



FaIn·UNCo
Facultad de Ingeniería
DEPTO. DE GEOLOGÍA Y PETRÓLEO

TRABAJO FINAL DE LICENCIATURA EN CIENCIAS GEOLÓGICAS

**DESCRIPCIÓN DE UN NUEVO EJEMPLAR DE
NOTOSUCHUS TERRESTRIS (ARCHOSAURIA:
CROCODILIA): OSTEOLOGIA**

Autor: Jalil Tomás

Leg.: ING-7878

DNI: 41.242.434

Director: Lic. Juan Porfiri

Co-Director: Lic. Domenica Diniz Dos Santos

Provincia del Neuquén, República Argentina

Año 2024

1. Resumen

Notosuchus terrestris fue el primer notosúquio registrado a nivel global y representó el grupo de Crocodyliformes más abundante en el continente de Gondwana. Su registro incluye especímenes bien conservados del Cretácico Tardío de Patagonia (sur de Argentina) y presenta tanto características autapomórficas como características derivadas compartidas con otros géneros, como *Araripesuchus*, *Mariliasuchus*, peirosauridos y notosúquios avanzados.

Los cráneos de los Notosuchia son diversos y se han hallado en diferentes estados de conservación. Hasta la fecha hay varias descripciones detalladas del cráneo de notosúquios del Cretácico de Argentina; aunque hay rasgos morfológicos que aún son desconocidos. Los estudios osteológicos en Notosuchia son relevantes ya que estos crocodiliformes fueron un grupo con una exitosa radiación durante el Cretácico en Gondwana, una gran disparidad morfológica y ecológica que no ha sido detalladamente analizada desde un punto de vista paleobiológico.

Cráneos completos y bien preservados de crocodiliformes son poco frecuentes en el registro fósil, además la falta de preparación mecánica al igual que el mal estado de preservación de estas estructuras limita el conocimiento actual. En el presente Trabajo Final de Licenciatura (TFL), se estudió un nuevo espécimen de notosúquio (58 MUC Pv 1600) que permitió la obtención de información relevante y detallada de la anatomía cráneo-mandibular. Algunos rasgos presentes en este ejemplar experimentan variaciones relacionadas con el tamaño corporal, mientras que otros rasgos están vinculados a la ontogenia. En este contexto, los caracteres que demuestran variabilidad según el tamaño corporal incluyen la ornamentación craneal y de crestas destinadas a la inserción de la musculatura aductora mandibular.

Por otro lado, los rasgos que exhiben variabilidad entre especímenes de diferentes edades abarcan aspectos como el contorno del hocico, el desarrollo y la forma de los dientes caniniformes, así como la morfología del foramen premaxilar-maxilar.

2. Abstract

Notosuchus terrestris was the first notosuchian recorded globally, which was the most abundant group of Crocodyliformes in the continent of Gondwana. The fossil record includes well-preserved specimens from the Late Cretaceous of Patagonia (southern Argentina) autapomorphic and derived features shared with other genera, such as *Araripesuchus*, *Mariliasuchus*, peirosaurids and notosuchians.

The Notosuchia skulls are diverse and they have been found different states of preservation. To date, there are several detailed descriptions of skull of notosuchians from the Cretaceous of Argentina; although there are morphological features that are still unknown. Osteological studies in Notosuchia are considered relevant since these crocodylians were a group with successful radiation during the Cretaceous in Gondwana, a great morphological and ecological disparity that has not been analyzed in detail from a paleobiological point of view.

Complete and well-preserved crocodile skulls are rare in the fossil record; the lack of mechanical preparation as well as their poor state of preservation limits current knowledge. In this thesis, a new specimen of *Notosuchus* (58 MUC Pv 1600) was studied, which allowed obtain relevant and detailed information on the craniomandibular anatomy, and its ontogenetic stage. Some traits present in this specimen are related to the body size, while other traits are linked to the ontogeny. In this context, characters that have variability according to body size include: cranial ornamentation and the structures for the insertion of the mandibular adductor muscles.

On the other hand, the traits that exhibit variability due to ontogenetic factors are the contour of the snout, the development and shape of the caniniform teeth, and the morphologic of the premaxillary-maxillary foramen.

3. Agradecimientos

En primer lugar, a mi papa y mi mama, que fueron los pilares en esta vida y los que me dieron todo para que yo pueda seguir estudiando y tenga un mejor futuro. Gracias por siempre bancarme durante toda la carrera y darme consejos de vida; sin su apoyo incondicional no sería lo que soy hoy en día. Los amo con todo mi corazón, y este trabajo siempre ira dedicado para mi mama y papa.

Una mención especial para mi mama que siempre me apoyo en todas mis decisiones y aunque no estuviera presente en la última etapa de mi carrera siempre supe que esto lo logre gracias a ella. Gracias por tus cábalas antes de ir a rendir, y por dedicar gran parte de tu tiempo y vida en hacernos mejores personas. TE AMO.

A mis hermanos por también recibir su apoyo y consejos. Y por las largas horas de estudio que cada uno tenía en su cuarto hasta que nos juntábamos hacer la comida y nos desconectábamos un rato del estudio.

A mi directora y co-directora, por brindarme un tema de gran interés, confiar en mí y aceptar la propuesta de ser mis directores de tesis. Agradezco de corazón su disposición, paciencia, predisposición y acompañamiento en el desarrollo de dicho trabajo. Grandes profesionales en todos los aspectos. ¡Gracias totales!

A todos los amigos y amigas que me dejo esta carrera que espero algún día pueda trabajar con ellos. Sin duda algo hermoso que te deja esta etapa de la vida.

A mis amigos de la vida, por estar siempre presentes y seguir compartiendo momentos lindos de la vida, aunque hayan tomado caminos diferentes.

A la Universidad Nacional del Comahue, por convertirme en un gran profesional y de manera gratuita.

A cada uno de los profesores de la carrera de Geología de la UNCo, por formarme profesionalmente y como persona todos estos años.

A los integrantes de mi jurado: Dr. Mattia Baiano, Geol. Alberto Garrido y Lic. Neme Rodríguez, por aceptar este trabajo final y dedicar tiempo en revisarlo y mejorarlo.

A mis mascotas que estaban horas acostado a mi lado mientras yo estudiaba, sin entender nada de lo que estaba hablando.

¡¡Muchas gracias!!

Índice

1. Resumen	I
2. Abstract.....	II
3. Agradecimientos.....	III
4. Introducción	5
4.1 Ubicación del área de estudio	9
4.2 Objetivos Generales.....	10
4.3 Objetivos Específicos	10
5. Materiales y métodos	10
5.1. Lista de especies citadas en la tesis	12
6. Marco Geológico	13
6.1 El Grupo Neuquén	13
6.2 El Subgrupo Río Colorado: las formaciones Bajo de la Carpa y Anacleto	15
6.3 Estratigrafía y sedimentología del sitio de hallazgo de 58 MUC Pv 1600	16
7. Descripciones	23
7.1 Paleontología sistemática	23
7.2 Osteología	25
7.2.1 Morfología general del cráneo	25
7.2.2 Huesos craneanos	27
8. Filogenia	48
8.1 Introducción	48
8.2 Antecedentes.....	53
8.3 Análisis Filogenético.....	55
9. Discusión	59
9.1 Ontogenia y variación individual	59
9.2 Tamaño corporal.....	65
10. Conclusiones.....	69
Bibliografía	72

4. Introducción

El campus de la Universidad Nacional del Comahue (UNCo, Neuquén, Argentina) cuenta con un amplio registro de vertebrados fósiles reconocidos mundialmente. Sus registros corresponden a serpientes como *Dinilysia patagonica* (Woodward, 1901), aves como *Neuquenornis volans* (Chiappe y Calvo, 1994) y *Patagopteryx deferrariisi* (Alvarenga y Bonaparte, 1992); dinosaurios como *Velocisaurus unicus* (Bonaparte, 1991), *Alvarezsaurus calvoi* (Bonaparte, 1991), *Argyrosaurus sp.* (Lydekker, 1893), *Titanosaurus australis* (Powell, 1986), *Neuquensaurus australis* (Calvo y Álvarez, 2019); el ornitópedo *Gasparinisaura cincosaltensis* (Coria y Salgado, 1996) y lagartos como *Paleochelco occultato* (Martinelli, Agnolín y Ezcurra, 2021). El registro de crocodiliformes es notable y significativo, no solo por su diversidad sino también por su cantidad (Smith-Woodward, 1896; Price, 1955; Bonaparte, 1991; Gasparini et al., 1991). El grupo Notosuchia es una diversa rama de crocodiliformes que experimentó una notable diversificación durante el período Cretácico. Esta variedad de especies es especialmente prominente en los depósitos continentales de Gondwana. Aunque *Notosuchus terrestris* es una especie muy abundante, existen en los registros paleontológicos otros crocodiliformes terrestres relacionados, como *Microsuchus schilleri* (De Saez, 1928; Leardi et al., 2015) y los sebecosuquios *Comahuesuchus brachybuccalis* (Bonaparte, 1991) y *Pehuenchesuchus enderi* (Turner y Calvo, 2005), también son incluidos en este registro los baurusúquidos *Cynodontosuchus rothi* (Smith-Woodward, 1896) y *Wargosuchus australis* (Martinelli y Pais, 2008), el crocodiliforme *Neuquensuchus universitas* (Fiorelli y Calvo, 2007), y los crocodiliformes peirosáuridos como *Lomasuchus palpebrosus* (Gasparini et al., 1991) y *Peirosaurus tormini* (Price, 1955; Gasparini et al., 1992; Danderfer y Vera, 1992) (Fig. 1).

Gran parte del actual conocimiento de la anatomía craneana de los Crocodyliformes fósiles y actuales en general y de los notosúquios en particular se basa principalmente en la morfología externa y forma general del cráneo. Esto se ha visto modificado en los últimos años con estudios detallados de la neuroanatomía craneana de estos taxones, (p. ej.; Barrios, 2021; Carabajal et al., 2016; Leardi et al., 2017), a través de estudios principalmente tomográficos, lo que ha permitido ampliar el conocimiento neurobiológico del grupo.

El pionero en el estudio del neurocráneo de los *Notosuchia* fue el trabajo de Colbert, 1946b sobre la descripción detallada y bien ilustrada de la anatomía cráneo-mandibular de *Sebecus icaeorhinus* (Simpson, 1937), un notosúquio sebécido del Eoceno de la "Provincia de Chubut" (Fig. 1). Aquel estudio brindó información de elementos del neurocráneo y de su morfología endocraneana. Posteriormente, el Dr. José Bonaparte (1991, 1996) a partir de novedosos y bien preservados especímenes hizo importantes interpretaciones de la anatomía del neurocráneo de *Notosuchus terrestris*, en particular sobre la neumaticidad craneana. Luego, el trabajo de Tesis Doctoral de Ortega (2004) ilustró y brindó algunos detalles de la caja craneana de *Notosuchus*, no obstante, dicha información no fue publicada hasta el momento, por lo que muchos datos son desconocidos. Además, el Dr. José Bonaparte (1991, 1996) propuso hipótesis significativas sobre la relación de los notosúquios con los protosuquios. Estos últimos son un grupo extinto de arcosaurios que pertenecen al clado Crocodyliformes, al que también pertenecen los cocodrilos modernos, desempeñando un papel importante en la evolución de los crocodiliformes. Los protosuquios vivieron desde el Triásico Superior hasta el Cretácico Inferior, lo que los convierte en uno de los grupos de arcosaurios más antiguos y primitivos.

También se encontraron algunos notosúquios en el continente africano, en el cual se realizaron trabajos específicamente del neurocráneo a partir de estudios con tomografías computadas (por ej., Fernandez 2017, 2021; Barrios, 2021). Por otro lado, se realizaron descripciones del neurocráneo, del uruguaysúquido *Araripesuchus tsangatsangana* (Turner, 2006) y el notosúquio basal *Simosuchus clarki* (Buckley et al., 2000), en menor medida para el caso de *Araripesuchus wegneri* (Buffetaut, 1981), y el notosúquio de afinidades peirosauroides *Mahajangasuchus insignis* (Buckley y Brochu, 1999) (Fig. 1). Una de la publicación más reciente con una descripción detallada del neurocráneo del peirosáurido *Rukwasuchus yajabaliyekundu* (Sertich y O'Connor, 2014), fue de gran importancia ya que se figuró la pared lateral de su caja craneana, algo que es escasamente figurado en las descripciones del cráneo de los notosúquios, salvo en publicaciones de crocodiliformes que se hizo un estudio más extenso (ej., Holliday y Witmer, 2009; Kley et al., 2010).

En cuanto a los *Notosuchia*, hasta el momento solo se han hecho estudios de moldes endocraneanos artificiales de látex principalmente para el *Sebecus icaeorhinus* y virtuales para *Anatosuchus minor* (Serenio et al., 2001). De esta manera, el único estudio paleoneurológico y

osteológico realizado en notosúquios de Argentina es el de *Sebecus*, a partir de especímenes provenientes del Eoceno de la provincia de Chubut (ej., Colbert, 1946b; Pol et al., 2012). Los demás trabajos recientes, basados en tomografías computadas, son de notosúquios que en su mayor parte provienen del continente africano (*Anatosuchus*, *Araripesuchus*, *Simosuchus*, *Rukwasuchus*) y de Brasil (ej., Sereno y Larsson, 2009; Kley et al., 2010; Sertich y O'Connor, 2014). Moldes endocraneales naturales y en buenas condiciones de estos crocodiliformes terrestres son muy raros y escasos. Los únicos casos registrados son de notosúquios del Cretácico de Argentina: como *Gasparinisuchus peirosauroides* (mencionado, pero no descrito por Gasparini, 1982) y *Araripesuchus buitrraensis* (descrito brevemente; Endres y Apesteguía, 2013; Fernández-Dumont et al., 2017a) (Fig. 1).

Gran parte de los Notosuchia con cráneos preservados proceden principalmente de afloramientos cretácicos de la Cuenca Neuquina (Argentina). Las rocas cretácicas que afloran en las bardas de la ciudad de Neuquén corresponden al Subgrupo Río Colorado (Grupo Neuquén) y se componen de las formaciones Bajo de La Carpa y Anacleto. La geología de los depósitos cretácicos de las bardas fue abordada por primera vez por von Huene (1929), siendo estas rocas portadoras de los cocodrilos *Notosuchus* y *Cynodontosuchus* descritos por Woodward (1896) y ubicadas en el sector de Boca del Sapo (lugar actual donde se encuentra la Legislatura Provincial). La Fm. Bajo de la Carpa, compuesta por grandes sets de estratificación entrecruzada planar y areniscas blanquecinas, es la portadora de la mayoría de los fósiles hallados en el campus universitario de la UNCo. En esta formación, es donde se encontró el material craneano inédito de un nuevo espécimen de Notosuchia, que forma parte del presente Trabajo Final de Licenciatura. Este nuevo hallazgo aporta información relevante para el conocimiento del grupo, incrementando la riqueza paleontológica de la Fm. Bajo de la Carpa y del campus universitario.

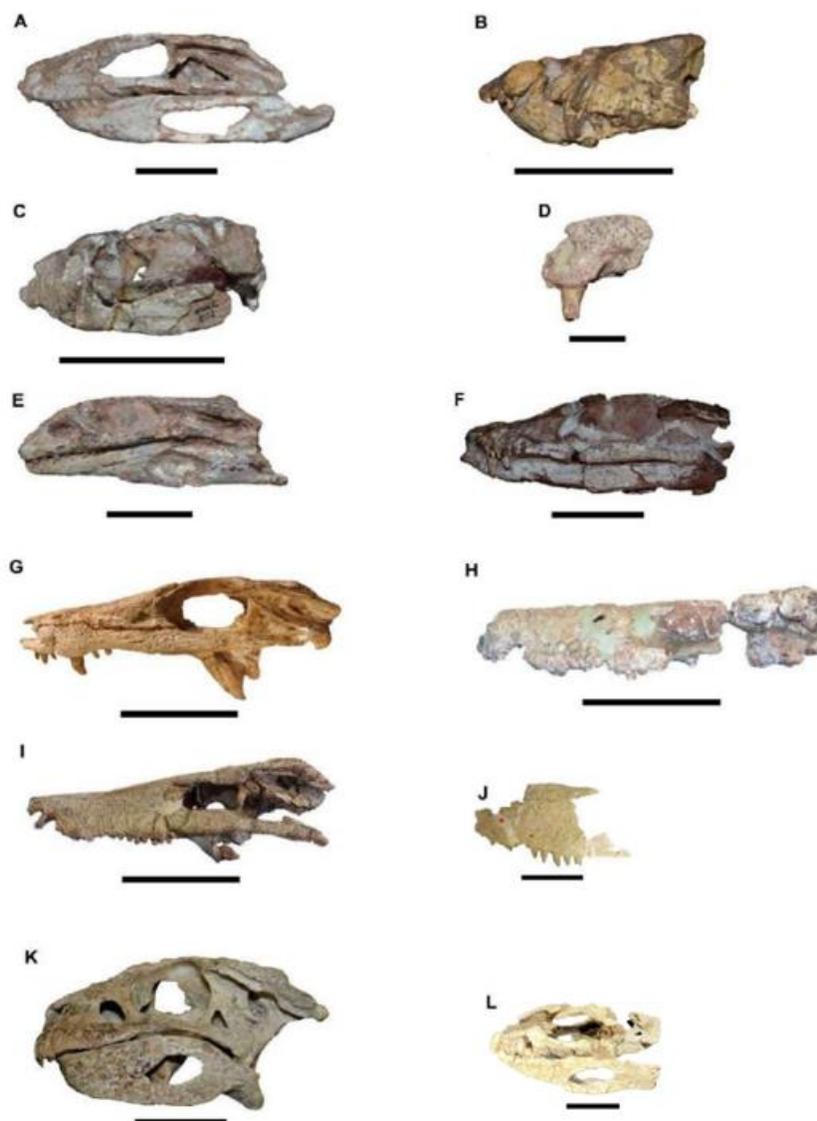


Figura 1. Los Notosuchia de Argentina. **A.** *Notosuchus terrestris* (MUCPv-147) (tomada de Barrios, 2021; fig. 1.6); **B.** *Cynodontosuchus rothi* (MLP 64-IV-16-25) (tomada de Barrios, 2021; fig. 1.6); **C.** *Comahuesuchus brachybuccalis* (MUCPv-202) (tomada de Barrios, 2021; fig. 1.6); **D.** *Wargosuchus australis* (MOZ-Pv 6134) (tomada de Barrios, 2021; fig. 1.6); **E.** *Araripesuchus patagonicus* (MUCPv-269) (tomada de Barrios, 2021; fig. 1.6); **F.** *Araripesuchus*

buitreaensis (MPCA-PV-235) (tomada de Barrios, 2021; fig. 1.6); **G.** *Araripesuchus wegneri* (tomada de Sereno y Larsson, 2009; fig. 14A); **H.** *Gasparinisuchus peirosauroides* (MOZ-Pv 1750) (tomada de Barrios, 2021; fig. 1.6); **I.** *Lomasuchus palpebrosus* (MOZ-Pv 4084) (tomada de Barrios, 2021; fig. 1.6); **J.** *Sebecus icaeorhinus* (AMNH 3160) (tomada de Barrios, 2021; fig. 1.6); **K.** *Simosuchus clarki* (UA 8679) (tomada de Barrios, 2021; fig. 1.6); **L.** 58 MUC Pv 1600. Escala: 2,5 cm (D, E, L); 5 cm (A, B, C, F, G, K); 10 cm (H, I, J).

4.1 Ubicación del área de estudio

La zona de estudio se encuentra en la ciudad de Neuquén de la provincia homónima. El material fue colectado del área oriental de las bardas dentro del campus universitario de la Universidad Nacional del Comahue, sitio donde se han realizado numerosos hallazgos paleontológicos de serpientes, aves, huevos, dinosaurios y cocodrilos. El sitio de hallazgo limita al norte y al este con el barrio Rincón Club de Campo al suroeste con el campus de la Universidad con coordenadas geográficas: 38°56'10.7"S; 68°02'45.1"W (Fig.2). El cráneo de este vertebrado se hallaba parcialmente descubierto en una pared dentro de un estrato arenoso. Esto permitió que el material fuera fácil para identificar y extraer.

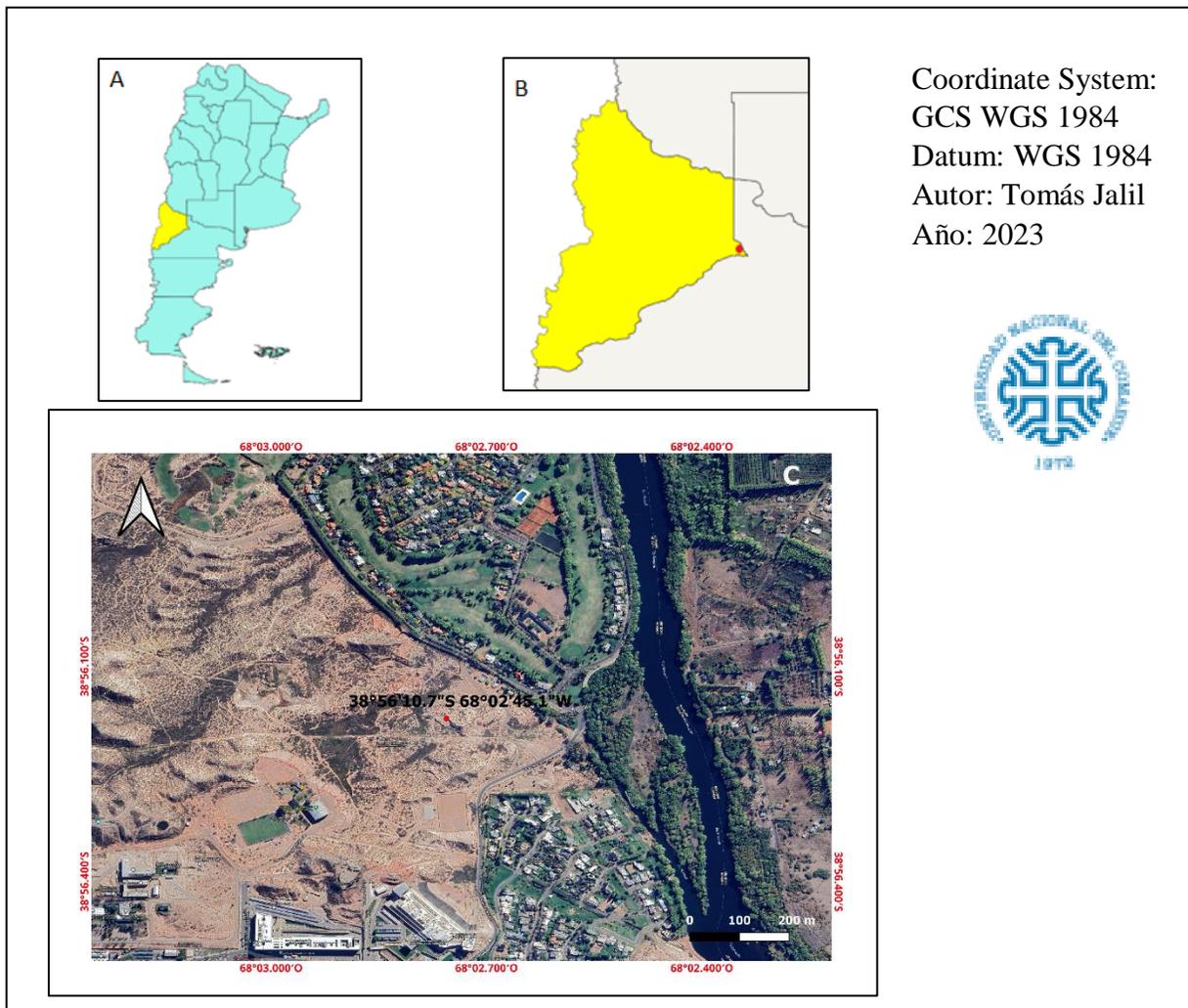


Figura 2. **A.** Provincia del Neuquén (en amarillo). **B.** Ubicación del área de estudio dentro de la provincia (en color rojo). **C.** Imagen satelital señalando las coordenadas geográficas del lugar donde se halló el espécimen aquí estudiado (punto rojo).

4.2 Objetivos Generales

El objetivo general del presente Trabajo Final de Licenciatura (TFL) es aportar informaciones anatómicas novedosas para el grupo *Notosuchia*, a través del estudio osteológico de un nuevo espécimen colectado en el campo universitario de la Universidad Nacional del Comahue, en la ciudad de Neuquén (Fig. 1).

4.3 Objetivos Específicos

- Ubicar estratigráficamente el material de estudio.
- Describir los rasgos anatómicos del material craneano.
- Realizar comparaciones con otros *Notosuchia*.
- Determinar rasgos que permitan reconocer el estadio ontogenético del ejemplar.

5. Materiales y métodos

En función de los objetivos propuestos, el Trabajo Final de Licenciatura se dividió en cuatro etapas.

Primera etapa

Se recopiló toda la información bibliográfica disponible sobre los *Notosuchia* distribuidos en otros continentes y los registros argentinos, incluyendo los de la ciudad de Neuquén. Se hizo en un primer paso la búsqueda de antecedentes. Se analizó el marco geológico de la zona de estudio y se ubicó estratigráficamente al material de estudio de la presente tesis. Además, se tuvo en cuenta a notosúquios de otras formaciones y/o edades que están estrechamente emparentados con el ejemplar de estudio, para su utilización durante la etapa comparativa. Se realizaron estudios de anatomía comparada para poder identificar caracteres osteológicos relevantes en el ejemplar descrito y su relación con otros crocodiliformes.

Segunda etapa

Posterior a la búsqueda de antecedentes (primera etapa), se llevó a cabo la extracción del fósil, realizando una ampliación de exploración, levantamiento de un perfil estratigráfico en el lugar de hallazgo. Se hizo una interpretación del área de estudio y la búsqueda de nuevos materiales *in situ* que pudieran estar asociados a los elementos craneanos recolectados. En un primer paso, se realizó un análisis minucioso del fósil del cual está asociado nuestro TFL y se documentó su ubicación exacta del hallazgo. Luego se procedió a la preparación del área de excavación. La delicadeza es primordial en esta fase, donde se utilizan herramientas especializadas, como pinceles, cinceles, brochas y palas, para eliminar cuidadosamente el sedimento circundante del fósil. La meta fue preparar progresivamente el ejemplar sin causar daños ni pérdida de información esencial. Debido a la fragilidad del fósil se aplicó un consolidante especializado (B-72), para fortalecerlo y de este modo garantizar una extracción segura y una protección duradera. Se realizó un bochon por medio de una capsula de yeso, para luego poder hacer el traslado final del fósil hacia el laboratorio del Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional del Comahue; a su vez se hizo una adecuada identificación y catalogación del fósil.

Tercera etapa

Se realizaron tareas de preparación en laboratorio, donde se aplicaron métodos mecánicos y químicos, al igual que trabajos de curaduría.

La curaduría se refiere a la gestión y cuidado de las colecciones de fósiles y restos paleontológicos en un Museo, institución académica o centro de investigación. El cual consiste en la adquisición y colección, donde se selecciona y adquiere los fósiles y restos paleontológicos relevantes para enriquecer la colección del lugar, asegurando su autenticidad y relevancia científica. Se realizó una catalogación para registrar y documentar el espécimen de manera detallada, incluyendo información sobre su procedencia geográfica, geológica y su contexto estratigráfico. Luego, se aseguró que el espécimen se almacene y conserve adecuadamente para prevenir daños físicos, químicos o biológicos a lo largo del tiempo.

En última instancia se pasó al laboratorio donde se utilizaron métodos mecánicos para la remoción de sedimento: aparatos de percusión de aire comprimido (airscribes del tipo microjack) compuestos por una punta de carburo de tungsteno, herramientas eléctricas de rotación y

percusión (Dremel) y lupa binocular marca Relife RL-M3T. Durante la preparación y limpieza del material fósil, se colocó consolidante de acetato de polivinilo (B-72). También se utilizaron pegamentos acriloides como cianocrilato. Este componente químico permitió consolidar el fósil ya que poseía un alto grado de fragilidad. De esta manera, se mejoraron las condiciones de conservación, lo que permitieron manipular el cráneo de manera segura durante el proceso de estudio. La preparación y análisis del fósil recolectado se realizó en el laboratorio.

La remoción de sedimento posibilitó exponer la totalidad del cráneo que estaba cubierto por sedimento, incluyendo la pared lateral, dorsal, ventral y anterior del cráneo permitiendo tener una mejor visualización para la etapa de descripción.

Finalmente, los materiales quedaron depositados en el repositorio de dicho museo bajo la sigla 58 MUC Pv 1600.

Cuarta etapa

Descripción y comparación del ejemplar 58 MUC Pv 1600, donde se tomaron imágenes y medidas. Las fotografías fueron tomadas con la cámara de un iPhone 13 (12 megapíxeles). Las fotografías fueron procesadas con Adobe Photoshop y Paint para tener una mejor visualización.

5.1. Lista de especies citadas en la tesis

En este TFL se revisaron varios taxones de notosúquios del cual no solo sirvió como un recurso de referencia crucial, sino que también representan una muestra representativa de la biodiversidad que ha sido abordada en el contexto de este estudio. A continuación, se presenta un resumen completo de todas las especies mencionadas, con detalles pertinentes sobre su taxonomía para los objetivos de esta investigación.

Se tuvieron en cuenta los notosúquios del Cretácico de la Cuenca Neuquina de Argentina: *Notosuchus terrestris*, *Comahuesuchus brachybuccalis*, *Araripesuchus patagonicus*, *A. buitreaensis*, *Lomasuchus palpebrosus*, *Gasparinisuchus peirosauroides*. Se incluyeron los lectotipos de *Notosuchus terrestris*: MLP-64-IV-16-5 (Woodward; 1896). También se tuvo en cuenta los materiales referidos a *A. buitreaensis* como los: MPCA PV 515 (Fernández; 2021), MPCA PV 242 (Fernández; 2021), MPCA PV 243 (Fernández; 2021). Estos especímenes, a los

cuales no fue posible acceder, fueron revisados mediante las diferentes publicaciones en las que son citados o a través de fotografías proporcionadas por dichos trabajos de investigación.

La información obtenida de la observación-comparación fue de gran importancia para la identificación de estructuras relacionadas a la ontogenia, además de ampliar el conocimiento de la anatomía craneal del espécimen de *Notosuchus terrestris*.

6. Marco Geológico

6.1 El Grupo Neuquén

La **Cuenca Neuquina** se encuentra ubicada en el centro-oeste de Argentina abarcando las provincias del Neuquén, oeste de La Pampa, Río Negro, y sur de Mendoza (Yrigoyen, 1991), cubriendo un área superior a los 200.000 km² (Hugo y Leanza, 2001; Howell et al., 2005). Definida como de retroarco multiepisódica, esta cuenca desarrollada sobre corteza continental fue originada por el colapso termo-tectónico detrás de un arco magmático estacionario durante el Triásico Superior (Mpodozis y Ramos, 1989). Sus depósitos comprenden un registro estratigráfico continuo de hasta 6.000 metros de espesor, integrado por rocas sedimentarias acumuladas en medios marinos y continentales en el Jurásico y Cretácico (Arregui et al., 2011). El basamento de la Cuenca Neuquina está compuesto por rocas metamórficas, plutónicas, volcánicas y sedimentarias, cuyas edades oscilan entre el Silúrico-Devónico y el Triásico Superior (Digregorio y Uliana, 1980; Franzese et al., 2007; Cingolani et al., 2011). Es una de las cuencas más importante de nuestro país debido a su gran riqueza hidrocarburífera y por la abundancia y calidad de preservación de los fósiles, siendo así una de las secuencias fosilíferas jurásico-cretácico mejor conocidas en el mundo.

La primera etapa de relleno de la cuenca, conocida como Grupo Precuyo (Triásico Superior-Jurásico Inferior), involucra la acumulación de materiales volcánicos y volcanoclásticos con marcadas variaciones de espesor y distribución (Gulisano, 1981; Gulisano et al. 1984; Franzese y Spalletti 2001). La segunda etapa de relleno (Jurásico Inferior-Jurásico Tardío), se encuentra integrada por depósitos marinos y continentales, mayormente de origen clástico, correspondientes a los grupos Cuyo y Lotena (Zavala y González, 2001; Bechis et al., 2010). La tercera etapa (Jurásico Superior-Cretácico Superior), se compone por una espesa sucesión marina y continental de sedimentos de origen carbonático, evaporítico y clástico, correspondiente a los

grupos Mendoza, Rayoso y Neuquén (Gulisano et al., 1984; Legarreta y Gulisano, 1989; Gulisano y Gutiérrez Pleimling, 1995).

El **Grupo Neuquén** ha quedado definido como una sucesión de depósitos continentales y es la más importante y mejor conocida en cuanto al registro de vertebrados esta se encuentra limitada en su base por la discordancia Patagonídica (Keidel, 1917; Leanza, 2009) y en su techo por la discordancia Huantraíquica (Méndez et al., 1987). Estas discordancias han sido ubicadas en la base del Cenomaniano (Leanza, 2009; Tunik et al., 2010) y en el Campaniano Medio (Dingus et al., 2009) respectivamente.

Este grupo está compuesto por rocas sedimentarias predominantemente de colores rojos, originadas en ambientes fluvio-aluviales (y eólicos subordinados), que afloran extensamente en el centro y este de Neuquén, sur de Mendoza, noroeste de Río Negro y suroeste de La Pampa. Su espesor máximo alcanza los 1.400 metros en el Cerro Villegas, ubicado al oeste de la provincia de Neuquén (Digregorio, 1972).

Los depósitos continentales del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina han sido objeto de estudio por parte de numerosos investigadores desde finales del siglo XIX (Garrido, 2010). En las últimas dos décadas, ha habido un aumento explosivo en los hallazgos paleontológicos en la región neuquina, lo que ha llevado a un significativo crecimiento en el estudio de los crocodiliformes.

El Grupo Neuquén queda compuesto litoestratigráficamente por tres subgrupos y nueve formaciones (Fig. 3.1). El Subgrupo Río Limay reúne a las formaciones Candeleros y Huincul que constituyen unidades arenosas, principalmente, y distinguibles entre sí debido a cambios litológicos, paleoambientales, diagenéticos y a diferencias en las paleocorrientes (Garrido, 2010b).

El Subgrupo Río Neuquén agrupa, en orden estratigráfico ascendente, a las formaciones Cerro Lisandro, Portezuelo, Los Bastos, Sierra Barrosa y Plottier. Aquí, la identificación de estas unidades se hace sobre la base de la relación pelita/psamita (Garrido, 2010). De esta forma, las formaciones Cerro Lisandro, Los Bastos y Plottier poseen una mayor relación en contraste con las formaciones Portezuelo y Sierra Barrosa, dominadas por la fracción arenosa.

Por último, el Subgrupo Río Colorado está conformado por las formaciones Bajo de la Carpa y Anacleto. El criterio utilizado para diferenciar a estas unidades es, nuevamente, la relación pelita/psamita; de esta forma, la Fm. Bajo de la Carpa se describe como una sucesión sedimentaria predominantemente psamítica, mientras que la Fm. Anacleto se presenta con un dominio pelítico.



Figura 3.1. Esquema litoestratigráfico del Grupo Neuquén, extraído de Garrido (2010)

6.2 El Subgrupo Río Colorado: las formaciones Bajo de la Carpa y Anacleto

Este subgrupo está conformado por las formaciones Bajo de la Carpa y Anacleto, que comprende principalmente a depósitos fluviales desarrollados bajo un nuevo control tectónico dominante. Principalmente los afloramientos cretácicos de las bardas de la ciudad de Neuquén corresponden a rocas que pertenecen a este subgrupo. El nombre de dicho subgrupo se le atribuye a Padula en el año 1947 el cual lo introdujo en la estratigrafía del Grupo Neuquén.

Cabe destacar que estos depósitos son los que presentan mayores variaciones en cuanto a su granulometría y color de acuerdo a la ubicación geográfica que nos encontremos dentro de la cuenca. Estos afloramientos tienen una restringida extensión areal, abarcando las zonas más elevadas de las bardas de la región de Neuquén; es por esto que se ven aflorando en zonas cercanas a la universidad.

La Formación Bajo de la Carpa es una unidad litoestratigráfica de origen fluvial que está conformada por areniscas de grano grueso a medianas, composición cuarzolíticas y de colores grisáceos a rosados. Sus estratos clásticos afloran en las bardas del sector norte de la ciudad de

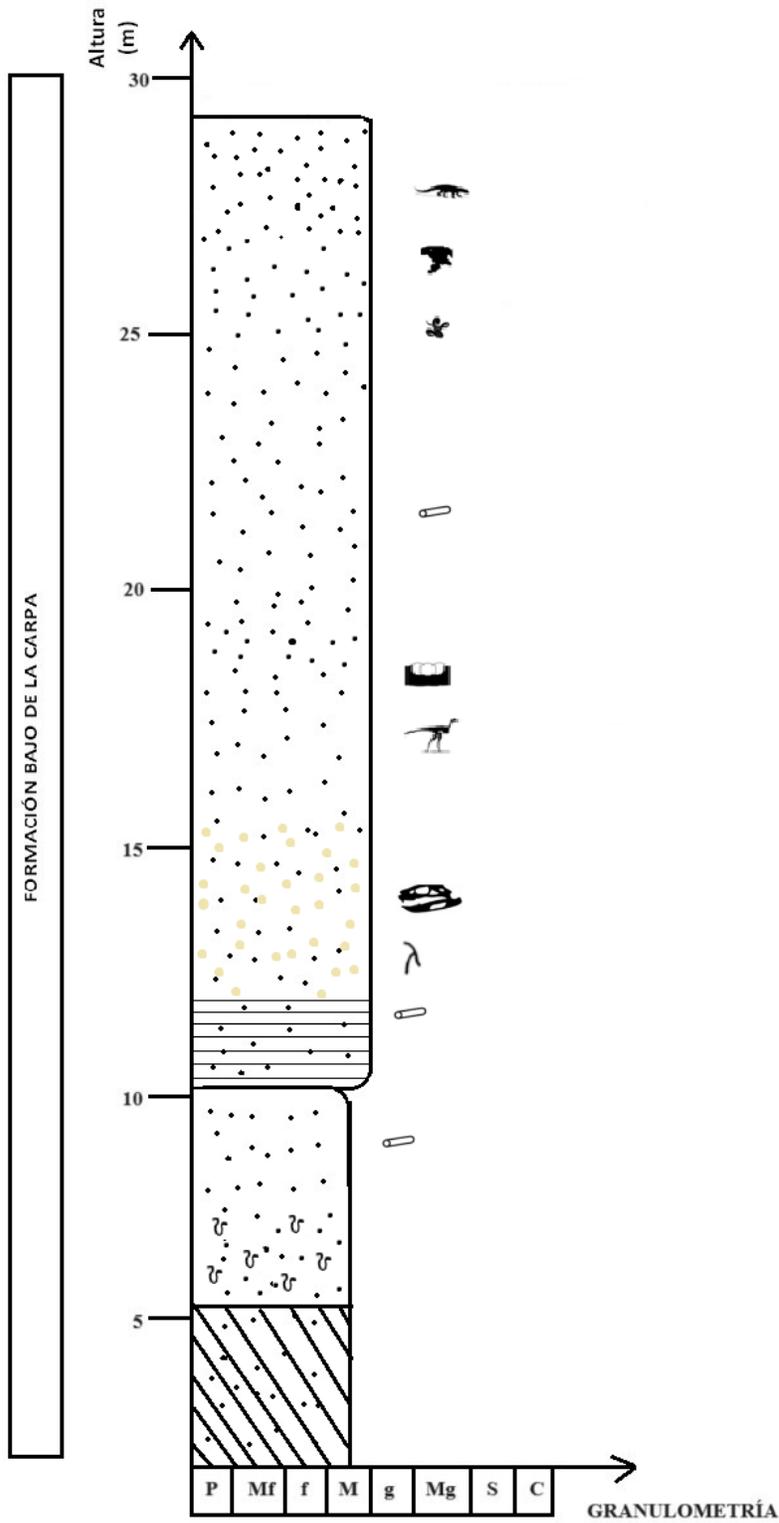
Neuquén (Provincia del Neuquén) y en Paso Córdoba (provincia de Río Negro) y se caracteriza por tener un registro de una variada fauna de pequeños vertebrados en los cuales se hacen presente los notosúquios (*Notosuchus terrestris*, *Cynodontosuchus rothi*, *Comahuesuchus brachybuccalis*, *Gasparinisuchus peirosauroides* y *Wargosuchus australis*). Los depósitos que forman esta unidad pertenecen a un paleoambiente de ríos de alta a moderada sinuosidad y de abundante carga de lecho arenosa, bajo condiciones climáticas cálidas y semiáridas (Garrido, 2010). Aunque sigue siendo un sistema fluvial, se destaca la presencia significativa de sedimentitas eólicas. En la Sierra Barrosa, se manifiesta un desarrollo que puede atribuirse a un sistema fluvial de baja sinuosidad con una carga abundante de lecho arenoso, vinculado a canales amplios y poco profundos. Además, se identifican áreas donde los canales entrelazados se asocian con la formación de dunas y mantos eólicos en las zonas distales de las llanuras de inundación (Bazan, 2018). En cuanto a su edad esta formación se desarrolló en el Santoniano (86 - 83 Ma., Carta Estratigráfica Internacional, 2015) (ej., Leanza y Hugo, 2001; Leanza et al., 2004; Calvo y Porfiri, 2010; Garrido, 2010, 2011).

La Formación Anacleto son depósitos de ambiente fluvial de baja energía que está conformada por una sucesión de depósitos continentales formados principalmente por niveles pelíticos a psamíticos finos. Los niveles psamíticos están compuestos principalmente por areniscas cuarzolíticas y cuarzomicáceas, y de colores predominantemente rojizos. Mientras que los niveles pelíticos está integrado por una marcada alternancia de fangolitas y limolitas arenosas poco consolidadas que tienen alternancias de colores rojizos y gris-verdosos (Garrido, 2010). Esta unidad también se caracteriza por su abundante registro paleontológico, integrado principalmente por una rica fauna de reptiles terrestres tales como, *Antarctosaurus wichmannianus* (von Huene, 1929), *Laplatasaurus araukanikus* (von Huene, 1929), *Neuquensaurus australis* (Lydekker, 1893; Powell, 1986; Salgado et al., 2005), *Pellegrinisaurus powelli* (Salgado, 1996) y *Barrosasaurus casamiquelai* (Salgado y Coria, 2009). Otros restos de vertebrados, se compone de restos de serpientes tal como *Dinilysia sp.* (Scanferla y Canale, 2007).

6.3 Estratigrafía y sedimentología del sitio de hallazgo de 58 MUC Pv 1600

Durante la salida de campo se describió una sección litológica de aproximadamente unos 30 m de altura que representa la Fm. Bajo de la Carpa, en donde se reportaron las distintas facies

que se encontraron en el lugar de hallazgo del material en estudio (Fig. 3.2). Se utilizó una escala de 1,10 metros para poder hacer una mejor interpretación de cada sector del afloramiento. Dicha unidad se la determinó como depósitos eólicos, pero no fue posible observar las estructuras cruzadas que se ven en otros sectores (Asencio, 2021; Fischer, 2022). Además, se observó trazas de bioturbación, por lo que posiblemente nos estaría indicando una posible zona de interduna húmeda, pero debería realizarse la identificación icnotaxonómica de dichas bioturbaciones para poder determinar con mayor exactitud el tipo de paleoambiente. Esto se pudo dar cuando las dunas no estaban activas, es decir, existe una fijación de la misma en los tiempos de calma. Posteriormente el sistema pudo ser reactivado, y de esta manera continuar con la depositación de los típicos sedimentos en condiciones áridas. Para la sección relevada se efectuó una descripción de la litología, estructuras sedimentarias, contactos, empaquetamiento, color y espesor. Para los niveles con trazas fósiles se realizó un minucioso registro fotográfico y descripción morfológica de las mismas (Fig. 3.3 B y C; Fig. 3.5 A).



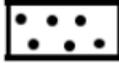
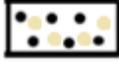
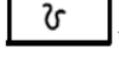
REFERENCIAS	
Rocas, estructuras sedimentarias, tipos de contacto y granulometría	Vertebrados cretácicos
 Areniscas	 <i>Alvarezsaurus</i>
 Arenisca con caliche	 <i>Huevos de aves</i>
 Conglomerados	 <i>Dinilysia</i>
 Trazas horizontales	 <i>Neuquenornis</i>
 Trazas verticales	 <i>Notosuchus y Comahuesuchus</i>
 Estructura planar	 58 MUC Pv 1600
 Planos de estratificación	
 Raíces	
P: pelita Mf: arenisca muy fina f: arenisca fina M: arenisca mediana g: arenisca gruesa Mg: arenisca muy gruesa S: sabulita C: conglomerado	

Figura 3.2. Perfil estratigráfico levantado en el sector donde se halló el material inédito.

En dicha área de estudio, predominan los afloramientos de areniscas mayormente rojizas en la base de la secuencia sedimentaria de las bardas. La parte superior presenta pocos cambios significativos en su composición litológica, pero exhibe horizontes con abundantes bioturbaciones.

Nuestra secuencia comienza en la coordenada 38°56'10.3"S; 68°02'46.4"W en la cual predomina una facies que consiste en una arenisca cuarzosa de granulometría fina que muestran un color rojizo y poco consolidada. En este nivel se observan estructuras planas en sentido paralelo (Fig. 3.3 A). Posteriormente, la secuencia continua con una arenisca masiva con predominancia cuarzosa que se caracteriza por tener una gran bioturbación en forma de traza

vertical de al menos unos 15cm. Se caracterizan por tener un color rojizo (Fig. 3.3 B). Sucesivamente, en nuestra secuencia hay una arenisca de tamaño mediano maciza con mayores niveles de bioturbación (abundante) en trazas horizontales, moteados bien marcados (Fig. 3.3 C). Una considerable porción de la secuencia sedimentaria eólica en las bardas se caracteriza por esta facies.

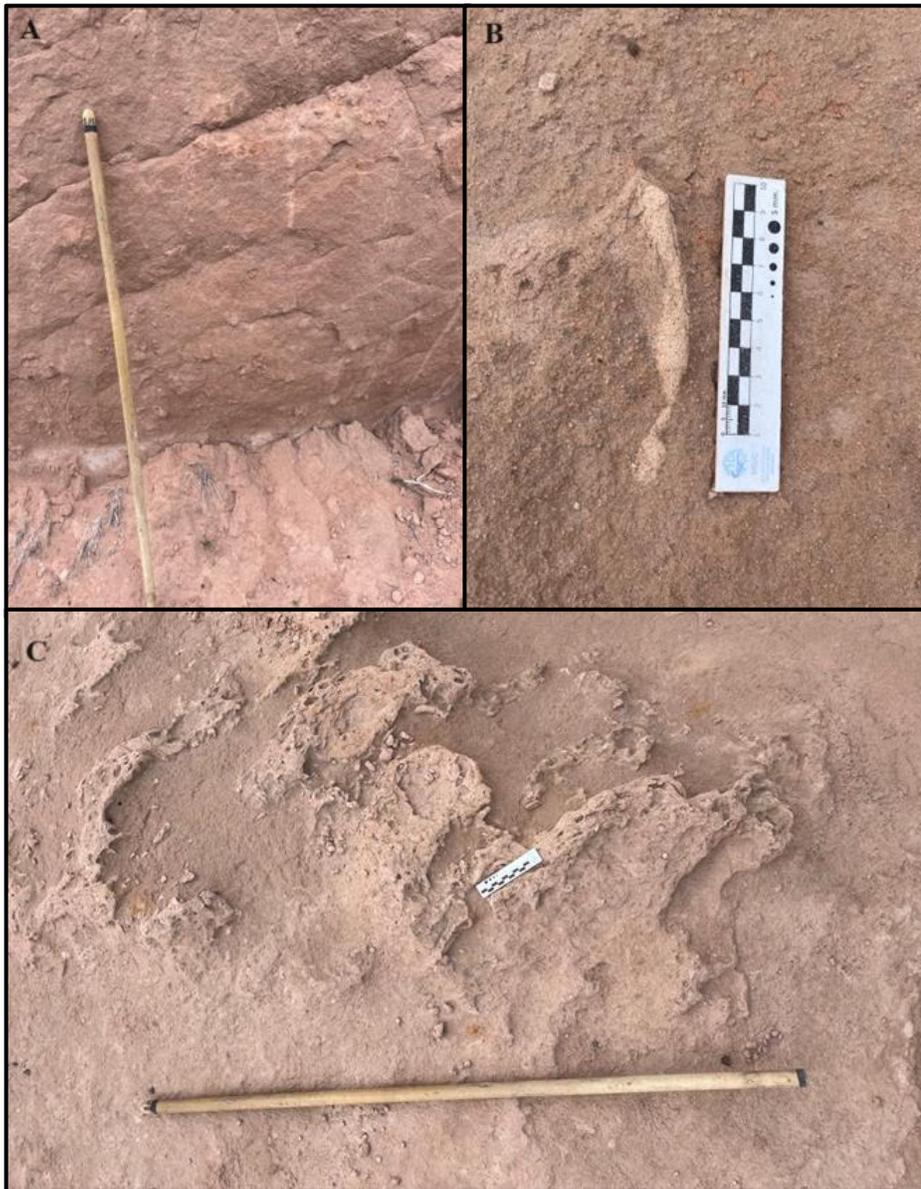


Figura 3.3. A. Arenisca con las estructuras planas. B. Bioturbación en forma de traza vertical de al menos unos 15cm. C. Sector con abundantes bioturbaciones. Escala figura A y C de 1.10 cm, figura B de 10cm.

La secuencia continua con un nivel de arenisca maciza blanquecina, del cual presenta marcadamente unos planos de estratificación (Fig. 3.4 A). Unos metros más por encima tenemos areniscas friables, de un color rojizo con presencia de caliche al igual que una gran cantidad de raíces. En este sector se evidencia una alta meteorización, con señales de abrasión vinculada al transporte fluvial, lo que genera un deterioro continuo de los fósiles (Fig. 3.4 B). Al igual se identifica una gran vegetación. En zonas cercanas fue donde otros paleontólogos realizaron estudios del dinosaurio terópodo *Alvarezsaurus calvoi* (descrito por Bonaparte, 1991b) así como se han hallado cientos de fragmentos de huevos de aves *Enantiornithes* (descritos por Schweitzer et al., 2002 y Fernández et al., 2013).

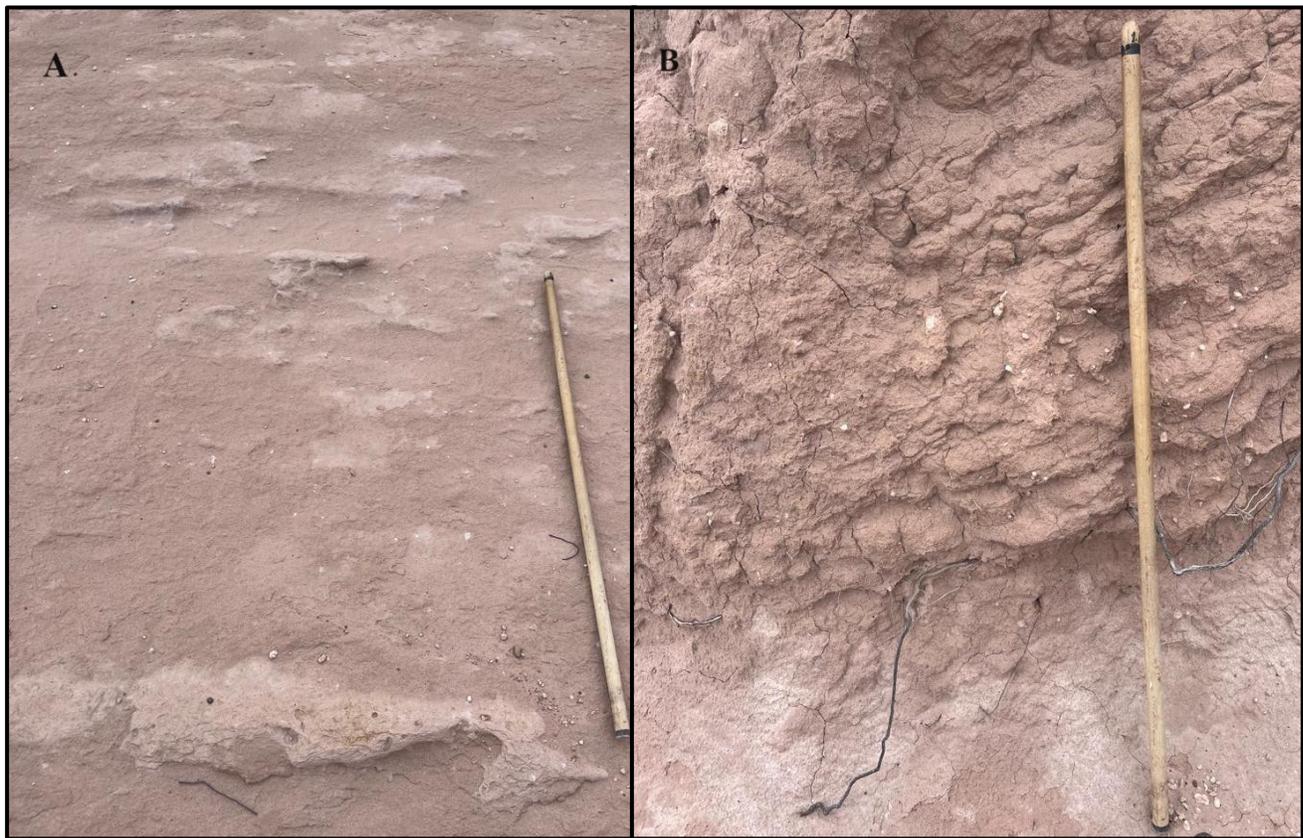


Figura 3.4. A. Arenisca con los planos de estratificación. B. Nivel donde se halló 58 MUC Pv 1600. Escala 1,10cm.

Finalmente, nos dirigimos a las coordenadas $38^{\circ}56'16.2''S$; $68^{\circ}02'46.6''W$, se exponen facies asociadas a areniscas finas macizas de litologías cuarzosas que presentan un color rojizo. Este se diferencia del intervalo de arenisca friable por la presencia de un horizonte masivo, fuertemente bioturbado y bien cementado (Fig. 3.5 A). En la última parte se observó la misma secuencia litológica, pero con una clara ausencia de bioturbación (Fig. 3.5 B). Estas facies se han

formado debido a la sedimentación en áreas de interduna que experimentaron condiciones de encharcamiento, una conclusión también respaldada por los restos fósiles descubiertos, lo que indica la presencia de condiciones anegadas (Retallack, 1990). Dicho análisis paleoambientales en el mismo sector fueron analizados por otros autores en donde hicieron mayor énfasis en los tipos de facies que se encontraban en el sitio de estudio (Asencio, 2021; Fischer, 2022). Estas facies están relacionadas a sectores más al tope de la Fm. Bajo de la Carpa del cual se extrajeron otros cocodrilos tales como *Comahuesuchus*, *Notosuchus*, la serpiente *Dinilysia* y el ave *Neuquenornis*.



Figura 3.5. A. Estrato con grandes bioturbaciones. B. Arenisca masiva con ausencia de bioturbación. Escala 1,10cm.

Por ende, gracias a lo observado en el campo junto con la bibliografía analizada se pudo observar que en las bardas de la ciudad de Neuquén está compuesto por dos conjuntos de fauna claramente diferenciados, los cuales se distinguen por su ubicación relativa en la estratigrafía, basándose en los informes de hallazgos. Por un lado, encontramos una "asociación faunística pequeña" que incluye dinosaurios (*Velocisaurus*, *Alvarezsaurus*), cocodrilos (*Notosuchus*, *Neuquensuchus*, *Comahuesuchus*, *Cynodontosuchus*, *Wargosuchus*), serpientes (*Dinilysia*) y huevos de aves (*Patagopteryx* y *Neuquenornis*). Estos fósiles y el ejemplar objeto de estudio 58

MUC Pv 1600 provienen principalmente de los estratos más bajos de las rocas expuestas en las bardas y están relacionados con entornos eólicos. Por otro lado, se distingue una "asociación faunística grande" compuesta por dinosaurios saurópodos que fueron extraídos de los niveles superiores de las bardas, asociados con depósitos fluviales. Esta asociación incluye especies como *Neuquensaurus*, *Argyrosaurus* y numerosos restos de saurópodos titanosaurios (Calvo y Álvarez, 2019).

7. Descripciones

En el presente TFL, se desea destacar que el patrón de descripción anatómica empleado se tomó del trabajo de Barrios, F., Bona, P., Paulina-Carabajal, A., & Gasparini, Z. (2018).

7.1 Paleontología sistemática

Archosauria

Crocodylomorpha Walker, 1970

Mesoeucrocodylia Whetstone y Whybrow, 1983

Notosuchia Gasparini, 1971

Notosuchidae Dollo, 1914

Notosuchus terrestris Woodward, 1896

Material referido – 58 MUC Pv 1600.

Material referido – cráneo y mandíbula completa en oclusión, en buen estado de preservación, levemente inclinada la mandíbula izquierda. Se caracteriza porque es extremadamente corto y relativamente alto; parte del sector izquierdo se encuentra inclinado 45°, desde la cara izquierda hacia la derecha (posiblemente debido a la posición en la cual se encontraba preservada, probablemente por procesos de compresión), tiene una longitud de unos 8cm, 3cm de alto y 5cm de ancho. Se preservan claramente los dientes en ambos lados de la mandíbula (siendo el sector derecho mejor preservados); parte nasal anterior, maxilar en ambos lados, premaxilar en ambos lados, todos los huesos de la mandíbula (dentario, esplenial, angular, surangular y articular), y el techo craneano. Parte de los márgenes orbitales tales como el preorbital y solo un pequeño

fragmento del postorbital izquierdo se preserva No se preservaron los elementos alrededor de la coana, los extremos articulares del cuadrado, el hueso prefrontal derecho y el hueso postfrontal izquierdo no están preservados.

Localidad – Sector noroeste del campus universitario de la Universidad Nacional del Comahue (UNCo), Provincia del Neuquén, Argentina (Fig. 2).

Horizonte - Formación Bajo de la Carpa (Ramos, 1981), Subgrupo Río Colorado, Grupo Neuquén (Santoniano; Leanza et al., 2004) (Fig. 3.1)

Diagnosis de *Notosuchus terrestris* – para la presente diagnosis se mencionan las establecidas por Barrios, 2021. Las mismas están presente en 58 MUC Pv1600 el cual este taxón está diagnosticado por la siguiente combinación de caracteres (automorfias*): Hocico corto y puntiagudo que tiene las narinas externas terminales dorsales que se encuentra contactando la mandíbula en donde se va ensanchando a medida que nos vamos acercando al postcráneo. Pequeña fosa antorbital*. Mandíbula con una gran fenestra lateral en ambos lados, alargada anteroposteriormente*. Mandíbula con contorno triangular, sin hueso coronoides*. Pterigoide extendido a lo largo del margen lateral del dentario*. Dientes maxilares pequeños, de sección transversa subtraingulares, con el eje mayor orientado postero-medialmente*. Frontal con surco para el tracto olfatorio posteriormente convexo* *Crista cranii frontalis* bien desarrollado*

Caracteres de 58 MUC Pv 1600 compartidos con *Notosuchus*: tenemos el proceso anterior de la sínfisis dentaria largo, siendo aproximadamente el doble de largo que ancho; esplenial con su porción anterior en vista ventral de la sínfisis mandibular en forma de “U”; esplenial corto en vista ventral que forma un 20% del largo de la sínfisis; margen dorsal de la fenestra mandibular externa con una proyección ventral formada por una fina lámina del surangular; maxilar antero-ventral a la gran fosa anteorbital; ectopterigoides se extiende a lo largo del margen lateral de la abertura coanal y excluyendo el pterigoides de la gran orbita; orbita dirigida laterodorsalmente que no se encuentra recubierta por los palpebrales anterior y posterior; pequeña protuberancia premaxilar que encaja en una escotadura maxilar y adyacente a la hilera de dientes; surco coanal formado por los pterigoides estrechos; proceso postorbitario extremadamente corto; prefrontal son transversales al plano sagital y se proyectan verticalmente en contacto con los palatinos.

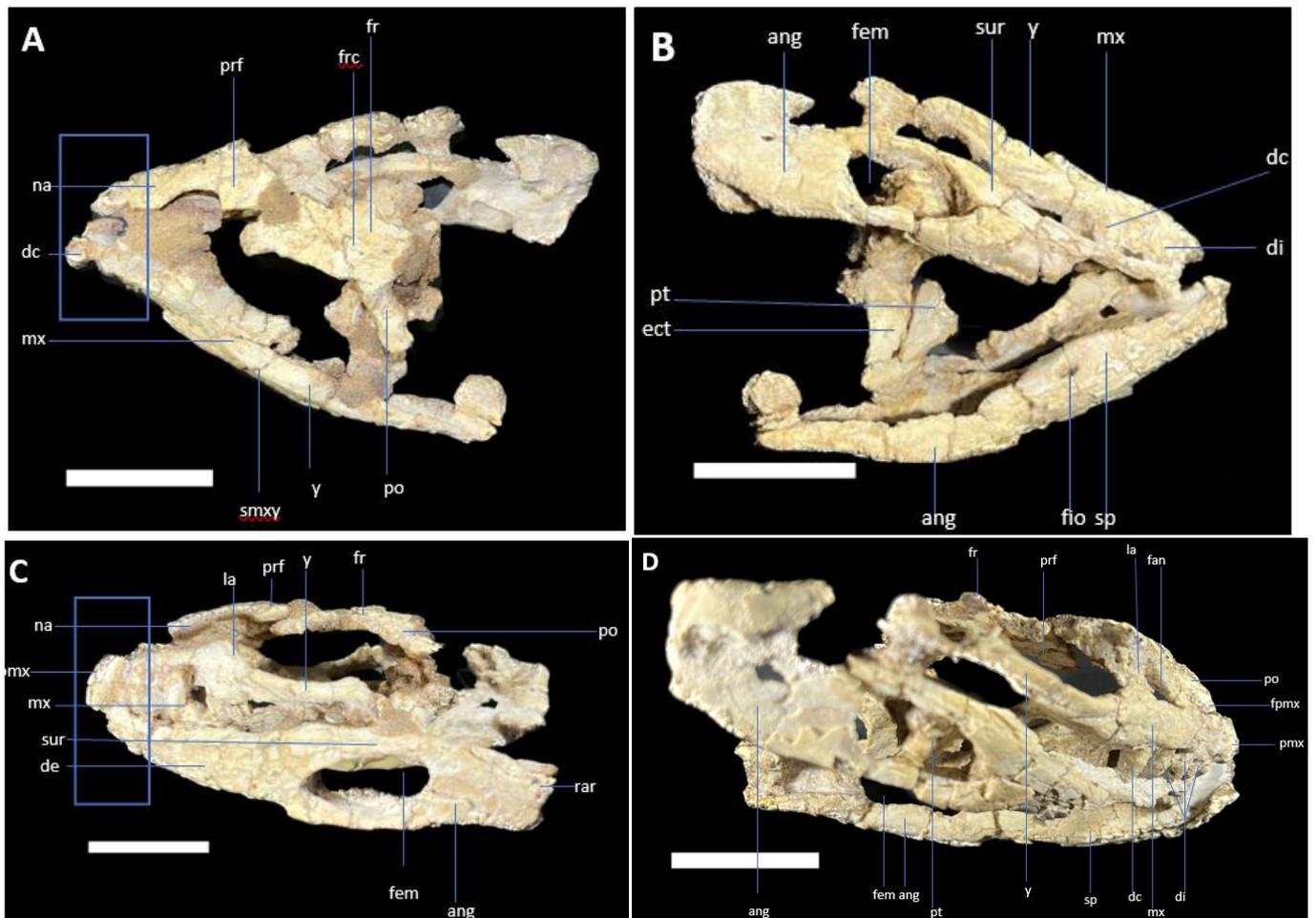


Figura 4.1 *Notosuchus terrestris* 58 MUC Pv 1600 (material referido), después de la preparación mecánica. **A.** Vista dorsal. **B.** Vista ventral. **C.** Vista lateral izquierdo. **D.** Vista lateral derecho. Abreviaturas: **ang**: angular; **dc**: diente caniniforme; **de**: dentario; **di**: diente insisiviforme; **ect**: ectopterigoides; **fan**: fenestra antorbital; **fem**: fenestra mandibular externa; **fio**: foramen intermandibular oralis; **fpmx**: foramen premaxilar-maxilar; **fr**: frontal; **frc**: cresta sagital frontal; **la**: lagrimal; **mx**: maxilar; **na**: nasal; **pt**: pterigoide; **prf**: prefrontal; **po**: postorbital; **pmx**: premaxilar; **rar**: retroarticular; **stmxy**: sutura maxilar-yugal; **sp**: esplenial; **sur**: surangular; **y**: yugal. Escala = 2,5cm. Los rectángulos color azul presente en A y C son utilizados más adelante para una mejor vista e interpretación.

7.2 Osteología

7.2.1 Morfología general del cráneo

El cráneo 58 MUC Pv 1600 es de contorno triangular en vista dorsal (Fig. 4.1 A). El hocico es alto, donde su mandíbula es de sección transversal cuadrangular, con narinas externas anteriores (muy deterioradas), como en los protosúquios y la mayoría de los notosúquios (p. ej.,

Gasparini, 1971; Bonaparte, 1991; Busbey, 1995). Las narinas externas están delimitadas dorsalmente por parte del diente premaxilar. Aunque la preservación del material es buena y se puede identificar la totalidad de los elementos óseos que lo componen, el cráneo está incompleto debido a la ruptura de algunas estructuras, tales como el borde lateral izquierdo del frontal, el palatino y parte del nasal.

La **fenestra infratemporal** no se encuentra preservada, pero se puede inferir que esta dorso-lateralmente orientada posiblemente de un contorno triangular y de pequeño tamaño. Esta se encuentra delimitada por el yugal anteroventralmente solamente porque el cuadradoyugal posterior no se preservó.

En el lado izquierdo del hocico y por delante de las órbitas se encuentra la fenestra antorbital (se encuentra delimitada por el maxilar anteriormente y el lagrimal posteriormente), presenta una forma triangular. La **órbita** que tiene una orientación lateral y cubierta dorsalmente y de forma parcial por los huesos palpebrales (uno anterior de mayor tamaño respecto al posterior). La órbita se caracteriza porque tiene más una forma hexagonal, similar a la del *Araripesuchus patagonicus*, y solo uno de sus sectores esta parcialmente conservado en donde se pudo identificar que está delimitado por el yugal (posteriormente), el prefrontal y frontal (dorsalmente) y el lagrimal (anteriormente), mientras que una parte pequeña del postorbital izquierdo esta preservado (contorno liso). La orbita tiene un mayor tamaño que las fenestras.

La fenestra antorbital presenta una forma semitriangular en el sector anterolateral y se encuentra conectado con el lagrimal. Posteriormente se conecta a la fosa anteorbital. El hocico es aproximadamente tan largo como la región orbitotemporal. En vista lateral, el contorno dorsal del cráneo desciende de manera suave anteriormente.

En vista ventral (Fig. 4.1 B), el paladar secundario óseo está conformado por el premaxilar y el maxilar, y están ausente los palatinos al igual que los vómeres. El pterigoide está excluido de los márgenes, donde solamente el ectopterigoide se contacta con los márgenes laterales. Esto permite mantener parte del frontal y la mandíbula interconectados formando la oclusión de la mandíbula.

La **tabla craneana** está formada por parte del frontal (anteriormente) y prefrontal. Conectado con el lagrimal formando la órbita. Parte del frontal que fue preservado se encuentra

conectado al pterigoide lo que permitió sostener la mandíbula con la parte dorsal del cráneo. La fenestra supratemporal no se halla preservada. El foramen premaxilar-maxilar esta solamente preservado su parte posterior, el cual tiene un contorno semicircular dorsalmente y de pequeño tamaño.

La **mandíbula** se encuentra articulada y es el elemento mejor preservado. Dorsalmente, la mandíbula inferior tiene un contorno triangular, además las ramas mandibulares divergen entre si detrás de la región sinfisaria formando un ángulo agudo aproximadamente de 60° . La región sinfisaria es más estrecha que la región posalveolar, esta última se encuentra marcadamente curvada dorsal y lateralmente. Cada una de las ramas mandibulares es estrecha trasversalmente y anteroposteriormente alargada en vista dorsal (Fig. 4.1 C). Lateralmente, la región posalveolar de la rama mandibular es dorsoventralmente más alta que en la región sinfisaria (Fig. 4.1 B, D). La región sinfisaria es relativamente estrecha, larga anteroposteriormente y presenta una concavidad profunda a lo largo de la línea media, por lo tanto, esta región tiene una forma de U en sección transversal. La sínfisis mandibular está formada principalmente por el dentario (aproximadamente el 75% de la longitud de la sínfisis) y en menor proporción por la esplenial (25% de la longitud de la sínfisis). La serie alveolar comprende el 30% anterior de la longitud mandibular total. La **fenestra mandibular** se encuentra bien preservada en ambos lados, es de contorno ovalado y alargada, siendo su largo casi un tercio del largo total de la mandíbula. Esta fenestra está delimitada por el surangular posterodorsalmente; tomando una forma convexa hacia el sector del postcráneo, y ventralmente delimita con el angular. A su vez está delimitada con el dentario anterodorsalmente.

Como en otros notosúquios y mesoeucrocilianos no eusuquios con mandíbulas preservadas, no hay hueso coronoides en la mandíbula de *Notosuchus*. Este elemento está presente en Crocodylia existentes y extintos, formando el borde anterior de la fosa mandibular aductora y delimitando posteriormente el foramen medio intermandibular (p. ej., Iordansky, 1973).

7.2.2 Huesos craneanos

Premaxilar

Se encuentran casi completos con un solo diente implantado en ambos premaxilares que están parcialmente preservados, están orientados principalmente verticalmente, con un proceso dorsal que contacta con los nasales (Fig.4.2 B). El premaxilar contacta el maxilar posteriormente con los nasales dorsomedial (Fig. 4.2). Se proyecta ventralmente formando la región anterior del paladar secundario, mientras que la sutura premaxilar—maxilar difícilmente se puede delimitar. En vista dorsal, el proceso posterior es triangular y se va acuñando hacia el nasal; además se ve expuesta la raíz del diente premaxilar. En dicho sector que se ve expuesta la raíz se puede denotar en su parte posterior está presente el foramen premaxilar-maxilar, solo se observa en dicho lado izquierdo. Presenta un contorno semicircular y se encuentra abierto ventralmente, está delimitado posteriormente con el maxilar y junto con las aberturas nasales externas se encuentran rotas (Fig. 4.2 B y 4.3).

La dentición premaxilar se compone de un solo dientes caniniforme, en el sector anterior, que en sección trasversal tiene forma ovalada. El alveolo presenta foramen neurovascular. El ancho basal y la altura de los dientes son muy variables donde el primer diente oscila unos 35 milímetros disminuyendo hacia la zona posterior.

En vista anterior, el premaxilar define los límites lateroventrales de las fosas nasales externas. Lateralmente a las fosas nasales hay una depresión perinarial somera. Cabe señalar que la mencionada depresión perinarial en *Notosuchus* exhibe una orientación anterior y, presumiblemente, cumple la función de proporcionar soporte estructural para tejidos blandos (Bonaparte, 1991; Fiorelli y Calvo, 2008). Esta característica anatómica, la depresión perinarial, es compartida con otros notosúquios (p. ej., Baurusuchidae, Peirosauridae, Sphagesauridae). En los cocodrílidos actuales, la superficie anterior de los premaxilares presenta pequeños forámenes neurovasculares para las ramas del CN V2 (Leitch y Catania, 2012), a diferencia de la condición de *Notosuchus* que carece de estos forámenes.

En vista ventral se puede observar como el diente caniniforme izquierdo sobrepasa la mandíbula y se extiende lateralmente (Fig.4.2 A).

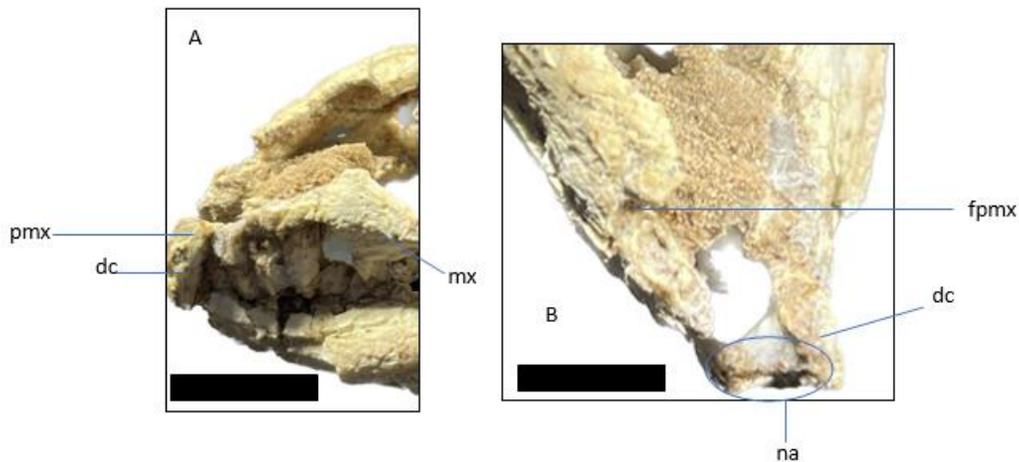


Figura 4.2. Porción anterior de cráneo de 58 MUC Pv 1600. **A.** Vista lateral izquierda en donde se observa la exposición del diente caniniforme. **B.** Vista dorsal donde se observa las aberturas nasales y la forma ovalada del diente premaxilar en sección transversal. Abreviaturas: **dc:** diente caniniforme; **fpmx:** foramen premaxilar-maxilar; **mx:** maxilar; **na:** nasal; **pmx:** premaxilar. Escala = 1cm.

Maxilar

Fragmentos del maxilar izquierdo y derecho están preservados con los dientes implantados. Es un hueso alto y alargado en el hocico. Se halla levemente curvada hacia arriba en la zona posterior. En vista dorsal el maxilar no tiene un contacto directo con el nasal, pero se observa un contacto oblicuo con el lagrimal posteriormente. El borde lateral del maxilar se va haciendo cóncava al nivel de la fosa orbital. En vista lateral el maxilar forma los márgenes anterior, ventral y dorsal de la fenestra orbital. Hace contacto con el premaxilar anteriormente, con el lagrimal dorsomedialmente, y el lagrimal y el yugal posteriormente (Fig. 4.1 B y D, Fig. 4.3).

En vista lateral el maxilar forma los márgenes anterior, ventral y dorsal de la fenestra anteorbital. Dicha fenestra tiene un margen anterior recto, triangular y abierto ventralmente. Mientras que la fosa anteorbital es alargada y de forma ovalada. Solo está presente en el lado derecho del cráneo (Fig. 4.3).

En vista palatal el maxilar izquierdo esta levemente inclinado y cada maxilar se proyecta medialmente. Hay una superficie rugosa que se desarrolla en la parte medial del maxilar que vendría a ser por donde se encaja la hilera de dientes superiores. En el paladar, el maxilar contacta posterolateralmente con el ectopterigoideo. Hay cuatro dientes en alvéolos donde los primeros tres anteriores son subiguales, de forma triangular y dispuestos en un surco alveolar continuo. Estos dientes incisiviformes se ubican en el extremo rostral del maxilar y aumentan gradualmente de tamaño hacia los dientes posteriores, aunque todos son notablemente más pequeños que el diente caniniforme (se observa de manera clara en el sector izquierdo de la mandíbula). También se observa un alveolo poco desarrollado y parcialmente preservado en la parte posterior. El único caniniforme es el quinto diente maxilar, este presenta una forma cónica, está orientado verticalmente y es recto en la mayor parte de su longitud, aunque el ápice de la corona es recurvado posteriormente, a su vez hace contacto con la parte inferior de la mandíbula. Además, presenta varias estrías, su raíz no se encuentra del todo desarrollado (por lo general la raíz caniniforme está muy desarrollado en ejemplares adultos) y es el diente de mayor longitud de la dentición (Fig. 4.3).

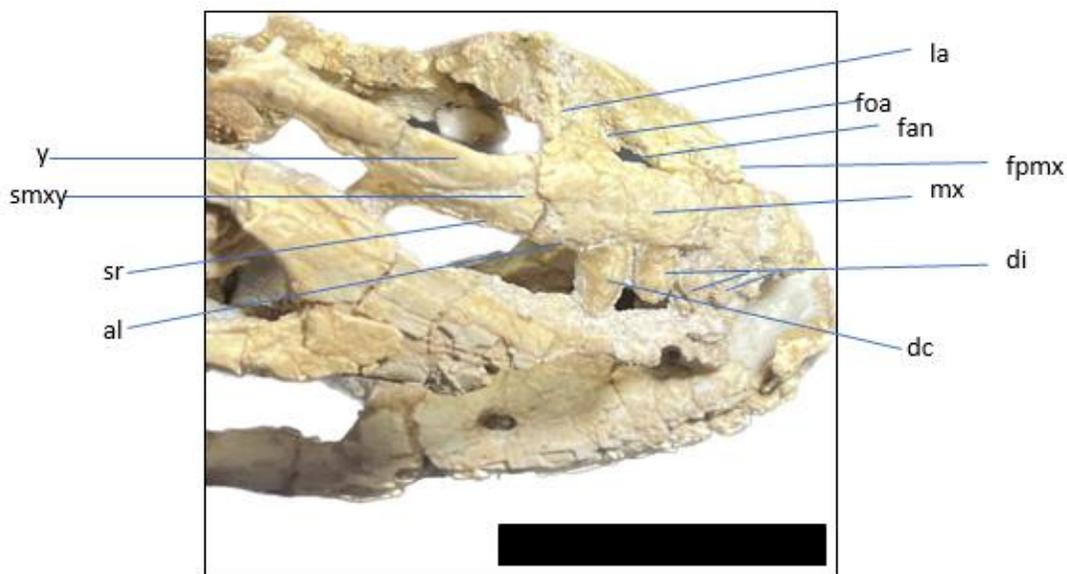


Figura 4.3. Porción izquierda del cráneo de 58 MUC Pv 1600 donde se observa claramente los dientes tanto incisiviformes como caniniforme, al igual que la gran sutura oblicua. Abreviaturas: **al**: alveolo; **dc**: diente caniniforme; **di**: diente insisiviforme; **fan**: fenestra anteorbital, **foa**: fosa anteorbital; **fpmx**: foramen premaxilar-maxilar; **mx**: maxilar; **la**: lacrimal; **smxy**: sutura maxilar-yugal; **sr**: superficie rugosa; **y**: yugal. Escala = 2cm.

Nasal

Los nasales están muy deteriorados, y forman el margen dorsal de las narinas externas (Fig.4.1 A y Fig. 4.2 B). Lo único que se puede inferir sobre la morfología general es que son estrechos y largos como el hocico, con márgenes laterales paralelos y que se extienden a lo largo de la parte anterior del cráneo. Los nasales contactan el maxilar lateralmente y el premaxilar anterolateral y anteroventralmente. La unión septo internasal no está preservada. Estos contactan en la parte posterior con el lagrimal, su superficie dorsal es mayormente lisa, poco preservada y recubierta por sedimento (Fig. 4.2 B y Fig. 4.4).

Cabe destacar que en este espécimen el contorno lateralmente del nasal se va curvando en toda su longitud algo que no se observa en otros notosúquios como *Simosuchus*, perisaurios (ej., *Hamadasuchus*, *Uberabasuchus*) y baurusuchidos, los cuales sus nasales son más rectos. Además, 58 MUC Pv 1600 presenta una pequeña cresta narina anterodorsalmente. Sobre el margen anterior dorsal se observa un contorno subredondeado, que corresponda al foramen premaxilar-maxilar tal como aparece en *Notosuchus* de MACN-PV-RN-1037 (Barrios, 2018) (Fig. 4.4).

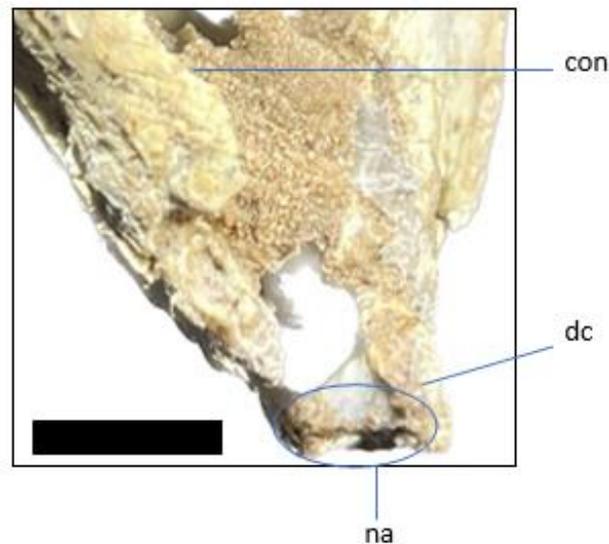


Figura 4.4. Porción anterior de cráneo de 58 MUC Pv 1600. Vista dorsal donde se observa las aberturas nasales y el contorno curvado. Abreviaturas: **con**: contorno curvado; **dc**: diente caniniforme; **na**: nasal; **pmx**: premaxilar. Escala = 1cm.

Lagrimal

Solo un pequeño fragmento del lagrimal izquierdo está bien preservado. El lagrimal es principalmente un hueso posicionado verticalmente en el lado lateral del cráneo. Hace contacto con el maxilar anteriormente, el yugal ventralmente a través de un proceso que forma el margen anteroventral de la órbita, contacta con el prefrontal dorsomedialmente por medio de una sutura recta, pero no se puede precisar si presenta algún contacto para el palpebral anterior. Además, delimita el margen posterior de la fosa anteorbital, el cual se va generando una depresión hasta llegar a la fenestra orbital, por lo que la fenestra anteorbital está ubicado anteriormente dentro de la fosa. El lagrimal tiene una rama ventral y vertical muy fina, que permite dividir la fenestra anteorbital de la órbita (Fig. 4.3). En vista dorsal, el lagrimal está comprimido lateromedialmente entre la pared prefrontal y la lateral del hocico (Fig. 4.1 B y C y Fig. 4.3).

En vista lateral, del lado derecho, se puede observar que presenta un contorno con forma de “C” invertida, con una rama dorsal orientada horizontalmente. Se observa que el lagrimal se va ensanchando hacia la zona del techo craneal. Hay un pequeño foramen lagrimal triangular, ubicado en el borde laterodorsal del lagrimal, en la cara interna del margen orbitario, cerca del contacto con el prefrontal (Fig. 4.3). El conducto lagrimal se presenta a la altura del tercer diente incisiforme, proyectándose hasta la altura del cuarto diente.

Prefrontal

Los prefrontales están poco preservados en donde solo se ve un pequeño fragmento en el sector derecho de manera fragmentaria (Fig. 4.1 A y B y Fig. 4.5). En vista dorsal, es alargado y es un elemento expuesto posterodorsalmente en el cráneo, contactando el nasal anteromedialmente, el frontal posteriormente y con el lagrimal lateralmente. La sutura lagrimal-prefrontal está bien marcada y principalmente recta, mientras que la sutura con el frontal se encuentra cubierta por sedimento, por ende, no se llega a observar. El prefrontal parte de una pequeña porción anterior del margen dorsal de la órbita.

En vista lateral, se observa claramente la presencia de un pilar delgado con orientación lateromedial, el cual constituye la porción anterior de la cavidad orbitaria. Estos pilares en varios ejemplares (tal es el ejemplo de MLP-64-IV-16-5, Barrios et al., 2018) que se encuentran preservados son algo característico de *Notosuchus* que son transversales al plano sagital y se proyectan verticalmente en contacto con los palatinos.

Postorbital

Una pequeña porción de la barra postorbital izquierda está preservada (el proceso descendente del postorbital no se preservó). Contacta con el frontal en la parte anterior. Forma el borde posterior de la órbita y el margen anterolateral de la fenestra supratemporal. La sutura entre el postorbital y el frontal es principalmente recta. Sin embargo, no hay un estrecho contacto entre parietal y postorbital como en *A. buitreaensis* y *A. wegneri*, en los cuales el frontal impide el contacto entre parietal y postorbital. En vista dorsal, tiene una forma recta manteniendo el mismo ancho, con una leve concavidad en su parte medial (Fig. 4.1 B y Fig. 4.5).

Presenta una ornamentación dada por pequeños forámenes en la parte anterior (posiblemente un foramen vascular entre el contacto frontal-postorbital), similar a la observada en el frontal, que se va haciendo lisa hacia la parte posterior.

Frontal

Una pequeña parte del frontal se encuentra preservada, es un hueso subrectangular en forma de placa en el techo del cráneo (Fig. 4.1 A, B y D y Fig. 4.5). Contacta con el prefrontal anterolateralmente el cual se observa en el extremo derecho y el postorbital posterolateralmente se observa el contacto en el extremo izquierdo. Esta característica lo diferencia de *Araripesuchus buitreaensis* y *A. wegneri*, en los cuales el frontal impide completamente el contacto entre parietal y postorbital. El frontal es más largo que ancho, y se genera un leve ensanchamiento hacia la parte posterior desde la mitad de la órbita, abriéndose en dos ramas simétricas (solo se preservó la rama izquierda) para la formación de los postorbitales que delimitarían las órbitas.

En vista lateral el nivel del techo craneano la superficie del frontal tiene una leve concavidad en su lado posterolateral lo que lo diferencia del resto de las especies sudamericanas (*Uruguaysuchus aznarezi*, *A. gomesii* y *A. patagonicus*) (Fig.4.5). Y dentro de este sector, en vista dorsal, se observa varios forámenes que son ovalados en la parte posterolateral, lo que podría asociarse a forámenes vasculares. Forma la porción del margen medial y posterior de las órbitas que es similar al *A. patagonicus*.

En vista dorsal, vemos la cresta sagital frontal que se extiende desde el margen anterior hacia el posterior, abriéndose con una forma de "Y", lo que indicaría un rasgo novedoso no presente en otros especímenes. Dicha cresta va reduciéndose levemente desde anteriormente

hasta posterior (Fig. 4.5). Otra diferencia con las especies sudamericanas (*Uruguaysuchus aznarezi*, *A. gomesii* y *A. patagonicus*) del cual presentan una superficie del frontal plana sin una cresta medial, como la presente en nuestro espécimen. A su vez, esta cresta sagital es mas notoria en ejemplares adultos, esto se debe a que el cráneo tuvo un mayor tiempo de desarrollo.

En vista ventral, el frontal forma la pared medial de la órbita observándose una concavidad bien marcada. El extremo izquierdo contacta con el prefrontal donde no se preserva dicha sutura. En el sector medio se observa la *cresta cranii frontalis*, que forma las paredes anteriores del surco para el tracto olfatorio, siendo este ligeramente cóncava a lo largo de su longitud y presente en la mayoría de los Crocodyliformes.

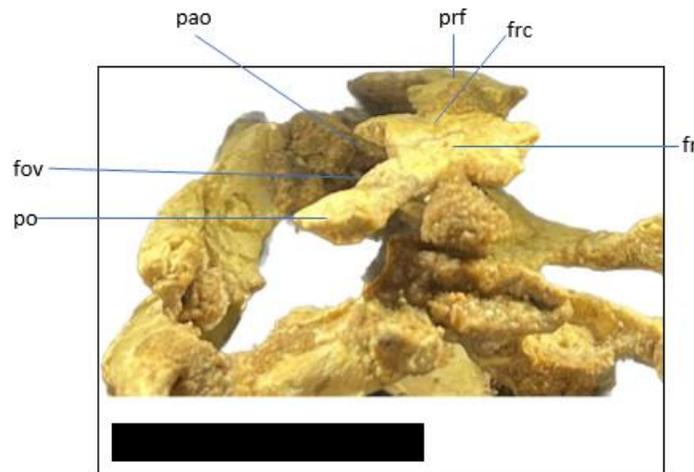


Figura 4.5. Vista posterior del cráneo de 58 MUC Pv 1600 en donde se observa con claridad la creta sagital frontal que se abre en forma de "Y", al igual que la curvatura que forma la pared medial de la órbita. Abreviaturas: **fr**: frontal; **frc**: cresta sagital frontal; **fov**: forámenes vasculares; **pao**: pared de la órbita; **prf**: prefrontal; **po**: postorbital. Escala = 2cm.

Yugal

El yugal se encuentra parcialmente completo en ambos lados. Es un hueso alargado y estrecho, que consta de dos ramas distintas: la rama medial (o suborbital, preservándose solamente un pequeño fragmento) y la rama posterior (o infratemporal). Estas ramas están separadas por el proceso ascendente que formaría la barra postorbital. Este proceso ascendente tiene una orientación posterodorsal y continua con la superficie lateral del yugal como en los crocodyliformes basales, *Simosuchus*, notosúquios avanzados, baurusúquidos y algunos neosúquios (p. ej., Metriorrínquidos) (p. ej., Clark, 1994; Pol y Gasparini, 2009; Kley et al., 2010; Pol et al., 2014). El yugal tiene una longitud de casi unos 2cm formando la base de

nuestras órbitas. La rama anterior del yugal contacta el maxilar anteriormente y el ectopterigoideo posteroventralmente pero no forma parte de la fenestra anteorbital (Fig. 4.1 B, C y D y Fig. 4.3).

En vista lateral, su margen anterior sobrepasa levemente la órbita y se sobrepone al maxilar, marcándose el contacto maxilar-yugal con una sutura oblicua. El contacto con el postorbital y el cuadradoyugal no se preserva en ambos lados. La altura dorsoventral del yugal en la región anteorbitaria es levemente mayor a la altura del hueso a nivel medial de la órbita. El extremo de la rama anterior alcanza el nivel del margen anterior de la órbita y no lo rebasa, como en la mayoría de los notosúquios, pero a diferencia de los neosuquios (p. ej., *Crocodylia*), en los que se extiende más hacia adelante que el margen orbital.

En vista dorsal el yugal presenta un arqueamiento lateral a nivel medial de las órbitas (mejor marcado en el sector derecho). Se observa parte de las ramas ascendentes, poco conservadas, el cual nos estaría indicando que el yugal y postorbital se conectaban.

En vista ventral el yugal se acuña y tiene un pequeño levantamiento en el contacto maxilar-yugal (anteriormente). También se observa claramente el arqueamiento del yugal desde la zona posterior hacia la anterior.

Cuadratoyugal

El cuadratoyugal está parcialmente conservado el izquierdo, y un pequeño fragmento suelto que también pertenece al cuadradoyugal (Fig. 4.6). Contacta con el cuadrado ventralmente y posterodorsalmente, pero el contacto con el yugal no se preserva. Se extiende como un proceso ascendente (proceso estrecho) a lo largo del margen posterodorsal de la fenestra infratemporal, formando el margen posterior. En los notosúquios avanzados *Yacararani*, *Mahajangasuchus*, baurusúquidos y peirosáuridos, el proceso ascendente del cuadratoyugal no llega a este rincón; en *Mariliasuchus*, la extensión dorsal del cuadratoyugal es variable (Augusta, 2013).

Lateralmente, se inclina y desciende desde la parte anterior hacia la parte posterior. Posteriormente, el extremo dorsal del proceso ascendente presenta un surco vertical de gran profundidad en la parte posterior. Este carácter mencionado para los notosúquios podría ser el foramen óptico.

En vista anterior, se ve bien definido varios forámenes neurovasculares.



Figura 4.6. Vista lateral del cráneo de 58 MUC Pv 1600. Abreviaturas: **cy**: cuadratoyugal; **suy**: sutura yugal-maxilar (oblicua); **y**: yugal. Escala = 2, 5cm.

Pterigoides

El pterigoideo se encuentra bien preservado, el ala pterigoidea derecha se encuentra inclinada lateralmente. El único contacto que presenta es con el ectopterigoideo lateralmente, ya que el basiesfenoide no se preserva. En *Notosuchus*, los pterigoides están completamente fusionados. Esta condición, también vista en especies tales como *Araripesuchus* (*A. patagonicus*) difiere de la de *Crocodylia* en los cuales la sutura interpterigoidea persiste anterior a la coana (Iordansky, 1973; Barrios et al., 2018). Los pterigoides son huesos laminares y anchos que delimitan las coanas posteriormente y medialmente, y en la mayoría de los notosúquios junto con los palatinos forman el tabique coanal, que en dicho espécimen en estudio no se llega apreciar (Fig. 4.1 C y Fig. 4.7).

En vista dorsal, los pterigoides se encuentran expuestos donde cada pterigoideo se extiende dorsomedialmente. Estos huesos convergen en la línea media para formar una cresta longitudinal, también presente en los especímenes MLP 64-IV-16-5, MLP 64-IV-16-10 (Barrios et al., 2018) el cual facilita la conexión con el techo craneal. En la superficie dorsal del borde lateral de las alas de los pterigoides hay una marca semicircular, de textura porosa probablemente relacionada con el contacto con el cartílago *transiliens* para el agarre del musculo aductor (*M. pseudotemporalis* y/o *M. intramandibularis*; Schumacher, 1973; Holliday y Witmer, 2007)

Las alas de los pterigoides son anchas anteroposteriormente y se ve una leve concavidad medialmente el cual podría indicarnos que participa en la formación de la fenestra suborbitaria como en Uruguaysúquidos, *Simosuchus*, *Mahanjangasuchus* y neosuquios (p. ej., Martinelli, 2003; Andrade et al., 2006); excepto en *Simosuchus* y *Mahajangasuchus*, que tienen alas pterigoides más estrechas que las de *Notosuchus*.

En vista ventral, las alas de los pterigoides se conectan formando el surco coanal, posterior a la coana, los pterigoides tienen un par de depresiones marcadas separadas por una cresta medial, la fosa paracoanal. Los flancos pterigoides están levemente inclinados de anteroventral a posteroventral, de tal forma que el pterigoide derecho se contacta con la fenestra mandibular (a causa de un proceso tafonómico de inclinación). La parte anterior, casi el $\frac{3}{4}$ del margen lateral de los flancos pterigoides, está suturada a los ectopterigoides (Fig. 4.7).



Figura 4.7. Rostro en vista ventral del cráneo de 58 MUC Pv 1600 en donde observamos la cresta longitudinal posteriormente, el surco coanal y como el sector derecho del pterigoide e ectopterigoide se encuentra inclinado. Abreviaturas: **crl**: cresta longitudinal; **ect**: ectopterigoides; **pt**: pterigoide; **su**: sutura ectopterigoide-pterigoide; **suc**: surco coanal. Escala = 2,5 cm.

Ectopterigoides

Solo se encuentra bien preservado el ectopterigoide derecho, el cual esta parcialmente inclinado. Es un hueso compuesto por dos ramas, una ventral que se extiende con una leve

concauidad y contacta con el pterigoides y una rama dorsal que contacta el maxilar anterolateralmente y el yugal lateralmente. Dicho hueso es una lámina delgada pero ancho que tiene su contacto posterodorsalmente de forma irregular con el pterigoides (Fig. 4.1 C y Fig. 4.7).

En vista dorsal, el proceso anterodorsal del ectopterigoides no llega al último alveolo maxilar. Es improbable que este contacto se encuentre en los notosúquios más avanzados (p. ej., *Yacarerani*, *Caipirasuchus*) e incluso en el peirosáurido *Montealtosuchus*. El proceso medial forma una barra, generando así el contacto con la fenestra suborbital, y de este modo el ectopterigoides excluye el pterigoides del margen de esta fenestra. El ectopterigoide izquierdo no contacta con el maxilar, mientras que el izquierdo sí. A su vez separa la coana de la fenestra suborbitaria. Por lo tanto, los ectopterigoides contribuyen lateralmente en el margen de las coanas como en los baurusúquidos.

En vista lateral, el ectopterigoides baja anteroposteriormente hasta contactar con el pterigoide. En el ejemplar estudiado el proceso anterior del ectopterigoides no llega al palatino, como se observa en otros notosúquios avanzados como *Yacarerani* y *Mariliasuchus*.

Dentario

El dentario esta preservado casi completo (parte del dentario derecho se encuentra deteriorado anteriormente) y la mandíbula está en oclusión. El dentario es un hueso alargado y delgado el cual contacta con el surangular posterodorsalmente, el angular posteroventralmente, el esplenial medialmente y su contraparte anteromedialmente a través de una sínfisis larga que se extiende hacia adelante desde los alvéolos 7° - 8°. En la región sinfisaria, anteriormente los dentarios se estrechan dorsoventralmente y mediolateralmente. Dorsalmente, hay una concauidad a lo largo de la línea media, el cual se va elevando dando una forma de V en la sección transversal. Dicha concauidad está asociada a la formación de la fenestra mandibular. Una condición similar observada en *Araripesuchus*, *Uruguaysuchus*, *Baurusuchus* y *Mariliasuchus*; mientras que los esfagesáuridos notosúquios *Sphagesaurus*, *Armadillosuchus*, *Caipirasuchus* y *Yacarerani* carecen de esta concauidad. En la superficie ventral de la región sinfisaria, los dentarios tienen un surco poco profundo; *Araripesuchus buitreaensis* y *Caipirasuchus* presentan un surco similar pero menos marcado (Fig. 4.1 B y Fig. 4.8).

Posteriormente, el dentario forma el margen anterior y anterodorsal de la fenestra mandibular externa. La fenestra mandibular externa es grande ocupando la mayor parte posterior de la mandíbula (con unas dimensiones de 1,5 cm de largo y 0,6 mm de ancho), anteroposteriormente alargada y de forma subovalada; a diferencia que en otros especímenes tales como *Baurusuchus*, esfagesáuridos y notosúquios basales (p. ej., *Uruguaysuchus*, *Araripesuchus*, *Simosuchus*), el contorno de la fenestra mandibular interna tiende a ser más ovalada que subrectangular. Otra diferencia es que el margen anterior y posterior son de casi iguales dimensiones a diferencia del ejemplar MLP 64-IV-16-5 (Barrios, 2018) el cual dicha fenestra tiene su margen anterior de menor tamaño que el posterior. En vista lateral, observamos que la fenestra está conformada con una lámina delgada pero ancha, medialmente tiene una concavidad con una textura porosa (indicaría que tejido blando recubría este sector). Del lado interno de dicha fenestra se observa un elevamiento de la pared inferior (contacta con el angular) mientras que la pared superior (contacta con el surangular) se hace cóncava. La fenestra derecha tiene parte del ectopterigoides en vista esto se debe principalmente a la inclinación del cráneo (lo que dificulta poder describir la fenestra de este sector). Esta fenestra está delimitada por el dentario anterodorsalmente, el surangular dorsalmente y el angular ventralmente (Fig. 4.8).

La rama posterodorsal del dentario subyace a la rama anterior del surangular a través de una sutura oblicua, y tiene una amplia concavidad en forma de U en la sección transversal (lo que también nos podría estar indicando la inserción de músculos). Esto se observa en la mayoría de los mesoeucrocodilianos. Contacta con el angular posteroventralmente y dicha fenestra se hace más estrecha y delgada a diferencia de la parte anterior.

La superficie ventral del dentario está formada por el delgado hueso del dentario, en donde dicho hueso se ensancha anteriormente para la inserción de los dientes y en la parte posterior se va haciendo más estrecho. La porción anterior del dentario, presenta una suave elevación dando un hocico más estrecho y en forma de V.

Los dentarios presentan únicamente 5 dientes, donde solamente los alveolos de la parte anterior están completos y ubicados en la región sinfisaria. Los alveolos están alineados en vista dorsal, el margen alveolar describe una sola onda bien marcada lateralmente; mientras que en vista dorsal el margen lateral de los dentarios es curvo. Al nivel de los dientes posteriores, el dentario desarrolla una superficie lateral horizontal, formando una plataforma que se ensancha

posteriormente como en otros notosúquios avanzados, pero a diferencia de la condición en Uruguaysúquidos, peirosáuridos, Baurusúquidos, sebécidos y neosuquios (p. ej., cocodrilos) donde el dentario es lateromedialmente estrecho posteriormente.

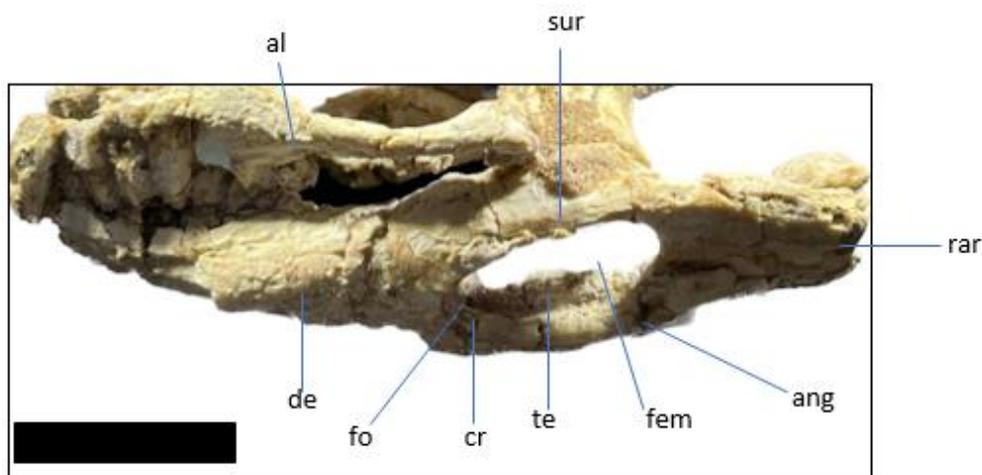


Figura 4.8. Vista lateral izquierdo (mejor preservado) de la mandíbula en oclusión de 58 MUC Pv 1600. Abreviaturas: **ang**: angular; **cr**: cresta; **fem**: fenestra mandibular externa; **fo**: fosa; **sur**: surangular; **rar**: retroarticular; **te**: textura porosa; **al**: alveolo. Escala = 2,5cm.

Esplénial

Solo se encuentra bien preservado el esplénial izquierdo (el derecho se encuentra inclinado a 45° y poco conservado). Son huesos laminares, dorsoventralmente altos que cubren la superficie media de las ramas mandibulares y forman parte de la sínfisis mandibular que se extiende anteriormente hasta el nivel de los alvéolos dentarios 2° - 3°. El esplénial tiene contacto con el dentario lateralmente y su contraparte anteromedialmente formando la sínfisis esplénial, el surangular posterodorsalmente y el angular posteroventralmente (debajo de la fosa aductor mandibular). El esplénial hace contacto con los dientes dando lugar a la oclusión de la mandíbula. El extremo anterior del esplénial es convexo en vista dorsal y ventral (Fig. 4.9).

Posteriormente, los espléniales delimitan el margen anterior de la fosa mandibular aductora, que tiene forma subrectangular. Esta fosa está delimitada por el angular ventralmente, el dentario y esplénial anteriormente, el surangular dorsalmente y el articular posteriormente. Como en todos los notosúquios, no tenemos un hueso coronoides que delimita la fosa anteriormente, como ocurre en Neosuchia (p. ej., Crocodylia).

El esplenial forma la pared medial del surco alveolar posteriormente, junto con el dentario. La superficie medial de los espleniales es lisa, con un leve abultamiento en el sector del foramen. En su cara medial, se observa el foramen *intermandibularis oralis* para el pasaje de ramas del nervio craneano V₃ y está expuesto en una posición central, al nivel del 4° - 5° alveolo del dentario. Este foramen es ovalado, relativamente grande (0,3 mm de ancho y 0,1 mm de alto) y de gran profundidad (Fig. 4.9). En los cocodrilos actuales, este foramen es considerablemente más pequeño. La posición de este foramen en la cara medial del esplenial es variable dentro de *Notosuchia*; en notosúquios basales (p. ej., *Simosuchus*, *uruguaysúquidos*), peirosáuridos y baurusúquidos tiene una posición anterior adyacente a la sínfisis, mientras que en notosúquios avanzados tiene una posición central (p. ej., *Mariliasuchus* y *Yacarerani*) (Barrios et al., 2018).

En vista lateral, el margen posterior del esplenial como en todos los demás notosúquios estudiados es suavemente cóncavo, no tiene muescas para el foramen *intermandibularis caudalis* ni el foramen *intermandibularis medius*. Estos forámenes están presentes en Crocodylia para ramas del CN V₃, y delimitados posteriormente por la coronoides y angular, respectivamente (Iordansky, 1973; Schumacher, 1973). El margen posterior del esplenial se curva y presenta una textura porosa lo que nos podría estar indicando que estaba cubierto por tejido blando.

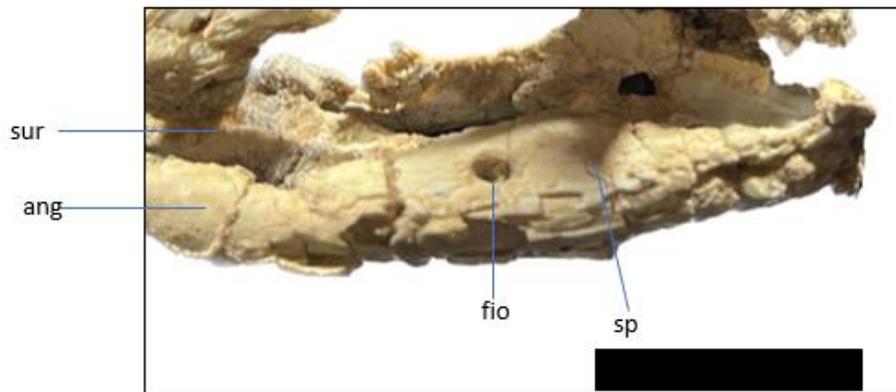


Figura 4.9. Vista lateroventralmente del cráneo de 58 MUC Pv 1600. Abreviaturas: **ang:** angular; **fio:** foramen intermandibular oralis; **sp:** esplenial; **sur:** surangular. Escala = 2cm.

Surangular

El surangular está parcialmente preservado ya que en ambos le faltan las partes posteriores. Es un hueso alargado anteroposteriormente que contacta con el dentario anteriormente, el esplenial medialmente, el articular posteromedialmente y el angular

ventralmente (Fig. 4.8 y 4.9). El contacto surangular-dentario se produce por encima de la parte anterior de la fenestra mandibular, en donde el margen posterodorsal está formado por el surangular (casi en la parte anterior de dicha fenestra); formando una sutura horizontal. Posteriormente a esta fenestra, tenemos el contacto surangular-angular en una sutura anteroposterior irregular.

El surangular no alcanza el extremo distal del proceso retroarticular, sino que forma el margen lateral de la fosa glenoidea donde se observa una pequeña cresta lateral orientada anteroposteriormente. A este nivel, el extremo posterior del surangular se estrecha gradualmente hacia atrás y termina en una punta elevada, como en los notosúquios que han conservado esta región excepto *Yacararani*, en el que el extremo posterior del surangular es dorsoventralmente el doble de alto que el extremo anterior. Mientras que en los neosuquios (p. ej., *Crocodylia*), el extremo posterior es puntiagudo.

En vista dorsal, la rama anterior del surangular subyace a la rama posterodorsal del dentario y se encaja entre esta y el esplenial, por medio de una sutura oblicua que se conecta a la altura de la parte cóncava de la fenestra. Superficialmente, se extiende hacia adelante sin alcanzar parte de la región sinfisaria. Esta morfología también está presente en demás notosúquios tales como *Simosuchus*, *Uruguaysuchus*, esfagosaurios (p. ej., *Yacararani*, *Caipirasuchus*) y *Baurusuchus*. *Mariliasuchus* y los peirosáuridos (p. ej., *Lomasuchus*, *Montealtosuchus*) tienen una rama anterior del surangular que se superpone a la rama posterodorsal del dentario, como en los crocodilianos. La rama anterior del surangular no tiene procesos dorsales y ventrales, como los observados en baurusúquidos, peirosáuridos y crocodilianos. En sección transversal, la rama anterior del surangular tiene una gran concavidad en toda su longitud, produciendo un estrechamiento de la mandíbula, esto se observa en *Notosuchus*; mientras que en *Baurusuchus*, peirosáuridos y cocodrilos la rama anterior del subangular presenta una forma más estrecha (Barrios et al., 2018). Esta concavidad sirve para darle forma semicircular a la parte anterior de la fenestra mandibular, dando lugar a que el dentario posteriormente se abra en dos ramas formando dicha fenestra.

La rama anterior del surangular, junto con la rama posterodorsal del dentario, forma un puente longitudinal lateromedialmente ancho (el cual se va estrechando posteriormente haciéndose más delgado), por encima de la fenestra mandibular externa. En su parte interna tiene

una textura porosa, y además este puente es una U invertida en sección transversal y es dorsalmente convexo para la inserción del musculo aductor superficial externo madibular (Cleuren y De Vree, 2000). En la superficie dorsal de la rama anterior del surangular no hay forámenes neurovasculares para CN V₃. Estos forámenes están presentes en la mayoría de los notosúquios (p. ej., *Simosuchus*, *Uruguaysuchus*, *Mariliasuchus*, *Caipirasuchus stenognathus*, peirosaurios, baurusúquidos) y crocodilianos.

Al igual que en otros notosúquios (p. ej., *Simosuchus*, *Mariliasuchus*, *Caipirasuchus*, *Yacararani*, *Baurusuchus*, *Montealtosuchus*, *Uruguaysuchus*), la superficie medial de la rama anterior del surangular de *Notosuchus* tiene una gran faceta longitudinal (Pol et al., 2014). En los cocodrilos existentes, el contacto con el proceso posterodorsal de la coronoides está dentro de esta faceta y se superpone al cartílago transiliens (Iordansky, 1973).

Angular

El angular está bien preservado en ambos lados. Es un hueso alargado y delgado que se extiende anteroposteriormente formando el ángulo posteroventral de la mandíbula, el cual es horizontal. Contacta con el dentario anterolateralmente, el esplenial anteromedialmente, el surangular posterodorsalmente y el articular posteromedialmente. El extremo anterior del angular tiene forma de U en la sección transversal que forma el piso de la fosa mandibular aductora (Fig. 4.8 y 4.9). En dicho piso de la fosa se observa una textura porosa la que nos indicaría que había tejido blando.

Anteriormente, se destaca que la pared medial del angular exhibe una pequeña elevación dorsoventral y contacta con el esplenial en el margen anteroventral de la fosa mandibular aductora. Lateralmente, el angular forma el margen ventral de la fenestra mandibular externa. En este nivel, el angular tiene una fosa lisa y que se va profundizando anteriormente y su margen ventral es una cresta proyectada lateralmente, el cual tiene del lado externo un contorno liso mientras que del lado interno tiene un contorno poroso (presencia de tejidos blandos), esta morfología se identifica también en los *Baurusuchus* y los notosúquios avanzados (Barrios et al., 2018).

La fenestra mandibular externa posee una superficie lisa dentro del margen posteroventral de la misma la cual funciona en los cocodrilos actuales como área de inserción

para la porción lateral del musculo pterigoideo posterior (Iordansky, 1964; Schumacher, 1973; Holliday y Witmer, 2007). En los notosúquios la fosa y la cresta adicionales en esta región mandibular sirve como área de inserción aumentada para esta musculatura aductora. Además, el margen ventral de la fosa mandibular aductora de *Notosuchus* tiene una cresta proyectada verticalmente semejante a la que describen Barrios y colaboradores (2018).

La superficie lisa ubicada dentro del margen posteroventral de la fenestra mandibular externa en los cocodrilos actuales cumple la función de ser un área de inserción para la porción lateral del músculo pterigoideo posterior, como se ha señalado en estudios anteriores (Iordansky, 1964; Schumacher, 1973; Holliday y Witmer, 2007). En el caso de los notosúquios, incluido *Notosuchus*, se observa una modificación anatómica notable en esta región mandibular. Además, el margen ventral de la fosa mandibular aductora en *Notosuchus* presenta una cresta que se proyecta verticalmente, según lo documentado por Barrios et al. en 2018. La fosa junto con la cresta sirve para ampliar el área de inserción para esta musculatura aductora. Estas características evidencian adaptaciones específicas en la anatomía mandibular de *Notosuchus* para el soporte y la función muscular asociada (Fig. 4.8).

Lateralmente, el extremo posterior del angular es laminar, vertical y dorsoventralmente alto, una condición parecida se ve en *Caipirasuchus* y *Yacarerani*, donde el extremo posterior del angular es laminar pero dispuesto subhorizontal. Ventralmente, el angular está encajado entre el dentario y el esplenio.

Articular

El articular esta preservado en ambos lados, siendo el lado derecho el que presenta un mejor estado de conservación. Es un hueso con una configuración aproximadamente cuadrada, estableciendo contacto ventrolateral con el angular y lateralmente con el surangular. El articular consta de un proceso anterior, una región glenoidea y un proceso retroarticular (Fig. 4.10). Forma más de la mitad de la fosa glenoidea donde articula con el cuadrado. El proceso anterior es corto, estrecho, acuñaado y orientado en dirección anteroventralmente. Esta morfología, con una rama anterior corta, se observa en taxones como *Simosuchus* y notosúquios avanzados (p ej., *Yacarerani*, *Caipirasuchus*), mientras que en peirosaurios y *Baurusuchus*, sigue una elongación similar a la presente en crocodilianos actuales (Barrios et al., 2018). La superficie dorsal del

proceso anterior muestra una ligera concavidad y está delimitada medialmente por una cresta longitudinal que se extiende desde el margen anteromedial de la faceta glenoidea medial. Esta cresta sirve como área de inserción para el músculo aductor posterior de la mandíbula, función que también se observa en los crocodilianos actuales (Schumacher, 1973).

La región glenoidea del articular tiene un contorno ovalado, lateralmente delimitado por el surangular, y exhibe dos facetas claramente diferenciadas para los cóndilos medial y lateral del cuadrado. Ambas facetas son separadas por una marcada cresta longitudinal que es recta en toda su trayectoria, teniendo una mayor elevación en su parte central (Fig. 4.10). Dicha cresta conecta con el cóndilo del cuadrado. Estas facetas lateral y medial del articular son levemente alargadas anteroposteriormente. Una morfología similar de la región glenoidea del articular es compartida con otros notosúquios avanzados tales como *Mariliasuchus* y *Yacarerani*, para un movimiento propalinal de oclusión mandibular (Osi et al., 2013). La región glenoidea de los baurusúquidos, peirosaurios, sebécidos, *Uruguaysuchus* y crocodilianos tiene forma de riñón y es relativamente más estrecha que en los notosúquios avanzados, son como máximo un 50 % más largas que la superficie articular de los cóndilos cuadrados (Pol et al., 2014). Estas diferencias morfológicas reflejan adaptaciones específicas en la articulación mandibular dentro de los distintos grupos de cocodriliformes.

Las facetas glenoideas tienen una orientación ascendente anteroposteriormente con una textura porosa y desiguales siendo la faceta medial un poco más larga. En vista dorsal, la faceta lateral está ligeramente orientada dorsolateralmente, mientras que la faceta medial está inclinada dorsomedialmente y levemente elevada dando lugar a la cresta glenoidea (Fig. 4.10) semejante a lo que describe Barrio y colaboradores (2018). Al igual que en los notosúquios basales (p. ej., *Simosuchus* y *Uruguaysuchus*) y otros notosúquios avanzados, las facetas glenoideas lateral y medial de *Notosuchus* carecen de un contrafuerte posterior elevado, que está presente en los peirosáurios, baurusúquidos, sebécidos y neosuquios crocodilianos.

El proceso retroarticular izquierdo se encuentra roto, solo se conserva el derecho, el cual es corto, ancho, medialmente redondeado y tiene una proyección vertical. Es el hueso posterior de dicha mandíbula, el cual se conectaría con el postcráneo (no está conservado). Tiene una superficie cóncava que se proyecta posterodorsalmente, casi vertical; una disposición similar del proceso retroarticular se observa en otros notosúquios (p. ej., *Uruguaysuchus*, *Simosuchus*,

sphagesaurios, baurusuchidos y peirosaurios). Esta superficie cóncava del proceso retroarticular sirve para la inserción del musculo depresor de la mandíbula en los cocodrilos actuales (Iordansky, 1964; Cleuren y De Vree, 2000). Sin embargo, la morfología del proceso retroarticular es variable dentro de *Notosuchia* (p. ej., tenemos en el *Yacarerani* que el proceso retroarticular es marcadamente anteroposteriormente corto y pequeño, en los baurusúquidos tiene una proyección ventral robusta, es curvado en los peirosáuridos, mientras que en *Simosuchus* es anteroposteriormente corto y robusto) (Barrios et al, 2018). En los cocodrilos, el proceso retroarticular está relativamente alargado anteroposteriormente.

En vista dorsal, la longitud anteroposterior del proceso retroarticular es menor que la longitud anteroposterior de las facetas glenoideas, conformando una característica compartida con la mayoría de los notosúquios, tales como *Simosuchus*, baurusúquidos y notosúquios avanzados. A diferencia que en peirosáuridos, sebécidos y neosuquios, se observa que la longitud anteroposterior del proceso retroarticular es mayor que la longitud anteroposterior de la faceta glenoidea del articular. También observamos que el proceso posterior del retroarticular está orientado hacia atrás con una marcada inclinación anteroposterior esta característica se encuentra en la mayoría de los notosúquios (baurusúquidos), como también en algunos cocodrilos (p. ej., *Caiman*), a diferencia de los cocodrilos de hocico largo (p. ej., *Tomistoma* y *Gavialis*).

En vista lateral el proceso retroarticular es anteroposteriormente corto, de forma triangular en vista posterior en donde se genera un ensanchamiento en la parte medial. El foramen aerum no está presente en el espécimen estudiado.



Figura 4.10. Vista dorsal del cráneo de 58 MUC Pv. Abreviaturas: **ar**: articular; **cg**: cresta glenoidea; **fgl**: faceta glenoidea lateral; **rar**: retroarticular. Escala = 2,5cm.

Dentición

Aunque la mandíbula se encuentre en oclusión se puede observar la dentición superior del espécimen. A diferencia de los otros notosúquios (p. ej., *Notosuchus terrestris*, Barrios et al., 2018; *Araripesuchus wegneri* y *A. tsangatsangana*), solo observamos un alveolo premaxilar (posiblemente debido a que es un espécimen juvenil y tuvo poco desarrollo de sus dientes). El único diente premaxilar está preservado (Fig. 4.11 A) y se encuentra implantado en el lado izquierdo, mientras que del lado derecho está muy deteriorado. Dicho diente tiene una corona cónica y puntiaguda de orientación vertical. Se encuentra libre con un pequeño contacto con la mandíbula y levemente inclinado hacia adelante. Tiene un esmalte liso. En vista dorsal tiene una sección ovalada.

Tenemos cinco dientes maxilares del lado derecho (mejor preservados) y cuatro dientes del lado izquierdo donde también se observa una gran fosa en la parte medial asociada a la raíz de un diente. Del lado derecho los primeros cuatro dientes tienen una coronas rectas y puntiagudas que también están verticalmente orientadas; dándoles una forma triangular. Conservan la capa externa de esmalte, la cual es lisa, sin ornamentación evidente. El primer diente tiene poca preservación, a su vez los dientes posteriores son más pequeños que el quinto diente. El quinto diente es el más grande de la serie dental, siendo dos veces mayor que los otros, tiene una forma cónica y curvada levemente hacia atrás. También conserva la capa externa de

esmalte y presenta unas líneas muy finas y poco profundas, longitudinalmente al eje del diente. Este diente tiene la raíz más grande, la cual abulta el maxilar. Posterior al último diente se observa una pequeña fosa relacionada a la raíz de un diente (Fig. 4.11 B).

En el lado izquierdo los dientes están más deteriorados y se observan que son de mayor tamaño. Los primeros tres dientes del maxilar son de la misma longitud, con una corona cónica y verticalmente orientados. Posterior a los primeros tres dientes maxilares tenemos la gran fosa para la inserción de otro diente, siendo de mayor tamaño que la fosa presente en el lado derecho (Fig. 4.11 A).



Figura 4.11. Rostro del cráneo de 58 MUC Pv 1600 donde se observa la dentición. **A.** Lado izquierdo. **B.** Lado derecho. Abreviaturas: **al:** alveolo **dc:** diente caniniforme; **di:** diente insisiviforme; **fo:** fosa (asociado a la raíz). Escala = 2,5cm.

8. Filogenia

8.1 Introducción

Revisión de estudios filogenéticos previos nos permitió hacer una clasificación preliminar y nos sirvió para indicar el tipo de especie en estudio.

Todos los seres vivos que habitan nuestro planeta son el resultado de un proceso evolutivo. La filogenia, que representa la historia evolutiva de los organismos, se interpreta y se plasma en árboles filogenéticos, donde se observan las relaciones de parentesco entre diferentes seres vivos. Para estudiar estas relaciones y proponer agrupaciones jerárquicas para clasificar a los organismos, existe la sistemática filogenética, una rama de la biología dedicada a este fin (Fernandez, 2021).

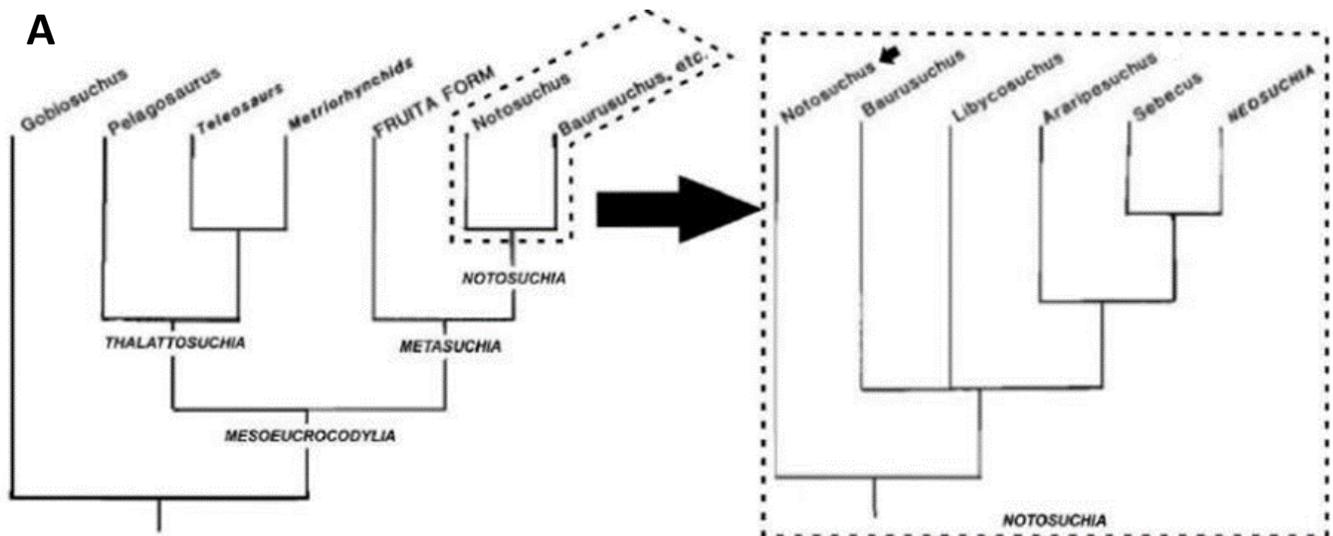
En la década de 1980, se inició la utilización de la cladística como una herramienta para resolver las relaciones de parentesco y comprender la evolución de los Crocodyliformes. Estas primeras hipótesis filogenéticas se convirtieron en la base de los análisis filogenéticos más modernos, como lo demostraron Pol y Larsson en 2011. Estos análisis pioneros involucraban un grupo reducido de especies de *Notosuchia*, como *Araripesuchus*, *Baurusuchus* y *Sebecus*, y entre ellos se encontraba *Notosuchus terrestris*, que era el único representante del Cretácico en Argentina, según lo investigado por Clark en 1986, 1994; Buscalioni y Sanz en 1988; Clark et al. en 1989; Benton y Clark en 1988; Wu et al. en 1994; Gomani en 1997. Estos autores fueron los primeros en realizar investigaciones sobre los *Notosuchus* en la Argentina. Aunque las relaciones exactas de estos notosúquios no se han establecido por completo, se los clasifica como Crocodyliformes Mesoeucrocodylia (Fig. 5.1).

Estudios filogenéticos más recientes, que incluyen una mayor cantidad de taxones de *Notosuchia* que los considerados previamente, han generado controversia en relación a la monofilia del grupo (ej., Clark, 1994; Buckley y Brochu, 1999; Buckley et al., 2000; Ortega et al., 2000; Sereno et al., 2001, 2003; Carvalho et al., 2004; Pol y Apesteguía, 2005; Turner y Calvo, 2005; Turner, 2006; Zaher et al., 2006; Larsson y Sues, 2007; Pol y Gasparini, 2007, 2009; Andrade y Bertini, 2008a,b; Turner y Buckley, 2008; Leardi y Pol, 2009; Sereno y Larsson, 2009; O'Connor et al., 2010; Nascimento y Zaher, 2011; Soto et al., 2011) (Fig. 5.2). Sin embargo, análisis más recientes con una muestra taxonómica más amplia, que incluye a especies representativas del Cretácico de Argentina, indican que *Araripesuchus* y Peirosauridae están estrechamente relacionados y agrupados con el resto de los *Notosuchia* (ej., Fiorelli y Calvo, 2008; Turner y Sertich, 2010; Pol et al., 2012; 2014, Sertich y O'Connor, 2014, Leardi et al., 2015a y b, Fiorelli et al., 2016) (Fig. 5.3). Estos análisis filogenéticos más recientes consideran a *Notosuchia* como un clado que abarca a todos los taxones del Cretácico de Argentina en donde a las especies de *Araripesuchus* se agrupan y están estrechamente relacionadas con *Uruguaysuchus* y *Anatosuchus*, formando un clado llamado Uruguaysuchidae que ocupa una posición basal dentro de *Notosuchia* y está más estrechamente relacionado con Peirosauridae. Aunque las relaciones internas entre las especies de *Araripesuchus* aún no están completamente resueltas, todas las topologías recuperan un clado sudamericano que incluye a las especies *Araripesuchus gomesii*, *A. patagonicus*, *A. buitrreraensis* y posiblemente *Uruguaysuchus aznarezi*, con las especies de Níger, Marruecos y Madagascar (*A. wegneri*, *A.*

rattooides, *A. tsangatsangana*) más estrechamente relacionadas con este clado que con los peirosáuridos (ej., Fernández-Dumónt et al. en 2020). Por otro lado, el clado Peirosauridae se consideran monofilético, incluyendo las especies sudamericanas (como *Lomasuchus palpebrosus*, *Gasparinisuchus peirosauroides*, *Uberabasuchus*, *Montealtosuchus*) formando un clado estrechamente relacionado con los peirosáuridos africanos (p. ej., *Stolokrosuchus*, *Hamadasuchus*, *Rukwasuchus*; Fig. 5.3) (Barrios 2021).

Posteriormente, *Notosuchus terrestris*, junto con taxones de Brasil como *Mariliasuchus*, se encuentran más estrechamente relacionados con Sphagesauridae (que incluye a *Caipirasuchus* Iori y Carvalho, 2011, *Armadillosuchus* Marinho y Carvalho, 2009, *Yacararani* Novas et al., 2009, *Sphagesaurus* Price, 1950) que con Sebecosuchia (como *Baurusuchus* y *Sebecus*), dentro del grupo de "notosúquios avanzados" (según Pol et al. en 2014) (Fig. 5.3). Por último, *Comahuesuchus brachybuccalis* se recupera de manera ambigua como el taxón hermano de Sebecosuchia o de los "notosúquios avanzados", *Mariliasuchus* y *Notosuchus* (Fig. 5.3).

Las matrices morfológicas empleadas en los análisis filogenéticos mencionados anteriormente se basan principalmente en características anatómicas externas del cráneo.



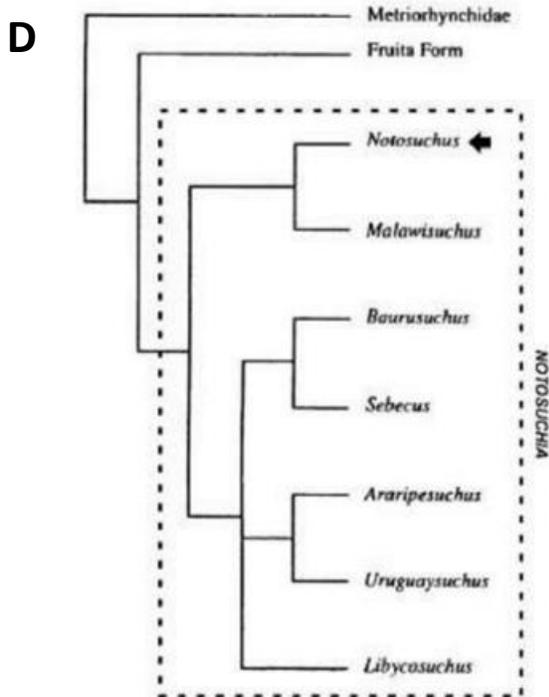
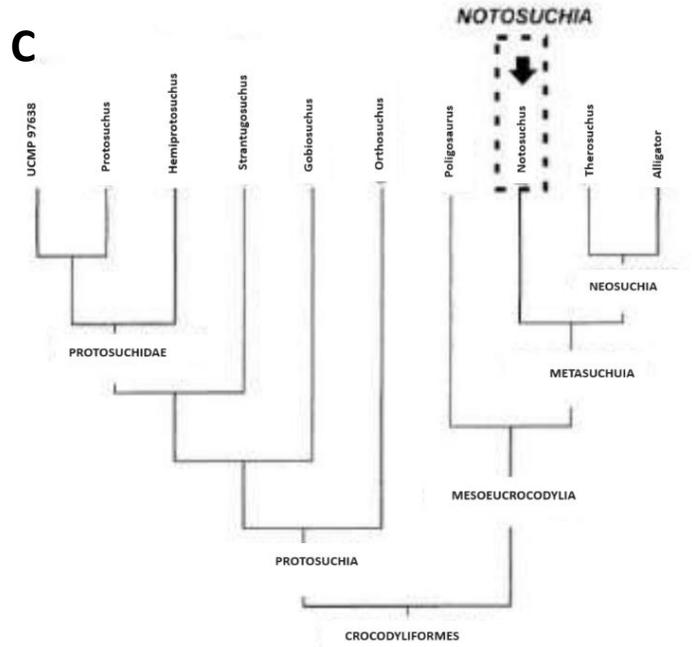
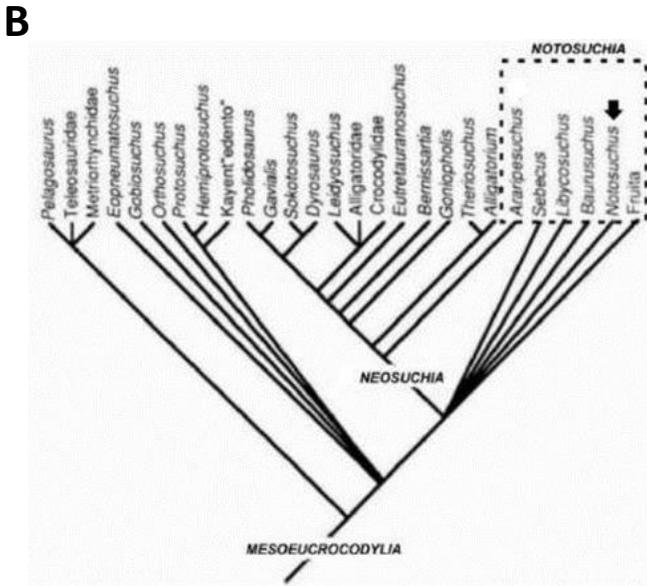


Figura 5.1. Las primeras representaciones filogenéticas que incorporaron taxones pertenecientes a Notosuchia. **A.** Benton y Clark (1986). **B.** Clark (1994). **C.** Wu et al. (1994). **D.** Gomani (1997). En el recuadro punteado se agrupan los miembros de Notosuchia (extraída y modificada de Barrios, 2021).

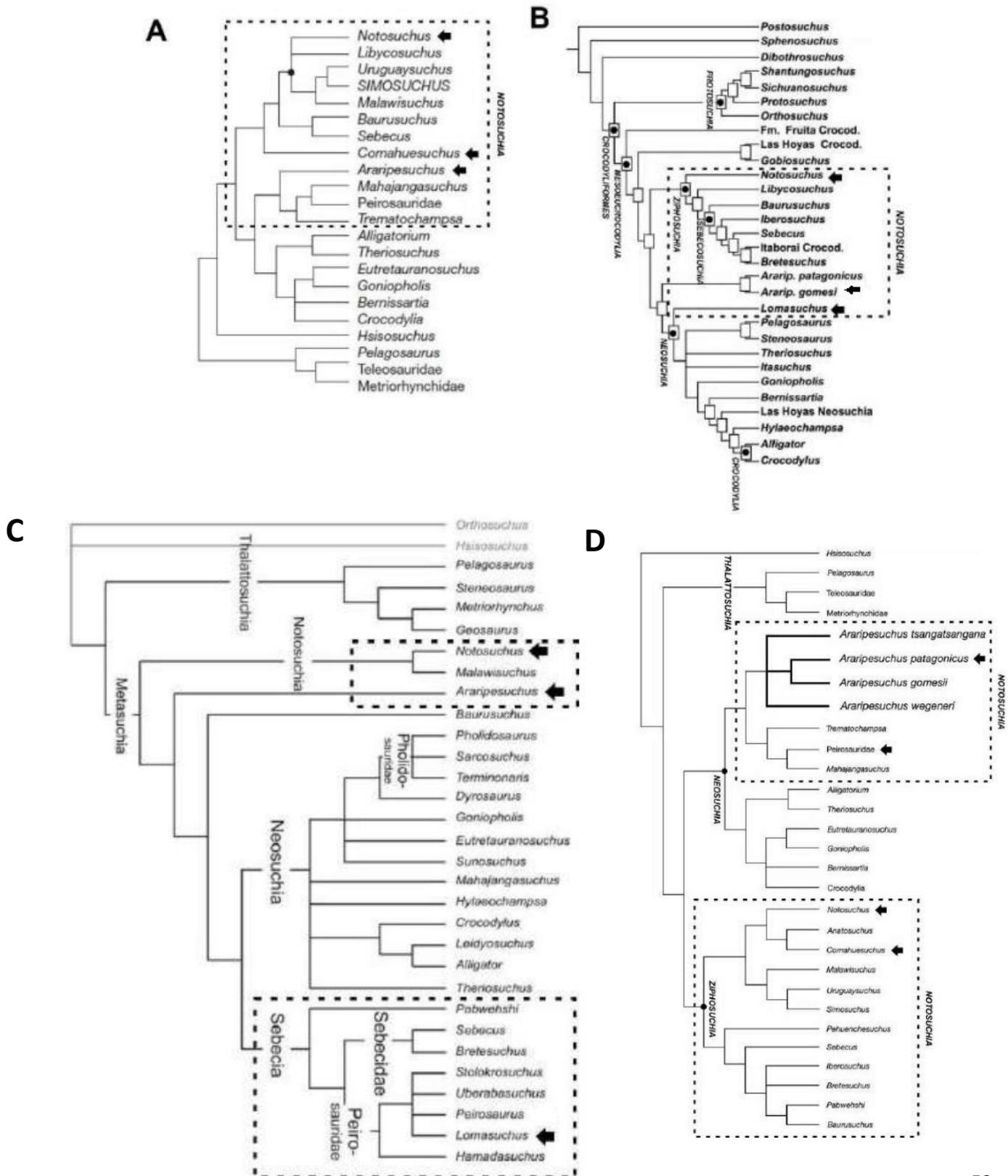


Figura 5.2. Representaciones filogenéticas que indican que la relación entre *Araripesuchus* y Peirosauridae se inclina más hacia Neosuchia que hacia Notosuchia. **A.** Buckley et al. (2000). **B.** Ortega et al. (2000). **C.** Turner (2006). **D.** Larsson y Sues (2007). El recuadro punteado agrupa a los Notosuchia. Las flechas son representantes del clado de Notosuchia del cual fueron utilizados para poder hacer un análisis comparativo con nuestro material referido 58 MUC Pv 1600 (extraído de Barrios, 2021).

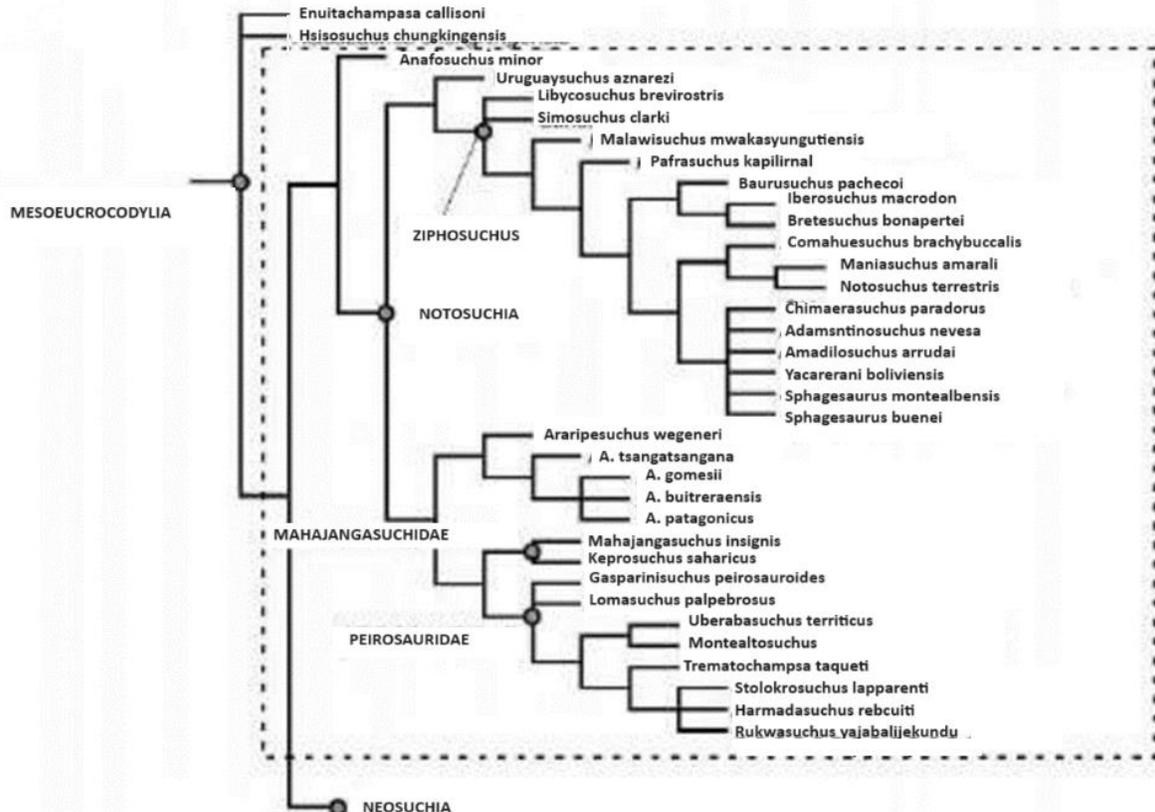


Figura 5.3. Filogenias en las que *Araripesuchus* y Peirosauridae están mostrados como estrechamente relacionados y agrupados dentro de *Notosuchia*. Resumida de Sertich y O'Connor (2014). El recuadro punteado agrupa a los Notosuchia. Las flechas son representantes del clado de Notosuchia del cual fueron utilizados para poder hacer un análisis comparativo con nuestro material referido 58 MUC Pv 1600 y además poder hacer una mejor descripción (extraído de Barrios, 2021)

8.2 Antecedentes

Los análisis filogenéticos de Notosuchia han sido fundamentales para comprender las relaciones de parentesco y la evolución de este grupo de reptiles. Estos estudios se han centrado principalmente en el análisis del cráneo, ya que proporciona información clave sobre la anatomía y las características distintivas de estas criaturas. A lo largo de los años, se han llevado a cabo numerosos estudios que han sentado las bases para los análisis filogenéticos de Notosuchia.

Uno de los primeros estudios relevantes en este campo fue realizado por Clark en 1986. En su investigación, Clark examinó las relaciones filogenéticas de los arcosaurios crocodylomorfos, incluyendo a *Notosuchus*. Este estudio pionero sentó las bases para futuras investigaciones y estableció los primeros fundamentos de la filogenia de este grupo. Las primeras investigaciones sobre análisis filogenéticos de Crocodyliformes se caracterizaban por utilizar muestras reducidas de taxones y contar con un número limitado de caracteres craneales y post-craneales. Posteriormente, en 1988, Buscalioni y Sanz llevaron a cabo un estudio en el que se exploraron las relaciones de parentesco de los arcosaurios crocodylomorfos del Triásico, incluyendo a los *Notosuchus*. Este estudio amplió el conocimiento sobre la evolución temprana de estos reptiles y proporcionó una base sólida para futuros análisis filogenéticos. En un estudio posterior, Gasparini et al. (1991) llevaron a cabo uno de los primeros análisis exclusivamente enfocados en los Notosuchia, utilizando una muestra amplia de taxones argentinos del Cretácico (como *Notosuchus*, *Araripesuchus*, *Lomasuchus* y *Gasparinisuchus*). Sin embargo, este análisis se basó en un número limitado de caracteres morfológicos, con solo 19 en total, de los cuales muy pocos correspondían al cráneo.

En años más recientes, se han realizado estudios más detallados y exhaustivos que han utilizado técnicas avanzadas de análisis filogenético. Por ejemplo, Pol y Larsson llevaron a cabo un estudio en 2011 en el que examinaron múltiples marcadores genéticos para reconstruir la filogenia de los Crocodyliformes, incluyendo *Notosuchus*. Este estudio proporcionó una visión más completa de las relaciones de parentesco dentro de este grupo y contribuyó al conocimiento general de *Notosuchus*. Además, estudios específicos han abordado la anatomía craneal de *Notosuchus* (Pol y Gasparini, 2009) donde se llevó a cabo un análisis detallado de la anatomía del cráneo de *Dakosaurus andiniensis*, un representante de *Notosuchus*. Este estudio contribuyó a una mejor comprensión de la posición filogenética de *Notosuchus* y su relación con otros grupos de arcosaurios.

Entre los caracteres morfológicos del cráneo que se consideran diagnósticos para este género en particular cabe mencionar los siguientes: 1- La forma del hocico en donde en *Notosuchus* se caracteriza por tener un hocico corto y ancho, en contraste con otros crocodyliformes. El hocico es redondeado en la parte anterior y se estrecha hacia la parte posterior. 2- La región orbitaria y preorbitaria, es una singularidad reconocida que lo diferencia

del resto de los Crocodyliformes, las órbitas son relativamente grandes, se encuentran orientadas lateralmente y están cubiertas por dos grandes huesos palpebrales (Gasparini, 1971). En la región preorbitaria se observa que el rostro es alto y comprimido lateralmente y que las narinas externas están dirigidas anteriormente (Bonaparte, 1991). 3- La cresta ósea prominente en la parte superior del cráneo que se encuentra principalmente en el frontal. Esta cresta puede variar en forma y tamaño entre las diferentes especies de *Notosuchus*. 4- Las aberturas nasales externas están ubicadas en una posición anterior en el cráneo, más cerca de la punta del hocico en comparación con otros crocodiliformes. 5- La dentición heterodonta, en donde su anatomía dental está compuesta por dientes de tipo incisiforme, caniniforme y molariforme. Además, los dientes están dispuestos en una sola hilera en los premaxilares y maxilares. Estas características contrastan claramente con las de representantes actuales de Crocodylia, en los cuales las órbitas se encuentran orientadas dorsolateralmente, el rostro es comprimido dorsoventralmente, las narinas externas se encuentran dirigidas dorsalmente y la dentición es homodonta. Todas estas diferencias se han interpretado como adaptaciones a un medio de vida netamente terrestre (Woodward, 1896; Gasparini, 1971; Bonaparte, 1991) lo que nos estaría indicando un estilo de vida y un rol ecológico diferente a los representantes actuales.

8.3 Análisis Filogenético

Para el presente estudio no se realizaron análisis filogenéticos debido a que no fue uno de los objetivos propuestos por dicho TFL. Sin embargo, la revisión de estudios filogenéticos previos nos permitió hacer una clasificación preliminar en base a las características compartidas entre notosúquidos y el ejemplar en estudio.

La descripción detallada de la osteología del cráneo de 58 MUC Pv 1600 y comparación con otros especímenes de *Notosuchia* contribuirán a futuros análisis filogenéticos de esta especie, posibilitando su incorporación en las matrices filogenéticas. De este modo, gracias a que otros autores han realizado análisis filogenéticos (Barrios 2021; Fernández; 2021) se pudieron hacer interpretaciones y poder obtener informaciones morfológicas que nos indique el tipo de especie en estudio. La información morfológica obtenida y en comparación con aquellos rasgos que estaban presente en las matrices realizadas por Barrios 2021; se "discretizó" en caracteres y se realizó una posible suposición en el cual podría incorporarse a la matriz publicada por Pol et al. (2014). Solo se ha considerado caracteres que mostraron variación entre los taxones

analizados, es decir, aquellos que tenían potencial informativo filogenético. Además, se tuvieron en cuenta descripciones publicadas de cráneos y moldes endocraneanos de otros *Notosuchia* que no se encontraban en el territorio argentino, como *Araripesuchus wegneri* (hallado en el Sahara; Sereno y Larsson, 2009) y *Simosuchus clarki* (hallado en Madagascar; Kley et al., 2010). También se tuvo mayormente en cuenta las relaciones filogenéticas de los *Notosuchia* del Cretácico de la Cuenca Neuquina (*Notosuchus terrestris*, *Comahuesuchus brachybuccalis*, *Araripesuchus patagonicus*, *A. buitreaensis*, *Lomasuchus palpebrosus*, *Gasparinisuchus peirosauroides*, MLP 64-IV-16-30, MCF-PVPH-710, MPCA-Pv-237, MPCA-Pv-791 (Barrios et al., 2018), MPCA PV 515, MPCA PV 242, MPCA PV 243 (Fernández; 2021).

En líneas generales, las topologías analizadas por otros autores y haciendo una comparación con nuestro ejemplar presentan un patrón de agrupamiento similar dentro de los Crocodyliformes (Pol et al., 2014). A continuación, se listan las sinapomorfias del cráneo del cual fueron tomadas de otros trabajos (Barrios 2021; Fernández 2021; Pol 1997) que son compartidas para los diferentes clados de *Notosuchia*, a partir del consenso estricto de resultados sobre análisis filogenéticos de diferentes autores, con énfasis en el análisis del fósil que se realizó en dicho TFL.

Dentro de la clasificación tradicional, los Crocodyliformes han sido categorizados bajo el término Orden Crocodylia o Crocodilia. Crocodylia (Gmelin, 1789), originalmente conocido como crocodili, constituye un orden con una distribución circuntropical, aunque algunas especies ocupan actualmente áreas cálidas de la zona templada. Los cocodrilos vivientes tienen sus ancestros en los protosuchios del Triásico Superior. Este grupo desapareció hace aproximadamente 195 millones de años, y solo hasta el Jurásico Inferior aparecen nuevos cocodrilos del suborden Mesosuchia. Tras una espectacular radiación adaptativa, los Mesosuchia desaparecen, dando paso durante el Cretácico a formas más avanzadas conocidas como Eusuchios, grupo al cual pertenecen los actuales cocodrilos (Rodríguez, 2000). Estos tres grupos representan diferentes etapas evolutivas, las cuales se pueden apreciar principalmente a través de dos características: la posición de las coanas o narinas internas y en la morfología de los cuerpos vertebrales (Romer, 1966).

Dentro de estos tres grupos, Eusuchia es el único considerado válido en la actualidad, ya que ha demostrado ser monofilético en los análisis cladísticos realizados para estudiar las

relaciones filogenéticas de los Crocodyliformes (Clark, 1986; Benton y Clark, 1988; Clark, 1994). Eusuchia engloba un taxón monofilético conocido como Crocodylia, que incluye al ancestro común más cercano de todas las formas vivientes y todos sus descendientes (Huxley, 1875).

Mesosuchia, por otro lado, solía incluir numerosos y diversos representantes que aparecieron en el registro fósil a partir del Jurásico medio. Sin embargo, en la actualidad se considera una agrupación parafilética. Los taxones "mesosuquianos" se agrupan junto con los Eusuchia en un gran grupo monofilético llamado Mesoeucrocodylia, establecido por Whetstone y Whybrow en 1983 (Brochu, 2001).

Por último, Protosuchia agrupaba a las formas más tempranas, cuyos registros se remontan al Triásico Superior y Jurásico Inferior. No obstante, hay opiniones divergentes acerca de si Protosuchia es monofilético en la actualidad (Clark, 1994; Wu et al., 1997).

Utilizando los resultados del trabajo más reciente sobre Notosuchia (Barrios, 2021) del cual se analizaron los rasgos compartidos de 58 MUC Pv 1600 y algunos rasgos del grupo Notosuchia. Se pudo observar preliminarmente que 58 MUC Pv 1600 comparte con:

Notosuchia (Nodo 137; Barrios, 2021). Las características distintivas que lo diferencian claramente de otros Crocodyliformes se encuentran principalmente en la región orbitaria y preorbitaria. En primer lugar, las órbitas oculares son relativamente grandes y se sitúan en una posición lateral. Además, están protegidas por dos grandes huesos palpebrales (Gasparini, 1971). En la región preorbitaria, se puede observar que el rostro es alto y comprimido lateralmente, lo que le da una apariencia distintiva. Además, otras características son comunes a todos los integrantes de este clado: las narinas externas están dirigidas hacia la parte anterior del cráneo, la superficie ventral del frontal con depresión para los bulbos olfatorios marcada y dividida anteriormente, proceso anterior del postorbital bien desarrollado para hueso palpebral, contacto entre postorbital y proceso del cuadradoyugal relativamente amplio, ausencia de sutura parieto-postorbital en la tabla craneana. Estas características presentes en el representante fósil contrastan claramente con las de los actuales miembros de Crocodylia. En los actuales, las órbitas oculares se encuentran orientadas dorsolateralmente, el rostro está comprimido dorsoventralmente, las narinas externas apuntan hacia arriba (dirección dorsal) y la dentición es

homodonta (todos los dientes son similares en forma). Estas diferencias han sido interpretadas tradicionalmente como adaptaciones a un medio de vida predominantemente terrestre (Woodward, 1896; Gasparini, 1971; Bonaparte, 1991). Esto sugiere que los representantes fósiles tenían un estilo de vida y un papel ecológico muy diferentes en comparación con los actuales crocodilianos, que son conocidos por ser semiacuáticos o acuáticos en su mayoría. Las adaptaciones en la morfología craneal y dental de los fósiles sugieren una especialización hacia hábitats terrestres, lo que indica que estos antiguos crocodilianos ocupaban un nicho ecológico distinto al de sus parientes modernos.

Uruguaysuchidae (Nodo 135; Barrios, 2021). Comparte una sinapomorfías del cráneo, foramen vascular sobre la superficie dorsal de la barra postorbital. La presencia de un foramen vascular en la barra postorbitaria también se observa en los cocodrilos actuales (ej. *Caiman*).

Araripesuchus gomesii + (A. patagonicus + Uruguaysuchus) (Nodo 133, Barrios, 2021). Comparte tres sinapomorfías del cráneo del cual fueron obtenidas del análisis de Barrios (2021) y están presentes en nuestro cráneo 58 MUC Pv 1600: barra estrecha entre la órbita y la fenestra supratemporal, extremo anterior del frontal con sutura con el prefrontal dispuesta paralelamente y borde ventral del maxilar en su vista lateral: convexo. La presencia de una barra estrecha situada entre la órbita y la fenestra supratemporal es una característica observada en otros notosúquidos, por ejemplo, en *Comahuesuchus*, *Caipirasuchus* y *Yacararani*. Del mismo modo, la morfología rectangular del extremo anterior del frontal también se puede encontrar en ciertos notosúquidos, como *Simosuchus* y *Yacararani*.

Peirosauridae (Nodo 157, Barrios, 2021). Comparte dos sinapomorfias del cráneo que fueron diagnosticadas para este clado: complejo supraoccipital-epióticos sin exposición en la tabla craneana y superficie dorsal del hocico es continua con la superficie del techo craneano. Esto nos está indicando que la exclusión del complejo supraoccipital-epióticos de la tabla craneana es una característica que se comparte con varios crocodiliformes, como protosúquios, Pholidosauridae y *Alligator*. Por otro lado, una superficie dorsal continua entre el hocico y el techo craneano está presente en varios crocodiliformes, como protosuquios, *Simosuchus*, *Notosuchus*, *Baurusuchus*, *Sebecus* y *Crocodylus*.

Peirosauridae argentinos (excepto *Rukwasuchus*) (Nodo 161, Barrios, 2021). Tenemos una sola sinapomorfía que comparte con este nodo: ancho de la tabla craneana menor al ancho de la base del hocico. El ancho de la tabla craneana en comparación con el ancho de la base del hocico es una característica que se encuentra ampliamente dentro de Mesoeucrocodylia. Esta relación se observa en diversos miembros de este grupo, como *Hsisosuchus*, *Simosuchus*, *Baurusuchus*, *Mahajangasuchus* y *Crocodylus*.

Simosuchus + (Pakasuchus + Malawisuchus) + (Chimaerosuchus + “notosúquios avanzados” + Sebecosuchia) (Nodo 141, Barrios, 2021). Se observan solo dos sinapomorfías compartidas con este nodo: ausencia del parietal en la tabla occipital dorsalmente y fenestra supratemporal más larga que ancha. La exclusión del parietal en la tabla occipital es una característica compartida con protosuquios, *Hsisosuchus*, *Candidodon*, algunos integrantes de Uruguaysuchidae y Peirosauridae (ej., *Anatosuchus*, *Uberabasuchus*), *Mahajangasuchidae*, *Stolokrosuchus*, y la gran mayoría de los Neosuchia.

“Notosúquios avanzados” (Nodo 144, Barrios, 2021). Las sinapomorfías del cráneo del cual comparten con este nodo son las siguientes: estrecha barra entre órbita y fenestra supratemporal y ornamentada anteriormente, ancho de la tabla craneana mayor con el ancho de la base del hocico y *crista cranii frontalis* desarrollada dorsalmente. El ancho de la tabla craneana en relación con el ancho de la base del hocico también está presente en otros grupos de crocodyliformes, tales como protosuquios, *Araripesuchus*, *Sebecus* y ciertos neosúquios, como *Shamosuchus*, *Thalattosuchia*, Pholidosauridae, Dyrosauridae y *Gavialis*. El desarrollo relativo de la *crista cranii frontalis*, una estructura en la parte frontal del cráneo, es compartido específicamente entre *Araripesuchus patagonicus* y *A. buitreaensis*.

***Araripesuchus buitreaensis* (Nodo 60, Barrios, 2021).** Tenemos las siguientes sinapomorfías compartidas: Ausencia de sutura entre parietal y postorbital de la tabla craneana y fenestras supratemporal más largas que ancha.

9. Discusión

9.1 Ontogenia y variación individual

La ontogenia es un campo de estudio fundamental en la biología y/o paleontología que se centra en el análisis del desarrollo y crecimiento de los organismos individuales desde su etapa

embrionaria hasta alcanzar su forma y madurez adulta (Gabelli, 2014). A partir del estudio osteológico y de la comparación con otros ejemplares (tales como el trabajo de Fernández, 2021; Barrios, 2021) que se utilizaron como parte de dicho trabajo, principalmente del cráneo, se pudo realizar un estudio anatómico comparativo. Estas diferencias macroanatómicas se cualificaron en una serie de caracteres que se enumeran y se discuten a continuación. También se estimó el tamaño corporal para el individuo en estudio (Dumont, 2021). Cabe mencionar que en esta TFL no se realizaron cortes histológicos.

En cuanto a los rasgos variables ontogenéticos que están presente en nuestro espécimen 58 MUC Pv 1600 tenemos:

Ornamentación. Se observan notables transformaciones en la ornamentación de los huesos craneales, principalmente en relación a la profundidad de los hoyos y surcos, los cuales experimentan marcadas modificaciones durante el proceso de desarrollo. Los especímenes de mayor tamaño (MPCA PV 242, 243, Fernández; 2021) exhiben una ornamentación más prominente, caracterizada por una mayor densidad y profundidad de hoyos y surcos en sus huesos craneales (Fig. 6.1 A). Estas marcadas diferencias en la ornamentación sugieren una posible correlación entre el tamaño del espécimen y la complejidad de las estructuras craneales en estos ejemplares. En cambio, en el espécimen en estudio presentan huesos de apariencia menos ornamentada (Fig. 6.2 B), esta diferencia en cuanto a la ornamentación presente es considerada vinculada al tamaño del espécimen lo que nos indicaría que nuestro cráneo se asocia a un cocodrilo de pequeño tamaño. En cocodrilos actuales, las dimensiones de los hoyos aumentan durante la ontogenia y parece ser proporcional al tamaño del animal (Buffetaut, 1982: 157)

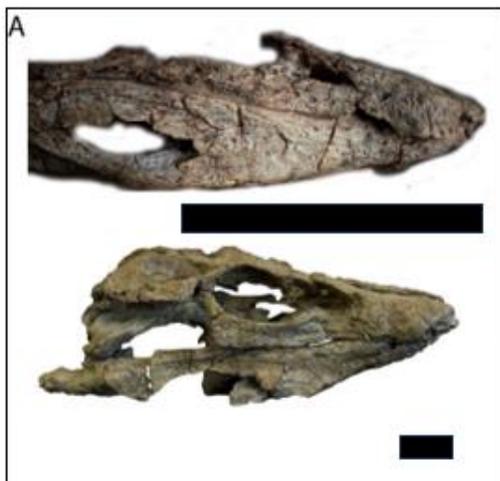


Figura 6.1. Diferencias de ornamentación entre especímenes. **A.** MPCA PV 242 (arriba) y MPCA PV 243 (abajo) con mayor cantidad y profundidad de los hoyos y surcos (extraído de Fernández; 2021). **B.** 58 MUC Pv 1600 que tiene menos cantidad y profundidad de hoyos y surcos. Escala = 2,5cm.

Contorno del hocico. El contorno del hocico también muestra variaciones notables entre los diferentes especímenes analizados. En aquellos ejemplares con cráneos de mayor tamaño, como el MPCA PV 242 (Fernández; 2021), se observa que el hocico presenta una expansión más marcada en sentido lateromedial y una forma convexa (Fig. 6.2 A). En contraste, en los especímenes de menor tamaño, como es el caso de nuestro ejemplar, el hocico es más estrecho y muestra un contorno más triangular y puntiagudo (Fig. 6.2 B). Estas diferencias en la morfología del hocico pueden estar relacionadas con adaptaciones específicas a las necesidades funcionales y ecológicas de cada especie, reflejando una respuesta evolutiva a las presiones ambientales y a las diferencias en los hábitos alimenticios o comportamientos particulares de cada grupo de especímenes. Estos hallazgos resaltan la importancia de considerar tanto la ornamentación como la morfología general del hocico al estudiar la diversidad y evolución de estas especies (Dumond, 2021). Lógicamente el tamaño de las presas o del tipo de alimentación que tenían los cocodrilos esta adecuado al tamaño del cocodrilo, los jóvenes se alimentan de invertebrados acuáticos y terrestres, anfibios y pequeños reptiles y mamíferos, mientras que los ejemplares adultos cazan peces (Antelo, 2008).

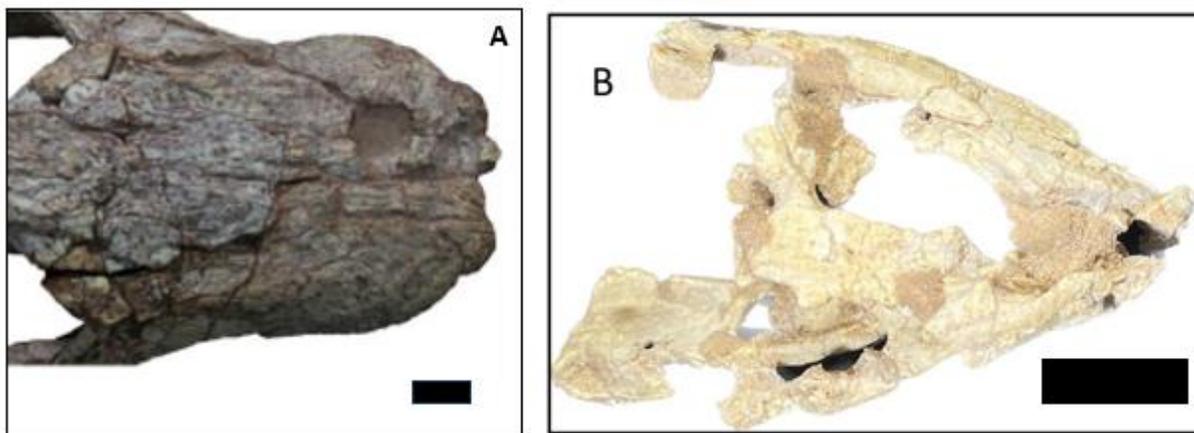


Figura 6.2. Diferencia del hocico. **A.** Contorno del hocico lateromedialmente expandido y convexo de MPCA PV 242 (extraído de Fernández; 2021). **B.** Contorno del hocico estrecho, triangular y más puntiagudo de 58 MUC Pv 1600. Escala = 1cm.

Diente caniniforme. Este diente en particular se encuentra preservado en varios especímenes de diferentes tamaños. En nuestro espécimen se encuentra preservado en el premaxilar pero al estar muy deteriorado no se puede hacer un buen análisis, por ende nos basamos en el caniniforme

presente en el maxilar (se observa de manera clara en el sector izquierdo de la mandíbula, siendo el quinto diente). Se observa que en algunos ejemplares de mayor tamaño dicho diente es alargado dorsoventralmente, excediendo en extensión el margen ventral del dentario cuando la mandíbula está en oclusión (ej., MPCA PV 515, Fernández; 2021), a diferencia de nuestro espécimen donde la mandíbula se encuentra en oclusión y dicho diente no lo sobrepasa teniendo una forma de la corona puntiaguda, casi recto (Fig. 6.3 B).



Figura 6.3. Diferencia del diente caniniforme. **A.** MPCA PV 515 (extraído de Fernández; 2021). **B.** 58 MUC Pv 1600. Escala = 1cm.

Crestas de anclaje muscular. En los ejemplares de mayor tamaño (ej., MPCA PV 242, Fernández; 2021), se puede observar un desarrollo más pronunciado de las crestas que proporcionan puntos de agarre para los músculos aductores mandibulares (Fig. 6.4 A). Estas crestas representan áreas de inserción muscular sobre el hueso y están asociadas con la función de cierre y movimiento de la mandíbula. El incremento en el tamaño corporal puede estar relacionado con una mayor necesidad de fuerza mandibular para la manipulación de alimentos o con cambios en la dieta. El desarrollo más acentuado de estas crestas en los especímenes de mayor tamaño sugiere que estos individuos han experimentado una mayor adaptación en su aparato masticatorio para lidiar con mayores demandas de fuerza (Antelo, 2008). Algo a destacar es que en nuestro espécimen dicha fenestra mandibular es de gran tamaño en comparación con el cráneo lo que nos indicaría que utilizaba una gran fuerza mandibular (Fig. 6.4 B).



Figura 6.4. Diferencia de la cresta de anclaje muscular. **A.** Cresta de anclaje muscular desarrollado en el angular de MPCA PV 242 (extraído de Fernández; 2021). **B.** Cresta de anclaje muscular en el angular 58 MUC Pv 1600. Escala = 2,5cm.

Foramen premaxilar-maxilar. Se puede notar una diferencia en el foramen premaxilar-maxilar entre los especímenes de menor y mayor tamaño. En ejemplares de menor tamaño, como es nuestro, el foramen se presenta parcialmente preservado su sector posterior con un margen semicircular y abierto dorsalmente (Fig. 6.5 B). Sin embargo, en especímenes de mayor tamaño, como el ejemplar MLP-64-IV-16-5 (Barrios, 2018), se observa que el foramen es de forma circular, y de mayor tamaño claramente por un aumento del tamaño del cráneo (Fig. 6.5 A). La morfología del foramen puede tener implicaciones en la biomecánica de la mandíbula y estar relacionada con la musculatura y el comportamiento alimentario de estos animales.

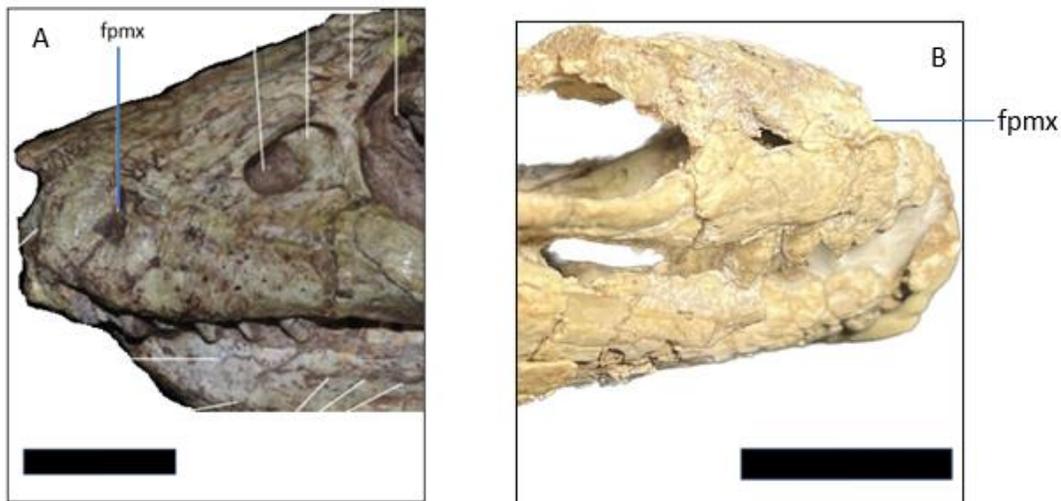


Figura 6.5. Foramen premaxilar-maxilar (fpmx). **A.** Foramen circular de la cara lateral izquierda de MLP-64-IV-16-5 (extraído de Barrios, 2018). **B.** Parte del foramen semicircular y de menor tamaño en la cara lateral derecha de 58 MUC Pv 1600. Escala = 2,5cm.

Contacto maxilar-yugal. En los especímenes más pequeños (y probablemente juvenil) el maxilar contacta al yugal, pero sin sobreponerse a este (Fig. 6.6), como ocurre en nuestra ejemplar. A su vez, en estadios más avanzados el maxilar se sobrepone al yugal en vista lateral a nivel del contacto maxilar-yugal.



Figura 6.6. Contacto maxilar-yugal (smy) sin sobreponerse en 58 MUC Pv 1600. Escala = 2,5cm.

Foramen intermandibularis oralis. Es una estructura anatómica presente en el hueso esplenial. Dicha estructura es la abertura por donde pasan los nervios y vasos sanguíneos que inervan la lengua y las estructuras relacionadas. En relación con el tamaño del espécimen, se han observado algunas correlaciones en la morfología de este foramen. En general, en especímenes más grandes, el foramen *intermandibularis oralis* tiende a ser más grande en tamaño, presentar una forma circular y encontrarse en una posición anterior en el esplenial (ej., MPCA PV 515, Fernández; 2021) (Fig. 6.7 A). Por otro lado, en especímenes más pequeños (tal es nuestro caso), el foramen tiende a ser más pequeño y se encuentra levemente más posterior que algunos ejemplares (Fig. 6.7 B).

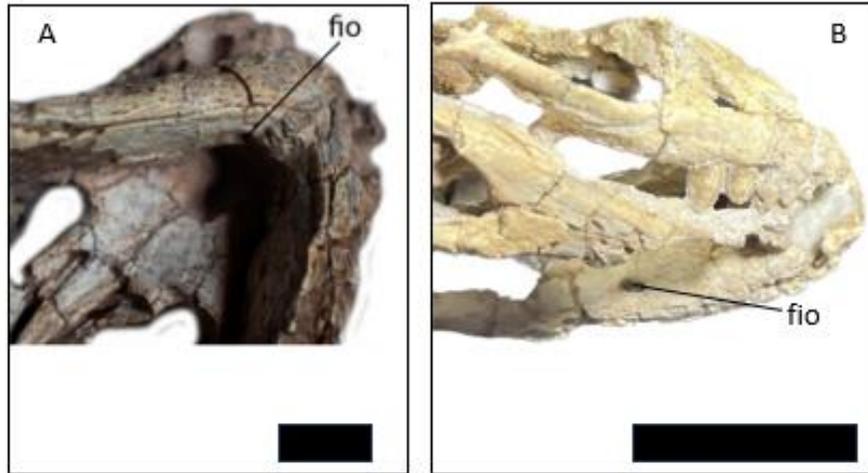


Figura 6.7. Diferencia del foramen *intermandibularis oralis* (fio). **A.** Foramen en una posición anterior al esplenial en MPCA PV 515 (extraído de Fernández, 2021). **B.** Foramen en una posición posterior al esplenial y con forma ovalada en 58 MUC Pv 1600. Escala = 2,5cm.

9.2 Tamaño corporal

El tamaño corporal de una especie, de manera general, se emplea como criterio para definir las diversas etapas del desarrollo ontogenético de los seres individuales (por ejemplo, juveniles, subadultos, adultos) (Antelo, 2008). Sin embargo, en varios conjuntos de tetrápodos ectotermos, como los cocodrilos, el tamaño presenta variaciones a nivel individual debido a múltiples influencias (ej., disponibilidad de comida, temperaturas anuales, distribución geográfica latitudinal, entre otras). Inicialmente, se presumía que esta disparidad en las dimensiones estaba relacionada con diversas etapas del desarrollo ontogenético dentro del grupo estudiado. Sin embargo, a través del análisis osteohistológico de diversos autores en el cual se tomaron en cuenta para poder hacer un cierto análisis en este trabajo (Dumont, 2021; Pol, 2005; Barrios, 2021; Trotteyn, 2018), se evidencia que individuos con dimensiones corporales semejantes presentan variaciones en cuanto a su edad.

De esta manera, se plantea que, al igual que ocurre en otros reptiles, el tamaño no constituye un indicador directo de la edad, sino más bien un atributo sujeto a variaciones individuales. Por ende, se debe abordar con precaución al intentar deducir la etapa ontogenética de los especímenes basándose únicamente en el tamaño. Resulta fundamental considerar que, durante cualquier fase de crecimiento, el tamaño corporal de los reptiles no avianos está influenciado por la capacidad intrínseca de un individuo y las circunstancias del entorno en el

que se desarrolla (incluyendo el clima y la disponibilidad y calidad de la alimentación). Este conjunto de factores conlleva a una amplia diversidad de tamaños adultos finales (Klein y Sander, 2007). Se postula que algunos de estos atributos mostrarán variaciones dentro de un mismo estado ontogenético en relación al tamaño corporal, mientras que otros se vincularán a transformaciones ontogenéticas que aparentemente no dependen del tamaño. En consecuencia, es posible encontrar caracteres que exhiben cambios con respecto al tamaño corporal en un mismo estadio ontogenético (Dumont, 2021). Ejemplos de estos caracteres incluyen la ornamentación del cráneo y el desarrollo de crestas para la inserción de la musculatura aductora de la mandíbula del cual fueron estudiados previamente por diversos autores (Dumont, 2021; Antelo, 2018). Por otro lado, entre los rasgos que varían entre individuos de diferentes edades se encuentran la morfología del hocico, el desarrollo y forma de los dientes caniniformes, así como la configuración del foramen premaxilar-maxilar.

Cuando se compara cráneos de tamaños relativamente similares, algunos presentan una ornamentación notoria. Además, se observa que el grado de ornamentación y el desarrollo de las crestas para la inserción muscular aumentan a medida que crece el tamaño corporal. Según las características observadas en nuestro individuo se podría suponer que es un ejemplar juvenil temprano, cuyo cráneo mide apenas 8 cm de longitud total y se aprecia una ornamentación reducida en el cráneo. A raíz de esto, se podría proponer que en el caso de *Notosuchus*, la ornamentación craneal está presente desde el momento de la eclosión de los individuos y se intensifica en las primeras etapas de la ontogenia después de la eclosión, según el tamaño que alcancen durante su crecimiento (Fernández Dumont, 2021). Esta tendencia se asemeja a lo observado en caimanes actuales (ej., *Caiman latirostris*) y en muchos reptiles, en donde la ornamentación craneal puede estar relacionada con factores como la edad, el sexo, combinaciones de factores genéticos y ambientales, como la disponibilidad de los alimentos.

En relación a los rasgos cuya variación se interpreta como vinculada a la ontogenia, se destaca el contorno del hocico. Se observa que el hocico se ensancha lateralmente y adquiere una forma más redondeada en un espécimen subadulto. Por otro lado, en un espécimen juvenil, el contorno del hocico es más angosto en dirección lateromedial y presenta una forma triangular (tal es el caso de nuestro espécimen). Este aumento relativo en el ancho del hocico durante el desarrollo ontogenético también es observable en especies contemporáneas como *Alligator*

sinensis, *Crocodylus acutus*, *Mecistops cataphractus* y *Tomistoma schlegelii* (Piras et al., 2010), así como en *Caiman latirostris* (Fernández Blanco, 2018).

Otro rasgo que experimenta cambios con la ontogenia es el desarrollo en diámetro (y posiblemente en extensión dorsoventral) del diente caniniforme. Su tamaño puede ser inferido a partir del espacio en el alvéolo, en el caso del espécimen juvenil, el diámetro de este diente es comparativamente más pequeño en relación al de un espécimen subadulto. Además, se observa una variación en la forma del diente caniniforme entre estos especímenes, pasando de una forma recta a una curvada. Esta variabilidad en la forma del diente podría también estar relacionada con un cambio ontogénico que requiere un análisis más detallado en una muestra más amplia de ejemplares que incluya material postcraneal, como huesos largos asociados que permitan realizar análisis de esqueletocronología.

Investigaciones recientes sobre la variación ontogénica del cráneo en *Caiman yacare* y *Caiman latirostris*, mediante el uso de morfometría geométrica, han señalado una correlación entre las transformaciones craneales y las variaciones en la dieta a lo largo de la ontogenia (Fernández Blanco et al., 2018). En estas especies, los juveniles se alimentan de invertebrados pequeños, mientras que los adultos se alimentan de vertebrados más grandes. Este cambio en la dieta conlleva modificaciones morfológicas en el cráneo. Cambios similares en la dieta a lo largo de la ontogenia también han sido documentados en otras especies de cocodrilos (Cott 1961; Webb y Messel 1978; Hutton 1987; Webb et al. 1991; Cleuren y de Vree 2000). En particular, el mayor desarrollo del diente caniniforme durante la ontogenia ha sido reportado e interpretado como una adaptación para la captura y manipulación de presas más grandes (Erickson et al., 2012). Dicho de esta forma, nuestro ejemplar tiene una forma del caniniforme más puntiaguda y pequeña lo que nos podría estar indicando que era carroñero. Otra característica que nos conduce a deducir esto es que posee un cráneo más robusto (hocico ancho y corto), el cual le permitiría un mejor desempeño en ambientes costeros asociados a mucha vegetación, en donde los movimientos (tanto para la locomoción como para la captura del alimento) son más restringidos. En cambio, se necesitaría un cráneo más grande y fuerte para que el cocodrilo pueda alimentarse de grandes vertebrados; esto conducirá a que sea mayor la fuerza y resistencia de mordida (Fernández Blanco et al., 2014)

En relación al foramen premaxilar-maxilar, se observa que en un ejemplar juvenil se encuentra ligeramente abierto en la dirección ventral y tiene una forma semicircular denotada principalmente gracias a su contorno posterior (Fig. 6.5). En contraste, en un espécimen subadulto, este foramen es de forma circular y está cerrado. La existencia de un foramen que está abierto hacia la dirección ventral y tiene una forma ovalada, fortalece aún más la noción de que este ejemplar es un individuo en etapa juvenil en desarrollo.

Con respecto a la ubicación del foramen *intermandibularis oralis* en la cara medial del esplenial, se observa que esta posición no varía entre los individuos asignados a los estadios ontogenéticos identificados (aquellos individuos cuyas edades se estimaron mediante osteohistología por diversos autores) (Dumont, 2021). Sin embargo, en el espécimen juvenil de la muestra (como se mencionó previamente), se observa que el foramen *intermandibularis oralis* se encuentra en una posición más posterior. Por lo tanto, podría plantearse la posibilidad de que, a lo largo del desarrollo ontogenético, este foramen se desplace hacia una posición más anterior. Esta suposición podría estar relacionada con un mayor crecimiento anteroposterior del esplenial en la región posterior al foramen. Otra característica que se observa es una raíz dental poco desarrollada lo que nos estaría indicando posiblemente la presencia de un *Notosuchus* juvenil. No obstante, es importante destacar que esta hipótesis requiere de una evaluación más exhaustiva para ser confirmada.

Otra característica es el contacto maxilar-yugal que es observada claramente en nuestro ejemplar. Es importante resaltar que el maxilar no se sobrepone al yugal, ya que este último es notablemente pequeño y muestra características craneales típicas de individuos juveniles. Además de su tamaño relativo (cráneo de 8 cm) y las características previamente mencionadas, se observaron otros rasgos que sugieren una temprana etapa de desarrollo. De manera similar a lo que ocurre en los individuos juveniles de todas las especies contemporáneas de cocodrilos, este ejemplar presenta órbitas oculares de gran tamaño en proporción al resto del cráneo. También se observa una falta de protuberancia en el maxilar en la ubicación correspondiente al tercer diente maxilar, algo que se asemeja al patrón observado en especímenes juveniles.

10. Conclusiones

En esta sección se expone las conclusiones derivadas de la evaluación de los objetivos formuladas en este TFL. En consonancia con el objetivo principal de este trabajo, que es examinar minuciosamente la anatomía craneal de un posible nuevo espécimen de *Notosuchus*, se presentan las siguientes observaciones y deducciones (teniendo en cuenta además los objetivos específicos):

En cuanto a la estratigrafía analizada del cual se extrajo dicho material inédito, se pudo llegar a la conclusión que en la Formación Bajo de la Carpa tenemos dos conjuntos de fauna claramente diferenciadas, en el cual se distinguen por su ubicación relativa en la estratigrafía. Donde nuestro ejemplar pertenece a la asociación "faunística pequeña" al igual que una gran cantidad de dinosaurios, cocodrilos, serpientes y nichos de huevos, lo que permitió que las condiciones ambientales y tafonómicas favorezcan buenas condiciones de preservación de una gran cantidad de fósiles. Estos estratos están relacionados a entornos eólicos en donde predominan los afloramientos de areniscas, lo que tienden a poseer condiciones que favorecen la fosilización tales como una tasa de sedimentación alta y la presencia de minerales que pueden reemplazar los tejidos orgánicos (como es el caso de la calcita en nuestro ejemplar).

Se pudo realizar una descripción detallada de la osteología del material inédito con número de colección 58 MUC Pv 1600, del cual fue colectado en el campus universitario de la Universidad Nacional del Comahue, en donde se concluyó que corresponde a la especie *Notosuchus terrestris*. Esto se pudo determinar gracias a la presencia de las automorfias de *Notosuchus terrestris* presente en 58 MUC Pv 1600 y que fueron detalladas en el presente trabajo. De las cuales las más notorias son un proceso anterior de la sínfisis dentaria largo; margen dorsal de la fenestra mandibular externa con una proyección ventral formada por una fina lámina del surangular; el ectopterigoides se extiende a lo largo del margen lateral de la abertura coanal y excluyéndolo el pterigoides de la gran orbita. Algo novedoso de dicho espécimen es que tenemos la *crista cranii frontalis* bien desarrollada y con forma de "Y", en donde por lo general este tiende a tener una forma recta en los demás especímenes.

Se propuso que ciertos rasgos varían dentro de un mismo estadio ontogenético en función del tamaño corporal, mientras que otros rasgos están vinculados a transformaciones ontogenéticas independientes del tamaño. En este sentido, los caracteres que exhiben variaciones

en función del tamaño corporal incluyen la ornamentación craneal y el desarrollo de las crestas para la inserción de la musculatura aductora mandibular. Por otro lado, los caracteres que presentan variaciones entre los especímenes de diferentes edades abarcan el contorno del hocico, el desarrollo y la forma del diente caniniforme, así como el contorno del foramen premaxilar-maxilar. Se destaca el contorno del hocico como una variación vinculada a la ontogenia del cual vemos que tiene una forma triangular lo que nos da hincapié, además de otras características descriptas anteriormente, que 58 MUC Pv 1600 es un *Notosuchus terrestris* en un estadio ontogenético juvenil.

Finalmente, gracias a las comparaciones realizadas de los análisis filogenéticos de diversos autores, se pudo comprender las relaciones de parentesco y la evolución de este grupo de reptiles conocido como Notosuchia. Presenta ciertas sinapomorfias que las comparte con otros grupos, como por ejemplo Uruguaysuchidae el cual tiene un foramen vascular en la barra postorbital. También tiene características compartidas con otros notosúquidos como una barra estrecha situada entre la órbita y la fenestra supratemporal (la comparten con *Araripesuchus gomesii*, *Comahuesuchus*, *Caipirasuchus* y *Yacararani*). La exclusión del complejo supraoccipital-epióticos de la tabla craneana es una característica que se comparte con varios crocodyliformes, como protosúquios, Pholidosauridae, *Alligator*, y Peirosauridae. El ancho de la tabla craneana es menor al ancho de la base del hocico lo comparte con los Peirosauridae argentinos. Y, por último, el desarrollo relativo de la *crista cranii frontalis*, una estructura en la parte frontal del cráneo, es compartido específicamente entre *Araripesuchus patagonicus* y *A. buitreaensis*.

A pesar de que los resultados alcanzados en este TFL son satisfactorios al lograr cumplir con la mayoría de los objetivos propuestos, han surgido nuevas incógnitas que requieren ser abordadas en investigaciones futuras. De esta manera:

- Se pretende llevar a cabo tomografías computarizadas y microtomografías adicionales sobre el material craneal en el contexto de este TFL, con el propósito de examinar la neuroanatomía y presentar más información sobre las estructuras neumáticas en estos especímenes de cocodrilos.



- Llevar a cabo análisis anatómicos detallados y microanatómicos centrados en la dentición, con el objetivo de dar a conocer los hábitos alimenticios y obtener información vinculada con los hábitos de vida.
- Realizar un análisis filogenético profundo en el cual se pueda incorporar este espécimen en estudio.

Bibliografía

Asencio, M.G. 2021. Estratigrafía y paleontología de los afloramientos cretácicos de la ciudad de neuquén y su interpretación paleoambiental. Trabajo final de licenciatura.

Andrade, M.B., Bertini, R.J., y Pinheiro, A.E.P. 2006. Observations on the palate and choanae structures in Mesoeucrocodylia (Archosauria, *Crocodylomorpha*): phylogenetic implications. *Revista Brasileira de Paleontologia* 9 (3): 323 – 332.

Antelo, R., Ayar Zaguez, A.J., Hernández, O., Castroviejo, J. 2008. Biología del cocodrilo o caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en la Estación Biológica El Frío, Estado Apure (Venezuela).

Augusta, B.G. 2013. [Revisão sistemática e ontogenética dos materiais cranianos atribuídos ao gênero *Mariliasuchus* (*Crocodyliformes*, *Notosuchia*) e suas implicações taxonômicas e paleobiológicas. Universidade de São Paulo, Tesis, 303 p.].

Bazan, E.N., 2018. Estudio litofacial y paleoambiental de los depósitos del Grupo Neuquén (Cretácico Superior) aflorantes en las bardas de Plottier, provincia del Neuquén. Trabajo Final de Licenciatura.

Barrios, F. T., Bona, P.; Carabajal, A. P., Gasparini, Z., 2018. Re-description of the cranio-mandibular anatomy of *Notosuchus terrestris* (*Crocodyliformes*, *Mesoeucrocodylia*) from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Cretaceous Research* 83: 3-39.

Barrios, F. T. 2021. El neurocráneo de los *notosúquios* (*Crocodyliformes*) del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Patagonia, Argentina): morfología endocraneana y sus inferencias paleoneurológicas. Repositorio Institucional de la UNLP. Tesis de doctorado.

Benton, M.J. y Clark, J.M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. En: Benton, M.J. (Editor). *The phylogeny and classification of the tetrapods*, Clarendon Press, Oxford. p. 295 – 338.

Bonaparte, J.F., 1991. Los vertebrados fósiles de la Formación Río Colorado, de la Ciudad de Neuquén y cercanías, Cretácico Superior, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 4, 16e123.

Brochu, C.A. 1999. Phylogenetics, taxonomy, and historical biogeography of Alligatoroidea. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* 6, *Journal of Vertebrate Paleontology* 19 (2): 9 – 100.

Brochu, C.A. 2001. Crocodylian snouts in space and time: phylogenetic approaches toward adaptive radiation. *Integrative and Comparative Biology* 41 (3): 564 -587

Buckley, G.A. y Brochu, C.A. 1999. An enigmatic new crocodile from the Upper Cretaceous of Madagascar. *Special Papers in Palaeontology* 60: 149 – 175.

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

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

Buffetaut, E. 1982. Radiation évolutive, paléoécologie et biogéographie des crocodiliens mésosuchiens. *Mémoires de la Société Géologique de France (Nouvelle Série)*. Mémoire N° 142. Paris, Francia, 82 p.

Buscaglioni, A. D., Calvo, J.O., Gasparini, Z., Ortega, F. 2010. A new species of *Araripesuchus* (*Crocodylomorpha*, *Mesoeucrocodylia*) from the lower Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20: 57-76.

Carvalho, I.S., Teixeira, V.P.A., Ferraz, M.L.F., Ribeiro, L.C.B., Martinelli, A.G., Neto, F.M., Sertich, J.J.W., Cunha, G.C., Cunha, I.C. y Ferrz, P.F. 2011. *Campinasuchus dinizi* gen. et sp. nov., a new Late Cretaceous baurusuchid (*Crocodyliformes*) from the Bauru Basin, Brazil. *Zootaxa* 2871: 19 – 42.

Clark, J.M. 1986. [Phylogenetic relationships of the *Crocodylomorph* Archosaurs.

Clark, J.M. 1994. Patterns of evolution in Mesozoic *Crocodyliformes*. En: Fraser, N.C. y Sues, H.D. (Editores), In the shadow of the dinosaurs: early Mesozoic tetrapods, Cambridge University Press, p. 84 – 97.

Cleuren J. O. H. A. N. y De Vree F. 2000. Feeding in crocodylians. Feeding: form, function, and evolution in tetrapod vertebrates, 337-358.

Coria, R.A., Salgado, L. 1996. A basal iguanodontian (Ornithischia Ornithopoda) from the Late Cretaceous of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16: 445-457.

Coria, R. A., Ortega F., Arcucci, A. B., Currie, P. J. 2019. Un nuevo y completo peirosáurido (*Crocodyliformes*, *Notosuchia*) de la Sierra Barrosa (Santonian, Cretácico Superior) de la Cuenca Neuquina, Argentina. *Investigación del Cretácico* 95. 89-105.

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

Colbert, E.H. 1946a. The Eustachian Tubes in the Crocodylia. *Copeia* (1): 12 – 14.

Endres, F.N. y Apesteguía, S. 2013. Un primer vistazo al endocráneo y estructuras asociadas de *Araripesuchus buiterraensis* Pol y Apesteguía, 2005 (*Crocodyliformes*). XXVII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, La Rioja.

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

Fernández-Blanco M.V., Cassini G.H., Bona P., 2014. Variación morfológica craneana en caiman (alligatoridae, caimaninae): estudio morfogeométrico de la ontogenia de las especies *Caiman latirostris* y *Caiman yacaré*. Vol. 16, Nº 1, pp. 16-30.

Fernández-Blanco 2018. Análisis morfológico del esqueleto de las especies argentinas

del género *Caiman* (*Alligatoridae: Caimaninae*): aportes al conocimiento de la historia evolutiva de los alligatósidos sudamericanos. Tesis, 233pp.

Fernández-Dumont, M.L., Bona, P., Barrios, F., Paulina-Carabajal, A. y Apesteguía, S. 2017a. Estudio preliminar del endocast de un ejemplar de *Araripesuchus* (Crocodyliformes, Uruguaysuchidae): aportes al conocimiento de la neuroanatomía de los notosúquios. Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina, San Luís.

Fernández-Dumont, M.L., Bona, P., Pol, D. y Apesteguía, S. 2020. New anatomical information on *Araripesuchus buitreaensis* with implications for the systematics of Uruguaysuchidae (Crocodyliformes, Notosuchia). *Cretaceous Research*.

Fernández-Dumont, M.L. 2021. Anatomía craneana y postcraneana de *Araripesuchus buitreaensis* pol y apesteguía, 2005 (*Crocodyliformes: mesoeucrocodylia*): sus implicancias en la historia filogenética del género *Araripesuchus* Price, 1959. Repositorio Institucional de la UNLP. Tesis de doctorado.

Fernández M. S., García R. A., Fiorelli L., Scolaro A., Salvador R., Cotaro, C., Kaiser, G. y Dyke, G., 2013. A Large Accumulation of Avian Eggs from the Late Cretaceous of Patagonia (Argentina) Reveals a Novel Nesting Strategy in Mesozoic Birds. *PLoS ONE* 8(4): e61030.

Fischer, G. 2022. Registro fósil de la Formación Bajo de la Carpa (Cretácico superior), en el área natural protegida de paso córdoba (Río Negro, Argentina): implicancias paleoecológicas y paleobiológicas e inferencias paleoambientales. Trabajo Final de grado.

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

Fiorelli, L.E., Calvo, J.O. 2007. New remains of *Notosuchus Terrestris* Smith Woodward, 1896 (*Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia*) from Late Cretaceous

Fiorelli, L.E. y Calvo, J.O. 2008. New remains of *Notosuchus terrestris* Woodward,

1896 (*Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia*) from Late Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 66 (1): 83 – 124.

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

Garrido, A.C. 2010. Estratigrafía del Grupo Neuquén, Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (República Argentina): Nueva propuesta de ordenamiento litoestratigráfico. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Nueva Serie* 12 (2): 121-177.

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

Gasparini, Z.B. 1971. Los Notosuchia del Cretácico de América del Sur como un Nuevo Infraorden de los Mesosuchia (*Crocodylia*). *Ameghiniana* 8 (1): 83 – 103.

Gasparini, Z.B. 1972. Los *Sebecosuchia* (*Crocodylia*) del territorio argentino. Consideraciones sobre su “status” taxonómico. *Ameghiniana* 9 (1): 23 – 34.

Gasparini, Z.B. 1981. Los *Crocodylia* fósiles de la Argentina. *Ameghiniana* 18 (3 – 4): 177 – 205.

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

Gebelli M.F., 2014. “Desarrollo Individual. Análisis de la ontogenia del comportamiento. Facultad de Psicología Universidad de Buenos Aires.

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

Herrero Ducloux, A. 1938. Reconocimiento de la zona situada entre la vía férrea, el río

Neuquén y el meridiano de Plaza Huincul. En: Fossa Mancini, E., Feruglio, E. y Yussen de Campana, J. C. (eds.) Una reunión de geólogos de Y.P.F. y el problema de la terminología estratigráfica. Boletín de Informaciones Petroleras 15(171): 1-67, Buenos Aires

Holliday, C.M., y Witmer, L.M. 2007. Archosaur adductor chamber evolution: integration of musculoskeletal and topological criteria in jaw muscle homology. *Journal of Morphology* 268 (6): 457 – 484.

Holliday, C.M., y Witmer, L.M. 2009. The epipterygoid of crocodyliforms and its significance for the evolution of the orbitotemporal region of eusuchians. *Journal Vertebrate Paleontology* 29 (3): 715 – 733.

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

Iordansky, N.N. 1964. The jaw muscles of the crocodiles and some relating structures of the crocodilian skull. *Anatomischer Anzeiger* 115 (3): 256 – 280.

Iordansky, N.N. 1973. The skull of the *Crocodylia*. En: Gans, C. y Parsons, T.S. (Editores), *Biology of the Reptilia*, Volume 4, Morphology D, Chapter 3, Academic Press, p. 201 – 262.

Klein N. y Sander P. M. 2007. Bone histology and growth of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus engelhardti* von Meyer, 1837 from the Norian bonebeds of Trossingen (Germany) and Frick (Switzerland). *Special Papers in Palaeontology* 77, 169.

Kley, N.J., Sertich, J.J.W., Turner, A.H., Krause, D.W., O'Connor, P.M., y Georgi, J.A. 2010. Craniofacial morphology of *Simosuchus clarki* (*Crocodyliformes: Notosuchia*) from the Late Cretaceous of Madagascar. En: Krause, D.W. y Kley, N.J. (Editores.), *Simosuchus clarki* (*Crocodyliformes: Notosuchia*) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Memoir of the Society of Vertebrate Paleontology* 10: 13 – 98.

Leardi, J., Fiorelli, L., Gasparini, Z. 2015. Redescription and reevaluation of the taxonomical status of *Microsuchus schilleri* (*Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia*) from the

Upper Cretaceous of Neuquén, Argentina. *Cretaceous Research*, 52: 153-166.

Leardi, J.M., Pol, D. y Clark, J.M. 2017. Detailed anatomy of the braincase of *Macelognathus vagans* Marsh, 1884 (Archosauria, Crocodylomorpha) using high resolution tomography and new insights on basal crocodylomorph phylogeny. *PeerJ* 5:e2801.

Leardi, J. M., Pol, M., Gasparini, Z. 2018. New Patagonian *baurusuchids* (*Crocodylomorpha*; *Notosuchia*) from the Bajo de la Carpia Formation (Upper Cretaceous; Neuquén, Argentina): New evidences of the early sebecosuchian diversification in Gondwana. *Comptes Rendus Palevol* 17 (2018) 504 - 521.

Lecuona, A., Pol, D. 2008. Morphologie dentaire de *Notosuchus terrestris* (*Notosuchia*; *Mesoeucrocodylia*): nouvelles données et implications. *Comptes Rendus Palevol*, 7 (7): 407-417.

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

Martinelli, A.G., 2003. New cranial remains of the bizarre *Notosuchid Comahuesuchus brachybuccalis* (Archosauria, *Crocodyliformes*) from the Late Cretaceous of Río Negro Province (Argentina). *Ameghiniana*, 40 (4): 559-572.

Martinelli, A.G., Agnolín, F.L., y Ezcurra, M.D. 2021. Unexpected new lizard from the Late Cretaceous of southern South America sheds light on Gondwanan squamate diversity. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”*, n.s., 23(1): 57-80.

Nascimento, P.M. y Zaher, H. 2011. The skull of the Upper Cretaceous baurusuchid crocodile *Baurusuchus albertoi* Nascimento y Zaher 2010, and its phylogenetic affinities. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: S116 – S131.

Ortega, F., Gasparini, Z., Buscalioni, A. y Calvo, J., 2000. A new species of *Araripesuchus* (*Crocodylomorpha*, *Mesoeucrocodylia*) from the Lower Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20 (1): 57 – 76.

Ortega, F. 2004. [Historia evolutiva de los cocodrilos Mesoeucrocodylia. Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Madrid, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, 350 p. Inédita].

O'Connor, P.M., Sertich, J.J.W., Stevens, N.J., Roberts, E.M., Gottfried, M.D., Hieronymus, T.L., Jinnah, Z.A., Ridgely, R., Ngasala, S.E. y Temba, J. 2010. The evolution of mammal-like crocodyliforms in the Cretaceous period of Gondwana. *Nature* 466: 748 – 751.

Ösi, A., 2013. The evolution of jaw mechanism and dental function in heterodont crocodyliforms. *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology*.

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

Pol, D. 2005. Postcranial remains of *Notosuchus terrestris* Smith-Woodward (*Archosauria: Crocodyliformes*) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 42 (1): 21-38.

Pol, D. y Gasparini, Z. 2009. Skull anatomy of *Dakosaurus andiniensis* (*Thalattosuchia: Crocodylomorpha*) and the phylogenetic position of Thalattosuchia. *Journal of Systematic Palaeontology* 7 (2): 163 – 197.

Pol, D. y Larsson, H.C.E. 2011. 1st Symposium on the evolution of crocodyliforms. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: S1 – S6.

Pol, D., Leardi, J.M., Lecuona, A. y Krause, M. 2012. Postcranial anatomy of *Sebecus icaeorhinus* (Crocodyliformes, Sebecidae) from the Eocene of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32 (2): 328 – 354.

Pol, D., Nascimento, P.M., Carvalho, A.B., Riccomini, C., Pires-Domingues, R.A. y Zaher, H. 2014. A new notosuchian from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of advanced notosuchians. *PLoS ONE* 9 (4).

Pol, D. y Leardi, J.M. 2015. Diversity patterns of *Notosuchia* (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) during the Cretaceous of Gondwana. En: Fernández, M. y Herrera, Y. (Editores), Reptiles Extintos – Volumen en Homenaje a Zulma Gasparini. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina 15 (1): 172 – 186.

Powell, J.E., 1986, Revisión del titanosáuridos de América del Sur, dissertation Universidad Nacional de Tucumán.

Price, L.I. 1950. On a new crocodylian, *Sphagesaurus*, from the Cretaceous of the State of São Paulo, Brazil. Anais Academia Brasileira de Ciencias 22: 77 – 83.

Rodríguez M.A., 2000. Cocodrilos (Archosauria: Crocodylia) de la Región Neotropical. Biota Colombiana 1 (2) 135 - 140, 2.

Sereno, P.C. y Larsson, C.E. 2009. Cretaceous crocodyliforms from the Sahara. Zookeys 28: 1 – 143.

Schumacher, G.H. 1973. The head muscles and hyolaryngeal skeleton of turtles and crocodylians. En: Gans, C. y Parsons, T.S. (Editores), Biology of the Reptilia. Volume 4, Morphology D, Chapter 2, Academic Press, p. 101 – 199.

Schweitzer, M. H., Jackson, F. D., Chiappe, L. M., Schmitt, J. G., Calvo, J. O. y Rubilar, D. E., 2002. Late Cretaceous avian eggs with embryos from Argentina. Journal of Vertebrate Paleontology 22:191-195

Sertich, J.J.W. y O'Connor, P.M. 2014. A new crocodyliform from the middle Cretaceous Galula Formation, southwestern Tanzania. Journal of Vertebrate Paleontology 34: 576 – 596.

Sereno, P.C., Larsson, H.C.E. Sidor, C.A. y Gado, B. 2001. The giant crocodyliform Sarcosuchus from the Cretaceous of Africa. Science 294: 1516 – 1519.

Simpson, G.G. 1937. New reptiles from the Eocene of South America. American Museum Novitates 927, 3 p.

Smith-Woodward, A.S., 1896. On Two Mesozoic Crocodilians, *Notosuchus* (genus novum) and *Cynodontosuchus* (genus novum), from the Red Sandstones of the Territory of Neuquen (Argentine Republic). *Anales del Museo de la Plata, Paleontología*, 4: 1-20.

Smith-Woodward, A. 1901. On some extinct reptiles from Patagonia, of the genera *Miolania*, *Dinilysia* and *Genyodectes*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1: 169-184.

Turner, A.H. 2006. Osteology and phylogeny of a new species of *Araripesuchus* (*Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia*) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Historical Biology* 18: 255–369.

Turner, A.H. y Calvo, J.O. 2005. A new sebecosuchian crocodyliform from the late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25 (1): 87 – 98.

Turner, A.H. y Sertich, J.J.W. 2010. Phylogenetic history of *Simosuchus clarki* (*Crocodyliformes: Notosuchia*) from the Late Cretaceous of Madagascar. En: D.W. Krause y N.J. Kley (Editores), *Simosuchus clarki* (*Crocodyliformes: Notosuchia*) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Memoir of the Society of Vertebrate Paleontology* 10, p. 177–236.

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

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

Woodward, A.S. 1896. On two Mesozoic crocodilians, *Notosuchus* (genus novum) and *Cynodontosuchus* (genus novum), from the red sandstones of the Territory of Neuquén (Argentine Republic). *Anales del Museo de La Plata* 4:1 – 20.

Wu, X.-C., Brinkman, D.B. y Lu, J.-C. 1994. A new species of *Shantungosuchus* from the Lower Cretaceous of Inner Mongolia (China), with comments on *S. chuhsienensis* Young, 1961 and phylogenetic position of the genus. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14 (2): 210–

Universidad Nacional del Comahue
Trabajo Final de Licenciatura en Ciencias Geológicas
Tomás Jalil
229.

