



UNIVERSIDAD NACIONAL DE SAN JUAN

Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Departamento de Biología

Trabajo Final de Licenciatura en Biología, orientación Ecología.

Estudio de la neumaticidad vertebral en dos grupos de Archosauriformes: Proterochampsidae (Proterochampsia) y Sauropodomorpha (Dinosauria, Saurischia)

Hugo Valdez

Directora: Dra. Cecilia Apaldetti

Co Directora: Dra. María Jimena Trotteyn

2023

Resumen:

Los Archosauriformes fueron uno de los grupos de vertebrados más diversos que dominaron el Mesozoico, siendo los cocodrilos y las aves sus únicos representantes actuales. Entre los Archosauriformes se incluye a Proterochampsia -grupo endémico del Triásico de Sudamérica- y Dinosauria -grupo diverso que dominó durante todo el Mesozoico, dando origen a las aves actuales-. La neumaticidad postcraneal (presencia de aire dentro de las estructuras óseas) es una condición anatómica fundamental del sistema respiratorio aviano, el cual es el más sofisticado y eficiente entre los vertebrados actuales. Se conoce la presencia de neumaticidad entre dinosaurios terópodos, y aunque entre las formas derivadas de Sauropodomorpha (herbívoros gigantes) se encuentra muy desarrollado en muchas especies, en las formas basales del grupo el registro es incipiente. Mientras que entre los Proterochampsia, la neumaticidad ósea es totalmente desconocida.

El objetivo de este trabajo es evaluar la presencia de neumaticidad en el esqueleto axial de dos ejemplares triásicos de Archosauriformes: un espécimen de dinosaurio sauropodomorfo aún inédito (PVSJ 908) proveniente de la Formación Quebrada del Barro (Cuenca Marayes-El Carrizal) y un proterochámpsido (*Pseudochampsia ischigulastensis*, PVSJ 567) de la Formación Ischigualasto (Cuenca Ischigualasto-Villa Unión), de la Provincia de San Juan. A partir del estudio de tomografías computadas (CT scan), se obtuvo la digitalización (reconstrucciones en 3D) con el fin de visualizar y caracterizar el estado neumático de estas formas basales. Esto permitió obtener resultados detallados de sus estructuras internas y externas, evidenciando cavidades profundas e interconectadas en los arcos neurales de la transición cervico-dorsal del sauropodomorfo (PVSJ 908). En la serie dorsal del PVSJ 908 se observa que algunas fosas incluyen subfosas internas tabicadas por láminas, las que son identificadas—junto con las cavidades profundas sin tabicar—como evidencias neumáticas asociadas al sistema respiratorio. A fin de conocer las relaciones de parentesco del nuevo espécimen PVSJ 908 se realizó un análisis filogenético preliminar junto a otros Sauropodomorpha proveniente de la misma localidad fosilífera (e.g.,

Ingentia), lo que reveló que el espécimen estudiado es un Sauropodiforme basal no-Sauropoda, aunque cercanamente emparentado al origen de sauropodos (e.g., lessemsauridos).

Por su parte, el esqueleto axial del espécimen proterochampsido (PVSJ 567) presenta cavidades poco profundas en el cuerpo de algunas vértebras cervicales y dorsales. Estas cavidades sutiles están presentes en la superficie cortical de las vértebras sin penetrar su interior, y son morfológicamente consistentes con las fosas del arco neural que se encuentran en los cocodrilos existentes y otros saurópsidos no avianos que albergan depósitos de tejido adiposo y no tienen relación con ninguna parte del sistema respiratorio. Estas evidencias, por un lado, añaden más información sobre un origen más temprano del sistema respiratorio aviano, al menos en Dinosauria, y por otro, sobre la ausencia de neumaticidad postcraneal en miembros fuera de Ornithodira.

Índice:

I.	Introducción.....	5
	I.1. Neumaticidad.....	7
	I.2. Hipótesis.....	9
	I.3. Objetivos.....	9
	I.3.1. Objetivo general.....	9
	I.3.2. Objetivos específicos.....	9
II.	Marco Geológico.....	10
	II.1. Cuenca Marayes-El Carrizal.....	10
	II.2. Cuenca Ischigualasto-Villa Unión.....	14
III.	Materiales y Métodos.....	19
	III.1. Materiales.....	19
	III.2. Métodos.....	19
	III.3. Terminología Vertebral utilizada.....	20
	III.4. Abreviaturas.....	22
IV.	Resultados.....	23
	IV.1. Sauropodomorpha (PVSJ 908).....	23
	IV.1.1. Esqueleto Axial.....	23
	IV.1.1.a. Vértebras Cervicales.....	23
	IV.1.1.b. Vértebras Dorsales.....	28
	IV.2. <i>Pseudochampsia ischigualastensis</i> (PVSJ 567).....	36
	IV.2.1. Postcráneo.....	37
	IV.2.2. Esqueleto Axial.....	37
	IV.2.3. Complejo Atlas-Axis.....	38
	IV.2.4. Vértebras Cervicales.....	38
	IV.2.5. Vértebras Dorsales.....	40
	IV.3. Análisis Filogenético para el espécimen PVSJ 908.....	42
V.	Discusión.....	45
	V.1. Evidencia de Neumaticidad Postcraneal.....	45
	V.1.1. Sauropodomorpha.....	45
	V.1.2. Proterochampsidae.....	46
	V.2. Relación con Tejido Blando.....	47
VI.	Conclusión.....	49
VII.	Bibliografía.....	49

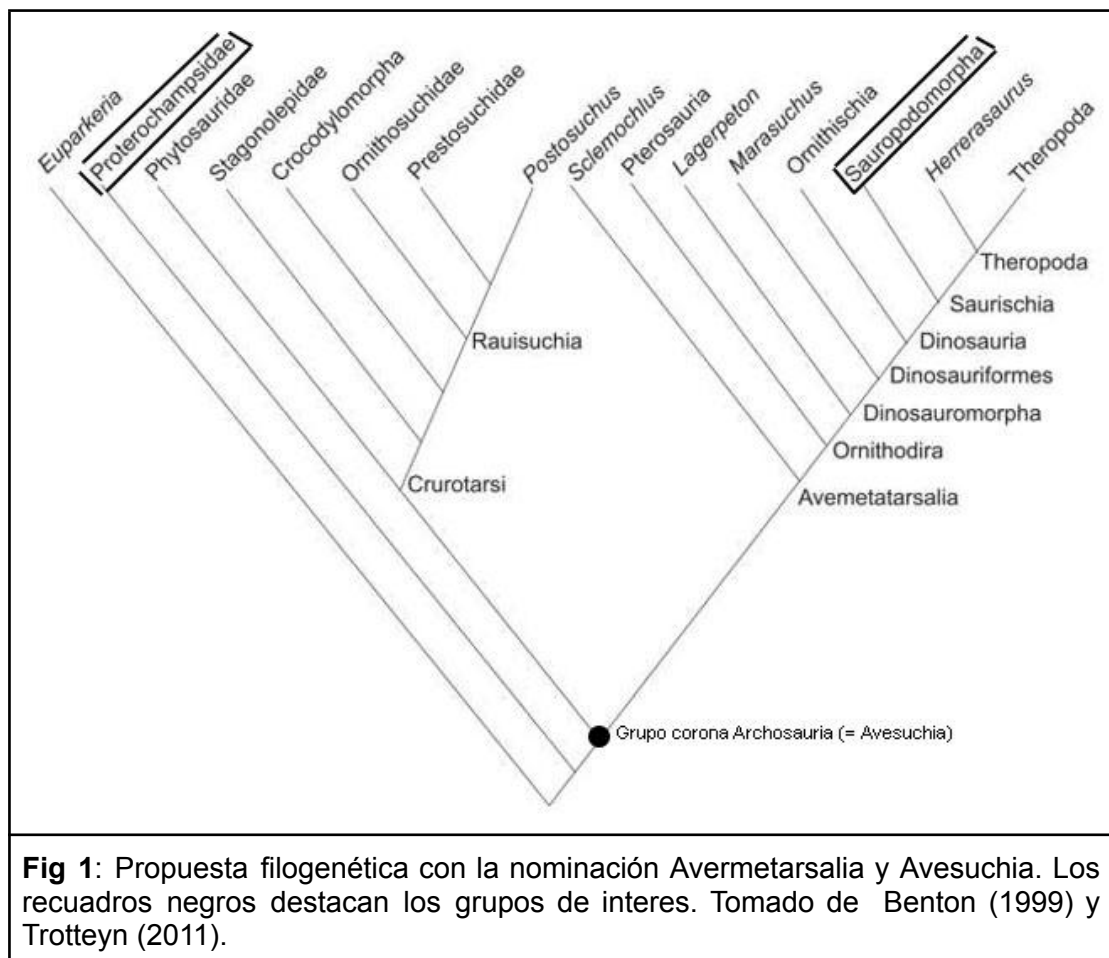
I. Introducción

Los Archosauriformes han sido considerados como un grupo natural que incluye Proterosuchia (Proterosuchidae + Erythrosuchidae), Euparkeridae y Archosauria (Nesbitt, 2011; Ezcurra, 2016; Trotteyn y Ezcurra, 2020). La familia Proterochampsidae constituye un grupo de arcosauriformes procedentes del Triásico Medio-Tardío de América del Sur. Dentro de Proterochampsidae, *Proterochampsa* spp., *Cerritosaurus binsfeldi* y *Tropidosuchus romeri* se reconocen como algunas de las especies que lo conforman (Trotteyn et al, 2013; Ezcurra et al. 2015; Trotteyn y Ezcurra, 2020). Todos estos taxones están anidados dentro de Proterochampsia (Nesbitt, 2011) y este clado se encuentra como el taxón hermano más inmediato de Archosauria (Nesbitt, 2011). Se propone que los proterochámpsidos fueron animales cuadrúpedos, cuyo modo de vida podría haber sido acuático y/o semiacuático (Bonaparte, 1971; Sereno y Arcucci, 1990; Sereno, 1991). Otra fuente de información paleobiológica es la caja craneana. Esta estructura encierra el encéfalo y algunos órganos de los sentidos (e.g.: bulbos olfatorios; oído interno), los cuales fueron usados para hacer inferencias como agudeza visual y capacidad auditiva (Trotteyn y Paulina-Carabajal, 2016). También se han desarrollado análisis paleohistológicos que aportan a la paleobiología del grupo (e.g.; Cerda et al, 2015). Sin embargo, hasta el momento no se ha realizado ningún estudio dirigido al análisis de las estructuras neumáticas en este grupo.

Dentro de los arcosauriformes, Archosauria es un grupo de vertebrados más derivado que Proterochampsia, e incluye a dos grandes grupos: Pseudosuchia y Avemetatarsalia, que tiene como únicos representantes actuales a cocodrilos y aves, respectivamente (Gauthier, 1984; Sereno, 1991).

Entre los Avemetatarsalia, los dinosaurios (Dinosauria) representan un grupo diverso de vertebrados terrestres que habitaron la Tierra desde mediados del período Triásico y sufriendo una gran extinción a fines del Cretácico, siendo las aves sus únicos representantes actuales (Gauthier, 1986; Sereno y Arcucci, 1990). Dinosauria incluye dos grandes grupos: Ornithischia y

Saurischia, que se diferencian principalmente en la morfología de sus caderas (Gauthier, 1986; Novas, 1996). El grupo de los saurisquios se diversificó en Theropoda y Sauropodomorpha. Los terópodos fueron carnívoros bípedos, algunos grupos con extremidades delanteras reducidas, llegando a ser el grupo dominante durante parte del Mesozoico, y siendo el clado originario de las aves actuales. Mientras los sauropodomorfos se caracterizaron por formas herbívoras de cuello largo, que evolucionaron hacia el cuadrupedalismo desde fines del Triásico, alcanzando formas gigantes a fines del Mesozoico (Gauthier, 1986; Novas, 1996; Sereno, 1999, 2007; Galton y Upchurch, 2004).



Sauropodomorpha incluye los vertebrados más grandes conocidos que habitaron la Tierra durante aproximadamente 160 millones de años. Estos se caracterizan por cuello largo y cráneo pequeño. Los sauropodomorfos más derivados fueron estrictamente cuadrúpedos mientras que las formas más

primitivas fueron bípedos facultativos (Galton y Upchurch, 2004). Los Sauropodomorpha fueron principalmente herbívoros, aunque hay evidencia de formas omnívoras entre los componentes más basales (Martínez y Alcober, 2009). Las formas basales del grupo, los 'prosaurópodos', se diferencian de los Eusaurópodos (sauropodomorfos más derivados) en varios aspectos, como ser menor tamaño corporal, mayor dispersión geográfica y diversidad, diferente rango temporal, entre otras. Muchas de las formas más derivadas de Sauropodomorpha presentan una neumaticidad extrema en sus huesos, mientras que las formas basales presentan una nula o incipiente neumaticidad postcraneal.

I.1. Neumaticidad

Como condición anatómica, el término "neumático" hace referencia a la presencia de aire dentro de alguna estructura o compartimento del cuerpo (O'Connor, 2006). En la actualidad, sólo las aves poseen un sistema respiratorio el cual se encuentra íntimamente relacionado con su esqueleto postcraneal. Este sistema permite el flujo unidireccional del aire a través de los pulmones gracias a la presencia de una serie de sacos aéreos originados a partir de los bronquios pulmonares (Romer y Parson, 1977; Britt, 1997). Tales estructuras presentan una serie de prolongaciones conocidas comúnmente como divertículos neumáticos, los cuales pueden ingresar, vía forámenes neumáticos, dentro del esqueleto axial y apendicular del organismo (Pirlot, 1976).

Si bien en la actualidad sólo las aves exhiben un esqueleto postcraneal neumático, numerosos indicios sugieren que dicho carácter estuvo presente en otros archosauriformes (Gower, 2001; Britt, 1993; O'Connor, 2006). También se conoce la neumaticidad postcraneal de dinosaurios terópodos no avianos y sauropodomorfos (Britt, 1993; Wilson, 1999; Wedel et al., 2000; Wedel, 2003; Benson et al., 2012; Yates et al., 2012).

La identificación de caracteres vinculados a la neumaticidad postcraneal ha sido empleada para dilucidar aspectos relacionados con: biomecánica, fisiología, estimación de masa corporal, reconstrucción de estructuras anatómicas blandas, funcionamiento y evolución del sistema respiratorio en

dinosaurios no avianos (Britt, 1993; O'Connor & Claessens, 2005; O'Connor, 2006; Salgado et al., 2006, entre otros).

Sin embargo, la neumaticidad en proterochámpsidos aún no ha sido evaluada, y en sauropodomorfos basales ha sido escasamente estudiada. Esto se debe al tipo de preservación de los materiales presentes hasta hace algunos años. Sin embargo, desde los últimos años se han realizado nuevos hallazgos que aportan mayor cantidad de ejemplares con mejor estado preservacional. Recientemente, se han descubierto indicios de neumaticidad en ejemplares de dinosaurios sauropodomorfos basales (e.g., *Pantyraco*, Yates et al. 2012; *Ingentia*, Apaldetti et al. 2018) lo que representa una ventana para el estudio de aspectos biológicos aún desconocidos entre formas extintas.

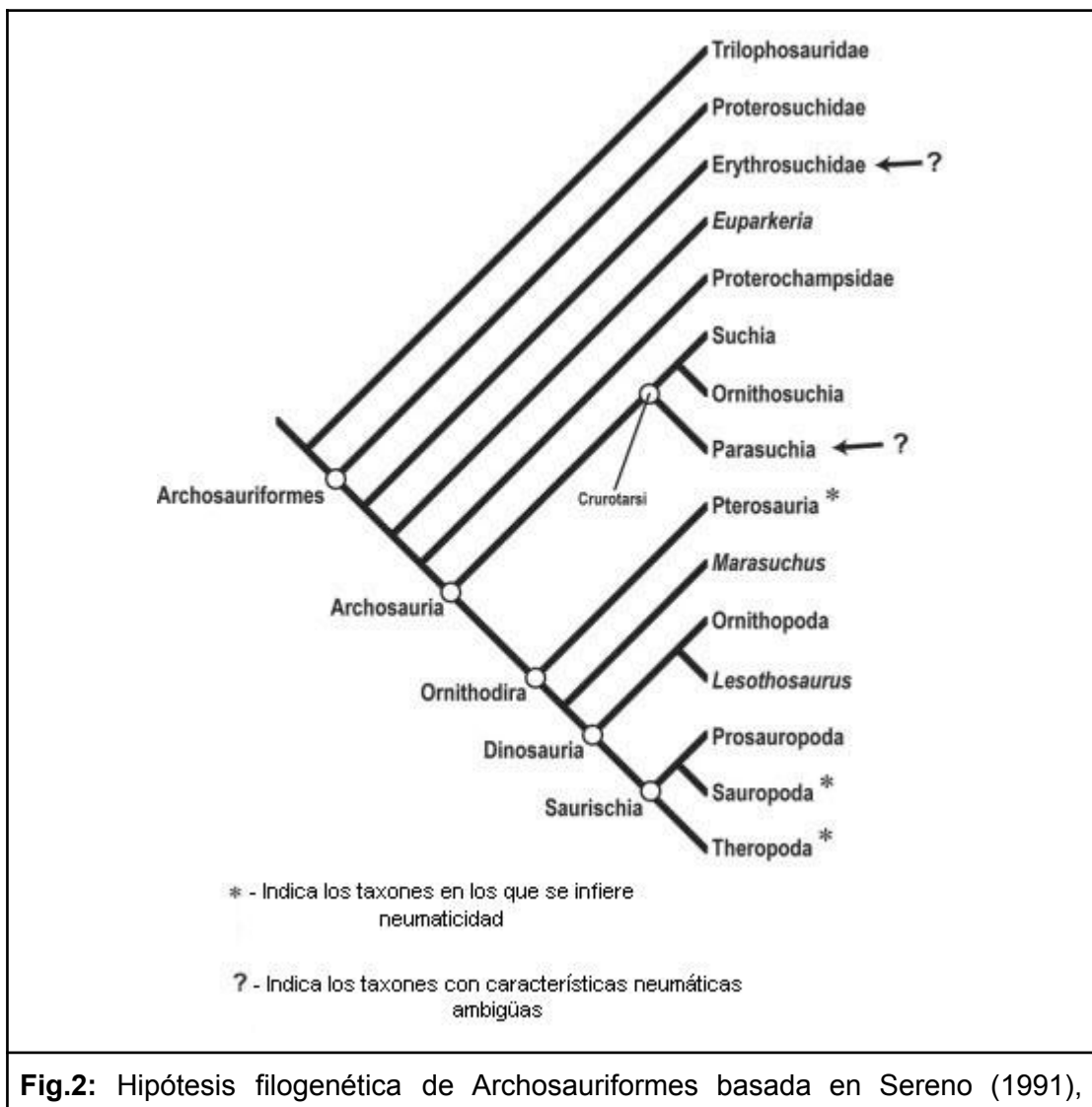


Fig.2: Hipótesis filogenética de Archosauriformes basada en Sereno (1991),

Gower y Wilkinson (1996) y Brochu (2001) que muestra la distribución de taxones con neumaticidad postcraneal inferida (*), tradicionalmente limitada a los arcosaurios ornithomiridos. Un estudio reciente (Gower, 2001) sugirió la presencia de vértebras neumáticas en el arcosauriforme basal *Erythrosuchus africanus* y otros taxones no ornithomiridos (p.ej., parasuquios; indicado por “?” en el diagrama). Tomado de O’Connor (2006).

I.2. Hipótesis

Se ponen a prueba las siguientes hipótesis:

- Las cavidades presentes en las vértebras del proterochámpsido PVSJ 567 se ubican en la región cervico-dorsal de la columna vertebral, no tienen funcionalidad neumática sino que están relacionadas con inserción muscular.
- Las cavidades presentes en las vértebras del dinosaurio sauropodomorfo PVSJ 908 se ubican en la región cervico-dorsal y dorsal medio del esqueleto axial, son cavidades neumáticas relacionadas al sistema respiratorio.
- La neumaticidad aparece entre los grupos más derivados a los Archosauriformes no-Proterochampsia, y se desarrolla en Dinosauria Sauropodomorpha.

I.3. Objetivos

I.3.1. Objetivo general:

A partir de la caracterización anatómica comparativa del esqueleto axial de dos especímenes de Archosauriformes basales (Sauropodomorpha y Proterochampsia), se pretende contribuir al conocimiento de la historia evolutiva de distintos grupos de arcosauriformes, a fin de tener una visión general de aspectos paleobiológicos de las faunas que habitaron los ecosistemas de fines del periodo Triásico en el suroeste de Pangea.

I.3.2. Objetivos específicos:

- Evaluar la presencia de cavidades neumáticas a lo largo del esqueleto axial (serie vertebral) a través del análisis y digitalización de los CT scan de dos grupos diferentes de Archosauomorpha (Sauropodomorpha: PVSJ 908) y *Pseudochampsa ischigualastensis* (PVSJ 567).
- Caracterizar y describir la osteología vertebral general de ambos esqueletos.
- Analizar las relaciones filogenéticas del sauropodomorfo PVSJ 908 a fin de conocer sus relaciones de parentesco y tener una visión integral evolutiva de sus rasgos morfológicos principales (i.e., neumaticidad postcraneal).

II. Marco geológico

El presente trabajo de tesis implicó el análisis de un espécimen de Sauropodomorpha basal aún inédito (PVSJ 908) proveniente de la Formación Quebrada del Barro, Cuenca Marayes-El Carrizal; y un espécimen de Proterochampsidae (*Pseudochampsa ischigualastensis* PVSJ 567) proveniente de la Formación Ischigualasto, Cuenca Ischigualasto-Villa Unión, ambos de la Provincia de San Juan.

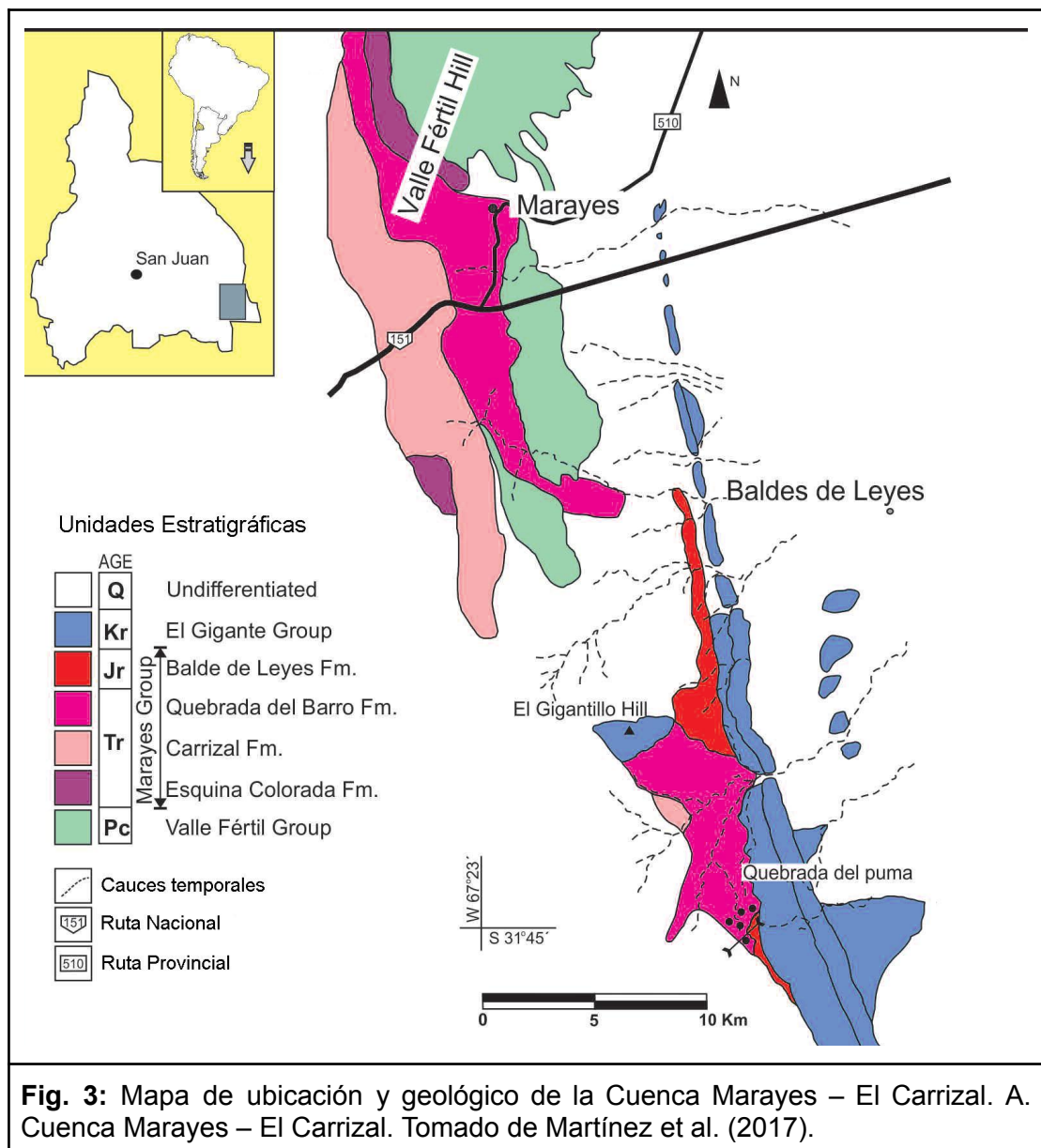
Estas dos cuencas sedimentarias incluyen depósitos del Mesozoico temprano, edad triásica media-tardía para Ischigualasto, y de edad triásica-jurásica para Marayes-El Carrizal, proveyendo numerosos ejemplares de paleovertebrados. A continuación, se detalla el marco geológico de las cuencas,

II.1. Cuenca Marayes-El Carrizal

La Cuenca Marayes-El Carrizal está ubicada en el Departamento Caucete, sureste de la Provincia de San Juan, a 140 km de la ciudad capital de dicha provincia (Fig. 3).

La Cuenca Marayes-El Carrizal fue estudiada originalmente por Bossi (1975) quien ordenó su estratigrafía, definiendo al Grupo Marayes constituido por las

formaciones Esquina Colorada, Carrizal y Quebrada del Barro. Según Bossi (1975) el Grupo Marayes apoya en discordancia angular sobre el basamento cristalino (Grupo Valle Fértil), compuesto de metamorfitas, pegmatitas y algunos granitos (Bossi, 1971, 1975; Bossi et al., 1974). A su vez, el Grupo Marayes es cubierto por discordancia erosiva por remanentes del Grupo El Gigante de edad Cretácico, representado por las formaciones La Cruz y El Toscal (Irigoyen, 1974).



Formación Esquina Colorada

Tiene aproximadamente 500 metros de espesor y se compone de conglomerados, areniscas, diamictitas y tobas. Fue introducida por Borrello (1946) como “Grupo Esquina Colorada” y corresponde a los “Estratos de Paganzo” y “Estratos de Río Seco” de Bergmann (1948). Bergmann se basó en Bodenbender (1912) para reconocer los Pisos I y II de los Estratos de Paganzo (Bergmann, 1948). Borrello (1946) mencionó la presencia de fragmentos de huesos en la Quebrada del Carrizal, aunque los mismos no fueron estudiados con detalle. En base a la correlación con las Formaciones Chañares, Ischichuca y Los Rastros de la Cuenca Ischigualasto - Villa Unión, se le asignó tentativamente a la Formación Esquina Colorada una edad Triásico medio (Yrigoyen y Stover, 1970).

Formación Carrizal

Por encima de la Formación Esquina Colorada se encuentra la Formación Carrizal. La Formación Carrizal tiene un espesor de entre 100 y 350 metros y se compone de areniscas, conglomerados cuarzosos, limonitas y carbón. Los primeros estudios geológicos de la Formación Carrizal fueron llevados a cabo por Borrello (1946), quien la denominó “Grupo de Carrizal”, restringiéndose sólo al sector superior de la Formación Carrizal, mientras que al sector inferior lo denominó “Grupo de la Quebrada de la Mina”. Las diferencias utilizadas por Borrello (1946) para diferenciar estos “Grupos” son válidas sólo a nivel local, por lo que posteriormente Bossi (1975) los agrupó definiendo así la Formación Carrizal. Esta Formación ha brindado flora y polen correspondientes a la “Flora de *Dicroidium*” que permitió asignar a esta Formación una edad triásica y paralelizarla con la Formación Ischigualasto de la Cuenca de Ischigualasto Villa – Unión (Bossi, 1975).

Formación Quebrada del Barro

Esta Formación es una secuencia de entre 900 y 1400 metros de espesor que yace por encima de la Formación Carrizal. La Formación Quebrada del Barro está compuesta por conglomerados finos a medianos en capas gruesas, con rodados de metamorfitas subangulosas a subredondeadas con

pátinas de MnO_2 e impregnaciones de Fe_2O_3 , bien imbricados y en disposición gradada normal con intercalaciones de areniscas micáceas friables generalmente masivas (Bossi, 1975). El nombre de la Formación Quebrada del Barro fue utilizado por primera vez por Borrello (1946), quien mencionó al “Grupo de la Quebrada del Barro”. Esta unidad fue asignada como de edad cretácica por Bodenbender (1912) y Rassmuss (1922), posteriormente al Rético por Rosén (Rosén, 1930, citado por Bergman, 1948) y finalmente considerada de edad Triásico superior por otros autores (De la Mota, 1959, citado por Flores, 1969; Bossi, 1975). Los estudios estratigráficos-sedimentológicos presentados por Colombi et al. (2015) han permitido vincular la paleofauna de la Formación Quebrada del Barro como perteneciente al periodo Triásico. Esta paleofauna es muy variada y en ella se reconocieron diferentes grupos como dinosaurios terópodos, sauropodomorfos, cinodontes, protosúquidos, raúsúquidos y esfenosúquidos, esfenodontes, tortugas basales y pequeños pterosaurios (Martínez et al. 2013, 2015).

Formación Balde de Leyes

La Formación alcanza un espesor de 170 metros. El límite inferior está formado por conglomerados polimícticos espesos que se apoyan mediante una discordancia erosiva de la Formación Quebrada del Barro de pelitas y evaporitas. La transición de ambas Formaciones se evidencia por la intercalación de niveles de color rojizo claro para la Formación Quebrada del Barro, y rojo oscuro con mayor grosor de la Formación Balde de Leyes. (Colombi et al., 2015). La litología del límite superior se caracteriza por poseer depósitos de areniscas finas intercaladas con láminas de evaporitas. La paleofauna encontrada en la zona (*Leyesaurus marayensis*) de asociación monoespecífica, se consideró en un principio perteneciente a la Formación Quebrada del Barro (e.g. Apaldetti et al. 2011) pero se vincula con la Formación Balde de Leyes por medio de estudios realizados sobre la estratigrafía y sedimentología (Colombi et al. 2015), asignando a la misma al Jurásico Inferior (Hettangiano) por su correlación con la Formación Cañón del Colorado del depocentro de Mogna y la Formación Upper Elliot de la cuenca

del Karoo, Sudáfrica (Martínez, 2009, Apaldetti et al., 2011; Colombi et al., 2021).

II.2. Cuenca Ischigualasto-Villa Unión

El segundo material objeto de estudio corresponde a un espécimen colectado en la Formación Ischigualasto que aflora en el Parque Provincial homónimo, el cual fue declarado Patrimonio Natural de la Humanidad por la UNESCO en el año 2001. Dicho parque está ubicado en el Departamento de Valle Fértil, a 350 km al noreste de la Provincia de San Juan, en el límite entre las Provincias de San Juan y La Rioja y consta de 275.369 hectáreas. Este parque se sitúa a 30°09´48 de latitud Sur y 67°50´35 de longitud Oeste, estando a 1.395 metros sobre el nivel del mar (Fig. 4).

La secuencia estratigráfica de la Cuenca Ischigualasto es una típica asociación de facies de relleno de una cuenca tipo rift, relacionada a procesos extrusivos. La evolución vertical del relleno sedimentario, la arquitectura depositacional y la ocurrencia de vulcanismo basáltico permiten definir para la cuenca dos fases de rifting, dominadas por la subsidencia tectónica, seguida cada una de ellas por una fase de post rift, dominadas por subsidencia térmica (Milana & Alcober, 1994).

Las formaciones Talampaya y Tarjados

Constituyen el relleno inicial de la Cuenca. La Formación Talampaya sobreyace a términos sedimentarios del Pérmico en relación de discordancia angular, mientras que una discordancia erosiva la separa de la Formación Tarjados (Kokogian et al., 1999).

Según Stipanovic y Bonaparte (1979), la Formación Talampaya se encuentra representada en el río homónimo y constituida por una sucesión en la que predominan las psamitas de color rojo pálido, su espesor es de aproximadamente de 400 metros. Se reconocen tres secuencias depositacionales: una sección inferior con facies de abanicos aluviales y una parte media, donde dominan los depósitos fluviales entrelazados que se

intercalan con sedimentos eólicos, aglomerados volcánicos y cuerpos basálticos en la sección superior, relacionados con la apertura de la cuenca (Lopez Gamundi et al., 1989).

La Formación Tarjados tiene su mejor exposición en la sierra de Los Tarjados al norte del río Talampaya, con espesor máximo de 385 metros (Stipanovic & Bonaparte, 1979). Dichos autores reconocen dos miembros: uno inferior con conglomerados que se alternan entre areniscas rojas con bancos de lutitas rojizas hacia la parte superior; y otro superior solo identificado en los sectores más australes de la Cuenca, integrado por areniscas de tonos blanquecinos.

Formación Chañares

Esta Formación aflora en la zona central de la Cuenca. Presenta espesores que no sobrepasan los 100 metros, está conformada por una secuencia pelítica y arenosa fina silicificada de colores claros con intercalaciones de areniscas medias a gruesas. Romer y Jensen (1966) han identificado dos grupos de asociaciones de facies, las de tipo aluvial y las de tipo lacustre somero.

Formación Ischichuca

Esta Formación presenta sus mayores espesores y afloramientos en el área del río Agua de la Peña, siendo un máximo de 750 metros en la quebrada de Ischichuca. El contacto inferior puede variar en algunos sectores de la Cuenca entre la Formación Tarjados, mediante una discordancia erosiva, y la Formación Chañares, donde comienza directamente con las facies pelíticas de lago. Contacta con la Formación Los Rastros en la parte superior (Moreno Velazquez, 2017).

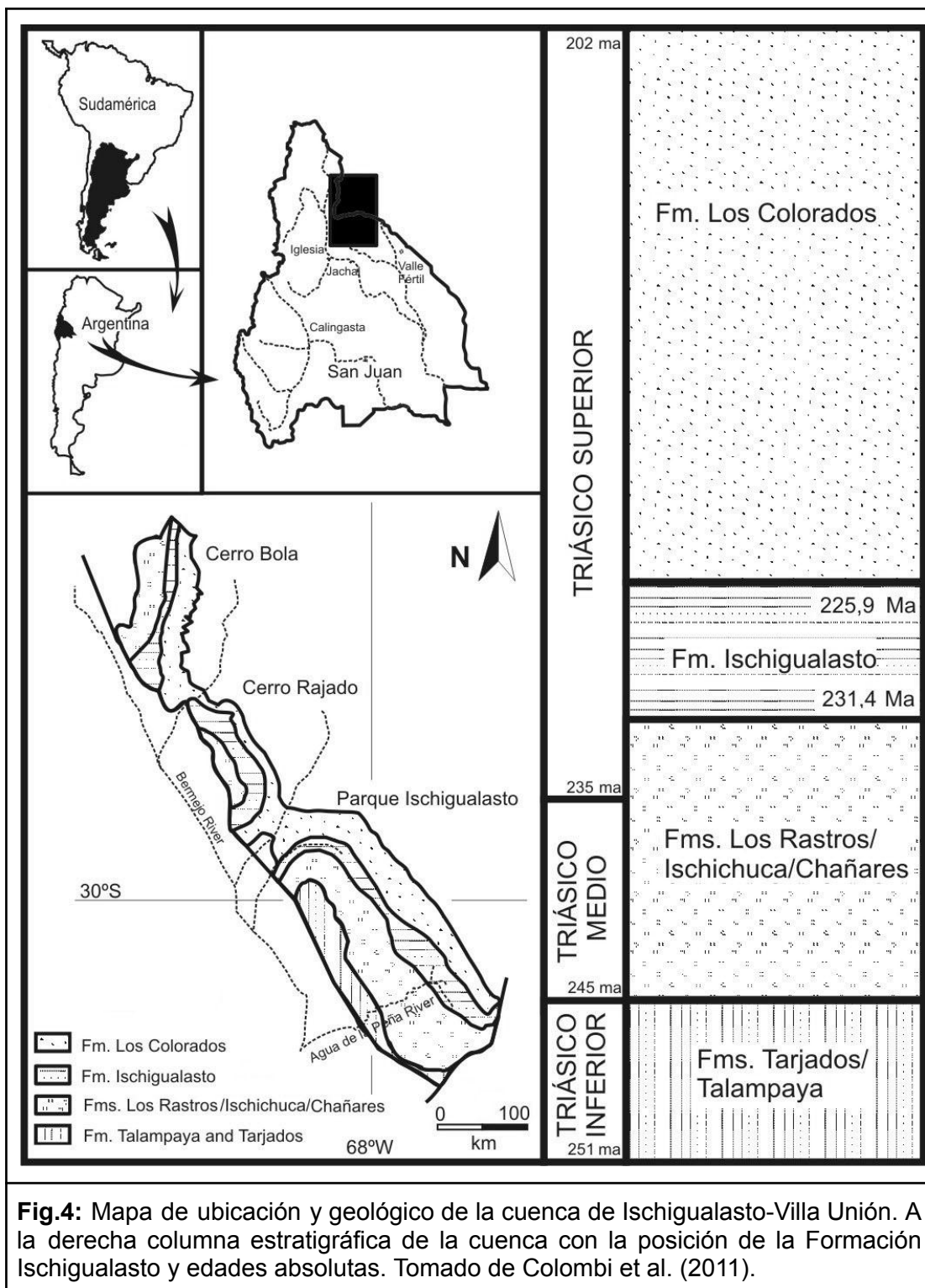
El contenido paleobotánico de la Formación Ischichuca no es muy variado, pero indica que corresponde a la Flora de *Dicroidium*, con *Zuberia*, *Dicroidium*, *Sphenopteris*, *Cladophlebis*, *Johnstonia*, algunas *Cycadophyta* y coníferas (Bonaparte, 1997).

Formación Los Rastros

Aflora a lo largo de toda la Cuenca. El contacto con la Formación Ischichuca es transicional al igual que con la suprayacente Formación Ischigualasto. Presenta un espesor de más de 1000 metros en el sector de Ischigualasto. Su litología se caracteriza por ser arenosa y con tendencia general grano-creciente. Según Colombi (2007), el paleoambiente es de tipo lacustre, aunque con lagos más someros y con propagación de ambientes deltaicos a sistemas fluviales.

Formación Ischigualasto

La Formación Ischigualasto presenta su secuencia estratigráfica de manera ininterrumpida, desde el Triásico Inferior al Superior, y por las condiciones geológicas y climáticas actuales es posible observar los depósitos de la misma en forma clara. Los sedimentos corresponden a un ambiente aluvial, con desarrollo de extensas planicies de inundación, caracterizado por un clima de tipo monzónico, con alternancia de épocas de lluvia y sequías estacionales (Currie et al., 2008).



Dataciones de $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ de depósitos de ceniza volcánica muestreados cerca de la base y en la parte superior de la Formación Ischigualasto han arrojado edades corregidas de ~ 231.4 Ma y ~ 225.9 Ma, respectivamente (Rogers et al., 1993; Martínez et al., 2011). Recientemente, Deajo et al. (2020) obtuvieron nuevas edades de circonio U/Pb de una sección de la Formación

Ischigualasto en el extremo norte de la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión (Hoyada del Cerro Las Lajas) de ~227 Ma.

En algunas zonas, formadas durante las primeras etapas de la sedimentación de los depósitos que conforman la Formación Ischigualasto, se presentaban pantanos temporales originados por los desbordes de los cursos fluviales que recorrían la zona en esa época (Martínez, 1994). Sin embargo, la red principal de drenaje fluvial estaba conformada por una red de cursos que se ubican en el área actualmente conocida como “El Salto”. Esta red de canales entrelazados provenía del Oeste-Sudoeste, y se dirigían con dirección Este-Noreste, manteniéndose estable durante toda la sedimentación de la Formación (Martínez, 1994). El espesor de la unidad es aproximadamente de 572 metros en los sectores de “El Salto” y “Agua de La Peña”, y algo menor al norte de “Cerro Bola”, en la zona que limita con Talampaya se reduce a 175 metros en el arroyo de “Agua Escondida” (Stipanovic & Bonaparte, 1979). Colombi (2007) define cuatro miembros que desde abajo hacia arriba son: “La Peña”, “Cancha de Bochas”, “Valle de La Luna” y “Quebrada de la Sal”. Asignados a paleoambientes fluviales, de tipo meandriformes principalmente, que se alternan sucesivamente en la secuencia.

La Formación Ischigualasto es portadora de una gran cantidad de paleovertebrados entre los que se encuentran los dinosaurios más primitivos de cada uno de los linajes conocidos (Martinez et al. 2011), además de una abundante paleoflora que incluye palinomorfos y cutículas momificadas, así como también troncos y raíces (Artabe et al., 2001; Colombi & Parrish, 2008; Césari & Colombi, 2013).

Formación Los Colorados

Se encuentra presente desde el cerro Las Lajas, al SO de Villa Unión, hasta el cerro Plateado al sur de la Cuenca. Su espesor al norte, cercano al cerro Rajado, es superior a los 1000 metros, decreciendo al sur y oeste hasta los 95 metros en la zona del arroyo de Agua Escondida. Su litología está caracterizada por una secuencia psamítica de colores rojizos con intercalaciones pelíticas, aumentando su ocurrencia en el sector superior de la secuencia (Stipanovic y Bonaparte, 1979).

El contenido fosilífero de la Formación Los Colorados es muy significativo en cuanto a restos de tetrápodos. En el sector basal se han registrado buenos materiales de Dicynodontia; algunos materiales óseos indeterminados dentro del tercio inferior de la unidad; y una variada fauna de Archosauria junto a 3 especies de Therapsida en la sección más superior. También se han registrado diversas muestras de icnitas de tetrápodos pequeños (Bonaparte, 1997).

III. **Materiales y Métodos.**

III.1. **Materiales**

Los materiales estudiados corresponden a un ejemplar aún inédito de dinosaurio Sauropodomorpha (PVSJ 908) y un ejemplar de Proterochampsidae (*Pseudochampsa ischigualastensis*, PVSJ 567). De cada ejemplar se estudió el esqueleto axial, específicamente la serie vertebral cervical y dorsal. El espécimen PVSJ 908 está representado por cuatro vértebras cervicales (C4, C5, C6 y C8) y un arco neural cervical (C10), un arco neural dorsal incompleto (D1) y tres vértebras dorsales (D2, D3 y D4), mientras que el PVSJ 567 preserva la serie vertebral completa y articulada. Ambos ejemplares pertenecen a la colección de paleovertebrados del Instituto y Museo de Ciencias Naturales (IMCN) de la provincia de San Juan.

III.2. **Métodos**

La identificación de rasgos anatómicos externos e internos se efectuó a distintos niveles. La presencia de fosas y forámenes se determinó a partir de observación directa de los elementos a ojo desnudo. Ante la presencia de una fosa o foramen, se estableció su posición y forma. En el caso particular de las fosas, se tuvo en cuenta si las mismas eran ciegas o si se encontraban comunicadas con uno o más forámenes.

La morfología interna del esqueleto axial postcraneal de ambos ejemplares fue determinada mediante el uso de tomografías axiales computarizadas (CT scan) que fueron tomadas con un tomógrafo medicinal del instituto médico

CIMAC de la provincia de San Juan. Los cortes fueron tomados en intervalos de 0.5 mm. Con el fin de visualizar, resaltar y obtener una imagen tridimensional virtual a partir de los escaneos de los elementos vertebrales individuales de ambos ejemplares, se utilizó el programa Materialise Mimic's (versión 10.0). Las imágenes obtenidas fueron posteriormente procesadas digitalmente utilizando el programa Photoshop® CS4. El procesamiento incluyó la eliminación digital de bordes irregulares y ordenamiento de las vértebras en secuencia, resaltando las diferentes estructuras.

III.3. Terminología anatómica utilizada

Janensch (1929, 1950a) provee una nomenclatura integral para las láminas vertebrales y las cavidades. Usando los términos morfológicamente informativos, Janensch evita la ambigüedad; por ejemplo, usando “lámina centrodiapofiseal posterior” en lugar de confundir potencialmente los términos “lámina horizontal”, que fue comúnmente usada en otros trabajos (Lull 1919; Osborn & Mook 1921). Wilson (1999) revisa la nomenclatura de Janensch de estas características. Aquí se sigue la terminología establecida por Janensch (1929, 1950a), modificada por Wilson (1999).

Siguiendo a Yates et al. (2012), la terminología para definir las fosas vertebrales observadas es: “fosa infra diapofiseal” a los espacios triangulares formados entre las cuatro láminas vertebrales primitivas de las vértebras de los saurisquios que irradian a partir de la diapófisis (Fig. 5). Hay usualmente tres tipos de fosas: la fosa infradiapofiseal anterior (AIDF) que está limitada por las láminas prezigodiapofiseal y paradiapofiseal aunque en algunos casos está rodeada por las láminas prezigodiapofiseal y centrodiapofiseal anterior; la fosa infradiapofiseal media (MIDF) que se encuentra limitada por las láminas paradiapofiseal (ó lámina centrodiapofiseal anterior) y centrodiapofiseal posterior; la fosa infradiapofiseal posterior (PIDF) está rodeada por la lámina centrodiapofiseal posterior y la lámina postzigodiapofiseal.

También se homologó con el sistema de Wilson et al. (2011) la nomenclatura mencionada anteriormente para definir las fosas vertebrales observadas como neumáticas nombrandolas: fosa centrodiapofiseal (cdf), fosa

centroprezigapofiseal (cprf), fosa postzigapofiseal-centrodiapofiseal (pocdf) y fosa prezigapofiseal-centrodiapofiseal (prcdf). Aunque originalmente esta nomenclatura está diseñada para dinosaurios saurópodos que exhiben un sistema altamente complicado de fosas en el arco neural, también es aplicable a otros Ornithodira (e.g. terópodos y pterosaurios), así de la misma forma a tetrápodos con cavidades morfológica y tipológicamente similares, limitadas por láminas en sus vértebras, a pesar de que se piensan como neumáticas (e.g. proterochámpsidos).

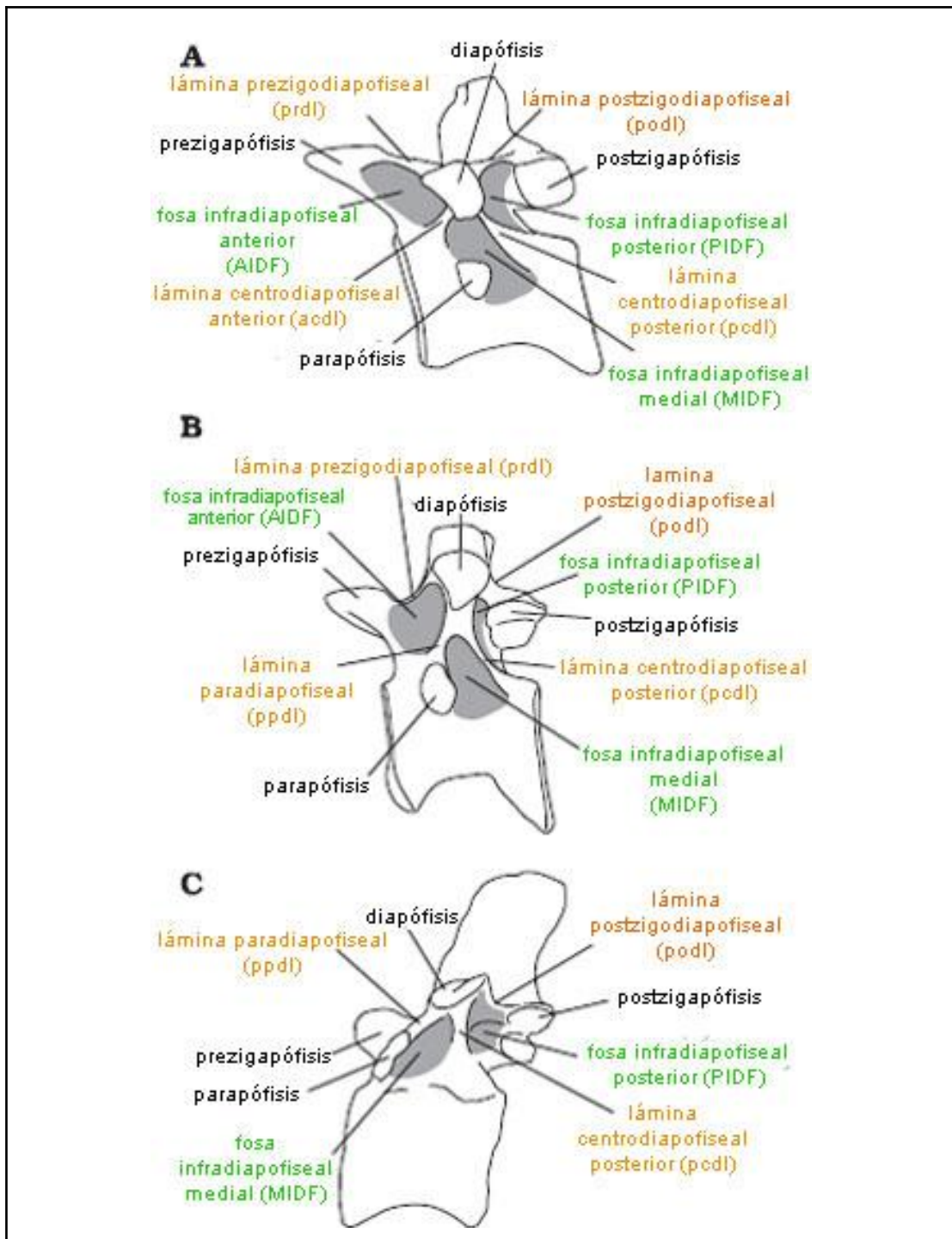


Fig. 5: Vértebras seleccionadas de sauropodomorfos basales que muestran las tres fosas infradiapofisarias primarias (sombreadas en gris) y sus láminas delimitadoras (no a escala). **A.** *Plateosaurus engelhardti* Meyer, 1837; la vértebra cervical posterior, C9. **B.** *Plateosaurus engelhardti* Meyer, 1837; D2, la vértebra dorsal anterior. **C.** *Aardonyx celestae* Yates, Bonnan, Neveling, Chinsamy y Blackbeard, 2010, una vértebra dorsal posterior media. Nótese que en esta vértebra están ausentes la lámina prezigodiapofiseal y el AIDF. Tomado de Yates et al. (2012).

III.4 Abreviaciones Institucionales.

PVSJ: Paleovertebrados del Instituto y Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de San Juan.

IV. Resultados

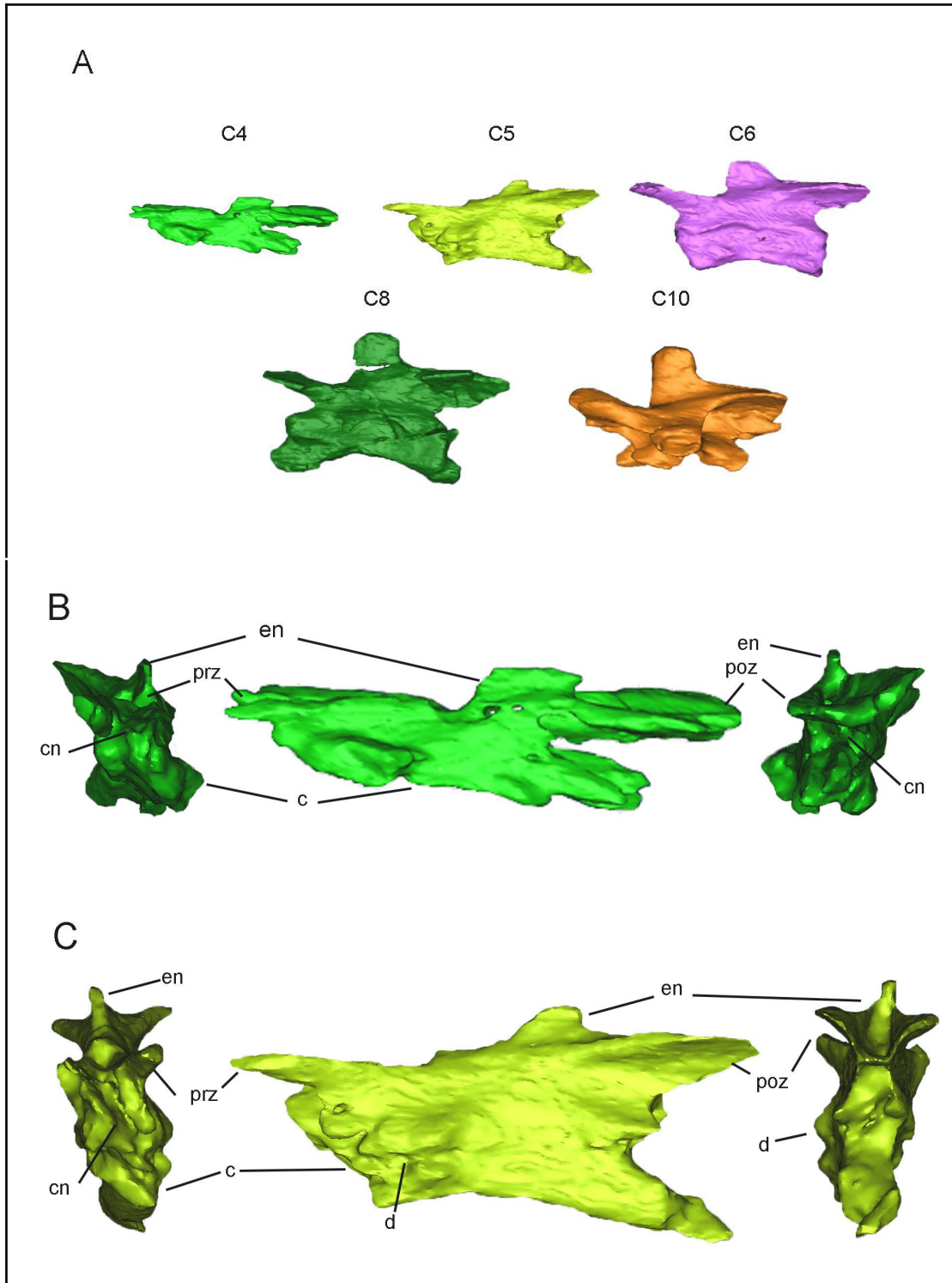
IV. 1. Sauropodomorpha (PVSJ 908)

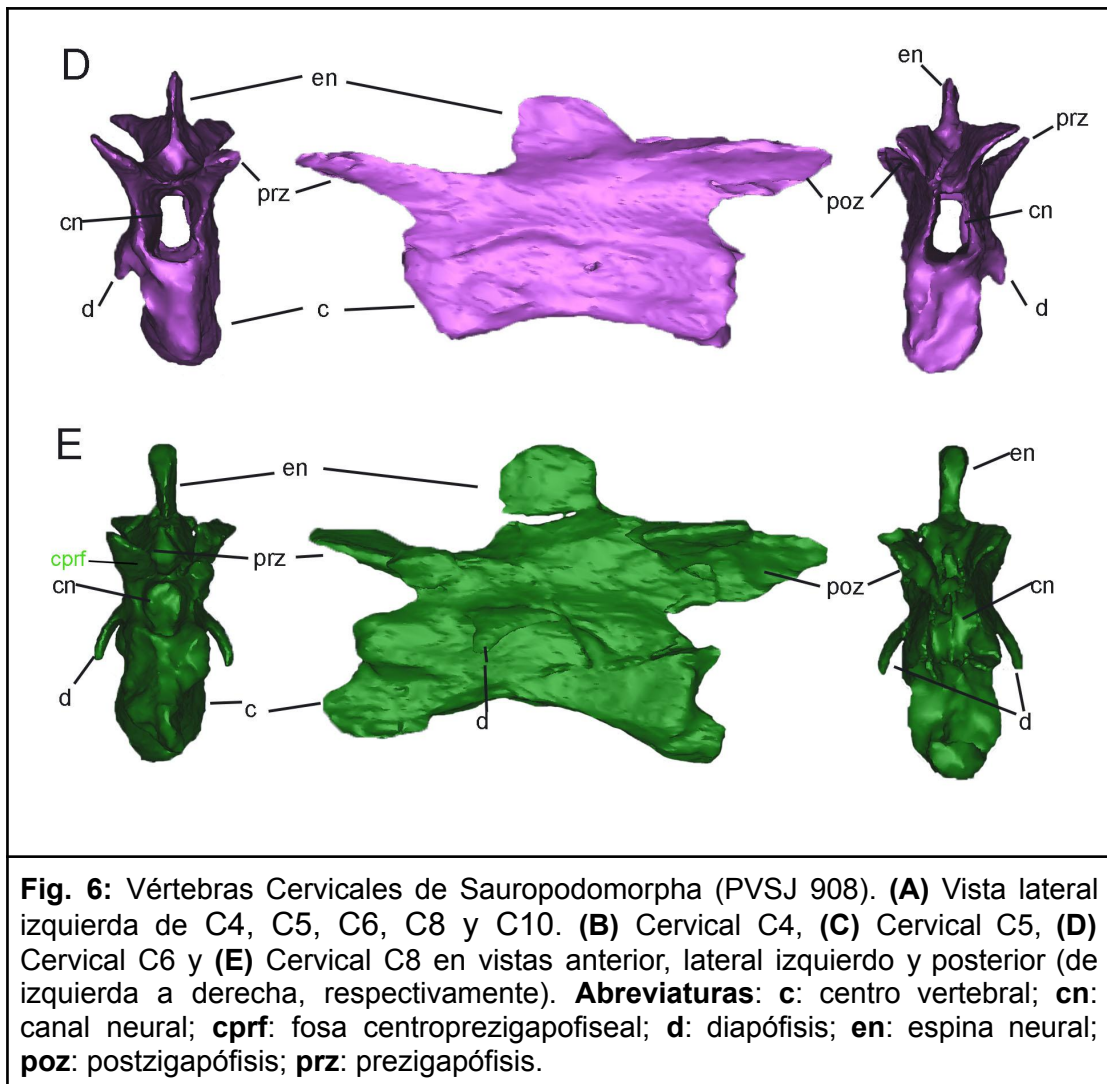
IV.1.1. Esqueleto axial

Las vértebras están casi totalmente preservadas, y su mayoría con arco y cuerpo fusionados. Las vértebras cervicales C4-C6 son anteroposteriormente más largas que dorsoventralmente altas, y a partir de la C8 comienzan a ser más altas que largas. La serie cervical incrementa en robustez hacia la región dorsal, y las espinas neurales son reducidas y bajas en las cervicales anteriores, mientras que en las posteriores disminuyen su longitud y aumentan la altura hacia la región dorsal. Las vértebras dorsales son robustas, su altura dorsoventral es >2 veces su largo anteroposterior. Los arcos neurales son dorsoventralmente altos, siendo casi 2 veces la altura del cuerpo. Las espinas neurales dorsales van aumentando de tamaño y su extensión anteroposterior, formando una tabla casi tan alta como larga en la última vértebra dorsal preservada (D4).

IV. 1. 1. a. Vértebras cervicales

El espécimen PVSJ 908 preserva cuatro vértebras cervicales y un arco neural desarticulado. Todas ellas tienen el centro vertebral alargado con forma similar a un paralelogramo en vista lateral, comprimido lateralmente y cuenta con una longitud anteroposterior mayor que su altura dorsoventral (Fig. 6.A).





La vértebra cervical C4 está parcialmente preservada. Las prezigapófisis son alargadas sobrepasando el borde anterior del centro, y no se preservan las facetas articulares. Sólo se preserva la postzigapófisis derecha la cual presenta la faceta articular cóncava y en disposición lateroventral. No se observan epipófisis. Se preserva la mitad posterior de la espina neural, la cual es baja y con el borde dorsal levemente convexo (Fig. 6.B). Debido a su deformación en comparación con el resto de los elementos cervicales, no es posible hacer una distinción adecuada de la presencia de laminaciones y de otros detalles superficiales. En esta vértebra no se observan cavidades neumáticas ni fosas.

La vértebra C5 preserva la prezigapófisis izquierda, ambas postzigapófisis las cuales son amplias y cóncavas hacia el lado lateromedial (Fig. 6.C). Sólo se preserva una porción del extremo posterior de la espina neural. Es a partir de

esta vértebra que se evidencian las diapófisis con apariencia de protuberancias alargadas situadas a la misma altura de la parapófisis, en la mitad anterior del centro vertebral. El cuerpo vertebral es bajo, alargado, lateralmente comprimido y borde ventral cóncavo en vista lateral. No se observa quilla ventral. En esta vértebra no se observan cavidades neumáticas ni fosas.

La vértebra cervical C6 posee una forma general menos alargada y relativamente más alta que la anterior. Las prezigapófisis se extienden más allá del margen anterior del centro, sus facetas articulares son planas dispuestas dorsalmente y ligeramente inclinadas hacia el lado medial. Las postzigapófisis son amplias, cóncavas y con articulación lateroventral (Fig. 6.D). La diapófisis está bien desarrollada, formando un proceso colgante hacia ventral, de 0.25 veces el alto total del arco neural. Al igual que las anteriores, el cuerpo vertebral es comprimido lateralmente, con concavidades laterales y margen ventral cóncavo. La parapófisis es una protuberancia desarrollada en la mitad anterior del cuerpo. No se observan cavidades neumáticas ni fosas en esta vértebra cervical.

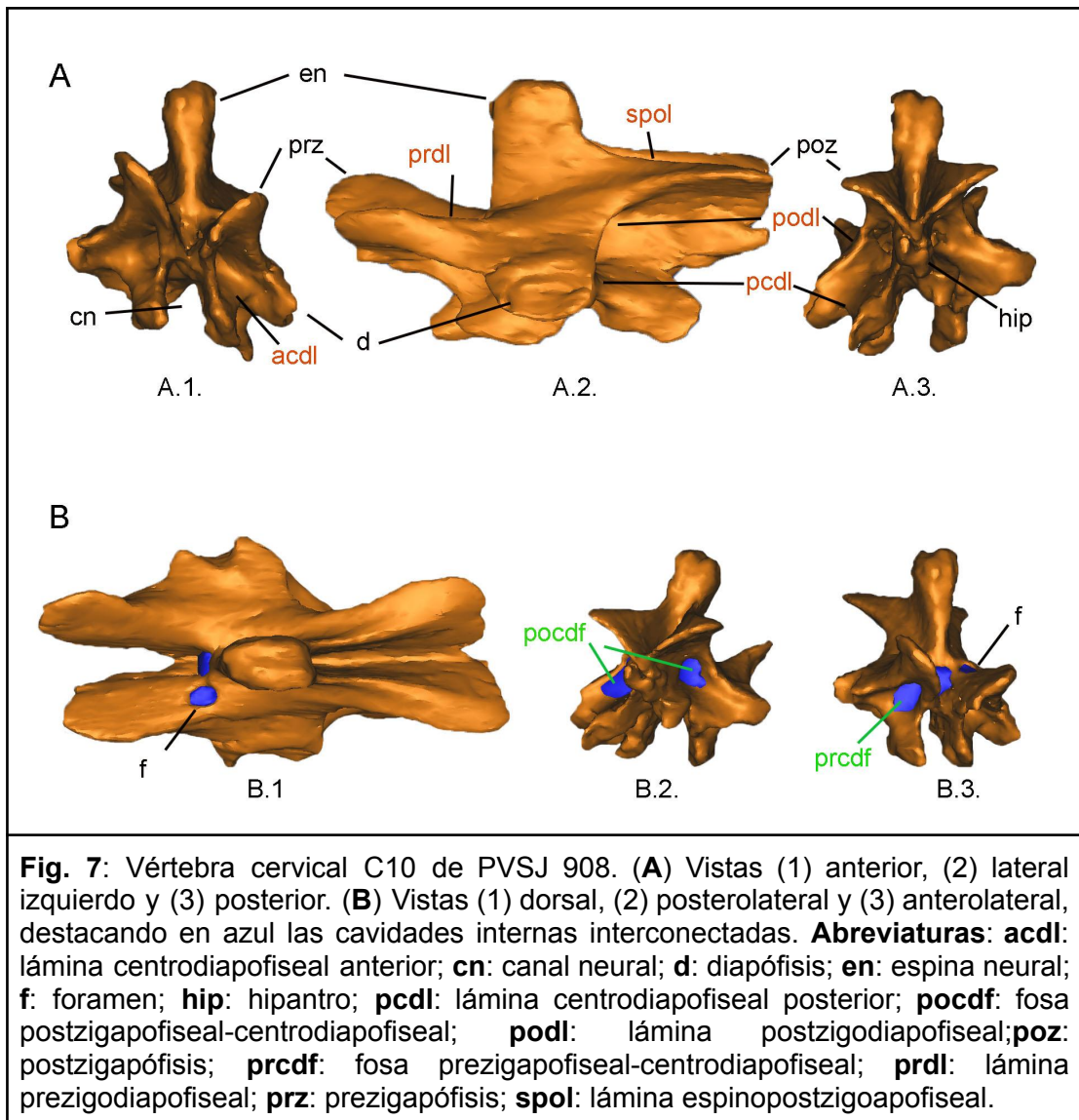
La vértebra C8 es la de mayor tamaño de la serie cervical, siendo notablemente más robusta que las anteriores (Fig. 6.E). La prezigapófisis derecha se preserva completa, y se extiende hacia anterodorsal, la faceta articular es plana. Se preservan ambas postzigapófisis, siendo cóncavas en su faceta articular. A partir de esta vértebra las facetas articulares de las postzigapófisis se encuentran en una posición más elevadas respecto a las de las prezigapófisis, como en otros sauropodomorfos (e.g., *Ingentia*, *Pulanesaura*). La espina neural es más alta que larga siendo anteroposteriormente más reducida que en las vértebras cervicales anteriores. Las diapófisis son notablemente alargadas, extendiéndose hasta la mitad de la altura del centro vertebral, y formando una lámina triangular en vista lateral (Fig. 6.E2). El cuerpo es alargado y notablemente cóncavo en su margen ventral, su altura ocupa un tercio del alto total de la vértebra.

En esta vértebra se observan los primeros indicios de cavidades de presumible origen neumático. Por debajo de la prezigapófisis se observa una fosa alargada poco profunda, la fosa centroprezigapofiseal (cprf; Wilson et al. 2011). Esto se asemeja a la posición de las fosas subdivididas presentes en

la vértebra C10 de *Ingentia* y C8 de *Lessemsaurus* (Fig. 4f-g en Apaldetti et al., 2018, Suppl. Info.). Además, en el interior del canal neural, se observan tres fosas circulares (de 5 mm aprox. de diámetro), una en la pared lateral y dos en la pared ventral del canal. Dada la posición, la falta de simetría entre ellas y la forma circular casi perfecta que tienen dichas fosas, es difícil comparar con otras especies, lo que dificulta saber si son de origen neumático o producidas por agentes externos como insectos necrófagos.

El arco neural de C10 está casi totalmente preservado. Las prezigapófisis son reducidas, y se extienden hacia el lado anterodorsal, con las facetas articulares dirigidas en plano oblicuo hacia el lado dorsomedial. Las postzigapófisis también son reducidas, con la faceta articular cóncava orientadas lateroventralmente. La espina neural es más alta que larga y forma en el sector posterior las láminas espinopostzigapofiseales (spol), y entre ellas se evidencia una profunda fosa espinopostzigoapofiseal (spof). Las diapófisis son cortas, y se conectan con la las pre-postzigapófisis a través de las láminas prezigodiapofiseal (prdl) y postzigodiapofiseal (podl), respectivamente. La presencia de estas láminas bien desarrolladas generan profundas fosas: la fosa infradiapofiseal anterior (AIDF) y posterior (PIDF) (Wilson, 1999; Yates et al. 2012). Ambas fosas (AIDF y PIDF) forman profundas cavidades interconectadas en el interior de la vértebra. Además, por debajo de la diapófisis se observa una profunda, aunque no conectada con el interior, fosa infradiapofiseal media (MIDF), rodeada por las láminas centrodiapofiseal anterior (acdl) y posterior (pcdl) (Fig. 7.A, B).

Por otro lado, en el sector dorsal de la prezigapófisis izquierda—justo en la base de la espina neural, la C10 presenta un profundo foramen de bordes redondeados, que se comunica internamente con las fosas AIDF y PIDF (Fig. 7.B). Se interpreta esta fosa como de origen neumático. No se observan forámenes o fosas neumáticas en los centros vertebrales del espécimen.



IV.1. 1. b. Vértebras dorsales.

El espécimen PVSJ 908 preserva el arco neural de la primera vértebra D1, y cuatro vértebras dorsales anteriores D2 y D3 articuladas, y D4 separada (Fig. 8). Las vértebras dorsales tienen una altura dorsoventral mayor a su longitud anteroposterior. Las espinas neurales aumentan de tamaño de manera progresiva, disminuyendo su espesor transversal progresivamente hacia la parte posterior. Los centros vertebrales son comprimidos lateralmente, tienen una longitud anteroposterior más corta que la distancia total entre la pre y postzigapófisis, y margen ventral convexo en vista lateral. Los arcos neurales preservan sus procesos transversos desarrollados, con las zonas de articulación de las costillas dorsales. Además presentan

articulaciones hiposfeno-hipantro (Fig. 8, 10, 12, 14), y el desarrollo de diferentes tipos de láminas, como la lámina centrodiapofiseal posterior (pcdl), la lámina postzigodiapofiseal (podl), la lámina paradiapofiseal (ppdl), la lámina prezigodiapofiseal (prdl) y lámina espinopostzigodiapofiseal (spol) (Fig. 10).

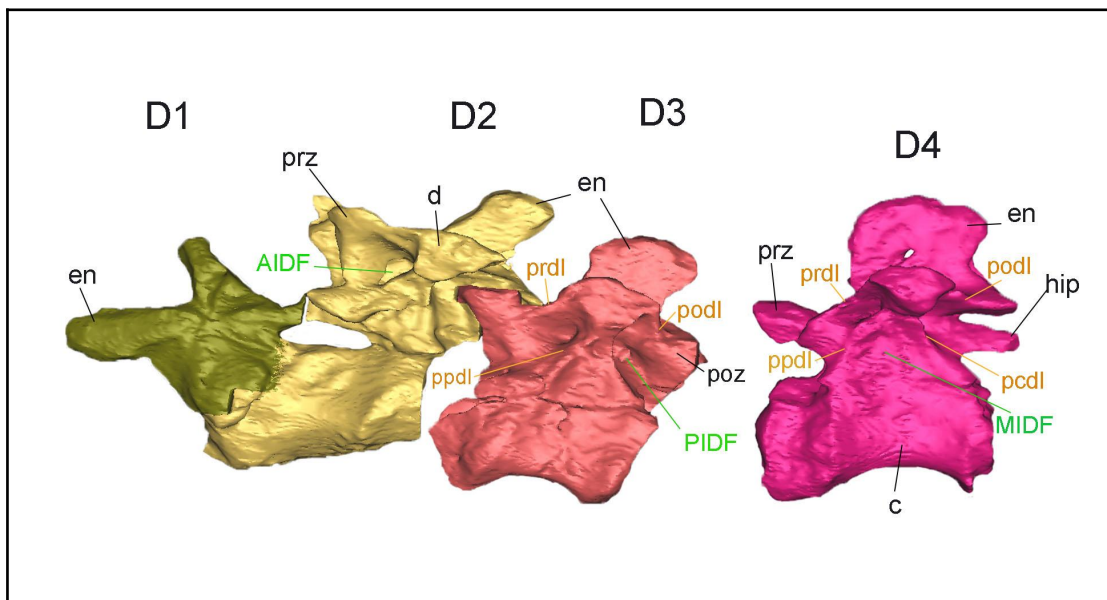
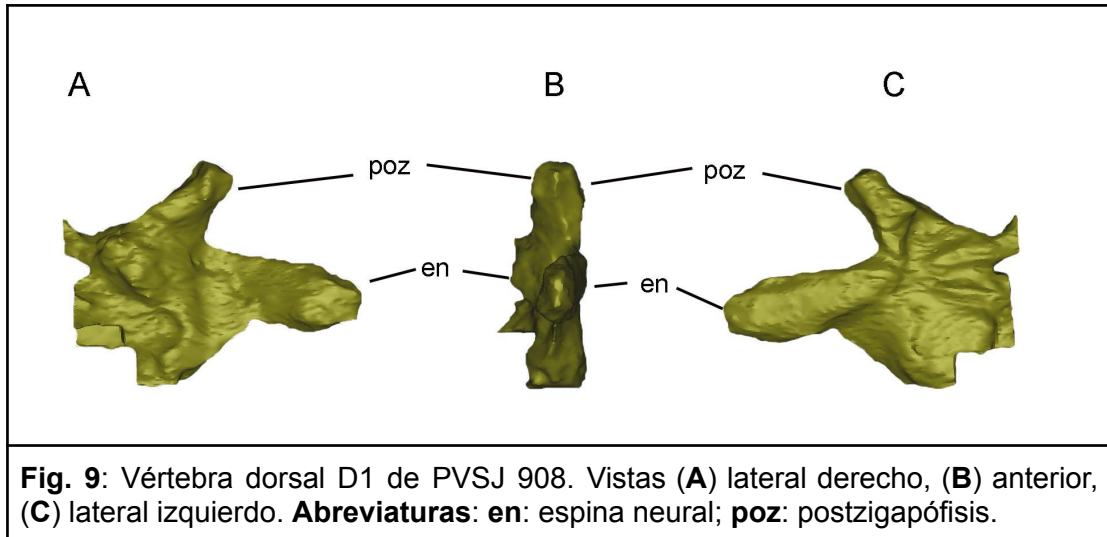


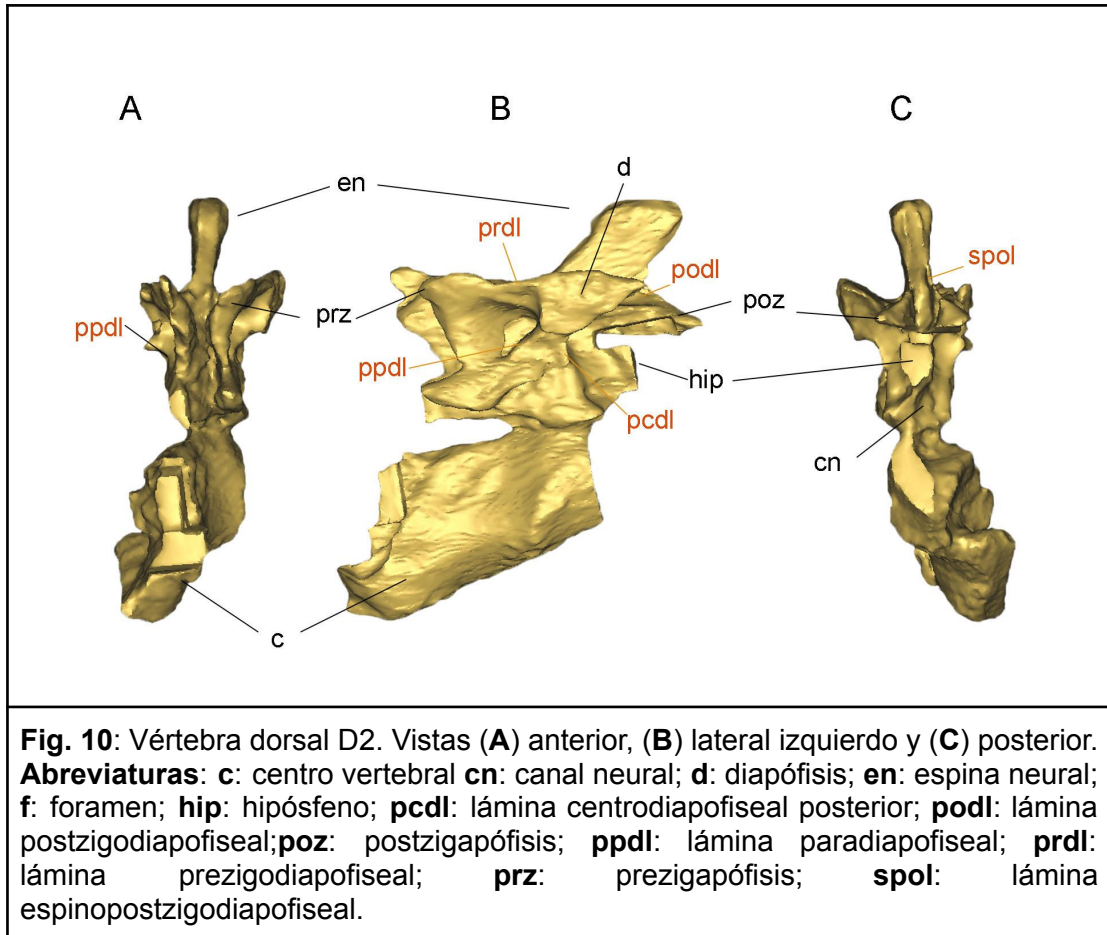
Fig. 8: Vértebra Dorsales de Sauropodomorpha (PVSJ 908). Serie dorsal en vista lateral izquierda, D1, D2, D3 y D4. **Abreviaturas:** **AIDF:** fosa infradiapofiseal anterior; **c:** centro vertebral; **d:** diapófisis; **en:** espina neural; **hip:** hipósfeno; **MIDF:** fosa infradiapofiseal medial; **pcdl:** lámina centrodiapofiseal posterior; **PIDF:** fosa infradiapofiseal posterior; **podl:** lámina postzigodiapofiseal; **poz:** postzigapófisis; **ppdl:** lámina paradiapofiseal; **prdl:** lámina prezigodiapofiseal; **prz:** prezigapófisis.

Se observa la presencia de cavidades que se conectan en el interior del arco vertebral que son interpretadas como invasión de tejido neumático (fosas infradiapofiseales). Estas cavidades están presentes en las vértebras D2, D3 y D4 (Fig. 8, 11, 13, 15). No se observan fosas ni forámenes neumáticos en ninguno de los centros vertebrales.

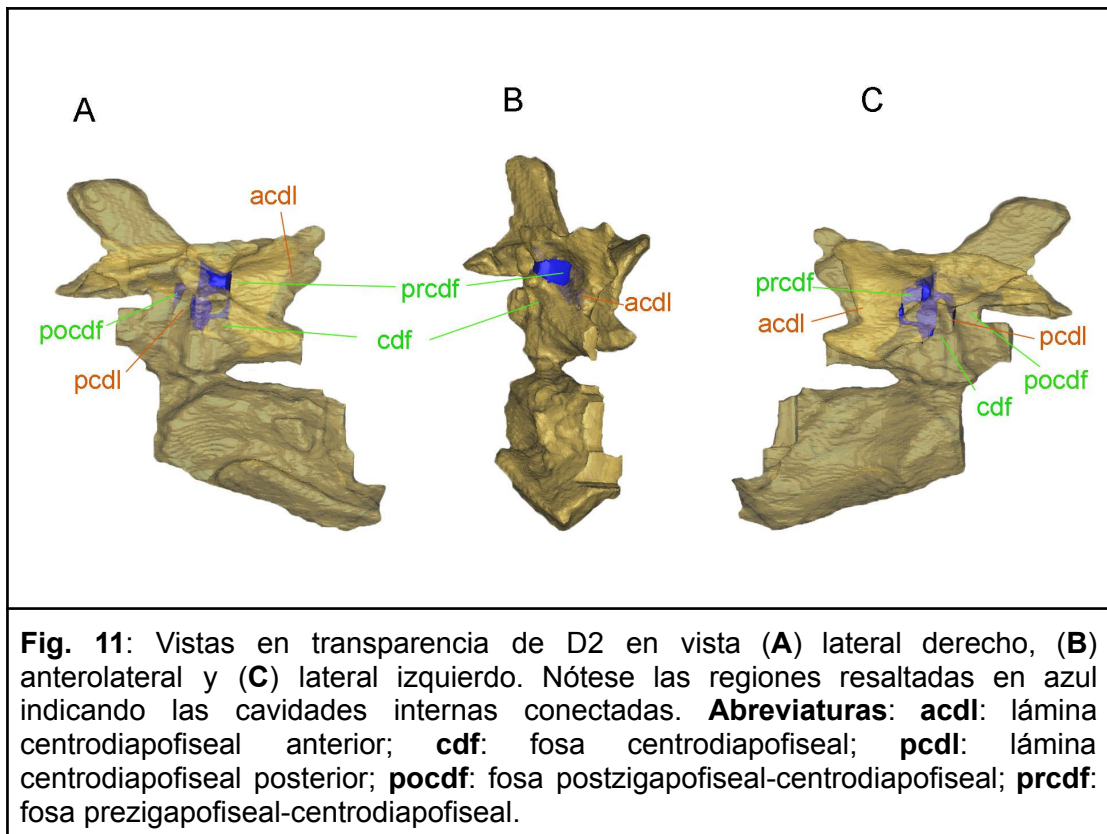
De la vértebra dorsal D1 se preserva parcialmente el arco neural, desarticulado del resto de la serie dorsal. La espina neural es más alta que larga, de sección subcuadrangular. En la región posterior de la espina se preserva la lámina espinopostzigapofiseal (spol). La pre y postzigapófisis izquierda se preservan en forma incompleta (Fig. 9).



La vértebra dorsal D2 preserva el arco neural desarticulado del centro vertebral (Fig. 10). Las prezigapófisis son amplias, formando una lámina continua con los procesos transversos en vista dorsal (prdl, Fig. 10). La espina neural es dorsoventralmente más alta que larga, con sección subcuadrangular, levemente inclinada posteriormente. En la región posterior de la espina neural se desarrolla la lámina espinopostzigapofiseal (spol; Fig. 10). A diferencia de las vértebras anteriores, los procesos transversos están dorsolateralmente orientados. Por debajo del proceso transversos se desarrollan la lámina centrodiapofiseal anterior (acdl) y posterior (pcdl) (Fig. 11). Estas dos láminas rodean la fosa infradiapofiseal medial (MIDF).



En la región anterodorsal a la MIDF se desarrolla una profunda fosa infradiapofiseal anterior (AIDF), limitada dorsalmente por la lámina prezigodiapofiseal (prdl). Mientras que en la región posterodorsal se desarrolla la fosa infradiapofiseal posterior (PIDF), limitada dorsalmente por la lámina postzigodiapofiseal (podl). Ambas fosas infradiapofiseales (AIDF y PIDF) son amplias y profundas, conectadas internamente (Fig. 11).



La dorsal D3 es una vértebra completa en articulación con D2. La espina neural tiene forma plana, siendo casi tan alta como larga. Las pre y postzigapófisis se extienden apenas más allá de los bordes anterior y posterior del cuerpo, respectivamente. Las facetas articulares se dirigen dorsalmente casi horizontal, y a la misma altura en vista lateral.

Las prezigapófisis presentan una extensión ventral (hipantro) formando la articulación extra del complejo hipósfeno-hipantro. Los hipósfenos se desarrollan separados del borde ventral de las postzigapófisis.

Los procesos transversos se dirigen dorsalmente, dejando bien expuesta la región lateral del arco neural por debajo de la diapófisis. Al igual que en la vértebra dorsal anterior (D2) se desarrollan las fosas infradiapofiseales (AIDF, PIDF y MIDF) con sus respectivas laminaciones (prdl, podl, ppdl y pcdl; Fig. 12, 13). La AIDF derecha tiene una profunda cavidad circular, mientras que, del lado izquierdo, en su punto más profundo, la fosa se encuentra sub-dividida por una fina lámina que crea dos subfosas circulares de bordes afilados (Fig. 13.C). Ambas fosas infradiapofiseales posteriores (PIDFs) son

profundas, pero actualmente rellenas de sedimento lo que no permite detectar la presencia de cavidades extra.

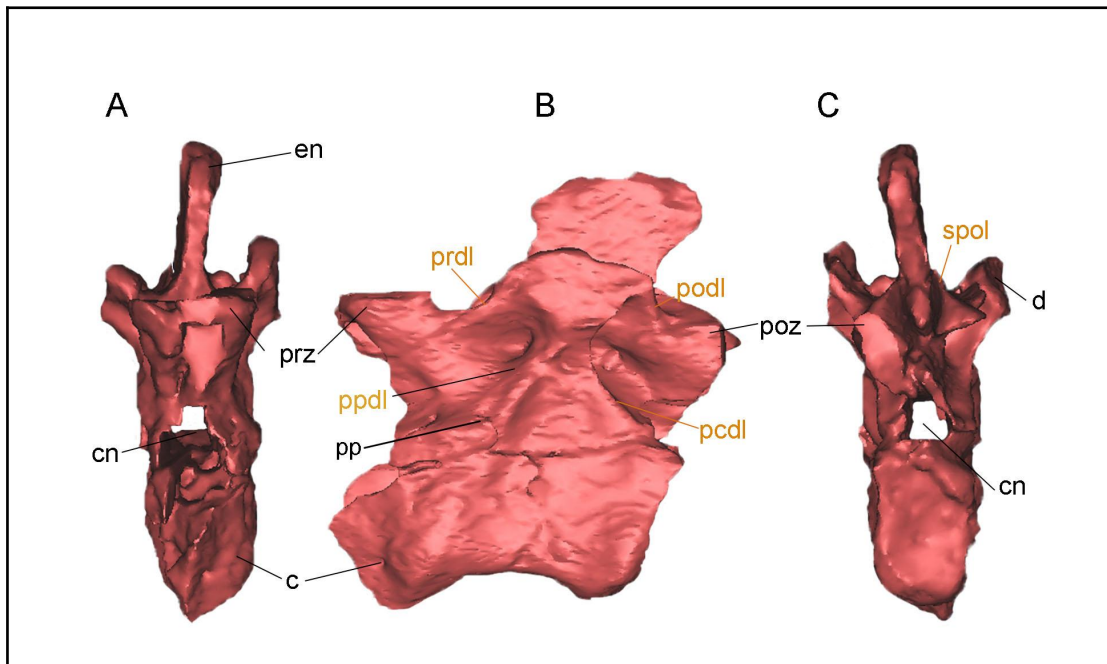
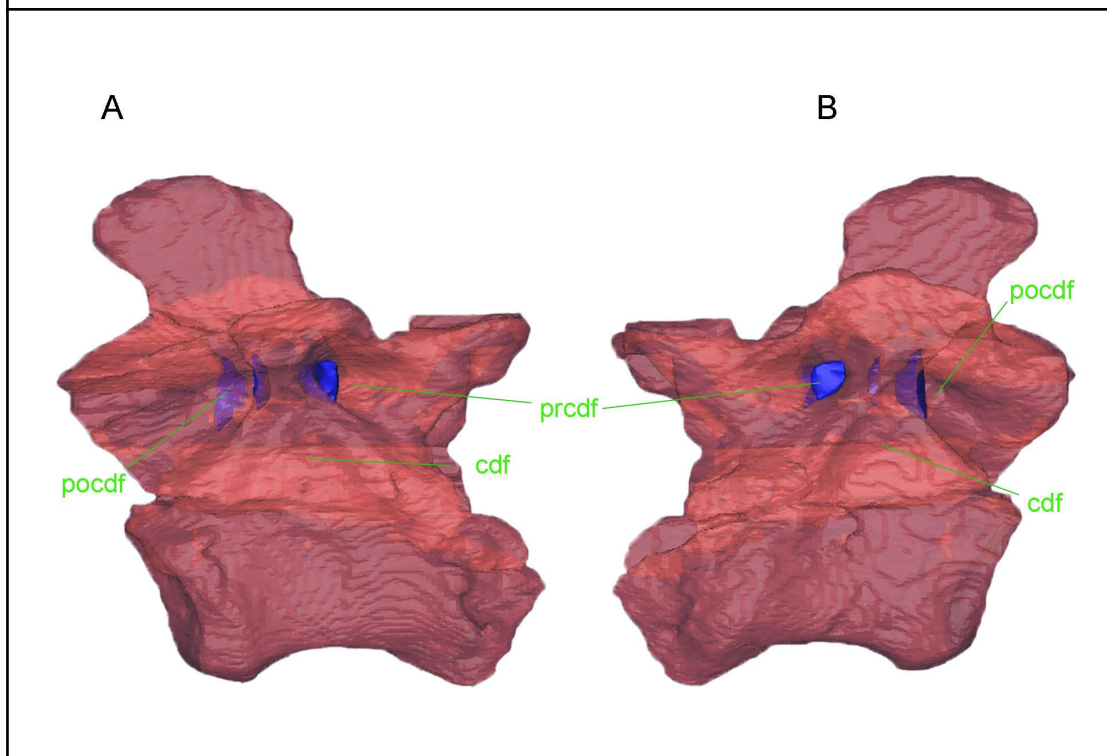


Fig. 12: Vértebra dorsal D3. Vistas (A) anterior, (B) lateral izquierdo y (C) posterior. **Abreviaturas:** c: centro vertebral cn: canal neural; d: diapósis; en: espina neural; f: foramen; pcdl: lámina centrodiapofiseal posterior; podl: lámina postzigodiapofiseal; poz: postzigapósis; pp: parapósis; ppdl: lámina paradiapofiseal; prdl: lámina prezigodiapofiseal; prz: prezigapósis; spol: lámina espinopostzigodiapofiseal.



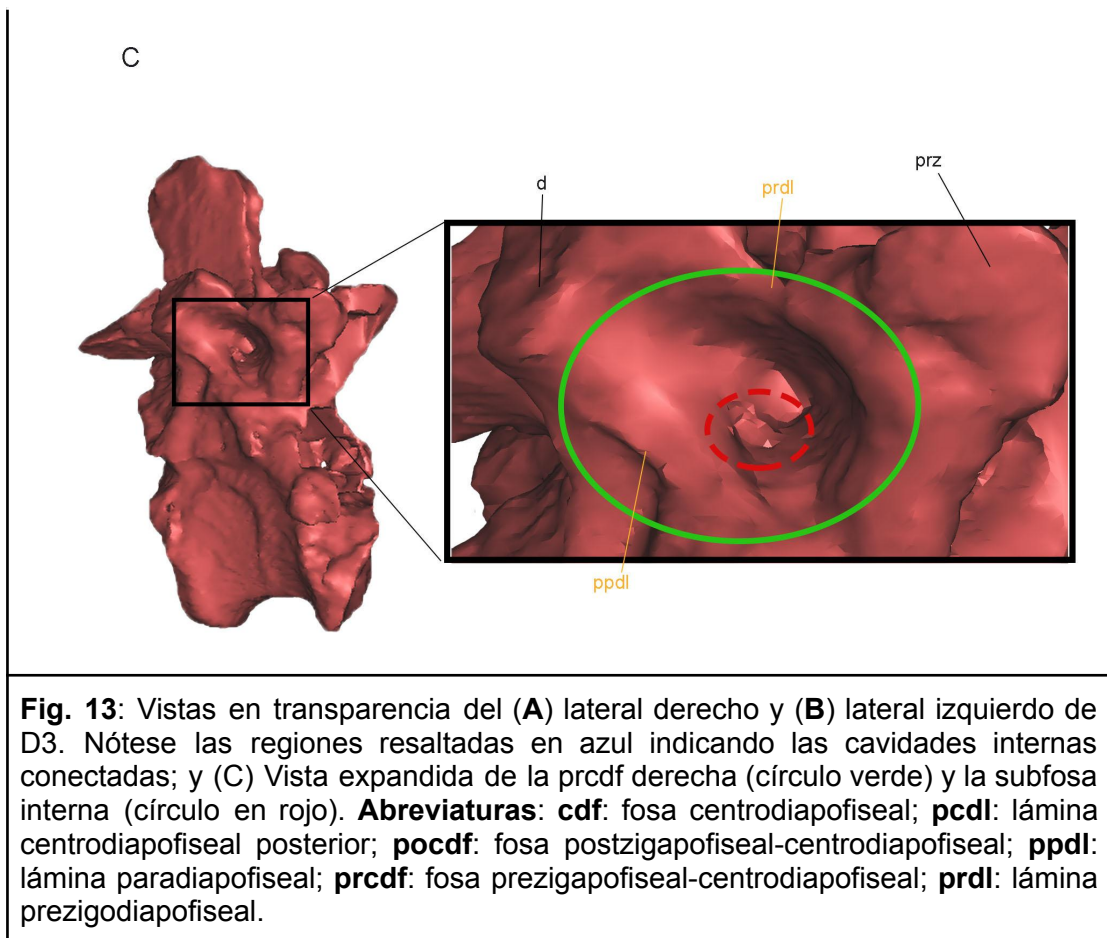
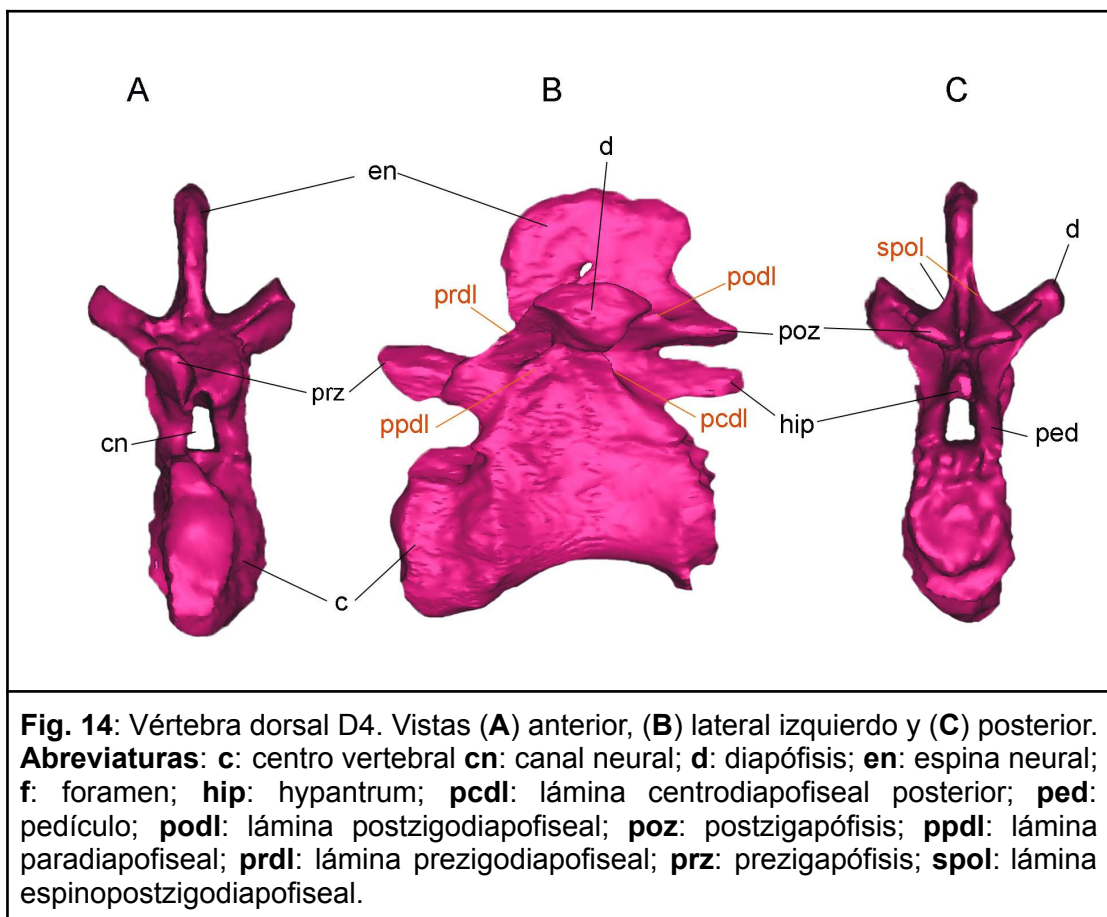


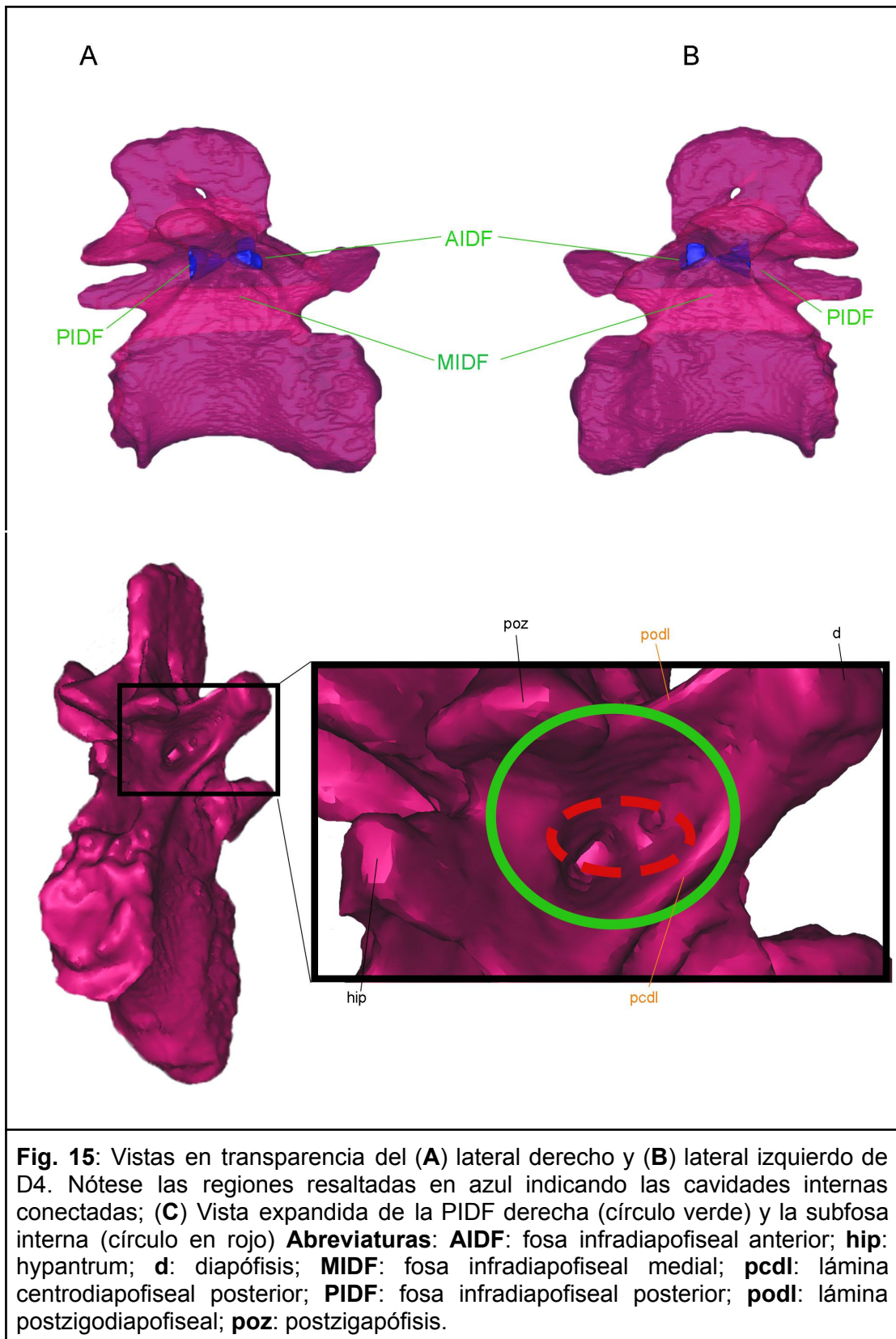
Fig. 13: Vistas en transparencia del (A) lateral derecho y (B) lateral izquierdo de D3. Nótese las regiones resaltadas en azul indicando las cavidades internas conectadas; y (C) Vista expandida de la prcdf derecha (círculo verde) y la subfosa interna (círculo en rojo). **Abreviaturas:** **cdf:** fosa centrodiapofiseal; **pcdl:** lámina centrodiapofiseal posterior; **pcddf:** fosa postzigapofiseal-centrodiapofiseal; **ppdl:** lámina paradiapofiseal; **prcdf:** fosa prezigapofiseal-centrodiapofiseal; **prdl:** lámina prezigodiapofiseal.

Por último, la cuarta vértebra dorsal (D4) está aislada y es la de mayor tamaño de la serie dorsal preservada. La espina neural está bien desarrollada, es plana, siendo más alargada anteroposterior que su altura dorsoventral. En la región posterior de la espina neural se desarrolla la lámina espinopostzigapofiseal (spol). La prezigapófisis derecha se preserva completa la cual se dirige anteriormente levemente hacia dorsal. La prezigapófisis se extiende dorsalmente formando el hipantro. Las postzigapófisis son cortas, extendiéndose levemente más allá del borde posterior del centro. Las facetas articulares son planas y se dirigen horizontalmente. El hipósfeno tiene un desarrollo pronunciado, siendo alargado hacia posterior y sin conexión con el borde ventral de las postzigapófisis (Fig. 14).

Los procesos transversos están completamente preservados, y se dirigen hacia dorsal. Por debajo de los procesos transversos se desarrollan las láminas prdl, podl, ppdl y pcdl, que forman profundas fosas (AIDF, MIDF y PIDF) en el arco neural.

Similar a D3, la AIDF derecha es una profunda fosa alargada, mientras que en la región izquierda esta fosa está subdividida en dos sub-fosas profundas, ambas separadas por un tabique laminar doble (Fig. 15). Ambas fosas infradiapofiseales posteriores (PIDFs) son notablemente profundas. La PIDF derecha está constituida por dos sub-fosas profundas y de diferentes tamaños. Así, las fosas infradiapofiseales que incluyen sub-fosas internas se encuentran en regiones asimétricas (i.e., AIDF izquierda y PIDF derecha). La fosa infradiapofiseal medial (MIDF) es alargada y poco profunda, dado que la parapófisis invade casi la totalidad de esta región (Fig. 15).





IV. 2. *Pseudochampsia ischigualastensis* (PVSJ 567)

El holotipo PVSJ 567 consta de un esqueleto articulado casi completo que incluye el cráneo con la mandíbula inferior completamente ocluida, la serie vertebral completa careciendo únicamente de la mitad distal de la cola, varias costillas cervicales y dorsales, algunos arcos hemales, algunas gastralias, cintura pectoral, ambos húmeros parciales, cintura pélvica parcial, ambos fémures, tibias, fíbulas y pies (Trotteyn & Ezcurra, 2014).

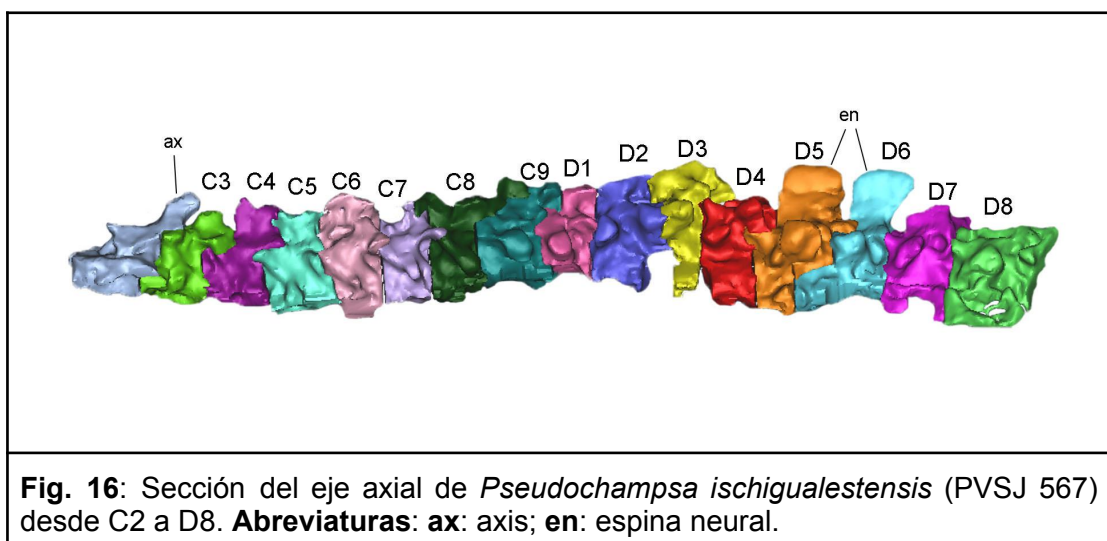
IV. 2. 1. Postcráneo.

El postcráneo de *Pseudochampsia ischigualastensis* se conserva principalmente en articulación. El alto grado de deformación que presenta el ejemplar dificulta la observación detallada de ciertas regiones particulares.

IV. 2. 2. Esqueleto axial.

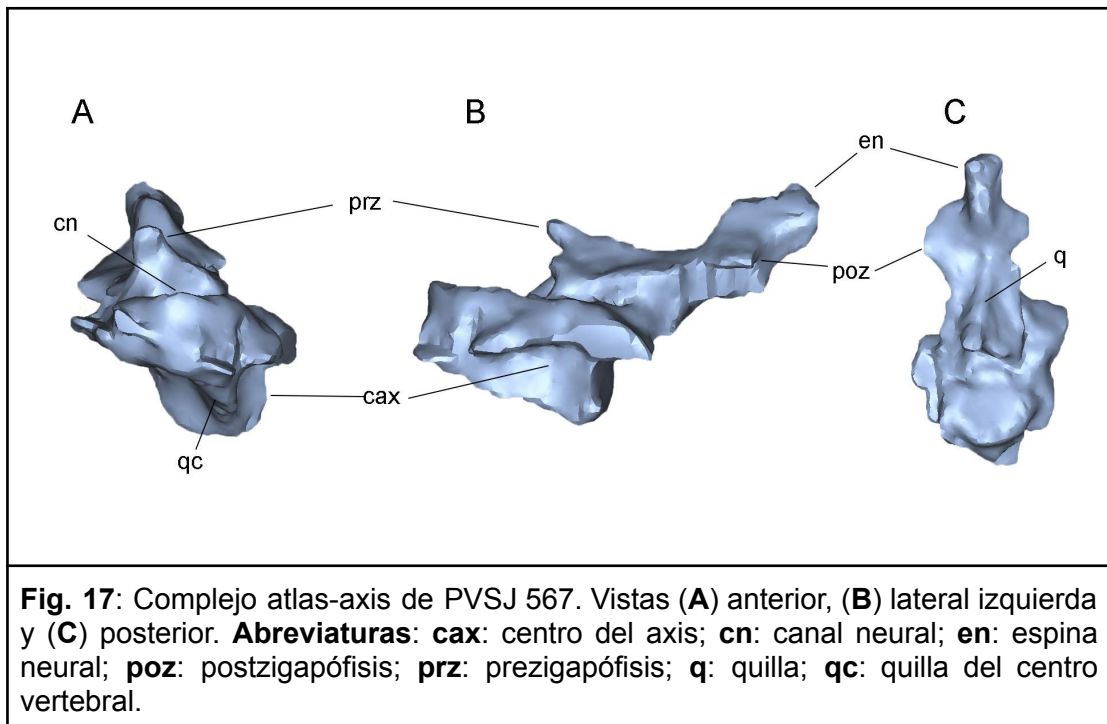
La siguiente caracterización y descripción anatómica está basada en el trabajo original de Trotteyn y Ezcurra (2014).

El material analizado corresponde a la sección presacra del PVSJ 567, compuesta por ocho vértebras cervicales, incluyendo el complejo atlas-axis, y ocho vértebras dorsales presacras. El cuello es proporcionalmente corto, representando aproximadamente 0,35 veces la longitud de la serie dorsal (Trotteyn y Ezcurra, 2014). Las vértebras son cortas anterodorsalmente y comprimidas transversalmente en la mitad del centro (Fig. 16).



IV. 2. 3. Complejo Atlas-Axis.

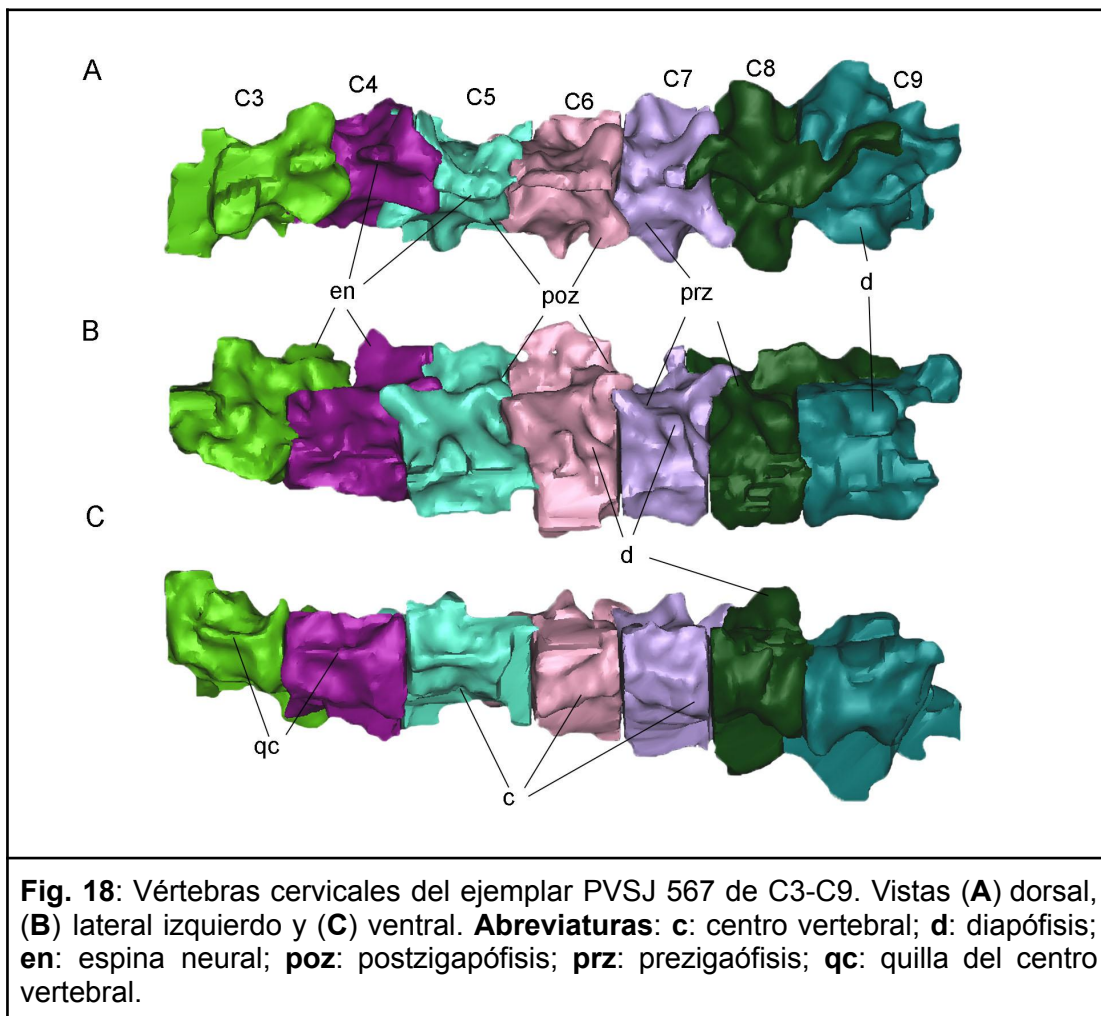
No se han podido reconocer algún elemento perteneciente al proatlas (Fig. 17). El centro del axis posee una quilla ventral medial sobresaliente. La quilla ventral se extiende a lo largo de toda la superficie ventral del centro (Fig. 17. A., 17.B). La prezigapófisis no se extiende más allá del nivel del margen anterior del centro y la postzigapófisis posee una faceta articular transversalmente ancha y orientada posteroventralmente. La espina neural está incompleta, sólo se encuentra la parte posterior de la misma, y su extensión posterior supera la longitud del centro vertebral (Fig. 17. B, C).



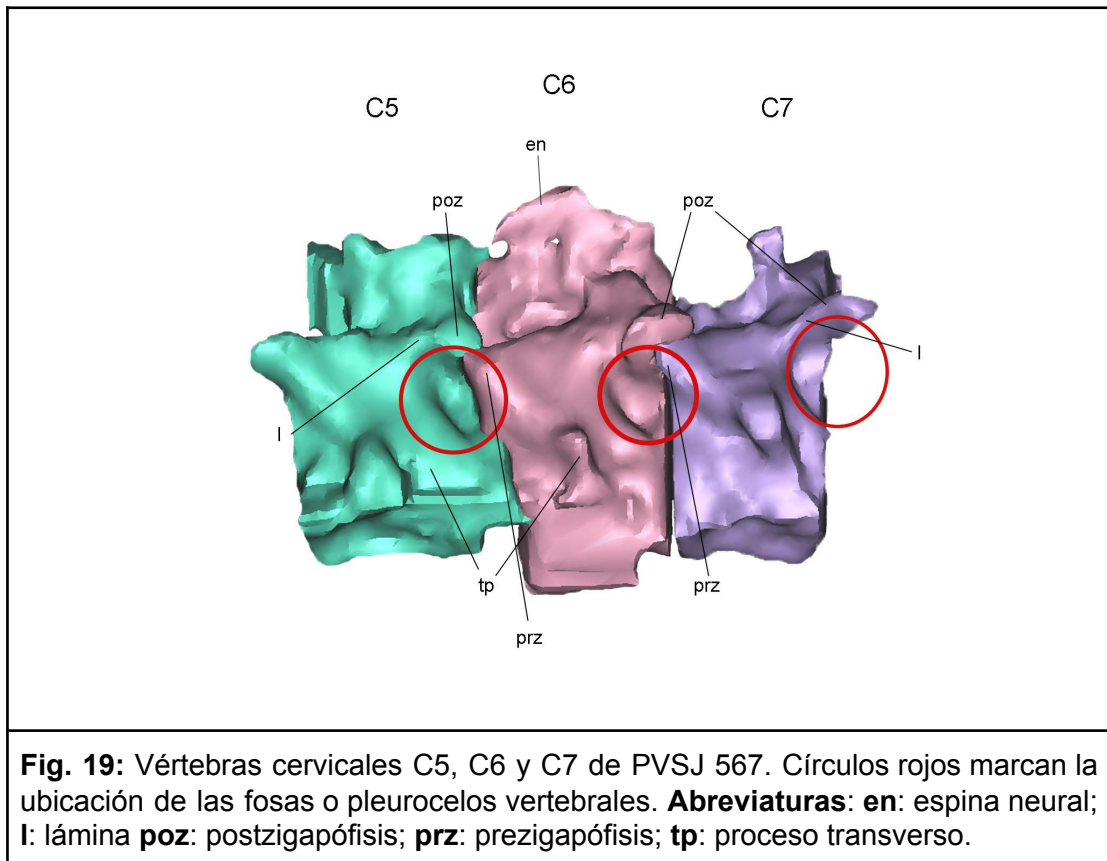
IV. 2. 4. Vértebras cervicales.

Los centros del PVSJ 567 tienen forma rectangular en vista lateral, siendo más largos que altos, con las superficies articulares anterior y posterior situadas al mismo nivel. Las primeras seis vértebras cervicales presentan una quilla ventral bien desarrollada a lo largo de toda la superficie ventral de los

centros. Posteriormente esta misma estructura no es visible en las dos últimas cervicales. El desarrollo lateral de la diapófisis y el tamaño de su superficie articular aumentan posteriormente en la serie cervical. Las facetas articulares de las postzigapófisis están orientadas latero-ventralmente (Fig. 18). Las espinas neurales están incompletas en toda la serie cervical, conservando sólo sus bases.



Las vértebras cervicales C5, C6 y C7, presentan una fosa, o pleurocelo, poco profunda ubicándose por debajo de la postzigapófisis y posteriormente a los procesos transversos, limitado por la prezigapófisis de la siguiente vértebra y rodeada por láminas accesorias que terminan por limitarlo. No se observa que estas fosas se expandan y perforen el interior de las vértebras, además, debido a su preservación son mayormente distinguibles en el plano izquierdo de la serie cervical (Fig. 19).



IV. 2. 5. Vértebras dorsales.

Los centros vertebrales dorsales son cuadrangulares en vista lateral, y los centros dorsales anteriores son más cortos que los de los dorsales posteriores (Trotteyn & Ezcurra, 2014). Las vértebras dorsales D1 y D2 tienen una quilla ventral en su centro, y esta estructura no está presente en las vértebras dorsales posteriores. Las prezigapófisis se extienden anteriormente al mismo nivel del margen anterior del centro. Las postzigapófisis se extienden posteriormente más allá del nivel del margen posterior del centro (Fig. 20) (Trotteyn & Ezcurra, 2014).

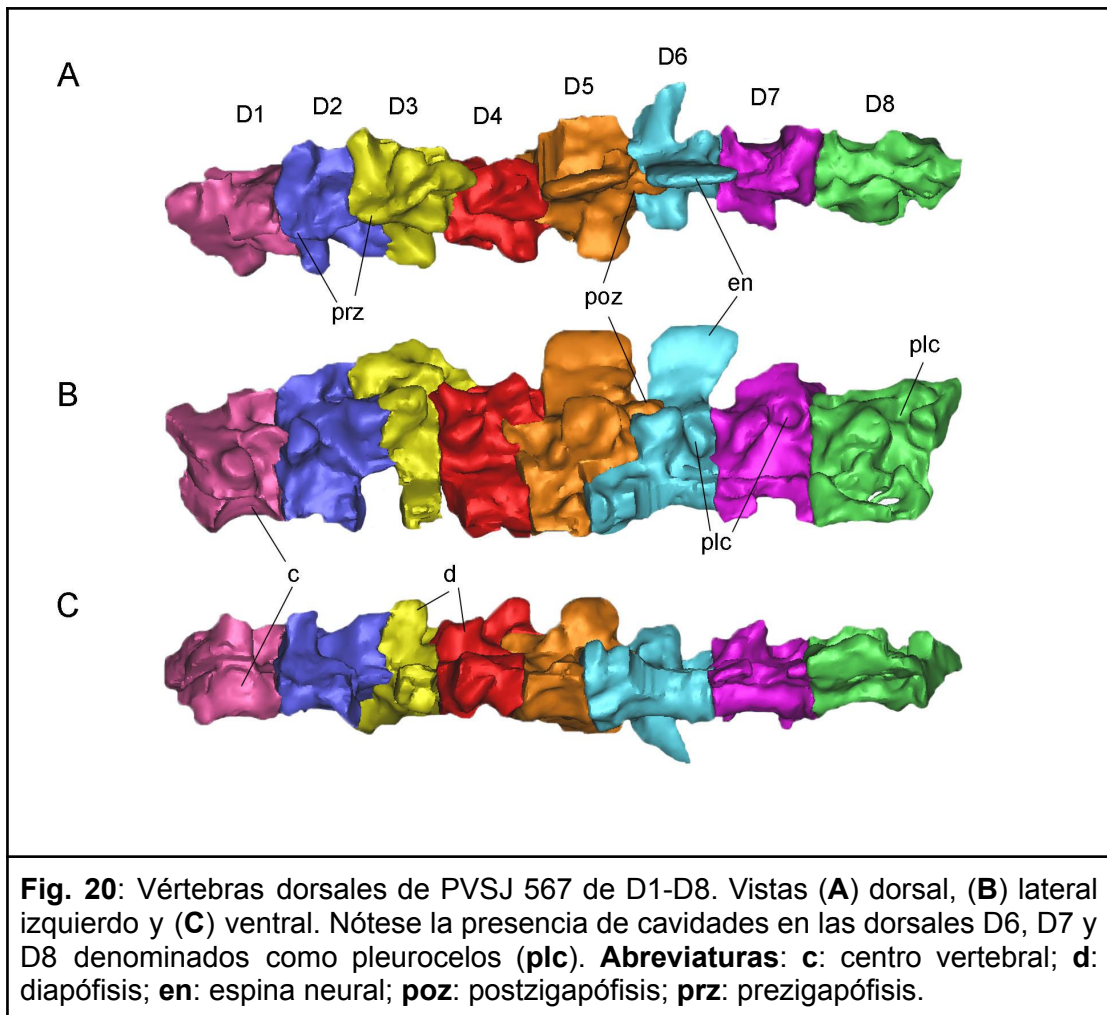
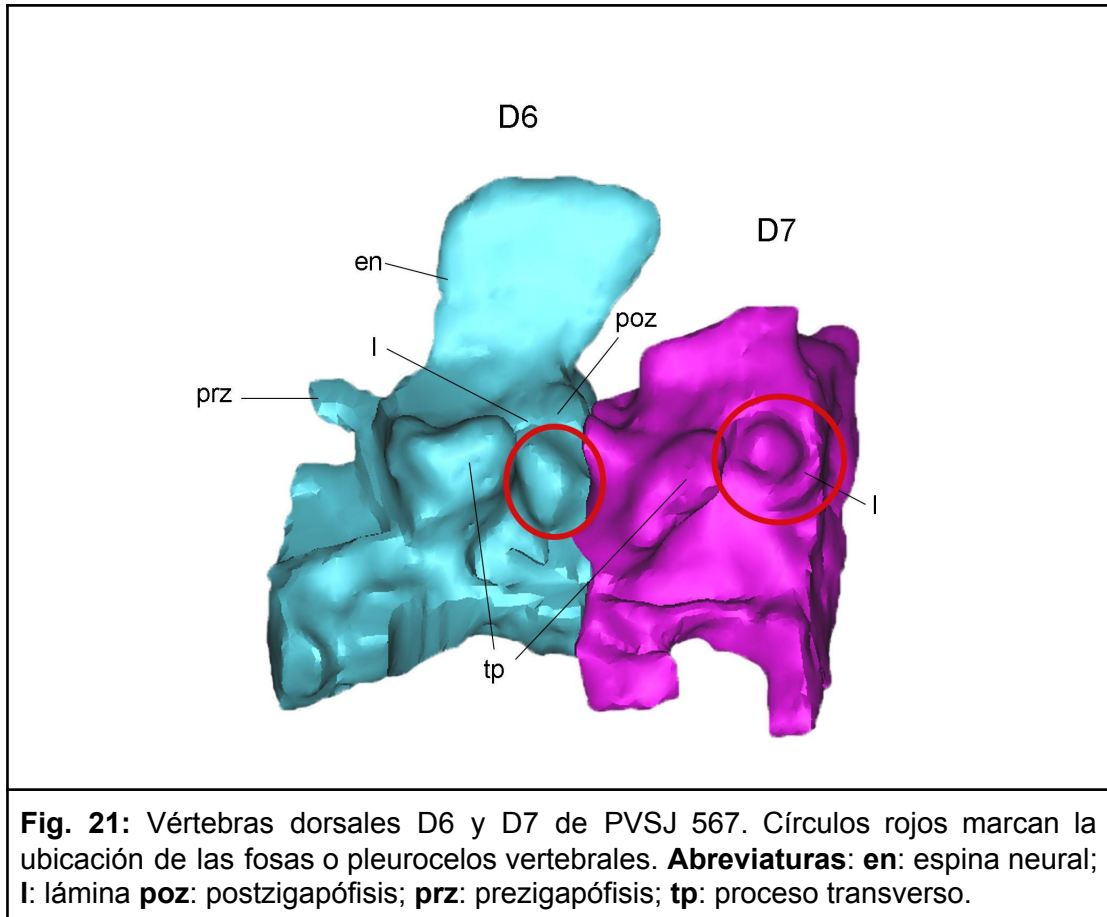


Fig. 20: Vértebras dorsales de PVSJ 567 de D1-D8. Vistas (A) dorsal, (B) lateral izquierdo y (C) ventral. Nótese la presencia de cavidades en las dorsales D6, D7 y D8 denominados como pleurocelos (**plc**). **Abreviaturas:** **c:** centro vertebral; **d:** diapófisis; **en:** espina neural; **poz:** postzigapófisis; **prz:** prezigapófisis.

Solo las vértebras dorsales D5 y D6 conservan una espina neural completa. La espina neural de las mismas es más alta que larga, siendo rectangular en vista lateral. Las espinas neurales dorsales media y posterior están situadas al nivel de la mitad posterior del centro.

Nuevamente se encuentran presentes unas fosas, o pleurocelos, poco profundas en los laterales de las vértebras. Estas están presentes en casi toda esta serie dorsal excepto por D5 la cual no es posible su distinción. Al igual que con las vértebras cervicales, en la serie dorsal es posible observarlas con mayor claridad en el lateral izquierdo.

Las fosas están limitadas por láminas accesorias que conectan la postzigapófisis y los procesos transversos en la parte posterior de la vértebra (Fig. 21). No se observa que dichas cavidades se conecten con el interior de la misma.



VI.3. Análisis Filogenético para el espécimen PVSJ 908

A fin de conocer las relaciones de parentesco del espécimen de sauropodomorfo estudiado (PVSJ 908), se realizó un análisis filogenético con base en matrices de datos morfológicos ya publicados. En este contexto, se utilizó la matriz de datos morfológicos de Apaldetti et al. (2018), a fin de incluir en el análisis a los taxones de Sauropodomorpha proveniente de la misma formación geológica de donde proviene el PVSJ 908 (e.g., *Ingentia prima* de la Fm. Quebrada del Barro), y tener así una visión evolutiva de los caracteres morfológicos principales aquí estudiados (*i.e.*, neumaticidad postcraneal).

La matriz filogenética resultante está conformada por 63 taxones incluyendo al PVSJ 908, y 372 caracteres morfológicos (ver Anexo I). La matriz fue analizada bajo el criterio de máxima parsimonia en TNT (Goloboff *et al.*,

2008a, b), con una búsqueda heurística tradicional de 1000 réplicas de árboles de Wagner seguido de un intercambio de ramas mediante TBR.

La búsqueda resultó en un total de 133 árboles más parsimoniosos de 1462 pasos de largo cada uno, encontrados en 180 de las 1000 réplicas. El índice de consistencia $CI= 0.299$ e índice de retención $RI=0.648$. El árbol de consenso resultante se muestra en la Figura 22.

El consenso estricto muestra al PVSJ 908 como un Sauropodiforme basal cercanamente emparentado a *Leonerasaurus*, *Meroktenos* y *Melanorosaurus*, y todos ellos cercanos al origen de Sauropoda (i.e., lessemsauridos *Ingentia*, *Lessemsaurus*, *Antetonitrus*; Fig. 22).

Considerar al PVSJ 908 taxón hermano de *Ingentia prima* implica 3 pasos extra, y taxón hermano de cualquiera de los otros lessemsáuridos implica considerar una topología subóptima de al menos 4 pasos más. Esto demuestra que al menos este análisis preliminar considera al PVSJ 908 como un nuevo taxón de sauropodiforme no-saurópodo, no relacionado con Lessemsauridae.

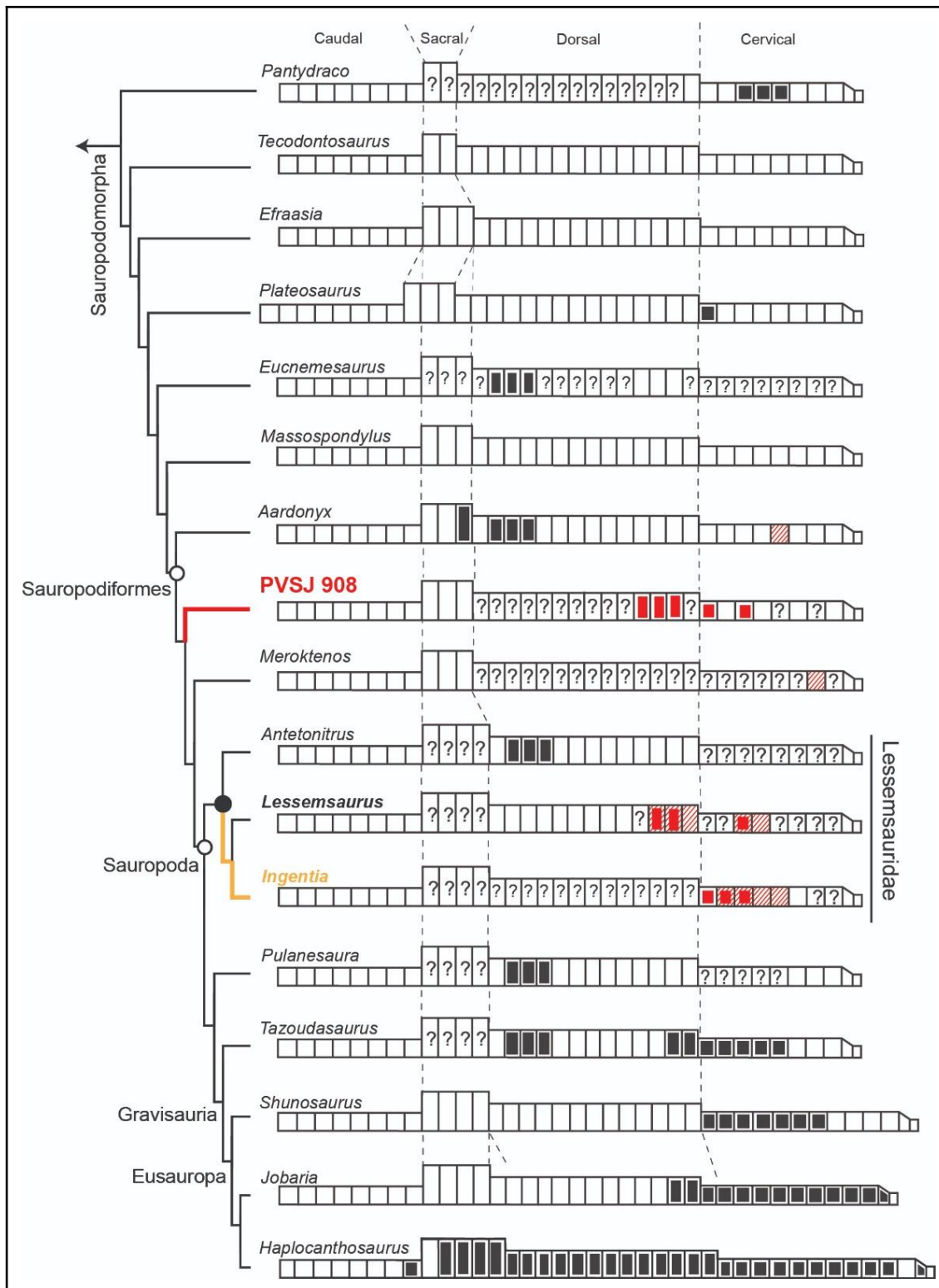


Fig. 22: Distribución de la neumaticidad vertebral entre Sauropodomorpha (tomado de Yates et al. 2012 y Apaldetti et al. 2018). Árbol filogenético esquemático y simplificado que muestra la distribución de las estructuras neumáticas. Los cuadros llenos indican la presencia de subfosas invasivas en el 'cdf' informado por Yates et al. (2012) [recuadro negro], y fosas profundas en la región 'prcdr' (recuadro rojo en *Lessemsaurus*), y complejo de fosas dentro de fossae en 'cdf' y 'prcdr' (recuadro rojo en *Ingentia*); cajas de rayas rojas. Nótese que el ejemplar PVSJ 908 no corresponde al grupo de los Lessemsauridae, siendo un espécimen más basal.

V. Discusión

V.1: Evidencia de Neumaticidad postcraneal

A partir del análisis anatómico comparativo de los materiales estudiados de PVSJ 908 y PVSJ 567, se obtuvieron resultados que permiten diferenciar e identificar estructuras en el esqueleto axial correspondientes a características neumáticas.

V.1.1: Sauropodomorpha

Las fosas, subfosas, forámenes y cavidades internas encontradas en el ejemplar PVSJ 908 son comparables con aquellas estructuras que han sido interpretadas por diversos autores para inferir la presencia de neumaticidad postcraneal de grupos fósiles (Britt, 1993, 1997; O'Connor y Claessens, 2005; Wedel, 2006; Apaldetti, 2018). Para evitar ambigüedades en el análisis, se ha establecido que las características distintivas de vértebras neumáticas es la presencia de subfosas en el interior de fosas más grandes (Wedel et al., 2000; Yates et al., 2012) al igual que la existencia de forámenes (aislados o dentro de fosas) conectados directamente con amplias cavidades internas del elemento óseo (O'Connor, 2006), las cuales se correlacionan con divertículos neumáticos.

Se obtiene que la serie vertebral del espécimen sauropodomorfo (PVSJ 908) presenta una primer cavidad incipiente y poco profunda en la región ventral de la prezigapófisis derecha de la cervical C8 (cprf), similar a lo que se observa en la cervical C10 de *Ingentia*, aunque menos profunda que esta última. Esta misma fosa cprf es muy profunda y desarrollada en C10, como en *Ingentia* y *Lessemsaurus*. A partir de la vértebra cervical C10 las fosas infradiapofiseales son notablemente amplias y conectadas internamente (Fig. 7B). La vértebra cervical C10 presenta fosas profundas (AIDF y PIDF) internamente conectadas, y un foramen de bordes redondeados en la región dorsal de la prezigapófisis izquierda que conecta con las cavidades internas.

Esto último ha sido reportado por Yates et al. (2012) en la última vértebra cervical, C10, de los ejemplares de *Plateosaurus engelhardti* (AMNH 6810 y SMNS F65), identificándose como una pequeña fosa redondeada de bordes agudos, aunque esta última dividida por una lámina interna. Sin embargo, otros ejemplares de la misma especie carecen de dicha fosa neumática. La similitud con el espécimen PVSJ 908 recae en que se encuentran en la misma posición, en el sector superior de la prezigapósis izquierda.

Las vértebras dorsales D2-D4 presentan fosas (AIDF y PIDF) amplias y profundas, mientras que en D3 y D4 algunas de ellas se encuentran sub-divididas con tabiques laminares internos (Figs. 13, 15). Estas características son interpretadas como evidencias de neumaticidad axial para el espécimen de dinosaurio sauropodomorfo PVSJ 908, similares a aquellas reportadas para otros sauropodomorfos basales (eg. *Ingentia*, *Aardonyx*, *Eucnemesaurus*, *Lessemsaurus*, *Pulanesaura*) (Yates et al., 2012; Apaldetti, 2018). Tanto las cavidades internamente divididas como aquellas profundas que invaden el interior del arco neural de las vértebras dorsales, son interpretadas como estructuras neumáticas asociadas al sistema respiratorio del espécimen.

V.1.2: Proterochampsidae

Las características que fueron interpretadas como neumáticas en arcosauriformes basales y ciertos miembros del clado Pseudosuchia (Gower, 2001), consisten en fosas en la superficie ventral del arco neural y forámenes en la superficie del arco dorsal adyacente a la base de la espina neural. Las observaciones realizadas por O'Connor (2006) en ejemplares de *Erythrosuchus africanus* (BMNH R8667, BMNH R3592, NGS F377) mostraron que las fosas vertebrales, aunque superficialmente similares a aquellas identificadas como neumáticas en otros especímenes fósiles, no se comunican con cavidades internas de las vértebras.

El esqueleto axial analizado del espécimen proterochámpsido PVSJ 567, presenta cavidades poco profundas en el cuerpo de las vértebras cervicales C5, C6 y C7, y de la serie dorsal completa (D1-D8). Estas cavidades sutiles se encuentran enteramente en la superficie cortical de las vértebras sin

penetrar el interior del esqueleto (Fig. 19, 21). Estas cavidades son interpretadas como externas al sistema respiratorio, por lo que no se consideran divertículos pulmonares. Esto coincide con algunos grupos de saurópsidos no arcosauriformes (e.g., lagartos, serpientes, tortugas), incluyendo especies que también poseen regiones de sacos aéreos relacionados al pulmón, pero estas estructuras no neumatizan el esqueleto postcranial (Perry 1983, O'Connor y Claessens 2005, O'Connor 2006). La escasa profundidad de las cavidades vertebrales del PVSJ 567 podrían estar asociadas a la presencia de otros tejidos blandos, como unión muscular o reservorio de grasas.

V.2: Relación con los tejidos blandos.

Estudios previos basados en la anatomía del sistema respiratorio de las aves y su influencia en la neumatización del esqueleto, han demostrado que el aporte de los sacos aéreos a la neumatización de las distintas partes del esqueleto es altamente conservativo (O'Connor y Claessens, 2005; O'Connor, 2006).

Las vértebras con clara evidencia neumática de PVSJ 908 sugiere un patrón de neumatización observado en sauropodomorfos no-eusauropodos (Wedel, 2006; Yates et al., 2012), donde las cervicales posteriores y las dorsales anteriores demuestran estar relacionadas a sacos aéreos similares a los encontrados en las aves modernas (Fig. 20), aunque dicho patrón varía en los Lessemsáuridos (Apaldetti, 2018).

Los probables sacos aéreos involucrados en la neumatización de la serie cervico-dorsal de PVSJ 908 son los sacos aéreos cervicales. Estos dan origen principalmente a dos sistemas longitudinales de divertículos neumáticos pero solo uno de ellos es el que probablemente esté involucrado. El divertículo supramedular penetra el canal neural y encierra de forma total o parcial a la espina neural. Dicho canal da origen a proyecciones que ocupan la superficie dorsal del arco neural (O'Connor, 2006).

Las disecciones hechas por otros autores a crocodilianos actuales (e.g. *Alligator mississippiensis*) demuestran que las fosas de los centros vertebrales varían en profundidad y que al menos un foramen penetra el hueso cortical,

permitiendo el acceso de vasos sanguíneos a la cavidad medular; y otras veces estas fosas permiten la presencia de depósitos de tejido adiposo (O'Connor, 2006).

Las cavidades presentes en las vértebras cervicales y dorsales mencionadas anteriormente del espécimen PVSJ 567 (Fig. 19, 21), no es probable que estén relacionadas con el sistema vascular debido a que no se encontró foramen alguno que perfora el hueso cortical. Sin embargo, tales características son morfológicamente consistentes con las fosas del arco neural que se encuentran en los cocodrilos existentes y otros saurópsidos no avianos que albergan depósitos adiposos y no tienen relación con ninguna parte del sistema respiratorio (O'Connor, 2006).

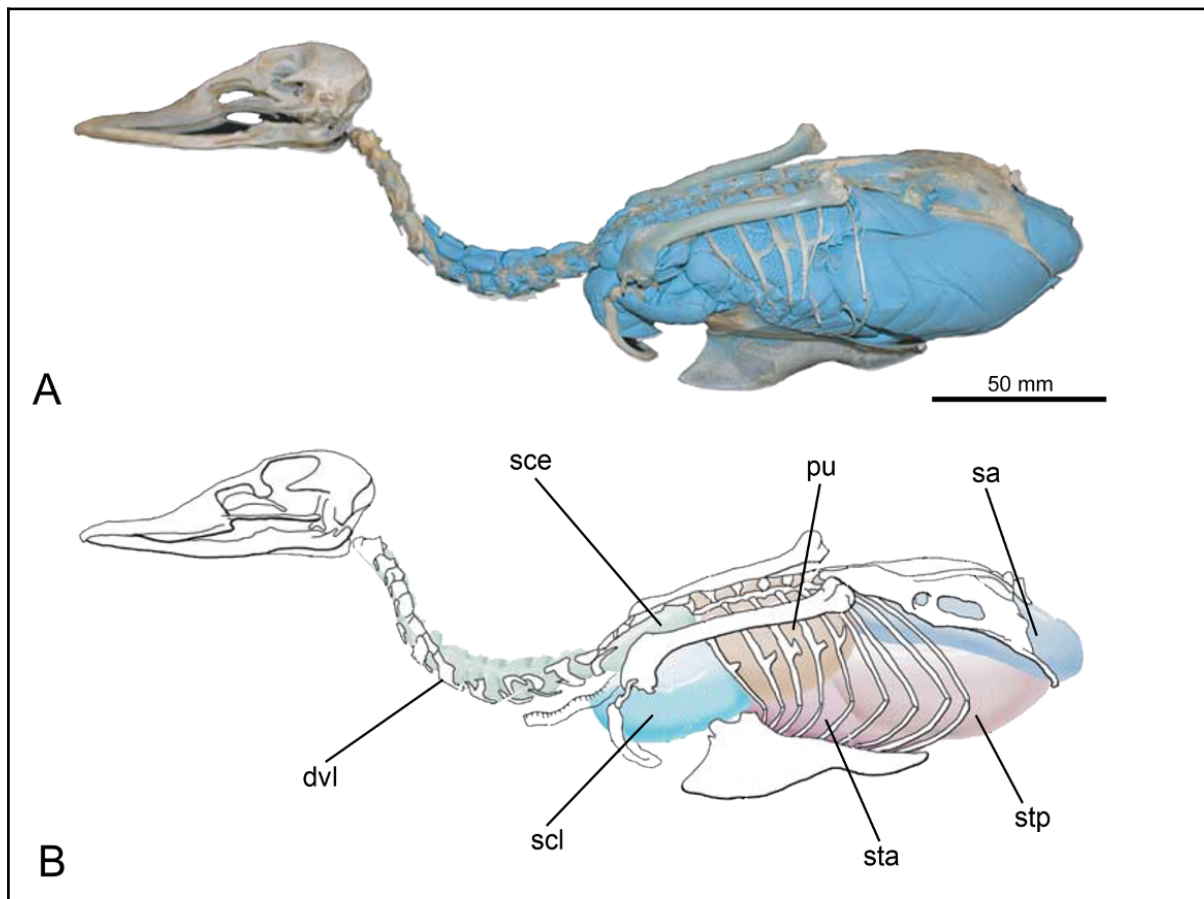


Fig. 20: Sistema de sacos aéreos en un ave actual. **(A)** inyección de látex (azul) en el sistema pulmonar de un pato (*Anas crecca* Linnaeus 1758) donde puede apreciarse la distribución de sacos aéreos. **(B)** esquema de los diferentes tipos de sacos aéreos en el cuerpo. Tomado de O'Connor y Claessens (2005), y Cerda (2010). **Abreviaturas:** **dvl:** divérticulos vertebrales laterales; **pu:** pulmones; **sa:** saco aéreo abdominal; **sce:** saco aéreo cervical; **scl:** sacos aéreos interclaviculares; **sta:** saco aéreo torácico anterior; **stp:** saco aéreo torácico posterior.

VI. Conclusión.

Aunque ambos especímenes analizados pertenecen al grupo Archosauriformes, hay una clara diferencia en la evidencia de neumaticidad postcraneal. El examen de las vértebras del espécimen de Sauropodomorpha y del Proterochampsidae reveló que aunque porten cavidades y/o fosas en sus vértebras, y además varíen en tamaño y número, estas están relacionadas a diferentes orígenes y/o tejidos.

Este análisis concluye que el espécimen sauropodomorfo PVSJ 908 preserva en sus vértebras cervico-dorsales fosas y subfosas relacionadas con cavidades neumáticas del sistema respiratorio. Mientras que el espécimen de Proterochampsidae *Pseudochampa ischigualestensis* (PVSJ 567) presenta vértebras con cavidades someras que estarían relacionadas con grasa y/o lugares de anclaje muscular.

La neumaticidad postcraneal es una novedad evolutiva dentro de Archosauria, de los cuales los Ornithodira (Dinosauria y Pterosauria) la presentan con mayor claridad, lo que sugiere la relación con la invasión de divertículos neumáticos derivados de un sistema respiratorio más complejo que los miembros de Archosauriformes más basales.

La presencia de esqueletos de dinosaurios sauropodomorfos con neumaticidad postcraneal durante el Triásico sugiere un temprano origen de un sistema respiratorio más sofisticado, similar al sistema respiratorio aviano, dentro de Dinosauria.

VII. Bibliografía.

- Apaldetti, C., Martinez, R. N., Alcober, O. A., & Pol, D. (2011). A new basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from Quebrada del Barro Formation (Marayes-El Carrizal Basin), northwestern Argentina. PLoS One, 6(11), e26964.
- Apaldetti, C. (2012). Relaciones filogenéticas entre plateosáuridos y massospondylidos (Dinosauria, Sauropodomorpha) y sus implicancias biogeográficas durante el Triásico Superior-Jurásico Inferior de Pangea [Tesis

doctoral, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Instituto y Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de San Juan].

- Apaldetti, C., Martínez, R.N., Cerda, I.A., Pol, D. & Alcober, O. (2018). An early trend towards gigantism in Triassic sauropodomorph dinosaurs. *Nature Ecology & Evolution*. DOI 10.1038/s41559-018-0599-y.
- Artabe, A.E., Morel, E.M. & Zamuner, A.B. (2001). El Sistema Triásico en la Argentina: La Plata, Argentina. Fundación Museo de La Plata “Francisco Pascacio Moreno”, 314.
- Benson, R. B. J., Butler, R. J., Carrano, M. T. & O'Connor, P. M. (2012). Air-filled postcranial bones in theropod dinosaurs: physiological implications and the ‘reptile’-bird transition. *Biological Reviews* 78(1): 168-193.
- Bergmann, F.A.J. 1948. Contribución al conocimiento de los yacimientos de carbón de Marayes, Provincia de San Juan. *Revista Minera* 19:3-98.
- Bonaparte, J. F. (1969). Dos nuevas faunas de reptiles triásicos de Argentina. *Symp. Gondwana Stratigraphic*. Buenos Aires. 283-306
- Bonaparte, J. F. (1971). *Cerritosaurus binsfeldi* Price, tipo de una nueva familia de tecodontes (Pseudosuchia-Proterochampsia). *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*43: 417–422.
- Bonaparte, J. F. (1997). El Triásico de San Juan, La Rioja Argentina y sus dinosaurios. MACN, Buenos Aires, Argentina. 39-49.
- Bodenbender, G. 1912. Constitución Geológica de la parte meridional de La Rioja y regiones limítrofes, República Argentina. *An. Min. Agric. Secc. Geol., Mineral y Min.* 8:9-165.
- Borrello, A. V. 1946. El perfil de la quebrada del Carrizal (Sierra de la Huerta, San Juan). *Revista de la Sociedad Geológica Argentina*, 1:167-176.

- Bossi, G.E. 1975. Geología de la Cuenca de Marayes-El Carrizal (Provincia de San Juan, República Argentina). IV Congreso Geológico Argentino 1.
- Bossi, G.E. y Bonaparte, J.F. 1978. Sobre la presencia de un dinosaurio prosauropodo en la Formación Quebrada del Barro, en el Borde Austral de la Cuenca Marayes-El Carrizal (Triásico Superior de San Juan). Acta Geológica Lilloana XV: 1, 41–47.
- Bossi, G. E., A. Villanueva García, M. Godeas, M. I. Kousal, M.A. Lutz y C. Monteros.1974. Análisis estadístico de imbricaciones en la Formación Quebrada del Barro, Marayes, Provincia de San Juan, Argentina. AMPS.
- Britt, B. B. (1993). Pneumatic postcranial bones in dinosaurs and other archosaurs (Tesis doctoral). University of Calgary, Canada. 383 pp.
- Britt, B. B. (1997). Postcranial Pneumaticity. En: Currie,P.J. y Padian, K. (eds.). Encyclopedia of Dinosaurs. Academic Press, San Diego, pp. 590-593.
- Cerda, I. A., Desojo, J. B., Trotteyn, M. J. & Scheyer, T. M. (2015). Osteoderm histology of Proterochampsia and Doswelliidae (Reptilia: Archosauriformes) and their evolutionary and paleobiological implications. Journal of Morphology. 276(4), 385–402. doi:10.1002/jmor.20348
- Cerda, I. A. (2010). Estudio Paleohistológico de Saltasaurus y Neuquensaurus (Dinosauria, Sauropoda, Titanosauria) (Tesis doctoral). Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina.
- Césari, S.N. & Colombi, C. E. (2013). A new Late Triassic phytogeographical scenario in westernmost Gondwana. Nature Communcations, 4, 1889.
- Colombi, C. E. (2007). Historia tafonómica de las comunidades fósiles de la Formación Ischigualasto (Triásico Superior, Carniano), San Juan, Argentina [Tesis doctoral].

- Colombi, C. E. & Parrish, J. T. (2008). Late Triassic environmental evolution in Southwestern Pangea. Planttaphonomy of the Ischigualasto Formation. EEUU. Palaios. vol. 23: 778-795.
- Colombi, C. E., Montañez, I. P., & Parrish, J. T. (2011). Registro de la Relación Isotópica de Carbono en la paleoflora de la Formación Ischigualasto (Triásico Superior), Noroeste Argentina: Implicancias paleoatmosféricas.
- 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.
- Colombi, C. E., Santi-Malnis, P., Correa, G. A., Martínez, R. N., Fernández, E., Abelín, D., Pradeiro, A., Apaldetti, C. G., Alcober, O. & Drovandi, J. (2015). La Formación Balde de Leyes, una nueva unidad estratigráfica de la cuenca triásica de Marayes-El Carrizal, San Juan. Revista de la Asociación Geológica Argentina, 72(4), 445-455.
- Colombi, C. E., Santi Malnis, P., Martínez, R. N., Drovandi, J. M., Correa, G. A., & Soria Pures, T. B. (2021). Revisión estratigráfica y evolución paleoambiental del mesozoico temprano al sureste de la provincia de San Juan, Argentina.
- Desojo, J. B., Fiorelli, L. E., Ezcurra, M. D., Martinelli, A. G., Ramezani, J., Da Rosa, Á. & Langer, M. C. (2020). The Late Triassic Ischigualasto Formation at Cerro Las Lajas (La Rioja, Argentina): fossil tetrapods, high-resolution chronostratigraphy, and faunal correlations. Scientific Reports, 10(1), 1-34.
- Ezcurra, M. D. (2016). The phylogenetic relationships of basal archosauromorphs, with an emphasis on the systematics of proterosuchian archosauriforms. PeerJ 4:e1778.

- Ezcurra, M. D., Desojo, J. B. & Rauhut, O. W. M. (2015). "Redescription and Phylogenetic Relationships of the Proterochampsid *Rhadinosuchus gracilis* (Diapsida: Archosauriformes) from the Early Late Triassic of Southern Brazil," *Ameghiniana* 52(4), 391-417.
- Gauthier, J. A. (1984). A cladistic analysis of the higher systematic categories of the Diapsida (Tesis Doctoral Inédita). Universidad de California, Berkley 1-514.
- Gauthier, J. A. (1986). Saurischian monophyly and the origin of birds. *Memoirs of the Californian Academy of Science*: 1–55.
- Galton, P. M. & Upchurch, P. (2004). Prosauropoda, In: Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmólska, H. (Eds.), *The Dinosauria*, 2nd Edition. University of California Press, Berkeley, pp. 232–258.
- Gower, D. J. (2003). Osteology of the early archosaurian reptile *Erythrosuchus africanus* Broom. *Annals of the South African Museum* 110: 1–84.
- Gradstein, F. M y Ogg, J. G. (1996). A Phanerozoic time scale. *Episodes* 19: 1-2.
- Janensch, W. (1947). Pneumatizität bei Wirbeln von Sauropoden und anderen Saurischiern. *Palaeontographica (Supplement 7)* 3: 1–25.
- Kokogian, D., Spalletti, L., Morel, E., Artabe, A., Martinez, R., Alcober, O. & Papú, O. H. (1999). Los depósitos continentales triásicos. *Geología Argentina*, 29.
- López Gamundí, O. R., Alvarez, L., Andreis, R., Bossi, G., Espejo, I., Fernández Seveso, F. & Sasarego, H. (1989). Cuencas Intermontanas. *Cuencas Sedimentarias argentinas, Serie correlación geológica*, 6, 123-167.

- Martínez, R. N. (1994). Estratigrafía del Sector Agua de la Peña – Río de la Chilca, Formación Ischigualasto (Triásico Superior), Cuenca de Ischigualasto, San Juan. Tesis de Licenciatura Inédita. Universidad Nacional de San Juan 1-239.
- Martínez, R. N. (2009). *Adeopapposaurus mognai*, gen. et sp. nov.(Dinosauria: Sauropodomorpha), with comments on adaptations of basal Sauropodomorpha. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(1), 142-164.
- Martínez, R. N. & Alcober, O. A. (2009). A basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from the Ischigualasto Formation (Triassic, Carnian) and the early evolution of Sauropodomorpha. *PLoS ONE* 4 (2), e4397.
- Martínez, R. N., Sereno, P. C., Alcober, O. A., Colombi, C. E., Renne, P. R., Montanez, I. P., & Currie, B. S. (2011). A Basal Dinosaur from the Dawn of the Dinosaur Era in Southwestern Pangaea. *Science*, 331(6014), 206–210. doi:10.1126/science.1198467
- Martínez, R. N., Apaldetti, C., Correa, G., Colombi, C. E., Fernández, E., Malnis, P., Praderio, A., Abelín, D., Benegas, L. G., Aguilar-Cameo, A. & Alcober, O. A. (2015). A new Late Triassic vertebrate assemblage from northwestern Argentina. *Ameghiniana* 52: 379–390.
- Martínez, R. N., & Apaldetti, C. (2017). A Late Norian—Rhaetian Coelophysid Neotheropod (Dinosauria, Saurischia) from the Quebrada Del Barro Formation, Northwestern Argentina. *Ameghiniana*, 54(5), 488-505.
- Milana, J. P. & Alcober, O. (1994). Modelo tectosedimentario de la cuenca triásica de Ischigualasto (San Juan, Argentina). *Revista Asociación Geológica Argentina*. 49 (3-4), 217-235.
- Moreno Velásquez, C. D. (2017). Metodología para el levantamiento de columnas sedimentarias en ambientes continentales, el caso del miembro Valle de la Luna, Formación Ischigualasto, Provincia de San Juan.

- Nesbitt, S. J. (2011). The Early Evolution of Archosaurs: Relationships and the Origin of Major Clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 2011(352), 1-292.
- Novas, F. E. (1996) Dinosaur monophyly, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16:4, 723-741, DOI: 10.1080/02724634.1996.10011361.
- O'connor, P. M. (2006). Postcranial pneumaticity: an evaluation of soft-tissue influences on the postcranial skeleton and the reconstruction of pulmonary anatomy in archosaurs. *Journal of Morphology* 267: 1199-1226.
- O'connor, P. M. & Claessens, P. A. M. (2005). Basic avian pulmonary design and flow-through ventilation in non-avian theropod dinosaurs. *Nature* 43: 253-256.
- Pirlot, P. (1976). *Morfología evolutiva de los cordados*. Editorial Omega, Barcelona. 996 pp.
- Rasmuss, J. (1922). La Cuenca Marayes. *Direc. Gral. Min.. Geol. e Hidrol. Bol. Serie B (geol.)* 32:7-21.
- Rogers, R. R., Swisher, C. C., Sereno, P. C., Monetta, A. M., Forster, C. A., & Martinez, R. N. (1993). The Ischigualasto tetrapod assemblage (Late Triassic, Argentina) and the $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of dinosaur origins. *Science*, 260: 794–797.
- Romer, A. S. & Jensen, J. A. (1966). The Chañares (Argentina) triassic reptile fauna. II Sketch of the geology of the Río Chañares-Río Gualo region. *Breviora*, Museum of Comparative Zoology, Harvard, Cambridge, Mass, 252.
- Romer, A. S. & Parsons, T. S. (1977). *The Vertebrate Body*. W. B. Saunders Company, Philadelphia, Pennsylvania, 624 pp.

- Salgado, L., García, R. A. & Daza, J. D. (2006). Consideraciones sobre las láminas neurales de los dinosaurios saurópodos y su significado morfofuncional. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 8: 69-79.
- Sereno, P. C. (1999). The evolution of dinosaurs. *Science*, 284(5423), 2137–2147. doi:10.1126/science.284.5423.2137.
- Sereno, P. C. (1991). Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir*, 2: 1–53
- Sereno, P. C. & 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.
- Sereno, P. C., Wilson, J. A., Witmer, L. M., Whitlock, J. A., Maga, A., Ide, O. & Rowe, T. A. (2007). Structural Extremes in a Cretaceous Dinosaur. *PLoS ONE* 2(11): e1230. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001230>.
- Sill, W. D. (1967). *Proterochampsia barrionuevoi* and the early evolution of the Crocodylia. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 135: 415–446
- Stipanovic, P. N. & Bonaparte, J. F. (1972). Cuenca triásica de Ischigualasto-Villa Unión (provincias de San Juan y La Rioja). *Geología Regional Argentina*. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba. 507-536.
- Trotteyn, M. J. (2011). Revisión osteológica, análisis filogenético y paleoecología de Proterochampsidae (Reptilia-Arcosauriformes). [tesis doctoral, Universidad Nacional de Cuyo].
- Trotteyn, M. J. & Ezcurra, M. D. (2014). Osteology of *Pseudochampsia ischigualastensis* gen. et comb. nov. (Archosauriformes: Proterochampsidae) from the Early Late Triassic Ischigualasto Formation of Northwestern Argentina. *PLoS ONE* 9(11): e111388. doi:10.1371/journal.pone.0111388

- Trotteyn, M. J. & Ezcurra, M. D. (2020). Redescription of the holotype of *Chanaresuchus bonapartei* Romer, 1971 (Archosauriformes: Proterochampsidae) from the Upper Triassic rocks of the Chañares Formation of north-western Argentina. *Journal of Systematic Palaeontology*. 18:17, 1415-1443. DOI: 10.1080/14772019.2020.1768167
- Trotteyn, M. J. & Paulina-Carabajal, A. (2016). Braincase and Neuroanatomy of *Pseudochampsia ischigualastensis* and *Tropidosuchus romeri* (Archosauriformes, Proterochampsia), *Ameghiniana* 53(5), 527-542.
- Wilson, J. A. (1999). A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 639-653.
- Wedel, M. J., Cifelli, R. L. & Sanders, R. K. (2000). Osteology, paleobiology, and relationships of the sauropod dinosaur *Sauroposeidon*. *Acta Palaeontologica Polonica* 45(4): 343-388.
- Wedel, M. J. (2003). The evolution of vertebral pneumaticity in sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 344-357.
- Wedel, M. J. (2006). Origin of postcranial skeletal pneumaticity in dinosaurs. *Integrative Zoology* 2: 80-85.
- Wilson, J. A., D'Emic, M. D., Ikejiri, T., Moacdieh, E. M., & Whitlock, J. A. (2011). A Nomenclature for Vertebral Fossae in Sauropods and Other Saurischian.
- Yates, A. M., Wedel, M. J., & Bonnan, M. F. (2012). The early evolution of postcranial skeletal pneumaticity in sauropodomorph dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica* 57 (1): 85-100.
- Yrigoyen, M & Stover, L. W. (1970). La palinología como elemento de correlación del Triásico en la cuenca Cuyana. *Actas 4tas. Jorn. Geol. Argent.* 2.

1]11101000000110111?1?01?010??10111?0?01?0011?0010000010011?0?0??1
0??0?0?01??

Barapasaurus

??
??1?111211????????????1?1??
??00?002??100101??00201101111120121100?0[1
2]1001?10?11??1????????101?00?1??????11????????????????????
?11110131011000111110011??11110010????????????????????1?1?1????????1
?1????????1????????0????????????1?1?????5????????0000?000???

Blikanasaurus

??
??
??
??
??
??0000?0110111?1?0100101101011100101111
112102110000100?211?0?1?11?0?0??????

Camelotia

??
??
????????????0?0?001?002100000000?00?0????????1??0?011????????
??
??1?00111?111011110111?1??110?000000????????????????????????
?????[1 2]??000????5??????????????????

Cetiosaurus

1??11????
??2?001111011111
0100100020?2001?10?1020??1011102010100??[1
2]????1001?00100??0111101031100100011??????1????????????????
?1111013?0210?0110?1?011??1101?00??21112??0??110?11121010001001011
1??5????????1?000?????

Chindesaurus

??
??100????
????????01?0?0?1??0?1?????000?00?0????????1??0????1?00????
??0??101?1????0??
????????????00?0101110000000100?00?10111100??011110100?1????????
????????????????1????????????00??????

Efraasia

100?1001?010??1?111?112?1110?100??00100100000??0?10??01?0??1?????1
0?000?1?????0110100??????10010010??11?021001010100001???1?1100110100
1011011010000001??001?0000000000000000110000101000?0110000?0?010011
212000111001101012010?1100000111010001000010013100010100001000000110
0101101000011110000001100010000001101?001?011010?0?01?1110001?00011?
0010000010002??0???000?1000100??

Eoraptor

0010?000?01010?001100000101001001?000110100000?101100101010010000010
01???0??1????????????????000000?0?0?0?00?10000000??????100001010
000?10????000?00?0?000?00000001??10???100??????????????01?0
??011???0?0?????????20?000?1?000?0?0100000110100?2?001110??0??0?0???
10?0010?10????0?100?0011??000?0?10?0110??1????0?????????????0?0??00
?0000000000?000?????????????00100??

Eucnemosaurus

??
??
?????????????????0????01?001100100000?000?0??????????10000?01100?????????
?11??110??0??
?????????????001101?1010?0010110?00000110110?????????????????????????
????????????????????[3 4]?????????????0??????

Gongxianosaurus

1?????0????????????12??
??00??1??2121????????????0??
??????????1??0?001??0??????0?0?00000??????????????0??0?0?1?0?000?011
??2110?????1?1?????????????????????????????????0?100????0?????????????
?????????????[1
2]111?2??????0??1101??????1?0??1??0?1?1????1?11??010???10?2?1111000
020005????????????????????

Plateosaurus_ingens

??
??
??01?01?????????10?????????
??
????????????????????????????????????00?010????????????????????????????
??????[0 1]??0?0????4????????00?00?????

Guaibasaurus

??
??
?????????????????0??01??011001000000?00000?00000?01100??????1????1?
0???0?????1?002101000100000
0010?10110?00001001000000?1?1010000?001111001?0?01????00101?0000??1
0?000000000000110??0?????0?0?0101??

Herrerasaurus

00000000?0101000000000000?00010000000000100000010001010100000100001
101000000101?0000000?1000?00000000?10000000000000000010100010000001
00000?000010000011??0010[0
1]10000002000000100000101100000110010100?1110??011000000000000012000
0011000001101101001000000200000000000010??01?010100100001011100000
110001000010000100010010010000001100010000100000000000?020000000
00?000010011

1]00211012??0???110?1121010?1100001111101011111011??1111002102012111
11021105?11???110?20?000211

Neotheropoda 00[0 1]0[0 1]002[0 1]010201001100001[0
1]000000000000110000000010[0 1]100[0 1]01000001[0 1]0001[0 1
2]0100000010110000001110001000000001?000000000000000010110011000001
0000[0 1]1000010200001010110010000001000000000[1
2]10001100000000010100001000101100000100010001200000010?0001001101[1
2]010101013000211101010000111110000110100001?011000000000000[0
1]011011111002001011000011111000?0?00000100000000001200000?1?00?0001
00[0 1][0 1]

Omeisaurus
110001131111201101200000101011?20100111201010101111101012110000011222
1110010111???0?00???1???11100001?0?00021101111121113??001110120011010
111002?12101010110201100011020121100?021??1?10011100100?011111000311
00100011??????0100001000110001001?31011110131011000111110011000111100
100211012??0???110?01021010011?0??111?011010?11??1????111102102012111
1102?105?????????0?0?0?0?0???

Ornithischia
0010000000000?0000000?000?1011000100100?1000000100100001000000[0
1]0001001000000000100000000010010[0 1]01[0
1]0000001001110011101000010000000000010100[0
1]0000??010000000?00?0?00?000000000000000[1
2]10000000000001000010000100111110000010000000000000000000000000000000
00110112100010001?0000?000110000000100001?010111002000000000[0
1]011110002?01?[0 1]100000111100000000000[0
1]00000000000010?000????????000?00[0 1][0 1]

Patagosaurus
11??
??
0000110020?2001010?00201?01111120121?00?0210011100?1?0?100???0?111?0
0?1100100?11??1111013101000011111001100111
110010?211112??0???1011111?101000?0?0????????????????????????????
?????????????????5?????????????0?????11

Plateosaurus_engelhardti 1001100110102011[0
1]1111121111001011000010010101011001100110001100100110110110111011
000101111001011010111121001010100001100111100110100[0
1]011011010002001110011000000000000001011010001000000001000000010011
112000111001101111010111001002010000010000100131100102001010001111100
101111000011110000001100010000101111100100110101000101110001100011100
100000100040000001110100000001

Plateosaurus_gracilis
?00?0001?0102?110111?1??1110?101??00?10?1010?0??0?10001100??10?????
??????????????1????????????????0?0?110?????12100101010?001?????1100??01?
??01101101?00?001?100110000000000000010?1010001010000001000?00??????

??1200?11100?1011?10101010000??10?????0?001001311001020010100011111
001011??00001111000000110?010000?0??0110?????????????????0??????
??0?0?????????[2 3]?????????001000?00??

Plateosauravus

??
??10??01
00101?01101?00[1
2]0011?00110000000001000000??10??011??0??110?????????0??[2
3]1110011100??????????1?????????????????00100131100101?01?????????11
??10110?00001111000000110001000000110110?????0?????????????????11?0??
??0??????????4?????????????000????

Riojasaurus

1001?00??0102011?110??00111011011000?100001000?10010?001100010000011
01?0?100101?01011?????1?001000?1??101?200010101000010??111100110100
101101101000100111001100000000000001011101001000000011000??0?010011
21210111100111111?011111011001010001020?00100131100102011010001101100
10110010110111010100201101000000110110010011010100??011?0001110012101
1000001??13?????????0?101000100

Ruehleia

??
??10??0?
??01??101?002001??00110010000011000000?1100001?00?0?0110??????0100
1111200011100?0100??01011101000??0?00??001001311000020??1100011011
0?10110?101011010000002100010?00?011011001?000010100?????????????????
??????????????3?????????0?00010???

Saturnalia

10????????????????????????????1??1????00?100?0????????????????????10?????
1?00??0?0?0?0000?????????01000?????0000100010000?????????000001
0010??01101?0000010000110010000000000000000000101????????????????1110
1111100010100?????????????????????????????????????0?0?011002102000000001001
1001001000000100110000011000100000001010001001001010000000100000000
1010000?000?00100000000000000000??01

Panphagia

?0????????1?????????0?1?????????????????????0?0?????????1??0??????
10?1?1?1?????????????????1?01000010000?10?0101000000?????????011001
00011?01100?000?01??01?10000?0000000000?0??001?0100?001000?01?001
0???0?0?111102101?00??0001??
11??10110?????????????????????000010010100??00001010?????????????????
?1??0?0?????????????0?00????????????????

Pampadromaeus

00??0021100??1?011?0?0??000?1000000?110?0?0?0?0?10?1??0??10?????11
1?1?????????????????????0??00000000??0010?100101000000????????????????
????1??????0?0?01??001?110?01000?000000?0??0000?11?0??01????00?1010
??1?????1?0?1?????????????????????????????????00100111010202????????????

?????????000011110011011100?00?000?????010?????????????????????
?????????????????0??0??0??????????????

Shunosaurus

11000113?110201101200000001011?20100111201010101001101012000011011121
010001011?120020???110200100000120100011111112121112??01011?1001?1?10
010012?1100001011021?00001?0201210000?11?00?100111011001?111?1?00021
1001100?11000?1011001?000110000??1?3101111013101100011111?01100?11110
0100211112??0???100?01121010?01?0????110?101???11011??1111102002?1211
1?1021105?????????????0?0002??

Silesaurus

00?0?00?0000?00100000?0?00?0?01010?????????0010?0?0??00?????????
00?0?0?0000?000000?????1?00?0?010???0?0000010001000010?0000000000
???001000000000010100001100000000000000?00000100000?0?0????????11?
1110000100000????????????????????????????????0000000000000000000000?
010100?0?10000110110000011000100011000000000?0000000??11?1?00??0000
00?00???000?001100000?0?1?00000?0[0 1]

Staurikosaurus

00???
????????????????????????????????0000000001000?00?0000000000????????00010?
???00?01001?000011?000?00000000020000001?0?010101100000110010?????1?1?
??000000200110000110?010?00
010?00000100001?000?0001?000000001000000001????01?????????????????
????????????????????1?????????????01???????

Tazoudasaurus

11??010??1??????????[
0
2]011???1???1?????????????????00?00000???0??10?1111012101???000??001010
??????0002??100001??00200100011020121000????????111?1?111?????11?????
01?1100100????????????010?210000100?0001?310?1???03101??0?111001002??1
1??1??1??21100111001111011?0?0010000101010?1111011111?011?????????????
??1??10?1???51??0???1?0??1001??

Thecodontosaurus

?0????????????????????????????1??1??1000??????0?0?0?0??000?????????????
10?0?0?1010?011000????????00?11010??????2100101010000?1?????000101
010?1?01101?000001?00110000000000000000?1000?0101100?01000??00?0100
11211000101001100012010001100001010000010100000121000001???0?000??01
1??01010?000011110000001100010000000101100??011010100????110001110?1
?000?00?0????1????????????????1?00??

Pantydraco ?0???0??????????????[0

1]00?0???1???1????000100100000010?100001?00?????????00?000?1?10??00100
011?000?00?01010??0000?1001010100001001??1100?10101001101101?00????1?
???1????????????????????????????0??11?00010000100?????11?1?00?????????????
????????????????????????????00100121100001?????????0011??10110?00?????????

?????1?000?0000000?01?001?????????????????001110011?000000001001?0??
00000?????0???????

Unaysaurus

100110011010??1?111??1??1010?1011000?????????????0??00????001???000??
0?10??0?10??110100??????010?10110?????02100101010000????0?1?????0?1?
0????????????0??0?11?00?10000?0??00000?????????????????0?????01000?00?0100
11?1200001100??????1?????110?????211??0??0?????????????????????????????
??
0??0??0??????1??????????10??0000??

Vulcanodon

??
??
??
??
2]??
??
2]??00?01111000100111110010?111011110010111?1??20?10001?0???11?10101101
11011??1?01010120111110?121?05?1??00?11?00000????

Yunnanosaurus

100?1002??00??10011001??1011111????00101110?00??0?11011111001000001?0
1?0?00010????????????????????????10000010??0??00010?21000?1???1111001101101
00?0110100000011000110000000001000000?010110100000?00?0??0?001?0??1
1200?11100??01??0011?2101100201000[0
1]020?001001310000000110100010?110010111?001011010000001101010100001
0011001?011010100011110010111001????11?0000110?2?0???11??0??1??01??

Glacialisaurus

??
??
??
??
????????????????0????????????????????00????????????????????0???1010[0
1]????11010111?01????????????????101110111?0?????????

Aardonyx

1101?00210002?11?11?????1110?1011000??????1010??0?11010??10?1???????
?1?0?????????????0??????1??0?0?1?0?????1[1
2]??00101011001?1?????0010?110100101101?0000011?00110000000020000010
?1100?0110000?01110?00?????11?????????00??00??????13101???1?10??10?
????????????????1110100010011??10110?101?111100000111000??????110111
0?0??01????????????010111?01?0?2??00?0??0[3 4]??00011??0?111???

Seitaad

??
??
????????????????00?[0
1]??1??00?00?001????0000????????????????????????????????0000011?11000111001
1?11100101310?00?2110??0??0?????????????????0?1000001?????????????????

????????????????000011010000110101010001100010001000100000010?
??0??0?10??0??001??

Chromogisaurus

??
??
??
????????????????02????????????????????????????????????0????111002202????????
?????????????0??????1????00110??1000000010100010????????????????
????0??0??000??10????????????????????

Sarahsaurus

10?1000?10?11010?11?1?1?01101101000001000010100101110001100010?0??0
01000111001?110111111??1?10?10010?0??011001010100001?10111011001110
111011111001001010010111000001000001111100001?00001001000000100001010
210011111101111011001111?01110000120210000031110102100111001111101101
110211001101010001110010000010001000100011101001?1111011?110011000?10
00111001??0??11010??0001??

Coloradisaurus

?00?1002??102?111111?1??1110?011000?10?01?10?1011101110000100100?10
1001101101?110101?????1?1001011010011?000101010001?11?0011002001001
01?01100?00?001?10011000000000000000101????00?00100?001??????000010
11210011??????????????????1?????????????????0?0?131100??011?1100200110
0101110000011010000002111010000001101100??011110?00??????000111001200
0110000210021111101100111????00

Massospondylus

100110021000211111111211011111010000101101000110011011110001000102?01
?011001011010101??1010010010110101010210[0
1]1010110011100?1110020010011110110100020011100110000000000000101110
1001[0 1]00000000000000?01[0
1]0111120101110011011110111210010121100000200001001310001000110110010
01100101110001011010000002101010000001101100100111101000111100011100
12000100000210020?00?01100100000100

Adeopapposaurus

100110021000211101111101101111101000010110100011011111111001000102001[
0 1]01100101101010101101000001011[0 1]10101021111110[0
1]1001110011110020010001110110110020011100110000000000000010011010010
00000000100000000001011100011100110111101121011001110000020000100031
1001000110110010?110010110000001101000000210101000000110110010011110
1000111010001110012000110000110010000001101001000000

Leyesaurus

?001?00?1000211??11?????1010?11010000101101?00?1011111111?00100010[0
2]0011?????????01?10?110??1?00?10110??1010?111101000001?1??1111002001
000111011????0????????????????????????????????????0000?001??000?????
??100???

??1?11????????????????????????????????00002100101????????????????????????????
????????1?????????????????0????????????????????

Antetonitrus

?1??
??1?1012000?????????0?[0
1]0?????????????00?000001??00[1
2]10001010121001000???1????100?0?01100???0?0011??311000[0
1]0110??????0011?3101????1010??????0010003??0002011010001??????????
??11101111001101111101000000100111010??????????????????????111110?????[1
2]1?00?0????31?100??1?0?00111???

Lessemsaurus

??
???0?011?
?0100???101?0000011?00[1
2]10000010111000000????????????????????????????????0001???1100010110?????????
???310?????0?0??1????0010013100000?011110001???1??10110?111011?10???
01111?0?0000011101?1???011011001????????????11??12101??00?0???411????
?100201??1001

Ingentia

??
??0011110
0010101100??
???11000101110?1?10?00111310110?????????????0????????????????????????
??
??111?01

LedumahadiNEW

??
??
?????????????1?0?0011??[1
2]????000010121001000????1???1?00?01????????????????????????????10????????
??[2
3]1??0?????????
??0????????[4
5]????????????????????

YizhosaurNEW

1101100210102111110111110111101100001110010001100111111100?00???10?
100?00101?20?10?000001010110010?0000110[0
1]1010110011?10111100100110101?011010[0 1]000011100[1
2]10000000001000010??1000011?000?01??????001001111100011110??????001
0?21011011010001020000100?31100000011011002?0110010110?11101111000010
11110??[3
4]??1???1????????????

PVSJ908'

?????????????2??01011??????????

??00011?
110?0?0110??0000?10???2?0?0?010??000?0??
????1?00???110??????0???21010??110?????0??
??????????10001101000001101?0??????1?0110???011010001??????10111?0
120011100001100201??00110?1??1?11??