; Claessens et al. 2009). En esta línea de pensamiento, Perry et al. (2011) propusieron que es probable que los espacios neumáticos se habrían desarrollado de manera separada en sauropodomorfos y terópodos y que podrían no ser estrictamente homólogos entre sí (Wedel, 2007, 2009).

Por otro lado, Britt (1997) propuso un origen monofilético para la neumatización de pterosaurios y dinosaurios, sugiriendo que dicha condición podría ser considerada como diagnóstica de Ornithodira. Recientemente, Benson y colaboradores (2011) propusieron que la neumatización postcraneana apareció en ornitodiros del Triásico Tardío, dando fuerza a la teoría que indica que la existencia de un sistema pulmonar particionado y heterogéneo es primitivo para el clado (Wedel, 2003, 2007; Butler et al. 2012; Cerda et al. 2012; Yates et

al., 2012). La presencia de rasgos neumáticos en el esqueleto axial de *Lagosuchus*, *Lewisuchus* y *Chanaresaurus* indica que la neumatización postcraneana estaba también presente en dinosauriformes basales (Figura 70).

F. Agnolin - Dinosauriformes del Triásico Superior de La Rioja, Argentina

	Excavación lateral del centro		Pleurocelos penetrantes		Láminas infradiapofisiarias		Fosa infradiapofisiaria		Chonos	
	vértebras cervicales	Vértebras dorsales	vértebras cervicales	vértebras dorsales	vértebras cervicales	Vértebras dorsales	vértebras cervicales	vértebras dorsales	vértebras cervicales	vértebras dorsales
Euparkeria	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gracilisuchus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Riojasuchus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Proterochampsia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Parasuchus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pterosauria	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0
Marasuchus	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0
Lewisuchus	1	0	0	0	1	1	1	0	1?	?
Silesauridae	1	0	0	0	1	1	1	0	1?	1?
Pisanosaurus	?	1	0	0	?	1	?	1	?	?
Ornithischia	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Theropoda	1	1	0/1	0/1	1	1	1	1	1	1
Sauropodomorpha	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Paleodinosauria	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1

Figura 70. *Tabla indicando la presencia (1) o ausencia (0) de caracteres relacionados con la pneumatización postcraneana en Archosauriformes.*

De este modo, es posible sustentar la hipótesis que sugiere que la neumatización postcraneana en ornitodiros y los diferentes clados de dinosaurios es homóloga y de origen consecuentemente monofilético.

Vale la pena remarcar, que si la hipótesis sustentada por diversos autores que propone que el sistema respiratorio de tipo aviano va de la mano junto con el andar parasagital y una fisiología endotérmica de alto metabolismo (e.g., Schuch, 1951; Heath, 1968; Ostrom, 1969; Bakker, 1971, 1972; De Ricqlès, 1976), es posible proponer que dichas características se encontraban presentes también en el ancestro de Ornithodira.

PARTE 3- IMPLICANCIAS MACROEVOLUTIVAS

La presente contribución ha brindado una nueva hipótesis filogenética en lo que respecta a las interrelaciones de los Dinosauriformes y Dinosauria basales, lo cual tiene profundas implicancias en los patrones evolutivos dentro de Dinosauriformes.

Como gran novedad producto del presente análisis resulta que durante el Carniano no existen registros ciertos de Theropoda, Sauropodomorpha u Ornithischia. En efecto, taxones previamente considerados como terópodos o sauropodomorfos resultaron ser incluidos dentro de clados de saurisquios plesiomórficos que no están relacionados directamente a ninguno de estos grupos (e.g., Herrerasauria, Guaibasauridae). Por otro lado, el único registro de supuesto Ornithischia Triásico (véase Olsen et al., 2011) *Pisanosaurus*, es aquí propuesto como el grupo hermano de Dinosauria. Vale la pena aclarar que registros de supuestos terópodos carnianos en Europa y Estados Unidos han sido re-fechaos y resultaron ser de edad Noriana (véase Brusatte et al., 2010; Rauhut y Hungerbühler, 2000). Al igual de lo que ocurre con Theropoda, verdaderos Sauropodomorpha se reconocen exclusivamente solo para el Noriano (debido a la exclusión de *Eoraptor*, *Panphagia*, *Saturnalia* y *Chromogisaurus* de dicho clado).

Recientemente, Martínez et al. (2011) indican que para el Carniano Medio (Ischigualastense) ya estaban definidos los principales linajes de Dinosauria (Sauropodomorpha, Theropoda, Ornithischia) y estos habían desarrollado ya los caracteres anatómicos, funcionales y tróficos que los caracterizarían durante el resto del Mesozoico (véase Sereno, 1997, 1999). Sobre la base de esta hipótesis cada linaje de Dinosauria habría sobrevivido el límite Carniano-Noriano y luego dominado los nichos correspondientes por sobre otros taxones menos exitosos.

Sin embargo, bajo el nuevo arreglo taxonómico, los supuestos ornitisquios, sauropodomorfos y terópodos resultan pertenecer a linajes tempranos que efectivamente sufren una gran extinción en el límite Carniano-Noriano (Figura 71).

Una extinción masiva para el límite Carniano-Noriano es decir entre las edades Ischigualastense-Coloradense fue notado por Bonaparte (1982) quien describió un importante recambio faunístico asociado a grandes cambios climático-ambientales. Con anterioridad Bakker (1977) en un trabajo general acerca de las extinciones masivas en Tetrapoda, indicó un importante cambio en la composición de las faunas durante dicho límite temporal. Posteriormente, Benton (1983, 1986, 1989, 1994) sustentó que el cambio en las faunas terrestres ocurrido durante el límite Carniano-Noriano fue de gran importancia, incluso mayor que en el lapso Triásico-Jurásico. En este respecto, Brusatte et al. (2010) indican que el principal salto en la ocupación del morfoespacio en Dinosauria ocurre entre el Carniano y Noriano.

El presente esquema filogenético fortalece la propuesta de un gran recambio faunístico durante el límite Carniano-Noriano, al menos en lo que a Dinosauriformes se refiere. En efecto, miembros del clado Paleodinosauria, con representantes de Herrerasauria y Guaibasauridae, bien diversificados en tiempos carnianos, son notablemente escasos hacia el Noriano, contando solo con *Chindesaurus* y *Guaibassaurus* como únicos sobrevivientes. Del mismo modo, Dinosauriformes basales del notablemente diverso clado Silesauridae o taxones como *Lewisuchus* y *Lagosuchus* se encuentran representados en tiempos norianos únicamente por *Eucoelophys* (Irmis et al., 2007).

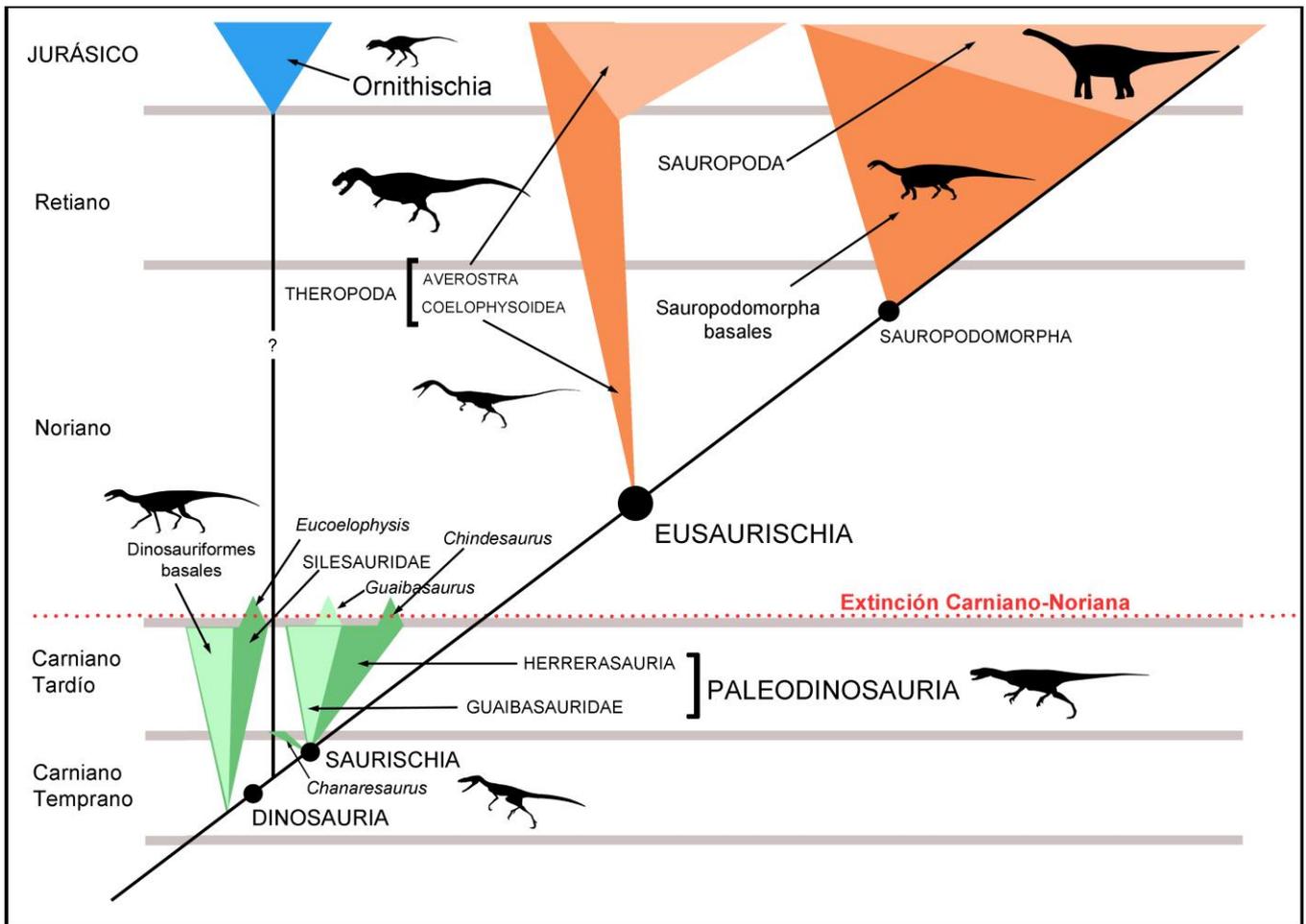


Figura 71. Diagrama indicando patrones de diversidad de Dinosauriformes durante el Triásico, que se desprenden del análisis llevado adelante en la presente contribución. Se resalta mediante línea punteada el importante evento de extinción en el límite Carniano-Noriano.

Posteriormente, durante el Noriano, hacen su aparición los Theropoda y Sauropodomorpha en sentido estricto. De hecho, estos últimos tienen uno de los mejores registros en lo que a diversidad y abundancia de especímenes se refiere, un hecho notado por Bakker (1977) y Bonaparte (1982). Más de 25 taxones se han reconocido a lo largo de Sudamérica, Eurasia y África (Weishampel et al., 2004; Brusatte et al., 2010; Otero et al.,

2016) y es frecuente encontrar entre 3 y 6 especies penecontemporáneas (Brusatte et al., 2010).

Vale la pena remarcar que los Theropoda del Noriano son poco frecuentes y exhiben una baja diversidad taxonómica y un rango morfológico relativamente reducido, cuando son comparados con miembros del mismo grupo registrados para el Jurásico temprano (Brusatte et al., 2010). En lo que respecta a Ornithischia, tal como fuera adelantado por Olsen et al. (2011), aún se desconocen registros Triásicos fehacientes para este clado.

Por otro lado, Bonaparte (1982) reconoce que en contraste con con capas Carnianas, los Dinosauria fueron numéricamente más abundante en asociaciones Norianas (Bonaparte, 1982). De hecho, los dinosaurios representan entre el 25 y el 60% del número total de tetrápodos en asociaciones de esa edad (Benton, 1983, 1994). Sobre esta base, Ezcurra (2010) propone que el incremento en diversidad taxonómica por un lado, y la dominancia numérica por otro fueron procesos diacrónicos en Dinosauria. Esta hipótesis propone que la dominancia numérica de dinosaurios norianos (Casamiquela, 1980; Benton, 1983, 1994; Kitching y Raath, 1984; Sander, 1992) habría sido precedida por un período de baja abundancia pero de alta diversidad taxonómica durante el Carniano Tardío.

Es decir, según esta propuesta, la radiación evolutiva de los Theropoda (Herrerasauria) y sauropodomorfos (Guaibasauridae) basales durante el Carniano tardío-Noriano más temprano serían los eventos de diversificación taxonómica más antiguos ocurridos dentro de Dinosauria. La diversificación temprana de Dinosauria no es congruente con los modelos que indicarían que la radiación evolutiva de los dinosaurios no ocurrió sino hasta después de la extinción de rincosaurios, dicinodontes y traversodóntidos a fines del Noriano temprano (Benton, 1983, 1988, 1991, 1993, 2006). Sobre la base de la hipótesis de Ezcurra (2010), la

radiación temprana de los dinosaurios ya sería registrada en las formaciones que poseen los registros más antiguos del grupo (Langer *et al.*, 2010; Irmis, 2011).

En contraposición, sobre la base del presente arreglo filogenético, los dinosaurios carnianos eran diversos, pero no lograron sobrevivir mayormente a la extinción Carniano-Noriano. De hecho, siguiendo esta hipótesis, los registros más antiguos de Theropoda y Sauropodomorpha ocurren en el Noriano, en conjunción con su dominancia numérica. Esto contradice en parte la propuesta de diacronismo diversificación/dominancia propuesta por Ezcurra (2010).

Sin embargo, los resultados del presente análisis filogenético deben ser considerados con cautela debido a la inestabilidad general de la composición y arreglo taxonómico de cada uno de los grupos de Dinosauria aquí analizados.

CAPÍTULO 12

CONCLUSIONES

La revisión de los ejemplares disponibles así como el análisis filogenético permitieron arribar a las siguientes conclusiones:

1- *Lagerpeton chanarensis* fue considerado como una de las mejores evidencias disponibles sobre los ornitodiros que antecedieron la radiación de dinosaurios del Triásico Tardío (Serenó y Arcucci, 1994). Sin embargo, numerosos caracteres previamente considerados como autapomorfías de este taxón son compartidos con el Proterochampsidae *Tropidosuchus*. Un análisis de detalle permitió reconocer a *Lagerpeton* como un Arcosauriformes basal del clado Proterochampsia, más específicamente como grupo hermano de *Tropidosuchus*. Ambos comparten rasgos particulares como ser tibia con cresta cnemial bien desarrollada, astrágalo con superficie ventral cóncava y esquina anteromedial aguda, metatarsianos elongados y en amplio contacto entre sí, y superficie articular para el metatarsal V en el tarsal distal 4 reducida.

Las características que sustentan los hábitos bipedales y saltadores de *Lagerpeton* propuestas por Sereno y Arcucci (1993) están también presentes en el reptil cuadrúpedo *Tropidosuchus* y consecuentemente, no parecen encontrarse ligados de manera certera al tipo de locomoción parasagital bípeda. Más aún, un análisis detallado de la postura de *Lagerpeton* indica que este género comparte con arcosauriformes basales y lepidosaurios una postura basada en un control adductor, y las articulaciones de los elementos esqueléticos sugieren un modo de locomoción esparrancado.

Con el reconocimiento de Lagerpetidae como un arcosauriformes basal, la definición del clado Dinosauromorpha Benton, 1985, carece de soporte empírico.

2- *Lagosuchus talampayensis* Romer, 1971 fue considerado como un *nomen dubium* por Sereno y Arcucci (1994). En esa misma contribución, estos autores establecieron el nuevo género *Marasuchus* para incluir a la especie “*Lagosuchus*” *lilloensis* Romer, 1972 bajo la combinación *Marasuchus lilloensis*. Sin embargo, una reevaluación del holotipo de *Lagosuchus talampayensis* indica que es un taxón válido, diagnosticable sobre la base de una cabeza ovoidal dirigida dorsalmente y una lámina escapular notablemente ancha, entre otros caracteres. *Marasuchus lilloensis* resulta en un sinónimo más reciente de *Lagosuchus talampayensis*.

El análisis del neurocráneo de *Lagosuchus* revela una serie de rasgos llamativamente derivados, incluyendo un foramen para el nervio vago desplazado posteriormente, presencia de una fuerte cresta metótica, cresta interfenestral medializada, y salida separada del nervio glossofaríngeo. A pesar de que esta combinación de caracteres fue considerada como única de Theropoda Maniraptora, un análisis del neurocráneo de *Lewisuchus* y ejemplares aún inéditos (Agnolin et al., 2016) indica que todos estos rasgos se encontraban presentes y bien desarrollados en Dinosauriformes basales. Esto permite inferir que la distribución de estos caracteres es más compleja que lo supuesto por análisis previos.

3- *Lewisuchus admixtus* Romer, 1971 fue descrito sobre la base de un esqueleto parcial. Posteriormente, Arcucci (1987) describió el género y especie *Pseudolagosuchus major* sobre la base de algunos ejemplares incompletos pero informativos. La descripción de un nuevo ejemplar de *Lewisuchus admixtus* permitió reevaluar la anatomía y taxonomía de

estos Dinosauriformes. Debido a que este individuo se encuentra compuesto por gran parte de un esqueleto semiarticulado que posee diversos elementos óseos que se solapan con *Lewisuchus* y *Pseudolagosuchus* permite reforzar hipótesis previas que sostenían la sinonimia entre ambos taxones (Arcucci, 1997; Nesbitt, 2011). Así, *Pseudolagosuchus major* Arcucci, 1987 es considerado aquí como un sinónimo más reciente de *Lewisuchus admixtus* Romer, 1971.

En la presente contribución, de acuerdo a lo propuesto por Bittencourt et al. (2014), *Lewisuchus* resulta grupo hermano del clado Silesauridae + Dinosauria, en contraposición con la propuesta de Nesbitt et al. (2010), quienes lo consideraron como un Silesauridae basal.

4- Se describe el Saurischia basal *Chanaresaurus antiquus*, sobre la base de numerosos elementos esqueléticos que incluyen material craneano y postcraneano. Este nuevo taxón constituye el más antiguo registro del clado y brinda información novedosa acerca de la evolución temprana del grupo, en especial a lo que se refiere a la morfología de la cintura escapular y el húmero, elementos pobremente conocidos en otros Dinosauriformes.

El hallazgo de *Chanaresaurus* eleva a tres taxones la fauna de Dinosauriformes de Chañares: *Lagosuchus talampayensis*, *Lewisuchus admixtus* y *Chanaresaurus antiquus* nov.

5- En la descripción original, Casamiquela (1967) consideró a *Pisanosaurus mertii* como un Ornithischia, y desde entonces, fue invariablemente estimado como el representante más antiguo del clado. *Pisanosaurus* es el único ornitisquio que procede con certeza de capas de edad Triásica (Olsen et al., 2011). Una revisión del holotipo permitió

reconocer una serie de rasgos que *Pisanosaurus* comparte con Dinosauriformes basales como *Silesaurus*, y que lo diferencian de los ornitiscuos conocidos. Son especialmente remarcables los rasgos plesiomórficos de la columna vertebral, cadera y tibia.

En el presente análisis *Pisanosaurus* resulta un Dinosauriformes basal, que constituye el grupo hermano de Dinosauria.

La exclusión de *Pisanosaurus* de Ornithischia implica que el registro más antiguo del clado se remonta a formas del Jurásico Inferior, como ser *Laquintasaura* and *Lesothosaurus*, ambos de edad Hettangiana (Barrett et al., 2014). Más aún, la ausencia de registros de ornitiscuos triásicos brinda dudas sobre la hipótesis de una radiación pre-Jurásica para diversos clados de Ornithischia (Irmis et al., 2007).

La posición de *Pisanosaurus* como un Dinosauriformes basal, nuevamente indica la precaución que hay que utilizar a la hora de determinar ejemplares incompletos con denticiones de tipo ornitiscuana, como fuera expresado por Parker et al. (2005).

5- Los resultados del presente análisis filogenético deben ser considerados con cautela debido a la inestabilidad general de la composición y arreglo taxonómico de cada uno de los grupos de Dinosauria basales aquí analizados. Sin embargo, se obtuvieron resultados novedosos relativamente robustos.

Dinosauria, Ornithischia, Saurischia, y Eusaurischia resultaron monofiléticos.

Herrerasauridae resultó dentro de un grupo de Saurischia basales que a su vez constituye grupo hermano de Eusaurischia, de acuerdo parcialmente con la propuesta original de Langer (2004). Herrerasauridae conforma un grupo monofilético junto con Guaibasauridae sustentado por unas 6 sinapomorfias no ambiguas que incluyen entre otras

carpal distal 5 de gran tamaño y morfológicamente complejo, diáfisis proximal de fémur de sección subtriangular, y extremo distal del isquion con un tubérculo suave ubicado en el margen lateral. El grupo Guaibasauridae + Herrerasauridae es designado bajo el nombre de Paleodinosauria.

Herrerasauridae se encuentra compuesto tradicionalmente por *Herrerasaurus* y *Staurikosaurus* (Benedetto, 1973; Novas, 1992). En la presente contribución se incluye a *Chindesaurus* como grupo hermano de ambos taxones, de acuerdo a Long y Murry (1995) y Novas (1997). Este último taxón fue establecido sobre la base de un esqueleto incompleto por Long y Murry (1995), procedente del sitio fosilífero conocido como “Ghost Ranch”, ubicado en Nuevo México, USA. De esta misma localidad proviene el holotipo de *Tawa hallae*, descrito por Nesbitt et al. (2009) como el Neotheropoda más basal y antiguo conocido. Sin embargo, sobre la base de los caracteres generales, las proporciones de los elementos y los rasgos apomórficos compartidos en el astrágalo, sumados a la misma procedencia geográfica y estratigráfica permiten concluir que *Tawa hallae* Nesbitt et al., 2009 constituye un sinónimo más reciente de *Chindesaurus bryansmalli* Long y Murry, 1995.

Sobre la base de la revaluación de numerosos rasgos anatómicos, *Chindesaurus* (= *Tawa*) resulta como grupo hermano de la familia Herrerasauridae, dentro del clado Herrerasauria, de acuerdo a la hipótesis esbozada por Ezcurra y Novas (2011).

6- En su descripción original, Guaibasauridae fue erigido por Bonaparte y colaboradores (1999) como una agrupación monotípica para incluir a *Guaibasaurus candelariensis*, del Triásico Superior de Brasil. Al igual que Herrerasauridae, el clado Guaibasauridae posee relaciones filogenéticas inciertas, y su ubicación ha despertado debate

desde su reconocimiento. En el presente análisis, Guaibasauridae resulta bien anidado dentro del clado Saurischia, como grupo hermano de Herrerasauridae, conformando Paleodinosauria.

Por otro lado, el presente análisis resulta novedoso en la composición de Guaibasauridae. Dentro de este clado se incluyen formas de relaciones filogenéticas debatidas, como ser *Guaibasaurus*, *Eoraptor*, *Eodromaeus*, *Panphagia*, *Saturnalia*, y *Pampadromaeus*. Todas estas formas fueron consideradas al menos en una ocasión como taxones ancestrales a Sauropodomorpha o como Sauropodomorpha basales.

Debido a la inestabilidad general de la composición y arreglo taxonómico de cada uno de los grupos de Dinosauria basales aquí analizados, los resultados del presente análisis filogenético deben ser considerados con cautela.

7- Tradicionalmente, el morfotipo ancestral de los Dinosauriformes fue concebido como el de un pequeño animal bípedo y carnívoro/insectívoro, con estructura osteológica del tipo saurisquio. En el presente análisis, los Lagerpetidae han sido excluidos de la base de Dinosauria, lo que debilita en parte la hipótesis que sostiene que los Dinosauriformes habrían adquirido postura bípeda y hábitos carnívoro/insectívoros de sus ancestros, contra lo propuesto por Sereno y Arcucci (1993).

El reconocimiento de Silesauridae y *Pisanosaurus* como grupos hermano sucesivos de Dinosauria, fortalece la hipótesis de la condición herbívora como ancestral para Dinosauria. De hecho, el clado Silesauridae + Dinosauria presenta entre otros caracteres sinapomorfias no ambiguas que se relacionan a una dentición de tipo herbívora. Sobre la base del presente análisis, es posible inferir que la herbivoría en Silesauridae, *Pisanosaurus*, Ornithischia, Sauropodomorpha y Guaibasauridae ha sido adquirida de manera monofilética, mientras que

los caracteres relacionados a la carnivoría presentes en Herrerasauria y Theropoda habrían sido adquiridos de manera convergente, de acuerdo con propuestas de autores previos (Langer et al., 2010; Barrett et al., 2011; Kubo, 2011).

Lamentablemente, la información acerca de los Dinosauriformes y Dinosauria basales es aún escasa, por lo que la morfología y hábitos del probable ancestro dinosauriano, son aún desconocidos.

8- Las aves y los cocodrilos constituyen los únicos clados vivientes de arcosaurios. Ambos linajes muestran sistemas respiratorios y morfología pulmonar notablemente modificados y muy diferentes entre sí. Esta marcada disparidad entre los linajes ha dado paso a un agitado debate acerca de cuál sería la morfología pulmonar y el sistema respiratorio en los arcosaurios extintos, especialmente en los dinosauriformes.

El análisis del esqueleto postcraneano de *Lagosuchus*, *Lewisuchus*, *Silesaurus* y *Chanaresaurus* muestra evidencias que se correlacionan al tipo de sistema respiratorio de tipo aviano. Estas incluyen: presencia de láminas complejas en el arco neural delimitando fosas profundas, y la existencia de una fosa amplia a los costados de los centros vertebrales. Sobre esta base es posible inferir la existencia de neumatización postcraneana en dinosauriformes basales.

Sobre esta base es posible sustentar la hipótesis que sugiere que la neumatización postcraneana en pterosaurios y en los diferentes clados de dinosaurios es homóloga y de origen consecuentemente monofilético (Britt, 1997).

9- Como gran novedad producto del presente análisis filogenético resulta que durante el Carniano no existen registros ciertos de Theropoda, Sauropodomorpha u Ornithischia. En efecto, taxones previamente considerados como terópodos o sauropodomorfos resultaron ser incluidos dentro de clados de saurisquios plesiomórficos no relacionados directamente a ninguno de estos grupos (e.g., Herrerasauria, Guaibasauridae).

Bajo este nuevo arreglo taxonómico, los supuesto ornitisquios, sauropodomorfos y terópodos pre-Carnianos no resultan más que linajes tempranos que sufren una gran extinción en el límite Carniano-Noriano.

Sobre esta base, se sostiene la hipótesis que sostiene que el cambio en las faunas terrestres ocurrido durante el límite Carniano-Noriano fue de gran importancia (Bakker, 1977; Bonaparte, 1982; Benton, 1983), incluso mayor que en el lapso Triásico-Jurásico (Benton, 1994).

Posteriormente, durante el Noriano, harían su aparición los Theropoda y Sauropodomorpha en sentido estricto. Estos clados serían los numericamente dominantes durante tiempos post-Carnianos.

AGRADECIMIENTOS

La realización de esta Tesis ha sido posible, por la ayuda y el apoyo de innumerables amigos, familiares, compañeros y colegas. A todos ellos, mencionados o no, mi más profundo agradecimiento. Quiero también pedir disculpas por adelantado si se me ha olvidado algún nombre, sepan disculpar.

En primer lugar quiero agradecer a mis directores, Dres. Leopoldo Soiblezon y Fernando E. Novas. Ambos me han dado una ayuda invaluable en todo momento y me han brindado su apoyo a lo largo de la confección de la presente tesis. Quiero especialmente agradecer a Fernando E. Novas. Fernando ha sido mi director y “padre paleontológico” a lo largo de los últimos 15 años. Durante este lapso, Fernando supo ayudarme y brindarme su apoyo incondicional; tanto es así, que no solo lo considero mi mentor, sino también un gran amigo. A él, mi más profundo agradecimiento.

Por otro lado, quiero agradecer a mi familia, quienes sin ser una influencia directa sobre esta tesis de licenciatura, han sido vitales durante mi formación científica y personal. Mis padres Liliana Bello y Raúl Agnolin, así como mi abuela Nelsa González, y mis abuelos Antonio Agnolin, Juan Bello y Luisa Egüibar (estos tres últimos ya desaparecidos), de alguna manera u otra me han impulsado a continuar con mi carrera paleontológica y han soportado mis primeros pasos en la biología. Especialmente a mi hermano Agustín Agnolín, con quien compartimos infinidad de charlas y disquisiciones sobre biología, paleontología y ciencias en general.

Quiero agradecer también a mis antiguos compañeros del Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados, en el MACN con quienes he compartido innumerables días en el museo: los ahora doctores Agustín Scanferla, Diego Pais, Juan Canale y Ariel Méndez; y los recién incorporados Jordi García Marsá, Gastón Lo Coco, y

Mauricio Cerroni. Muchos amigos me han ayudado en infinidad de ocasiones con consejos y observaciones, entre ellos quiero destacar a Juan I. Canale, Federico Gianechini, Manuel Sosa, Miguel Carressane, Pablo Gallina, Alejandro Haluza, Marcos Cenizo, Ignacio Gould, Rubén Lucero, Luz Irrazábal, Rosario Zingoni, Mary Derguy, Agustina Lecuona, Guillermo Cassini, Martín De Los Reyes, Cecilia Gabellone, Ana Clara Ferreira, Valentín Val, Javier Pazo, Cecilia Jarne, Guillermo Gnecco, y Mariano Novas y especialmente a los jóvenes paleontólogos y amigos Sebastián Rozadilla, Gonzalo Muñoz, Mauro Aranciaga Rolando (Guido), Matías Motta (Gente de Misiones) y Adriel Gentil.

Quiero agradecer especialmente a compañeros y amigos que durante la última década han sido parte vital, no solo de mi formación como científico, sino también como persona. En especial quiero resaltar mi gratitud a Gabriel Lio, Sergio Lucero, Nicolás Chimento, y Julia D'Angelo, quienes ya son parte fundamental de mi vida, y han sabido apoyarme y brindarme su amistad en momentos difíciles. Asimismo, mi gratitud a Federico Brissón Egli, gran amigo y colega, quien en el último año ha sido de ayuda vital para el desarrollo de mi trabajo. Con todos ellos me une la pasión por las ciencias naturales; hemos compartido viajes de campaña, congresos científicos, diferentes salidas de exploración e innumerables veladas de discusión (incluso noches enteras), con la finalidad de entender un poco más acerca del mundo natural que nos rodea. Con ellos crecí no solo en lo paleontológico, sino también en lo personal, y no encuentro palabras que puedan expresar mi agradecimiento.

Quiero expresar mi gratitud a Martín Ezcurra y Agustín Martinelli, Elián Guerrero y Sergio Bogan, amigos con los que comparto mi pasión desmedida por la paleontología. Con ellos he emprendido muchos proyectos, he discutido y desarrollado ideas, y juntos hemos descrito infinidad de especímenes. A ellos, les doy mis gracias.

También agradezco la ayuda y amistad brindada por los “muchachos del taller” Carlos “Pochino” Alsina, Ricardo y Germán Stoll, David Piazza, Marcela Milani (hoy lejos) y especialmente al Técnico Marcelo Isasi. Con Marcelo hemos compartido no solo numerosísimos viajes de campaña (desde el año 2006) sino también una larga amistad. Quiero puntualizar que tanto Marcelo Isasi, así como especialmente Carlos Alsina han preparado parte de los materiales que forman cuerpo de la presente tesis. A todos ellos, gracias!

Un lugar especial lo merece Adrián Giacchino (Fundación de Historia Natural “Félix de Azara), quién siempre me brindó apoyo y palabras de aliento, así como diversas facilidades que hicieron posible mi trabajo durante todos estos años.

Pude realizar la presente tesis gracias al acceso a materiales bajo el cuidado de curadores de diferentes instituciones: Fernando Novas y José Bonaparte (MACN), Ricardo Martínez (PVSJ), Ricardo Martínez (UNSJ), Emilio Vaccari y Gabriela Cisterna (PULR), el querido Jaime Powell, Rodrigo González, Carolina Madozzo Jaén, y Pablo Ortiz (PVL), Juan Canale (MMCH), Lucas Pomi y Marcelo Reguero (MLP), Diego Pol y Eduardo Ruigómez (MPEF), Yolanda Davies, Darío Lijtmaer y Pablo Tubaro (MACN). Quiero agradecer a Fernando Novas, Martín Ezcurra, Diego Pol, Diego País y Alejandro Otero, por haberme brindado fotos inéditas de especímenes empleados en esta tesis y en otros trabajos que he emprendido. A Diego Pol le agradezco su ayuda y apoyo en numerosas ocasiones.

También agradezco sinceramente los comentarios atinados y las correcciones realizadas por los Dres. Diego Pol, Alejandro Otero y Julia Desojo, quienes actuaron como revisores y jurados de la presente contribución.

Gabriel Lio brindó desinteresadamente la reconstrucción en vida de *Lagosuchus talampayensis* que ilustra la primer página de la presente tesis.

Julia Desojo y Lucas Fiorelli han cedido gentilmente el ejemplar CRILAR-Pv 562/563 que ha formado parte vital del cuerpo de la presente tesis. A ellos mi profundo agradecimiento.

Finalmente a Amelia, Marta, Sergio, Leticia y Mónica, personal de las bibliotecas del Museo de La Plata y Buenos Aires, quienes toleraron mis interminables búsquedas bibliográficas años atrás. Especialmente a Néstor (quien tiene a su cargo la fotocopidora del Museo de La Plata), que durante años me fió y perdonó infinidad de pagos de fotocopias que resultaron vitales para mi formación.

El acceso a la versión libre de TNT es subsidiado por la Willi Henning Society. Finalmente, al Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” por haberme brindado un lugar de trabajo en los últimos 15 años.

Finalmente a José F. Bonaparte, quien me brindó estimulantes discusiones e información inédita sobre algunos de los yacimientos y ejemplares aquí tratados, incluso poniendo a mi disposición fósiles no publicados y notas de campo inéditas.

CAPÍTULO 13

BIBLIOGRAFÍA

- Abdala V., Tulli M.J., Russell A.P., Powell G.L., & Cruz, F.B. 2014 Anatomy of the crus and pes of neotropical iguanian lizards in relation to habitat use and digitally based grasping capabilities. *Anatomical Record*, 297: 397-409.
- Agnolin, F.L. 2015. Nuevas observaciones sobre *Pisanosaurus mertii* Casamiquela (Dinosauriformes) y sus implicancias taxonómicas. *Ameghiniana* 52, Supl, 2015: 4.
- Agnolin, F.L., Sarigul, V., y Chatterjee, S. 2016. New dinosauriform from the Late Triassic of Texas sheds light on the origin of avian braincase. XXX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, pp. 9.
- Alcober, O.A. & Martínez, R.N. 2010. A new herrerasaurid (Dinosauria, Saurischia) from the Upper Triassic Ischigualasto Formation of northwestern Argentina. *ZooKeys* 63: 55-81.
- Arcucci, A. 1986. Nuevos materiales y reinterpretación de *Lagerpeton chanarensis* Romer (Thecodontia, Lagerpetonidae nov.) del Triásico Medio de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana*, 23, 233–242.
- Arcucci, A. 1987. Un nuevo Lagosuchidae (Thecodontia-Pseudosuchia) de la fauna de Los Chañares (edad reptil Chañarensis, Triásico Medio), La Rioja, Argentina.
- Arcucci, A.B. 1990. Un nuevo Proterochampsidae (Reptilia: Archosauriformes) de la fauna local de Los Chañares (Triásico Medio), La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 27(3-4): 365-378.

- Arcucci, A. 1997. Dinosauromorpha. In: Currie, P. & Padian, K. (eds) *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, San Diego, 179–184.
- Arcucci, A. 1998. New information about dinosaur precursors from the Triassic Los Chañares Fauna, La Rioja, Argentina. *Journal of African Earth Sciences*, 27, 9–10.
- Arcucci, A. 2005. Una reevaluación de los dinosauriomorfos basales y el origen de Dinosauria. In: Kellner, A., Henriques, D. & Rodrigues, T. (eds) *Boletim de Dinosauria*. In: Kellner, A., Henriques, D. & Rodrigues, T. (eds) *Boletim de Dinosauria*.
- Báez AM, Marsicano CA. 2001. A heterodontosaurid ornithischian dinosaur from the Upper Triassic of Patagonia. *Ameghiniana* 38: 271-279.
- Bakker, R. T. 1968. The superiority of dinosaurs. *Discovery*, 3, 11–22.
- Bakker, R. T. 1971. Dinosaur physiology and the origin of mammals. *Evolution*, 25, 636–658.
- Bakker, R. T. 1975. Dinosaur renaissance. *Scientific American*, 232, 58–78.
- Bakker R. T. 1977. Tetrapod mass extinctions: a model of the regulation of speciation rates and immigration by cycles of topographic diversity. In *Patterns of evolution as illustrated by the fossil record* (ed. Hallan A., editor.), pp. 439–468 New York, NY: Elsevier Scientific Publishing Company.
- Bakker, R.T. & Galton, P.M. 1974. Dinosaur monophyly and a new class of vertebrates. *Nature*, 248, 168–172.
- Barrett PM, Butler RJ, Mundil R, Scheyer TM, Irmis RB, Sánchez-Villagra MR. 2014. A palaeoequatorial ornithischian and new constraints on early dinosaur diversification. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 281(1791), 20141147.

- Barrett PM, Butler RJ, Twitchett RJ, Hutt S. 2011. New material of *Valdosaurus canaliculatus* (Ornithischia: Ornithopoda) from the Lower Cretaceous of southern England. *Studies on Fossil Tetrapods* (86): 131-163.
- Barrett PM, Upchurch P. 2007. The evolution of feeding mechanisms in early sauropodomorph dinosaurs. *Special Papers in Palaeontology*: 91-112.
- Barrett, P. M. 2000. Prosauropods and iguanas: speculation on the diets of extinct reptiles. In: Sues, H.-D. (ed.) *Evolution of Herbivory in Terrestrial Vertebrates: Perspectives from the Fossil Record*. Cambridge University Press, Cambridge, 42–78.
- Barrett, P. M., Butler, R. J. & Nesbitt, S. J. 2011. The roles of herbivory and omnivory in early dinosaur evolution. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 101, 383–396.
- Baumel, J.J., and Witmer, L.M. 1993. Osteologia. In: J.J. Baumel, S.A. King, J.E. Breazile, H.E. Evans, and J.C. Venden Berge (Eds.), *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium, 2nd edition*. Publications of the Nuttall Ornithological Club, Cambridge, Massachusetts, p. 45–132.
- Becerra MG, Pol D, Marsicano CA, Rauhut OW. 2014. The dentition of *Manidens condorensis* (Ornithischia; Heterodontosauridae) from the Jurassic Cañadón Asfalto Formation of Patagonia: morphology, heterodonty and the use of statistical methods for identifying isolated teeth. *Historical Biology* 26(4): 480-492.
- Bennett, S. C. 1996. The phylogenetic position of the Pterosauria within Archosauromorpha. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 118, 261–308.

- Benson, R. B. J., Butler, R. J. & Carrano, M. T. 2012. Air-filled postcranial bones in theropod dinosaurs: physiological implications and the ‘reptile’-bird transition. *Biological Reviews*, 87, 168–193.
- Benton, M. J. & Walker, A. 2011. *Saltopus*, a dinosauriform from the Upper Triassic of Scotland. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 101, 285–299.
- Benton, M. J. 1983. Dinosaur success in the Triassic; a noncompetitive ecological model. *The Quarterly Review of Biology*, 58, 29–55.
- Benton, M. J. 1985. Classification and phylogeny of diapsid reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 84, 97–164.
- Benton, M. J. 1999. *Scleromochlus taylori* and the origin of dinosaurs and pterosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 354, 1423–1446.
- Benton, M. J. 2004. Origin and relationships of Dinosauria. In: Weishampel, D. B., Dodson, P. & Osmolska, H. (eds) *The Dinosauria*, 2nd edn. University of California Press, Berkeley, 7–19.
- Bittencourt J, Kellner AWA. 2009. The anatomy and phylogenetic position of the Triassic dinosaur *Staurikosaurus pricei* (Colbert, 1970). *Zootaxa* 2079: 156.
- Bittencourt JS, Arcucci AB, Marsicano CA, Langer MC. 2014. Osteology of the Middle Triassic archosaur *Lewisuchus admixtus* Romer (Chañares Formation, Argentina), its inclusivity, and relationships amongst early dinosauromorphs. *Journal of Systematic Palaeontology* 0: 1-31,

- Bonaparte JF. 1970. Annotated list of the South American Triassic tetrapods; pp. 665-682 in S. H. Haughton (ed.), Second Gondwana Symposium, Proceedings and Papers. Council of Scientific and Industrial Research, July-August 1970, Cape Town and Johannesburg.
- Bonaparte JF. 1972. Los tetrápodos del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triásico superior). *Opera Lilloana* 22: 1-183.
- Bonaparte, J. F. 1975. Nuevos materiales de *Lagosuchus talampayensis* Romer (Thecodontia-Pseudosuchia) y su significado en el origen de los Saurischia. Chañarensis inferior, Triásico Medio de Argentina. *Acta Geologica Lilloana*, 13, 5-90.
- Bonaparte JF. 1976. *Pisanosaurus mertii* Casimiquela and the origin of the Ornithischia. *Journal of Paleontology* 50: 808-820.
- Bonaparte, J. F. 1982. Classification of the Thecodontia. Géobios, Mémoire Spécial, 6, 99-112.
- Bonaparte, J. F. 1984. Locomotion in rauisuchid thecodonts. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 3, 210-218.
- Bonaparte JF. 1996. Dinosaurios de América del sur. *Museo Argentino de Ciencias Naturales*.
- Bonaparte, J.F. 1997. El Triásico de San Juan-La Rioja, Argentina, y sus Dinosaurios. Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires, 190 pp.
- Bonaparte JF. 1999. Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha. *Ameghiniana* 36(2): 115-187.

- Bonaparte JF, Pumares JA. 1995. Notas sobre el primer craneo de *Riojasaurus incertus* (Dinosauria, Prosauropoda, Melanorosauridae) del Triásico superior de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 32(4): 341-349.
- Bonaparte, J. F., Ferigolo, J. & Ribeiro, A. M. 1999. A new Early Late Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil. National Science Museum
- Bonaparte, J.F., Brea, G., Schultz, C.L., and Martinelli, A.G. 2007. A new specimen of *Guaibasaurus candelariensis* (basal Saurischia) from the Late Triassic Caturrita Formation of southern Brazil. *Historical Biology*, 19(1): 73-82.
- Bossi, G.E. 1971. Análisis de la Cuenca Ischigualasto-Ischichuca. I Congreso Hispano-Latinoamericano de Geología Económica, 2: 234-245.
- Boyd CA. 2015. The systematic relationships and biogeographic history of ornithischian dinosaurs. *PeerJ* 3:e1523
- Brinkman, D. B. & Sues, H.-D. 1987. A staurikosaurid dinosaur from the Upper Triassic Ischigualasto Formation of Argentina and the relationships of the Staurikosauridae. *Palaeontology*, 30, 493–503.
- Britt BB. 1993. *Pneumatic Postcranial Bones in Dinosaurs and Other Archosaurs*. PhD Thesis. University of Calgary, Calgary, Canada, 383 pp.
- Brusatte, S. L., Benton, M. J., Desojo, J. B. & Langer, M. C. 2010. The higher-level phylogeny of Archosauria (Tetrapoda: Diapsida). *Journal of Systematic Palaeontology*, 8, 3–47.

- Brusatte, S. L., Niedzwiedzki, G. & Butler, R. J. 2011. Footprints pull origin and diversification of dinosaur stem lineage deep into Early Triassic. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences*, 278, 1107–1113.
- Butler RJ, Galton PM, Porro LB, Chiappe LM, Henderson DM, Erickson GM. 2010. Lower limits of ornithischian dinosaur body size inferred from a new Upper Jurassic heterodontosaurid from North America. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 277(1680): 375-381.
- Butler RJ, Porro LB, Galton PM, Chiappe LM. 2012. Anatomy and cranial functional morphology of the small-bodied dinosaur *Fruitadens haagarorum* from the Upper Jurassic of the USA. *PloS one* 7(4), e31556.
- Butler RJ, Smith RMH, Norman DB. 2007. A primitive ornithischian dinosaur from the late Triassic of South Africa, and the early evolution and diversification of Ornithischia. *Proceedings of the Royal Society of London. Biological Sciences* 274: 2041-2046.
- Butler RJ, Upchurch P, Norman DB. 2008. The phylogeny of the ornithischian dinosaurs. *Journal of Systematic Palaeontology* 6: 1-40.
- Butler RJ. 2005. The “fabrosaurid” ornithischian dinosaurs of the upper Elliot Formation (Lower Jurassic) of South Africa and Lesotho. *Zoological Journal of Linnean Society* 145: 175-218.
- Butler RJ. 2010. The anatomy of the basal ornithischian dinosaur *Eocursor parvus* from the lower Elliot Formation (Late Triassic) of South Africa. *Zoological Journal of the Linnean Society* 160: 648-684.
- Butler, R. J., Barrett, P.M.& Gower, D. J. 2009. Postcranial skeletal pneumaticity and air-sacs in the earliest pterosaurs. *Biology Letters*, 5, 557–560.

- Butler, R. J., Barrett, P. M. & Gower, D. J. 2012. Reassessment of the evidence for postcranial skeletal pneumaticity in Triassic archosaurs, and the early evolution of the avian respiratory system. *PLoS One*, 7, e34094.
- Cabreira, S.F.; C.L. Schultz, J.S. Bittencourt, M.B. Soares, D.C. Fortier, L.R. Silva and M.C. Langer. 2011. New stem-sauropodomorph (Dinosauria, Saurischia) from the Triassic of Brazil. *Naturwissenschaften* 98: 1035-1040.
- Carpenter, K. 2002. Forelimb biomechanics of nonavian theropod dinosaurs in predation. *Senckenbergiana Lethaea*, 82, 59–76.
- Casimiquela RM. 1967. Un nuevo dinosaurio ornitisquio Triásico (*Pisanosaurus mertii*; Ornithopoda) de la Formacion Ischigualasto, Argentina. *Ameghiniana* 5: 47-64.
- Charig, A.J., 1956, New Triassic archosaurs from Tanganyika, including *Mandasuchus* and *Teleocrater*. Dissertation, Cambridge University. 157 pp.
- Charig, A. J. 1984. Competition between therapsids and archosaurs during the Triassic period; a review and synthesis of current theories. In: Ferguson, M.W. J. (ed.) *Symposia of the Zoological Society of London*. Academic Press, London, 52, 597–628.
- Charig, A.J., and Crompton, A.W. 1974. The alleged synonymy of *Lycorhinus* and *Heterodontosaurus*. *Annals of South African Museum* 64:167-189.
- Charig A.J., & Milner A.C. 1997. *Baryonyx walkeri*, a fish-eating dinosaur from the Wealden of Surrey. *Bulletin of Natural History Museum, Geology Series* 53: 1170.
- Chatterjee S. 1974. A rhynchosaur from the Upper Triassic Maleria Formation of India. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 267: 209-261.

- Chatterjee, S. 1984. A new ornithischian dinosaur from the Triassic of North America. *Naturwissenschaften*, 71, 630–631.
- Chatterjee, S. 1987. A new theropod dinosaur from India with remarks on the Gondwana-Laurasia connection in the Late Triassic. In: McKenzie, G.D. (ed.). *Gondwana 6: Stratigraphy, Sedimentology and Paleontology*. Geophys. Monogr. 41: 183–189.
- Chatterjee, S. 1991. Cranial anatomy and relationships of a new Triassic bird from Texas. *Phil. Trans. Roy. Soc. B* 332: 277–346.
- Chatterjee, S. 1999. *Protoavis* and the early evolution of birds. *Palaeontographica Abt. A* 254: 1–100.
- Claessens, L. P. A. M., O'Connor, P.M. & Unwin, D. M. 2009. Respiratory evolution facilitated the origin of pterosaur flight and aerial gigantism. *PLoS One*, 4, e4497.
- Colbert E.H. 1989. The Triassic dinosaur *Coelophysis*. *Museum of Northern Arizona Bulletin* 57: 1-174.
- Colbert, E.H., 1981. A primitive ornithischian dinosaur from the Kayenta Formation of Arizona. *Museum of Northern Arizona Bulletin* 53: 1-61.
- Cooper M.R. 1981. The prosauropod dinosaur *Massospondylus caritanus* Owen from Zimbabwe: its biology, mode of life and phylogenetic significance. *Occasional Papers of the National Museum*.
- Colbert E. H. 1984. Mesozoic reptiles, India and Gondwanaland. *Ind. J. Earth Sci.* 11, 25–37
- Cooper MR. 1985. A revision of the ornithischian dinosaur *Kangnasaurus coetzeei* Haughton, with a classification of the Ornithischia. *Annals of South African Museum* 95: 281-317.

- Coria, R. A. 2016. An overview of the ornithischian dinosaurs from Argentina. En: Agnolin, F.L., Lio, G., Brissón, F., Chimento, N., & Novas, F.E. (eds.) *Historia Evolutiva y Paleobiogeográfica de los Vertebrados de América del Sur. Contribuciones del MACN*, 6: 109 – 117.
- Crompton, A.W., Attridge, J. 1986. Masticatory apparatus of the larger herbivores during late Triassic and Early Jurassic times; pp. 223-236 in K. Padian (ed.), *The Beginning of the Age of Dinosaurs: Faunal Change Across the Triassic Jurassic Boundary*. Cambridge University Press, New York.
- Delcourt, R. y Azevedo, S.A.K. 2013. New information on the scapular musculature of *Saturnalia tupiniquim* (Dinosauria, Saurischia). *GAEA*, 8: 1-15.
- Dzik J. 2003. A beaked herbivorous archosaur with dinosaur affinities from the early late Triassic of Poland. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 556-574.
- Dzik, J. & Sulej, T. 2007. A review of the Early Triassic Krasiejów biote from Silesia, Poland. *Paleontologia Polonica*, 64, 3–27.
- Dzik, J. 2003. A beaked herbivorous archosaur with dinosaur affinities from the early Late Triassic of Poland. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23, 556–574.
- Erickson, G. M., Curry Rogers, K. & Yerby, S. A. 2001. Dinosaurian growth patterns and rapid avian growth rates. *Nature*, 412, 429–433.
- Ewer, R. F. 1965. The anatomy of the thecodont reptile *Euparkeria capensis* Broom. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B* 248: 379–435.

- Ezcurra, M.D. 2006. A review of the systematic position of the dinosauriform archosaur *Eucoelophysis baldwini* (Sullivan and Lucas, 1999) from the Upper Triassic of New Mexico, USA. *Geodiversitas* 28: 649-684.
- Ezcurra, M.D. 2010. A new early dinosaur (Saurischia: Sauropodomorpha) from the late Triassic of Argentina: a reassessment of dinosaur origin and phylogeny. *Journal of Systematic Palaeontology* 8: 371-425.
- Ezcurra, M.D. 2016. The phylogenetic relationships of basal archosauromorphs, with an emphasis on the systematics of proterosuchian archosauriforms. *PeerJ*, 4: e1778.
- Ezcurra, M.D. y Martínez, R. 2016. Dinosaur precursors and early dinosaurs of Argentina. En: Agnolin, F.L., Lio, G., Brissón, F., Chimento, N., & Novas, F.E. (eds.) *Historia Evolutiva y Paleobiogeográfica de los Vertebrados de América del Sur. Contribuciones del MACN*, 6: 97 – 107.
- Farmer, C.G. & Sanders, K. 2010. Unidirectional airflow in the lungs of alligators. *Science*, 327, 338–340.
- Fechner, R. 2009. Morphofunctional evolution of the pelvic girdle and hindlimb of Dinosauromorpha on the lineage to Sauropoda. PhD dissertation, Ludwigs Maximilians Universität, München.
- Fedak, T.J. and Galton, P.M. 2007. New information on the braincase and skull of *Anchisaurus polyzelus* (Lower Jurassic, Connecticut, USA; Saurischia: Sauropodomorpha): implications for sauropodomorph systematics. *Special Papers in Palaeontology*, 77, 245–260
- Ferigolo, J., Langer, M.C. 2007. A late Triassic dinosauriform from south Brazil and the origin of the ornithischian predeontary bone. *Historical Biology* 19: 23-33.

- Ferigolo, J. & Langer, M. C. 2007. A Late Triassic dinosauriform from south Brazil and the origin of the ornithischian predentary bone. *Historical Biology*, 19, 23–33.
- Fiorelli, L.E., Ezcurra, M.D., Hechenleitner, M.E., Argarañaz, E., Taborda, J.R.A., Trotteyn, M.J., von Baczko, M.B., y Desojo, J.B. 2013. The oldest known communal latrines provide evidence of gregarism in Triassic megaherbivores. *Sci. Rep.* 3: 3348.
- Flynn, J.J., Nesbitt, S.J., Parrish, J.M., Ranivoharimanana, L., Wyss, A.R. 2010. A new species of *Azendohsaurus* (Diapsida: Archosauromorpha) from the Triassic Isalo Group of southwestern Madagascar: cranium and mandible. *Palaeontology* 53(3): 669-688.
- Fostowicz-Frelik, L. & T. Sulej. 2010. Bone histology of *Silesaurus opolensis* Dzik, 2003 from the Late Triassic of Poland. *Lethaia* 43: 137–148.
- Fraser, N., Padian, K., Walkden, G. & Davis, A. 2002. Basal dinosauriform remains from Britain and the diagnosis of the Dinosauria. *Palaeontology*, 45, 79–95.
- Frenguelli, J. 1944. Apuntes acerca del Paleozoico superior del Noroeste Argentino. *Revista del Museo de La Plata*, 2: 213-265.
- Frenguelli, J. 1948. Estratigrafía y Edad del llamado Rético en la Argentina. *Anales de la Sociedad Científica de Estudios Geográficos, CAEA*, 8: 159-309.
- Galton, P.M., Powell, H.P. 1980. The ornithischian dinosaur *Camptosaurus prestwichii* from the Upper Jurassic of England. *Palaeontology* 23(2): 411-443.
- Galton, P.M. 1972. Classification and evolution of ornithopod dinosaurs. *Nature* 239: 464-466.
- Galton, P.M. 1973. The cheeks of ornithischian dinosaurs. *Lethaia* 6: 67-89.

- Galton, P.M. 1974. The Ornithischian Dinosaur *Hypsilophodon* from the Wealdon of the Isle of Wight. *Trustees of the British Museum (Natural History), Geology* 25: 1-152.
- Galton, P.M. 1976. Prosauropod dinosaurs (Reptilia: Saurischia) of North America. *Postilla* 169: 1–98.
- Galton, P.M. 1986. Herbivorous adaptations of late Triassic and early Jurassic dinosaurs. In: Padian K, editor. *The beginning of the age of dinosaurs*. New York, NY: Cambridge University Press; p 203-221.
- Galton, P.M. 2014. Notes on the postcranial anatomy of the heterodontosaurid dinosaur *Heterodontosaurus tucki*, a basal ornithischian from the Lower Jurassic of South Africa. *Revue de Paléobiologie*, 33 (1): 97-141.
- Galton, P. y Kermack, D. 2010. The anatomy of *Pantydraco caducus*, a very basal sauropodomorph dinosaur from the Rhaetian (Upper Triassic) of South Wales UK. *Revue de Paleobiologie* 29(2): 341-404.
- Galton, P.M., Yates, A.M., & Kermack, D. 2007. *Pantydraco* n. gen. for *Thecodontosaurus caducus* Yates, 2003, a basal sauropodomorph dinosaur from the Upper Triassic or Lower Jurassic of South Wales, UK. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen* 243 (1): 119–125.
- Gauthier, J. A. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. *Memoirs of the California Academy of Science*, 8, 1–55.
- Gauthier, J.A., Nesbitt, S.J., Schachner, E.R., Bever, G.S., & Joyce, W.G. 2011. The Bipedal Stem Crocodylian *Poposaurus gracilis*: Inferring Function in Fossils and Innovation in Archosaur Locomotion. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 52(1): 107-126.

- Gilmore, C.W. 1920. Osteology of the carnivorous Dinosauria in the United States National Museum, with special reference to the genera *Antrodemus* (*Allosaurus*) and *Ceratosaurus*. *Bulletin of the United States National Museum* 110: 1-150.
- Goloboff PA., Farris JS, Nixon KC. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24(5), 774-786.
- Gower, D. J. 2001. Possible postcranial pneumaticity in the last common ancestor of birds and crocodylians: evidence from *Erythrosuchus* and other Mesozoic archosaurs. *Naturwissenschaften*, 88, 119–122.
- Griffin, C.T. & S.J. Nesbitt. 2016. The histology and femoral ontogeny of the Middle Triassic (?late Anisian) dinosauriform *Asilisaurus kongwe* and implications for the growth of early dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*. DOI: 10.1080/02724634.2016.1111224
- Groeber, P. y Stipanovic P.N. 1953. Triásico. En: Geografía de la República Argentina, II. GAEA, Sociedad Argentina de Estudios Geográficos.
- Henning, W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin. 344 pp.
- Hunt, A.P., Lucas, S.G. 1994. Ornithischian dinosaurs from the Upper Triassic of the United States. In the shadow of the dinosaurs: *early Mesozoic tetrapods*, 225-241.
- Hutchinson, J. R. 2001. The evolution of the pelvic osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 131, 123–168.
- Irmis, R. B. 2011. Evaluating hypotheses for the early diversification of dinosaurs. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*,

- Irmis, R. B., Nesbitt, S. J., Padian, K., Smith, N. D., Turner, A. H., Woody, D. & Downs, A. 2007a. A Late Triassic dinosauriform assemblage from New Mexico and the rise of dinosaurs. *Science*, 317,
- Irmis, R. B., Parker, W. G., Nesbitt, S. J. & Liu, J. 2007b. Early ornithischian dinosaurs: the Triassic record. *Historical Biology*, 19, 3–22.
- Kammerer C.F., Nesbitt S.J., Shubin N.H. 2012. The first basal dinosauriform (Silesauridae) from the late Triassic of Morocco. *Acta Palaeontologica Polonica* 57: 277-284.
- Kammerer, C., Nesbitt, S. J. & Shubin, N. H. 2012. The first basal dinosauriform (Silesauridae) from the Late Triassic of Morocco. *Acta Palaeontologica Polonica*,
- Kokogian, D.S., Spalletti, L.A., Morel, E.M., Artabe, A.E., Martínez, R.N., Alcober, O.A., Milana, J.P. y Zavattieri A.M. 2001. Estratigrafía del Triásico argentino. En: A.E. Artabe, E.M. Morel y A.B. Zamuner (eds.), *El Sistema Triásico en la Argentina*. Fundación Museo de La Plata “Francisco Pascasio Moreno”, La Plata, pp. 23-54.
- Kubo, T. 2011. Evolution of bipedality and herbivory among Triassic dinosauriforms. *Memoir of the Fukui Prefectural Dinosaur Museum*, 10, 55–62.
- Langer, M. C. 2003. The pelvic and hind-limb anatomy of the stem-sauropodomorph *Saturnalia tupiniquim* (Late Triassic, Brazil). *Paleobios*, 23, 1–40.
- Langer, M. C. 2004. Basal Saurischia. In: Weishampel, D. B., Dodson, P. & Osmólska, H. (eds) *The Dinosauria*, 2nd edn. University of California Press, Berkeley, 25–46.
- Langer, M. C. & Benton, M. J. 2006. Early dinosaurs: a phylogenetic study. *Journal of Systematic Palaeontology*, 4, 309–358.

- Langer, M. C. & Ferigolo, C. D. 2013. The Late Triassic dinosauromorph *Sacisaurus agudoensis* (Caturrita Formation; Rio Grande do Sul, Brazil): anatomy and affinities. In: Nesbitt, S. J., Desojo, J. B. & Irmis, R. B. (eds) *Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin*. Geological Society, London, Special Publications,
- Langer MC, Abdala F, Richter M, Benton MJ. 1999. A sauropodomorph dinosaur from the Upper Triassic (Carnian) of southern Brazil. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Serie 2 Fascicule A, Sciences de la Terre et des Planètes* 329: 511-517.
- Langer, M. C., Bittencourt, J. S. & Schultz, C. L. 2011. A reassessment of the basal dinosaur *Guaibasaurus candelariensis*, from the Late Triassic Caturrita Formation of south Brazil. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 101, 301–332.
- Langer, M. C., Ribeiro, A. M., Schultz, C. L. & Ferigolo, J. 2007. The continental tetrapod-bearing Triassic of south Brazil. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 41, 201–218.
- Langer, M. C., Ezcurra, M. D., Bittencourt, J. S. & Novas, F. E. 2010. The origin and early evolution of dinosaurs. *Biological Reviews*, 85, 55–110.
- Lecuona, A. & J. B. Desojo. 2011. Hind limb osteology of *Gracilisuchus stipanicorum* (Archosauria: Pseudosuchia). *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 102, 105–128.
- Long RA, Murry PA. 1995. Late Triassic (Carnian and Norian) tetrapods from the southwestern United States. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 4: 1-254.

- Madsen, J.H. 1976. *Allosaurus fragilis*: A revised osteology. Utah Geol. Min. Surv. Bull. 109: 1–163.
- Madsen, J. H. & Welles, S. P. 2000. *Ceratosaurus* (Dinosauria, Theropoda): A Revised Osteology. Utah Geological Survey Miscellaneous Publications, Salt Lake City.
- Mancuso, A.C. & Caselli, A.T. 2012. Paleolimnology evolution in rift basins: the Ischigualasto-Villa Unión Basin (Central-Western Argentina) during the Triassic. *Sedimentary Geology*, 276: 38-54.
- Mancuso, A. C. & Marsicano, C. A. 2008. Paleoenvironments and taphonomy of a Triassic lacustrine system (Los Rastros Formation, central-western Argentina). *Palaios*, 23, 535–547.
- Mancuso, A.C., Gaetano, L., Leardi, J.M., Abdala, F., Arcucci, A. 2014. The Chañares Formation: a window to a Middle Triassic tetrapod community. *Lethaia*, 47: 244-265.
- Marsicano, C.A., R.B. Irmis, A.C. Mancuso, R. Mundil, and F. Chemale. 2015. The precise temporal calibration of dinosaur origins. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, DOI: 10.1073/pnas.1512541112.
- Martinez R.N., and Alcober O.A. 2009. A basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from the Ischigualasto Formation (Triassic, Carnian) and the early evolution of Sauropodomorpha. *PLoS One* 4(2): e4397.
- Martínez RN, Apaldetti C, Alcober OA, Colombi CE, Sereno PC, Fernandez E, Santi Malnis P, Correa GA, Abelin D. 2013. Vertebrate succession in the Ischigualasto Formation. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* 12: 10-30.

- Martínez RN, Sereno PC, Alcober OA, Colombi CE, Renne PR, Montañez IP, Currie BS. 2011. A basal dinosaur from the dawn of the dinosaur era in southwestern Pangaea. *Science* 331: 206-210.
- Milana, J.P. y Alcober, O.A. 1995. Modelo tectosedimentario de la cuenca triásica de Ischigualasto (San Juan, Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 49(3-4): 217-235.
- Nesbitt, S.J. 2011. The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 352: 1-292.
- Nesbitt, S. J., Irmis, R. B. & Parker, W. G. 2007. A critical reevaluation of the Late Triassic dinosaur taxa of North America. *Journal of Systematic Palaeontology*, 5, 209–243.
- Nesbitt, S.J. & Ezcurra, M.D. 2015. The early fossil record of dinosaurs in North America: A new neotheropod from the base of the Upper Triassic Dockum Group of Texas. *Acta Palaeontologica Polonica* 60. doi:10.4202/app.00143.2014
- Nesbitt, S. J., Irmis, R. B., Parker, W. G., Smith, N. D., Turner, A. H. & Rowe, T. 2009. Hindlimb osteology and distribution of basal dinosauriforms from the Late Triassic of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29, 498–516.
- Nesbitt, S.J., Smith, N.D., Irmis, R.B., Turner, A.H., Downs, A., Norell, M.A. 2009. A complete skeleton of a late Triassic saurischian and the early evolution of dinosaurs. *Science*, 326: 1530-1533.
- Nesbitt, S. J., Sidor, C. A., Irmis, R. B., Angielczyk, K. D., Smith, R.M.H.&Tsuji, L. A. 2010. Ecologically distinct dinosaurian sister-group shows early diversification of Ornithodira. *Nature*, 464, 95–98.

- Nesbitt, S. J., Barrett, P. M., Werning, S., Sidor, C. A. & Charig, A. J. 2013. The oldest dinosaur? A Middle Triassic dinosauriform from Tanzania". *Biol. Lett.* doi:10.1098/rsbl.2012.0949
- Niedzwiedzki, G., Piechowski, R. & Sulej, T. 2009. New data on the anatomy and phylogenetic position of *Silesaurus opolensis* from the late Carnian of Poland. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29, 155A.
- Niedzwiedzki, G., S.L. Brusatte, T. Sulej, R.J. Butler. 2014. Basal dinosauriform and theropod dinosaurs from the mid-late Norian (Late Triassic) of Poland: implications for Triassic dinosaur evolution and distribution. *Palaeontology*, 57: 1121-1142.
- Norman DB, Weishampel DB. 1990. Iguanodontidae and related ornithopods. *The Dinosauria. University of California Press, Berkeley*: 510-533.
- Norman DB, Witmer LM, Weishampel DB. 2004. Basal Ornithischia. In: Weishampel DB, Dodson P, Osmólska H, editors. *The Dinosauria*. 2nd ed. Berkeley, CA: University of California Press. p 325-334.
- Norman DB, Crompton AW, Butler RJ, Porro LB, Charig AJ. 2011. The Lower Jurassic ornithischian dinosaur *Heterodontosaurus tucki* Crompton and Charig, 1962: cranial anatomy, functional morphology, taxonomy, and relationships. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163(1): 182-276.
- Novas, F. E. 1989. The tibia and tarsus in Herrerasauridae (Dinosauria, incertae sedis) and the origin and evolution of the dinosaurian tarsus. *Journal of Paleontology*, 63, 677–690.

- Novas, F.E. 1992a. La evolución de los dinosaurios carnívoros. In: Sanz, J. L. & Buscalioni, A. (eds) Los dinosaurios y su entorno biótico. Actas II Curso de Paleontología en Cuenca. Ayuntamiento de Cuenca, Spain, 125–163.
- Novas, F.E. 1992b. Phylogenetic relationships of the basal dinosaurs, the Herrerasauridae. *Palaeontology*, 35, 51–62.
- Novas, F.E. 1993. New information on the systematics and postcranial skeleton of *Herrerasaurus ischigualastensis* (Theropoda:Herrerasauridae) from the Ischigualasto Formation (upper Triassic) of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 400-423.
- Novas, F. E. 1996. Dinosaur monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16, 723–741.
- Novas, F.E. 2009. *The Age of Dinosaurs in South America*. Indiana University Press, Indiana: 1-536.
- Novas, F.E., y Agnolin, F.L. 2015. *Lagerpeton chanarensis* Romer (Archosauriformes): A derived proterochampsian from the middle Triassic of NW Argentina. V Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, p. 56
- Novas, F.E., Agnolin, F.L., y Ezcurra, M.D. 2015. Taxonomy of basal dinosauriforms: Evidence provided by a new specimen from the Triassic Chañares Formation, NW Argentina. V Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, p. 58.
- Novas, F. E.; Salgado, L.; Suárez, M.; Agnolín, F. L.; Ezcurra, M. N. D.; Chimento, N. S. R.; de la Cruz, R.; Isasi, M. P.; Vargas, A. O.; Rubilar-Rogers, D. 2015. An enigmatic plant-eating theropod from the Late Jurassic period of Chile. *Nature* doi:10.1038/nature14307.

- O'Connor, P. M. & Claessens, L. P. 2005. Basic avian pulmonary design and flow-through ventilation in nonavian theropod dinosaurs. *Nature*, 436, 253–256.
- O'Connor, P. M. 2004. Pulmonary pneumaticity in the postcranial skeleton of extant Aves: a case study examining Anseriformes. *Journal of Morphology*, 261, 141–161.
- O'Connor, P. M. 2006. Postcranial pneumaticity: an evaluation of soft-tissue influences on the postcranial skeleton and the reconstruction of pulmonary anatomy in archosaurs. *Journal of Morphology*, 267, 1199–1226.
- Olsen, P. E., Kent, D. V. & Whiteside, J. H. 2011. Implications of the Newark Supergroup-based astrochronology and geomagnetic polarity time scale (Newark-APTS) for the tempo and mode of the early diversification of the Dinosauria. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 101, 201–229.
- Otero, A., C. Apaldetti & D. Pol. 2016. Basal Sauropodomorpha (Dinosauria, Saurischia) of Gondwana. En: Agnolin, F.L., Lio, G., Brissón, F., Chimento, N., & Novas, F.E. (eds.) *Historia Evolutiva y Paleobiogeográfica de los Vertebrados de América del Sur. Contribuciones del MACN*, 6: 119-128.
- Otero, A., Krupandan, E., Pol, D., Chinsamy, A., & Choiniere, J. 2015. A new basal Sauropodiform from South Africa and the phylogenetic relationships of basal sauropodomorphs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 174: 589-634.
- Padian, K. 1984. The origin of the pterosaurs. In: Reif, W. E. & Westphal, F. (eds) *Third Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short Papers*. Attempto Verlag, Tübingen, 163–168.
- Padian, K. 2008. Were pterosaur ancestors bipedal or quadrupedal?: morphometric, functional and phylogenetic considerations. *Zitteliana Reihe B*, 28, 21–33.

- Padian, K., De Ricqlès, A. J. & Horner, J. R. 2001. Dinosaurian growth rates and bird origins. *Nature*, 412, 405–408.
- Parker WG, Irmis RB, Nesbitt SJ, Martz JW, Browne LS. 2005. The late Triassic pseudosuchian *Revueltosaurus callenderi* and its implications for the diversity of early ornithischian dinosaurs. *Proceedings of Royal Society of London, Biological Sciences* 272: 963-969.
- Parrish, J. M. 1993. Phylogeny of the Crocodylotarsi, with reference to archosaurian and crurotarsan monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13, 287–308.
- Paul G.S. 1984a. The segnosaurian dinosaurs: Relics of the prosauropod ornithischian transition? *Journal of Vertebrate Paleontology* 4: 507-515.
- Paul, G. S. 1984b. The archosaurs: a phylogenetic study. In: Reif, W.-E. & Westphal, F. (eds) *Third Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short Papers*. Attempto Verlag, Tübingen, 175–180.
- Peacock, B., Sidor, C., Nesbitt, S. & Angielczyk, K. 2011. New data on the archosaur fauna of the Middle Triassic (Anisian) Ntawere Formation of Zambia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31, 172.
- Peacock B, Sidor C, Nesbitt S, Smith RMH, Steyer JS, Angielczyk K. 2013. A new silesaurid from the upper Ntawere Formation of Zambia (Middle Triassic) demonstrates the rapid diversification of Silesauridae (Avemetatarsalia, Dinosauriformes). *Journal of Vertebrate Paleontology* 33: 1127-1137.
- Piechowski, R., Taranda, M., & Dzik, J. 2014. Skeletal variation and ontogeny of the Late Triassic Dinosauriform *Silesaurus opolensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34(6): 1383–1393.

- Piechowski, R. & Dzik, J. 2010. The axial skeleton of *Silesaurus opolensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30, 1127–1141.
- Pol D, Powell JE. 2007. New information on *Lessemsaurus sauropoides* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the late Triassic of Argentina. *Special Papers in Palaeontology* 77: 223-243.
- Pol, D., Rauhut, O. W. M. & Becerra, M. 2011. A Middle Jurassic heterodontosaurid dinosaur from Patagonia and the evolution of heterodontosaurids. *Naturwissenschaften*,
- Rauhut OWM. 2003. The interrelationships and evolution of basal theropod dinosaurs. *Special Papers in Palaeontology* 69, 1-214.
- Remes, K. 2007. Evolution of the pectoral girdle and forelimb in Sauropodomorpha (Dinosauria, Saurischia): osteology, myology and function. PhD dissertation, Ludwigs Maximilians Universität, München.
- Rewcastle, S. C. 1980. Form and function in lacertilian knee and mesotarsal joints: a contribution to the analysis of sprawling locomotion. *J. Zool., Lond.* 191, 147–170.
- Ricqles, A. D., Padian, K. & Horner, J. R. 2003. On the bone histology of some Triassic pseudosuchian archosaurs and related taxa. *Annales de Paléontologie*, 89, 67–101.
- Ricqles, A. D., Padian, K., Knoll, F. & 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, 57–76.

- Rogers, R. R., Swisher, C. C. III, Sereno, P. C., Monetta, A. M., Forster, C. A. & Martínez, R. N. 1993. The Ischigualasto tetrapod assemblage (Late Triassic, Argentina) and $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of dinosaur origins. *Science*, 260, 794–797.
- Rogers, R. R., Arcucci, A. B., Abdala, F., Sereno, P. C., Forster, C. A. & May, C. L. 2001. Paleoenvironment and taphonomy of the Chañares Formation tetrapod assemblage (Middle Triassic), northwestern Argentina: spectacular preservation in volcanogenic concretions. *Palaios*, 16, 461–481.
- Romer, A. S. 1966. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. I. Introduction. *Breviora*, 247, 1–14.
- Romer, A. S. 1971. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. X. Two new but incompletely known long-limbed pseudosuchians. *Breviora*, 378, 1–10.
- Romer, A. S. 1972a. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XIV. *Lewisuchus admixtus*, gen. et sp. nov., a further thecodont from the Chañares beds. *Breviora*,
- Romer, A. S. 1972b. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XV. Further remains of the thecodonts *Lagerpeton* and *Lagosuchus*. *Breviora*, 394, 1–7.
- Romer, A.S. y Jensen, J.A. 1966. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. II. Sketch of the geology Río Chañares – Río Gualo Region. *Breviora* 252: 1-20.
- Sampson SD, Witmer LM, Forster CA, Krause DW, O'Connor PM, Dodson P, Ravoavy F. 1998. Predatory dinosaur remains from Madagascar: Implications for the Cretaceous biogeography of Gondwana. *Science* 280: 1048-1051.

- Santa Luca AP. 1980. The postcranial skeleton of *Heterodontosaurus tucki* (Reptilia, Ornithischia) from the Stormberg of South Africa. *Annals of the South African Museum* 79: 159-211.
- Schachner, E. R., Lyson, T. R. & Dodson, P. 2009. Evolution of the respiratory system in nonavian theropods: evidence from rib and vertebral morphology. *The Anatomical Record*, 292, 1501–1513.
- Sereno, P.C. 1986. Phylogeny of the birdhipped dinosaurs (Order Ornithischia). *National Geographic Society Research* 2: 234-256.
- Sereno, P.C. 1991a. *Lesothosaurus*, “fabrosaurids”, and the early evolution of the Ornithischia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 11:168-197.
- Sereno, P. C. 1991b. Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. *Memoir of the Society of Vertebrate Paleontology*, 2, 1–53.
- Sereno, P.C. 1993. The pectoral girdle and forelimb of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *J. Vert. Paleontol.* 13: 425–450.
- Sereno, P. C. 1997. The origin and evolution of dinosaurs. *Annual Reviews in Earth and Planetary Science*, 25, 435–489.
- Sereno, P.C. 1999. The evolution of dinosaurs. *Science* 284(5423): 2137-2147.
- Sereno, P.C. 2007. Basal Sauropodomorpha: historical and recent phylogenetic hypotheses, with comments on *Ammosaurus major* (Marsh, 1889). *Special Papers in Palaeontology*, 77, 261–289.
- Sereno, P.C. 2012 Taxonomy, morphology, masticatory function and phylogeny of heterodontosaurid dinosaurs. *Zookeys* (226): 1-225.

- Sereno, P. C., and Novas, F. E. 1993. The skull and neck of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *J. Vert. Paleontol.* 13: 451–476.
- Sereno, P.C., Martínez, R.N. & Alcober, O.A. 2013. Osteology of *Eoraptor lunensis* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology* 32: 83-179.
- Sereno, P. C. & Arcucci, A. B. 1994a. Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Lagerpeton chanarensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13, 385–399.
- Sereno, P. C. & Arcucci, A. B. 1994b. Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Marasuchus lilloensis*, gen. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14, 53–73.
- Spielmann, J.A., Lucas, S.G., Hunt, A.P., and Heckert. 2006. Reinterpretation of the holotype of *Malerisaurus langstoni*, a diapsid reptile from the Upper Triassic Chinle Group of West Texas. *The Triassic-Jurassic Terrestrial Transition*. New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin 37:543-547.
- Stipanovic, P.N. y Bonaparte, J.F. 1979. Cuenca Triásica de Ischigualasto-Villa Unión (Provincias de La Rioja y San Juan). En: J.C.M. Turner (ed.), *2º Simposio de Geología Regional Argentina*. *Academia Nacional de Ciencias*, 1, Córdoba (1976), pp. 523-575.
- Sues, H.-D.; Nesbitt, S.J.; Berman, D.S.; and Henrici, A.C. 2011. A late-surviving basal theropod dinosaur from the latest Triassic of North America. *Proceedings of the Royal Society B*, 278 (1723): 3459–3464.
- Sullivan, R. M. & Lucas, S. G. 1999. *Eucoelophysis baldwini*, a new theropod dinosaur from the Upper Triassic of New Mexico, and the status of the original types of *Coelophysis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19, 81–90.

- Thulborn RA. 1971. Origins and evolution of ornithischian dinosaurs. *Nature* 234:75-78.
- Thulborn RA. 1972. The postcranial skeleton of the Triassic ornithischian dinosaur *Fabrosaurus australis*. *Palaeontology* 15: 29-60.
- Thulborn, R.A. 1974. A new heterodontosaurid dinosaur (Reptilia: Ornithischia) from the Upper Triassic Red Beds of Lesotho. *Zoological Journal of the Linnean Society* 55:151-175.
- Thulborn, T. 2006. On the tracks of the earliest dinosaurs: implications for the hypothesis of dinosaurian monophyly. *Alcheringa* 30(2): 273-311.
- Von Baczko, M.B., Desojo, J.B., Pol, D. 2014 Anatomy and phylogenetic position of *Venaticosuchus rusconii* (Bonaparte, 1970) (Archosauria, Pseudosuchia), from the Ischigualasto Formation (Late Triassic), La Rioja, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34: 1342-1356.
- Wedel, M. J. 2003. Vertebral pneumaticity, air sacs, and the physiology of sauropod dinosaurs. *Paleobiology*, 29, 243–255.
- Wedel, M. 2007. What pneumaticity tells us about ‘prosauropods’, and vice versa. *Special Papers in Palaeontology*, 77, 207–222.
- Wedel, M. J. 2009. Evidence for bird-like air sacs in saurischian dinosaurs. *Journal of Experimental Zoology*, 311A, 611–628.
- Weishampel D.B, Witmer L.M. 1990. *Lesothosaurus*, *Pisanosaurus* and *Technosaurus*. In: Weishampel DB, Dodson P, Osmo’ lska H, editors. *The Dinosauria*. Berkeley, CA: University of California Press. p 416-425.

- Weishampel, D.B. 1984. Evolution of jaw mechanisms in ornithomimid dinosaurs. *Advances in Anatomy and Cell Biology* 87: 1109.
- Welles, S.P. 1984. *Dilophosaurus wetherilli* (Dinosauria, Theropoda) osteology and comparisons. *Palaeontographica* 185: 85-180.
- Wilson, J.A. 1999. A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 639-653.
- Wilson J.A., D'Emic, M.D., Ikejiri, T., Moacdieh, E.M., and Whitlock, J.A. 2014. A Nomenclature for Vertebral Fossae in Sauropods and Other Saurischian Dinosaurs. PlosOne, e17114.
- Witmer, L. M. 1995. Homology of facial structures in extant archosaurs (birds and crocodylians), with special reference to paranasal pneumaticity and nasal conchae. *Journal of Morphology*, 225, 269–327.
- Witmer, L. M. 1997. The evolution of the antorbital cavity of archosaurs: a study in soft-tissue reconstruction in the fossil record with an analysis of the function of pneumaticity. *Memoirs of the Society of Vertebrate Paleontology, Journal of Vertebrate Paleontology* 17(Supplement to 1):1–73.
- Yates, A.M. 2003. The species taxonomy of the sauropodomorph dinosaurs from the Lowenstein Formation (Norian, Late Triassic) of Germany. *Palaeontology* 46: 317-337.
- Yates, A. M. 2004. *Anchisaurus polyzelus* (Hitchcock): The smallest known sauropod dinosaur and the evolution of gigantism among sauropodomorph dinosaurs. *Postilla*, 230, 1-58.

- Yates, A. M. 2007. Solving a dinosaurian puzzle: the identity of *Aliwalia rex* Galton. *Historical Biology*, 19, 93–123.
- Yates, A. M., Bonnan, M. F., Neveling, J., Chinsamy, A. & Blackbeard, M. G. 2010. A new transitional sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic of South Africa and the evolution of sauropod feeding and quadrupedalism. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences*, 277, 787–794.
- Yates, A. M., Wedel, M. J. & Bonnan, M. F. 2012. The early evolution of postcranial skeletal pneumaticity in sauropodomorph dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica*, 57, 85–100.
- Zheng, X.-T., You, H.-L., Xu, X. & Dong, Z.-M. 2009. An Early Cretaceous heterodontosaurid dinosaur with filamentous integumentary structures. *Nature*, 458, 333–336.

APÉNDICE 1. Caracteres adicionados a la matriz de datos de Nesbitt (2011)

Carácter 413. Morfología de la primer costilla sacra: 0- subrectangular y anteroposteriormente comprimida; 1- en forma de abanico, bien proyectada anteriormente (Sereny y Arcucci, 1993).

Carácter 414. Lámina del pubis: 0- de ancho homogéneo; 1- se arquea medialmente distal al proceso ambiens (Sereny y Arcucci, 1993)

Carácter 415. Extremo proximal del pubis: 0- de morfología semejante al resto del elemento, o débilmente engrosado en su sector proximal; 1- fuertemente engrosado en su sector proximal, y con una fosa subtriangular profunda (Sereny y Arcucci, 1993).

Carácter 416. Lámina distal del isquion con su eje mayor: 0- de posición subvertical u oblicua; 1- subhorizontal (Sereny y Arcucci, 1993).

Carácter 417. Extensión próximodistal del cuarto trocánter del fémur: 0- no excede la distancia entre el extremo proximal del cuarto trocánter y el margen dorsal de la cabeza femoral; 1- excede dicha distancia (Sereny y Arcucci, 1993).

Character 418. Astrágalo y calcáneo: 0- libres; 1- fusionados (Sereny y Arcucci, 1993; Nesbitt et al., 2009).

Character 419. Contorno acetabular: 0-subcircular; 1-elipsoidal (Nuevo caracter).

Character 420. Procesos transversos expandidos notablemente en las vértebras caudales proximales: 0-ausente; 1- presente (la longitud anteroposterior de la base del proceso transversal entra más de 5 veces en la longitud transversal del mismo)(Nuevo caracter).

Character 421. Extremo distal de tibia en vista posterior: 0- simple; 1- complejo, con un tubérculo medio que se prolonga proximalmente y se encuentra rodeado medial y lateralmente por dos surcos longitudinales (Serenó y Arcucci, 1993).

????????????101?000?00?110--00?000000?00-0?001-0000-
1011???1???00000000???100?00?????0?0100010?????1?1?0?00001100?0?00001-?-
???0000101101-1?00--11???0?00?000000--00?00?0000001???????0?00???-2-
1??0??0?0?????0?????-?????11?00?00001???1???1???11-01----
??111?00010?1?0101010000-----1?????00?

Dimorphodon_macronyx

10--1200000000--00000-
011000000?????00?????0?10?0?0?0?????0000001?0000?????0????????????????
?????????????????????????????????1012100?200?0--00?00?0?0?0-?1?01-0000-
1??1???1?1?????-000??1000?????????010????0?????101?0??0001100?????001-0-
??00000?1101-1?00--11?000100?000?00--
00??0??00000110000?000000000??1010020000000?00-000?00??1??111000?0-
?01???101?1??-11-?1----??111000010?01?10??1?000-----?----?000001000

Marasuchus_lilloensis

??
?????????012211000000000?01?01000?????0?00?00?00?????0????????????????????
?????????????10100?0000000000000?0000001000000000??01?0?????0?1?000?1001??
0?????????????????????00--1000001000000010--
1100000000011110000100100101010010?00?000010000000001001010011100001-
0110011000110-101000012001111000000000100?012?0-----?000000000

Asilisaurus_kongwe

??
??0????????????????000110000?????
1010?1?10??11?0101000000000001000000?00001000?????1?01?1001?100000?100?00?
?????????????????????02--1000010000?00?0--
110?01001001??1000110111010111001010?1100010000010001??1110?????????-
0110011000100-10100001?00111?????????1?10?????10-----?????0000

Eucoelophysys_baldwini

??
??
??
??
??
??
??
??????????

Sacisaurus_agudoensis

????????????????010?0?0?000000000??
??
?102001110??1??
?????????????????????02--?010?00001000?0--
1???0?0??????10011101110000110010?????100010010110001????????????????
??00010?000

Lewisuchus_admixtus

????????????????01000?00?0?0000?00????????????????0001?0?000????????0001??1?000000?
00001?011?????012211001000000001??110?2??00?10??10??0?0?12??0?00?1?????01000?
?????????00100000?1111101?1?0000000000?0000?????????????????????11010100101000?00?

Scutellosaurus_lawleri

?????????????1??0?0?1??00??0?????????00??10??0??12??1????????0000??0
?0?????0?????????????????0?????????1?????????????????0?12?????????????110[02]0?????
?????02011011??10??00?00??0?0000?0??000?0??00?00?1-?1?0??0-
00?00000011001000?????????0?????????????02--110102?1001110?????1--
00?????111000?1?120000?0111101?0000002000002010-001?1011???????-01100111101-
0-1?-01----211?10?????????????????01-????000??000000000

Herrerasaurus_ischigualastensis

01000100100100000000?000000000?0000010000?1000100000000000000100000013000
1000000001??1??0?10?22?1011000?0000000?1????00??0?100????00121001001110--
00??00000?00001?001000001111100?01001100100001?2000001000001011?1-
?1?01??????1??110110010000000112011001110130110102--
1000021000100011101101010200021010102102100101011110101?000020010010101001
1101111011?0-01101111101-0-10-01----201111100000011101?01100-----?010000000

Staurikosaurus_pricei

??
??
001000001??1??????01?00??0????000000100?00101????????????????????????????
?????????????????????02--
1000021000100?1110110101?1?00?11?000210110010111111010??0000200100100010011
101??0-
-----?01000?000

Eoraptor_lunensis

010001001012000000000?000100000?001111000?100010?00000?0?0?01000001130001
000000001?01?????0??21?01?000??0?0?????????????0?????????????0012100?001110--
000?00000????0?001?00?01011?????001?0?0000?020000010?000?0?1?1-01001?0-
?10100110110010001000111??10011110??110102--100112?001100011--
?1000101000?11??0??1?110?00?????110?0??000[12]0010?10001001?1011110110?-
?1?0??1?01-0-10-0?-??2?111110000001?1010?1?00-----1000000000

Saturnalia_tupiniquim

?????????????????0?0?????????????????11?????????????????1?????????????????
?????????????????????????????0?????????????????0?????????????1?????????????
02001001??1?????0??100000?01?000000?000001001??0100100-
01010010001101??01??0?????????????????????02--
10010110001000110011000102100210100021021001011111101?1?000020000111101001
110111101100-01101111101-0-10-01----201111100000011101001?00-----?000000000

Plateosaurus_engelhardti

10101200100100100000000010100001000111100001000100000001000000100000013001
000000000100110001012211001000000000000110010001100?00?020?01121001?01110--
00101000110000110020110011111100010011000000010000000100100100001-0100100-
010100100111010001000101010111111120100?02--
10000210001000110011000102100210100021021000011111101010000020000011101001
110111101100-01101111101-0-10-01----201110100000011101001100-----?000000000

Efraasia_minor

?01011001001001000000000?0000001?00??110?001???10?0000?10??0?????00?????1?00
000000?????????012211001000000000000110????00?100100?0??0112100?001?????00000
00?1?000?1?002001001??11??10?001100-0-00100000001000001001?1-01001?0-

01010010011101000100010?01011?1?11?0100?02--1000021000100010--
11000102100210100021021000011111010100000200000111010011101111011?0-
0110??111?1-0-10-01----201110100000011101001100-----1????00000

Tawa_hallae

10000000101?00000000010?00000001000??1100001000100000000000??100001?130000
000?00001??110??101221101?000000000000-1?1?0001100100000010012100?001110--
000000000?000?1?001000001??1110111111110100001000000010?000?011?1-
01101??????1??11011001000000011200?001110120110102--
1001120001100??110?1010??1??2?12000220110000121101010110000200110100010011
10111101100-01101?11101-0-10-01----211111100000010101?01200-----1?100000?0

Coelophysis_bauri

10101100101?0000?0000?01010000010?010110000100010?000001000?001000011130001
000??0001001100010122110110100000?0100110??000?10??00?000?00121?01001110--
000?00000?00001?0010000011111101111111110000010000100?01110101111-01101?0-
010100110110010001000112111001111130?10112--
11021211111000111011?10101110211200021021001012110101?11000021011111101001
110111100100-01100111101-0-11-01----211111110001010??10012?0-----0?-?010000000

Dilophosaurus_wetherelli

10101100?01?0000?00001??000100010?0?110??100010?0000000?????0?0011?300000
000?000?0????00?0122110110000000?11001100?0?01100?00102??00121?01101??0--
00000001000?0011001000001111100011111200000010000000?011101??1?1-
11101?100101001100100100010?0112??10011?1120?10112--
11021210111000?110?1010101111210200021?12000012110101?110?0021011121101001
110111100100-01100111101-0-10-01----2111111100010101?1001200-----1010000000

Allosaurus_fragilis

101012001001010-

000001001021000100111110000100010000000000000001000001130000000000001011100
0101221101100000000110011????00??00000??2??00121001101110--
00000001000000110010000011111001010111200000010000000101111111111-
001010100101001101100100010001121111011111-1---102--1102021011100-
1101110201011112102000220020000101101010110000210111211010011101111001?0-
02100-11101-0-10-01----211110110000010101001200-----1010000000

Velociraptor_mongoliensis

101011001000010100000?0000010001-001111-

00010001000000010000?01000000131000000000001011100010122110?10000001011?01
111?????0[01]?00?????00121001001110--
000000000?000011001000001111????????????????0010?0010011111110-111-
00101?110101001001100100000000121110000111-1---102--
11020210111100111011?200001002102010220-200001011010101100002101-12110-
001?00?111????--0210??111?1-0-11-01----?11110110000010101001200-----
1010000000

Euparkeria_capensis

0100000000?000000000000000010001000000000000000100000000000000100000[01]100
00200000000000010001110110000000000000000000000000000000000000100100000000011100000010

Postosuchus_kirkpatricki

010001000001001000000100021011010110100?011010?110020000101000101100111100
3001000010?0011??1112211010--
011010010020011001??01??0??1?0012100110111110000201101000010001000001111?
????????000?1?01?0000001000000??0??01001110?101000010000111?0?00100??00????
0??0100?01001?10000000????????1??1011000?0100001000000?0010011100?00000010
00000100110110????????10001-1000111111021011121-
1100000000110101?10?01111?01000??010000000

Postosuchus_alisonae

??
??
?010?0001??100100000?0000210011000?????????????0?0??1??1101101000?100001111?0
0?10000000?000?0100????????????????????????100????????????????????????????
?????0?10?00001001101101001001110001-1000111111021011121-
1100000000100101010101111?0100010?????0???

CM_73372

??
??
??
00?00??0??0??0??010011?002?000100?11000??10101000-
1010?00?000000100??1??200??0010000001001101101?01001110001-
1000111111021011121-110000000011010-01010111100?000?0?????????

Hesperosuchus_agilis

??????0?0??1?00?0000?0?0??02??0??0??111??1??0??0??1??0??0??0??0??210110
000????????????????1??-
01?01?0?0111????????????????0012??0?01????00020????????001000001??100000
000000001?00?1??0?0?0000?0?0??01001111101000011100111101?0?00?0?0?????
????010-
111?001100?00??100??10????????01000010000001001001??1?00?000100000010??101
1010010??1?0001??????1?1?0?10??21-110?000?00?0?0?002?1111?010?010????0?0?

Dromicosuchus_grallator

0001020000110110000000000010010?0100001??11110011000001-
00100010?1001111002?0110000????????????????-
??????100????????????????????0012100?00111??00000?02101?00010001000001??1??
?????0?000000??10000?01000000?0020101001111101000011100011?0100100?10????
????????010-
1110000100?00????01????????010000100000110010011100?00000010000001000101
10????????00?1??????1?11021011?21-1?1?000????????????111100100010?????0?0

Hesperosuchus_agilis_

0001020000110110000000000010010201000011?111100110-0001-
0010001001001111002?0110000?00111?1?????????0?1?100??1??1??1????????????
?12100?00111110000?20210??00?100010000011110?00000?0000?00??1?0????????????
?20101001????????0?1?10011110100?00-
10000000?0100????????????1001?10001010????????0100001000000100??111?00??
?0??000?01?00101101001001110001-1000111111021011121-
11000000001?0101?00??111100100010????00??0

Dibothrosuchus_elaphros

?0010200001?011000000000?0000002010000111111???11000001-
0120101???1?01?????1011000000001??1111221101--
1011100110111?1?11211010111???0?12100100111???00?002?0?000010001000001111
000000000000100001??0????????????????1001111101000?1010011110110?00-
100000?0??0100?00--
1100021100??
??

Terrestrisuchus_gracilis

????????????1100000000?00000002??0000????111001110000?-
??20?01??1001111000??1100000?00?0?0?????????-
??11??0?0?1?????????0?0?????001210?00111????000002?0?00001?001000001111??
0?00000000000?100000010000001002011100111110100001010011110100100-
100??0000?0100?010-1100021100100110--
010001000002001000010100001001001010010000001000000100010?111001001110001-
100011111021011121-111000010?1001011011011??00100010000000100

Sphenosuchus_acutus

?1010?00001?0110000000000010-?020100?011011110011000001-
01201010010011111021011000000001111111221101---
011110011011111111211010111111??12100100111??00002021010000?0001000001111?
000??000000?00?1????????????????201010011111101000?1?100????????????????
??00100000010?
????????????????????????1????????????100?????0??1????1????0?????000000??
0

Litargosuchus_leptorhynchus

00010100001?011000000?00?000010?0000001??011??111??001??1010?1?0?001111102?
01?0?0?0?0????????1????????110????????????-
?10?????00121001000111?000????2?0?0?0?10?0?000?01?11??00?0000000000?1000??
????????0002?-
11001?120101000010100?1?101?0????????????????????11?????????????????????0?00?
???1????????????????1??1?0?0?00????????001??11?0????????????????1?1?0?0?0?1
21-1?1?000????????012?1?1?000?001????????

Kayentasuchus_walkerii

?10101000011011000000?000100102??0?01????????11110101-
0?011?1???01?????101?????????011????????????1??1?????11??????0?0?????1?01
21001?0?11??000101????1?0??00?0000-
1??
??????0?????0??21????????????????????10?001?11000110100???1????????????
??1????????????
?

Orthosuchus_stormbergi

00020100001?01?010000000010??020?00?011?01110011100101-
?1011011?10??11100110111000000011?01-??21?10?--0?11110??11?????2??-
??0?????0012100100011110000?202?0?000?1000?0010-
11110?0000000000?000?10010?0100000??02??01001112010000001010011110110?10--
0000000?0100?010?1100020100000-10--01--

APÉNDICE 3. Sinapomorfías de nodos selectos

Proterochampsia

47-1, Cuadradoyugal con una cresta que marca la esquina posteroventral de la fosa temporal inferior.

355-1, Presencia de un proceso ascendente posterior en el astrágalo.

378-2, Calcáneo con superficie fibular cóncava.

388-1, Diámetro diafisario del metatarsal II mayor al mismo diámetro del metatarsal I.

399-2, Metatarsal V sin falanges y terminado distalmente en un extremo agudo.

414-1, Pubis se arquea medialmente distal al proceso ambiens.

417-1, Extension próximodistal del cuarto trocánter del fémur excede la distancia entre el extremo proximal de dicho trocantes y el margen proximal de la cabeza femoral.

Tropidosuchus + Lagerpetidae

328-1, Cresta cnemial de la tibia bien desarrollada y recta.

357-1, Fosa anterior del astrágalo reducida.

363-1, Surco posterior del astrágalo ausente.

366-1, Faceta tibial del astrágalo dividida en cuencas posteromedial y anterolateral.

382-1, Metatarsiano compacto, metatarsianos en contacto al menos a lo largo de su mitad proximal.

393-0, Metatarsal IV de la misma longitud o más corto que el metatarsal III.

398-1, Metatarsal V proximalmente recto y con la superficie para la articulación con el tarsal distal 4 subparalela al eje diafisiario.

416-1, Lámina distal del isquion orientada subhorizontalmente.

Lagerpetidae

300-1, Tubérculo anteromedial reducido.

302-1, Tubérculo anterolateral del fémur ausente.

306-1, Cabeza femoral en forma de gancho.

310-1, Cabeza femoral con una emarginación ventral en el margen anterolateral.

320-1, Cóndilo medial del fémur redondeado en vista distal.

326-1, Cresta tibiofibular del fémur mayor al cóndilo medial.

373-1, Tubérculo del calcáneo ausente.

380-1, Calcáneo con superficie para la articulación de la fibula y el tarsal distal 4 continúa.

401-0, Osteodermos ausentes.

APÉNDICE 4. Listado de caracteres

El presente listado ha sido modificado a partir de Bittencourt et al. (2004), quienes a su vez modificaron la matriz original de Nesbitt (2011), focalizándola en el análisis de Dinosauromorpha. Sobre esta base, y con el agregado de nuevos caracteres, se confeccionó la presente lista de caracteres. Con la finalidad de permitir un mejor análisis, entre paréntesis se incluye el número de carácter correspondiente al trabajo de Nesbitt (2011), así como a otras referencias bibliográficas.

1. Longitud del cráneo: 0, más largo que dos tercios de la longitud femoral total; 1, menos que dos tercios de la longitud total del fémur (Nesbitt 2011: 135).

2. Premaxilar, longitud anteroposterior del proceso ánterodorsal (proceso nasal) del premaxilar: menor a la longitud anteroposterior del premaxilar (0); mayor a la longitud anteroposterior del premaxilar (1) (Nesbitt 2011:1).

3. Premaxilar, longitud anteroposterior del proceso pósterodorsal del premaxilar: menor o igual a la longitud anteroposterior del premaxilar (0); mayor a la longitud anteroposterior del premaxilar (1) (Nesbitt 2011: 2).

4. Premaxilar, proceso pósterodorsal del premaxilar: transversalmente ancho y dorsoventralmente aplanado (0); delgado (1) (Nesbitt 2011: 3).

5. Premaxilar, fosa narial del premaxilar: ausente o somera (0); expandida hacia el ángulo ánteroventral de la narina (1) (Nesbitt 2011: 9).

6. Premaxilar-maxilar, espacio subnarial (diastema) entre el premaxilar y el maxilar en vista lateral: ausente (0); presente (1) (Nesbitt 2011: 11).

7. Foramen subnarial entre el premaxilar y el maxilar: ausente (0); presente y con el borde del foramen tanto en el premaxilar como en el maxilar (1); presente y con el borde del foramen solo en el maxilar (2); presente y con el borde del foramen solo en el premaxilar (3) (Nesbitt 2011: 12).

8. Premaxillar, contacto entre el proceso posterodorsal del premaxilar y anteroventral del nasal (Yates, 2003: 3): 0, amplio contacto sutural; 1, contacto reducido; 2, sin contacto.

9. Porción posterior del premaxilar (Rauhut, 2003: 4): 0, simple; 1, conformando procesos posterodorsal y posteroventral.

Comentarios. El estado 1 existe claramente en *Chindesaurus*, donde había sido previamente codificado bajo “0”. El estado 1 también existe en el Sauropodomorpha basal *Anchisaurus*.

10. Porción maxilar anterior al borde anterior de la fenestra anteorbitaria: más corta que la porción posterior (0); de largo igual o mayor que la porción posterior a este borde (1) (Nesbitt 2011: 14).

11. Maxilar, placas interdentes: separadas (0); fusionadas entre sí (1) (Nesbitt 2011: 21).

12. Maxilar, emarginación bucal del maxilar: ausente (0); presente (1) (Nesbitt 2011: 23).

13. Margen anterodorsal del maxilar: 0, es continuo desde la porción anterior a la posterior; 1, con una fuerte inflexión en la base de la rama ascendente (Yates 2003: 8).

14. Maxilar, superficie lateral del maxilar: suave (0); cresta longitudinal aguda (1); cresta longitudinal bulbosa (2) (Nesbitt 2011: 26).

15. Fosa anteorbitaria del maxilar, extensión anteroposterior de su pared medial: 0, se extiende a lo largo de todo el margen ventral de la fenestra antorbitaria; 1, no alcanza el margen posterior de la fenestra antorbitaria (Langer 2004: 9).

16. Fosa anteorbitaria del maxilar con la superficie lateral de la pared medial (Rauhut 2003: 16): 0, lisa; 1, con fosas ciegas; 2, con una o más perforaciones o forámenes.

17. Maxilar, ventral a la fenestra anteorbitaria: aguzado posteriormente (0); de altura dorsoventral similar a la de la porción anterior (1); se expande dorsoventralmente hacia el margen posterior del maxilar (2) (Nesbitt 2011: 27).

18. Número de forámenes nutricios laterales en el maxilar (modificado de Upchurch *et al.* 2007: 15): 0, escasos o ausentes; 1, más de 7 pequeños forámenes; 2, 5-6 grandes forámenes.

19. Nasal, proceso pósterolateral que envuelve parte de la rama anterior del lacrimal: ausente (0); presente (1) (Nesbitt 2011: 36).

20. Nasal, formando parte del borde dorsal de fosa anteorbitaria: ausente, no forma parte del borde de la fosa (0); forma parte del borde de la fosa (1) (Nesbitt 2011: 37).

21. Ancho del proceso anteroventral del nasal (Yates 2007: 21): 0, tan ancho como el proceso anterodorsal en la base; 1, proceso anteroventral más ancho que el anterodorsal en la base.

22. Lacrimal, se superpone a la región posterior de la fenestra anteorbitaria: no (0); si (1) (Nesbitt 2011: 38).

23. Altura del lacrimal: significativamente menor a la altura de la órbita, usualmente no llega al borde ventral de la misma (0); tan alto como la órbita y contacta al yugal al nivel del borde ventral de la misma (1) (Nesbitt 2011: 39).

24. Exposición dorsal del lacrimal (Yates 2003: 18): 0, expuesto en vista dorsal; 1, no alcanza el techo craneano.

25. Relación entre lacrimal y yugal (Irmis *et al.* 2007:11): 0, lacrimal es adyacente o solapa al yugal; 1, yugal solapa al lacrimal.

26. Contribución del prefrontal a la superficie lateral del cráneo (modified from Rauhut 2003: 34): 0, amplia, con un proceso ventral a lo largo del margen caudomedial del lacrimal; 1, reducida, el prefrontal se encuentra excluido del margen rostral de la órbita; el proceso ventral está reducido o no está expuesto.

27. Frontal, porción anterior: tan ancho como el borde de la órbita, con una sutura alineada transversalmente con el nasal (0); se aguza anteriormente a lo largo de la línea media (1) (Nesbitt 2011: 43).

28. Escamoso, extremo posterior: no se extiende posteriormente a la cabeza del cuadrado (0); se extiende posteriormente (1) (Nesbitt 2011: 48).

29. Escamoso, ancho del proceso ventral: mayor al 25% de su longitud (0); menor al 25% de su longitud (1) (Nesbitt 2011: 56).

30. Contribución de la rama ventral del escamoso a la fenestra temporal lateral: 0, ocupa más de la mitad del margen posterior de la fenestra; 1, ocupa menos de la mitad del margen posterior de la fenestra.

31. Parietales en individuos adultos (Nesbitt 2011: 58): 0, separados; 1, fusionados.

32. Fenestra supratemporal en los parietales separada en la línea media por una superficie plana y ancha (0); fosa supratemporal separada por una superficie transversalmente delgada y plana (1); fosa supratemporal separada por una cresta sagital (2). (Nesbitt 2011: 59).

33. Barra postorbital (Nesbitt 2011: 67): 0, compuesta en partes casi iguales por yugal y postorbital; 1, compuesto mayormente por el postorbital.

34. Proceso anterior del postorbital: 0, subigual o más largo que el posterior; 1, más corto que el posterior.

35. Yugal, eje mayor del cuerpo del yugal: casi horizontal (0); inclinado ánterodorsalmente (1) (Nesbitt 2011: 74).

36. Yugal, extensión anterior de la muesca para el cuadradoyugal: posterior al margen posterior del proceso dorsal del yugal (0); anterior o a la misma altura que el borde posterior del proceso dorsal del yugal (1) (Nesbitt 2011: 68).

37. Yugal, proceso anterior: participa en el borde posterior de la fenestra anteorbitaria (0); excluido de la fenestra anteorbitaria por el lacrimal o el maxilar (1) (Nesbitt 2011: 69).

38. Proceso posterior bifurcado del yugal: 0, proceso ventral se extiende más posteriormente que el dorsal; 1, proceso dorsal se extiende más posteriormente que el ventral; 2, ambos procesos son subiguales.

39. Contacto yugal-cuadradoyugal: 0, muesca-surco; 1, yugal solapa al cuadradoyugal; 2, cuadradoyugal solapa el yugal.

40. Yugal, cresta longitudinal en la superficie lateral del cuerpo del yugal: ausente (0); presente y aguda (1); presente y redondeada (2) (Nesbitt 2011: 75).

41. Ángulo entre los procesos caudal y dorsal del yugal (Ezcurra 2006: 57): 0, entre 90° y 180°; 1, mayor a 90°.

42. Proceso pósteroventral del cuadradoyugal (Yates 2004: 37): 0, ausente; 1, proceso posterior corto, formado apenas por una leve proyección; 2, elongado.

43. Longitud de la rama dorsal del cuadrado (Langer y Benton 2006: 15): 0, más larga que la rama anterior; 1, subigual o más corta que la rama posterior.

44. Ángulo entre las ramas anterior y dorsal del cuadradoyugal (Upchurch *et al* 2007: 39): 0, aproximadamente 90° o más; 1, aproximadamente 60° o menos.

45. Posición del cuadrado (Rauhut 2003: 51): 0, su margen posterodorsal se ubica anterior a su proceso caudoventral; 1, su margen posterodorsal se ubica posterior a su proceso caudoventral.

46. Ectopterigoides, receso ventral: ausente (0); presente (1) (Nesbitt 2011: 86).

47. Proceso yugal del ectopterigoides (Yates 2003: 28): 0, levemente curvado; 1, fuertemente curvado, en forma de gancho.

48. Parabasiesfenoides, foramen para la entrada al basicráneo de las ramas cerebrales de las arterias carótidas internas, ubicadas en la superficie: ventral (0); pósterolateral (1); ánterolateral (2) (Nesbitt 2011: 95).

49. Recesso del parabasiesfenoides: ausente (0); presente (1) (Nesbitt 2011: 100).

50. Parabasiesfenoides, recesso timpánico anterior en la superficie lateral del basicráneo: ausente (0); presente (1) (Nesbitt 2011: 101).

Comentarios. Este carácter equivale al recesso proótico-parabasiesfenoideo de *Lewisuchus admixtus* mencionado por Bittencourt et al. (2014).

51. Parabasiesfenoides, tamaño entre las tuberosidades basales y los procesos basipterigoides: aproximadamente tan ancho como largo (0); significativamente alargado, al menos 1,5 veces más largo que ancho (1). (Nesbitt 2011: 103).

52. Orientación de los procesos basipterigoides del parabasisfenoides (Butler *et al.* 2008: 83): 0, anteroventral a ventral; 1, posteroventral.

53. Recesso entre las tuberosidades basales (Yates 2003: 35): 0, ausente; 1, presente.

54. Morfología del piso del basicráneo (Yates 2007: 78): 0 tuberosidades basales, procesos basipterigoideos y proceso cultriforme, ventrales al cóndilo basioccipital; 1, tuberosidades basales, procesos basipterigoideos, proceso cultriformes y cóndilo basioccipital en la misma línea; 2, procesos basipterigoideos ventrales a las tuberosidades basales y el cóndilo occipital; 3, tuberosidades basales ventrales y proceso cultriforme dorsal al cóndilo occipital.

55. Opistótico, procesos paroccipitales: dirigidos lateralmente o dorsolateralmente (0); dirigidos ventrolateralmente (1) (Nesbitt 2011: 110).

56. Opistótico, rama ventral (*crista interfenestralis*): se extiende más lateralmente que el borde más lateral del exoccipital en vista posterior (0); cubierto por el borde más lateral del exoccipital en vista posterior (1) (Nesbitt 2011: 111).

57. Procesos paraoccipitales divergen distalmente (Ezcurra 2006: 101): 0, más que 110°; 1, aproximadamente 110°.

58. Foramen neurovascular en la superficie caudal del proceso paraoccipital (Norman *et al* 2011): 0, ausente; 1, presente.

59. Exoccipitales, posición relativa de las salidas para el nervio hipogloso (XII): alineados casi ánteroposteriormente (0); alineados subverticalmente (1) (Nesbitt 2011: 113).

60. Exoccipitales: se contactan a lo largo de la línea media en el piso de la cavidad endocraneana (0); no contactan en el piso de la cavidad endocraneana (1) (Nesbitt 2011: 115).

61. Supraoccipital: excluido del borde dorsal del foramen magnum por el contacto mediodorsal en la línea media entre los exoccipitales (0); contribuye al borde el foramen magnum (1) (Nesbitt 2011: 126).

62. Supraoccipital, cresta rugosa en el borde ánterolateral: ausente (0); presente (1) (Nesbitt 2011: 127).

63. Foramen para el nervio trigémino y para la vena cerebral media: no divididos (0); subdivididos por el proótico (1); totalmente divididos por el proótico (2). (Nesbitt 2011: 131).

64. Máxima longitud de la fenestra narial (Yates 2003: 5): 0, equivale a la mitad o menos de la longitud orbital; 1, equivale a más de la longitud orbital

65. Margen anterior de la fenestra narial externa (Yates 2007: 17): 0, cercano a la mitad de la longitud del cuerpo premaxilar; 1, más cercano a la articulación con el maxilar.

66. Longitud de la fenestra antorbital (Langer 2004: 13): 0, igual o más larga que la órbita; 1, más corta que la órbita.

67. Órbita, contorno: circular o elíptico (0); dorsoventralmente alta y anteroposteriormente angosta (1); el extremo ventral rodeado por el proceso dorsal del yugal conformando una “V” (2) (Nesbitt 2011: 142).

68. Margen anterior de la fenestra temporal lateral (Yates 2003: 23): 0, posterior al margen posterior de la órbita; 1, anterior al margen posterior de la órbita.

69. Fosa supratemporal (Nesbitt 2011: 144): 0, ausente; 1, presente, anterior a la fenestra supratemporal.

70. Palpebrales (Nesbitt 2011: 147): 0, ausentes; 1, presentes.

71. Predentario (Nesbitt 2011: 151): 0, ausente; 1, presente.

72. Mitad anterior del dentario, posición del canal Meckeliano: dispuesto longitudinalmente en el centro del dentario (0); restringido al borde ventral (1) (Nesbitt 2011: 152).

73. Dentario, extensión anterior del canal Meckeliano: termina antes o apenas penetra en la sínfisis del dentario (0); presente a lo largo gran parte de la sínfisis del dentario (1). (Nesbitt 2011: 153).

74. Extensión de la sínfisis dentaria (Nesbitt et al. 2009: 95): 0, restringida al margen anterior; 1, extendida a lo largo del margen ventral del dentario.

75. Dentario, margen dorsal de la porción anterior del dentario comparado con la porción posterior: subhorizontal (0); inclinado ventralmente (1); expandido dorsalmente (2) (Nesbitt 2011: 154).

76. Dentario, extremidad anterior: redondeada (0); aguzada (1)(Nesbitt 2011: 155).

77. Longitud del dentario con respecto a la altura (Yates 2007: 95): 0, menos que 0.2; 1, más que 0.2.

78. Dentario (modificado de Smith *et al.* 2007: 123): 0, el proceso caudoventral se extiende posteriormente al caudodorsal; 1, el proceso caudodorsal se extiende posteriormente al caudoventral; 2, subiguales en desarrollo.

79. Proceso coronoides, expandido dorsalmente: ausente (0); presente (1)(Nesbitt 2011: 161).

80. Emarginación bucal del dentario (Langer y Benton 2006: 18): 0, ausente; 1, presente.

81. Esplénial, foramen en su región ventral (foramen mylohióideo): ausente (0); presente (1) (Nesbitt 2011: 165).

82. Superficie lateral del surangular (Tykoski y Rowe 2004: 60): 0, convexa; 1, muestra una repisa de orientación subhorizontal.

83. Articular, proceso ventromedial: ausente (0); presente (1)(Nesbitt 2011: 157).

84. Articular, ubicación del glenoides de la mandíbula: a nivel del borde dorsal del dentario (0); bien ventral al borde dorsal del dentario (1)(Nesbitt 2011: 158).

85. Longitud del proceso retroarticular del hueso articular (Yates 2003: 46): 0, más corto que la altura de la mandíbula ventral al glenoides; 1, mayor que la altura de la mandíbula ventral al glenoides.

86. Proceso retroarticular del articular con una fuerte muesca en vista dorsal (Yates 2007: 103): 0, ausente; 1, presente.

87. Longitud de la fenestra mandibular: mayor al alto máximo de la rama dentaria, pero menor de la mitad del largo de la mandíbula (0); mayor a la mitad del largo de la mandíbula (1); reducida, el largo es menor al máximo de la altura de la rama dentaria (2) (Nesbitt 2011: 162).

88. Premaxilar, número de dientes premaxilares (Nesbitt 2011: 6): 0, 3; 1, 4; 2, 5 o más.

89. Extensión posterior de la hilera de dientes premaxilares (Tykoski y Rowe 2004: 63): 0, se extiende ventralmente debajo de la fenestra narial; 1, la hilera no se extiende posteriormente al margen anterior de la fenestra narial.

90. Número de dientes maxilares (Nesbitt et al. 2009: 17): 0, menos de 12; 1, más de 12.

91. Dientes maxilares, borde posterior de los dientes maxilares posteriores: cóncavo o rectos (0); o notablemente convexo (1)(Nesbitt 2011: 15).

92. Extensión posterior de la hilera de dientes maxilares (Rauhut 2003: 70): 0, se extiende posteriormente al margen anterior de la órbita; 1, culmina anteriormente al margen anterior de la órbita.

93. Dientes, serraciones: (0) presente como pequeñas y finas serraciones en forma de cuchillo formando un ángulo de 90° con respecto al margen de los dientes; (1) presente como pequeñas y finas serraciones en forma de cuchillo formando un ángulo de 90° con respecto al margen de los dientes de 45° con respecto al margen de los dientes; presentes, dentículos grandes y gruesos (2); fuertemente reducidos o ausentes (3); en grandes y en forma de espinas (4) (Nesbitt 2011: 168).

Comentarios. En este caso, *Saturnalia* presenta el estadio “0”, tal como fuera sostenido por Langer y Benton (2006).

94. Faceta de desgaste extendida a lo largo de múltiples dientes maxilares y dentarios: ausente (0); presente (1) (Nesbitt 2011: 169).

95. Superposición medial o lateral de coronas adyacentes en dientes maxilares o dentarios: ausente (0); presente (1) (Nesbitt 2011: 170).

96. Expansión lingual moderadamente desarrollada de la corona (cíngulo) en los dientes maxilares o dentarios: ausente (0); presente (1)(Nesbitt 2011: 172).

97. Conformación de coronas de los dientes maxilares y dentarios: apicobasalmente altos y en forma de hoja (0); apicobasalmente cortos y subtriangulares (1)(Nesbitt 2011: 173).

98. Coronas de los dientes: no expandidas mesiodistalmente (0); expandidas mesiodistalmente por sobre la raíz (1)(Nesbitt 2011: 171).

99. Número de dientes dentarios (Smith *et al.* 2007: 127): 0, 25 o menos; 1, más de 25.

100. Dientes anteriores del dentario (modificado de Kammerer *et al.* 2012: 291): 0, subiguales en tamaño a los centrales; 1, marcadamente más pequeños; 2, más grandes.

101. Orientación de los dientes anteriores del dentario (Kammerer *et al.* 2012: 292): 0, subverticales; 1, inclinados anteriormente.

102. Primer diente dentario (Yates 2003: 40): 0, ubicado en el margen anterior del dentario; 1, ubicado por detrás del extremo anterior del dentario.

103. Dientes palatales en el proceso palatal del pterigoides: presentes (0); ausentes (1) (Nesbitt 2011: 175).

104. Número de vértebras cervicales (modificado de Yates 2007: 118): 0, 8 o menos; 1, 9; 2, 10 o más.

105. Forma de la faceta articular para el atlas en el intercentro del axis: en forma de silla de montar (0); cóncavo con bordes laterales girados hacia arriba (1). (Nesbitt 2011: 178).

106. Longitud del intercentro del atlas con respecto al intercentro del axis (Yates 2003: 53): 0, intercentro del atlas mayor que el del axis; 1, intercentro del atlas menor que el del axis.

107. Axis, margen dorsal de la espina neural: expandida pósterodorsalmente (0); arqueada dorsalmente, donde la altura de la porción anterior es equivalente a la de la porción posterior (1)(Nesbitt 2011: 179).

108. Desarrollo de las parapófisis del axis (Tykoski y Rowe 2004: 73): 0, bien desarrolladas; 1, reducidas.

109. Margen caudal de las postzygapófisis del axis (Yates 2007: 122): 0, no alcanzan el margen posterior del centro vertebral; 1, coinciden con el margen posterior del centro vertebral; 2, sobrepasan el margen posterior del centro vertebral.

110. Epipófisis en el axis (Rauhut 2003: 92): 0, ausentes; 1, presentes a modo de una cresta baja; 2, presentes y desarrolladas como crestas agudas.

111. Longitud de los centros de las vértebras cervicales 3-5 (Nesbitt 2011: 181): 0, más cortas que las dorsales medias; 1, más largas que las dorsales medias.

112. Vértebras cervicales, receso profundo en la cara anterior del arco neural, lateral al canal neural: ausente (0); presente (1). (Nesbitt 2011: 182).

113. Tercera vértebra cervical, largo del cuerpo vertebral: subigual al cuerpo vertebral del axis (0); más largo que el cuerpo vertebral del axis (1)(Nesbitt 2011: 183).

114. Vértebras cervicales anteriores a medias, diapófisis y parapófisis: bien separadas (0); casi en contacto (1)(Nesbitt 2011: 184).

115. Forma de la espina neural cervical (Yates 2007: 136): 0, longitud anteroposterior de la espina neural es menor que la mitad de la altura de la espina; 1, longitud anteroposterior de la espina neural es mayor que la mitad de la altura de la espina.

116. Vértebras cervicales anteriores, arco neural, porción posterior ventral a la postzigapófisis del arco neural de las vértebras cervicales posteriores: suave o con una fosa somera (0); con una profunda excavación delimitada por una lámina delgada en la superficie pósterolateral (1) (modificado de Nesbitt 2011: 185).

117. Epipófisis en las vértebras cervicales postaxiales anteriores: ausentes (0); presentes (1)(Nesbitt 2011: 186).

118. Epipófisis en las vértebras cervicales postaxiales posteriores (6 a 9): ausentes (0); presentes (1) (Nesbitt 2011: 187).

119. Vértebras cervicales, estructuras neumáticas (pleurocelos) en la porción anterior del cuerpo vertebral: ausentes (0); presentes como fosas ciegas (1); presentes como forámenes penetrantes (2)(Nesbitt 2011: 188).

120. Vértebras cervicales posteriores con lámina postzigodiapofiseal (Yates 2007: 139): 0, ausente; 1, presente.

121. Vértebras cervicales, depresión en la porción posterior del cuerpo vertebral bien delimitada por una cresta: ausente (0); presente (1)(Nesbitt 2011: 189).

122. Altura de los arcos neurales de las vértebras cervicales (Galton y Upchurch 2004: 50, 51): 0 arco neural más alto que la cara articular posterior del centro vertebral; 1, arco neural más bajo.

123. Vértebras cervicales, quilla ventral: ausente o poco desarrollada, una cresta apenas elevada (0); quilla bien desarrollada, con la región media extendida ventralmente al borde ventral del cuerpo vertebral (1) (Nesbitt 2011: 190).

124. Longitud de costillas cervicales relativa al centro vertebral correspondiente (Tykoski y Rowe 2004: 89): 0, menos que el doble de la longitud de una vértebra; 1, más del doble de la longitud de una vértebra.

125. Parapófisis y centro presacro (Langer y Benton 2006: 36): 0, parapófisis no contactan con el arco neural hasta la vértebra número 12; 1, parapófisis contactan con el arco neural a partir de la vértebra número 12.

126. Vértebras cervicales posteriores y/o dorsales, articulaciones intervertebrales accesorias hipófeno-hipantro: ausentes (0); presentes (1)(Nesbitt 2011: 195).

127. Vértebras dorsales, expansión distal de la espina neural en forma de tabla espinal (spine table): ausente (0); presente con un margen dorsal plano (1); presente con un margen dorsal redondeado (2) (Nesbitt 2011: 197).

128. Extremo dorsal de las espinas neurales de las vértebras dorsales: 0, duplican en extensión anteroposterior la longitud de su base; 1, no llega a duplicar en longitud la extensión anteroposterior de la base (Bittencourt, et al., 2014).

Comentarios. Tanto *Lagosuchus* como *Lewisuchus* muestran una espina neural expandida dorsalmente en forma de abanico (estado 0) de manera que las espinas de vértebras adyacentes llegan a contactarse entre si, una característica única compartida (Serenio y Arcucci, 1994).

129. Cresta en la pared lateral de la fosa infradiapofisiaria de las vértebras dorsales (Yates 2004: 98): 0, ausente; 1, presente.

130. Morfología de los centros vertebrales dorsales posteriores (Rauhut 2003: 112): 0, cortos, los centros son más cortos que altos; 1, tan largos como altos; 2, elongados, notablemente más largos que altos.

131. Contorno de los procesos transversos de las vértebras dorsales en vista dorsal (Carrano *et al.* 2005: 62): 0, subrectangulares; 1, subtriangulares.

132. Altura del arco neural de las vértebras dorsales (Upchurch *et al.* 2007: 119): 0, arco neural más bajo que la superficie articular posterior; 1, más alto.

133. Vértebras dorsales medias, diapófisis y parapófisis: cerca del cuerpo vertebral (0); emplazadas en pedicelos (1) (Nesbitt 2011: 199).

134. Fosa centrodiapofisial en las vértebras dorsales (Yates 2007: 157): 0, ausente; 1, presente (Welles, 1984; Bittencourt y Kellner, 2009).

135. Cuerpo vertebral de las vértebras sacras: separadas (0); coosificadas en el borde ventral (1)(Nesbitt 2011: 200).

136. Vértebras dorsales posteriores: libres del sacro (0); incorporadas al sacro, con sus procesos transversos articulando con la pelvis (1) (Nesbitt 2011: 205).

137. Vértebras caudales: libres del sacro (0); incorporadas al sacro, procesos transversos articulando con la pelvis (1) (Nesbitt 2011: 206).

Comentarios. En la presente contribución se considera como estadio “1” a *Herrerasaurus* y *Staurikosaurus* de acuerdo con Bittencourt y Kellner (2009) y Sereno (2007) y con inspección personal de ejemplares de *Herrerasaurus* (PVL 2566).

138. Aparición de una vértebra sacra neomórfica (*sensu* Nesbitt, 2011) entre la primera y la segunda vértebra sacra primordial: ausente (0); presente (1)(Nesbitt 2011: 207).

139. Costillas sacras: restringidas a una única vértebra sacra (0); compartidas entre dos vértebras sacras (1)(Nesbitt 2011: 208).

140. Primera vértebra sacra primordial, superficie articular de la costilla sacra: circular (0); en forma de “C” en vista lateral (1) (Nesbitt 2011: 209).

141. Procesos transversos sacros anteroposteriormente largos, solapan el espacio entre las costillas (Langer y Benton 2006: 43): 0, ausente; 1, presente.

142. Costillas sacras (Novas, 1992; Langer y Benton 2006: 45): 0, tan altas como la mitad de la altura del ilion; 1, más altas que la mitad de la altura del ilion.

143. Costillas sacras y procesos transversos separados por una muesca lateral (Upchurch *et al.* 2007): 0, ausente; 1, presente.

144. Superficie ventral de las vértebras caudales (Rauhut 2003: 120, 121): 0, lisa; 1, con un surco medio.

145. Longitud de la espina neural de las vértebras caudales proximales (Yates 2007: 181): 0, mayor a la mitad de la longitud del centro vertebral; 1, menor.

146. Orientación de la espina neural de la primer vértebra caudal (Langer y Benton 2006: 46): 0, posterodorsal; 1, subvertical.

147. Longitud de los centros de las vértebras caudales medias en relación a la cara articular anterior (Yates 2003: 73): 0, más largos que el doble de la altura de la cara articular anterior; 1, más cortos que el doble de la altura de la cara articular anterior.

148. Prezigapófisis de las vértebras caudales distales, relativamente cortas (0); alargadas, solapan más de un cuarto de la longitud del cuerpo vertebral adyacente (1)(Nesbitt 2011: 211).

Comentarios. Algunos Dinosauriformes basales como *Silesaurus*, *Sacisaurus* y *Lewisuchus* poseen el estado “1” (Arcucci, 1987; Piechowski y Dzik, 2010; Langer y Ferigolo, 2013).

149. Escápula, largo: más del 75% del largo del húmero (0); menos del 75% del largo del húmero (1) (Nesbitt 2011: 216).

150. Escápula, borde anterior completo: recto/convexo o parcialmente cóncavo (0); marcadamente cóncavo (1) (Nesbitt 2011: 217).

151. Escápula, alto de la hoja escapular versus el ancho distal: menos de tres veces el ancho distal (0); más de tres veces el ancho distal (1)(Nesbitt 2011: 218).

152. Superficie entre el glenoides y el proceso caudoventral del coracoides (Yates 2007: 199): 0, continua; 1, superficie aplanada bien desarrollada, orientada caudoventralmente.

153. Coracoides: subcircular en vista lateral (0); con un proceso postglenoideo (1). (Nesbitt 2011: 222).

154. Relación de longitudes entre miembro anterior-miembro posterior (húmero + radio : fémur + tibia): más de 0,55 (0); menos de 0,55 (1)(Nesbitt 2011: 212).

155. Húmero, extremo distal de la cresta deltopectoral ubicada en un punto correspondiente a: menos del 30% del largo total del húmero (0); más del 30% del largo total del húmero (1)(Nesbitt 2011: 230).

156. Cresta deltopectoral del húmero (modificado de Yates 2007: 202): 0, forma una cresta baja, proximodistalmente elongada; 1, subtriangular; 2, redondeada; 3, subrectangular y sobresaliente.

157. Húmero, longitud: más largo o subigual a 0,6 veces el largo del fémur (0); más corto que 0,6 veces el largo del fémur (1)(Nesbitt 2011: 231).

158. Húmero, superficie articular proximal: continua con la cresta deltopectoral (0); separada de la cresta deltopectoral por un espacio (1)(Nesbitt 2011: 233).

159. Húmero, ancho del extremo distal: más angosto o igual al 30% del largo total del húmero (0); más ancho que el 30% del largo total del húmero (1)(Nesbitt 2011: 235).

160. Contorno del húmero en vista lateral (Rauhut 2003: 143): 0, recto; 1, sigmoideo.

161. Longitud del radio: mayor al 80% del largo del húmero (0); menor al 80% del largo del húmero (1)(Nesbitt 2011: 241).

162. Carpal distal 1 (Rauhut 2003: 146): 0, articula exclusivamente con el metacarpal I; 1, articula con metacarpales I y II.

163. Carpal distal V: presente (0); ausente (1)(Nesbitt 2011: 249).

164. Carpal distal medial: subigual a otros carpales distales (0); significativamente más grande que otros carpales distales (1). (Nesbitt 2011: 248).

165. Largo de la mano (medido como el promedio del largo de los dígitos I a III): menos de 0,3 veces el largo total de húmero más el radio (0); más de 0,3 pero menos que 0,4 veces el largo total de húmero más el radio (1); más de 0,4 veces el largo total de húmero más el radio (2)(Nesbitt 2011: 247).

166. Metacarpianos, extremo proximal: solapados (0); en contacto unos con otros pero sin solaparse (1)(Nesbitt 2011: 246).

167. Dígitos I a III de la mano: falanges ungueales redondeadas en los dígitos II y III (0); falanges ungueales agudas en los dígitos I a III (1)(Nesbitt 2011: 257).

168. Fosa extensora en la porción próximodorsal de los metacarpianos I a III: ausente o somera y simétrica (0); profunda y asimétrica (1) (Nesbitt 2011: 250).

169. Dígito I con el metacarpiano: más largo que la falange ungueal (0); subigual o más corto que la falange ungueal (1) (Nesbitt 2011: 252).

170. Metacarpiano I, el ancho en la mitad del diáfisis representa: menos de 0,35 veces el largo total del hueso (0); más de 0,35 veces el largo total del hueso (1)(Nesbitt 2011: 251).

171. Metacarpiano I, cóndilos distales: aproximadamente alineados (0); cóndilo lateral fuertemente expandido distalmente en relación al cóndilo medial (1)(Nesbitt 2011: 254).

172. Primer falange del dedo I de la mano: no representa la falange no ungueal más larga de la mano (0); representa la falange no ungueal más larga de la mano (1)(Nesbitt 2011: 253).

173. Falange ungueal del dedo II (Yates 2007: 238): 0, más larga que la del dedo I; 1, subigual o más corta.

174. Metacarpiano II: más corto que el metacarpiano III (0); igual o más largo que el metacarpiano III (1)(Nesbitt 2011: 256).

175. Falange II-2 comparada con la falange II-1 (Rauhut 2003: 159): 0, subiguales o más corta; 1, más larga.

176. Ancho del metacarpal III relativo al metacarpal II (Rauhut 2003: 151): 0, subiguales; 1, al menos 30% más estrecho.

177. Dedo manual IV (Nesbitt 2011: 258): 0, con al menos dos falanges; 1, con una falange.

178. Metacarpiano IV, ancho de la diáfisis: aproximadamente del mismo ancho que los metacarpianos I a III (0); significativamente más angosto que los metacarpianos I a III (1)(Nesbitt 2011: 261).

179. Dígito V de la mano: posee una o más falanges (0); ausente o reducido a un vestigio pequeño (1)(Nesbitt 2011: 263).

180. Extremo proximal del metacarpal V (Yates 2007: 227): 0, más largo que ancho; 1, tan largo como ancho.

181. Morfología del proceso preacetabular del ilion (Rauhut 2003: 168): 0, subtriangular; 1, redondeado; 2, subcuadrangular, con el vértice dirigido ventralmente; 3, elongado, en forma de varilla.

182. Proceso preacetabular del ilion: corto y no se extiende anteriormente al acetábulo (0); largo y se extiende anteriormente al acetábulo, pero es aún más corto que el proceso postacetabular (1); subigual o más largo que el proceso postacetabular (2)(Nesbitt 2011: 269).

183. Ilion, cresta supraacetabular: se proyecta lateralmente o ventrolateralmente (0); se proyecta ventralmente (1)(Nesbitt 2011: 264).

184. Ilion, región más gruesa de la cresta supraacetabular (Yates 2003: 119): 0, grosor uniforme; 1, en la región media (dorsal al contacto pubis-isquion); 2, más cerca del pedúnculo púbico; 3, cercano al pedicelo isquiático.

185. Cresta supraacetabular del ilion, extensión sobre el pedúnculo púbico (Nesbitt *et al.* 2009: 190): 0, la cresta abarca más del 80% de la longitud del pedúnculo púbico; 1, la cresta abarca menos del 80% de la longitud del pedúnculo púbico.

186. Ilion, fosa brevis: ausente (0); presente como una repisa en la superficie lateral de la porción posterior del ilion (1); presente como una fosa profunda en la superficie ventral de la porción postacetabular del ilion (2)(Nesbitt 2011: 271).

187. Ilion, cresta que conecta la porción posterior de la cresta supra-acetabular con la porción posterior del ilion: ausente (0); presente (1)(Nesbitt 2011: 272).

188. Ilion, borde ventral del acetábulo: convexo (0); recto (1); cóncavo (2) (Nesbitt 2011: 273).

Comentarios. Nesbitt (2011) codifica a *Riojasuchus* como “0”. Sin embargo, tal como fuera detallado por Bonaparte (1972: 33), el margen ventral del ilion en este taxón es cóncavo y en consecuencia debe ser codificado en el estado “2”.

189. Antitrocánter del Ilion: ausente (0); presente (1)(Nesbitt 2011: 274).

190. Ilion, margen dorsal a la altura de la cresta supraacetabular: redondeado (0); plano (1)(Nesbitt 2011: 275).

191. Ilion, altura dorsoventral de la lámina ilíaca: la altura aproximadamente igual o menor que la distancia desde la porción dorsal de la cresta supraacetabular hasta el contacto pubis-isquion (0); se expande dorsalmente, la altura es marcadamente mayor que la distancia

de la porción dorsal de la cresta supraacetabular hasta el contacto pubis-isquion (1)(Nesbitt 2011: 276).

192. Ilión, altura de la pared lateral de la fosa brevis en relación a la pared medial (Smith *et al.* 2007: 271): 0, dorsal; 1, ventral.

193. Ilión, longitud anteroposterior del pedicelo púbico (Langer *et al.* 2011: 7): 0, subigual o menor que la mitad de la altura del pedicelo púbico; 1, más de la mitad de la longitud del pedicelo púbico.

194. Superficie articular del pedicelo púbico del ilion (Smith *et al.* 2007: 267): 0, lisa; 1, subdividida, con facetas anterior y posterior.

195. Ilión, orientación del pedúnculo isquiático: principalmente vertical en vista lateral (0); bien expandido posteriormente al borde anterior de la muesca postacetabular (1). (Nesbitt 2011: 277).

196. Proceso posterior del pedicelo isquiático del ilion (Yates 2007: 248): 0, ausente; 1, presente.

197. Longitud del pubis (Nesbitt 2011: 278): 0, menor al 70% de la longitud femoral; 1, mayor al 70% de la longitud femoral.

198. Pubis, orientación: ánteroventral (0); rotado pósteroventralmente, opistopúbico (1). (Nesbitt 2011: 279).

199. Pubis prepubic process (Nesbitt 2011: 280): 0, absent, cranial margin unexpanded; 1, present, cranial margin expanded into a process.

200. Pubis, extremo distal: no expandido (0); expandido transversalmente conformando un pie distal (1)(Nesbitt 2011: 283).

201. Lámina medial del pubis (Tykoski 2005: 208): 0, completa; 1, incompleta, forma un hiato medial en la región ventral.

202. Articulación proximal del pubis (Nesbitt 2011: 286): 0, superficies articulares de ilion e isquion continuas; 1, separadas por un surco o espacio no articular.

Comentarios. Nesbitt (2011) codifica a *Riojasuchus* bajo el estado “0”. Sin embargo, de acuerdo con Bonaparte (1971) estas superficies artiuclares se encuentran separadas.

203. Isquion-pubis, contacto: presente y extendido ventralmente (0); presente y reducido a un delgado contacto proximal (1); ausente (2). (Nesbitt 2011: 287).

204. Visibilidad de la fenestra obturadora del pubis en vista anterior (Yates 2007: 258): 0, parcialmente cubierta por el pedicelo púbico; 1, completamente visible.

205. Pubis, ancho de la porción distal: casi tan ancho como el ancho proximal (0); significativamente más delgado que el ancho proximal (1); comprimido lateromedialmente y no más ancho que la profundidad ánteroposterior (2)(Nesbitt 2011: 289).

206. Ancho de la sínfisis púbica en relación a su longitud (Yates 2007: 254): 0, menos de un 75%; 1, más de un 75%.

207. Isquion, contacto medial con el contralateral: restringido al borde medial (0); contacto extenso, pero los bordes dorsales están separados (1); contacto extenso, donde los bordes dorsales contactan entre sí (2)(Nesbitt 2011: 291).

208. Isquion, surco dorsolateral (Yates 2003: 126): 0, ausente; 1, presente.

209. Isquion, sección transversal del extremo distal: comprimida transversalmente (0); redondeada o subcircular (1); subtriangular (2)(Nesbitt 2011: 293).

210. Isquion, porción distal: no expandida (0); expandida en relación a la diáfisis del isquion (conformando un pie isquático) (1)(Nesbitt 2011: 294).

211. Isquion, proceso obturator: confluye con el pedúnculo púbico (0); separado del pedúnculo púbico por una muesca (1)(Nesbitt 2011: 295).

212. Extensión del proceso obturador del isquion (Novas 1996: 27): 0, extendiéndose próximodistalmente a lo largo de toda la diáfisis; 1, restringido al tercio proximal.

213. Isquion, margen ventral: margen ventral continuo (0); con una muesca bien desarrollada (1); cambio abrupto de ángulo entre el extremo proximal y la diáfisis (2)(Nesbitt 2011: 296).

214. Isquion, superficie articular proximal: superficies articulares para el ilion y el pubis continuas (0); superficies articulares para el ilion y el pubis separadas por una fosa (1); superficies articulares para el ilion y el pubis separadas por una superficie cóncava no articular (2)(Nesbitt 2011: 297).

215. Longitud del isquion: aproximadamente del mismo largo o más corto que el borde dorsal de la hoja ilíaca (0); marcadamente más largo que el borde dorsal de la hoja ilíaca (1)(Nesbitt 2011: 298).

216. Tubérculo anteromedial en la porción proximal del fémur: ausente (0); pequeño y redondeado (1); desviado medialmente (o posteriormente) en relación al tubérculo pósteromedial (2); grande y curvado posteriormente (3) (Nesbitt 2011: 300).

217. Tubérculo pósteromedial en la porción proximal del fémur: presente y pequeño (0); presente siendo el más grande de los tubérculos proximales (1); ausente (2)(Nesbitt 2011: 301).

218. Tubérculo anterolateral en la porción proximal del fémur: presente como una expansión (0); ausente con la cara anterolateral plana (1). (Nesbitt 2011: 302).

219. Superficie articular medial de la cabeza femoral en vista dorsal: redondeada (0); recta (1). (Nesbitt 2011: 303).

220. Superficie ventral a la cabeza femoral: suave transición desde la diáfisis hasta la cabeza (0); una muesca entre ambos (1); una emarginación cóncava entre ambos (2). (Nesbitt 2011: 304).

221. Orientación de la cabeza femoral con respecto a los cóndilos distales anterior (entre 60 y 90 grados) (0); ánteromedial (entre 20 y 60 grados) (1); medial (entre 0 y 20 grados) (2)(Nesbitt 2011: 305).

222. Fémur, cabeza femoral en vistas medial y lateral: redondeada (0); en forma de gancho (1)(Nesbitt 2011: 306).

223. Fémur, borde dorsolateral de la porción proximal: suave (0); cresta aguda (1) (trocánter dorsolateral de algunos autores); cresta redondeada (trocánter dorsolateral de algunos autores) (2)(Nesbitt 2011: 307).

224. Fémur, trocánter anterior (inserción del *M. iliofemoralis cranialis*): ausente (0); presente y forma un margen abrupto con la diáfisis (1); presente y forma un margen abrupto con la diáfisis, pero está separado de la misma por una marcada grieta (2) (Nesbitt 2011: 308).

225. Fémur, faceta articular medial de la porción proximal: redondeada (0); recta (1). (Nesbitt 2011: 309).

226. Fémur, superficie ánterolateral de la cabeza femoral: suave y recta (0); con una emarginación ventral (1)(Nesbitt 2011: 310).

227. Fémur, repisa trocantérica: ausente (0); presente (1)(Nesbitt 2011: 311).

228. Fosa trocantérica del fémur ausente (0); presente (1). (Nesbitt 2011: 313).

229. Morfología general del trocánter mayor del fémur (Serenó 1999: 11): 0, redondeado; 1, anguloso.

230. Extensión proximal de la superficie articular de la cabeza del fémur (Irmis *et al.* 2007: 86): 0, extendida distalmente; 1, restringida al margen proximal.

231. Fémur, superficie proximal: suave y redondeada o recta (0); surco transversal recto (1); surco transversal curvo (2). (Nesbitt 2011: 314).

232. Posición del trocánter menor (Yates 2007: 285): 0, más cercana al margen medial; 1, más cercana al margen lateral.

233. Posición del cuarto trocánter en el fémur (Yates 2003: 139): 0, extremo distal del cuarto trocánter ubicado en el 30-40% proximal de la longitud femoral; 1, extremo distal del cuarto trocánter ubicado cerca del 50% de la longitud femoral.

234. Fémur, forma del cuarto trocánter: en forma de un abultamiento redondeado (0); alariforme (1); ausente (2)(Nesbitt 2011: 316).

235. Cuarto trocánter: simétrico, con extremos proximal y distal formando pendientes de bajo ángulo con la diáfisis (0); asimétrico, con el extremo distal formando una pendiente de alto ángulo con la diáfisis (1)(Nesbitt 2011: 317).

236. Fémur, superficie distal en vista distal entre el cóndilo lateral y la cresta tibiofibular: suave (0); separados por un surco profundo (1)(Nesbitt 2011: 322).

237. Fémur, grosor de la pared ósea en la mitad de la diáfisis o cerca de ella, relación grosor/diámetro: grueso, relación mayor a 0,3 (0); delgado, relación mayor a 0,2 y menor a 0,3 (1); muy delgado, relación menor a 0,2 (2)(Nesbitt 2011: 323).

238. Fémur, cóndilos distales ocupan posteriormente: menos de 1/4 del largo de la diáfisis (0); entre 1/4 y 1/3 del largo de la diáfisis (1)(Nesbitt 2011: 324).

239. Fémur, superficie anterior de la porción distal: lisa (0); cicatriz distintiva orientada transversalmente (1)(Nesbitt 2011: 325).

240. Cresta tibiofibular del fémur: menor o subigual que el cóndilo medial (0); más grande que el cóndilo medial (1)(Nesbitt 2011: 326).

241. Fémur, ángulo ánteromedial del extremo distal: redondeado (0); agudo, cerca o mayor a 90° (1). (Nesbitt 2011: 327).

242. Contorno de la cresta tibiofibular del fémur en vista distal (Bittencourt et al., 2014): 0, subcircular; 1, aguda.

243. Proporciones entre tibia y fémur: fémur más largo o aproximadamente igual que la tibia (0); tibia más larga que el fémur (1)(Nesbitt 2011: 299).

244. Tibia, profundidad del surco lateral a la cresta cnemial (Langer *et al.* 2011: 12): 0, menos del 10% de la longitud de la superficie proximal de la tibia; 1, más del 10%.

245. Cresta cnemial de la tibia: ausente, o representada por una protuberancia (0); presente y recta (1); presente y curvada ánterolateralmente (2)(Nesbitt 2011: 328).

246. Cóndilo lateral del extremo proximal de la tibia: ubicado anteriormente respecto al cóndilo medial (0); al mismo nivel que el cóndilo medial (1)(Nesbitt 2011: 331).

247. Tibia, margen lateral del cóndilo lateral (cóndilo fibular): redondeado (0); subcuadrangular (1)(Nesbitt 2011: 332).

248. Cresta fibular de la tibia: ausente (0); presente (1)(Nesbitt 2011: 333).

249. Proyección pósterolateral de la porción distal de la tibia: ausente (0); presente y apenas contacta con la fibula (1); presente y se extiende bien por detrás de la fibula (2) (Nesbitt 2011: 334).

250. Separación de los cóndilos proximales de la tibia (Rauhut 2003: 205): 0, separados por una muesca poco profunda; 1, separados por un surco profundo.

251. Margen posterolateral del extremo distal de la tibia: superficie redondeada (0); cóncavo (1) (Nesbitt 2011: 335).

252. Contorno del extremo distal de la tibia en vista distal (Rauhut 2003: 208): 0, redondeado o subcuadrangular, aproximadamente tan ancho como largo; 1, expandido transversalmente (subrectangular); 2, expandido transversalmente (subtriangular).

253. Superficie posterior del extremo distal de la tibia (Nesbitt 2011: 336): 0, redondeada; 1, con una cresta proximodistal bien desarrollada.

254. Cara posterior del extremo distal de la tibia: redondeada (0); presencia de un surco orientado próximodistalmente (1)(Nesbitt 2011: 338).

255. Fíbula, borde anterior de la porción proximal: redondeado (0); aguzado y arqueado ánteromedialmente (1)(Nesbitt 2011: 342).

256. Fíbula, porción proximal en vista lateral: simétrica (0); región posterior expandida posteriormente (1)(Nesbitt 2011: 343).

257. Fíbula, extremo distal en vista lateral: asimétrico, inclinado ánterodorsalmente (0); simétrico, redondeado o plano (1)(Nesbitt 2011: 345).

258. Articulación entre tibia y astrágalo (Novas 1996: 30): 0, la tibia articula en posición medial con respecto al proceso ascendente del astrágalo; 1, la tibia cubre las zonas medial y posterior de la superficie dorsal del astrágalo.

259. Astrágalo, proceso expandido dorsalmente en la porción pósterolateral de la faceta tibial: ausente o pobremente expandido (0); expandido en un proceso distintivo y elevado (Nesbitt 2011: 355).

260. Astrágalo, proceso ascendente anterior: ausente (0); presente y más bajo que la cara anterior del cuerpo astragalar (1); presente y más alto la cara anterior del cuerpo astragalar (2)(Nesbitt 2011: 356).

261. Proceso ascendente del astrágalo en la esquina medial (Yates 2003: 139): 0, ausente; 1, presente.

262. Astrágalo, superficie proximal: carece de un marcado reborde y una fosa elíptica posterior al proceso ascendente anterior (0); posee un marcado reborde y una fosa elíptica posterior al proceso ascendente anterior (1)(Nesbitt 2011: 359).

263. Astrágalo, faceta articular proximal para la fíbula, ocupa: más de 0,3 veces el ancho transversal del astrágalo (0); menos de 0,3 veces el ancho transversal del astrágalo (1)(Nesbitt 2011: 362).

264. Astrágalo, surco posterior: presente (0); ausente (1)(Nesbitt 2011: 363).

265. Proceso posterodorsal del astrágalo (Langer 2004: 98): 0, ausente; 1, presente.

266. Esquina anteromedial del astrágalo (Yates 2007: 311): 0, formando un ángulo obtuso o recto; 1, formando un ángulo agudo.

267. Astrágalo, faceta tibial: cóncava o plana (0); dividida en una región pósteromedial y una ánterolateral (1)(Nesbitt 2011: 366).

268. Astrágalo-calcáneo, articulación: libres entre sí (0); co-ossificados (1).(Nesbitt 2011: 370).

269. Calcáneo, tubérculo del calcáneo: presente (0); ausente o muy pequeño (1).(Nesbitt 2011: 373).

Comentarios. Un incipiente tubérculo calcáneo es retenido por *Anchisaurus* (YPM 1883, Figura 72).

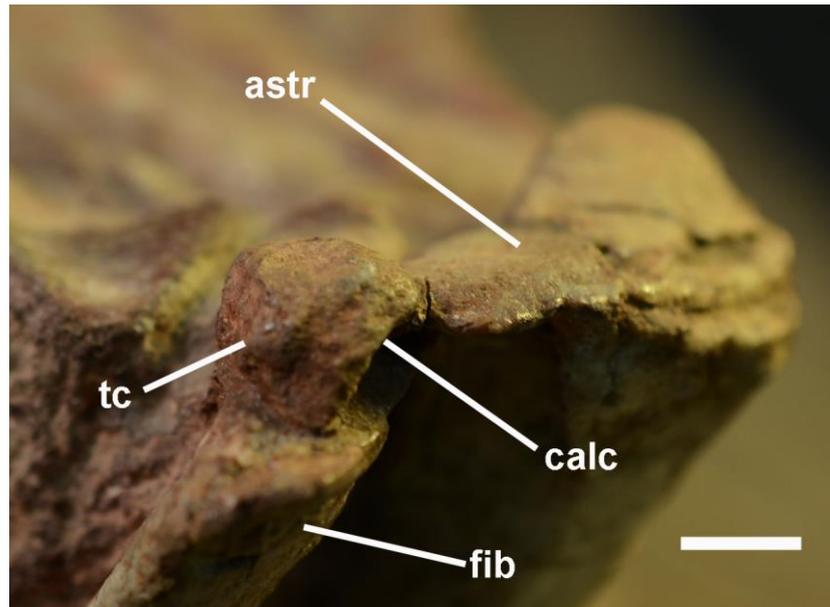


Figura 72. Tobillo de *Anchosaurus polyzelus* (YPM 1883) en vista posterodistal.

Referencias: *astr*, astrágalo; *calc*, calcáneo; *fib*, fibula; *tc*, tubérculo calcáneo.

Fotografía cortesía de A. Otero.

270. Articulación tibial en el calcáneo: 0, ausente; 1, presente (Langer *et al.* 2011: 13).

271. Calcáneo, superficie articular para la fibula: convexa (0); convexa y de forma hemicilíndrica (1); cóncava (2)(Nesbitt 2011: 378).

272. Aspecto del calcáneo: comprimido próximodistalmente (0); comprimido transversalmente (1); fuertemente comprimido transversalmente, en forma de disco (2)(modificado de Nesbitt 2011: 379).

273. Tarsal distal 3 articula (Butler *et al.* 2008: 209): 0, exclusivamente con el metatarsal III; 1, articula con los metatarsianos II y III; 2, coosificado al metatarsal III.

274. Tarsal distal 4 con proyección caudal (Nesbitt 2011: 350): 0, roma; 1, aguda.

275. Tarsal distal 4, cara medial: sin un proceso medial presente en el centro de la superficie ánteroposterior del elemento (0); con un proceso medial presente en el centro de la superficie ánteroposterior del elemento (1)(Nesbitt 2011: 351).

276. Superficie proximal del tarsal distal 4 (Nesbitt 2011: 353): 0, lisa; 1, recorrida por una quilla en la región posterior.

277. Metatarsiano más largo: menor al 50% del largo de la tibia (0); mayor al 50% del largo de la tibia (1)(Nesbitt 2011: 383).

278. Metatarsianos, diámetro a la mitad de la diáfisis de los metatarsianos I y V respecto a los metatarsianos II a IV: subiguales o mayores (0); menores (1)(Nesbitt 2011: 384).

279. Metatarsiano I: alcanza la superficie proximal del metatarsiano II (0); no contacta la articulación tarsal y se une a la cara medial del metatarsiano II (1)(Nesbitt 2011: 385).

280. Dedo I con falange I-1 comparada con la falange ungueal I-2 (Yates 2007: 338): 0, subigual o más larga; 1, más corta.

281. Metatarsiano III, extremo proximal: no solapa posteriormente los metatarsianos II y IV (0); solapa posteriormente los metatarsianos II y IV, resultando en un perfil en vista proximal en forma de “T” (“antarctometatarsiano”) (1)(Nesbitt 2011: 389).

282. Longitud del metatarsiano IV: mayor a la del metatarsiano II (0); subigual a la del metatarsiano II (1)(Nesbitt 2011: 395).

283. Metatarsiano IV, superficie articular distal: más ancha que alta (0); más alta que ancha (1). (Nesbitt 2011: 391).

284. Metatarsiano IV, porción proximal con una expansión lateral alargada que solapa la superficie anterior del metatarsiano V: ausente (0); presente (1). (Nesbitt 2011: 392).

285. Aspecto del metatarsal IV (Ezcurra 2006: 282): 0, recto; 1, sigmoideo.

286. Longitud del metatarsal V (Carrano *et al.* 2002: 154): 0, subigual o más largo que el 50% de la longitud del metatarsal III; 1, más corto que el 50% de la longitud del metatarsal III.

287. Ancho distal del metatarsal V en comparación con la longitud del elemento (Yates 2003: 156): 0, ancho menor al 30% de la longitud; 1, ancho mayor al 30% de la longitud.

288. Metatarsiano V, falanges: presentes y con la primera falange bien desarrollada (0); presentes y con la primera falange reducida (1); sin falanges y el metatarsiano distalmente agudo (2)(Nesbitt 2011: 399).

289. Falanges ungueales pedales: débilmente comprimidas transversalmente, redondeadas o subtriangulares en corte transversal (0); comprimidas dorsoventralmente (1); fuertemente comprimidas transversalmente, con una fuerte quilla dorsal (2) (modificado de Nesbitt 2011: 400).

290. Osteodermos, dorsales a la columna vertebral: ausentes (0); presentes (1)(Nesbitt 2011: 401).

291. Elementos gastrales cercanamente dispuestos (0); bien separados (1); ausentes (2). (Nesbitt 2011: 412).

Caracteres adicionados

292. Pared acetabular: 0, bien desarrollada, cerrando totalmente o en gran parte el acetábulo; 1- abierta (acetábulo perforado)(Bakker y Galton, 1974; Bonaparte, 1976).

Comentarios. Si bien el margen ventral del acetábulo puede ser cóncavo, recto, o convexo (carácter 188), esto no se correlaciona necesariamente a la presencia de un acetábulo cerrado o abierto. De hecho, en el caso de *Riojasuchus*, el margen ventral del ilion es cóncavo, mientras que el acetábulo es cerrado (Bonaparte, 1971).

293. Anquilotecondoncia: 0, ausente, los dientes se insertan en alvéolos discretos; 1- presente, dientes parcialmente fusionados a los huesos maxilares y dentario (Langer y Ferigolo, 2006).

294. Carpal ulnar: 0, presente, 1 ausente (Botelho et al., 2013).

295. Ulnar: superficie proximal fuertemente cóncava (0); superficie proximal recta o convexa (1)(Serenó, 1993).

296. Radial: 0, superficie proximal fuertemente cóncava; 1, recta o convexa (Serenó, 1993).

Comentarios. *Herrerasaurus* y *Eoraptor* poseen los dos elementos carpales proximales (ulnar y radial) con las superficies proximales cóncavas (Figura 73). Esto permite movimientos de flexión y extensión dorsoventrales del carpo y la mano con respecto al antebrazo (Sereno, 1993). Una segunda articulación rotacional se encuentra presente entre los carpales proximales y los distales. Como fuera expresado por Sereno (1993), debido a que esta articulación es marcadamente más estrecha anteroposteriormente que la articulación entre carpales proximales y el antebrazo, habría poseído un movimiento anteroposterior menor. La presencia de dos articulaciones de tipo bisagra en dinosaurios basales es diferente a la de Neotheropoda como *Coelophysis* en los cuales la unión de los elementos carpales entre sí y con los metacarpales reduce los movimientos de flexión y extensión a una sola bisagra (Ostrom, 1969; Madsen, 1976).

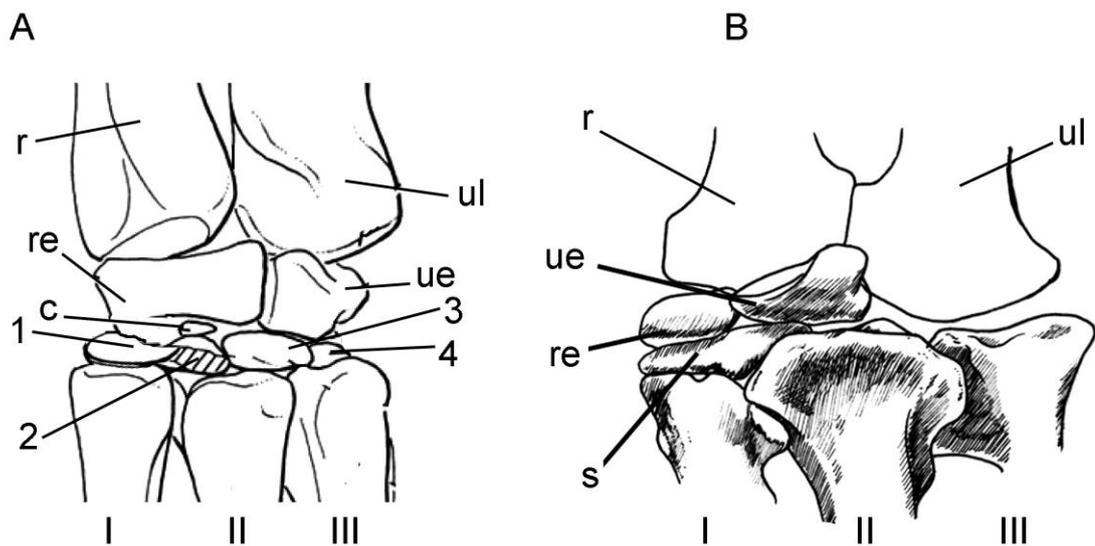


Figura 73. Elementos carpales de la mano derecha en vista anterior de: A, *Herrerasaurus ischigualastensis* y B, *Acrocanthosaurus atokensis* (*Theropoda, Tetanurae*), sobre la base de observaciones personales y Ezcurra (2010). A, modificado de Sereno (1993), B, modificado de Currie y Carpenter (2000). Referencias: 1-4,

carpales distales 1-4; I-III, metacarpales; c, carpal central; r, radio; re, carpal radial; s, carpal distal semilunar; ue, carpal ulnar; ul, ulna. Sin escala.

297. Tamaño de carpales proximales: 0, mayores que los distales; 1, de tamaño subigual o menores a los distales.

Comentarios. A primera vista, los elementos de la mano en *Herrerasaurus* y *Eodromaeus* se distinguen de aquellos de Neotheropoda, como ser *Coelophysis* y *Allosaurus*, en que los carpales proximales son de tamaño proporcionalmente mucho mayor (Novas, 1996). En contraposición, en Neotheropoda derivados, como *Allosaurus* y *Tyrannosaurus* los carpales proximales son muy pequeños y tienen forma de guijarro (Botelho et al., 2013).

298. Ulnar, 0, complejo; 1, simple, en forma de lentejuela.

Comentarios. El ulnar en *Herrerasaurus*, *Eoraptor* y *Eodromaeus* es un elemento robusto y complejo. Su superficie articular proximal es fuertemente cóncava y se prolonga lateral y distalmente. La articulación distal cóncava coincide con la superficie proximal convexa del carpal 3. En Neotheropoda como *Coelophysis* y *Acrocanthosaurus* (Currie y Carpenter, 2000) el ulnar es relativamente pequeño y simple, de contorno cuadrangular en vistas proximal o distal. La superficie articular proximal tiene el contorno de una silla de montar, mientras que la superficie distal es convexa.

299. Carpal 5: 0, simple y pequeño; 1, de gran tamaño y morfológicamente complejo.

Comentarios. El carpal distal 5 en *Herrerasaurus*, *Eodromaeus* y *Eoraptor* es muy diferente del conocido en otros Dinosauria. Este es el mayor elemento de los carpales distales, es de contorno subrectangular, y con su extremo distal inclinado lateral y distalmente. Articula con los metacarpales V y IV y distalmente con los carpales distales 3 y 4.

300. Trocánter anterior del fémur: 0, relativamente pequeño; 1, expandido (Bakker y Galton, 1974).

Comentarios. *Herrerasaurus*, *Staurikosaurus*, *Eoraptor*, *Guaibasaurus*, *Coelophysis* y otras formas basales han retenido una morfología femoral que recuerda a dinosauriformes como *Lagosuchus* y *Lewisuchus*. En ellos el trocánter anterior constituye una pequeña prominencia subvertical que se continúa distalmente con la repisa trocantérica. En efecto, este trocánter parece representar una prolongación de esta repisa (Novas, 1996; Hutchinson 2001). En Theropoda derivados como ser *Ceratosaurus* y *Allosaurus*, en Sauropodomorpha y Ornithischia el trocánter anterior se encuentra expandido proximalmente (Bakker y Galton, 1964; Gauthier, 1986) y conforma un proceso en forma de ala separado del trocánter mayor por una muesca importante.

301. Cresta mediodistal del fémur: 0, ausente o pobremente desarrollada; 1, presente, desarrollada como una lámina próximodistalmente extendida que abarca más del 10% de la longitud total del fémur (Novas, 1996).

302. Trocánter mayor del fémur: 0, ubicado distalmente; 1, ubicado proximalmente, lo que resulta en un margen dorsal recto del fémur (Galton y Bakker, 1974).

Comentarios. En dinosauriformes basales como *Lewisuchus* y *Silesaurus*, así como la mayor parte de los Theropoda y Ornithischia el trocánter mayor del fémur se encuentra proximalmente expandido y sobrepasa el nivel de la cabeza femoral. Esto resulta en una conformación subrectangular del extremo proximal del fémur, lo que contrasta con la sección redondeada que se observa en *Lagosuchus*, y *Crurotarsi*, por ejemplo (Bakker and Galton, 1974; Ezcurra, 2006). El gran desarrollo de este trocánter se relaciona a un incremento y mayor diferenciación del punto de inserción del músculo *puboischiofemoralis externus* (PIFE).

303. Diáfisis femoral en vista lateral: 0, fuertemente sigmoidea; 1, curvada anteriormente pero sin una curvatura sigmoidea pronunciada (Bakker y Galton, 1974).

304. Contorno en sección del tercio proximal de la diáfisis femoral: 0, subcircular; 1, subtriangular (Fechner, 2008).

Comentarios. En la gran mayoría de los dinosauriformes, incluyendo dinosaurios, la diáfisis femoral exhibe una sección subcircular desde su extremo proximal hasta la mitad diafisaria, aproximadamente. Por otro lado, cerca del extremo distal esta es de sección más bien suboval o subrectangular. Una excepción la constituyen algunos taxones basales como *Herrerasaurus*, *Saturnalia* y *Guaibasaurus*, en los cuales la diáfisis es proximalmente de sección fuertemente subtriangular, con un margen anterior agudo (Novas, 1993; Bonaparte et al., 1999; Langer, 2004). Esto se debe a un gran desarrollo de la línea intermuscular

anterior, que conforma una suerte de quilla de orientación subvertical que diferencia a la diáfisis en superficies próximomedial y próximolateral. Esta línea intermuscular está presente en la mayor parte de los arcosaurios y representa el límite entre el *M. femorotibialis externus* y el *M. femorotibialis internus* (Hutchinson, 2001).

Vale la pena remarcar que estudios sobre los cambios ontogenéticos en el fémur de *Silesaurus* indican que el corte en sección de la diáfisis se ve afectado por el crecimiento del animal. En efecto, en ejemplares más pequeños el fémur es de sección subcircular, mientras que en individuos de mayor tamaño es marcadamente más oval (Piechowski et al., 2014).

305. Cresta tibiofibular en vista distal separada del cóndilo lateral del fémur por un surco que se extiende en la superficie distal: 0, ausente; 1, presente (Rowe y Gauthier, 1990).

Comentarios. La cresta tibiofibular es una proyección caudal del cóndilo fibular que constituye una suerte de tercer cóndilo distal en el fémur. En Dinosauria se encuentra bien separada del cóndilo fibular por una depresión y ambos conforman una articulación en forma de polea (Baumel and Witmer, 1993). En algunas formas basales especialmente en *Ceolophysis* y *Syntarsus* (Rowe y Gauthier, 1990), así como en *Herrerasaurus*, *Eoraptor*, y *Saturnalia* existe un surco poco profundo adicional que separa ambas estructuras en vista distal.

306. Proporciones de los cóndilos distales del fémur: 0, cóndilo tibial transversalmente más ancho que el cóndilo fibular o subigual; 1, cóndilo fibular más ancho que el tibial (Bonaparte et al., 1999; Bittencourt y Kellner, 2009).

307. Extremo distal del fémur: 0, cóndilos distalmente rectos; 1, bulbosos (Rauhut, 2003).

Comentarios. En dinosaurios basales, incluyendo *Herrerasaurus*, *Eoraptor*, *Coelophysis*, y *Dilophosaurus*, la epífisis distal del fémur exhibe el extremo distal casi plano. Sin embargo, en Theropoda más derivados y en Ornithischia los cóndilos distales son marcadamente bulbosos y prominentes. A esto se adiciona que ambos cóndilos se encuentran separados por un surco profundo que se extiende a lo largo de toda la superficie distal del elemento. Esto resulta en un movimiento de extension/flexion más amplio en la articulación de la rodilla (Rauhut, 2003).

308. Superficie anterior del extremo distal del fémur: 0, recta o convexa; 1, recorrida por un surco extensor (Rauhut, 2003).

309. Diáfisis de la fibula, 0, ancha, mayor al 30% del ancho diafisiario de la tibia; 1, comprimida, menor al 30% del ancho diafisiario de la tibia (Langer y Benton, 2006).

Comentarios. La fibula en Dinosauria es un elemento delgado: su diámetro representa menos que la mitad del ancho transversal de la tibia. Esto contrasta con arcosaurios basales y Crurotarsi, en los cuales ambos elementos son subiguales en tamaño y robustez (Langer and Benton, 2006). Adicionalmente, el extremo proximal de la fibula en Dinosauriformes es más ancho que el distal, en contraste a lo que ocurre en Crurotarsi, en donde ambas extremidades son de tamaño subigual (Sereni and Arcucci, 1994).

310. Orientación del eje mayor del extremo distal de la fibula: 0, orientado anteromedialmente; 1, orientado anteroposteriormente (Bonaparte, 1972).

Comentarios. El eje mayor de la fibula en *Lagosuchus* y *Herrerasaurus* se encuentra anteromedialmente orientado, una condición plesiomórfica compartida con Crurotarsi (Serenó and Arcucci, 1994) y terópodos Coelophysoidea (Ezcurra and Novas, 2007). Esto contrasta con la condición presente en otros Dinosauria, en los cuales la diáfisis se orienta anteroposteriormente, lo que se correlaciona a un progresivo aumento en el contacto entre la tibia y fibula.

311. Margen anterior del extremo proximal de la fibula: 0, liso; 1, rugoso y engrosado (Langer, 2003).

Comentarios. En Dinosauria basales como *Panphagia*, *Saturnalia* y *Herrerasaurus* el margen anterior del extremo proximal de la fibula es muy grueso y conforma una eminencia rugosa (Martínez et al., 2013), que es conocida como “trocánter anterior” (Serenó et al., 2013).

312. Diáfisis de la fibula: 0, margen medial liso o débilmente rugoso; 1, fuertemente rugoso, en ocasiones con una cresta de orientación próximodistal (Fechner, 2007).

Comentarios. La fibula en su mitad posterior y hacia la cara medial, especialmente en el extremo proximal del hueso rodeando la fosa medial, muestra una superficie con numerosas cicatrices para la articulación con la tibia. Esta mitad es usualmente sub-laminar y en Dinosauria basales como *Saturnalia* y *Herrerasaurus* el margen posterior exhibe una cresta longitudinal baja (Martínez et al., 2013).

313. Extremo proximal de la fibula: 0, en vista lateral es liso; 1, existe una rugosa cresta proximodistal cerca de su margen anterior (Fechner, 2007).

Comentarios. En vista lateral, existe una cresta proximodistal rugosa cerca del margen anterior del extremo proximal de la fibula. Esta condición se encuentra presente en la mayor parte de los dinosaurios, incluyendo formas basales como *Eoraptor* y *Herrerasaurus*. Estas rugosidades podrían constituir el origen del *M. flexor digitorum longus* (Fechner, 2007).

314. Superficie medial del extremo proximal de la fibula: 0, plana o convexa; 1, excavada (Rowe y Gauthier, 1990).

Comentarios. La superficie medial de la fibula en dinosaurios basales como *Saturnalia*, *Guaibasaurus*, y Herrerasauridae es proximalmente plana. Por el contrario, en numerosos Theropoda la superficie medial es notablemente cóncava (Rauhut, 2003). Esta fosa representa la inserción del *M. popliteus*, de función aún incierta (Hutchinson, 2001).

315. Sección media de la diáfisis de la fibula: 0, subcircular u ovoidal; 1, elipsoidal; 2, fuertemente comprimida, sublaminar o débilmente elíptica.

Comentarios. En *Lagosuchus* el extremo proximal de la fibula está bien comprimido transversalmente y posee los márgenes anterior y posterior redondeados, mientras que la porción central de la diáfisis es de sección subcircular (Bonaparte, 1972). La diáfisis en dinosaurios basales como *Herrerasaurus*, *Staurikosaurus* y *Guaibasaurus* es transversalmente comprimida en sus extremos proximal y distal, aunque su sección media es más redondeada. En Theropoda, la diáfisis fibular es laminar, siendo notablemente más extensa anteroposteriormente que transversalmente (Rauhut, 2003).

316. Tubérculo iliofibular en la fibula: 0, ausente o apenas evidenciado; 1, representado por una débil cresta de orientación próximodistal; 2, presente, rugoso, y bien desarrollado.

Comentarios. En *Herrerasaurus*, *Staurikosaurus*, y *Guaibasaurus* una cresta estrecha proximodistalmente extendida existe en una posición equivalente al tubérculo iliofibular, y posiblemente constituya su precursor (Langer, 2003). Una cresta semejante ha sido descrita en *Silesaurus*, y nominada por Dzik (2003) como “cresta espiral”. En Dinosauria más derivados existe un tubérculo en el tercio proximal del margen anterior de la diáfisis fibular. Este tubérculo constituye la inserción del tendón del *M. iliofibularis* (George y Berger, 1966), que en aves vivientes se extiende hasta el margen lateral de la lámina postacetabular del ilion.

317. Separación entre tibia y fibula: 0, separados por un amplio espacio; 1, en amplio contacto, separadas por un espacio estrecho aproximadamente ojival.

318. Extremo distal de la fibula: 0, complejo, con una importante prominencia posterolateral; 1, simple, sin prominencias bien diferenciadas.

Comentarios. El extremo distal de la fibula muestra una prominencia posterolateral en correspondencia al tubérculo calcáneo, y también una cresta longitudinal que encaja el margen lateral del proceso posteroventral de la tibia cuando son articulados, una condición presente en formas basales como *Lagosuchus* y *Herrerasaurus*, pero ausente en taxones más derivados (véase Novas, 1993).

319. Cóndilos distales del húmero: 0, transversalmente expandidos, el eje mayor es aproximadamente subhorizontal; 1, transversalmente estrechos, el eje mayor es aproximadamente subvertical (Serenó y Arcucci, 1994; Remes, 2008).

320. Tuberosidad medial del extremo proximal del húmero: 0, poco prominente, representado por un bulto redondeado; 1, prominente y separada del resto del húmero por un surco profundo y bien definido (Serenó, 1993).

Comentarios. Una tuberosidad medial prominente, separada por un surco de la cabeza humeral fue considerada autapomórfica de *Herrerasaurus* por Sereno (1993). Sin embargo, como fuera indicado por Langer (2007) esta condición está presente en otras formas basales, como ser *Saturnalia* y *Coelophysis*.

321. Morfología de la cabeza humeral: 0, ovoidal, con márgenes anterior y posterior usualmente aplanados o débilmente convexos y pobremente expandida dorsalmente; 1, cabeza humeral compleja, bien extendida posteriormente, con margen posterior convexo y margen anterior cóncavo; 2, modificada fuertemente, recuerda una silla de montar (Remes, 2008).

322. Morfología de la cabeza humeral: 0, simple, redondeada próximalmente o aplanada; 1, expandida transversalmente, conformando un cuerpo subcilíndrico (Remes, 2008).

Comentarios. La cabeza humeral en dinosaurios basales como *Herrerasaurus* y *Eoraptor* se desarrolla como una modesta expansión redondeada (Serenó et al., 2013). Por el

contrario, en Theropoda, como *Coelophysis* y *Dilophosaurus* la superficie proximal del húmero está ocupada casi enteramente, a excepción de sus esquinas lateral y medial, por la cabeza humeral. Esta se compone de un cuerpo principal ancho, transversalmente elongado y subcilíndrico, y una porción lateral más estrecha (ectotuberosidad de Welles 1984) que se proyecta anterolateralmente a un ángulo de unos 35°. Esto resulta en una morfología humeral arriñonada en vista proximal.

323. Cresta deltopectoral del húmero: 0, medialmente divergente; 1, recta, se posiciona a un ángulo aproximado de 90° con respecto al extremo distal del húmero (Langer et al., 2007).

324. Márgenes de la cresta deltopectoral: 0, simples; 1, complejos, con numerosas crestas, cicatrices y convexidades (Langer et al., 2007).

Comentarios. Plesiomórficamente en Dinosauria, los márgenes externo e interno de la cresta deltopectoral se encuentran decorados por crestas y convexidades que indican el anclaje de musculatura (Langer et al., 2007). Su margen anterolateral constituye la inserción del *M. supracoracoideus* (Meers 2003) y la superficie posterolateral representa la inserción del *M. deltoideus clavicularis*. La superficie lisa distal de la cara anteromedial de la cresta fue ocupada por la inserción del *M. pectoralis* (Cooper 1981; Dilkes 2000; Meers 2003), la sección proximal constituía el anclaje del *M. coracobrachialis brevis dorsalis* (Meers 2003), mientras que el *M. deltoideus minor* insertaba en un surco poco profundo que se extiende en el margen anterior. Esto resulta en una cresta deltopectoral compleja, cubierta por cicatrices musculares, ausentes en arcosaurios no-Dinosauria.

325. Diáfisis humeral con línea intermuscular lateral: 0, ausente; 1, presente y bien desarrollada.

Comentarios. En Dinosauria existe una delgada línea muscular (o carena caudal en Langer et al., 2007) que se extiende a lo largo del margen lateral de la diáfisis distal al tubérculo mayor, hasta alcanzar la región media diafisiaria, donde esta línea desaparece (véase Remes, 2008). Norman (1986), propuso que esta línea podría constituir el límite entre los músculos *M. brachialis* y *M. triceps caudalis*.

326. Cóndilos distales del húmero: 0, separados por surcos subverticales amplios y poco profundos; 1, cóndilos cercanos entre si o en contacto, separados por surcos relativamente estrechos y profundos (Remes, 2008).

Comentarios. Remes (2008) puntualizó importantes caracteres taxonómicos en el extremo distal del húmero a lo largo de Dinosauria. Este autor observó que los cóndilos distales del húmero se encuentran ampliamente espaciados y están bien expandidos transversalmente en dinosaurios basales como *Eoraptor*, indicando que la ulna y el radio podrían rotar uno sobre otro (Sadleir et al., 2008). Por otro lado, un surco intercondilar estrecho en dinosaurios más derivados posiblemente restringió los movimientos rotacionales y de flexión en el codo.

Dentro del amplio surco intercondilar, *Eoraptor* retuvo una fosa subcircular, que se encuentra presente también en arcosaurios basales como *Euparkeria* (Remes, 2008), pero que está ausente en *Herrerasaurus* y Theropoda. Esta fosa en tetrápodos vivientes aloja fluido sinovial y se encuentra cubierta por una cápsula de cartílago (MacConnail, 1950).

Remes (2008) consideró que la presencia de esta estructura podría estar relacionada a la resistencia de presión y sería indicativa de cuadrupedalismo facultativo, y de allí su ausencia en dinosaurios bípedos.

327. Cóndilos distales del húmero: 0, poco desarrollados, de márgenes pobremente definidos; 1, bulbosos, bien separados del cuerpo humeral (Remes, 2008).

328. Extremo distal del húmero: 0, entepicóndilo, ectepicóndilo y estructuras asociadas pobremente desarrollados o ausentes, representados por débiles crestas de orientación subvertical; 1, bien desarrollados como láminas claramente separadas del resto de la epífisis humeral (Serenó, 1993).

Comentarios. En dinosaurios basales como *Eoraptor* y *Saturnalia* el entepicóndilo, ectepicóndilo y estructuras asociadas se encuentran pobremente diferenciados y se presentan menos desarrollados que en *Herrerasaurus* y *Eusaurischia* (Serenó et al., 2013). En estos últimos el ectepicóndilo se encuentra fuertemente expandido lateralmente y está débilmente separado del cóndilo humeral lateral por un escalón que se orienta laterodistalmente y por una cresta longitudinal aguda a lo largo de la esquina lateral del elemento. La superficie posterolateral del ectepicóndilo posee estrías y frecuentemente una pequeña concavidad ubicada distalmente. Esta área posiblemente constituya el origen de los músculos extensores del antebrazo, tal como fuera adelantado por Langer (2007).

En terópodos como *Coelophysis* y *Dilophosaurus* el ectepicóndilo es más prominente y se une distalmente al cóndilo medial. Un borde pronunciado separa el margen medial rugoso del ectepicóndilo de su superficie anterior lisa y cóncava, la cual recibiría músculos pronadores (Meers 2003). Laterodistal a esta, una pequeña área rugosa posiblemente corresponda al anclaje del ligamento ventral colateral de la articulación del codo (Baumel and Raikow 1993).

329. Fosa olecraneana: 0, ausente o representada por una suave concavidad; 1, presente y bien definida (Remes, 2008).

330. Dígito manual IV: 0, más largo que el metacarpal III, con más de 3 falanges; 1, más corto, subigual o solo levemente más largo que el metacarpal III, con 3 o menos falanges (Serenó, 1993).

331. Falanges manuales con cóndilos distales: 0, redondeados; 1, expandidos y extendidos posteriormente, conformando una profunda tróclea o polea.

Comentarios. En Dinosauria, incluyendo formas basales como *Eoraptor*, *Guaibasaurus* y *Herrerasaurus* los cóndilos distales de las articulaciones intramanuales se expanden notablemente, resultando en un contorno elipsoide cuando son vistos lateralmente. Esta conformación resulta en que las excavaciones para los ligamentos colaterales se encuentren desplazadas dorsalmente. Así, en Dinosauria, debido a la conformación de esta polea distal, la habilidad de flexionar las articulaciones intramanuales excede aquella de extenderlos, un carácter que se acentúa especialmente en Theropoda (Carpenter y Smith, 2005).

332. Articulaciones distales de las falanges rodeadas dorsal y ventralmente por facetas bien desarrolladas para anclaje de músculos o tendones: 0, ausente; 1, presente (Serenó, 1993).

Comentarios. La mayor parte de la disposición de la musculatura manual en Theropoda se restringe a músculos y ligamentos relacionados a movimientos de flexión y extensión. De hecho, las delgadas láminas ubicadas en los márgenes próximolaterales de los

metacarpales constituyen los sitios de inserción del *M. extensor digitorum communis*, mientras que las depresiones presentes en la superficie dorsal de los metacarpales y falanges representan el anclaje de los *M. extensores digitorum profundi*. Los tubérculos extensores que rodean las depresiones dorsales posiblemente representan la conexión de los tendones *Mm. extensores digitorum superficiales* y *Mm. extensores digitorum profundi* (Remes, 2008).

333. Bases de los metacarpales articulan entre si conformando un arco: 0, ausente; 1, presente (Serenó et al., 2013).

334. Articulación proximal del metacarpal I: 0, convexa o recta; 1, cóncava (Agnolin et al., 2010).

335. Margen medial del metacarpal II: 0, recto; 1, expandido medialmente y rodeando el metacarpal I (Gauthier, 1986; Rauhut, 2003).

336. Contorno proximal de metacarpal III: 0, subrectangular con el eje mayor en sentido transversal; 1, comprimido en sentido transversal y de contorno aproximadamente subtriangular (Rauhut, 2003).

337. Extremo proximal de metacarpal III con una lámina lateral que parcialmente cubre el extremo proximal del metacarpal IV: 0, ausente; 1, presente (Gauthier 1986).

338. Metacarpal IV proximalmente de contorno: 0, subrectangular; 1, subtriangular, con el ápice dirigido dorsalmente (Rauhut, 2003).

339. Metacarpal III distalmente asimétrico, con el cóndilo lateral mayor que el medial: 0, ausente; 1, presente (Currie and Russell, 1988).

Comentarios. En *Herrerasaurus* y Theropoda basales como *Coelophysis*, el metacarpal III muestra su cóndilo distal mayor que el medial, y ambos están rotados medialmente con respecto al extremo proximal, en la misma dirección de los metacarpales I y II. Esta leve asimetría resulta en que el dedo III se encuentra en ángulo mayor con respecto al dedo II (Currie and Russell, 1988).

340. Falanges manuales proximales elongadas: 0, ausente; 1, presente (Rauhut, 2003).

Comentarios. Las proporciones de las falanges manuales de Theropoda se caracterizan por la falange I-1 más larga que el metacarpal I, una falange II-2 elongada, más larga que la falange II-1, y una falange III-3 más larga que las falanges III-1 y 2 (Rauhut, 2003).

341. Falange manual I-1 con los cóndilos distales asimétricos: 0, ausente; 1, presente (modificado de Galton, 1964).

Comentarios. En Saurischia basales como *Eoraptor* y *Herrerasaurus* y especialmente en Sauropodomorpha, cuando los procesos intercondilares proximodorsales son alineados

con el eje vertical, los cóndilos distales de la falange I-1 están rotados a más de 15°, con el cóndilo lateral distal prolongado más dorsalmente que el cóndilo medial (Serenó, 2007). En esta falange, la dirección de rotación de los cóndilos distales en relación al extremo proximal es la opuesta a la rotación del metacarpo I, tal como fuera indicado por Sereno et al. (2013). Por otro lado, en Theropoda, la torsión de la falange I-1 siempre es menor a los 15°.

342. Extremo distal de las falanges ungueales de la mano: 0, a la misma altura que el nivel ventral de la extremidad proximal; 1, extendida ventralmente.

Comentarios. En *Herrerasaurus* (Serenó, 1994) y la gran mayoría de los terópodos, el extremo distal de las falanges ungueales se ubica ventralmente al nivel ventral de la superficie articular proximal, cuando esta última es orientada verticalmente. Más aún, las falanges ungueales son relativamente más estrechas transversalmente y con la lámina más recurvada que en otros dinosaurios. En adición, en *Herrerasaurus*, y la mayor parte de Theropoda las ungueales tienen una altura máxima que representa un 200–300% del ancho máximo (Serenó et al., 2013). A pesar de que algunos Ornithischia (e.g., *Heterodontosaurus*) y Sauropodomorpha basales poseen ungueales manuales recurvadas, en ninguno de los casos en un ángulo tan grande y con la marcada compresión que se observa en Theropoda, tal como fuera propuesto originalmente por Gauthier (1986). Esta morfología se condice a una especialización en los movimientos de la mano relacionados al agarre y rastrillaje (Welles, 1984; Sereno, 1993).

343. Extremo distal de los metatarsianos II-IV: 0, extremo distal dividido en dos cóndilos sólo ventralmente; 1, conformando una polea que se prolonga anterior y dorsalmente (Serenó et al., 2013).

344. Proporciones de los dedos y metatarsianos III y IV: 0, dedos más largos que los metatarsianos correspondientes; 1, dedos más cortos que los metatarsianos correspondientes (Charig, 1972).

Comentarios. Plesiomórficamente, en saurios de andar esparrancado las series de falanges del pie son más largas que sus metatarsianos correspondientes, una condición retenida en Sauropodomorpha basales (Charig, 1972). Por otro lado, en otros dinosaurios, especialmente Theropoda (e.g., *Coelophysis*, *Allosaurus*), los dedos son marcadamente más cortos que el metatarsal correspondiente.

345. Metatarsal I: 0, más de 55% de la longitud total de los metatarsianos II y III; 1, menos del 55% (Raath 1969, Welles 1984).

346. Extremo proximal del metatarsal I: 0, recto; 1, en forma de “L” (Serenó et al., 2013).

Comentarios. En Dinosauria basales como *Herrerasaurus* y *Eoraptor* el metatarsal I es relativamente complejo (Novas, 1993; Sereno et al., 2013). La sección proximal del hueso es de contorno subelíptico, comprimida transversalmente, y expandida anteroposteriormente. El metatarsal I tiene forma de “L” en vista proximal, con una estrecha prolongación anterior y una prolongación posterior corta y redondeada.

347. Metatarsal II, superficie articular con el metatarsal I: 0, cóncava; 1, recta o débilmente convexa (véase Sereno, 1993).

348. Tubérculo de inserción del *M. tibialis cranialis* en la esquina anterolateral de la diáfisis del metatarsal II, justo por encima de la mitad de su longitud: 0, ausente; 1, presente (Norell y Makovicky, 1997).

349. Metatarsal IV con una lámina medial en el extremo proximal que solapa al metatarsal V: 0, presente; 1, ausente (Serenó, 1999).

Comentarios. En saurisquios basales como *Eoraptor* y *Herrerasaurus* el extremo proximal del metatarsal IV tiene una superficie anteromedial para la articulación del metatarsal III y una posterolateral para el metatarsal V. En el caso de estos taxones y Sauropodomorpha existe una expansión elongada que solapa la superficie anterior del metatarsal V (Serenó, 1999), mientras que en Theropoda, debido a la reducción del metatarsal V, esta superficie es relativamente pequeña (Langer, 2003).

350. Contorno del extremo proximal del metatarsal IV en vista proximal: 0, elongado y subtriangular; 1, subcuadrangular (Nuevo carácter).

351. Falanges pedales: 0, robustas; 1, proporcionalmente elongadas, su ancho proximal entra más de tres veces en su longitud total (Charig, 1972).

Comentarios. En Dinosauria, especialmente *Herrerasaurus*, Theropoda y Ornithischia, las falanges no ungueales son especialmente elongadas y delgadas, una condición marcadamente diferente de otros arcosaurios y Sauropodomorpha (Charig, 1972).

352. Falange pedal I-1 con el extremo distal rotado: 0, ausente; 1, presente (Serenó et al., 2013).

Comentarios. En Dinosauria basales como *Eoraptor* y *Herrerasaurus* los cóndilos distales de la falange I-1 están rotados, lo que resulta en que la concavidad medial para el ligamento colateral se expone dorsalmente (Serenó et al., 2013), una condición retenida por diversos terópodos (e.g., *Coelophysis*, *Dilophosaurus*). Esta rotación condiciona que el extremo de la falange ungueal se oriente más posterior que lateralmente.

353. Falange pedal I-1 con el extremo proximal fuertemente cóncavo y el distal fuertemente convexo: 0, ausente, 1, presente (Serenó et al., 2013).

Comentarios. En Theropoda, *Herrerasaurus* y *Eoraptor* la articulación proximal de la falange pedal I-1 es fuertemente cóncava, y su margen medial está notablemente excavado. Esto se relaciona a una articulación amplia y móvil con la superficie convexa distal del extremo distal del metatarsal I (Serenó et al., 2013). Esto podría haber permitido a estos taxones una mayor abducción, adducción, y rotación sobre el metatarsal que en los otros dedos del pie.

354. Falange ungueal del dedo I: 0, relativamente débil; 1, ventralmente recurvada, con tubérculo flexor muy desarrollado (Bonaparte et al., 1999).

355. Cresta subvertical en la superficie lateral del ilion: 0, ausente; 1, presente (Langer, 2003).

356. Margen anterior del proceso preacetabular del ilion: 0, liso; 1, con un importante abultamiento rugoso (Langer, 2003).

Comentarios. En dinosaurios basales, como ser *Saturnalia*, *Chindesaurus* y *Herrerasaurus*, el margen anterior de la lámina ilíaca es trunco y se expande lateralmente a modo de un abultamiento rugoso, de sección subtriangular, una condición compartida con dinosauriformes basales como *Silesaurus* (Langer, 2003). Es posible que este área rugosa represente una amplia inserción del *M. iliotibialis cranialis*, tal como fuera propuesto por Langer (2003). En *Eoraptor* esta área se encuentra más reducida que en los taxones indicados más arriba, y el margen anterior del ilion se encuentra bien comprimido transversalmente (Serenó et al., 2013). En Theropoda y Sauropodomorpha, dicha rugosidad está ausente, la lámina preacetabular del ilion es notablemente comprimida transversalmente y carece de la sección subtriangular presente en taxones más basales.

357. Margen dorsal de la cresta ilíaca en sentido lateral, fuertemente cóncava: 0, ausente; 1, presente (Ezcurra, 2010).

Comentarios. En Dinosauria basales, incluyendo *Saturnalia* y *Herrerasaurus* la lámina ilíaca en vista dorsal es cóncava lateralmente. Esto se relaciona a una depresión lateral que se acentúa notablemente hacia el margen preacetabular del ilion, lo cual se profundiza aún más en terópodos y Sauropodomorpha (Ezcurra, 2010). Esto indicaría una

mayor superficie de anclaje de los músculos *iliofemoralis externus*, *iliotrochantericus caudalis*, e *iliofibularis* (Hutchinson, 2001).

358. Margen dorsal del ilion: 0, subigual en ancho transversal a la lámina ilíaca; 1, engrosado y fuertemente estriado (Coria et al. 2006),

Comentarios. Este engrosamiento es marcado en diversos Dinosauria y podría indicar un fuerte anclaje poderoso de los músculos *M. iliotibiales*, lo que se relaciona asimismo con el gran desarrollo de la cresta cnemial de la tibia (Hutchinson, 2001). En Dinosauria, la superficie interna del ilion también presenta los márgenes dorsales estriados cerca del borde dorsal postacetabular, lo que representaría el anclaje del *M. longissimus* (Langer, 2003).

359. Proceso postacetabular: 0, más corto o subigual a la longitud acetabular; 1, más largo que dicha longitud (Ezcurra, 2010).

360. Proceso postacetabular con una amplia superficie rugosa posterodorsal: 0, ausente; 1, presente (Novas, 1993).

Comentarios. En Dinosauriformes basales, incluyendo *Silesaurus*, *Saturnalia* y *Herrerasaurus* la lámina postacetabular posee cerca de su esquina posterodorsal un área rugosa que se expande a partir de la cresta ilíaca dorsal hacia la superficie lateral del ilion. En el caso de *Herrerasaurus* dicha superficie se encuentra representada por un gran bulto rugoso, considerado apomórfico de este taxón (Novas, 1993). En Theropoda como *Coelophysis* y Sauropodomorpha como *Pantyraco* esta área se encuentra reducida a la

porción más posterior del ilion, representada por apenas una pequeña superficie pobremente diferenciada (Langer, 2003). Esta superficie rugosa representa un área de anclaje para el músculo *M. flexor tibialis* (Langer, 2003).

361. Superficie para el anclaje de las vértebras sacras en la cara medial el ilion: 0, representado por una sola cresta longitudinal; 1, complejo, representado por al menos dos crestas (Nuevo carácter).

Comentarios. En Dinosauriformes como *Silesaurus* y saurisquios basales incluyendo *Hererasaurus* y *Guaibasaurus*, la superficie medial del ilion en sus regiones media y posterior poseen una cresta subhorizontal prominente para el anclaje de costillas sacras. Esta morfología relativamente simple se complejiza en Theropoda (e.g., *Coelophysis*, *Allosaurus*) y Ornithischia (e.g., *Hypsilophodon*; Galton, 1974), donde en adición a dicha repisa existen cicatrices dorsales para el anclaje de procesos transversos de vértebras sacras.

362. Acetábulo: 0, isquion y pubis contribuyen en proporciones semejantes; 1, el pubis contribuye de manera predominante (Novas, 1996).

363. Cresta supracetabular: 0, ausente; 1, presente (Gauthier y Padian, 1985).

364. Pedicelo isquiático del ilion muy estrecho, la articulación para el isquion se orienta posteroventralmente más que ventralmente: 0, ausente; 1, presente (Raath, 1990).

365. Isquion: 0, diáfisis subtriangular o sublaminar; 1, de sección subcircular, el isquion posee la diáfisis en forma de varilla (Langer and Benton, 2006).

366. Curvatura de la diáfisis del isquion: 0, fuertemente curvado posteriormente, con el margen posterior cóncavo; 1, recto (Nuevo carácter).

Comentarios. Plesiomórficamente el isquion en Dinosauriformes basales como *Lagosuchus* y *Silesaurus* está curvado dorsalmente, y muestra el margen posterior cóncavo, con el extremo distal de la diáfisis algo orientado dorsalmente. *Herrerasaurus* ha sido reconstruido con el isquion prácticamente recto por Novas (1993), una característica aceptada por autores previos. Sin embargo, la observación de diversos ejemplares de *Herrerasaurus* (MCZ 4381; MLP 61-VIII-2-2; Figura 74) indica que el isquion se encontraba bien curvado posteriormente, tal como plesiomórficamente ocurre en Dinosauriformes.

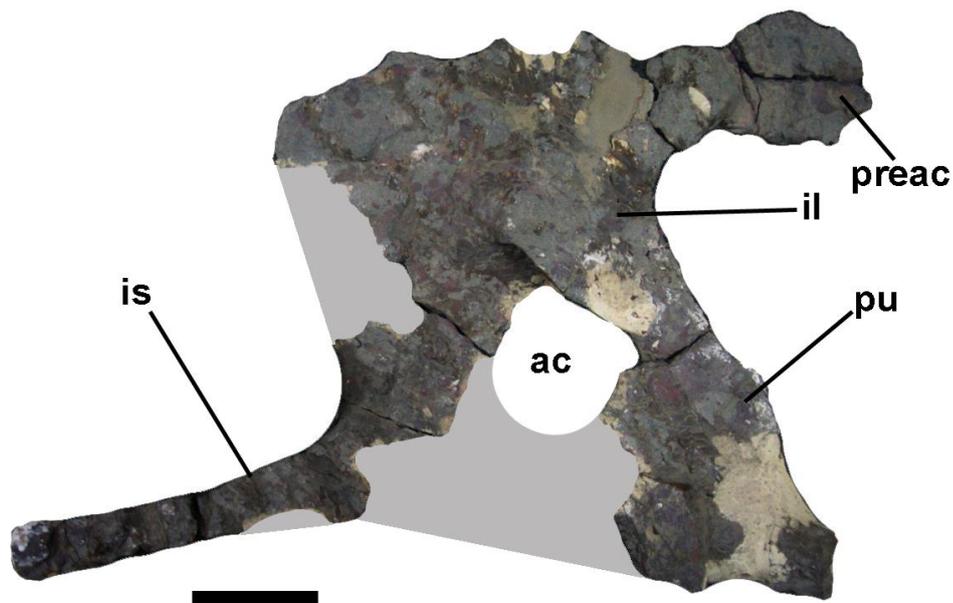


Figura 74. *Herrerasaurus ischigualastensis* (MLP 61-VIII-2-2) cintura pélvica derecha incompleta en vista lateral. Referencias: ac, acetábulo; il, Ilión; is, isquion; preac, lámina preacetabular; pu, pubis. Escala: 10 cm.

367. Antitrocánter del isquion: 0, ocupando gran parte del margen próximolateral del isquion; 1, reducido a una superficie pobremente diferenciada (Langer and Benton, 2006).

Comentarios. El antitrocánter es una superficie articular elevada ubicada en el margen posterior del acetábulo. En arcosaurios basales el antitrocánter se encuentra exclusivamente compuesto por el margen próximolateral del isquion. Los Dinosauriformes se caracterizan porque el antitrocánter se encuentra reducido, y esta superficie se encuentra compartida con el ilion e isquion (Langer y Benton, 2006; Nesbitt, 2011). El antitrocánter del isquion está bien desarrollado en el dinosaurio basal *Saturnalia* donde exhibe un margen lateral bien expandido y alcanza la articulación para el pubis en su extremo anterior. Esto difiere de la condición de Dinosauriformes basales como *Lagosuchus*, *Herrerasaurus* y Sauropodomorpha, en los cuales el antitrocánter del isquion se restringe a la porción posterior de la abertura acetabular (Langer, 2003). En Theropoda como *Coelophysis* y *Dilophosaurus* existe una concavidad en la parte anterior de la abertura acetabular, y en consecuencia el antitrocánter se encuentra más individualizado y es anteroposteriormente estrecho (Langer, 2003).

368. Pedicelo púbico del isquion: 0, dorsoventralmente extenso y con la superficie de articulación para el pubis recta; 1, dorsoventralmente bajo, con articulación para el pubis cóncava (véase Langer, 2003).

369. Superficie lateral del isquion: 0, recorrida por una notable cresta dorsoventral; 1, cresta reducida en extensión al extremo distal de la diáfisis (Hutchinson, 2001).

Comentarios. La superficie lateral del isquion en dinosaurios basales como *Saturnalia*, *Guaibasaurus*, *Herrerasaurus* muestra una cresta longitudinal proximodistal extendida a lo largo de la diáfisis. En *Saturnalia*, *Guaibasaurus*, y *Herrerasaurus* la cresta alcanza el margen dorsal del isquion, mientras que en Theropoda (e.g., *Coelophysis*) está restringida distalmente y se presenta poco definida (Langer, 2003). Como resultado, el extremo distal del isquion en Theropoda basales es de sección subcircular, más que subtriangular.

370. Extremo distal del isquion con un tubérculo lateral: 0, ausente; 1, presente (Novas, 1993).

Comentarios. En *Herrerasaurus* el extremo distal del isquion exhibe un pequeño tubérculo lateral que fue interpretado como una autapomorfía de este taxón por Novas (1993). Este tubérculo fue posteriormente descrito en *Saturnalia* y *Piatnitzkysaurus* por Langer (2003), y en este último se encuentra representado por un área rugosa que constituiría el origen de la parte posterior del *M. flexoris tibialis internus* (Langer, 2003). Este proceso parece estar ausente en otros Dinosauriformes.

371. Articulación escápulo-coracoides: 0, recta, con la superficie lateral continua; 1, la escápula posee un proceso que se articula en una concavidad del coracoides y lateralmente conforma una leve prominencia ósea (Bakker et al., 1992).

372. Fosa glenoidea: 0, en forma de silla de montar; 1, cóncava en todas las direcciones (Bakker, 1971).

Comentarios. En arcosaurios basales el glenoides es una muesca que tiene forma de silla de montar, lo que permite al húmero una movilidad en múltiples direcciones (Bakker, 1971; Jenkins, 1993). En *Lagosuchus*, *Lewisuchus* y Dinosauria basales el glenoides es una excavación cóncava que se orienta principalmente en sentido posteroventral, restringiendo el húmero a movimientos parasagittales (Bakker and Galton, 1974).

373. Labios que rodean la fosa glenoidea: 0, subiguales en extensión o el labio escapular es más prominente que el coracoideo; 1, el labio coracoideo es más prominente que el escapular (Bakker et al., 1992).

374. Porción escapular de la fosa glenoidea: 0, transversalmente subigual a la porción coracoidea; 1, marcadamente más estrecha que la porción coracoidea (Bakker et al., 1992).

375. Margen lateral de la fosa glenoidea: 0, recto o convexo; 1, fuertemente cóncavo (Bakker et al., 1992).

376. Margen anterior de la porción escapular de la fosa glenoidea formando una cresta prominente: 0, ausente, 1 presente (Bakker et al., 1992).

Comentarios. En Theropoda, *Saturnalia* y *Herrerasaurus* el margen más anterior de la porción escapular del labio glenoideo es débil y no conforma una cresta prominente (Bakker et al., 1992). En contraste, en taxones de andar cuadrupedal incluyendo Sauropodomorpha (e.g., *Plateosaurus*, *Riojasaurus*) y Ornithischia (e.g., *Heterodontosaurus*) esta porción del labio glenoideo es prominente y se prolonga anteriormente, alcanzando el labio coracoidal.

377. Tercio proximal del margen posterior de la lámina escapular conformando una faceta elongada: 0, ausente; 1, presente (Remes, 2008).

378. Escápula distalmente expandida en forma de abanico: 0, ausente; 1, presente (Bakker et al., 1992).

379. Superficie lateral del acromion escapular con el margen dorsal engrosado: 0, ausente, 1, presente.

Comentarios. En dinosauriformes basales como *Eoraptor*, *Saturnalia*, y *Lewisuchus*, así como dinosaurios más derivados, la superficie lateral del acromion es cóncava (conformando una fosa preglenoidea), con excepción de un margen dorsal engrosado en el acromion (cresta preglenoidea en Langer et al., 2007). Esta cresta posiblemente constituyen el origen del *M. scapulohumeralis anterior* (Langer, et al., 2007)

380. Escápula con fosa supraglenoidea: 0, ausente; 1, presente.

Comentarios. En formas basales como *Herrerasaurus*, *Eoraptor*, y *Saturnalia* inmediatamente dorsal al glenoides, existe una depresión oval (“supraglenoid pit” en Langer, 2007). Esta depresión representa el anclaje de la rama escapular del *M. triceps scapularis* (Nicholls y Russell, 1985).

381. Escápula con excavación anterior al glenoides: 0, ausente; 1, presente (Bakker et al., 1992).

Comentarios. En Dinosauria existe una pequeña área subtriangular excavada por sobre el glenoides, lo que sugiere que la cápsula articular de la cintura posiblemente se extendió sobre esta área (Bakker et al., 1992). Esta zona no articular permitiría protruir y abducir el húmero cerca del plano horizontal (Bakker et al., 1992). En taxones de andar cuadrupedal como *Plateosaurus* o *Riojasaurus* esta estructura está ausente, y la cápsula articular posiblemente se extendería solo hasta los labios glenoideos.

382. Fúrcula: 0, ausente; 1, presente (Serenó, 1991).

383. Orientación de glenoides coraco-escapular: 0, posteroventral; 1, posteroventral, pero con un leve componente lateral (Langer et al., 2007).

Comentarios. Tal como ocurre en arcosaurios basales, en Dinosauriformes ancestralmente el glenoides se orienta en sentido posteroventral (Benton 1990; Fraser et al., 2002), una característica que es retenida en Ornithischia y Sauropodomorpha. Sin embargo, en Dinosauria basales como *Herrerasaurus*, *Saturnalia*, *Eoraptor* y *Chanaresaurus* el

glenoides no se orienta estrictamente en sentido posteroventral, sino que también posee un componente lateral (Langer et al., 2007).

384. Coracoides con contrafuerte infraglenoideo: 0, ausente; 1, presente (Welles, 1984).

Comentarios. En dinosaurios basales como *Saturnalia* y *Eoraptor* la porción posterior del coracoides, ventral al glenoides, es compleja. En estos taxones, ubicado posteroventralmente al glenoides existe una delicada plataforma, conocida como contrafuerte infraglenoideo, subglenoideo u horizontal (Welles, 1984; Kobayashi y Lü, 2003; Madsen y Welles, 2000).

385. Coracoides con cresta subglenoidea y extenso tubérculo biceps: 0, presente; 1, ausente (Langer et al., 2007).

Comentarios. En Dinosauria basales como *Eoraptor*, *Chanaresaurus* y *Saturnalia* separado del glenoides existe una cresta que se extiende anteroventralmente y contacta anteriormente un tubérculo (tubérculo acrocoracoides en Langer et al., 2007). Desde este tubérculo se desprende una cresta que se proyecta medialmente [cresta subglenoidea en Langer et al. (2007), proceso caudolateral en Bonaparte (1972), o cresta posterior en Bakker et al. (1992)]. Este tubérculo elongado fue descrito detalladamente por Langer et al. (2007), quienes puntualizaron su presencia en *Saturnalia*, *Silesaurus*, *Lewisuchus*, *Guaibasaurus* y *Eoraptor* (Langer et al., 2007). Este ha sido considerado homólogo del tubérculo biceps de taxones más derivados (Cooper 1981; Langer et al., 2007), el cual ocupa una posición

semejante. La pobre preservación del coracoides de *Lagosuchus* no permite reconocer la existencia de este tubérculo.

En Theropoda, este tubérculo se encuentra representado por una protuberancia prominente, homóloga al tubérculo acrocoracoidal de las aves vivientes (Ostrom, 1974). Este representa el origen de los músculos *coracobrachialis* y *biceps* (Ostrom 1974; Nicholls y Russell 1985; Dilkes 2000; Langer et al., 2007; contra Bakker et al. 1992; Carpenter y Smith 2001).

386. Fosa subglenoidea: 0, ausente o poco desarrollada; 1, presente y con una excavación en su interior (Nuevo carácter).

Comentarios. *Saturnalia*, *Eoraptor* (véase Sereno et al., 2013), *Guaibasaurus* y posiblemente *Chanaresaurus* son únicos en que la cresta subglenoidea delimita ventralmente una fosa subglenoidea (surco horizontal en Welles 1984) que lleva en su interior una importante perforación central.

387. Placas esternales osificadas: 0, ausentes; 1, presentes (Sereno, 1999).

388. Astrágalo: 0, distalmente convexo o plano; 1, distalmente cóncavo (véase Langer, 2003).

Comentarios. En Dinosauria, el astrágalo presenta cóndilos distales bien definidos separados por una concavidad ventral que se extiende antero y postero-proximalmente, resultando en una incipiente tróclea para el cartílago tibial (Baumel y Witmer, 1993). Esta

estructura acomoda los numerosos tendones flexores de los dedos del pie, incluyendo el “tendón de aquiles” (*M. gastrocnemius*) de las aves vivientes (Hutchinson, 2002).

389. Proceso ascendente: 0, piramidal; 1, sublaminar (Novas, 1989).

390. Superficie anterior del proceso ascendente: 0, con una fosa en la base; 1, plana (Novas, 1989).

Comentarios. En Dinosauriformes basales como *Lagosuchus* y *Lewisuchus* la cara anterior del proceso ascendente del astrágalo es lisa. Por otro lado, en *Guaibasaurus*, *Herrerasaurus* y *Riojasaurus* el proceso ascendente se ubica en línea con la cara anterior del astrágalo, mostrando la existencia de una pequeña plataforma que separa el proceso ascendente del cuerpo del hueso. Esta plataforma resulta en una superficie anterior cóncava en la base del proceso ascendente, conformando una excavación ovoidal. Más aún, en *Herrerasaurus* y *Eoraptor* existe un pequeño foramen vascular en el centro de esta depresión (Serenó et al., 2013).

391. Plataforma en la base de la superficie anterior del proceso ascendente del astrágalo: 0, ausente; 1, presente (Novas, 1989).

Comentarios. En Theropoda, la fosa ubicada en la base del proceso ascendente del astrágalo se encuentra reemplazada por un escalón de orientación transversal, delimitado proximalmente por una depresión profunda (surco horizontal superior en Welles y Long, 1974). Esta depresión conforma un canal horizontal que resulta en una confluencia entre la cara anterior del astrágalo y la faceta fibular (Novas, 1989). Esta morfología es diferente de la depresión redondeada presente en la base del proceso ascendente del astrágalo registrada en saurisquios basales.

392. Superficie anterior del cuerpo del astrágalo: 0, lisa; 1, con un surco subhorizontal (Welles y Long, 1974).

393. Articulación astrágalo-calcáneo: 0, compleja; 1, simple, recta (Novas, 1989).

Comentarios. Saurisquios basales como *Eoraptor* y *Saturnalia* poseen una articulación compleja entre el astrágalo y el calcáneo, eliminando la posibilidad de movimientos rotacionales entre ambos elementos (Novas, 1989; Sereno et al., 2013). En Theropoda y Ornithischia, dicha articulación entre el calcáneo y el astrágalo es simple, casi totalmente recta.

394. Tarsal distal 4: 0, simple, de tamaño mucho mayor al tarsal 3; 1, complejo, mayor o subigual al tarsal distal 3 (Novas, 1996).

Comentarios. En Dinosauriformes como *Lagosuchus* el tarsal distal 4 es mayor y más complejo que el tarsal distal 3 (Novas, 1996). Es un elemento elongado, marcadamente constreñido en la línea media, y posee los márgenes medial y lateral fuertemente cóncavos. *Herrerasaurus* y Theropoda poseen estas concavidades poco profundas, y consecuentemente este tarsal es de contorno subtriangular, una condición derivada de Dinosauria (Novas, 1996; Langer, 2003).

395. Tarsal 4 con superficie articular para el extremo proximal del metatarsal 5: 0, amplia; 1, reducida (Sereno y Arcucci, 1994).

396. Tibia, torsión de la diáfisis: 0, formando un ángulo aproximado mayor de 90° entre los extremos proximal y distal; 1, formando un ángulo aproximado de 90° entre los extremos proximal y distal (Bonaparte, 1969).

397. Cresta cnemial de la tibia: 0, lisa; 1, engrosada y rugosa en su extremo distal (Norell y Makovicky, 1997).

Comentarios. Theropoda como *Coelophysis* y *Syntarsus* poseen el margen más anterior de la cresta cnemial transversalmente engrosado y rugoso, y cuya superficie se presenta cubierta de pequeñas punteaduras. Esta condición es especialmente evidente en terópodos más derivados como *Allosaurus* y *Ceratosaurus*, y especialmente en maniraptores como *Velociraptor*, en los cuales una proyección lateral llega a conformar un tubérculo lateral (Rauhut, 2011) que se separa de la cresta cnemial por un surco subvertical bien desarrollado. Este engrosamiento parece representar el sitio de anclaje de músculos del grupo *triceps* (Carrano y Hutchinson, 2002) y posiblemente también constituya el reflejo de la existencia de una caperuza de cartílago.

498. Cresta cnemial de la tibia: 0, transversalmente ancha; 1, transversalmente estrecha a lo largo de toda su longitud (Langer et al., 2011).

Comentarios. En el saurisquio basal *Herrerasaurus* la cresta cnemial presenta un aspecto plesiomórfico: es transversalmente ancha, longitudinalmente corta, y levemente proyectada anteriormente (Novas, 1993). En Theropoda por otro lado, la cresta cnemial es más prominente (e.g., *Liliensternus*, *Allosaurus*), pero notablemente delgada y sublaminar en sentido transversal. Este tipo de cresta no se encuentra en otros Dinosauria, incluyendo

Ornithischia (e.g. *Dryosaurus*; Galton, 1981), en los cuales la cresta cnemial es poco prominente y relativamente gruesa.

499. Sección de la diáfisis tibial: 0, subcircular; 1, subtriangular (Nuevo carácter).

Comentarios. En Theropoda como *Coelophysis* o *Allosaurus* la diáfisis es de sección invariablemente suboval o subtriangular, con una superficie anterior prácticamente plana, y el resto de las superficies suavemente convexas. Por otro lado, en *Herrerasaurus* y *Guaibasaurus*, por ejemplo, la diáfisis tibial es plesiomórficamente de sección subcircular a lo largo de toda su extensión, exceptuando el extremo distal, donde se angosta levemente en sentido anteroposterior (Langer et al., 2011).

400. Proporciones ulna vs. radio: 0, radio y ulna subiguales; 1, ulna notablemente más robusta que el radio (Remes, 2008).

Comentarios. Dinosauria se caracteriza por presentar la ulna más robusta que el radio, una tendencia que se encuentra aún más pronunciada en Theropoda (Gauthier, 1986), en los que la ulna supera en un 30% el diámetro del radio en el caso de los Maniraptora (Dececchi et al., 2012) y en más de un 50% en Avialae (e.g., *Archaeopteryx*, *Rahonavis*; Forster et al., 1999).

401. Olecranon de la ulna: 0, poco desarrollado o ausente; 1, robusto y proyectado proximalmente, de aspecto piramidal (Langer et al., 2007).

Comentarios. En Dinosauria basales el olécranon se encuentra relativamente bien desarrollado, con una base transversalmente amplia y un extremo aguzado, conformando una estructura aproximadamente piramidal, tal como se observa en *Saturnalia*, *Eodromaeus*, *Herrerasaurus*, y terópodos como *Coelophysis* y *Liliensternus* (Langer et al., 2007).

El gran desarrollo del olécranon podría afectar el tamaño y anclaje del tendón del *M. triceps*, y es posible inferir que en taxones con un gran olécranon este músculo habría sido potente y de gran tamaño, al menos en su sitio de anclaje distal (Remes, 2008).

402. Cótilo humeral de la ulna: 0, expandido; 1, pequeño (Remes, 2008).

Comentarios. El extremo proximal de la ulna en Dinosauria posee una superficie articular cóncava para el húmero que es anteroposteriormente extensa y transversalmente estrecha, conocida como cótilo humeral (Norell y Makovicky, 1999). En Theropoda y saurisquios basales como *Herrerasaurus* y *Saturnalia* esta superficie articular es proporcionalmente pequeña, mientras que en Sauropodomorpha basales como *Riojasaurus* o *Anchisaurus* se encuentra bien expandida y abarca la mayor parte del extremo proximal de la ulna (Holtz, 2000; Langer et al., 2007).

403. Extremo proximal de la ulna con dos procesos bien desarrollados: 0, ausente; 1, presente (Remes, 2008).

Comentarios. En Dinosauria la superficie para la articulación humeral se expande anteriormente para conformar los procesos medial y lateral de la ulna (Godefroit et al., 1998). Estos están representados por dos robustos márgenes en los que anclan los ligamentos articulares del codo (los ligamentos radioulnares posterior y anterior; Baumel y

Raikow, 1993; Langer et al., 2007). El proceso lateral está ausente en la mayor parte de los arcosaurios basales (Nesbitt, 2011), incluyendo Dinosauriformes como *Saturnalia*, *Herrerasaurus* y *Lagosuchus* pero está usualmente bien desarrollado y es prominente en Theropoda (Remes, 2008) y Sauropodomorpha como *Riojasaurus* y *Plateosaurus* (Bonaparte, 1972)

404. Proceso lateral de la ulna: 0, dorsoventralmente corto; 1, extendido distalmente mediante una cresta bien desarrollada (Remes, 2008).

Comentarios. Remes (2008) indica que la existencia de una cresta longitudinal que se prolonga distalmente a partir del proceso lateral de la ulna podría representar no solo el límite posterior de la articulación con el húmero, sino también la separación entre el origen del *M. entepicondylo-ulnaris* posteriormente, y el *M. supinator manus* y *M. ectepicondylo-ulnaris* anteriormente.

405. Espacio entre ulna y radio: 0, amplio; 1, reducido, ambos elementos en amplio contacto (véase Remes, 2008).

406. Torsión de la diáfisis del radio: 0, menor a los 90°; 1, igual o mayor a 90° (Remes, 2008).

Comentarios. En Dinosauria, en contraste con arcosaurios basales, el radio presenta una marcada torsión a lo largo de su diáfisis, por lo que el extremo distal resulta en una torsión a contrarreloj de aproximadamente 90°. Tal como fuera recalado por Remes (2008)

esta condición puede ser inferida sobre la base del recorrido de las líneas intermusculares a lo largo de la diáfisis del elemento.

407. Diáfisis del radio: 0, lisa; 1, cubierta por numerosas cicatrices y líneas musculares (Remes, 2008).

Comentarios. Remes (2008) ha puntualizado que en arcosaurios basales, las superficies lateral y medial de la diáfisis del radio son prácticamente lisas. Esta condición contrasta con la que existe en Dinosauria basales como *Herrerasaurus* y *Saturnalia*, en los cuales el radio presenta numerosas cicatrices y líneas que muestran el anclaje de músculos y tendones (Remes, 2008).

408. Tubérculo biceps del radio: 0, ausente o reducido; 1, presente y bien desarrollado (Remes, 2008).

Comentarios. En saurisquios basales como *Eoraptor* y *Saturnalia* existe en el extremo distal de la diáfisis del radio una prominencia relativamente bien desarrollada y longitudinalmente elongada, que por posición constituiría el predecesor del tubérculo biceps (Remes, 2008; véase interpretación diferente en Langer et al., 2007). Este tubérculo se encuentra opuesto a su contraparte en la diáfisis de la ulna y serviría para el anclaje del *M. biceps*, el cual representa el principal flexor del antebrazo e impide movimientos no deseados del húmero (Remes, 2008). En *Herrerasaurus* y Theropoda este tubérculo migra proximalmente y se localiza en el extremo proximal del radio (Remes, 2008), continuándose distalmente mediante una débil cresta ósea. Este tubérculo está ausente en arcosaurios

basales, incluyendo Ornithischia (e.g., *Heterodontosaurus*, *Hypsilophodon*), y podría constituir una sinapomorfía del clado Saurischia.

409. Extremo distal del radio: 0, expandido, con el eje mayor orientado transversalmente al eje mayor de la diáfisis; 1, extremo distal transversalmente estrecho y orientado anteroposteriormente (Remes, 2008).

Comentarios. En arcosaurios basales (e.g., *Euparkeria*, *Chanaresuchus*) la expansión distal del radio es de contorno oval cuando es vista distalmente y su eje mayor se orienta de manera transversal. Por otro lado, en *Herrerasaurus* y la mayor parte de los Theropoda, incluyendo *Dilophosaurus* y *Coelophysis*, el extremo distal de este elemento es transversalmente comprimido y anteroposteriormente extenso (Remes, 2008). La superficie rugosa del extremo distal del radio y su correspondencia en el extremo distal de la ulna sugieren la existencia de una unión ligamentaria fuerte, y que los movimientos entre ambos elementos se encontraban severamente limitados.

410. Extremo distal del radio: 0, simple; 1, ornamentado con tubérculos y surcos (Remes, 2008; véase también Langer et al., 2007).

411. Proceso narial del premaxilar: 0, relativamente corto y robusto; 1, elongado, formando un ángulo bajo con el margen alveolar del premaxila; 2, medialmente desplazado, se ubica aproximadamente a la misma altura que el cuerpo del premaxilar (Nesbitt et al., 2009).

Comentarios. Nesbitt et al. (2009) indican que el premaxilar de *Tawa* es semejante al de Coelophysoidea como *Coelophys* en poseer el proceso narial del premaxilar elongado y formando un ángulo bajo con el margen alveolar. Sin embargo, esta condición también existe en *Pampadromeus*, *Eoraptor* y *Chanaresaurus*, indicando que se encuentra más ampliamente distribuida que lo supuesto anteriormente.

412. Proceso maxilar del premaxilar: 0, relativamente bajo y corto; 1, alto y largo, se extiende más allá del margen posterior de la narina (Nesbitt et al., 2009).

413. Dientes premaxilares: 0, aserrados; 1, no aserrados, sin carenas (Rauhut, 2003).

414. Diastema subnarial: 0, ausente, 1 presente (Ezcurra, 2010).

415. Fosa antorbitaria anteroposteriormente estrecha y en forma de “U”: 0, ausente; 1, presente.

Comentarios. *Herrerasaurus* y *Tawa*, difieren de Theropoda en poseer una fosa antorbitaria anteroposteriormente corta (Nesbitt et al., 2009). Sin embargo, esta fosa difiere de otros Dinosauria en presentar la pared medial notablemente cóncava posteriormente y que es subparalela a la pared lateral de la fosa, resultando en una forma de “U” abierta, una condición desconocida en otros taxones.

416. Yugal, proceso caudal inusualmente alto dorsoventralmente: 0, ausente, 1, presente (Langer et al., 2013).

417. Nasal: 0, elongado, más largo o subigual a la mitad de la longitud total del cráneo; 1, corto, más corto que la mitad de la longitud total del cráneo (Martínez y Alcober, 2009).

418. Margen dorsal del postorbital: 0, recorrido por una cresta anteroposterior; 1, liso (Bittencourt et al., 2014).

419. Proceso anterior del postorbital: 0, subhorizontal; 1, fuertemente curvado dorsalmente (Rauhut, 2003).

420. Lámina que rodea la órbita en el proceso ventral del postorbital: 0, ausente, 1, presente (Sereno et al., 2013).

421. Extremo distal del proceso ventral del postorbital: 0, recto; 1, marcadamente curvado anteriormente (margen anterior cóncavo) (Bittencourt et al., 2014).

422. Fosa supratemporal: 0, margen anterior redondeado; 1, conformado por una cresta bien definida y diferenciada (Sereno et al., 2013).

423. Porción dorsal de la fenestra laterotemporal notablemente más comprimida anteroposteriormente que su mitad ventral: 0, ausente; 1, presente (Serenó y Novas, 1993).

424. Proceso ventral del escamoso. 0, agudo y comprimido; 1, notablemente expandido anteroposteriormente, de contorno subrectangular (Serenó y Novas, 1993).

425. Muecas supraoccipitales: 0, presentes; 1, ausentes (Bittencourt et al., 2014).

426. Supraoccipital con un contacto rugoso y elevado con el otoccipital: 0, presente; 1, ausente (Bittencourt et al. 2014).

427. Receso timpánico caudal: 0, ausente; 1, presente (Witmer, 1997).

428. Pilar metótico: 0, ausente; 1, presente (Witmer, 1990).

Comentarios. El pilar metótico en arcosaurios basales se proyecta ventralmente contactando el otoccipital con las tuberosidades basales (Witmer 1990). En terópodos Tetanurae este pilar conforma un proceso que separa las fenestras coclear/pseudorotunda de los pasajes para los nervios craneales X y XI, lo que resulta en la división de la fisura metótica y en la conformación de un canal vago (Rauhut 2003; Sampson y Witmer 2007). Esta condición ha sido observada en *Silesaurus*, *Lewisuchus* y *Lagosuchus*, y estaba posiblemente presente también en *Tawa*. Esto contrasta con la morfología observada en

arcosaurios basales y otros dinosaurios, en donde la fisura metótica no está dividida (Gower y Sennikov 1996; Gower 2002).

429. Apertura del canal del nervio vago en el cráneo: 0, se abre lateralmente; 1, posteriormente (Rauhut, 2003, véase también Bittencourt et al., 2014).

430. Receso flocular (auricular) encerrado por el proótico y el supraoccipital/epiótico (Nesbitt, 2011; carácter 133; ver Martínez et al., 2013): 0, ausente; 1, presente.

431. Pterigoides con un proceso redondeado que articula en una muesca ubicada en el ectopterigoides: 0, ausente; 1, presente (Serenó et al., 2013).

432. Procesos basipterigoideos del basiesfenoides: 0, robustos y piramidales; 1, comprimidos transversalmente, laminares, 2, robustos y elongados (Serenó et al., 2013).

433. Longitud mandibular: 0, más del 50%; 1, menos del 50% de la longitud femoral (Bittencourt y Kellner, 2009).

434. Mandíbula inferior: 0, subigual a la superior; 1, notablemente más corta (Serenó et al., 2013).

435. Dentario, región sinfisiaria: 0, sin fusionar; 1, fusionada (Ferigolo y Langer, 2006).

436. Superficie lateral del dentario: 0, lisa, u ornamentada suavemente; 1, con un surco longitudinal delimitado por dos agudas crestas longitudinales (Martínez y Alcober, 2009).

437. Angular y surangular: 0, representan menos del 50% de la longitud total de la mandíbula; 1, representan 50% o más de la longitud total de la mandíbula (Serenó et al., 2013).

438. Contacto entre angular y esplenial: 0, recta; 1, con una fosa en el angular para la articulación con el esplenial; 2, con una fosa en el esplenial, para la articulación con el angular (Serenó y Novas, 1993).

439. Vértebras presacras con fosas prezigapofiseal-centrodiapofisial, postzigapofisial-centrodiapofisial, y centrodiapofisial: 0, ausentes; 1, profundas y bien definidas (Nuevo carácter).

440. Vértebras presacras con lámina prezigodiapofisial: 0, ausente; 1, presente (Piechowski y Dzik, 2010).

441. Vértabras presacras con lámina parapodiapofisial: 0, ausente, 1, presente (Nuevo carácter).

442. Centro vertebral: 0, liso; 1, con una importante depresión elíptica en la cara lateral (Piechowski and Dzik, 2010).

443. Longitud del cuello con respecto al resto de la columna vertebral: 0, menos del 40%; 1, más del 40% (Langer et al., 1999; Bittencourt y Kellner, 2009).

444. Centro de las vértebras cervicales: 0, subrectangular, con las caras articulares anterior y posterior ubicadas en un mismo plano horizontal; 1, conformando un paralelogramo, con la cara articular posterior ubicada ventralmente con respecto a la cara anterior (Bakker y Galton, 1974; Gauthier, 1986; Novas, 1996).

Comentarios. Bonaparte (1972) definió como una característica de *Lagosuchus* compartida con Dinosauria, la presencia de vértebras cervicales paralelográmicas, en las cuales la cara posterior del centro se encuentra desplazada ventralmente con respecto a la cara anterior. Esta condición ha sido adquirida de manera convergente por algunos *Crurotarsi* (Nesbitt, 2005) y *Tropidosuchus* (PVL 4601).

445. Presencia de una cresta longitudinal cerca del margen dorsal de la espina neural del axis: 0, ausente, 1, presente (Bittencourt et al., 2014).

446. Espinas neurales de las vértebras cervicales medias y/o posteriores: 0, de orientación subvertical; 1, orientadas anterodorsalmente (Serenó y Arcucci, 1994).

447. Espinas neurales de las vértebras dorsales anteroposteriormente comprimidas: 0, ausente; 1, presente (Novas, 1993).

448. Vértebras caudales anteriores con fosas infradiapofisiarias: 0, ausentes; 1- presentes (Bittencourt et al., 2014).

449. Punto de transición en las vértebras caudales: 0, ausente; 1, presente (Gauthier, 1986).

450. Espinas neurales de las vértebras caudales proximales orientadas: 0, posteriormente; 1, subverticalmente (Novas, 1992).

451. Caudales medias: 0, espina neural más baja o subigual a la altura del cuerpo vertebral; 1, notablemente más alta (Arcucci, 1987).

452. Espinas neurales de las caudales medias en vista lateral: 0, extensión anteroposterior subigual cuando se compara la base con el extremo de la espina; 1, más estrechas en la base que en el extremo dorsal (Arcucci, 1987).

453. Vértebras caudales proximales con procesos transversos notablemente elongados y expandidos lateralmente: 0, ausente; 1, presente (Nuevo carácter).

454. Extremo distal de la escápula inclinado anteroventralmente. 0, ausente, 1, presente (Remes, 2008; Martínez y Alcober, 2009).

Comentarios. La inclinación anteroventral del margen anterior del extremo distal de la hoja escapular es una característica compartida por *Saturnalia*, *Guaibasaurus* y *Panphagia* (Martínez y Alcober, 2009), así como el Sauropodomorpha *Thecodontosaurus* (Remes, 2008).

455. Hoja escapular con superficie medial recorrida por una cresta longitudinal: 0, ausente; 1, presente (Niedzwiedzki et al. 2014).

456. Ulna con olecranon: 0, liso; 1, fuertemente estriado (Ezcurra, 2010).

457. Pedicelo púbico del ilion: 0, recto y robusto; 1, elongado y curvado anteriormente (Ezcurra y Novas, 2009).

458. Ángulo entre proceso preacetabular del ilion y pedúnculo púbico: 0, amplio; 1, agudo. (Nesbitt et al., 2007).

459. Acetábulo, contorno: 0, amplio y superficial, de contorno subcircular; 1, amplio y superficial, de contorno oval e inclinado posterodorsalmente; 2, de menor tamaño y profundo (Fechner, 2008).

460. Proceso ambiens del pubis: 0, pobremente desarrollado; 1, presente como un fuerte tubérculo orientado lateralmente (Langer et al., 2011).

461. Diáfisis púbica fuertemente sigmoidea: 0, ausente; 1, presente (Sereny y Arcucci, 1993).

462. Pie púbico conformado por una expansión laterodistal del pubis: 0, ausente; 1, presente (Bittencourt y Kellner, 2009).

Comentarios. La expansión distal del pubis de *Herrerasaurus*, *Staurikosaurus* y *Tawa* es el resultado de un pliegue del margen distal del pubis orientado posteriormente, y no a una expansión anteroposterior del extremo distal como ocurre en Theropoda (Langer 2004; Langer y Benton 2006). En el caso de Herrerasauridae el extremo distal se continúa lateralmente con la diáfisis del elemento (Bittencourt y Kellner, 2009). En consecuencia, debido a estas diferencias marcadas, en la presente contribución se considera a la expansión distal del pubis presente en *Herrerasaurus* y taxones relacionados, como una condición diferente de la presente en Theropoda, tal como fuera propuesto y sustentado por Langer (2004).

463. Surco longitudinal presente en la superficie lateral de la cresta cnemial de la tibia: 0, ausente; 1, presente (Langer et al., 2007).

464. Proceso anteromedial del calcáneo: 0, presente; 1, ausente (Langer et al., 2011).

465. Proceso posteromedial del calcáneo: 0, presente; 1, ausente (Langer et al., 2011).

466. Astrágalo con un surco posterior de articulación para el calcáneo: 0, presente; 1, ausente (Langer, 2003).

467. Proceso ascendente del astrágalo subrectangular más ancho lateralmente que medialmente: 0, ausente; 1, presente (Martínez y Alcober, 2009).

468. Diámetro diafisiario del metatarsal II: (0) menor o subigual al diámetro de la diáfisis de los metatarsianos I–IV; (1) mayor al diámetro de la diáfisis del metatarsal I (Nesbitt, 2011; carácter 388).

469. Metatarsal IV: (0) más largo que el metatarsal III; (1) subigual al metatarsal III (Nesbitt, 2011; carácter 393).

470. Extremo proximal del metatarsal V (0) con un proceso proximalmente extendido;
(1) recto, sin proceso proximal y con la superficie para articulación con el tarsal 4 subparalela a la diáfisis del metatarsal (Nesbitt, 2011; carácter 398).

?????20??????0010?0??111??????0?0?1??00??2??10??000010????01110?010100
??10?021011001?10?0010110?00
100200??0001111????????????0011??1111021?111
1111111??110000??11?110101????????0000??
????????10111??1111????????????0?01??111?11????????????1????????011?????

Saturnalia_tupiniquim

1????????????????????11????1??
????????????000010????????????????01??10000000101020101000001101??010010101110011
1????????????????????10010101100100001001?11001112101021100021021001110100111
?000010020011010111110111101?01010?110110?0111?00?00?00?????001110000001
11111101110110010??10?1100101101011100111110110101
00000111001110011111??11101210010001
011

Efraasia_minor

1?0110110000101002??1110?0011????1100????????1?0201001100?00110??1?0?1?000?001
10110?1?101??111000010001?11??1?10?010110100??101020?01000001101000100101
011101111010?010111?1111?0?00001100210010001100001110111210102110002102100
01101011110000010020001?1011111011?1101?01?10011001010111011100100??????00
1100110001110010100100110010101011110010000?10000??1000100??12??????111011
11111?00100110001111100?????011?1??111110001?0????0
001120000??11011

Plateosaurus_engelhardti

11011011000010101211111010011000111000200111[01]002010002001001?[01]2110?01
00100101101100101020110101001100111101111001010110101001101110001001001101
0001001010011011110101010111110000?10001100210010001100101110111210102110
00210210001[01]01011110000010020001011111110111101?0101011100101011100110
0?00?????0011001100011100101001101100101010111100100000100000000001001112
111100111011111110010010000111100110110111100010001100110000000000101110
11111100011000000011210001011011

Riojasaurus

1???1011000010101211?1101001100011100020011110020100110010011??110001001000
01101100101020110?0[01]0011001?1??11110010101101010011011100010010011010?01
001010011011110?1101011111101?0?100011002100100011001011101112101021100021
02100011010111100000100200010111111101111101001010011001010111001100?00??
???00011001100011100101001101100101010111110010000010000000000100111211110
01110111111?0010010000111110011011011110010000110011000?????00101110111111
00011000010011210001011011

Pantydraco

1???1?1?000?01?02?0?11010001?000000????00??1[01]11211001100100111?11100100100
100??0?00101?1000110000101100110111?0101011210000?1????????????????????0?000??
?0?11?101?????0?????????????01010002100-
001???0??????01010102????????????????????111?0000000100010101111????????????????
?????01000010110[12]10200??????0???1000001111111?110011???1?01?????????01011
00101110000101112111?00?????????????0100?????????1000?????????????10?011111?0
0?000?0000001?11111?00110000???112??1?????011

Chindesaurus

010011?2101010?00????11?0010?000001???0?0100??21?01?300?0110010?0010000?00
0000?00?00?00?000000?000?1?1???111111111?0111?101??0010?000?0??0?1011??
11111010?00211?0011001?0110?00?0112000110101001??1?10?11????2?2000220110001
102001011000001?2110110001111101111110010110110110?01100102001100000?001
1111011011102110?010011????11110001111110?01000?1??????010111??11??1???0011
11101?????00000111000001000011111111001101?11??1111?100000111111?00110000
000012??1?1100011

Coelophysis_bauri

010111?210?0010101100110100111000001101110?01012111?0?01??01?00100011000?00
00?00?0000001100000000010001111110111111111101101?10102100111110110?100010
11001111011?1121110011111?111?21111212110111010011110101111102120002102
100111020?10110000111211111111111101?011110110112010111?11101102?0?100111
10011101100111111221111111111011111101111110111111111111111110111011121111101
11110111111110011111111111111111111101110001000100101001010000021111111
10110000100012010111100?1

Dilophosaurus_wetherelli

0101?1?[12]001??00101??11?11?101??010110?000100??2110003110001?021101010000
00010?01110?0011101000000000011100102011111120010?1101?110010111011001000
?11101111100111??2111001111?1011?211?12121010111110011?1?1011111121200021?
1200011020110110?001002111211211111011011110011110010111?1110110200110011
110011100100111112211111111111111110111111011111111111111111011101112111110
11111011111?11100111111?11111111111111110111000100010010?0??0?10100121111111
1011000010001201011110011

Allosaurus_fragilis

01011011011010022111011011010000010010200110011211010311100100211010100000
00100011101002010100000000001111000210100111200100110110000101111110110001
0010111211011111211101111111??1?21021202101010101001111020111111212000220
02000110001101100001012111211211111102101111001112?0100110011011?2001101-
1110111100111111112211111111111111111111-
11011111111111100111011121111011111011111110100111111111111111111111111000
1001010001011010110101001211111111011010000001201011110011

Pisanosaurus_mertii

????????????0??0??11?00
1002??1?30111101????????????????????????????????????0?0001????1?0????????????????
????????????????????????????0????0????????????1????????????????????000000?010
011100011110010?11?1?000[01]1????1??0?101??10?01????????????00000011112110??
????????????????????01????001????????0?0????????????????????101001111000??
??111????????????????????0111?01?

Heterodontosaurus_tucki

00101100011100120?0000010?11000201000211120010?2011011010101?0000100111?01[
02]0111101011?2001102101100001111?0000000000100100000021?2001011110000?0100
00110011101001100011100000110000031?10002100?00011100010?0100001021?0?????
?20?011001?110?0000?1020011?0?1?1011?1???1???11??00001100?11011?20021000100
0101100?10111?0?20111011111110111000?101101110100111000000100100211110001
1001111110001011110011110011110011110000001110011011000000200110000011111
00100001001120-01111?011

Lesothosaurus_diagnosticus

00100000010100000?0000010?1100[01]001000?100?0110120100010?0101100001001111
0100001100011022001020101100001????1000000?0100?0?0?001????1??111?000?0????
011??1110?001????0?0000??000?000310301021001000011100010?011000102110002101
2000110010110000000102000210?1111?101?0110??01?110??0110?011011?200?11?????
101100?111111001011101111010110000001000000111001010000001001002111100011
0011111100010?1010011110001110011111001100100011101000000020010000000?10?0
0?00000001120-01111?01?

Eocursor_parvus

0????????????????????????????????0????????????????2010?????????0?????????1010?11110
0011?0?????201?110? ??????????????????0?00?0?1??0??0??1001?1?0?0?????011??12??01
????????????????1?????3101010200010000?11??010?0110?0102?100021012000110110110?
0000010200?210111?111?1????0????0?????1??0?????????0?10?????1011000111?1?0??
?1?10110110101?11?????????0?0??00??1??0000100100211110001??01111100?????????
??1100?????????????????????????????????1?110?0000?1?????????00?1120-?1???????

Scutellosaurus_lawleri

????????????1?0?0?0?????????01??12??0????00????????????????????1?????????1101[02]001
?10?????????1?20101101?0?10?????00?0?0??0??0?0?10200000??00??0000?1?00001
0100??????0?0?????00?????10??102?10?00?111??10??01??1??11000?1?12000?100111
1000000010200021011??11101001101??1111????0?0?0??1??01?10?????101100011111
1001011001010100001000?001?01?00??00101000?????????????11??010101??111000100
100001??1?0010?000110100??0?????????0?0????????????000011??0?0000100????-
?1??10???

Panphagia_protos

????????????????????0????0????00????????????????????????????????01002010001
101000?????10?0010000? ??????????0?1111000000?1011?0??10?????110?00010?10???????
??????0?0????????????????0011011?110100?000??00?111?1011?????????????1?????????
?????0200111?001??10111101?0??1????0?0????????????00?????????????????????????
????????????????????????0????????????0?11001111?1000??0011111?????100000??100
0?????????????????1????????0110?1??101101111?1?0??????10?0120000??11???

Pampadromaeus_barberenai

000?01?110?0111102??011????100?1001?0?01????????????????????????1?????0??0000?
0??0?000111110100100100?????????????????????1?1011100010??001001??1?010?????0
??10????????????????????000??1121?0??0?0??1?????????????100?[12]1011?011??1001
1?1?0?0?1?[12]000????????????????????????????????????00?0??001110000????
????????????????????????????0????????????001?1?1????10?????????????????????????
?????????????????1?00100?0111??0?????1?010110??1????????????????12??1???????

Guaibasaurus_candelariensis

??
???1?112100100001110?0[01]0??0?0??1111?01
0??21111101111?1??100101021?0010001000?1??0011?1?1?11?????1?1?00?1??0011?1
?000?0[01]21002000?1??101001011?01110111001000?1110120010??????00111?1??00?
??1111??1?011??1?101100?1?011000001001101111011100101101011100111110?101
010000011110011????11?1????????????????????????????????1111????011000011?01211010
001010

APÉNDICE 6. Caracteres que sustentan nodos seleccionados

Proterochampsidae

Carácter 226, estado 1. Fémur, superficie ánterolateral de la cabeza femoral con una emarginación ventral.

Carácter 245, estado 1. Cresta cnemial de la tibia presente, recta.

Carácter 252, estado 1. Contorno del extremo distal de la tibia en vista distal expandido transversalmente.

Carácter 259, estado 1. Astrágalo, proceso expandido dorsalmente en la porción pósterolateral de la faceta tibial expandido, distintivo y elevado

Carácter 286, estado 1. Longitud del metatarsal V menor que el 50% de la longitud del metatarsal III.

Carácter 288, estado 2. Metatarsiano V sin falanges y el distalmente agudo

Carácter 345, estado 1. Longitud del metatarsal I equivale a menos del 55% de la longitud total de los metatarsianos II y III.

Carácter 395, estado 1. Tarsal 4 con superficie articular para el extremo proximal del metatarsal 5 reducida

Carácter 453, estado 1. Vértebras caudales proximales con procesos transversos notablemente elongados y expandidos lateralmente.

Carácter 459, estado 1. Acetábulo amplio y superficial, de contorno oval e inclinado posterodorsalmente.

Carácter 460, estado 1. Proceso ambiens del pubis presente como un fuerte tubérculo orientado lateralmente.

Carácter 461, estado 1. Diáfisis púbica fuertemente sigmoidea en vista anterior.

Carácter 468, estado 1. Diámetro diafisiario del metatarsal II mayor al diámetro de la diáfisis del metatarsal I

Tropidosuchus + Lagerpetidae

Carácter 267, estado 1. Astrágalo, faceta tibial, dividida en una región pósteromedial y una ánterolateral.

Carácter 310, estado 1. Eje mayor del extremo distal de la fíbula orientado anteroposteriormente.

Carácter 316, estado 1. Tubérculo iliofibular representado por una débil cresta de orientación próximodistal.

Carácter 351, estado 1. Falanges pedales preungueales proporcionalmente elongadas.

Lagerpetidae

Carácter 216, estado 1. Tubérculo ánteromedial en la porción proximal del fémur pequeño y redondeado.

Carácter 222, estado 1. Fémur, cabeza femoral en vistas medial y lateral en forma de gancho.

Carácter 240, estado 1. Cresta tibiofibular del fémur más grande que el cóndilo medial.

Carácter 243, estado 1. Tibia más larga que el fémur.

Carácter 269, estado 1. Tubérculo del calcáneo ausente o reducido.

Carácter 290, estado 0. Osteodermos dorsales a la columna vertebral ausentes.

Carácter 309, estado 1. Diáfisis de la fibula comprimida, menor al 30% del ancho diafisario de la tibia.

Ornithodira

Carácter 127, estado 0. Ausencia de tabla espinal en vértebras dorsales.

Carácter 167, estado 1. Dígitos I a III de la mano con falanges ungueales agudas.

Carácter 243, estado 1. Tibia más larga que el fémur.

Carácter 290, estado 0. Osteodermos dorsales a la columna vertebral ausentes.

Carácter 291, estado 1. Elementos gastrales bien separados entre sí.

Carácter 312, estado 1. Diáfisis de la fibula con el margen medial con una cresta de orientación próximodistal.

Carácter 314, estado 1. Superficie medial del extremo proximal de la fibula excavada.

Carácter 319, estado 1. Cóndilos distales del húmero transversalmente estrechos, el eje mayor es aproximadamente subvertical

Carácter 351, estado 1. Falanges pedales preungueales proporcionalmente elongadas.

Carácter 397, estado 1. Tarsal 4 con superficie articular para el extremo proximal del metatarsal 5 reducida

Carácter 405, estado 1. Espacio entre ulna y radio reducido, ambos elementos en amplio contacto.

Carácter 440, estado 1. Vértebras presacras con lámina prezigodiapofisial.

Carácter 441, estado 1. Vértebras presacras con lámina parapodiapofisial.

Carácter 443, estado 1. Longitud del cuello representa más del 40% con respecto al resto de la columna vertebral.

Carácter 449, estado 1. Punto de transición en las vértebras caudales.

Dinosauriformes

Carácter 202, estado 1. Extremo proximal de pubis con superficies articulares de ilion e isquion separadas por un surco o espacio no articular.

Carácter 203, estado 1. Contacto isquion-pubis reducido a una delgada región proximal.

Carácter 214, estado 1. Superficie articulares proximales del isquion para el ilion y el pubis separadas por una fosa o una superficie cóncava no articular.

Carácter 215, estado 1. Longitud del isquion marcadamente mayor que la del margen dorsal de la hoja ilíaca.

Carácter 224, estado 1. Trocánter anterior del fémur presente, formando un margen abrupto con la diáfisis.

Carácter 228, estado 1. Fosa trocantérica del fémur presente.

Carácter 245, estado 1. Cresta cnemial de la tibia presente, curvada ánterolateralmente.

Carácter 260, estado 1. Proceso ascendente anterior del astrágalo presente.

Carácter 277, estado 1. Metatarsiano más largo, mayor al 50% del largo de la tibia.

Carácter 288, estado 2. Metatarsiano V sin falanges y distalmente agudo.

Carácter 311, estado 1. Margen anterior del extremo proximal de la fibula rugoso y engrosado.

Carácter 356, estado 1. Margen anterior del proceso preacetabular del ilion con un importante abultamiento rugoso.

Carácter 367, estado 1. Antitrocánter del isquion reducido a una superficie pobremente diferenciada

Carácter 368, estado 1. Pedicelo púbico del isquion dorsoventralmente bajo, con articulación para el pubis cóncava.

Carácter 372, estado 1. Fosa glenoidea coracoescapular cóncava en todas las direcciones.

Carácter 442, estado 1. Centros vertebrales presacros con una importante depresión elíptica en la cara lateral.

Carácter 444, estado 1. Centro de las vértebras cervicales conformando un paralelogramo, con la cara articular posterior ubicada ventralmente con respecto a la cara anterior

Carácter 446, estado 1. Espinas neurales de las vértebras cervicales medias y/o posteriores orientadas anterodorsalmente

Carácter 458, estado 1. Ángulo entre el proceso preacetabular del ilion y pedúnculo púbico agudo.

Carácter 471, estado 1. Extremo proximal del metatarsal V recto, sin proceso proximal y con la superficie para articulación con el tarsal 4 subparalelo a la diáfisis del metatarsal.

Lewisuchus + (Silesauridae + Dinosauria)

Carácter 50, estado 1. Parabasiesfenoides con receso timpánico anterior en la superficie lateral del basicráneo.

Carácter 134, estado 1. Fosa centrodiafosisial en las vértebras dorsales.

Carácter 197, estado 1. Longitud del pubis mayor al 70% de la longitud femoral.

Carácter 205, estado 1. Extremo distal del pubis comprimido transversalmente y no más ancho que la longitud ánteroposterior.

Carácter 220, estado 1. Superficie ventral a la cabeza femoral separada de la diáfisis por una muesca.

Carácter 231, estado 1. Superficie proximal del fémur con un surco transversal recto.

Carácter 249, estado 1. Proyección pósterolateral de la porción distal de la tibia presente.

Carácter 258, estado 1. Articulación entre tibia y astrágalo: la tibia cubre las zonas medial y posterior de la superficie dorsal del astrágalo.

Carácter 302, estado 1. Trocánter mayor del fémur ubicado proximalmente, lo que resulta en un margen dorsal recto del elemento.

Carácter 380, estado 1. Escápula con fosa supraglenoidea.

Carácter 381, estado 1. Escápula con excavación anterior al glenoides.

Carácter 448, estado 1. Vértebras caudales anteriores con fosas infradiapofisiarias.

Silesauridae + Dinosauria

Carácter 17, estado 1. Altura dorsoventral del maxilar, ventral a la fenestra antorbitaria, homogénea a lo largo de toda su longitud.

Carácter 91, estado 1. Borde posterior de los dientes maxilares posteriores notablemente convexo.

Carácter 95, estado 1. Superposición medial o lateral de coronas adyacentes en dientes maxilares o dentarios.

Carácter 97, estado 1. Coronas dentarias apicobasalmente cortas y subtriangulares en vista lateral.

Carácter 98, estado 1. Coronas de los dientes expandidas mesiodistalmente por sobre la raíz.

Carácter 316, estado 1. Tubérculo iliofibular de la fibula representado por una cresta o rugosidad bien desarrollada.

Carácter 317, estado 1. Tibia y fibula en amplio contacto, separadas por un espacio estrecho aproximadamente ojival.

Carácter 396, estado 1. Torsión de la diáfisis tibial conformando un ángulo aproximado de 90° entre los extremos proximal y distal del elemento.

Silesauridae

Carácter 76, estado 1. Extremidad anterior del dentario aguda.

Carácter 126, estado 1. Vértebras cervicales posteriores y/o dorsales con articulaciones adicionales hipósfeno-hipantro.

Carácter 238, estado 1. Cóndilos distales del fémur ocupan entre 1/4 y 1/3 del largo de la diáfisis.

Carácter 321, estado 0. Morfología de la cabeza humeral ovoidal, con márgenes anterior y posterior usualmente rectas o débilmente convexos, y pobremente expandida dorsalmente.

Carácter 446, estado 0. Espinas neurales de las vértebras cervicales medias y/o posteriores de orientación subvertical.

Pisanosaurus + Dinosauria

Carácter 263, estado 1. Astrágalo con la faceta articular proximal para la fibula ocupando menos de 0,3 veces del ancho transversal del elemento.

Carácter 272, estado 1. Calcáneo comprimido transversalmente, con la reducción de las proyecciones posterior y medial.

Carácter 393, estado 1. Articulación astrágalo-calcáneo simple, recta.

Carácter 466, estado 1. Astrágalo con un surco posterior de articulación para el calcáneo ausente.

Dinosauria

Carácter 214, estado 2. Isquion, extremidad proximal con superficies articulares para el ilion y el pubis separadas por una superficie cóncava no articular

Carácter 245, estado 2. Cresta cnemial de la tibia presente y curvada proximal y anterolateralmente.

Carácter 253, estado 1. Extremo distal de la tibia con una cresta próximodistal bien desarrollada en su cara posterior.

Carácter 318, estado 1. Extremo distal de la fibula simple, sin prominencias bien diferenciadas.

Carácter 362, estado 1. Acetábulo perforado.

Carácter 364, estado 1. Pedicelo isquiático del ilion relativamente estrecho, no contribuye de manera importante a la articulación isquiática.

Ornithischia

Carácter 12, estado 1. Emarginación bucal en el maxilar.

Carácter 71, estado 1. Predentario presente.

Carácter 74, estado 1. Sínfisis dentaria extendida a lo largo del margen ventral del dentario.

Carácter 111, estado 0. Vértebras cervicales 3-5 más cortas que las dorsales medias.

Carácter 134, estado 0. Fosa centrodiapofisial en las vértebras dorsales ausente.

Carácter 198, estado 1. Pelvis opistopúbica.

Carácter 199, estado 1. Proceso prepúbico presente.

Carácter 224, estado 2. Trocánter anterior del fémur presente y formando un margen abrupto con la diáfisis, pero está separado de esta por una marcada fisura.

Carácter 249, estado 2. Proyección pósterolateral de la porción distal de la tibia presente y se extiende bien por detrás de la fibula.

Carácter 307, estado 1. Extremo distal del fémur con los cóndilos distales bulbosos.

Carácter 310, estado 1. Eje mayor del extremo distal de la fibula orientado anteroposteriormente.

Carácter 316, estado 0. Tubérculo iliofibular en la fibula reducido.

Carácter 376, estado 1. Margen ventral de la fosa glenoidea formando una cresta protruyente.

Carácter 439, estado 1. Vértebras presacras con fosas prezigapofiseal centrodiapofisial, postzigapofisial centrodiapofisial, y centrodiapofisial ausentes.

Carácter 440, estado 0. Vértebras presacras sin lámina prezigodiapofisial.

Carácter 441, estado 0. Vértebras presacras sin lámina parapodiapofisial

Carácter 442, estado 0. Centro vertebral lisa, sin una importante depresión elíptica en la cara lateral.

Carácter 448, estado 0. Vértebras caudales anteriores sin fosas infradiapofisiarias.

Saurischia

Carácter 8, estado 1. Contacto entre el proceso posterodorsal del premaxilar y anteroventral del nasal reducido.

Carácter 22, estado 1. Lacrimal, se superpone a la región posterior de la fenestra anteorbitaria.

Carácter 110, estado 1. Axis con epipófisis.

Carácter 236, estado 1. Superficie distal entre el cóndilo lateral y la cresta tibiofibular del fémur separados por un surco profundo.

Carácter 237, estado 1. Relación grosor de la pared ósea/diámetro diafisiario del fémur en la mitad de la diáfisis, mayor a 0,2 y menor a 0,3.

Carácter 328, estado 1. Extremo distal del húmero con entepicóndilo, ectepicóndilo y estructuras asociadas bien desarrollados como láminas claramente separadas del resto de la epífisis humeral.

Eusaurischia + Paleodinosauria

Carácter 140, estado 1. Superficie articular de la costilla sacra de la primer vértebra sacra primordial en forma de “C” en vista lateral.

Carácter 141, estado 1. Procesos transversos sacros anteroposteriormente largos, solapan el espacio entre las costillas.

Carácter 155, estado 1. Extremo distal de la cresta deltopectoral ubicado en un punto correspondiente a más del 30% del largo total del.

Carácter 160, estado 1. Contorno del húmero en vista lateral sigmoideo.

Carácter 323, estado 1. Cresta deltopectoral del húmero recta, se posiciona a un ángulo aproximado de 90° con respecto al extremo distal del húmero.

Paleodinosauria

Carácter 253, estado 0. Superficie posterior de la tibia en el extremo distal redondeada.

Carácter 299, estado 1. Carpal 5 de gran tamaño y morfológicamente complejo.

Carácter 304, estado 1. Sección de contorno subtriangular en el extremo proximal de la diáfisis femoral subtriangular.

Carácter 355, estado 1. Cresta subvertical en la superficie lateral del ilion.

Carácter 370, estado 1. Extremo distal del isquion con un tubérculo lateral.

Carácter 411, estado 1. Proceso narial del premaxilar elongado, formando un ángulo bajo con el margen alveolar del premaxila.

Herrerasauria

Carácter 93, estado 0. Dientes, con pequeñas y finas aserraciones en forma de cuchillo formando un ángulo de 90° con respecto al margen de los dientes.

Carácter 98, estado 0. Coronas de los dientes no expandidos mesiodistalmente.

Carácter 246, estado 1. Margen posterior del cóndilo lateral proximal de la tibia ubicado al mismo nivel que el cóndilo medial.

Carácter 318, estado 0. Extremo distal de la fibula complejo, con una importante prominencia posterolateral.

Carácter 342, estado 1. Falanges ungueales de la mano notablemente recurvadas.

Carácter 415, estado 1. Fosa antorbitaria anteroposteriormente estrecha y en forma de “U”.

Carácter 423, estado 1. Porción dorsal de la fenestra laterotemporal notablemente más comprimida anteroposteriormente que su mitad ventral.

Carácter 424, estado 1. Proceso ventral del escamoso notablemente expandido anteroposteriormente, de contorno subrectangular.

Carácter 446, estado 0. Espinas neurales de las vértebras cervicales medias y/o posteriores de orientación subvertical.

Carácter 462, estado 1. Pie púbico conformado por una expansión laterodistal del pubis.

Herrerasauridae

Carácter 77, estado 1. Longitud del dentario con respecto a la altura arroja un valor mayor a 0.2.

Carácter 101, estado 1. Dientes anteriores del dentario inclinados anteriormente.

Carácter 142, estado 1. Costillas sacras más altas que la mitad de la altura del ilion.

Carácter 146, estado 1. Orientación de la espina neural de la primer vértebra caudal subvertical.

Carácter 208, estado 0. Isquion sin surco dorsolateral.

Carácter 447, estado 1. Espinas neurales de las vértebras dorsales comprimidas anteroposteriormente.

Carácter 450, estado 1. Espinas neurales de las vértebras caudales proximales orientadas subverticalmente.

Guaibasauridae

Carácter 169, estado 1. Dígito I con el metacarpiano subigual o más corto que la falange ungueal.

Carácter 170, estado 1. Metacarpiano I, el ancho en la mitad del vástago representa más de 0,35 veces el largo total del hueso.

Carácter 376, estado 1. Margen ventral de la fosa glenoidea coracoescapular formando una cresta protruente.

Carácter 417, estado 1. Nasal más corto que la mitad de la longitud total del cráneo.

Carácter 426, estado 1. Supraoccipital con un contacto rugoso y elevado con el otoccipital.

Carácter 431, estado 1. Pterigoides con articulación para el ectopterigoides con un proceso redondeado que articula en una muesca ubicada en el ectopterigoides.

Carácter 434, estado 1. Mandíbula inferior notablemente más corta que la superior.

Carácter 436, estado 1. Superficie lateral del dentario con un surco longitudinal delimitado por dos agudas crestas longitudinales.

Carácter 467, estado 1. Proceso ascendente del astrágalo subrectangular más ancho lateralmente que medialmente.

Eoraptor + Eodromaeus

Carácter 40, estado 1. Yugal, aguda cresta longitudinal en la superficie lateral del cuerpo del yugal.

Carácter 144, estado 1. Superficie ventral de las vértebras caudales con un surco longitudinal.

Carácter 152, estado 0. Espacio entre el glenoides y el proceso caudoventral del coracoides exhibiendo una amplia superficie aplanada, bien desarrollada y orientada caudoventralmente.

Carácter 335, estado 1. Margen medial del metacarpal II expandido medialmente y rodeando el metacarpal I.

Carácter 401, estado 0. Olecranon de la ulna poco desarrollado o ausente.

Carácter 449, estado 0. Punto de transición en las vértebras caudales ausente.

Eusaurischia

Carácter 64, estado 1. Máxima longitud de la fenestra narial mayor a la longitud orbital.

Carácter 81, estado 1. Esplénico, con foramen milohyoideo.

Carácter 125, estado 1. Parapófisis no contactan con el arco neural a partir de la vértebra presacra número 12.

Carácter 210, estado 1. Porción distal del isquion expandida en relación al vástago.

Carácter 251, estado 1. Margen posterolateral del extremo distal de la tibia cóncavo.

Carácter 335, estado 1. Margen medial del metacarpal II expandido medialmente y rodeando el metacarpal I.

Carácter 336, estado 1. Extremo proximal de metacarpal III comprimido transversalmente y de contorno subtriangular.

Carácter 375, estado 1. Margen lateral de la fosa glenoidea coracoescapular fuertemente cóncavo.

Carácter 403, estado 1. Extremo proximal de la ulna con dos procesos bien desarrollados.

Carácter 404, estado 1. Proceso lateral de la ulna extendido distalmente mediante una cresta bien desarrollada.

Theropoda

Carácter 112, estado 1. Vertebras cervicales, receso profundo en la cara anterior del arco neural, lateral al canal neural.

Carácter 114, estado 1. Vértebras cervicales anteriores a medias, con diapófisis y parapófisis muy cercanas entre si.

Carácter 116, estado 1. Arco neural de las vértebras cervicales anteriores con su porción posterior ventral a la postzygapófisis con una profunda excavación que posee una lámina delgada que cubre la extensión anterior en la superficie pósterolateral.

Carácter 136, estado 1. Vértebras dorsales posteriores incorporadas al sacro, con sus procesos transversos articulando con la pelvis.

Carácter 164, estado 1. Carpal distal medial significativamente más grande que otros carpales distales.

Carácter 179, estado 1. Dígito V de la mano ausente o reducido a un elemento vestigial.

Carácter 181, estado 2. Morfología del proceso preacetabular del ilion, subcuadrangular, con el vértice dirigido ventralmente.

Carácter 185, estado 1. Cresta supraacetabular del ilion se prolonga por menos del 80% de la longitud del pedúnculo púbico.

Carácter 201, estado 1. Lámina medial del pubis incompleta, forma un hiato medial en la región ventral.

Carácter 244, estado 1. Tibia, profundidad del surco lateral a la cresta cnemial más del 10% de la longitud de la superficie proximal de la tibia

Carácter 252, estado 2. Contorno del extremo distal de la tibia en vista distal, expandido transversalmente (subtriangular).

Carácter 279, estado 1. Metatarsiano I no contacta la articulación tarsal y se une a la cara medial del metatarsiano II.

Carácter 310, estado 1. Eje mayor del extremo distal de la fibula orientado anteroposteriormente.

Carácter 322, estado 1. Cabeza humeral expandida transversalmente, conformando un cuerpo subcilíndrico.

Carácter 347, estado 1. Metatarsal II, superficie articular con el metatarsal I, recta o débilmente convexa.

Carácter 350, estado 1. Contorno del extremo proximal del metatarsal IV en vista proximal subcuadrangular.

Carácter 357, estado 1. Margen dorsal de la cresta ilíaca en sentido lateral, fuertemente cóncava.

Carácter 369, estado 1. Superficie lateral del isquion con una cresta reducida en extensión al extremo distal de la diáfisis.

Carácter 389, estado 1. Proceso ascendente sublaminar.

Carácter 399, estado 1. Sección de la diáfisis tibial subtriangular.

Carácter 463, estado 1. Surco longitudinal presente en la superficie lateral de la cresta cnemial de la tibia.

Theropoda excluyendo *Chilesaurus*

Carácter 168, estado 1. Fosa extensora en la porción próximodorsal de los metacarpianos I a III profunda y asimétrica.

Carácter 211, estado 1. Proceso obturator del isquion separado del pedúnculo púbico por una muesca.

Carácter 242, estado 1. Contorno de la cresta tibiofibular del fémur en vista distal agudo.

Carácter 248, estado 1. Cresta fibular de la tibia presente.

Carácter 262, estado 0. Astrágalo, superficie proximal: carece de un marcado reborde y una fosa elíptica posterior al proceso ascendente anterior.

Carácter 301, estado 1. Cresta mediodistal del fémur, presente, desarrollada como una lámina próximodistalmente extendida que abarca más del 10% de la longitud total del fémur.

Carácter 316, estado 2. Fíbula con tubérculo iliofibular presente, rugoso, y bien desarrollado.

Carácter 323, estado 1. Cresta deltopectoral del húmero recta, se posiciona a un ángulo aproximado de 90° con respecto al extremo distal del elemento.

Carácter 326, estado 1. Cóndilos distales del húmero cercanos entre si o en contacto.

Carácter 331, estado 1. Falanges manuales con cóndilos distales expandidos y extendidos posteriormente, conformando una profunda tróclea o polea.

Carácter 341, estado 0. Falange I-1 con los cóndilos distales simétricos.

Carácter 342, estado 1. Falanges ungueales de la mano notablemente recurvadas.

Carácter 348, estado 1. Tubérculo de inserción del *M. tibialis cranialis* en la esquina anterolateral de la diáfisis del metatarsal II, justo por encima de la mitad de su longitud.

Carácter 349, estado 1. Metatarsal IV sin una lámina medial en el extremo proximal que solapa al metatarsal V.

Carácter 354, estado 1. Falange ungueal del dedo I ventralmente recurvada, con tubérculo flexor muy desarrollado.

Carácter 359, estado 1. Proceso postacetabular más largo que la longitud acetabular.

Carácter 374, estado 1. Porción escapular de la fosa glenoidea, marcadamente más estrecha que la porción coracoidea.

Carácter 391, estado 1. Plataforma en la base de la superficie anterior del proceso ascendente del astrágalo.

Carácter 392, estado 1. Superficie anterior del cuerpo del astrágalo con un surco subhorizontal.

Carácter 397, estado 1. Cresta cnemial de la tibia engrosada y rugosa en su extremo distal.

Carácter 398, estado 1. Cresta cnemial de la tibia transversalmente estrecha.

Sauropodomorpha

Carácter 18, estado 2. 5-6 grandes forámenes nutricios laterales en el maxilar.

Carácter 86, estado 1. Proceso retroarticular del articular con un fuerte muesca en vista dorsal.

Carácter 120, estado 1. Vértebras cervicales posteriores con lámina postzigodiapofiseal.

Carácter 417, estado 1. Nasal más corto que la mitad de la longitud total del cráneo.

Anchisaurus + (Efraasia + Massopoda)

Carácter 91, estado 1. Borde posterior de los dientes maxilares posteriores convexo.

Carácter 102, estado 1. Primer diente dentario ubicado antes del extremo anterior del dentario.

Carácter 284, estado 1. Metatarsiano IV, porción proximal con una expansión lateral alargada que se superpone la superficie anterior del metatarsiano V.

Carácter 307, estado 1. Extremo distal del fémur con cóndilos bulbosos.

Carácter 317, estado 0. Amplia separación entre tibia y fibula.

Carácter 351, estado 0. Falanges pedales robustas.

Carácter 352, estado 0. Falange pedal I-1 con el extremo distal sin rotar.

Carácter 433, estado 1. Longitud mandibular, menos del 50% de la longitud femoral.

Efraasia + Massopoda

Carácter 35, estado 1. Eje mayor del cuerpo del yugal inclinado ánterodorsalmente.

Carácter 77, estado 1. Longitud del dentario en proporción a la altura más que 0.2.

Carácter 80, estado 1. Emarginación bucal del dentario.

Carácter 151, estado 0. Alto de la hoja escapular menos de tres veces el ancho distal de la misma.

Carácter 159, estado 1. Húmero, ancho del extremo distal: más ancho que el 30% del largo total.

Carácter 169, estado 1. Dígito I con el metacarpiano subigual o más corto que la falange ungueal.

Carácter 178, estado 0. Metacarpiano IV, ancho de la diáfisis: aproximadamente del mismo ancho que los metacarpianos I a III.

Carácter 182, estado 0. Proceso preacetabular del ilion: corto y no se extiende anteriormente al acetábulo.

Carácter 196, estado 1. Proceso posterior en el pedicelo isquiático del ilion.

Carácter 204, estado 1. Fenestra obturadora del pubis en vista anterior completamente visible.

Carácter 205, estado 0. Pubis, ancho de la porción distal: casi tan ancho como el ancho proximal.

Carácter 237, estado 0. Fémur, grosor de la pared ósea en la mitad de la diáfisis o cerca de ella, relación grosor/diámetro: relación mayor a 0,3

Carácter 242, estado 1. Contorno de la cresta tibiofibular del fémur en vista distal agudo.

Carácter 272, estado 0. Aspecto del calcáneo: comprimido próximodistalmente con una proyección posterior corta y un proceso medial.

Carácter 280, estado 1. Dedo I con falange I-1 comparada con la falange ungueal I-2, más corta.

Carácter 287, estado 1. Ancho distal del metatarsal V en comparación con la longitud del elemento mayor al 30%.

Carácter 314, estado 0. Superficie medial del extremo proximal de la fibula plana.

Carácter 315, estado 0. Sección media de la diáfisis de la fibula subcircular u ovoidal.

Carácter 329, estado 0. Fosa olecraneana, ausente o representada por una suave concavidad.

Carácter 334, estado 1. Articulación proximal del metacarpal I cóncava.

APÉNDICE 7. Recodificación de los caracteres de Nesbitt (2011) y Bittencourt et al. (2014)

Carácter 12. La emarginación maxilar de la fosa antorbitaria no puede ser codificada en *Pisanosaurus* debido a la falta de preservación en el ejemplar. En consecuencia, se recodifica a *Pisanosaurus* como “?”, mientras que autores previos codificaron a este carácter como “1”.

Carácter 73. La extensión rostral del surco meckeliano es desconocida en *Pisanosaurus* y en consecuencia se recodifica como “?”. En el trabajo de Bittencourt et al. (2014) esta condición figura codificada como (0).

Carácter 74. La extensión de la sínfisis dentaria es desconocida en *Pisanosaurus* y en consecuencia se recodifica como “?”. En el trabajo de Bittencourt et al. (2014) esta condición figura codificada como (0).

Carácter 76. La proyección anterior del dentario es desconocida en *Pisanosaurus* y en consecuencia se recodifica como “?”. En el trabajo de Bittencourt et al. (2014) esta condición figura como (0).

Carácter 77. La longitud del dentario es desconocida en *Pisanosaurus* y en consecuencia se recodifica como “?”. En el trabajo de Bittencourt et al. (2014) esta condición figura codificada como (1).

Carácter 78. La extensión del proceso caudoventral es desconocida en *Pisanosaurus* y en consecuencia se recodifica como “?”. En el trabajo de Bittencourt et al. (2014) esta condición figura codificada como (1).

Carácter 85. La longitud del proceso retroarticular del hueso articular ha sido codificada como más larga que la altura de la mandíbula ventral al glenoides por Bittencourt et al. (2014) (estado 1). Sin embargo, un restudio de *Pisanosaurus* indica que el proceso retroarticular es claramente más corto y en consecuencia debe ser recodificado como 0.

Carácter 87. En el trabajo de Bittencourt et al. (2014) la fenestra mandibular es codificada como anteroposteriormente muy extensa (estado 0) para *Silesaurus*, mientras que Dzik y Sulej (2007) claramente ilustran que se encuentra reducida en este taxón (estado 2).

Carácter 94. Tal como fuera indicado más arriba, facetas masticatorias no conforman una extensa superficie a lo largo de varios dientes en *Pisanosaurus*. En consecuencia se lo codifica bajo el número 0.

Carácter 95. En Bittencourt et al. (2014) los Silesauridae figuran como poseedores de dientes no solapados entre sí (estado 0). Sin embargo, en *Silesaurus* (ejemplar descrito por Dzik y Sulej, 2007) y en *Sacisaurus* (Langer y Ferigolo, 2013) existe un claro solape entre los dientes y en consecuencia se los codifica bajo el estado 1.

Carácter 96. En contraposición a Bittencourt et al. (2014) en *Sacisaurus* existe un gran cingulo lingual en los dientes dentarios y maxilares, como indican Langer y Ferigolo (2003).

Los caracteres 112, 114, 119, 121, 122, 123 correspondientes a las vértebras cervicales fueron considerados como “?” debido a que aquí se interpreta a los elementos descriptos

como cervicales por Bonaparte (1976) como de posición incierta dentro de la columna vertebral de *Pisanosaurus*.

Los caracteres 131, 132, 133, 139 y 141, correspondientes a las vértebras dorsales y sacras en *Pisanosaurus* figuran como “?” en la matriz de Bittencourt et al. (2014). Sin embargo, han sido codificados de acuerdo a como fuera expresado más arriba en el texto.

Carácter 134. Una fosa centrodiafisial en las vértebras dorsales se encuentra presente en *Pisanosaurus* (estado 1), en contraposición a lo codificado por Bittencourt et al. (2014).

Los caracteres 229, 230, 236 considerados por Bittencourt et al. (2014) deben ser codificados como “?” debido a que el extremo proximal del fémur en *Pisanosaurus* se encuentra muy pobremente preservado.

Carácter 245. La condición de la cresta cnemial de la tibia en *Pisanosaurus* debe ser codificada como “1”, mientras que en Bittencourt et al. (2014) figura como “?”.

Carácter 248. Tal como fuera indicado más arriba, en *Pisanosaurus* se ha corroborado la existencia de una cresta tibiofibular en el extremo proximal de la tibia, y en consecuencia se recodifica a este taxón como “1”.

Carácter 269. La presencia de tubérculo calcáneo en *Pisanosaurus* fue detallada más arriba, y en consecuencia se codifica como “0”, mientras que en Bittencourt et al. (2014) figuraba como ausente (estado 1).

Carácter 271. La superficie del calcáneo para articulación con la fibula es cóncavo-convexa en *Pisanosaurus* y en consecuencia es aquí codificado como “0/1”.

Carácter 289. Las falanges ungueales de *Pisanosaurus* se encuentran comprimidas dorsoventralmente y se las codifica aquí como “1”, mientras que en la matriz de datos confeccionada por Bittencourt et al. (2014) este carácter figuraba como “?”.

APÉNDICE 8- Tablas de medidas

Tabla 1. Principales medidas del holotipo de *Lagosuchus talampayensis* (PULR 08-09)

Elemento	Longitud máxima (en mm.)
Húmero	28
Radio	18 (preservada)
Fémur	41
Tibia	46.4
Metatarsal I	14.6
Metatarsal II	22
Metatarsal III	25
Metatarsal IV	23.5
Metatarsal V	12

Tabla 2. Principales medidas del ejemplar PULR V-111 referido a *Lewisuchus*

admixtus

Elemento	Medida	Valor
Postorbital	Longitud máxima anteroposterior	18.18
	Altura máxima dorsoventral	20.7
	Longitud máxima proceso anterior	6.81
Escamoso	Longitud máxima anteroposterior	7.7
	Altura máxima dorsoventral	7.5
Cuadrado	Altura máxima dorsoventral	20.18
Vértebras		
Cervical 7	Altura máxima de cara anterior del centro	5.48
	Longitud máxima del centro	10.35
Cervical 8	Longitud máxima del centro	10.7
Cervical 9	Longitud máxima del centro	10.7
Dorsal 1	Longitud máxima del centro	8.8
	Altura de la espina neural	9.6
Dorsal 2	Longitud máxima del centro	8.9
	Altura máxima de cara anterior del centro	8.9
	Altura de la espina neural	11.99
Dorsal 3	Longitud máxima del centro	9.1
Dorsal 4	Longitud máxima del centro	10.2
Dorsal 5	Longitud máxima del centro	10.10
	Altura de la espina neural	11.5
Dorsal 6	Altura de la espina neural	9.62
Dorsal 7	Altura de la espina neural	11.62
Ilión	Longitud máxima	41.5
	Altura máxima al nivel del pedicelo púbico*	24.2
	Altura máxima al nivel del pedicelo isquiático*	27.3
Isquion	Longitud máxima*	51.21
	Longitud anteroposterior del extremo proximal	12.99
Pubis	Longitud máxima*	55.01
	Longitud anteroposterior del extremo proximal	11.02
Fémur	Longitud máxima	95.99
	Ancho transverso distal	12.2
	Ancho máximo cabeza femoral	17.66
Tibia	Longitud máxima	106.85
	Longitud anteroposterior del extremo proximal	22.86
	Ancho máximo de extremo proximal	12.19
	Ancho máximo distal	8.9
	Longitud anteroposterior del extremo distal	10.3
Astrágalo	Ancho transversal	15.25
	Longitud anteroposterior	9.21
	Altura máxima incluyendo al proceso ascendente	7.81
Calcáneo	Ancho transversal	6.27
	Longitud anteroposterior	6.58
	Altura máxima	5.63

Tabla 3. Principales medidas de los ejemplares holotipo (CRILAR-Pv 562) y paratipos (CRILAR-Pv 563) de *Chanaresaurus antiquus*

Elemento	Medida	Valor
Premaxilar	Longitud del cuerpo	15.27
	Altura máxima del cuerpo	8.7
	Longitud del proceso nasal	15.26
	Longitud del proceso posterior	14.5
Lacrimal	Longitud anteroposterior	43.19
	Altura dorsoventral	26.2
Postorbital	Longitud anteroposterior	43.22
	Altura dorsoventral	26.5
Prefrontal	Longitud anteroposterior	29.24
	Altura dorsoventral	21.65
Palatino	Longitud anteroposterior*	30.46
	Ancho máximo transverso*	14.88
Prearticular	Longitud anteroposterior*	62.6
Vértebras		
Axis	Longitud máxima del centro vertebral	11.5
	Altura máxima del centro vertebral	9.84
	Longitud máxima del intercentro	4.0
	Altura máxima de la vértebra	24.20
	Altura máxima de la espina neural	11.81
Cervical postaxial	Longitud máxima del centro vertebral	13.82
	Altura máxima del centro vertebral	6.82
	Ancho transversal del centro vertebral	5.82
Dorsal anterior	Longitud máxima del centro vertebral	12.7
	Altura máxima del centro vertebral	9.98
	Ancho transversal del centro vertebral	11.5
Dorsal posterior	Longitud máxima del centro vertebral	15.1
	Altura máxima del centro vertebral	8.83
	Ancho transversal del centro vertebral	6.27
Sacra	Longitud máxima del centro vertebral	11.2
	Altura máxima del centro vertebral	8.74
	Ancho transversal del centro vertebral	11.1
Escápula	Altura máxima de la espina neural	30.67
	Extensión proximodistal	44.87
	Longitud anteroposterior mínima de la lámina escapular	8.6
Coracoides	Máxima longitud anteroposterior del extremo proximal	25.84
	Altura máxima	15.2
Húmero	Máxima longitud anteroposterior*	27.85
	Máxima longitud próximodistal	68.1
	Ancho proximal	14.5
Fémur	Ancho distal	13.83
	Máxima longitud próximodistal*	110.2
Fíbula	Ancho transversal distal	21.64
	Máxima longitud próximodistal*	69.5

F. Agnolin - Dinosauriformes del Triásico Superior de La Rioja, Argentina

Tibia	Ancho proximal anteroposterior	13.39
	Máxima longitud proximodistal	110.82
	Longitud proximal anteroposterior	24.11
	Ancho máximo distal	10.6
	Longitud anteroposterior del extremo distal	14.21