

MATERIAL POSTCRANEANO DE *PROTEROCHAMPSA BARRIONUEVOI* REIG 1959 (DIAPSIDA: ARCHOSAURIFORMES) DEL TRIÁSICO SUPERIOR DEL CENTRO-OESTE DE ARGENTINA



M. JIMENA TROTTEYN

Instituto de Geología, Universidad Nacional de San Juan, Avenida Ignacio de la Roza 590 (O), J5402DCS Rivadavia, Argentina - Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). jtrotteyn@unsj.edu.ar

Resumen. Los proterochámpsidos son miembros del clado Archosauriformes y se distinguen del resto por presentar cráneo predominantemente deprimido, transversalmente expandido en el extremo posterior, hocico angosto y alargado longitudinalmente, y narinas ubicadas sobre la línea media, ausencia de postfrontal y presencia de pie asimétrico. La familia Proterochampsidae se compone de cinco géneros presentes en las formaciones triásicas de Argentina y Brasil. En esta familia se incluye la especie argentina *Proterochampsia barrionuevoi* Reig, proveniente de la Formación Ischigualasto (Triásico Superior). Este taxón era conocido por el cráneo y algunas vértebras cervicales, pero el resto del material poscraneano era totalmente desconocido hasta el presente. En esta contribución se describe detalladamente un ejemplar de *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606), incluyendo el cráneo, toda la serie vertebral, escápulas, coracoides, cintura pélvica, húmero derecho, radio y ulna del mismo lado, ambos fémures y miembro posterior derecho casi completo. Asimismo se presenta una diagnosis enmendada para la especie, constando de los siguientes caracteres neurocraneales diagnósticos: depresión semilunar expuesta ventrolateralmente, fosa basiesfenoidea rodeada rostralmente por un reborde con forma de "V" con sus ramas convexas. Entre los caracteres que diferencian a *P. barrionuevoi* de la especie brasilera *P. nodosa* se citan: angostamiento anterior del hocico menos gradual que el de *P. nodosa*, occiput más deprimido, narinas lanceoladas con ambos extremos aguzados y frontal menos irregular que el de *P. nodosa*.

Palabras clave. Archosauriformes. *Proterochampsia*. Triásico. Postcráneo. Gastralía.

Abstract. POSTCRANIAL MATERIAL OF *PROTEROCHAMPSA BARRIONUEVOI* REIG, 1959 (DIAPSIDA: ARCHOSAURIFORMES) FROM THE UPPER TRIASSIC OF CENTRAL-WESTERN ARGENTINA. Proterochampsids are members of the clade Archosauriformes, a group distinguished from others because of its depressed skulls transversely expanded at the posterior end, narrow and longitudinally long snout, nares located close to the midline, absence of postfrontals, and presence of an asymmetric pes. The family Proterochampsidae includes five genera recorded in Triassic formations of Argentina and Brazil. In this family is included the Argentinean species *Proterochampsia barrionuevoi* Reig, from the Late Triassic Ischigualasto Formation. This taxon was known from skulls and cervical vertebrae, but the rest of the postcranium remained unknown until now. Herein, a new and almost complete specimen of *Proterochampsia barrionuevoi* is described in detail (PVSJ 606). The specimen includes skull, complete vertebral series, scapulae, coracoids, pelvic girdle, right humerus, right radius and ulna, both femora, and complete right hindlimb. An emended diagnosis considering neurocranial features –semilunar depression ventrolaterally exposed, basisphenoidal fossa surround by a rostral V-shaped ridge with convex branches– is provided. The features distinguishing *P. barrionuevoi* from the Brazilian species *P. nodosa* are: snout becoming narrow anteriorly in a less gradual manner than in *P. nodosa*, lower occiput, nares lanceolate with narrow anterior and posterior ends, and frontal less irregular than in *P. nodosa*.

Key words. Archosauriformes. *Proterochampsia*. Triassic. Postcranium. Gastralía.

Los proterochámpsidos son parte de una agrupación natural de diápsidos denominada Archosauriformes, un clado que incluye a "Proterosuchidae", Erythrosuchidae, *Euparkeria capensis* Broom, 1913, y Archosauria (Gauthier, 1986; Gauthier *et al.*, 1989; Sereno, 1991; Parrish, 1993; Brochu, 2001). Durante las décadas de 1960 y 1970 los proterochámpsidos fueron asignados a diferentes clados dentro de los archosauriformes, incluyendo propuestas de relaciones filogenéticas cercanas con cocodrilos basales (Reig, 1959, 1970; Sill, 1967) o fitosaurios (Walker, 1968). El descubrimiento de nuevos taxones provenientes de la Formación Los Chañares llevó a Romer (1971)

y Bonaparte (1971) a descartar las hipótesis antes mencionadas, induciendo a Romer (1971) a incluir todos estos taxones dentro de la Familia Proterochampsidae (familia erigida originalmente por Sill, 1967). Estudios sistemáticos subsiguientes aceptaron las hipótesis filogenéticas de Romer (*e.g.*, Benton y Clark, 1988; Sereno, 1991). Complementariamente, Sereno y Arcucci (1990) y Sereno (1991) propusieron que los proterochámpsidos son el grupo hermano de Archosauria y esta hipótesis fue soportada por análisis filogenéticos numéricos posteriores (*e.g.*, Parrish, 1993; Juul, 1994; Brusatte *et al.*, 2008) (Fig. 1). Sin embargo, en una contribución más reciente

te Dilkes y Sues (2009) reconocieron a *Younghesuchus sangbiensis* Wu, Liu y Li, 2001 y *Turfanosuchus dabanensis* Young, 1973, como los arcosauriformes más cercanos a Archosauria, mientras que Desojo *et al.* (en prensa) y Ezcurra *et al.* (2010) encontraron a *Doswellia* Weems, 1980, y formas afines como taxón hermano del grupo corona. La Familia Proterochampsidae (Sill, 1967) se compone actualmente de seis especies distribuidas en cinco géneros: *Proterochampsia barrionuevoi* (Reig, 1959); *Proterochampsia nodosa* Barberena, 1982; *Chanaresuchus bonapartei* Romer, 1971; *Gualosuchus reigi* Romer, 1971; *Tropidosuchus romeri* Arcucci, 1990; y *Cerritosaurus binsfeldi* Bonaparte, 1971. Estas especies son endémicas de América del Sur, habiéndose encontrado en el Triásico de Brasil y Argentina (Price, 1946; Sill, 1967; Romer, 1971; Barberena, 1982; Arcucci, 1990; Dornelles, 1995; Ezcurra, 2010). Los géneros conocidos de Argentina son *Tropidosuchus* Arcucci, 1990 y *Gualosuchus* Romer, 1971, provenientes de la Formación Chañares (Triásico Medio), y *Proterochampsia barrionuevoi* de la Formación Ischigualasto (Triásico Superior) y *Chanaresuchus* Romer, 1971, este último registrado en las dos unidades antedichas. Las especies brasileras son *Cerritosaurus binsfeldi* Price, 1946 y *Proterochampsia nodosa* Barberena, 1982, procedentes de la Formación Santa María (Triásico Superior); adicionalmente se ha asignado un ejemplar al clado *Chanaresuchus/Gualosuchus*, del que no han podido darse mayores precisiones taxonómicas hasta el momento (Dornelles, 1990; Hsiou *et al.*, 2002; Machado y Kischlat, 2003; Raugust, 2009).

Los proterochámpsidos se caracterizan por un cráneo deprimido dorso-ventralmente, transversalmente expandido en el extremo posterior, hocico angosto y alargado anteriormente, la ausencia del postfrontal, la presencia de un pie asimétrico (Gauthier, 1984), ornamentación en parietales, frontales y nasales, frontales con la sección media elevada, borde orbital elevado, extensas proyecciones laterales sobre el prefrontal y

postorbital, narinas externas alargadas ubicadas posteriormente al extremo anterior del hocico y con una depresión anterior sobre el premaxilar, contacto entre prefrontal y maxilar separando el lacrimal del nasal, presencia de una muesca a lo largo del borde posteroventral de la fenestra infratemporal, placa externa a lo largo del borde dorsal del surangular, procesos transversos de la vertebras caudales más largos que el largo del centro y expandidos distalmente, así como reducción del dígito pedal V (Dilkes y Arcucci, 2009). Los dientes son delgados, largos y curvados hacia atrás. Las fenestras anteorbitales son relativamente grandes y las supratemporales pequeñas (Sill, 1967). Los autores que han revisado los miembros posteriores de estos animales coinciden en que los mismos poseen un tarso primitivo de tipo crurotarsal asimétrico (Arcucci, 1989). Funcionalmente eran cuadrúpedos, y se postula que su modo de vida variaba entre acuático y semi-acuático (Bonaparte, 1971; Romer, 1971, 1972; Arcucci, 1989, 1990; Sereno y Arcucci, 1990; Sereno, 1991).

Si bien se han realizado numerosos análisis filogenéticos incluyendo diferentes especies de proterochámpsidos (*e.g.*, Brusatte *et al.*, 2008; Dilkes y Sues, 2009; Nesbitt *et al.*, 2009), sus relaciones aún no han sido establecidas. Con el objeto de contribuir al conocimiento de la anatomía postcraneana de los proterochámpsidos, se presenta aquí una descripción detallada de la misma y se discuten nuevos caracteres del primer esqueleto postcraneano completo de *Proterochampsia barrionuevoi* Reig, también se presenta una diagnosis enmendada que incluye caracteres neurocraneales que definen la especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

El ejemplar utilizado para esta descripción está catalogado y depositado en el Instituto y Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de San Juan con la denominación PVSJ 606. El mismo consta de un esqueleto completo,

TABLA 1 - Listado de materiales utilizados para las comparaciones/ List of material used for comparisons

Especie	Fuente
Chanaresuchus bonapartei	Romer, 1972 y observación personal de PURL 05, PVL 4575
Tropidosuchus romeri	Arcucci, 1990 y observación personal de PVL 4601, 4602 y 4606
Euparkeria capensis	Ewer, 1965
Erythrosuchus africanus	Gower, 2003
Doswellia kaltenbachi	Dilkes y Sues, 2009
Vancleavea campi	Long y Murry, 1995; Parker y Barton, 2008; Nesbitt <i>et al.</i> , 2009
Cerritosaurus binsfeldi	Price, 1946; Bonaparte, 1971

con buena preservación pero deformado, presentándose con un aplastamiento dorsoventral. Las especies y ejemplares utilizados se presentan en la Tabla 1, en la cual se detalla la fuente de la información de cada taxón.

Abreviaturas institucionales. MACN-PV, Colección de Paleontología de Vertebrados del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina; MCZ, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, USA; PVL, Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; PVSJ, División Paleontología de Vertebrados, Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de San Juan, San Juan, Argentina; UFRGS, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Porto Alegre, Brasil.

Se utilizará en el presente aporte la denominación no formal “rauisúquidos” para designar al grupo no monofilético que incluye aquellos arcosaurios basales cuadrúpedos de hábitos terrestres mayores de 3 metros de longitud total con tarso cocodriliano normal (*sensu* Trotteyn *et al.*, en prensa).

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Subclase DIAPSIDA Osborn, 1903

Infraclase ARCHOSAUMORPHA von Huene, 1946

ARCHOSAURIFORMES Gauhtier *et al.*, 1989

Familia PROTEROCHAMPSIDAE Sill, 1967

Género *Proterochampsia* Reig, 1959

Especie tipo. *Proterochampsia barrionuevoi* Reig, 1959; por designación original.

Diagnosis. *Proterochampsia* es un arcosauriforme que se diferencia de los restantes diápsidos por la presenta de la siguiente combinación de caracteres: región temporal del cráneo fuertemente deprimida dorsoventralmente, narinas externas ubicadas posteriormente al extremo anterior del hocico, fenestra anteorbitaria, orbitas y fenestra supratemporal con orientación dorsal, ornamentación muy desarrollada conformada por crestas nodulares presentes en cráneo y mandíbulas, exclusión del yugal de la fenestra suborbital mediante el contacto del maxilar con el ectopterigoides, frontales fusionados, el premaxilar forma la mitad del borde medial de las narinas internas, nasales extendidos anteriormente a lo largo del borde medial de las narinas externas entre los procesos dorsales del premaxilar.

Diagnosis. *Proterochampsia* is an archosauriform showing the following combination of features: temporal surface of skull notably depressed, external nares placed posterior to the anterior top of the snout, anteorbital fenestra, orbits and supratemporal fenestra dorsally oriented, well-developed ornamentation comprising nodular crests on the skull and mandibles, jugal excluded from the suborbital fenestra by the contact of the maxillar and ectopterygoids, fused frontals, premaxillar forming half of the medial border of the inner nares, nasals extended anteriorly along the medial border of the external nares between the dorsals processes of the premaxillar.

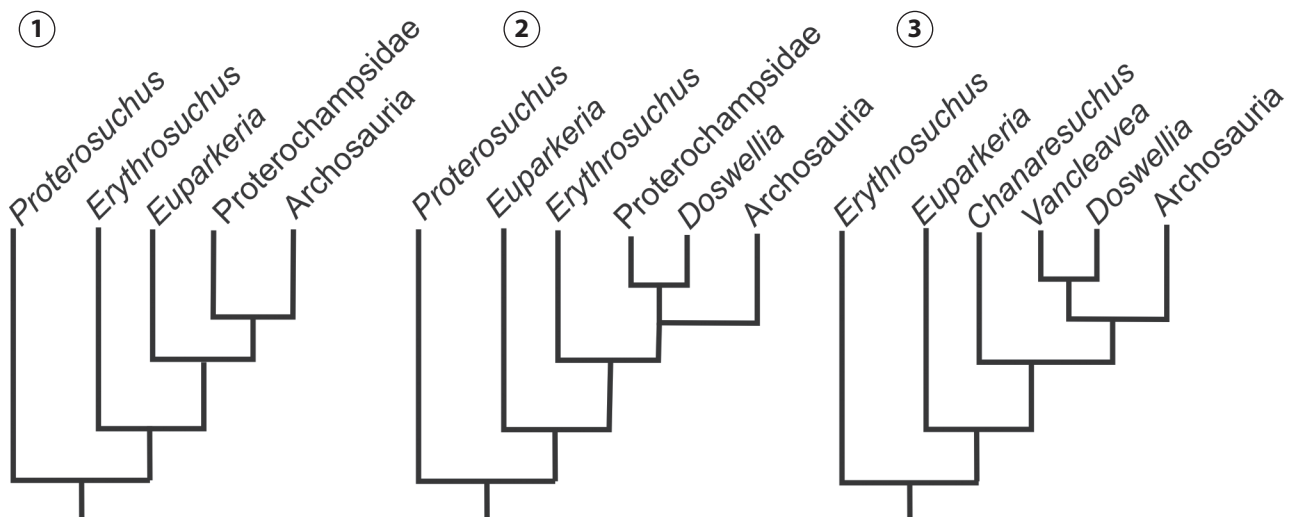


Figura 1. Hipótesis filogenéticas actuales de las relaciones de los proterochámpsidos con otros arcosauriformes. **1**, según Sereno y Arcucci (1990), Sereno (1990), Parrish (1991) y Juul (1994); **2**, según Dilkes y Sues (2009); **3**, según Ezcurra *et al.* (2010)/ *Current phylogenetic hypotheses of proterochampsid relationships with other archosauriforms. 1*, according to Sereno and Arcucci (1990), Sereno (1991), Parrish (1993), and Juul (1994); *2*, according to Dilkes and Sues (2009); *3*, according to Ezcurra *et al.* (2010).

Proterochampsia barrionuevoi* Reig, 1959*Figuras 2–17**

Holotipo. PVL 2963, cráneo, rama mandibular derecha completa y bien preservada, rama mandibular izquierda incompleta y pobremente preservada y vértebras cervicales. Procedente del Miembro Cancha de Bochas (Currie *et al.*, 2009), de la Formación Ischigualasto (Triásico Superior).

Diagnosis enmendada. *Proterochampsia barrionuevoi* se diferencia de *P. nodosa* al presentar un angostamiento anterior del hocico menos gradual, occipucio más deprimido dorsoventralmente, narinas lanceoladas con ambos extremos aguzados, fenestra infratemporal de exposición lateral, contorno del frontal menos irregular, con bordes predominantemente lisos (Dilkes y Arcucci, 2009). Entre los rasgos neurocraneales exclusivos de *P. barrionuevoi* se encuentra la depresión semilunar expuesta ventrolateralmente, fosa basiesfenoidea rodeada rostralateralmente por un reborde con forma de “V” con sus ramas convexas (Trotteyn y Haro, 2010).

Diagnosis. *Proterochampsia barrionuevoi* shows a less gradual narrowing of the anterior part of the snout than *P. nodosa*, the occiput is more depressed than the *P. nodosa*, nares elongated with sharp ends, infratemporal fenestra laterally exposed, frontal outline less irregular than in *P. nodosa* (Dilkes and Arcucci, 2009). Between the exclusive basicranial features of *P. barrionuevoi* is the ventrolaterally exposed semilunar depression, basisphenoidal fossa rostralaterally surrounded by a V-shaped rim with convex branches (Trotteyn and Haro, 2010).

Material referido. PVL 2057: cráneo y ambas ramas mandibulares. PVL 2058: restos de cráneo y ambas ramas mandibulares. MCZ 3408: cráneo completo, 13 vértebras articuladas y costillas. MACN-PV 18165: cráneo incompleto. PVSJ 77: cráneo completo y ambas ramas mandibulares. PVSJ 606: cráneo y ambas ramas mandibulares; serie presacra completa; vertebras sacras y cintura pélvica con alto

grado de aplastamiento; placa con costillas gatrales articuladas; ambas escápulas; coracoides izquierdo; ambos fémures; tibias; fibulas; pie derecho casi completo.

Horizonte y localidad. El holotipo y el material referido descrito por Sill (1967) provienen del nivel medio de la Formación Ischigualasto, Miembro Cancha de Bochas (Currie *et al.*, 2009). El ejemplar estudiado en este trabajo (PVSJ 606) proviene del mismo miembro de los niveles datados en $216,5 \pm 2,0$ millones de años (Carniano tardío–Noriano temprano) según la Carta Estratigráfica Internacional 2009 (International Commission on Stratigraphy)

DESCRIPCIÓN

El material postcraneano de *P. barrionuevoi* conocido hasta el momento (MCZ 3408) consistía en el complejo atlas-axis, la serie cervical, las primeras vértebras dorsales y costillas cervicales (Sill, 1967). Los nuevos materiales aquí descritos corresponden a un ejemplar depositado en el Instituto y Museo de Ciencias Naturales de San Juan (PVSJ 606) (Fig. 2). Este ejemplar presenta la serie cervical y dorsal completas, serie caudal anterior, gastralía, costillas cervicales y dorsales, ambas escápulas, coracoides derecho, húmero, radio y ulna derechos, pelvis completa pero desarticulada y miembro posterior derecho casi completo. En rasgos generales, el ejemplar PVSJ 606 presenta una buena preservación, pero es observable un marcado aplastamiento. Esto dificulta el reconocimiento de ciertas estructuras, particularmente en la cintura pélvica. El ejemplar está preservado de manera tal que todo el esqueleto presenta una curvatura a lo largo de su columna vertebral, por lo que las vértebras caudales llegarían hasta una región cercana al húmero (Fig. 3). Debido a ello se encuentra parte del zeugopodio en contacto con elementos pélvicos.

Serie vertebral. La serie presacra se compone de 23 vértebras

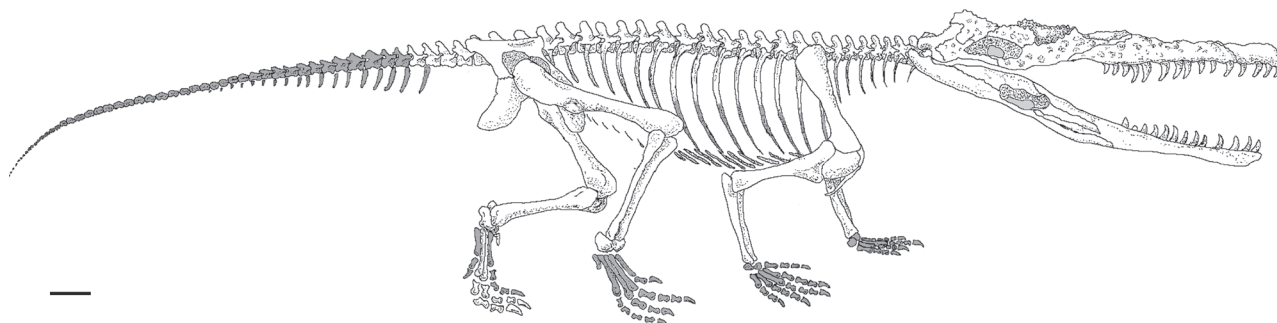


Figura 2. Reconstrucción de *Proterochampsia barrionuevoi* con medidas tomadas del ejemplar PVSJ 606. En gris las regiones faltantes. Escala= 10 cm/ Reconstruction of *Proterochampsia barrionuevoi* with measurements of specimen PVSJ 606. Missing regions shaded gray. Scale= 10 cm.

articuladas, todas ellas con un grado alto de aplastamiento dorsolateral, pero con buena preservación. En general, las vértebras presacras son cortas, altas y presentan un angostamiento transversal a la mitad del largo de sus centros lo que les otorga forma de carretel en vista ventral. Por otro lado, al igual que lo observado en el resto de los proterochámpsididos, las vértebras no tienen intercentros. Toda la columna vertebral (pre- y postsacra) presenta los arcos neurales desarticulados y desplazados de su posición original con respecto a la del cuerpo vertebral, lo cual indica que la sutura neurocentral estaría abierta en toda la serie. Debido a la compresión dorsolateral que sufrió el ejemplar (PVSJ 606), los arcos neurales se encuentran comprimidos y moderadamente desplazados lateralmente. Los cuerpos vertebrales no son fácilmente identificables ya que parte de ellos están ocultos por los arcos neurales.

Vértebras cervicales. Las vértebras cervicales son las más cortas de la serie vertebral, pero las espinas neurales parecen ser las más altas, haciendo que éstas sean las vértebras más altas de la serie (Fig. 4). El cuerpo vertebral es de contorno cuadrangular en vista lateral y ambas superficies articulares se ubican al mismo nivel. En vista lateral no se observan fosas sobre los cuerpos vertebrales. Ventralmente se observa una marcada quilla que recorre el cuerpo longitudinalmente y que comienza en la cara articular anterior terminando en la posterior. La forma de las espinas neurales es rectangular; las mismas tienen superficies laterales sin rugosidades y se encuentran notablemente inclinadas hacia atrás. El extremo dorsal de las espinas neurales cervicales no presenta ningún tipo de ensanchamiento tipo *spine table* (Dilkes, 1998; carácter 140) y sus bordes anterior y posterior son redondeados. El desarrollo anterior de las prezigapófisis supera el límite anterior del cuerpo vertebral, mientras que las postzigapófisis sobrepasan el borde posterior del cuerpo. Las pre- y postzigapófisis de las cervicales anteriores tienen una marcada inclinación anterodorsal, rasgo que se acentúa en las cervicales posteriores, donde las postzigapófisis alcanzan un ángulo de 50° con respecto al eje longitudinal de la serie vertebral. Las vértebras cervicales no presentan láminas en su arco como así tampoco articulaciones accesorias hipósforo-hipantro.

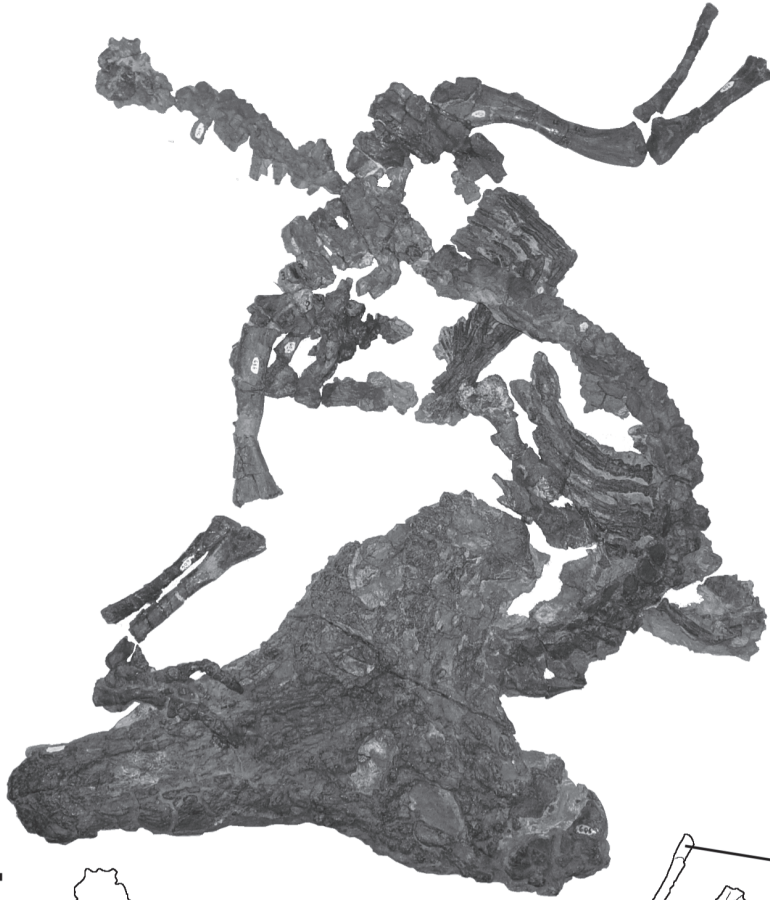
Vértebras dorsales. La forma del cuerpo vertebral es subrec-

tangular en vista lateral, siendo proporcionalmente más corto en las dorsales anteriores que en las posteriores, sin observarse fosas laterales en ninguna de ellas (Fig. 4). Los centros son anciclicos, con una marcada concavidad de la superficie lateral entre las caras articulares. En las dorsales anteriores se observa una quilla ventral, que recorre el cuerpo vertebral en toda su longitud y que no se encuentra en las dorsales posteriores. Las espinas neurales dorsales son más bajas y más largas anteroposteriormente que las cervicales. Las espinas neurales dorsales también se encuentran levemente inclinadas hacia atrás y no presentan ensanchamiento transversal en su extremo dorsal (Dilkes, 1998; carácter 85) (Fig. 5). La base del arco neural alcanza anteriormente las prezigapófisis con una leve curvatura, y posteriormente, por debajo de las postzigapófisis, presenta una marcada curvatura, de manera que forma una amplia muesca entre las postzigapófisis y la base de la espina neural, a la que se le atribuye la función de paso de vasos y nervios (Dilkes y Sues, 2009; carácter 48). Los arcos neurales de las dorsales de *P. barrionuevoi* no presentan ningún tipo de laminación. Las prezigapófisis se proyectan más anteriormente que el borde anterior del cuerpo y las postzigapófisis se proyectan más posteriormente que el correspondiente borde del cuerpo. No hay articulación accesorias hipantro y la región donde se ubicaría el hipósforo no puede observarse en ninguna vértebra a causa de la estrecha articulación que presentan unas con otras.

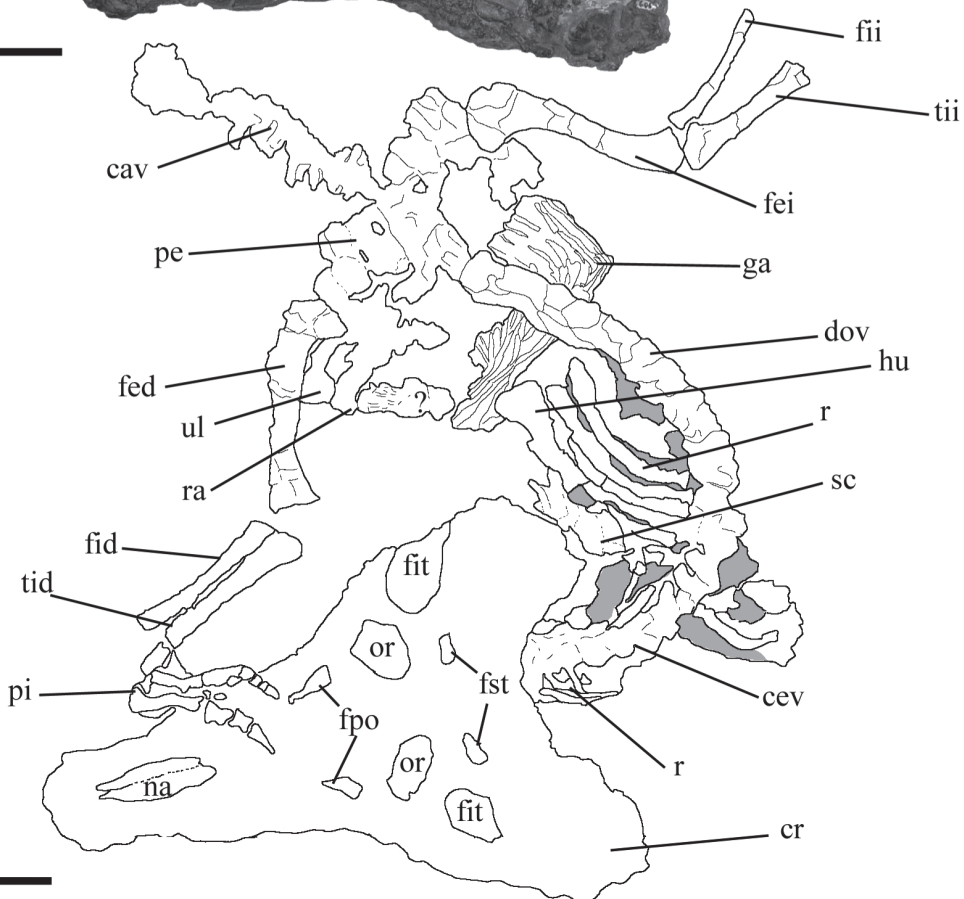
Vértebras caudales. La serie caudal se compone de siete vértebras caudales anteriores, las cuales se hallan en contacto con la pelvis pero sin conservar su articulación original. Esta serie presenta un alto grado de aplastamiento dorsolateral y no se han preservado las espinas neurales ni los procesos transversos derechos de toda la serie (Fig. 6). El cuerpo vertebral es de contorno rectangular en vista lateral y no se observan fosas en vista lateral. Si bien estos cuerpos vertebrales están aplastados, puede observarse que no presentan quilla ventral, pero sí un marcado estrangulamiento transversal a la mitad de su largo, que resulta en un profundo margen cóncavo entre las dos caras articulares, dando lugar a centros en forma de carretel en vista ventral. Ambas caras articulares se ubican al mismo nivel y presentan contorno circular. El largo de los cuerpos vertebrales aumenta en las caudales posterior-

Figura 3. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606). 1, Ejemplar en la posición del hallazgo; 2, Esquema del ejemplar en la posición del hallazgo. **cav**, vértebras caudales; **cev**, vértebras cervicales; **cr**, cráneo; **dov**, vértebras dorsales; **fed**, fémur derecho; **fei**, fémur izquierdo; **fid**, fibula derecha; **fii**, fibula izquierda; **fit**, fenestra infratemporal; **fpo**, fenestra preorbitaria; **fst**, fenestra supratemporal; **ga**, Gastralia; **hu**, humero; **na**, narinas; **or**, órbita; **pe**, pelvis; **pi**, pie derecho; **r**, costilla; **ra**, radio; **sc**, escápula; **tid**, tibia derecha; **tii**, tibia izquierda; **ul**, ulna. Escala= 10cm/ 1, *Specimen in position as preserved*; 2, *Diagram of specimen in position as preserved*. **cav**, caudal vertebrae; **cev**, cervical vertebrae; **cr**, skull; **dov**, dorsal vertebrae; **fed**, right femur; **fei**, left femur; **fid**, right fibula; **fii**, left fibula; **fit**, infratemporal fenestra; **fpo**, preorbital fenestra; **fst**, supratemporal fenestra; **ga**, gastral rib; **hu**, humerus; **na**, nars; **or**, orbit; **pe**, pelvis; **pi**, right pes; **r**, ribs; **ra**, radius; **sc**, scapula; **tid**, right tibia; **tii**, left tibia; **ul**, ulna. Scale= 10 cm.

①



②



res de la serie preservada. En las caudales preservadas, los arcos neurales se presentan desarticulados y algo desplazados de los cuerpos vertebrales. Solo se preservan las bases de las espinas neurales, las cuales presentan un contorno subtriangular con el extremo agudizado dirigido anteriormente. La evidencia que dejaron las bases de las espinas neurales sugiere que el desarrollo de las mismas debió ser notablemente posterior al cuerpo vertebral, pero sin llegar al extremo más posterior del arco neural. Las prezigapófsis tienen una amplia superficie articular que se orienta posteromedialmente y no presentan entre ellas articulación accesoria (hipantro). Las postzigapófsis presentan caras articulares que coinciden con las correspondientes de las prezigapófsis y tampoco tienen entre ellas articulación accesoria (hipósforo). Los arcos neurales de las vértebras caudales de *P. barrionuevoi* no presentan laminación. Al estar desarticulado el centro vertebral del arco neural, no es posible establecer con claridad la posición relativa entre el centro y las pre- y postzigapófsis. De las vértebras caudales disponibles, cinco tienen los procesos transversos parcialmente preservados y se observa una disminución gradual del ancho anteroposterior de estos procesos hacia el extremo distal de la cola. Los procesos transversos son laminares, con la superficie proximal expandida anteroposteriormente y presentan sección elíptica. En vista ventral tienen una acanaladura somera que se extiende lateralmente desde el extremo proximal. Como no se preservaron los extremos distales de los procesos transversos, no pueden darse mayores detalles acerca del desarrollo lateral de los mismos.

Costillas. El ejemplar PVSJ 606 presenta una serie de elementos costales cervicales y dorsales, todos ellos con buena preservación pero careciendo de sus extremos distales (Fig.

3). Las costillas cervicales presentan sección elíptica y tienen un surco ventral que las recorre longitudinalmente. Estas costillas cervicales son bicéfalas, sus procesos proximales (capítulo y tubérculo) se unen posterolateralmente y forman un canal junto con los centros vertebrales para el pasaje de la arteria vertebral. El ángulo formado entre la cabeza de las costillas cervicales y su diáfisis es de 160° aproximadamente y se orientan posteroventralmente (Dilkes y Sues, 2009; carácter 51). Las costillas dorsales tienen la misma forma general que las cervicales, son bicéfalas (Dilkes, 1998; carácter 86) pero un poco más anchas transversalmente.

Gastralia. Si bien existen pequeños fragmentos de costillas gastrales en dos ejemplares de *Tropidosuchus* y *Gualosuchus* (Andrea Arcucci, comunicación personal), los mismos son muy fragmentarios, por lo cual el hallazgo de costillas gastrales en el ejemplar PVSJ 606 representa el registro más completo de estas osificaciones dérmicas en un proterochámpside (Fig. 7). Según la ubicación de la placa preservada que contiene las costillas gastrales respecto al resto del esqueleto, el mismo correspondería al sector medial de la serie gastral (Fig. 3). De esta serie se han preservado aproximadamente siete hileras, cinco de las cuales se encuentran completas en su zona media, donde articulan las gastralias de ambos lados. Cada hilera se ubica casi paralela a las subsiguientes, de manera que puede reconocerse un contacto lateral entre algunas de ellas, pero este contacto podría ser un artefacto preservacional. Asimismo, en el área de articulación de una hilera con su opuesta existe una expansión con forma de "Y", la cual es alargada ventrolateralmente. Este arreglo entre las hileras de ambos lados indica que el tipo de articulación que presentan los elementos gastrales sería del tipo ventromedial

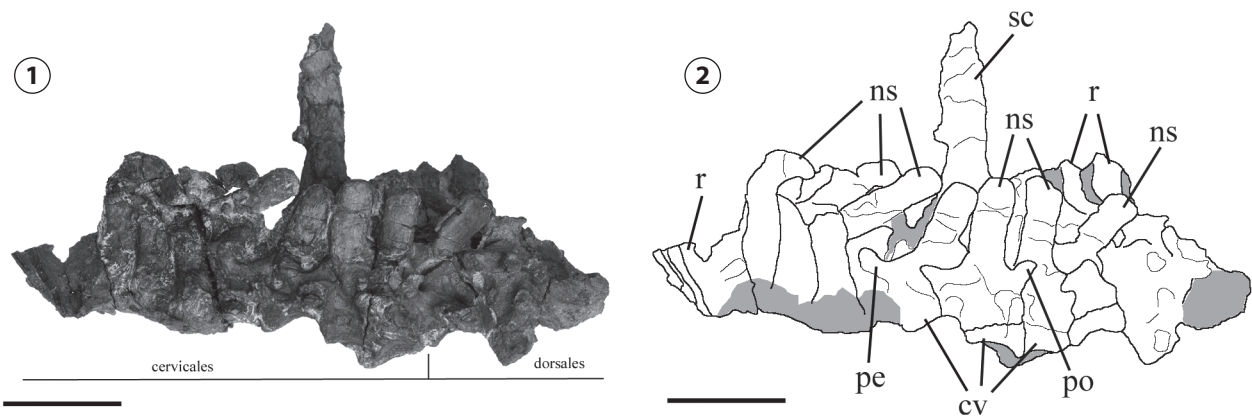


Figura 4. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606). **1**, Serie cervical, primeras dorsales, costillas y escápula de en vista lateral; **2**, Esquema de serie cervical, primeras dorsales, costillas y escápula en vista lateral. **cv**; cuerpo vertebral; **ns**, espina neural; **pe**; prezigapófsis; **po**; postzigapófsis; **r**, costillas; **sc**, escápula. Escala= 5 cm/ **1**, Cervical series, first dorsals, ribs, and scapula in lateral view; **2**, Diagram of the cervical series, first dorsals, ribs, and scapula in lateral view. **cv**; vertebral body; **ns**, neural spine; **pe**; prezygapophysis; **po**; postzygapophysis; **r**, ribs; **sc**, scapula. Scale= 5 cm.

(*sensu* Claessens, 2004). Si bien no puede determinarse con claridad, cada hilera parece estar formada por segmentos muy delgados que se superponen en ambos extremos. El número de segmentos que conforman cada hilera es de al menos tres. La sección transversal de cada elemento es elíptica y algunos presentan un surco poco profundo sobre su cara ventral.

Cintura escapular. Del ejemplar aquí estudiado (PVSJ 606) se han preservado ambas escápulas y parte del coracoides derecho (Fig. 8). El coracoides preservado se encuentra en articulación con la escápula derecha, estando ambos elementos fusionados entre sí. La escápula derecha es la que está mejor preservada, sólo careciendo del extremo distal de la hoja escapular. De esta escápula puede observarse mayormente la cara lateral, ya que la medial se encuentra cubierta en parte por una serie de costillas dorsales. De la escápula izquierda se ha preservado el extremo distal de la hoja escapular, sin encontrarse ninguna parte correspondiente al extremo proximal. La escápula es alta y angosta (Dilkes y Sues, 2009; carácter 58). La hoja escapular es recta, con sección elíptica en la mitad de su longitud y presentando una moderada expansión anteroposterior en su borde distal. El grosor de la hoja escapular disminuye desde su extremo proximal hasta hacerse muy angosta cerca del extremo distal. El borde anterior de la hoja escapular es delgado y se ensancha en el borde posterior de la misma; sobre la parte anterior antes mencionada se encuentra el proceso acromial, el cual presenta escaso desarrollo, sin encontrarse fosa subacromial. En su extremo proximal, la escápula se expande, presentando en su porción

posterior el labio escapular de la cavidad glenoide. La cavidad glenoide, expuesta en la cara visible de la escápula, es de forma elíptica, amplia, bien definida y se orienta posterolateralmente. Esta cavidad presenta dos facetas: una orientada dorsalmente, constituida por la escápula y otra de mayor superficie, orientada lateralmente, formada por el coracoides.

El coracoides presenta un nivel de deformación moderado y se encuentra fracturado anteroposteriormente. Por este motivo no pudo identificarse fehacientemente la presencia del foramen coracoideo y delimitarse con claridad el borde posterior del hueso. El coracoides presenta la superficie lateral levemente convexa y la superficie medial cóncava. El borde anterior es redondeado y transversalmente comprimido, mientras que el borde posterior aumenta en grosor. Una amplia fractura separa el margen posterior del coracoides de una porción de hueso que no pudo ser identificada fehacientemente, pero que podría corresponder al labio subglenoideo y proceso posteroventral del hueso. Esta porción de hueso tiene dos facetas bien diferenciadas, una orientada ventral y la otra lateralmente. Ambas tienen forma sub-cuadrangular y presentan bordes delgados que están fracturados. Si este fragmento de hueso es parte del coracoides, el proceso posteroventral se encontraría muy bien desarrollado.

Por encima de la posible porción posterior del coracoides se observa un hueso del cual se exponen 3,2 cm de su largo; el mismo tiene sección elíptica y es de forma columnar. Unos de sus extremos se encuentra fracturado y el otro se ubica entre el coracoides (ventralmente) y una serie de costillas

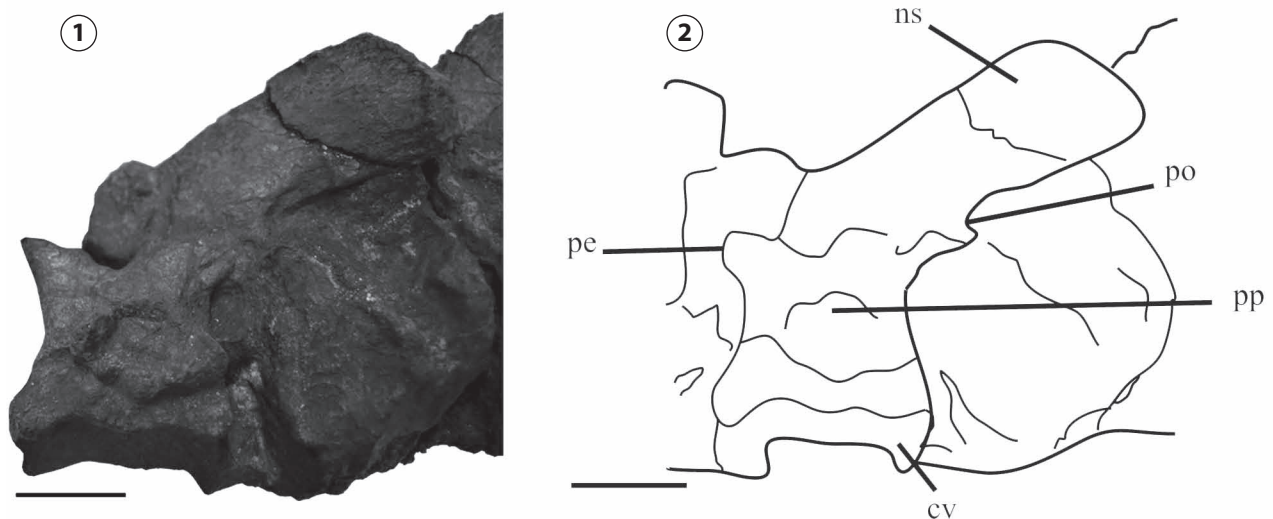


Figura 5. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606). **1,** Vértebra dorsal posterior en vista lateral; **2,** Esquema de vértebra dorsal posterior en vista lateral. **ns,** espina neural; **cv,** cuerpo vertebral; **ns,** espina neural; **pe,** prezigapófisis; **po,** postzigapófisis; **pp,** parapófisis. Escala= 1 cm/ **1,** Posterior dorsal vertebra in lateral view; **2,** Diagram of posterior dorsal vertebra in lateral view. **cv,** vertebral body; **ns,** neural spine; **pe,** prezygapophysis; **po,** postzygapophysis; **pp,** parapophysis. Scale= 1 cm.

sigmoidea, así como marcas de inserciones musculares. Sin embargo podría inferirse, en base a la ausencia de marcas o protuberancias, que no existiría olécranon osificado.

Cintura pélvica. La pelvis es la región peor preservada de PVSJ 606, por lo que no es posible distinguir con certeza la forma del acetábulo o de los huesos que conforman la pelvis (Fig. 10). Ambos fémures se preservan articulados a la cintura pélvica y por encima de dicha articulación se observa la cresta supracetabular lateralmente bien desarrollada, la cual está orientada anteroposteriormente. La porción distal del pubis izquierdo presenta lateralmente un reborde bien desarrollado que llega hasta su extremo distal. El isquion izquierdo está ensanchado dorsomedialmente en la zona de su sínfisis. Las dos vértebras sacras presentan sus correspondientes costillas desarticuladas, ensanchadas anteroposteriormente en la articulación con el ilion. Las costillas sacras son relativamente cortas, rectas y no presentan bifurcaciones en sus márgenes laterales (Dilkes y Sues, 2009; carácter 53)

Fémur. Se han preservado ambos fémures con un alto grado de aplastamiento en el área de la cabeza femoral (Figs. 10 y 11). El fémur izquierdo ha preservado mejor su forma, por lo que se utilizará en la presente descripción. La forma general del fémur es sigmoide en vista anterior (Figs. 11.1–2). La longitud de este elemento óseo es de 17,9 cm, el diámetro tomado a mitad de la diáfisis es de 5.8 cm y la relación fémur/tibia es de 1.5 (17,8:11,8 cm). Ambos extremos son expandidos, y se unen mediante una diáfisis

de superficies lisas y de sección elíptica, con su eje mayor orientado anteroposteriormente. La cabeza femoral está bien definida, es redondeada (Brusatte *et al.*, 2008; carácter 131) en vista lateral, y tiene un marcado desarrollo anteromedial (Figs. 11.1–2). Tal como se cita para algunos arcosaurios en general, pero en contraste con los dinosaurios y mamíferos (Romer, 1956), el fémur no presenta cuello femoral entre la cabeza y la diáfisis, es decir, la cabeza femoral es confluyente con la diáfisis (Brusatte *et al.*, 2008; carácter 132). El ángulo formado entre la cabeza femoral y la diáfisis es menor que 45° (Brusatte *et al.*, 2008; carácter 133). El borde medial del fémur es mayormente convexo, sin tuberosidades para la inserción de los ligamentos correspondientes a la cabeza femoral. La fosa intertrocantérica (Benton, 2004) es somera (Brusatte *et al.*, 2008; carácter 141) (Figs. 11.1–2). No se observan evidencias de un trocánter menor o repisa trocantérica (Brusatte *et al.*, 2008; carácter 142). El cuarto trocánter (Dilkes y Sues, 2009; carácter 64) es aliforme (Brusatte *et al.*, 2008; carácter 145), con desarrollo posteroventral, y excede el tercio proximal del fémur (Fig. 11.2). La cara medial del cuarto trocánter es mayormente convexa y la lateral es lisa y plana. Medialmente al cuarto trocánter se observa una fosa de escasa profundidad. Si bien los cóndilos distales del fémur de PVSJ 606 no estaban bien osificados, puede observarse que el cóndilo fibular es más grande que el tibial (Brusatte *et al.*, 2008; carácter 146) encontrándose ambos al mismo nivel (Figs. 11.3–4). En vista posterior puede distinguirse entre ambos cóndilos una fosa poplíteica somera, de escaso desarrollo longitudinal (Figs. 11.1–2). En vista anterior, sobre el extremo distal, se observa una leve depresión de corto recorrido que corresponde al surco intercondilar.

Tibia. La tibia es más corta que el fémur (Brusatte *et al.*, 2008; carácter 148), representando su longitud el 73;3 de la longitud total del fémur (Benton, 2004). La tibia de *P. barrionuevoi* tiene diáfisis de sección elíptica y extremos expandidos anteroposteriormente poco torsionados entre sí (Figs. 12.1–2). El extremo proximal presenta superficie articular rugosa dirigida posteroproximamente (Fig. 12.2). La cresta cnemial está poco desarrollada (Brusatte *et al.*, 2008; carácter 149) y la separación entre ésta y el contorno de la diáfisis en vista anterior no es prominente (Figs. 12.1–3). Posteriormente a la cresta cnemial se encuentran los cóndilos proximales lateral y medial. Ambos cóndilos se ubican en un plano localizado más ventralmente que la cresta cnemial. Si bien no se diferencian claramente, puede inferirse que presentan sección triangular. En vista dorsal, entre el cóndilo lateral y la cresta cnemial, queda delineado un contorno cón-

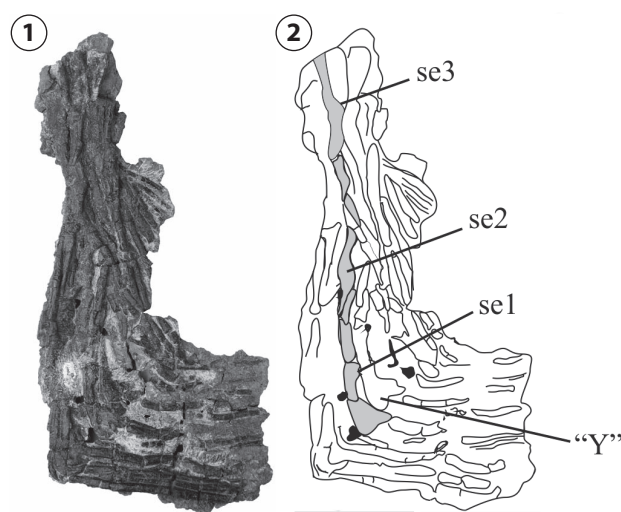


Figura 7. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606). **1**, Costillas gastrales de en vista ventral; **2**, Esquema en vista ventral mostrando en gris claro una hilera correspondiente a una costilla gastral. **se#**, segmentos de cada costilla gastral; **“Y”**, extremo en forma de “Y”. Escala= 5 cm/ **1**, Gastral ribs in ventral view; **2**, Diagram in ventral view showing a row of gastral ribs marked in light gray. **se#**, segment of gastral ribs, **“Y”**, Y-shaped end. Scale= 5 cm.

cavo, igual situación a la que se presenta entre el mencionado cóndilo y el cóndilo medial. La tibia de *P. barrionuevoi* no presenta cresta fibular (Brusatte *et al.*, 2008). La superficie lateral del extremo distal de la tibia tiene un surco longitudinal (Brusatte *et al.*, 2008; carácter 151), el cual continúa sobre la superficie articular distal con una escotadura localizada posterolateralmente, carácter compartido con Archosauria. El extremo distal tiene un contorno elíptico en vista distal (Fig. 12.4) y es expandida transversalmente (Brusatte *et al.*, 2008; carácter 154). El extremo distal se encuentra levemente torsionado en relación al extremo proximal. En vista distal se observa el proceso articular para el astrágalo, el cual se encuentra más desarrollado ventralmente que la superficie anterior a él (Brusatte *et al.*, 2008; carácter 153).

Fíbula. La fíbula tiene la misma longitud que la tibia, pero es mucho más delgada y presenta diáfisis de sección elíptica, con ambos extremos expandidos (Fig. 13). El ancho del extremo distal es algo más expandido que el proximal (Brusatte *et al.*, 2008; carácter 156). La fíbula presenta una leve torsión entre sus extremos. El trocánter anterior fibular (tubérculo para la inserción del *M. iliofibularis*) de la fíbula se encuentra ausente (Brusatte *et al.*, 2008; carácter 157 y Dilkes y Sues, 2009; carácter 67). En vista lateral, ocupando un tercio del largo sobre el extremo proximal de la fíbula, se observa un surco poco desarrollo (Figs. 13.2–3).

Astrágalo-Calcáneo. El astrágalo está bien preservado y se

encuentra completo, pero no así el calcáneo, identificándose sólo una pequeña porción en articulación con el astrágalo (Figs. 14 y 15). El astrágalo presenta una faceta tibial que ocupa gran parte de la superficie proximal del hueso. Esta faceta es subcuadrangular y se encuentra dividida por una cresta poco marcada de orientación lateromedial, la cual demarca dos carillas de diferente inclinación, confiriéndole al astrágalo la típica forma de “silla de montar” (Sereno, 1991; carácter 7). La superficie de la faceta fibular es menor que la de la tibial; es rectangular y su dirección es casi vertical (Fig. 15). El cóndilo para la articulación con el calcáneo es de tamaño reducido y presentaría una superficie redondeada, la cual se orienta ventralmente. En vista posterior, el astrágalo presenta dos crestas que delimitan una superficie deprimida de forma sub-triangular que forma el surco posterior (*sensu* Sereno, 1991) (Fig. 15). Dentro del surco posterior del astrágalo de *P. barrionuevoi* se observan dos perforaciones profundas.

La región preservada del calcáneo es continua con el canal astrágalo-calcaneal (Bennett, 1996), el cual es un surco profundo que se desarrolla en la superficie lateral del astrágalo, desde la región lateral del surco posterior hasta el contacto con el calcáneo (Fig. 15). La región preservada del calcáneo es redondeada y presenta sección elíptica en corte transversal.

Metatarsianos y falanges. Se han preservado los elementos

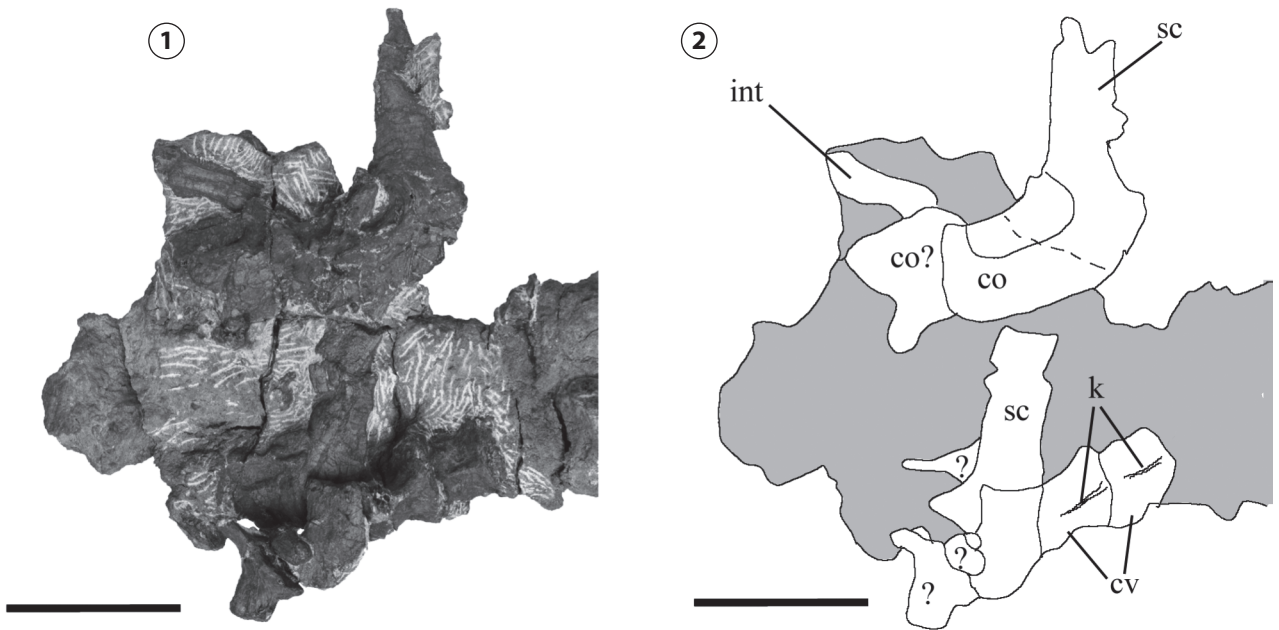


Figura 8. *Proterochoampsia barrionuevoi* (PVSJ 606). **1,** Escápula y coracoides derechos y escápula izquierda en vista ventral; **2,** Esquema de escápula y coracoides derechos y escápula izquierda. **co,** coracoides; **cv,** cuerpos vertebrales de vértebras dorsales; **int,** interclavícula; **sc,** escápula; **k,** hueso indeterminado. Escala= 5 cm/ **1,** Right scapula and coracoid and left scapula in ventral view; **2,** Diagram of right scapula and coracoid and left scapula. **co,** coracoid; **cv,** vertebral body of dorsal vertebra; **int,** interclavicular; **sc,** scapula; **k,** indeterminate bone. Scale= 5 cm.

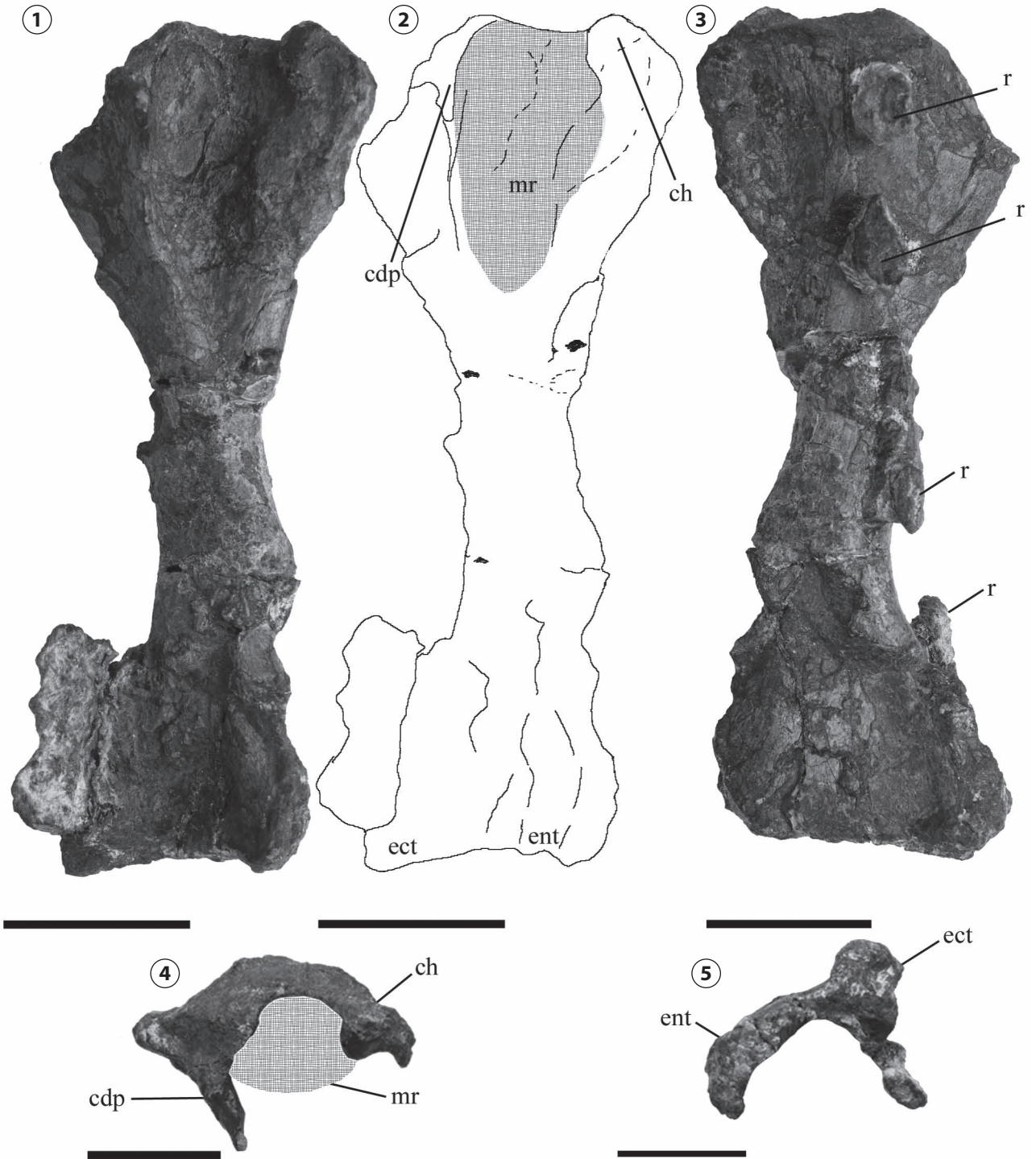


Figura 9. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606). **1**, Húmero derecho en vista ventral; **2**, Esquema del húmero en vista ventral; **3**, Húmero en vista dorsal; **4**, Extremo proximal del húmero; **5**, Extremo distal del húmero. **cdp**, cresta deltopectoral; **ch**, cabeza humeral; **ect**, ectepicóndilo; **ent**, entepicóndilo; **mr**, región en la que se encuentran las costillas; **r**, costillas. En gris, la región donde se ubicaban las costillas que deformaron del extremo proximal del húmero. Escala (1, 2 y 3)= 2,5 cm; (4 y 5)= 2 cm/ **1**, Humerus in ventral view **2**, diagram of the humerus in ventral view; **3**, Humerus in dorsal view; **4**, Proximal end of humerus; **5**, Distal end of humerus. **cdp**, deltopectoral crest; **ch**, humeral head; **ect**, ectepicondyle; **ent**, entepicondyle; **mr**, area where the ribs were located; **r**, ribs. The place where the ribs that deformed the humerus were found is marked in gray. Scale (1, 2 and 3)= 2.5 cm; (4 and 5)= 2 cm.

del pie derecho; el hueso más ancho de estos es el que se ubica lateralmente, el cual está acompañado por tres falanges; es por ello que se considera a éste como el dígito II (Figs. 16 y 17). Medialmente se encuentran dos elementos más que representarían a los elementos metatarsianos III y V; también se observan huesos indeterminados ubicados entre ellos, los cuales podrían corresponder a otros elementos óseos del pie

tales como falanges. Asimismo, se han preservado dos extremos proximales de metatarsianos, los cuales se encuentran en contacto con el astrágalo (Fig. 15). Los extremos proximales de los metatarsianos preservados se encuentran solapados entre sí, comenzando por el metatarsiano II, que es el que se ubica más arriba; por debajo de este se encuentra el metatarsiano III y por debajo el que podría ser el metatarsiano V

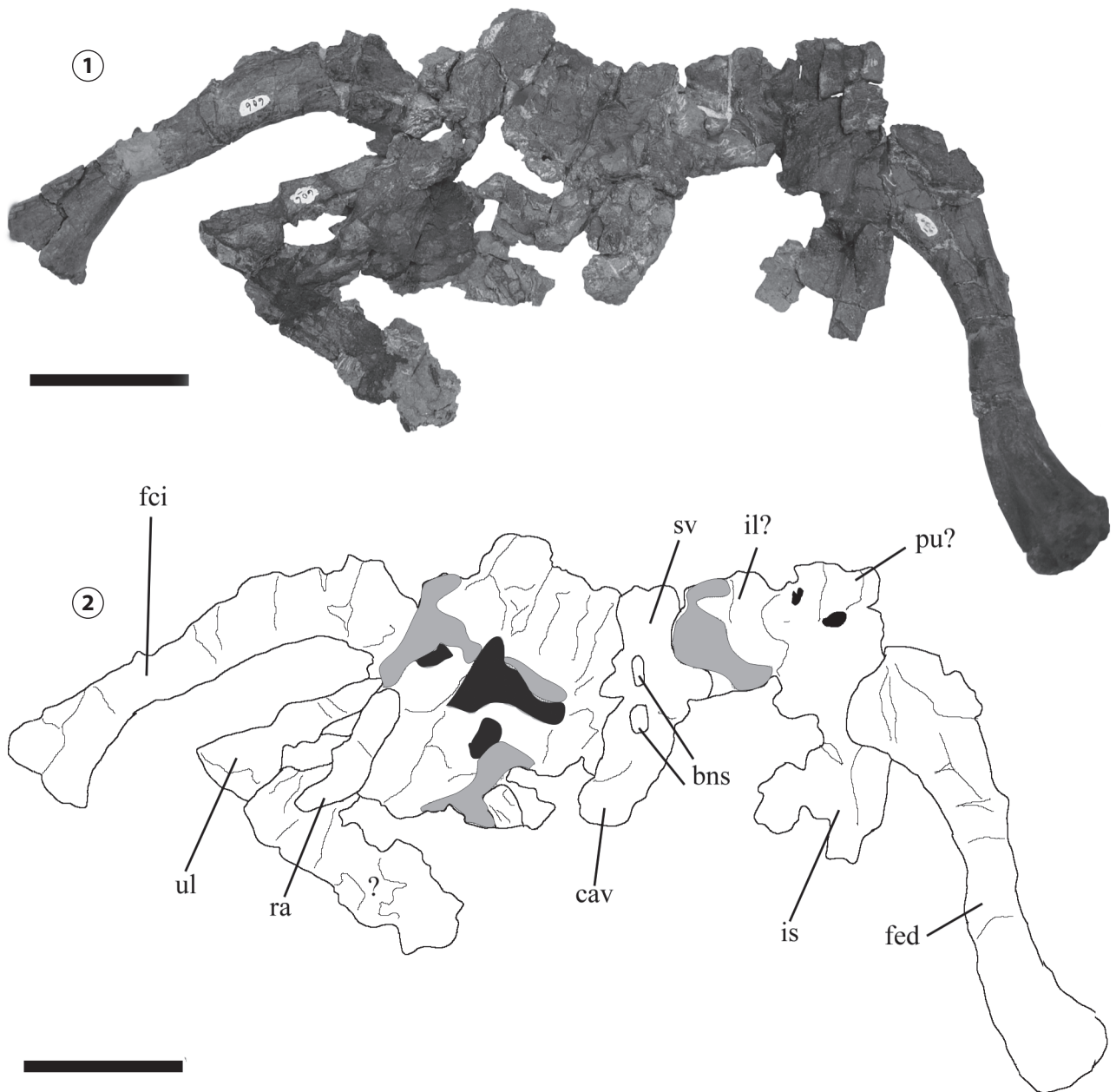


Figura 10. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606). 1, Cintura pélvica y fémures articulados en vista dorsal; 2, Esquema de la cintura pélvica y fémures articulados en vista dorsal. **bns**, base de las espinas neurales de las vértebras sacras; **cav**, vértebras caudales; **fed**, fémur derecho; **fei**, fémur izquierdo; **il**, ilion; **is**, isquion; **pu**, pubis; **ra**, radio; **sv**, vértebras sacras; **ul**, ulna; **?**, hueso indeterminado. Escala= 5 cm/ 1, Articulated plevic girdle and femur dorsal view; 2, Diagram of articulated pelvic girdle and femur of in dorsal view. **bns**, base of the spine of sacral vertebrae; **cv**, caudal series; **fed**, right femur; **fei**, left femur; **il**, ilium; **is**, ischium; **pu**, pubis; **ra**, radius; **sv**, sacral vertebrae; **ul**, ulna; **?**, indeterminate bone. Scale= 5 cm.

(Figs. 16 y 17). El metatarsiano III es el más largo conservado, el metatarsiano II es el más ancho y el metatarsiano V el más corto y robusto (Fig. 16). El metatarsiano II presenta el extremo proximal expandido medialmente. El extremo distal de este metatarsiano se encuentra fracturado y por ello no puede apreciarse con claridad la morfología de las fosas colaterales para los ligamentos. Las falanges que articulan con el metatarsiano II son tres, siendo la más larga la primera de ellas. Esta falange 1-II presenta un contorno sub-cuadrangular, con su extremo distal un poco más comprimido transversalmente que el proximal y tiene una marcada faceta articular ginglymoidal para articular con la siguiente falange (Fig. 17). La falange 2-II es un poco más corta; la misma se encuentra fracturada y parcialmente cubierta por la falange 1-II, por lo que no se pueden observar mayores detalles de

la misma. La falange que articula con la falange ungueal es la más corta de la serie, tiene forma subcuadrangular y su extremo proximal es un poco más ancho transversalmente que el distal. En esta falange puede observarse con claridad una profunda faceta articular ginglymoidal que articula con la falange ungueal, así como dos profundas fosas a cada lado del extremo distal para los ligamentos colaterales (Fig. 17). La falange ungueal (3-II) de este dígito es de contorno triangular en vista proximal, presenta compresión lateral y está curvada levemente ventralmente (Fig. 17). Lateralmente la falange ungueal presenta el surco lateral bien desarrollado, este surco no presenta bifurcaciones y recorre la falange ungueal longitudinalmente. El elemento metatarsiano III, que se encuentra fracturado en varias partes, presenta un extremo proximal ensanchado transversalmente y su longitud total es

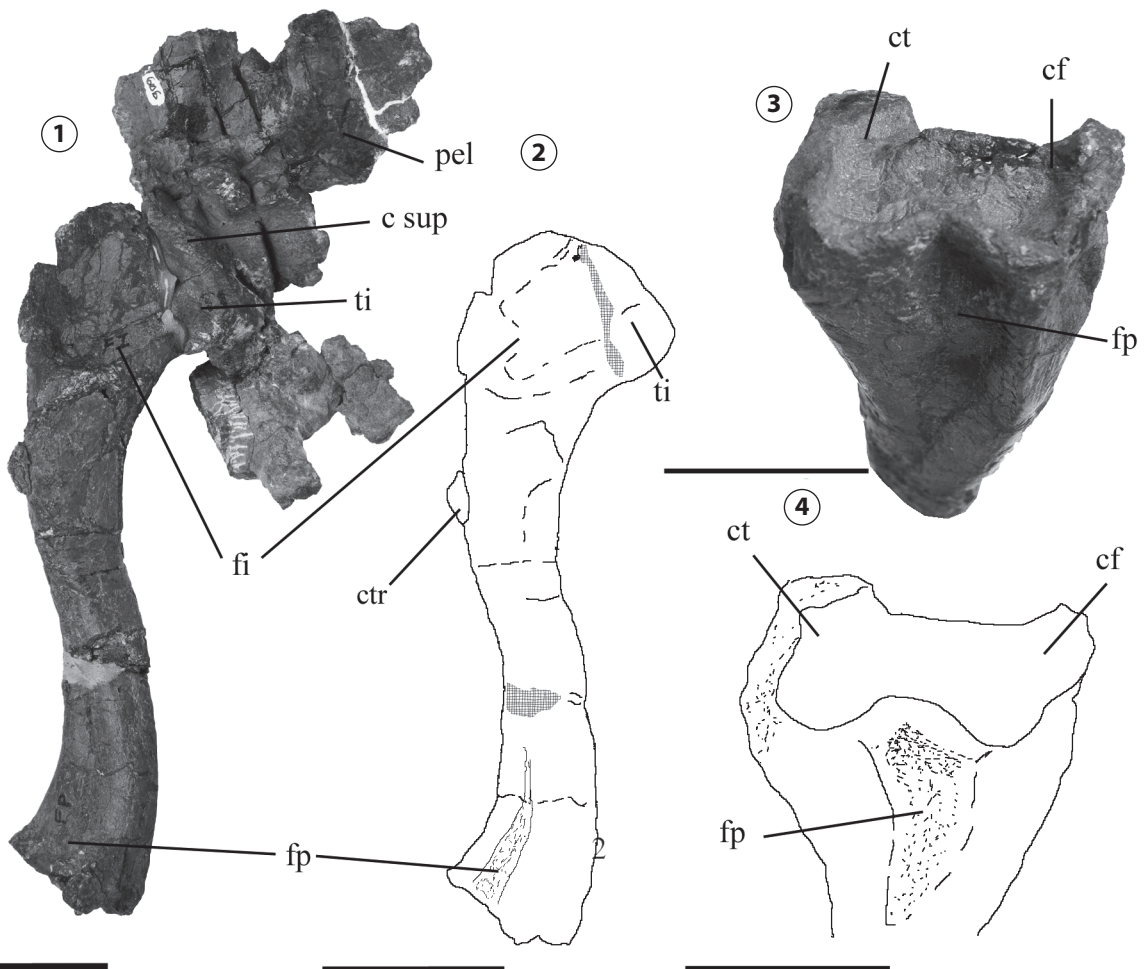


Figura 11. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606). **1**, Fémur en vista anterior. **2**, Esquema del fémur en vista anterior; **3**, Extremo distal del fémur; **4**, Esquema del extremo distal del fémur. **cf**, cóndilo fibular; **ct**, cóndilo tibial; **ctr**, cuarto trocanter; **c sup**, cresta supracetabular; **fi**, fosa intertrocanterica; **fp**, fosa poplítea; **pel**, pelvis; **ti**, trocanter interno. Escala (1 y 2)= 5 cm; (3 y 4)= 2 cm/ **1**, Femur in anterior view. Scale= 5 cm; **2**, Diagram of femur in anterior view; **3**, Distal end of femur; **4**, Diagram of the distal end of femur. **cf**, fibular condyle; **ct**, tibial condyle; **ctr**, forth trochanter; **c sup**, supracetabular crest; **fi**, intertrochanteric fossa; **fp**, popliteal fossa; **pel**, pelvis; **ti**, inner trochanter. Scale (1 and 2)= 5 cm; (3 and 4)= 2 cm.

menor que la del metatarsiano II, pero su ancho es similar. Este dígito tiene cuatro falanges más gráciles que las del dígito II, la más proximal es la más larga y delgada. En todas se observa la faceta articular gynglimoidal y las fosas para los ligamentos colaterales. La falange ungueal de este dígito es mucho más pequeña que la del dígito II, pero presenta la misma forma general y el surco lateral es menos profundo (Fig. 16). Ambas falanges ungueales presentan dorsalmen-

te, sobre su extremo proximal, un pequeño proceso para la inserción de la musculatura extensora ungueal. Del dígito V sólo se ha preservado el elemento metatarsiano, sin encontrarse falanges que correspondan a este dedo (Juul, 1994; carácter 137) (Figs. 16 y 17). El extremo proximal y parte de la diáfisis son las regiones preservadas del metatarsiano V, faltando el extremo distal del mismo. El extremo proximal es la región que presenta mayor extensión transversal, hacién-

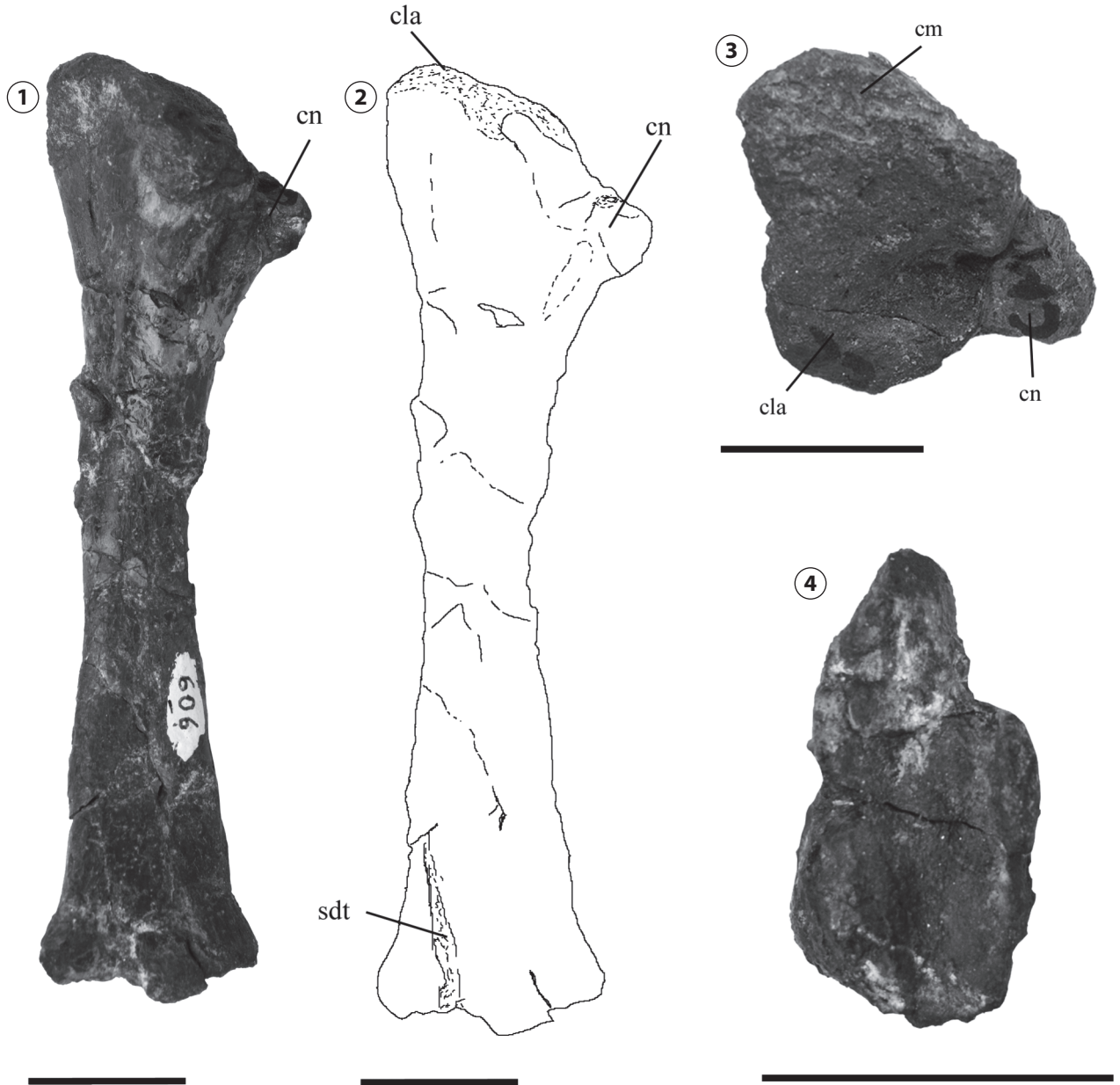


Figura 12. *Proterochochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606). 1, Tibia en vista posterior.; 2, Esquema de la tibia en vista posterior; 3, Extremo proximal de la tibia; 4, Extremo distal de la tibia. **cla**, condilo lateral; **cm**, condilo medial; **cn**, cresta cnemial; **sdt**, surco distal de la tibia. Escala (1 y 2)= 2,5cm; (3 y 4)= 5 cm / 1, Tibia in posterior view; 2, Diagram of tibia in posterior view; 3, Proximal end of tibia; 4, Distal end of tibia. **cla**, lateral condyle; **cm**, medial condyle; **cn**, cnemial crest; **sdt**, sulcus of distal end of the tibia. Scale (1 and 2)= 2,5cm; (3 and 4)= 5 cm.

dose más delgado distalmente. La forma general de la región preservada de este elemento parece haber sido semejante a un cilindro. Los metatarsianos preservados junto al astrágalo podrían corresponder a los elementos IV y I, ya que son los elementos faltantes del pie de este lado. Cabe aclarar que si bien estos extremos proximales de los metatarsianos IV y I se encuentran preservados junto al astrágalo, los mismos no han preservado en su posición original.

COMPARACIONES Y DISCUSIÓN

El número de vértebras presacras estimado para *Tropidosuchus romeri*, *Euparkeria capensis* y *Doswellia kaltenbachi* Weems, 1980, es de 22, de 23 para *Chanaresuchus bonapartei* Romer y de 25 para *Erythrosuchus africanus* Broom, 1905. La cantidad de vértebras presacras preservadas en el ejemplar PVSJ 606 de *P. barrionuevoi* es de 23, de manera que se estima que esta especie presentaba 23 ó 24 vértebras presacras, considerando que podría faltar una vértebra entre la última dorsal preservada y el sacro. En general, la forma de estas vértebras es similar a las de *Chanaresuchus*, *Tropidosuchus*, *Euparkeria*, *Erythrosuchus* Broom, 1905, y *Vancleavea campi* Long y Murry, 1995, pero diferentes de las de *Doswellia*, que son más anchas que altas. Los cuerpos vertebrales de *P. barrionuevoi* son ligeramente más cortos en las presacras anteriores, al igual que en *Chanaresuchus*, *Cerritosaurus* Price, 1946, y *Erythrosuchus*, pero contrastando con *Doswellia*, en el cual se mantienen las dimensiones a lo largo de la serie vertebral. Las vértebras anficélicas de *P. barrionuevoi* son similares a las de *Chanaresuchus*, *Euparkeria*, *Doswellia* y las dorsales de *Vancleavea* Long y Murray, 1995, pero diferentes de las platicélicas de *Erythrosuchus*. La condición de presentar quilla ventral en las cervicales y dorsales anteriores de *P. barrionuevoi* es compartida por *Tropidosuchus*, *Chanaresuchus* y *Vancleavea*. El espacio para el paso de venas y nervios presente en el borde posterior del arco neural de las dorsales de *P. barrionuevoi* también se encuentra en *Chanaresuchus* y *Euparkeria*. Las prezigapófisis de las vértebras cervicales y dorsales de *P. barrionuevoi* proyectadas anteriormente al borde anterior del cuerpo y las postzigapófisis posteriormente al correspondiente borde del cuerpo es una condición que también se encuentra en *Chanaresuchus*, *Euparkeria* y *Vancleavea*. La forma subcuadrangular de los cuerpos de las dorsales de *P. barrionuevoi* se diferencia de las de *Vancleavea*, que son más largas axialmente. El contorno rectangular que se presenta en el cuerpo vertebral de las caudales de *P. barrionuevoi* es similar a la condición existente en *Chanaresuchus* y *Tropidosuchus*. El largo de los cuerpos vertebrales caudales

aumenta en la porción distal de la serie de *P. barrionuevoi*, igual a lo que ocurre en *Tropidosuchus* y *Chanaresuchus*. En las caudales de *P. barrionuevoi* no hay indicios de intercentros, tal como se ha citado para *Erythrosuchus* y *Vancleavea*. La ubicación posterior respecto del centro de las espinas caudales de *P. barrionuevoi* es afín a la condición de *Tropidosuchus* y *Chanaresuchus*, pero diferente de la presente en *Erythrosuchus* y *Doswellia*, géneros en los cuales las espinas se ubican centradas sobre la longitud del centro.

Las costillas gastrales son consideradas un rasgo plesiomórfico para los tetrápodos y están citadas en los rincosaurios, en algunos sinápsidos primitivos, cocodrilos actuales, en las tortugas formando parte del plastrón, en *Sphenodon*, aetosaurios y “rauisúquidos”, así como también en pterosaurios (Claessens *et al.*, 2009), prosaurópodos y terópodos (Claessens, 2004) y en el arcosauriforme *Euparkeria* (Ewer, 1965). Entre los dinosaurios es común encontrar las costillas gastrales divididas en 7 u 8 metámeros, sin embargo en *P. barrionuevoi* y *Euparkeria* el número de metámeros que forman cada uno de los elementos de esta estructura es de tres. Sobre esta base podría decirse que la función de aumentar el volumen del tronco y de la cantidad de aire aspirado citado para los terópodos (Claessens, 2004) no serían tal para la especie aquí estudiada. Los segmentos delgados que conforman cada hilera de la gastralia en *P. barrionuevoi* se superponen en sus extremos, condición similar a la que presenta *Euparkeria*. El número de elementos solapados que conforman cada hilera es el mismo en *Euparkeria* y *P. barrionuevoi*. La expansión con forma de “Y” presente en el área de articulación de una hilera con su opuesta es parecida a la de *Euparkeria*, pero las expansiones de *P. barrionuevoi* son más robustas.

El coracoides y la escápula de *P. barrionuevoi* están fusionados, de modo similar a lo que sucede en *Chanaresuchus*, pero diferente de lo observado en *Tropidosuchus*, *Euparkeria*, *Erythrosuchus* y *Vancleavea* que tienen ambos elementos separados. Cabe destacar que estas diferencias pueden ser debidas a diferentes estadios ontogenéticos, ya que estos elementos se fusionan en la edad adulta en los dinosaurios. Sin embargo, en aetosaurios y “rauisúquidos” juveniles también se encuentran fusionados. Debido a ello, en *P. barrionuevoi* no es posible observar la sutura entre ambos elementos escapulares. Tal como sucede en *Chanaresuchus*, *Tropidosuchus*, *Euparkeria*, *Erythrosuchus* y *Vancleavea*, en *P. barrionuevoi* tanto la escápula como el coracoides presentan la superficie externa convexa y la interna cóncava. La hoja escapular de *P. barrionuevoi* es recta, similar a la de *Chanaresuchus*, *Tropidosuchus* y *Euparkeria*, pero diferente de la de *Erythrosuchus*

y *Vancleavea* que presentan bordes curvados. El borde anterior de la hoja escapular de *P. barrionuevoi*, *Chanaresuchus*, *Tropidosuchus* y *Euparkeria* es delgado y recto, difiriendo del anteriormente convexo de *Erythrosuchus*. La moderada expansión del extremo proximal de la escápula de *P. barrionuevoi* es similar a la que presenta *Chanaresuchus*, *Tropidosuchus* y *Euparkeria*, pero diferente de la expansión más marcada en *Erythrosuchus* y *Vancleavea*. La forma elíptica de la cavidad glenoide de *P. barrionuevoi* es afín a la de las especies aquí comparadas. La orientación posterolateral de la cavidad glenoide de *P. barrionuevoi*, *Chanaresuchus*, *Tropidosuchus* y *Euparkeria* se diferencia de la netamente posterior que presenta dicha cavidad en *Erythrosuchus*. Las dos facetas que componen la cavidad glenoide de *P. barrionuevoi* (orientadas dorsal y lateralmente) son semejantes a las de *Tropidosuchus* y *Chanaresuchus*. La forma ovalada del coracoides de *P. barrionuevoi* es similar a la de *Chanaresuchus*, *Tropidosuchus* y *Erythrosuchus*, pero se diferencia de la de *Euparkeria* que presenta mayor desarrollo anteroposterior.

Las comparaciones referidas a la cintura pélvica no se han podido desarrollar con profundidad debido al alto grado de aplastamiento que ha sufrido PVSJ 606 en esta región, resultando la más afectada por este proceso. Sin embargo, puede verse que la cresta supraacetabular de *P. barrionuevoi* es similar a la de *Chanaresuchus* y *Tropidosuchus*.

El húmero de *P. barrionuevoi* presenta ambos extremos moderadamente expandidos transversalmente, tal como en *Chanaresuchus*, pero son más expandidos que los del húmero de *Tropidosuchus*. En *P. barrionuevoi* el húmero no tiene torsión de sus extremos, al igual que en *Chanaresuchus*, *Tropidosuchus* y *Euparkeria*. El ancho de la diáfisis con respecto a los extremos distal y proximal presente en *P. barrionuevoi* es similar al de *Chanaresuchus*, pero diferente del de *Tropidosuchus* que presenta un húmero más esbelto, con extremos menos expandidos. La orientación anteroventral de la cresta

deltopectoral de *P. barrionuevoi* es afín a la de *Chanaresuchus* y *Tropidosuchus*. La cresta deltopectoral angulosa de *P. barrionuevoi* se diferencia de la cresta redondeada de *Chanaresuchus* y *Vancleavea*. Por otro lado, la cresta deltopectoral de *Tropidosuchus* es menos desarrollada que la de *P. barrionuevoi*. En vista distal, los cóndilos distales humerales de *P. barrionuevoi* no se encuentran claramente diferenciados, contrastando con la condición observada en *Chanaresuchus*, *Tropidosuchus* y *Vancleavea*. La proporción largo del húmero/largo del fémur es de 1:1,6 en la especie aquí descrita, similar a la 1:1,4 de *Tropidosuchus* y 1:1,5 de *Chanaresuchus*.

Si bien son pocos los rasgos distinguibles del radio y la ulna en el material disponible de PVSJ 606, puede observarse que en general la forma columnar de estos elementos óseos es similar a la de *Erythrosuchus*, pero diferente de los elementos más gráciles observados en *Tropidosuchus*. Si bien no se pudo identificar fehacientemente el olécranon en *P. barrionuevoi*, se infiere, en base a la ausencia de marcas o protuberancias en el hueso, que el mismo no estaría osificado en esta especie, lo cual lo asemejaría a *Tropidosuchus* y *Erythrosuchus* y lo diferenciaría de *Euparkeria* y *Vancleavea*, que presentan una pequeña porción osificada en el extremo proximal del hueso asignada al olécranon.

La forma sigmoidea del fémur en vista anterior en *P. barrionuevoi*, *Chanaresuchus*, *Gualosuchus*, *Doswellia* y *Vancleavea* es diferente de los fémures menos sigmoides de *Euparkeria* y *Tropidosuchus*. La proporción fémur/tibia (en la cual la tibia representa el 74,5% del largo del fémur) difiere de la presente en *Tropidosuchus* (en el cual ambos elementos tienen la misma longitud) y similar a la de *Chanaresuchus* en el cual la tibia representa el 74,40% del largo del fémur. Asimismo, es aproximada a la estimada para *Erythrosuchus* en el cual la tibia es el 72% del largo del fémur (Gower, 2003). La cabeza femoral angulosa de *P. barrionuevoi* y *Chanaresuchus*, son distintas de la más redondeada de *Tropidosuchus* y *Vancleavea*. También se

TABLA 2 - Medidas de los elementos de los miembros de *P. barrionuevoi* (tomadas en cm) / Measurements of limb elements of *P. barrionuevoi* (in cm)

Elemento	longitud	d. distal	d. proximal
húmero	10,70	3,81	4,36
radio	8,09	-	3,06
ulna	7,98	-	2,73
fémur	17,9	3,15	-
tibia	12,51	10,61	7,71
fibula	11,47	1,69	1,64
metatarso II	6,30	-	1,66

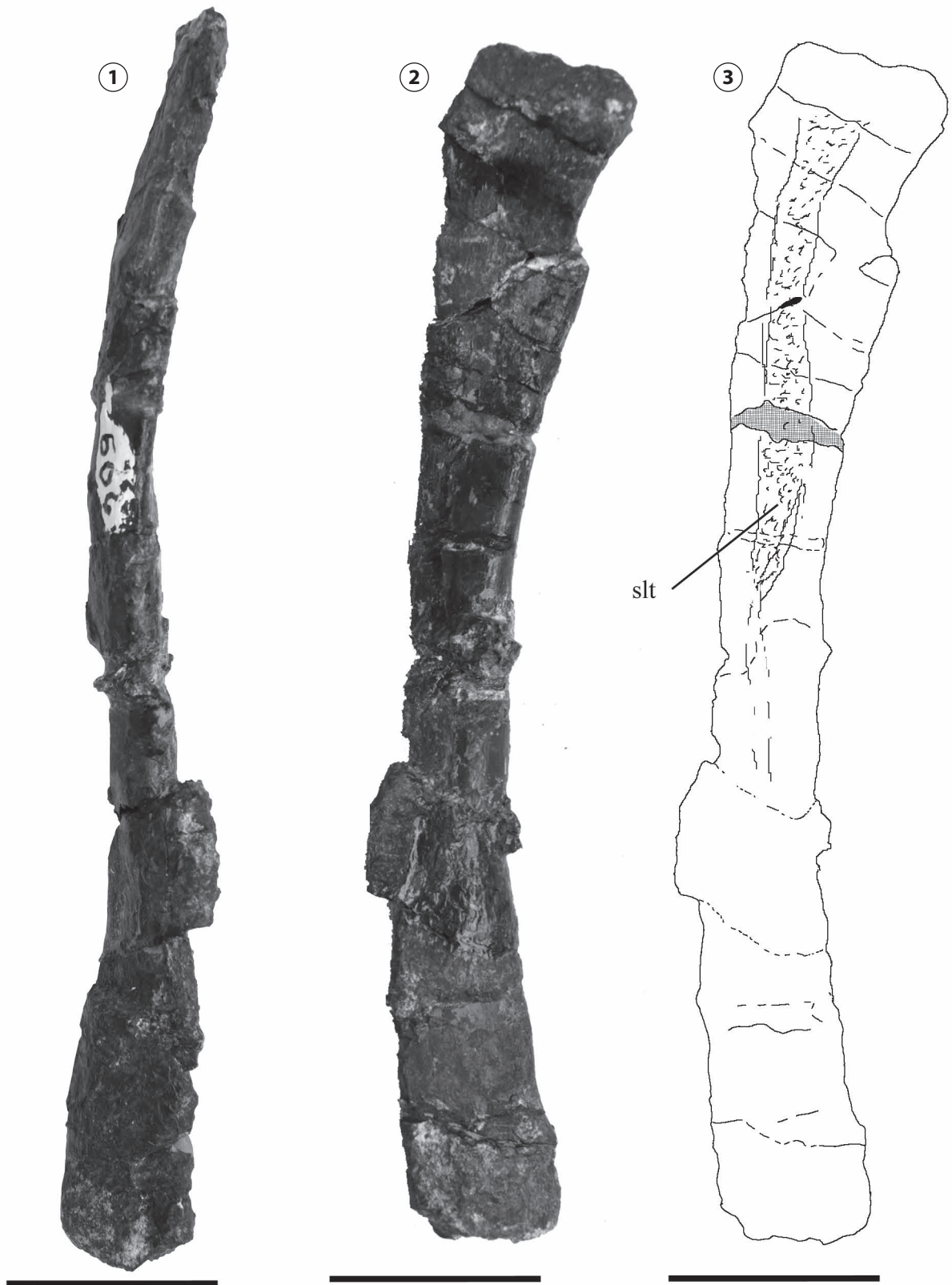


Figura 13. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606). **1**, fíbula en vista anterior. **2**, fíbula en vista medial; **3**, esquema de la fíbula en vista medial. **slt**, surco lateral de la fíbula. Escala= 2 cm/ **1**, fibula in anterior view; **2**, fibula in medial view; **3**, diagram of fibula of in medial view. **slt**, lateral sulcus of the fibula. Scale= 2 cm.

diferencia de las menos desarrolladas que presentan *Euparkeria* y *Doswellia*. Contrastando con dinosaurios y aves, el fémur no presenta cuello femoral (Romer, 1956; Benton, 2004). Esta característica la comparte *P. barrionuevoi* con *Chanaresuchus*, *Tropidosuchus*, *Euparkeria*, *Erythrosuchus*, *Doswellia* y *Van- cleavea*, y está presente en la mayoría de los arcosaurios no- dinosaurios del Triásico (Romer, 1956). El ángulo menor de 45° formado entre la cabeza femoral y la diáfisis es muy similar en *P. barrionuevoi*, *Chanaresuchus*, *Euparkeria*, *Erythrosuchus*; *Doswellia* y *Van- cleavea*. La fosa intertrocanterica de la especie aquí estudiada presenta forma similar a la de *Chanaresuchus*; pero es diferente de la fosa más desarrollada que presenta *Erythrosuchus* y se diferencia de *Van- cleavea* que no presenta fosa intertrocanterica. El fémur de *P. barrionuevoi* no presenta trocánter menor, al igual que en *Chanaresuchus*, *Tropidosuchus*, *Erythrosuchus* y *Doswellia*. El cuarto trocánter excede el tercio proximal del fémur, al igual que en *Chanaresuchus* y *Gualo- suchus*, pero diferente de la condición en *Tropidosuchus*, en el que se ubica en el tercio proximal del hueso. Si bien el cuarto trocánter de *P. barrionuevoi* se diferencia del cuarto trocánter más pequeño de *Euparkeria*, en ambas especies la ubicación del mencionado trocánter es parecida. El cuarto trocánter de la especie aquí descrita también se diferencia de una leve pro- tuberancia ubicada en la cara interna del fémur de *Doswellia*, la cual ha sido interpretada como este trocánter. La fosa ubi- cada medialmente al cuarto trocánter es similar a la presente en *Chanaresuchus*, y diferente a la de *Euparkeria* y *Erythro- suchus*. Los cóndilos distales del fémur de *P. barrionuevoi* no están bien desarrollados tal como sucede en *Chanaresuchus*, *Tropidosuchus* y *Van- cleavea*. Ambos cóndilos se encuentran al mismo nivel en *P. barrionuevoi*, condición que también se ob- serva en *Chanaresuchus* y *Gualosuchus*. La fosa poplíteo de *P.*

barrionuevoi, *Chanaresuchus* y *Euparkeria* es diferente de las de *Tropidosuchus* y *Erythrosuchus*, que son más profundas y de mayor desarrollo longitudinal.

En rasgos generales, la tibia es similar a la de *Chanaresu- chus*, pero distinta a las de *Tropidosuchus* y *Erythrosuchus*, las que son menos expandidas en sus extremos, mientras que sus diáfisis son cilíndricas. La tibia de *P. barrionuevoi* también se diferencia de la tibia de *Euparkeria* que tiene el extremo proxi- mal plano. El ángulo mayor del extremo proximal de la tibia de *P. barrionuevoi* está dirigido anterposteriormente, diferente de la condición de desarrollo netamente proximal de *Chanaresu- chus*, *Euparkeria*, y *Erythrosuchus*. La cresta cnemial poco desa- rrollada de *P. barrionuevoi*, *Chanaresuchus* y *Van- cleavea* es dife- rente de la cresta bien desarrollada que presenta *Tropidosuchus*, *Euparkeria* y *Erythrosuchus*. La tibia tiene la misma longitud que la fibula en *P. barrionuevoi*, *Chanaresuchus* y *Van- cleavea*, pero es menos robusta. La tibia de *P. barrionuevoi* y *Erythro- suchus* no tiene cresta fibular lo cual diferencia estos taxones de ciertos dinosauriformes y el rauisúquido *Effigia* Nesbitt y Norrell, 2005 (Nesbitt, 2007; Brusatte *et al.*, 2008). La su- perficie lateral del extremo distal de la tibia de *P. barrionuevoi* tiene un surco longitudinal, condición que es compartida con Archosauria pero que no está citada en proterochámpsidos. El extremo distal elíptico de la tibia de *P. barrionuevoi* es expandi- do, similar al presente en *Chanaresuchus* y *Tropidosuchus*, pero diferente del extremo poco expandido de *Euparkeria*, así como del contorno circular que presenta el extremo distal de la tibia de *Erythrosuchus*.

La fibula de *P. barrionuevoi*, *Chanaresuchus*, *Tropidosuchus* y *Van- cleavea* presenta una leve torsión entre sus extremos. El sur- co que se ubica medialmente sobre el extremo proximal de la fibula es similar al citado por Gower (2003) para *Erythrosuchus*.

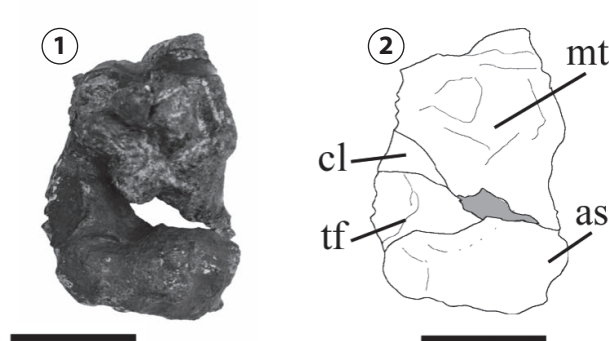


Figura 14. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606). 1, Astrágalo en vista anterior; 2, Esquema del astrágalo en vista anterior. **as**, astrágalo; **cl**, calcáneo; **mt**, metatarsales; **tf**, faceta tibial. Escala= 2 cm/ 1, *Astragalus* in anterior view; 2, Diagram of astragalus in anterior view. **as**, astraga- lus; **cl**, calcaneum; **mt**, metatarsals; **tf**, tibial facet. Scale= 2 cm.

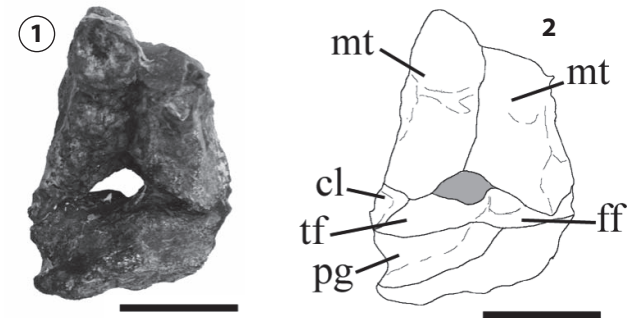


Figura 15. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606). 1, Astrágalo en vista posterior; 2, Esquema del astrágalo en vista posterior. **cl**, cal- cáneo; **ff**, faceta fibular; **mt**, metatarsal; **pg**, surco posterior; **tf**, faceta tibial. Escala= 2 cm/ 1, *Astragalus* in posterior view; 2, Diagram of as- tragalus in posterior view. **cl**, calcaneum; **ff**, fibular facet; **mt**, metatarsal; **pg**, posterior groove; **tf**, tibial facet. Scale= 2 cm.

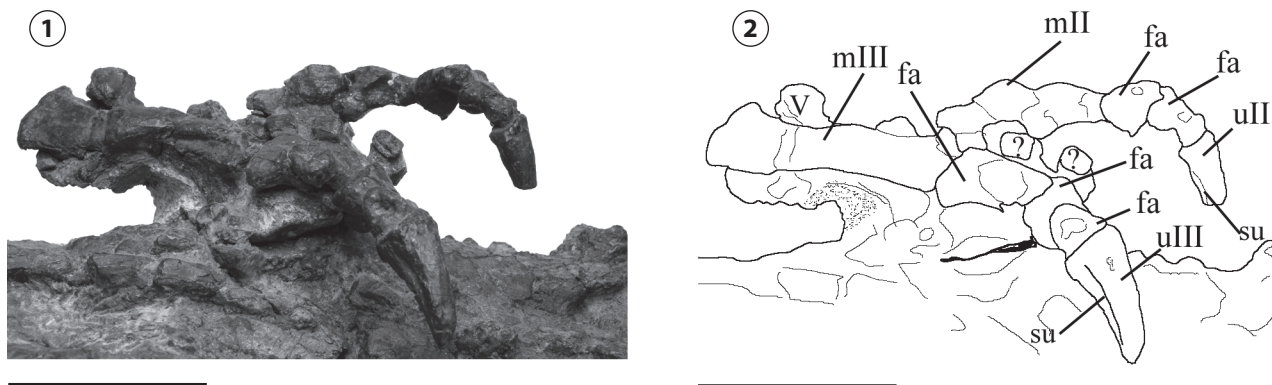


Figura 16. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606). **1,** Pie de en vista lateral; **2,** Esquema del pie en vista lateral. **fa,** falanges; **m#,** metatarsales; **su,** surco lateral de las falanges ungueales; **u#,** ungueales; **V,** metatarsal V. Escala= 5 cm/ **1,** Pes in lateral view. **2,** Diagram of pes in lateral view. **fa,** phalanx; **m#,** metatarsals; **su,** sulcus lateral of ungueal phalanx; **u#,** unguals; **V,** metatarsal of digit V. Scale= 5 cm.

En vista posterior, el astrágalo de la especie aquí estudiada presenta un surco con dos perforaciones, más profundas que las de *Chanaresuchus*, diferente a *Euparkeria* y *Tropidosuchus*, en los cuales no se han citado estas perforaciones. La faceta tibial de *P. barrionuevoi* es más amplia que la fibular, al igual que en *Chanaresuchus*, *Tropidosuchus* y *Vancleavea*. El área cóncava para la articulación con la tibia que presenta *P. barrionuevoi* es similar a la de *Chanaresuchus* y *Tropidosuchus*, pero la de *Euparkeria* es plana. La faceta fibular de *P. barrionuevoi*, *Chanaresuchus* y *Tropidosuchus* está orientada dorso-lateralmente, diferente de la orientada dorsoventralmente de *Vancleavea*. Esta faceta articular es casi plana en *P. barrionuevoi*, así como en *Chanaresuchus* y *Vancleavea*. En vista anterodorsal, el astrágalo de *P. barrionuevoi* no presenta la perforación anterior (*anterior hollow sensu* Sereno, 1991) que tiene *Vancleavea* y *Chanaresuchus*.

La forma general del pie de *Euparkeria* es la que más se

diferencia del resto de las especies aquí comparadas, tanto en la longitud reducida de sus elementos metatarsianos, como en el número de falanges reconocibles, así como en el mayor desarrollo transversal que presentan estos elementos. En rasgos generales, el material preservado correspondiente al pie de *P. barrionuevoi* es similar al de *Chanaresuchus*. Pero se diferencia del pie de *Tropidosuchus*, ya que para esta especie se han citado cinco falanges en el dígito III (Arcucci, 1990). La fórmula falangeal de los dígitos II y III de *P. barrionuevoi*, *Chanaresuchus* y *Euparkeria* es similar. El surco lateral de las ungueales de *P. barrionuevoi* también se observa en *Chanaresuchus* (PVL 4575), pero presenta menor profundidad.

Un rasgo importante de *P. barrionuevoi* es que representa el primer proterochámpsido con postcráneo completo conocido que no presenta osteodermos, ya que tanto *Chanaresuchus* como *Tropidosuchus* los presentan a lo largo de toda la serie presacra.

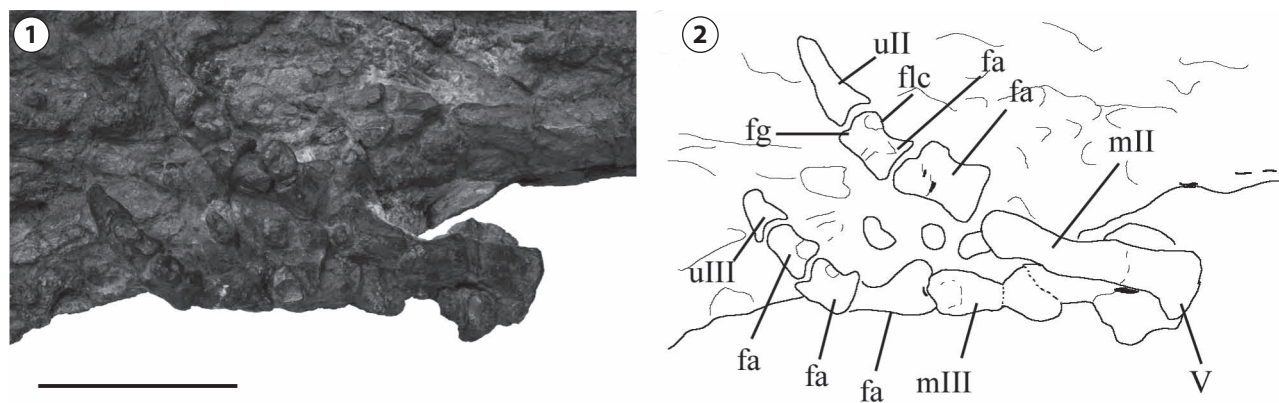


Figura 17. *Proterochampsia barrionuevoi* (PVSJ 606). **1,** Pie en vista dorsal; **2,** Esquema del pie en vista dorsal. **fa,** falange; **fg,** faceta gnynglmitoidal; **flc,** fosa para ligamentos colaterales; **m#** metatarsales; **u#,** ungueales. Escala= 5 cm/ **1,** Pes in dorsal view; **2,** Diagram of pes in dorsal view. **fa,** phalanx; **fg,** gnynglmitoidal facet; **flc,** fossa for colateral ligaments; **m#,** metatarsals; **u#,** unguals. Scale= 5 cm.

El esqueleto del ejemplar aquí descrito (PVSJ 606) se caracteriza por el notable tamaño del cráneo, el cual está representado por una proporción “largo del cráneo/largo del poscráneo” de 0,46, siendo la misma de 0,24 para *Chanaresuchus*. En relación a la longitud del fémur, la proporción “largo del cráneo/largo femoral” es de 2,26 y 1,74 para *Chanaresuchus*, lo cual también refleja las grandes dimensiones del cráneo de este ejemplar de *Proterochampsia barrionuevoi*. Si bien estas dimensiones del cráneo respecto al poscráneo son llamativas e indicarían un estado juvenil para este ejemplar, se ha propuesto que las medidas alométricas por sí solas no deben ser tomadas como un patrón para identificar estadios ontogenéticos (Brinkman, 1988). Por lo anteriormente mencionado, toma importancia el registro de otros caracteres ontogenéticamente significativos que han sido detallados en esta descripción, tales como la progresión de la sutura neurocentral de las vertebrales (Brochu, 1996) y la sutura escapuloracoidea (Brochu, 1995). En este ejemplar (PVSJ 606), los arcos neurales de las vértebras no se encuentran suturados a los cuerpos vertebrales, lo cual indicaría un estado ontogenético juvenil. Sin embargo, la sutura de los elementos escapulares no proporciona una evidencia clara respecto a este ítem, ya que en aetosaurios y algunos “rauisúquidos” juveniles los mismos se encuentran fusionados (Desojo, comunicación personal). De esta manera, el estado ontogenético del ejemplar PVSJ 606 podría definirse como juvenil en base al tamaño del cráneo y la falta de sutura neurocentral. Sin embargo, análisis histológicos actualmente en ejecución por la autora brindarán más información sobre la ontogenia de este grupo (Brochu, 1996; Cole *et al.*, 2003; Irmis, 2007).

CONCLUSIONES

La diagnosis de la especie en base al material postcraneano descrito por primera vez en este trabajo comprende la siguiente combinación de caracteres: 24 vértebras presacras que son relativamente cortas, sin intercentros, con la región posterior del arco neural (para el paso de nervios y venas) notablemente desarrollada, espinas neurales ubicadas posteriormente respecto al cuerpo vertebral, al menos tres elementos formando cada hilera de costillas gastrales, las cuales tienen el extremo proximal con forma de “Y”, hoja escapular recta con el extremo proximal expandido, coracoides ovalado con escaso desarrollo anteroposterior, húmero moderadamente expandido en sus extremos, sin torsión en su diáfisis, fémur sigmoide en vista anterior con la cabeza femoral angulosa, tibia y fibula de la misma longitud, cresta cnemial poco desarrollada, astrágalo con dos perforaciones profundas en el

surco posterior, sin perforación anterior (*anterior hollow sensu* Sereno, 1991), con la faceta tibial cóncava y la faceta fibular plana, surco lateral profundo en las falanges ungueales y ausencia de osteodermos en toda la serie vertebral.

Cabe destacar que el presente aporte da a conocer por primera vez en detalle el esqueleto postcraneano completo del género *Proterochampsia*, el cual representa el taxón mejor conocido de un proterochámpsido proveniente del Triásico Superior (Formación Ischigualasto). Este material, junto al de *Tropidosuchus* y *Chanaresuchus* del Triásico Medio (Formación Chañares) conforman los proterochámpsidos más completos conocidos.

La importancia de un conocimiento más acabado de la anatomía de estos arcosauriformes sudamericanos es un paso fundamental para comprender más profundamente el rol paleobiológico que tenían estos animales en los ecosistemas triásicos continentales. Por otro lado, esta descripción detallada del postcráneo provee una nueva fuente de datos para futuros análisis filogenéticos que se orienten a dilucidar las relaciones de parentesco de estas formas basales con respecto al grupo corona Archosauria.

AGRADECIMIENTOS

La autora agradece a J. Desojo y M. Ezcurra por la lectura crítica del manuscrito, a J. Powell (Instituto Miguel Lillo), A. Kramarz (Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”) y R. Martínez (Instituto y Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de San Juan) por permitir el acceso a las colecciones bajo su cuidado, a G. Heredia (Instituto y Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de San Juan) por la reconstrucción aquí presentada, a I. Zabrodski por las fotografías, a D. Abelín (Instituto y Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de San Juan) por la preparación del material fósil utilizado y a A. Haro por las discusiones anatómicas que aportaron a este trabajo. Finalmente la autora agradece el valioso aporte de los revisores de este trabajo. Este trabajo es presentado en el marco de una Beca Posdoctoral otorgada por el CONICET y fue financiado en parte por un premio otorgado por el ICES (International Center For Earth Sciences).

BIBLIOGRAFÍA

- Alcober, O. 2000. Redescription of the skull of *Saurosuchus galilei* (Archosauria: Rauisuchidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 302–316.
- Arcucci, A.B. 1989. Locomotor structures in the Middle Triassic Archosaurs from Los Chañares (La Rioja, Argentina). *Historical Biology* 3: 85–95.
- Arcucci, A.B. 1990. Un nuevo Proterochampsidae (Reptilia-Archosauriformes) de la fauna local de Los Chañares (Triásico Medio), La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 27: 365–378.
- Barberena, M.C. 1982. Uma nova espécie de *Proterochampsia*, *P. nodosa* sp. nov. do Triássico do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 54: 127–141.
- Bennett, S.C. 1996. The phylogenetic position of the Pterosauria within the Archosauriformes. *Zoological Journal of the Linnean Society* 118: 261–308.
- Benton, M.J. 2004. Origin and relationships of Dinosauria. En: D.B.

- Weishampel, P. Dodson, y H. Osmolska (Eds.), *The Dinosauria* (2nd edition). University of California Press, Berkeley, p. 7–30.
- Benton, M.J. y Clark, J.M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. En: M.J. Benton (Ed.), *The phylogeny and classification of the tetrapods*. Clarendon Press, Oxford, p. 295–338.
- Bonaparte, J.F. 1971. *Cerritosaurus binsfeldi* Price, tipo de una nueva familia de tecodontes (Pseudosuchia-Proterochampsia). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 43: 417–422.
- Brinkman, D. 1988. Size-independent criteria for estimating relative age in *Ophiacodon* and *Dimetrodon* (Reptilia, Pelycosauria) from the Admiral and Lower Belle Plains Formations of west-central Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8: 172–180.
- Brochu, C.A. 1995. Heterochrony in the crocodylian scapulocoracoid. *Journal of Herpetology* 29: 464–468.
- Brochu, C.A. 1996. Closure of neurocentral sutures during crocodylian ontogeny: implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 49–62.
- Brochu, C.A. 2001. Progress and future in archosaur phylogenetics. *Journal of Paleontology* 75: 1185–1201.
- Broom, R. 1905. Notice of some new fossil reptiles from the Karroo beds of South Africa. *Records of the Albany Museum* 1: 331–337.
- Broom, R. 1913. Note on *Mesosuchus browni* Watson and on a new South African Triassic pseudosuchian (*Euparkeria capensis*). *Records of the Albany Museum* 2: 394–396.
- Brusatte, S.L., Benton, M.J., Ruta, M. y Lloyd, G.T. 2008. Superiority, competition, and opportunism in the evolutionary radiation of dinosaurs. *Science* 321: 1485–1488.
- Claessens, L.P.A.M. 2004. Dinosaur gastralia: origin, morphology, and function. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 89–106.
- Claessens, L.P.A.M., O'Connor, P.M. y Unwin, D.M. 2009. Respiratory Evolution Facilitated the Origin of Pterosaur Flight and Aerial Gigantism. *PLoS ONE* 4: 1–8.
- Cole, A., Fedak T., Hall, B., Olson, W. y Vickaryous, M. 2003. Sutures joining ontogeny and fossils. *The Palaeontological Association Newsletter* 52: 29–32.
- Currie, B.S., Colombi, C.E., Tabor, N.J., Shipman, T.C. y Montañez, I.P. 2009. Stratigraphy and architecture of the Upper Triassic Ischigualasto Formation, Ischigualasto Provincial Park, San Juan, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 27: 74–87.
- Desojo, J.B. 2004. [Los Aetosaurios (Amniota, Diapsida) de América del Sur: sus relaciones y aportes a la biogeografía y bioestratigrafía del Triásico continental]. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, 176 p. Inédita].
- Desojo, J.B., Ezcurra, M.D. y Schultz, C.L. (en prensa). An unusual new archosauriform from the Middle-Late Triassic of southern Brazil and the monophyly of Doswelliidae. *Zoological Journal of the Linnean Society*.
- Dilkes, D.W. 1998. The Early Triassic rhynchosaur *Mesosuchus browni* and the interrelationships of basal archosauromorph reptiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 353: 501–541.
- Dilkes, D. y Arcucci, A. 2009. Revision of *Proterochampsia barrionuevoi* and Proterochampsidae (Reptilia; Archosauriformes) from the Late Triassic of Argentina and Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29 (3): 88A.
- Dilkes, D. y Sues, H. 2009. Redescription and phylogenetic relationships of *Doswellia kaltenbachi* (Diapsida: Archosauriformes) from the Upper Triassic of Virginia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 58–79.
- Dornelles, J.F. 1995. Um tecodonte proterosuchídeo (*Chanaresuchus* sp.) do Triássico do Rio Grande do Sul. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia UBEA/PUCRS, Serie Ciências da Terra* 1: 62–68.
- Ewer, R.F. 1965. The anatomy of the thecodont reptile *Euparkeria capensis* Broom. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 248: 379–435.
- Ezcurra, M.D. 2010. Biogeographic analysis of Triassic tetrapods: evidence for provincialisms and driven sympatric cladogenesis in the early evolution of modern tetrapod lineages. *Proceedings of the Royal Society Series* doi:10.1098/rspb.2010.0508 Published online.
- Ezcurra, M.D., Lecuona, A. y Martinelli, A.G. 2010. A new basal diapsid archosauriform from the Early Triassic of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 1–18.
- Gauthier, J.A. 1984. [A cladistic analysis of the higher systematic categories of the Diapsida]. PhD Dissertation, University of California, Berkeley, 564 p. Inédita.]
- Gauthier, J.A. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. *Memoirs of the Californian Academy of Science* 8: 1–55.
- Gauthier, J.A., Cannatella, D., De Queiroz, K., Kleg, A.G. y Rowe, T. 1989. Tetrapod phylogeny. En: B. Fernholm, K. Bremer, y H. Jornvall (Eds.), *The Hierarchy of Life*. Elsevier Science Publishers, Nueva York, p. 337–353.
- Gower, D.J. 1996. The tarsus of the tarsus of erythrosuchid archosaurs (Reptilia), and implications for early diapsid phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society* 116: 347–375.
- Gower, D.J. 2001. Osteology of the early archosaurian reptile *Erythrosuchus africanus* Broom. *Annals of the South African Museum* 110: 1–84.
- Hsiou, A., Adbala, F. y Arcucci, A.B. 2002. Novo registro de Proterochampsidae (Reptilia, Archosauriformes) do Triássico Médio-Superior do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7: 48–55.
- Huene, F. von. 1946. Die grossen Stämme der Tetrapoden in den geologischen Zeiten. *Biologisches Zentralblatt* 65: 268–275.
- Irmis, R.B. 2007. Axial Skeleton Ontogeny In The Parasuchia (Archosauria: Pseudosuchia) And Its Implications For Ontogenetic Determination In Archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 350–361.
- Juul, L. 1994. The phylogeny of basal archosaurs. *Palaeontologia Africana* 31: 1–38.
- Long, R.A. y Murry, P.A. 1995. Late Triassic (Carnian and Norian) tetrapods from the southwestern United States. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 4: 1–254.
- Machado, C.B. y Kischlat, E.E. 2003. Novo registro de Rhadinosuchidae (Archosauriformes: Proterochampsia) para o Mesotriássico do Brasil. *Paleontologia em Destaque* 18: 47.
- Nesbitt, S.J. 2007. The anatomy of *Effigia okeeffeae* (Archosauria, Suchia), theropod like convergence, and the distribution of related taxa. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 302: 1–55.
- Nesbitt, S.J. y Norell, M.A. 2006. Extreme convergence in the body plans of an early suchian (Archosauria) and ornithomimid dinosaurs (Theropoda). *Proceedings of the Royal Society of London B* 273: 1045–1048.
- Nesbitt, S.J., Stocker, M.R., Small, B.J. y Downs, A. 2009. The osteology and relationships of *Vancleavea campi* (Reptilia: Archosauriformes). *Zoological Journal of the Linnean Society* 157: 814–864.
- Osborn, H.F. 1903. The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diapsosauria. *Memoirs of the American Museum of Natural History* 1: 449–507.
- Parker, W.G. y Barton, B.J. 2008. New information on the Upper Triassic archosauriform *Vancleavea campi* based on new material from the Chinle Formation of Arizona. *Paleontologia Electronica* 11: 1–20.
- Parrish, J.M. 1993. Phylogeny of the Crocodylotarsi, with special reference to archosaurian and crurotarsan monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 287–308.
- Price, L.I. 1946. Sobre um novo pseudosuquio do Triássico Superior do Rio Grande do Sul. *Boletim Divisão de Geologia e Mineralogia* 120: 1–38.
- Raugust, T. 2009. [Um novo registro de Chanaresuchus bonapartei Romer 1971 (Archosauriformes, Proterochampsidae) para Triássico Médio Sul-Rio-Grandense e considerações acerca da sistemática de Proterochampsidae.

- Tese de Maestría, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 140 p. Inédita].
- Reig, O.A. 1959. Primeros datos descriptivos sobre nuevos reptiles archosaurios del Triásico de Ischigualasto (San Juan, Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 13: 257–270.
- Reig, O.A. 1970. The Proterosuchia and the early evolution of the archosaurs; an essay about the origin of a major taxon. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 139: 229–292.
- Romer, A.S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press, Chicago, 772 p.
- Romer, A.S. 1971. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XI: Two new long-snouted thecodonts, *Chanaresuchus* and *Gualosuchus*. *Breviora* 379: 1–22.
- Romer, A.S. 1972. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna XII. The postcranial skeleton of the thecodont *Chanaresuchus*. *Breviora* 385: 1–21.
- Sereno, P.C. 1991. Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* 2: 1–53.
- Sereno, P.C. y Arcucci, A.B. 1990. The monophyly of the crurotarsal archosaurs and the origin of birds and crocodile ankle joints. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 180: 21–52.
- Sill, W.D. 1967. *Proterochampsia barrionuevoi* and the early evolution of the Crocodylia. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 135: 415–446.
- Trotteyn, M.J., Desojo, J.B. y Alcober, O. (en prensa). Nuevo material postcraniano de *Saurosuchus galilei* Reig (Archosauria: Crurotarsi) del Triásico Superior del centro-oeste de Argentina. *Ameghiniana*.
- Trotteyn, M.J. y Haro, J.A. 2010. The braincase of a specimen of *Proterochampsia* Reig (Archosauriformes: Proterochampsidae) from the Late Triassic of Argentina. *Paläontologische Zeitschrift* doi 10.1007/s12542-010-0068-7.
- Walker, A.D. 1968. *Protosuchus*; *Proterochampsia*; and the origin of phytosaurs and crocodiles. *Geological Magazine* 105: 1–14.
- Weems, R.E. 1980. An unusual newly discovered archosaur from the Upper Triassic of Virginia, U.S.A. *Transactions of the American Philosophical Society* 70: 1–53.
- Wu, X.C., Liu, J. y Li, J.L. 2001. The anatomy of the first archosauriform (Diapsida) from the terrestrial Upper Triassic of China. *Vertebrata Palasiatica* 39: 251–265.
- Young, C.C. 1973. On a new pseudosuchian from Turfan, Sinkiang (Xinjiang). *Memoirs of the Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology of the Academia Sinica B* 10: 15–37.

doi: 10.5710/AMGH.v48i4(351)

Recibido: 9 de junio de 2010

Aceptado: 27 de diciembre de 2010