

NUEVO MATERIAL POSTCRANEANO DE *SAUROSUCHUS GALILEI* REIG (ARCHOSAURIA: CRUROTARSI) DEL TRIÁSICO SUPERIOR DEL CENTRO- OESTE DE ARGENTINA

MARÍA J. TROTTEYN^{1,2}, JULIA B. DESOJO^{2,3} Y OSCAR A. ALCOBER¹

¹Instituto y Museo de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de San Juan. Av. España 400 (N), San Juan 5400, Argentina. jrotteyn@unsj.edu.ar; oalcober@unsj.edu.ar

²Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

³Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Ángel Gallardo 470, C1405DRJ, Buenos Aires, Argentina. julideso@macn.gov.ar

Abstract. NEW POSTCRANIAL MATERIAL OF *SAUROSUCHUS GALILEI* REIG (ARCHOSAURIA: CRUROTARSI) FROM THE LATE TRIASSIC OF CENTRAL-WESTERN ARGENTINA. *Saurosuchus galilei* Reig is a "rauisuchid" from the Ischigualasto Formation (late Carnian, Late Triassic) located in central-western Argentina. This paper is the first detailed description of the proatlas-atlas-axis complex of this taxon, of a complete and articulated vertebral column, and of both scapulae. Overall morphology of the proatlas-atlas-axis complex is similar to that of other "rauisuchids". This complex and the post-axial cervical vertebrae show the typical traits of an animal with a short and strong neck. The cervical vertebrae are anteroposteriorly compressed and dorsoventrally elongated. Vertebral laminae, interlaminar depressions, and lateral depressions on the centra are present in the cervical and dorsal vertebrae, as in other "rauisuchids". The presacral series bears ventrally keeled centra and large transversal expansions of the distal ends of the neural spines. The caudal series shows axially compressed centra with a longitudinal ventral groove. The scapulae are very robust and have a brief expansion and a slightly curved scapular blade. The remarkable diversity of "rauisuchids" in general, makes a detailed analysis necessary in order to approach morphofunctional and phylogenetic problems; this new material is expected to contribute towards the solution of these problems.

Key words. Archosauria. Crurotarsi. Rausuchia. *Saurosuchus*. Triassic. Postcranial vertebral laminae.

Resumen. *Saurosuchus galilei* Reig es un "rauisúquido" proveniente de la Formación Ischigualasto (Triásico Superior, Carniano), del centro-oeste argentino. En esta contribución se presenta la primera descripción detallada del complejo proatlas-atlas-axis; columna vertebral completa y articulada; y ambas escápulas de este taxón. La morfología general del complejo proatlas-atlas-axis es similar a la de otros "rauisúquidos". Las vértebras cervicales son comprimidas axialmente y elongadas dorsoventralmente. El complejo atlas-axis y las cervicales, presentan los rasgos típicos de un animal con cuello corto y robusto. En las cervicales y en las dorsales puede observarse una serie de láminas, depresiones interlaminares y depresiones en el cuerpo vertebral que también se han descrito en otros "rauisúquidos". En las vértebras presacras se observa una quilla ventral y una marcada expansión del extremo dorsal de la espina neural. La serie caudal presenta centros comprimidos axialmente, con un surco ventral orientado anteroposteriormente. La escápula es robusta, la hoja escapular es moderadamente expandida y levemente curvada. La notable diversidad que presentan los "rauisúquidos" en general, hace que sea necesario un análisis profundo para abordar problemáticas morfofuncionales y filogenéticas, con las cuales se espera que contribuya este nuevo material.

Palabras clave. Archosauria. Crurotarsi. Rausuchia. *Saurosuchus*. Triásico. Postcráneo. Láminas vertebrales postcraneanas.

Los "rauisúquidos" son un grupo de arcosaurios (en su mayor parte carnívoros) abundante en ecosistemas continentales del Triásico Medio-Superior. Si bien el término "rauisúquido" ha sido aplicado a numerosos taxones triásicos incluidos en el clado Rausuchidae + Popsauridae, los que constituirían un grupo natural según varios autores (Nesbitt, 2003; Nesbitt y Norell, 2006), numerosos análisis filogenéticos no sustentan la monofilia del grupo (Parrish, 1993; Gower, 2000; Weinbaum, 2002; Nesbitt, 2007; Weinbaum y Hungerbühler, 2007). Por otro lado, las relaciones de los "rauisúquidos" con los restantes arcosaurios cocodrilianos,

aetosaurios y fitosaurios tampoco cuentan actualmente con una resolución ampliamente consensuada (Parrish, 1993; Juul, 1994; Gower y Wilkinson, 1996; Brochu, 2001). En este trabajo se utilizará el término "rauisúquido" para referirse a aquellos arcosaurios basales cuadrúpedos, de hábitos terrestres, de talla mediana a grande (mayores a 3 metros), con tarso cocodriliano normal, no incluidos dentro de Popsauridae y/o Crocodylomorpha (*sensu* Nesbitt, 2005a, 2007; Weinbaum y Hungerbühler, 2007).

Entre los "rauisúquidos" se encuentra *Saurosuchus galilei* Reig, 1959, cuyos restos provienen de la Formación Is-

chigualasto (Carniano tardío, Triásico Superior) del centro-este de Argentina. *Saurosuchus* fue descrito preliminarmente por Reig en 1958 sobre la base de dos especímenes: el holotipo (PVL 2062), consistente en un cráneo incompleto, y un espécimen referido (PVL 2198) compuesto por un cráneo y postcráneo. En 1974, Sill redescubrió esos materiales conjuntamente con nuevos elementos postcraneos (PVL 2557, 2267, 2472). Subsecuentemente, elementos de la cintura pélvica de un nuevo ejemplar (PVSJ 615) fueron mencionados por Bonaparte (1981) en un apéndice de la descripción de *Fasolasuchus tenax* Bonaparte, 1981. Finalmente Alcober (2000) describió con detalle el cráneo de *Saurosuchus* basándose en un ejemplar juvenil (PVSJ 32) representado por gran parte del postcráneo, con buena preservación. La presente contribución tiene como objetivo completar la descripción de *Saurosuchus* incluyendo nuevos materiales postcraneos (PVSJ 32, 369, 675, 615) y analizar caracteres de la serie vertebral considerados de importancia filogenética. Se excluyeron los materiales referidos PVL 2472 y PVL 2267 debido a que los mismos no son referibles a *Saurosuchus galilei*.

Abreviaturas institucionales. **PVL**, Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; **PVSJ**, División Paleontología de Vertebrados, Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de San Juan, San Juan, Argentina; **UFRGS**, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Porto Alegre, Brasil.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Superorden *Archosauria* Cope, 1869
 Orden *Crurotarsi* Sillitoe y Arcucci, 1990
 Suborden *Rauisuchia* Huene, 1942
GÉNERO *Saurosuchus* Reig, 1959

Especie tipo. Saurosuchus galilei Reig, 1959

***Saurosuchus galilei* Reig, 1959**

Figuras 1–9

Diagnosis enmendada. Arcosaurio que se diferencia de los restantes crurotarsis por presentar la siguiente combinación de caracteres: techo craneano y maxilar esculpidos, postfrontal reducido en vista dorsal, frontal con un margen delgado delimitando dorsalmente a la órbita, proceso lateral en el extremo posterolateral del frontal, proceso ventral del lacrimal en forma de pilar alto que contacta lateralmente al yugal, supraoccipital con una cresta longitudinal ubicada dorsalmente, y lateroesfenoides con una robusta protuberancia expandida lateralmente. Además se diferencia de otros “rauisúquidos”, con excepción de *Fasolasuchus*, por presentar

estructuras articulares accesorias (hipófeno e hipantro) en las vértebras cervicales posteriores.

Holotipo. PVL 2062, cráneo incompleto.

Material adicional. PVSJ 32: esqueleto parcial con cráneo casi completo; ambos proatlases; atlas; axis; serie vertebral cervical y dorsal completas; cuatro caudales anteriores; ambas escápulas incompletas; numerosas costillas dorsales incompletas; y dos hileras de osteodermos dorsales articulados. PVSJ 47: fémur derecho. PVSJ 369: vértebra dorsal incompleta. PVSJ 615: cuatro vértebras dorsales posteriores; dos sacras; dos caudales anteriores; porción anterior del ilion derecho; porción posterior del ilion izquierdo y ambos pubis articulados (ex PVSJ 74, Alcober, 2000). PVL 2198: cráneo parcialmente conservado; once vértebras dorsales; ilion izquierdo; ambos isquiones y algunos osteodermos dorsales. PVL 2557: dos vértebras dorsales; ambas sacras; nueve caudales; ilion e isquion derechos; pubis parcialmente conservado; parte proximal del fémur derecho; tibia; fibula; tarsales y pie derechos completos; y arcos hemales asociados. PVSJ 839: maxilar derecho parcialmente preservado.

Procedencia geográfica y estratigráfica. El holotipo y el material referido descrito por Sill (1974) proviene del nivel medio de la Formación Ischigualasto, Miembro Cancha de Bochas. El material estudiado en este trabajo (PVSJ 32, PVSJ 369 y PVSJ 615) proviene del mismo miembro (Currie *et al.*, 2009) de la Formación Ischigualasto, aproximadamente 15 m por encima de los niveles datados en $227,8 \pm 0.3$ millones de años (Carniano tardío) (Rogers *et al.*, 1993).

Descripción

Esqueleto axial. En general se reconocen para los arco-saurios un número de 21 a 26 vértebras presacras (Romer, 1956); si bien este número no puede determinarse con precisión, en *Saurosuchus* se reconocerían 24. La región cervical está formada por el complejo proatlases-atlas-axis (Figs. 1 y 2) y siete cervicales post-axiales (Figs. 3 y 4), mientras que en la serie dorsal el número total no pudo determinarse (PVSJ 32) (Figs. 4 y 5). Entre las caudales sólo se han preservado las dos primeras, y dos pares de vértebras articuladas que podrían corresponder a alguna entre la 4ª y 7ª vértebra caudal (PVSJ 615).

Proatlases. Consiste en un par de elementos óseos que articularían anteromedialmente entre sí. El elemento derecho se encuentra completo, mientras que del izquierdo sólo se ha preservado la mitad anterior. Cada pieza es delgada, plana,

con un reborde medial, y curvada medialmente, con el extremo anterior dirigido internamente. El borde dorsal es más robusto, ensanchándose posteriormente y formando una postzigapósis, con una breve arista medial. El borde anterior es más ancho y forma una faceta robusta que contacta con el supraoccipital (Figs. 1 y 2).

Atlas. Comprende cuatro elementos independientes: (1) el par de arcos neurales, (2) el intercentro, y (3) el odontoides. En la parte anterior del arco neural se observa una cara cóncava, que forma la porción dorsal de la depresión articular para la recepción del cóndilo occipital. En vista dorsal, la parte anterior del arco neural es una lámina delgada, con rugosidades externas que forman una leve depresión donde articula la superficie ventral del extremo distal del proatlas. Posteriormente, el arco neural presenta una lámina aliforme

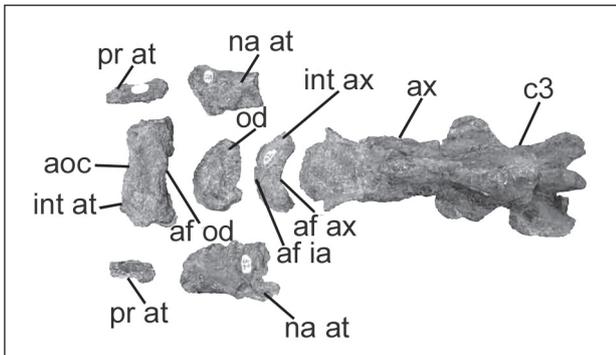


Figura 1. Vista dorsal del complejo proatlas-atlas-axis de/dorsal view of proatlas-atlas-axis complex of *Saurosuchus* (PVSJ 32). **an at**, arco neural del atlas/ neural arch of atlas; **ax**, axis/ axis; **c 3**, 3ª vértebra cervical/3rd cervical vertebra; **ca at**, cara articular para el axis/ articular facet for axis; **ca co**, cara articular para el cóndilo occipital/ articular facet for occipital occipit; **ca iat**, cara articular para el intercentro del atlas/ articular facet for atlas intercentrum; **ca od**, cara articular para el odontoides/ articular facet for odontoides; **int at**, intercentro del atlas/ atlas intercentrum; **od**: odontoides/ odontoides; **pr at**, proatlas/ proatlas. Escala= 3 cm/Scale= 3 cm

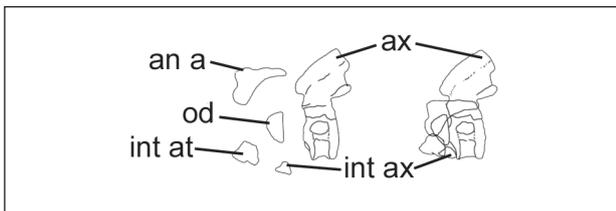


Figura 2. Esquema del complejo proatlas-atlas-axis de/ proatlas-atlas-axis complex of *Saurosuchus* (PVSJ 32) en vista lateral/ in lateral view. **an at**, arco neural del atlas/ neural arch of atlas; **ax**, axis/ axis; **int at**, intercentro del atlas/ atlas intercentrum; **int ax**, intercentro del axis/ axis intercentrum; **od**, odontoides/ odontoides (modificado de Alcober, 1996)

que alcanza la mitad anterior del arco neural del axis. El intercentro del atlas es anteroposteriormente comprimido, en vista anterior tiene forma de “U” y constituye la superficie articular para el cóndilo occipital. Esta superficie se proyecta anterodorsalmente y cubre gran parte de la porción ventral del *occiput*. En *Saurosuchus* la superficie ventral del intercentro presenta un borde anteroposterior situado entre dos suaves depresiones. En vista lateral, el intercentro presenta un par de parapósis orientadas posteroventralmente y dos depresiones centrales separadas por una protuberancia. La superficie posterior es convexa y contacta con la superficie anterior del intercentro del axis. El odontoides es un semicono cuyo ápice está orientado ventralmente, su superficie anterior es convexa y articula con la cara interna del arco neural. La cara posterior del odontoides es delgada y contacta en su totalidad con la superficie anterior del centro del axis. La superficie dorsal es levemente cóncava y participa en la formación del piso del canal neural (Figs. 1 y 2).

Axis. El alto total de este elemento representa tres veces su largo. En vista lateral se observa la traza de la sutura neurocentral. La cara anterior del centro es plana y tiene una depresión que alcanza la superficie posterior del intercentro del axis. El centro del axis contacta dorsalmente con los pedicelos de los arcos neurales mediante una sutura al nivel del piso del canal neural, el cual es triangular y levemente estrecho en vista anterior. En vista dorsal, los pedicelos del canal neural se proyectan hacia la espina neural mediante un margen dorsal delgado, mientras que en vista posterior se expanden en forma de lámina. Ventralmente, cada margen de los pedicelos se proyecta posteriormente y forma la superficie articular de las postzigapósis. La superficie posterior del centro del axis es cóncava, con bordes netos. Existen dos rugosidades lineales en vista lateral: una a nivel del piso del canal neural que correspondería a la sutura entre el arco neural y el centro; y la segunda, más pronunciada, localizada dorsalmente (casi en la base de la espina neural) que representaría un área de contacto con el sector posterior del arco neural del atlas. La diferenciación entre parapósis y diapósis es difícil de establecer, lo cual podría relacionarse con que las costillas del axis no tienen cabezas articulares diferenciadas. El área correspondiente a las diapósis estaría ubicada inmediatamente debajo de la sutura del arco neural, y las parapósis podrían estar en una pequeña depresión rugosa cercana al borde del margen anteroventral del centro. En vista anterior, el margen ventral del centro presenta una

depresión que contacta con el intercentro del axis, y ventralmente se observa una marcada quilla con crestas. El intercentro tiene forma de cuña, con su eje mayor perpendicular al eje principal del cuerpo, y rebordes en sus márgenes anterior y posterior, representando probablemente sitios de inserción muscular (Figs. 1, 2 y 5).

En toda la serie vertebral se observa una serie de láminas y depresiones que se describen a continuación.

Láminas vertebrales. Consisten en láminas óseas localizadas en la base del arco neural que conectan las apófisis entre sí, con el centro vertebral y relacionan las prezigapófisis y postzigapófisis, las parapófisis y diapófisis, y las neurapófisis entre sí (Wilson, 1999). A estas láminas se le atribuyeron diferentes funciones, entre ellas se pueden citar: estructuras neumáticas (Britt, 1997; Wilson, 1999), o para inserción muscular (Bonaparte, 1999), pero actualmente no existe consenso sobre la función de las mismas (Gower, 2001; Salgado *et al.*, 2006). Estas láminas han sido descritas en arcosauriformes (Desojo *et al.*, 2002; Gower, 2003), en varios arcosaurios crurotarsales como *Fasolasuchus* (Bonaparte, 1981), *Prestosuchus chiniquensis* Huene, 1938 (Azevedo, 1991), *Arizonasaurus babbitti* Welles, 1947 (Nesbitt, 2003, 2005 a,b), *Poposaurus gracilis* Mehl, 1915 (Weinbaum y Hungerbühler, 2007) y *Batrachotomus kupferzellensis* Gower, 1999 (Gower y Schoch, 2009) y en diversos grupos de dinosaurios (*e.g.* Wilson, 1999; Salgado *et al.*, 2006). La denominación anatómica empleada en el presente trabajo es la propuesta por Wilson (1999), y el concepto de homología aplicando es el de Homología Primaria (*sensu* De Pinna, 1991).

Depresiones interlaminares. En las vértebras presacras se observan tres depresiones subtriangulares alineadas, ubicadas debajo de las diapófisis (Figs. 3, 4 y 5). Estas depresiones están delimitadas por las láminas centrodiapofisiales anterior y posterior, respectivamente. La función de las mencionadas fosas habría sido la de servir como zonas para inserción de paquetes musculares (*sensu* Bonaparte, 1999) o bien de origen neumático (Britt, 1997). Se disponen anteroposteriormente, una anterior al proceso transversal, otra posterior y la tercera directamente por debajo del mismo (depresiones infradiapofisiales anterior, posterior y central *sensu* Britt, 1993).

Depresiones laterales del cuerpo vertebral. Consisten en depresiones con forma de cuenco, de tamaño variable, sin forámenes marginales (*sensu* Wedel *et al.*, 2000). Estas depresiones han sido descritas en el archosauriforme *Turfanosuchus*

dabanensis Young, 1973 (Wu y Russell, 2001), en poposáuridos (Nesbitt, 2007) y en dinosaurios terópodos y saurópodos (Wedel, 2003; 2007). En *Saurosuchus* son elípticas, de tamaño variable, disminuyendo en profundidad posteriormente en la serie y localizadas en la superficie lateral de los centros cervicales, ventral a la articulación con el arco neural y sin relación con estructuras neumáticas (Figs. 3, 4 y 5).

Vértebras cervicales. Dado que el límite entre las regiones cervical y dorsal, en los "rauisúquidos" (y arcosaurios basales en general) no está consensuado, se asumieron como cervicales aquellas vértebras que presentan diapófisis expandidas lateroventralmente, de sección circular y ubicadas sobre el cuerpo vertebral, siendo dorsales aquellas en las que las diapófisis tienen sección triangular y se orientan lateralmente. La ubicación de las parapófisis también fue un criterio utilizado para esta diferenciación. Se referenciaron como cervicales aquellas vértebras en las que las parapófisis se presentan en la mitad de la altura del cuerpo vertebral, estando ubicadas más dorsalmente en las dorsales anteriores y uniéndose a las diapófisis en las dorsales posteriores.

En las vértebras correspondientes a las cervicales anteriores, se ha preservado el arco neural y el cuerpo vertebral de la 3ª cervical, la espina de la 4ª; la porción distal de la espina neural de la 5ª; y el arco neural de la 6ª. La espina neural de las cervicales anteriores se presenta desplazada posteriormente con respecto al cuerpo vertebral. En el extremo distal de cada espina hay un engrosamiento lateral, de sección elíptica, el cual contactaría con los osteodermos. Esta expansión dorsolateral de la espina neural, en forma de T, está presente en todas las cervicales anteriores, con excepción de la 3ª. El cuerpo vertebral tiene contorno cuadrangular en vista lateral, presenta dos depresiones laterales a cada lado de su línea media y una quilla ventral muy desarrollada. Las prezigapófisis se orientan dorsalmente, y se hacen más robustas desde la 3ª cervical hacia atrás. Las postzigapófisis tienen una amplia superficie articular orientada posterolateralmente, dicha superficie rota ventralmente en las cervicales posteriores. No hay indicios claros de las parapófisis y diapófisis.

De las vértebras cervicales posteriores, se han preservado la 7ª; 8ª y 9ª casi completas y articuladas, faltándoles sólo las diapófisis y parapófisis derechas, y la parte ventral del arco neural (Figs. 3 y 4). En relación con las cervicales anteriores, los cuerpos vertebrales de las cervicales posteriores son más cortos, tienen la quilla ventral menos desarrollada, y presentan fosas laterales más marcadas. En líneas genera-

les, se observa un incremento del largo de la espina neural (más larga axialmente y más delgada transversalmente) a lo largo de la serie cervical; presentándose alineada con el cuerpo vertebral. Las prezigapófisis de las cervicales posteriores son más delgadas que en las anteriores. Las postzigapófisis presentan grandes superficies de articulación y se proyectan posterolateralmente, alcanzando una posición casi vertical en la 9ª cervical. Las tres últimas cervicales (7ª, 8ª, 9ª) presentan hipósfero e hipantro, estando el primero más desarrollado

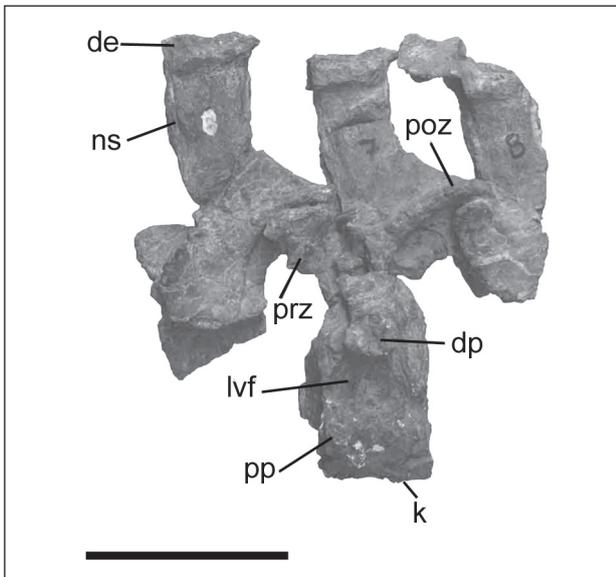


Figura 3. Espina y arco neural de la 6ª vértebra cervical; 7ª cervical completa, espina neural y prezigapófisis de la 8ª cervical (PVSJ 32) / spine and neural arch of 6th cervical vertebra; 7th cervical complete; and neural spine and prezygapophysis of 8th cervical (PVSJ 32). **ed**, expansión dorsal/ dorsal expansion; **dp**, diapófisis/ diapophysis; **q**, quilla ventral/ ventral keel; **dcv**, depresiones del cuerpo vertebral/ body vertebral depressions. Escala= 5 cm/Scale= 5 cm

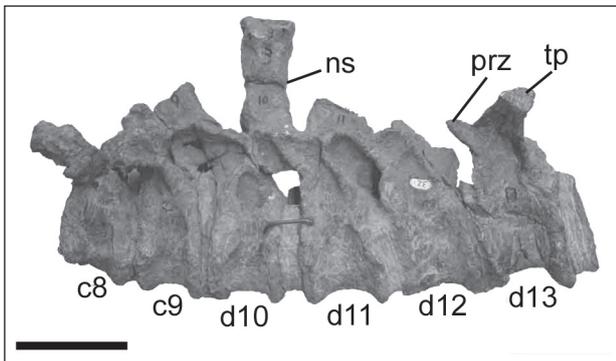


Figura 4. Vértebras cervicales 8ª y 9ª articuladas a las 10ª; 11ª; 12ª y 13ª vértebras dorsales del PVSJ 32 / 8th and 9th cervical vertebrae articulated with 10th; 11th; and 12th dorsal vertebrae of PVSJ 32. **en**, espina neural/ neural spine; **prz**, prezigapófisis/ prezygapophysis; **pt**, proceso transversal/ transverse process. Escala= 5 cm/Scale= 5 cm

en la 7ª cervical que en las restantes. Las diapófisis consisten en un pilar bajo y de sección elíptica, la cara articular es amplia, cóncava y de contorno circular. Las parapófisis son de igual tamaño que las diapófisis y se observan en el margen anterior del centro vertebral (Figs. 3 y 4). En las cervicales 8ª y 9ª se observa un cambio muy marcado en la morfología de las diapófisis y parapófisis (Fig. 4). Las diapófisis están bien desarrolladas, con superficies articulares subtriangulares, planas y con una delgada quilla que se bifurca en su base. Contrariamente, las parapófisis están muy reducidas; forman una protuberancia rugosa sobre el margen anterior del centro; y se ubican más dorsalmente hacia atrás.

A medida que las parapófisis se localizan más dorsalmente, la lámina centrodiapofisial anterior (acdl) se acorta (hasta desaparecer en las dorsales anteriores), junto con la expansión de la lámina centroparapofisial anterior en la serie cervical (acpl) (Fig. 6). La lámina centrodiapofisial posterior (pcdl) está bien definida desde la 7ª cervical hasta la 15ª dorsal. La lámina prezigodiapofisial (prdl) se observa incompleta en toda la serie cervical, siendo la de mayor desarrollo la que corresponde a la 9ª cervical. En esta última vértebra se observan las láminas postzigodiapofisial (podl) y centro-prezigapofisial (cppl). La lámina centroprezigapofisial (cppl) está orientada verticalmente en la 9ª cervical, a diferencia de las 7ª y 8ª, en las que se encuentra casi en el plano horizontal. La lámina espinoprezigapofisial (sprl) sólo se observa en la espina neural de la 7ª cervical, lo que podría deberse a un artificio de preservación. La intraprezigapofisial (tprl) está pobremente preservada en esta vértebra, pero se conserva en la 6ª y la 8ª junto a la centropostzigapofisial (cpol). Esta última lámina se localiza lateralmente al eje central de la vértebra, y está desplazada medialmente en las cervicales posteriores, contactando al hipósfero. El par de láminas espinopostzigapofisiales (spol) forman un ángulo aproximado de 30° con el plano horizontal (Fig. 5).

En toda la serie cervical se observan las depresiones infra-diapofisiales, en la 7ª cervical la depresión anterior es poco profunda y corta en comparación con la 9ª, la que se presenta más profunda y con amplias láminas vertebrales. La depresión central es más profunda en la 7ª cervical, y presenta un mayor desarrollo anterodorsal. Las láminas que la delimitan se expanden en la 9ª cervical, por lo que la depresión está más marcada hacia el extremo posterior de la serie. Asimismo, se observa un desplazamiento dorsal de esta depresión, desde el centro del cuerpo vertebral hacia la zona de articulación con

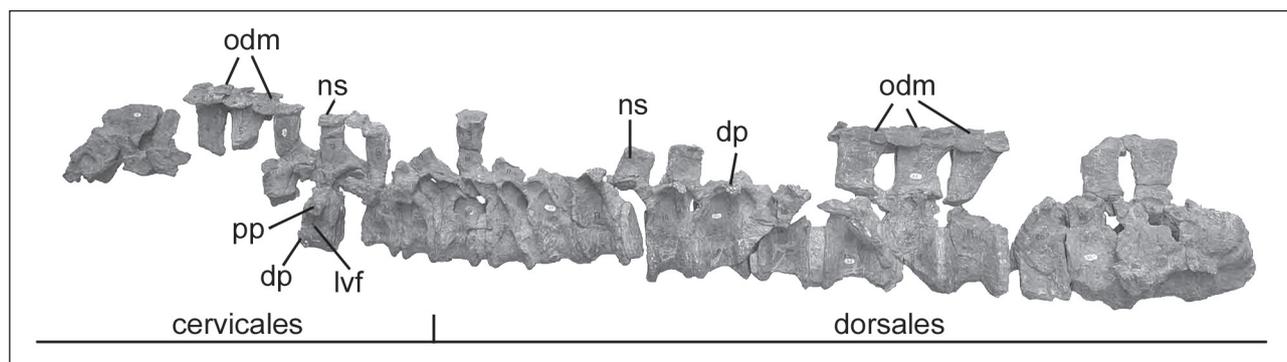


Figura 5. Serie vertebral cervical y dorsal completas de *Saurosuchus* (PVSJ 32), desde el axis hasta la 22^a/ *cervical and dorsal vertebral series of Saurosuchus* (PVSJ 32) from axis to 22th. **dcv**, depresión del cuerpo vertebral/ *vertebral body depression*; **dp**, diapófisis/ *diapophysis*; **en**, espina neural/ *neural spine*; **odm**, osteodermos/ *osteoderms*; **pp**, parapófisis/ *parapophysis*. Escala= 5 cm/Scale= 5 cm

el arco neural. En comparación con las cervicales posteriores, las depresiones laterales del cuerpo vertebral están más desarrolladas en la 7^a cervical.

Vértebras dorsales. Las dorsales anteriores de *Saurosuchus* son altas dorsoventralmente y cortas axialmente. Contrariamente, las posteriores son dorsoventralmente más bajas y axialmente más largas (Tab. 1). Las espinas neurales son altas, cuadrangulares en vista lateral y se hacen más bajas y largas axialmente desde la 13^a dorsal. Los extremos distales de las espinas neurales están expandidos transversalmente en *Saurosuchus*, y hay un incremento gradual hacia atrás del área de articulación para los osteodermos. Las pre- y postzigapófisis son más cortas en las dorsales posteriores, las caras articulares de estas últimas se proyectan lateroventralmente alcanzando una posición casi ventral en la serie presacra. Las diapófisis no se han preservado en ninguna de las tres vértebras dorsales de PVSJ 639, las parapófisis están reducidas a facetas articulares sobre el margen anterior del centro, y se ubican más dorsales en las posteriores. El centro vertebral de

la primera dorsal (10^a presacra) es alto, rectangular, y comprimido axialmente, a diferencia de los centros cuadrangulares de la 11^a y 12^a (Fig. 4). Todas estas vértebras presentan una quilla ventral poco marcada y son de sección circular. La primera vértebra con las diapófisis preservadas es la 13^a; éstas están orientadas posterolateralmente, mientras que las parapófisis son pequeñas en relación con las cervicales. Las dorsales presentan articulaciones adicionales, el hipósforo debajo de la postzigapófisis y el hipantro entre las prezigapófisis. En las vértebras posteriores a la 15^a dorsal las parapófisis se sitúan casi al nivel del canal neural, las diapófisis son más reducidas y el hipósforo e hipantro están bien definidos. Las vértebras dorsales posteriores 17^a, 18^a y 19^a son las mejores preservadas (Fig. 5). La vértebra 24^a es la más alta de toda la serie presacra, con una espina neural muy desarrollada tanto dorsoventral como anteroposteriormente en su extremo distal (Tab. 1). Las prezigapófisis se encuentran al nivel de la mitad del centro, el área de contacto con las postzigapófisis es reducida y se proyecta dorsomedialmente. Las postzigapófisis

Tabla 1. Medidas (en centímetros) de los elementos axiales de PVSJ 32/Measures (in centimeters) of axial elements of PVSJ 32

	cervical #7	dorsal #13	sacra #1	caudal #1
alto máximo	20,7	27,7	-	22
largo del centro	6,2	10,3	10,2	8,2
alto de la superficie anterior del centro	6,4	10,9	11,4	11,2
alto de la superficie posterior del centro	6,9	11,4	12,1	10,9
alto del arco neural	13,1	15,4	-	11
longitud a través de las prezigapófisis	4,6	3,7	-	4,4
longitud a través de las postzigapófisis	4,5	3,5	-	2,3
ancho máximo del arco neural y la costilla	-	-	18,5	-

están poco desarrolladas lateralmente, localizadas cerca de la base de la espina neural y con superficies articulares orientadas ventralmente. El proceso transverso en la 24ª presacra es corto y con facetas articulares proyectadas ventralmente. De las últimas tres presacras preservadas, en la primera (21ª) las parapófisis y diapófisis están levemente separadas por un pequeño surco que divide dos áreas cóncavas: una grande y dorsal (diapófisis), y otra más pequeña y ventral (parapófisis). En la 22ª se diferencian poco las parapófisis de las diapófisis y el proceso transverso está reducido, mientras que en la 23ª sólo hay un área de articulación para la costilla y el proceso transverso está limitado por una corta expansión lateral del arco neural (Fig. 6). Las pre- y postzigapófisis de esta vértebra están bien expandidas transversalmente, aunque reducidas anteroposteriormente, mientras que el hipósforo y el hipantro están bien desarrollados. La lámina centrodiafopisial posterior (pcdl) se encuentra dorsalmente a la diapófisis en la 15ª vértebra presacra, y la lámina prezigodiapofisial (prdl) está orientada horizontalmente y se evidencia a partir de la 14ª. Si bien las parapófisis tienen una posición más dorsal

en las últimas vértebras dorsales, no interrumpen la lámina prezigodiapofisial. La lámina postzigodiapofisial (podl) está bien conservada en las 14ª y 15ª dorsales, mientras que en el resto de la serie vertebral sólo puede observarse una pequeña porción de ella, alcanzando una posición horizontal. En las dorsales 12ª a 15ª la lámina paradiapofisial (ppdl) se presenta como una delgada lámina de posición casi horizontal y la prezigoparapofisial (prpl) forma un ángulo de 45° con la horizontal. La lámina centroprezigapofisial (cpri) se preserva en posición vertical en las dorsales anteriores, mientras que a partir de la 13ª podría estar interrumpida por el desplazamiento dorsal de las parapófisis. En las primeras dorsales de la serie se observa la lámina intraprezigapofisial (tprl), de menor tamaño que en las cervicales, mientras que en las subsiguientes vértebras dorsales se presenta el hipantro en lugar de esta estructura tipo “puente” (Fig. 7). El par de láminas espinopostzigapofisiales (spol) se observa en las dorsales de los ejemplares PVSJ 32, 615 y 369, en donde están orientadas verticalmente. Esta región de la serie dorsal en los ejemplares PVSJ 32 y PVSJ 615 se caracteriza por la presencia de la

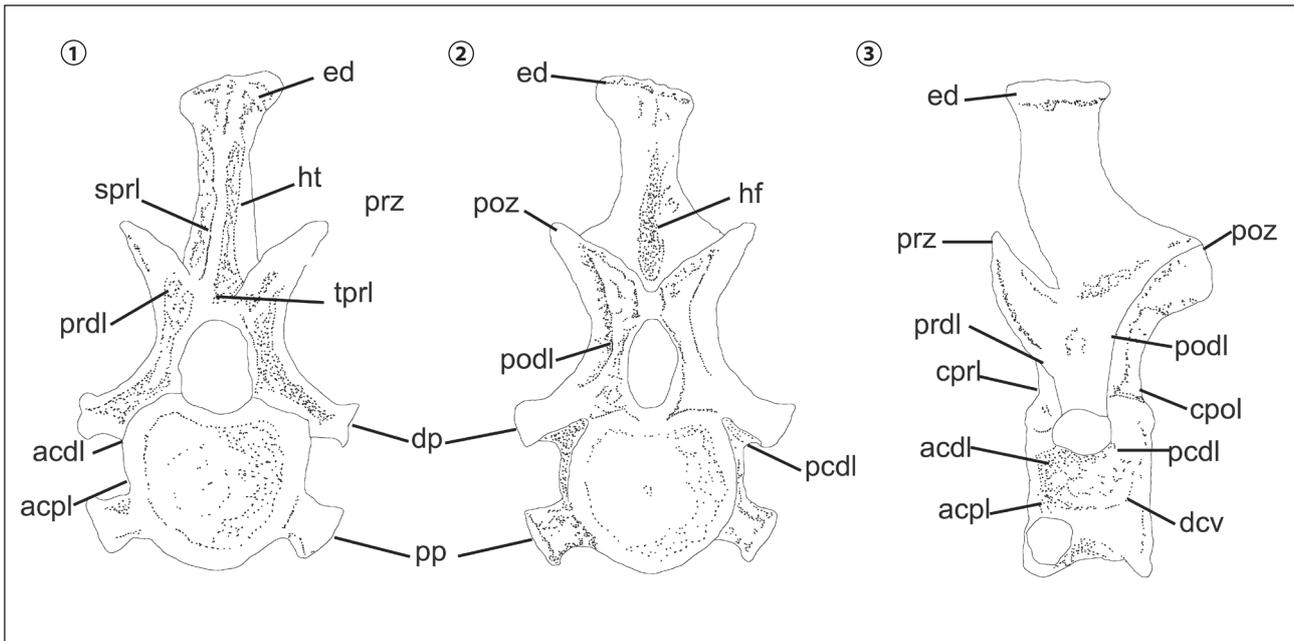


Figura 6. Esquema de la 7ª vértebra cervical de *Saurosuchus* (PVSJ 32) en vista: **1**, anterior; **2**, posterior; y **3**, lateral. Láminas y depresiones vertebrales/ diagram of 7th cervical vertebra of *Saurosuchus* in anterior (1); posterior (2); and lateral (3) views. Laminae and depressions: **acdl**, lámina centrodiafopisial anterior/ anterior centrodiapophysial lamina; **acpl**, lámina centroparapofisial anterior/ anterior centroparapophysial lamina; **pcdl**, lámina centrodiafopisial posterior/ posterior centrodiapophysial lamina; **prdl**, lámina prezigodiapofisial/ prezigodiapophysial lamina; **podl**, lámina postzigodiapofisial/ postzygodiapophysial lamina; **cpri**, lámina centroprezigapofisial/ centroprezygopophysial lamina; **spri**, lámina espinoprezigapofisial/ spinoprezygopophysial lamina; **tprl**, lámina intraprezigapofisial/ intraprezygopophysial lamina; **cpol**, lámina centropostzigapofisial/ centropostzygopophysial lamina. Abreviaturas generales/ General references: **dcv**, depresiones del cuerpo vertebral/ body vertebral depressions; **dp**, diapofisis/ diapophysis; **ed**, expansión dorsal/ dorsal expansion; **hf**, hipósforo/ hiposphen; **ht**, hipantro/ hipantrum; **poz**, postzigapofisis/ postzygopophysis; **pp**, parapofisis/ parapophysis; **prz**, prezigapofisis/ prezygopophysis. Escala= 5 cm/Scale= 5 cm

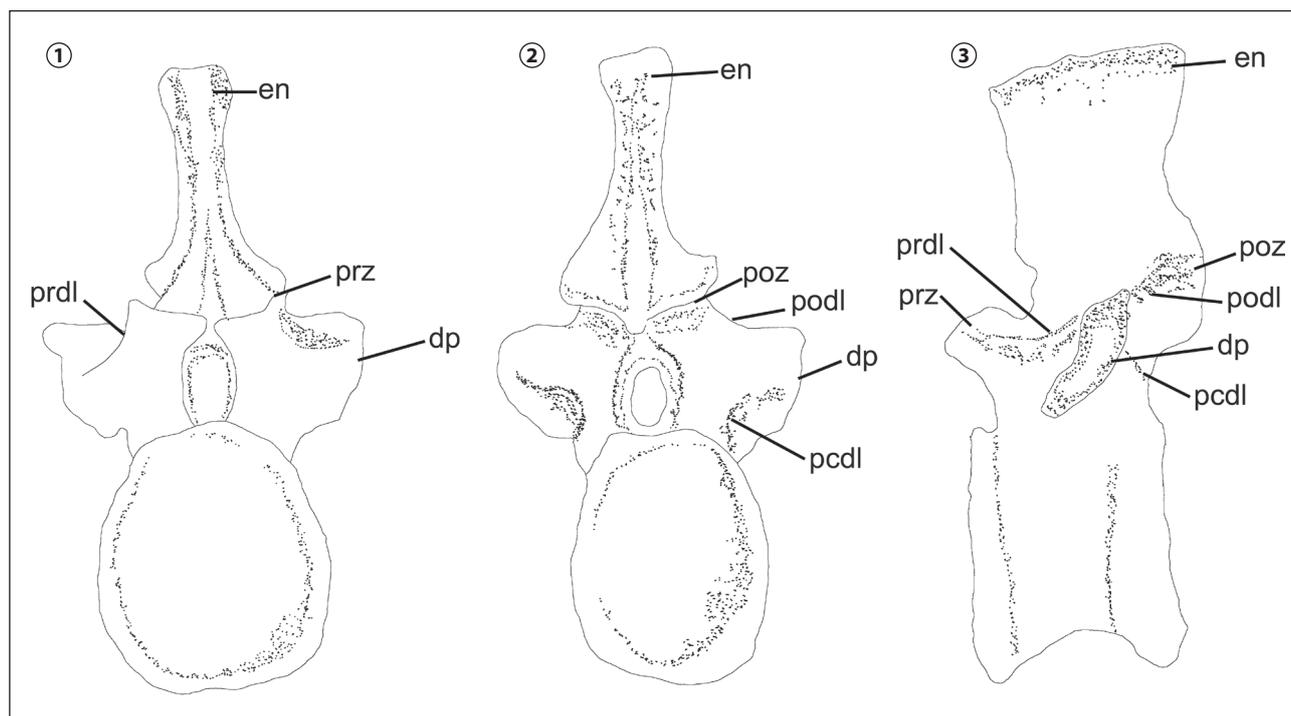


Figura 7. Esquema de la 22ª vértebra dorsal de *Saurosuchus* (PVSJ 32) en vista: **1** anterior; **2**, posterior; y **3**, lateral. Láminas y depresiones vertebrales/ diagram of 22th of *Saurosuchus* (PVSJ 32) in anterior (1); posterior (2); and lateral (3) views. Vertebral laminae and depressions: **pcdl**, lámina centrodiapofisial posterior/ posterior centrodiapophysial lamina; **prdl**, lámina prezigodiapofisial/ prezygodiapophysial lamina; **podl**, lámina postzigodiapofisial/ postzygodiapophysial lamina. Abreviaturas generales/ General references: **dp**, diapófisis l/ diapophysis l; **en**, espina neural/ neura spine; **poz**, postzigapófisis/ postzygapophysis; **prz**, prezigapófisis/ prezygapophysis. Escala= 5 cm/Scale= 5 cm

lámina paradiapofisial y la depresión paradiapofisial-prezigodiapofisial (Fig. 7). La depresión centrodiapofisial posterior-postzigodiapofisial se observa en toda la serie presacra de los ejemplares PVSJ 32, 369 y 615, presentándose con menor profundidad y mayor superficie. A medida que las diapófisis se localizan dorsalmente en las dorsales posteriores de los especímenes PVSJ 32, 615 y 369, la depresión centrodiapofisial posterior-paradiapofisial se torna más grande y superficial y se presenta la paradiapofisial desde las dorsales anteriores. En resumen, a partir de la 12ª vértebra en la serie presacra esta depresión está limitada por las láminas centrodiapofisial posterior y paradiapofisial, y a partir de la 13ª presacra las depresiones del cuerpo vertebral son poco profundas, y los centros vertebrales son más compactos y en forma de carretel (Fig. 5).

Sacro. Se reconocen sólo dos vértebras sacras para *Saurosuchus* (contra Weinbaum y Hungerbühler, 2007). La primera vértebra sacra está bien preservada. Sin embargo, aunque puede verse con detalle la morfología del proceso transversal y las costillas sacras, es poca la información que provee acerca de las pre- y postzigapófisis (Fig. 8). La primera costilla sacra

es muy robusta, tiene una amplia superficie articular para el ilion, es dorsalmente plana y presenta forma de abanico con el ápice medialmente orientado. No se observan señales del área de contacto ente el proceso transversal y las costillas, ya que ambos elementos se encuentran fuertemente suturados entre sí. Anteriormente, una depresión divide dos partes bien diferenciadas: un sector dorsal laminar, y otro ventral más masivo (“pav il”, Fig. 8) el cual presenta forma de pilar con sección transversal semi-elíptica. Ventralmente, se observa una amplia superficie articular para el ilion, cuyo eje se proyecta ventrolateralmente, como sucede en la mayoría de los arcosaurios. El centro de la segunda vértebra sacra es más grande que el de la primera y se encuentra suturado a este último. El proceso transversal de la segunda sacra se erige desde la parte media del centro; la línea de sutura entre éste y la segunda costilla se ubica distalmente. La costilla sacra se encuentra mucho más expandida anteroposteriormente que la primera y provee una extensa superficie de articulación para el ilion. Esta costilla es dorsoventralmente aplanada y aliforme, presenta un proceso posterior largo que se extiende casi hasta el límite entre la primera y segunda caudal. Ven-

tralmente, existe una depresión que aloja un proceso situado en la proyección posterior de la superficie interna del ilion. Anteriormente, por arriba de su contacto con la primera costilla, la superficie articular presenta forma de surco con el eje proyectado ventrolateralmente. Esta larga depresión del área articular encaja en la proyección convexa situada sobre la superficie interna del ilion.

Vértebras caudales. En general, las vértebras caudales de *Saurosuchus* no presentan láminas intervertebrales. El tamaño del primer centro caudal es semejante al de la segunda sacra y ambas caras articulares se encuentran al mismo nivel. Si bien la espina neural no presenta la porción anterodorsal completa, puede estimarse que la misma es baja, con escaso desarrollo anteroposterior. No se observa quilla ventral en el centro vertebral, pero sí un profundo margen cóncavo entre las dos caras articulares que le confiere a este centro vertebral forma de carretel. En esta vértebra se encuentran hipósfeno e hipantro. Los procesos transversos están bien desarrollados, presentan sección trapezoidal y se dirigen posteriormente. La forma de carretel, así como las proporciones de la segunda vértebra caudal, son similares a las de la primera. En la segunda caudal tampoco se ha preservado la espina neural completa. Las prezigapófisis están bien desarrolladas y se unen medialmente formando el hipósfeno. Las superficies articulares de las postzigapófisis están dirigidas lateroventral-

mente y forman medialmente el hipantro. En esta vértebra el proceso transversal se diferencia marcadamente del mismo proceso de la primera caudal ya que es muy comprimido dorsoventralmente, de manera que pasa de tener sección elíptica, a presentar sección trapezoidal (en la primera caudal) con su eje mayor dirigido anteroposteriormente. Tanto el hipósfeno como el hipantro se observan hasta la 3ª caudal. Posteriormente a esta última, las prezigapófisis y postzigapófisis tienden a ser desplazadas anteriormente con respecto al centro vertebral, el cual sigue siendo levemente comprimido lateralmente pero se hace más grácil hacia atrás.

Costillas. Se han preservado algunas costillas del lado izquierdo fusionadas a la superficie interna de la escápula izquierda, la más completa sería una cervical y las restantes dorsales. El extremo proximal de la 9ª costilla cervical presenta ambas superficies articulares bien desarrolladas, conectadas por una lámina confiriéndole forma de "Y". El tubérculo está más desarrollado que el capítulo, se orienta anterodorsalmente y su superficie articular es casi triangular, con el ápice dirigido posteromedialmente. Internamente, el tubérculo tiene una quilla perpendicular que representaría la continuación ventral del capítulo. Este último presenta forma de "T" y es de sección ovalada, como en los fragmentos preservados de la 1ª y 2ª costillas dorsales. El área articular es semi-ovalada y se orienta anteromedialmente.

Cintura pectoral. Ambas escápulas se han preservado fragmentariamente en el ejemplar PVSJ 32, conservándose la parte distal de la hoja escapular izquierda y casi toda la hoja escapular derecha. En términos generales, la escápula es más alta que ancha, presentando un marcado cuello escapular. El ancho tomado sobre el cuello escapular representa un cuarto de la longitud total estimada para la escápula. La hoja escapular es levemente convexa y su extremo dorsal es expandido anteroposteriormente, el margen dorsal es aguzado y levemente curvado en vista lateral. El margen posterior de la hoja escapular presenta un engrosamiento y una curvatura anteroposterior, alcanzando el máximo espesor próximo al margen supraglenoideo. La porción de la fosa glenoidea propiamente dicha no se encuentra preservada en la escápula izquierda, pero sí se encuentra parte de la misma en la derecha. En esta zona la escápula presenta una leve curvatura hacia atrás y una expansión medial. El borde anterodorsal de esta región corresponde a la zona más delgada de la escápula, mientras que el borde posteroventral es el más grueso y masivo. Sobre este último borde se desarrolla un tubérculo

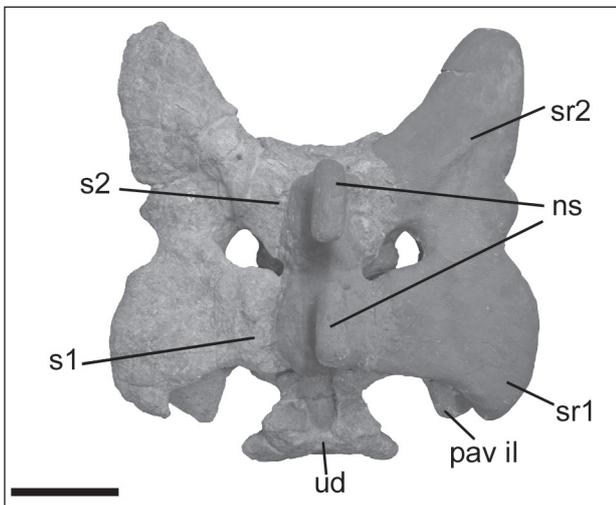


Figura 8. Vértebras y costillas sacras de *Saurosuchus galilei* (PVSJ 32) en vista dorsal/ *sacral vertebra and ribs of Saurosuchus galilei* (PVSJ 32) in dorsal view. **ns**, espina neural / neural spine; **pav il**, proceso anteroventral/ anteroventral process; **S**, vértebra sacra/ sacra vertebra; **sr**, costilla sacra/ sacral rib; **ud**, última dorsal/ last dorsal vertebrae. Escala= 5 cm/Scale= 5 cm

orientado dorsoventralmente, el cual sería la zona de origen del *M. triceps longus lateralis* ("Mtl" en Figura 9) (Meers, 2003). Anterior y dorsalmente a este tubérculo se encuentra una leve depresión longitudinal, la cual correspondería al origen del *M. scapulohumeralis caudalis* ("Mec" en Figura 9). El acromion está preservado parcialmente, observándose una leve protuberancia formada en el contacto del borde dorsal con el borde anterior de la lámina escapular en un ángulo de 140° (Fig. 9). Sobre la cara lateral de la escápula izquierda se observa una quilla que la recorre longitudinalmente, la misma no se encuentra en la escápula derecha, por lo cual se considera que tal rasgo es consecuencia de deformación post-mortem.

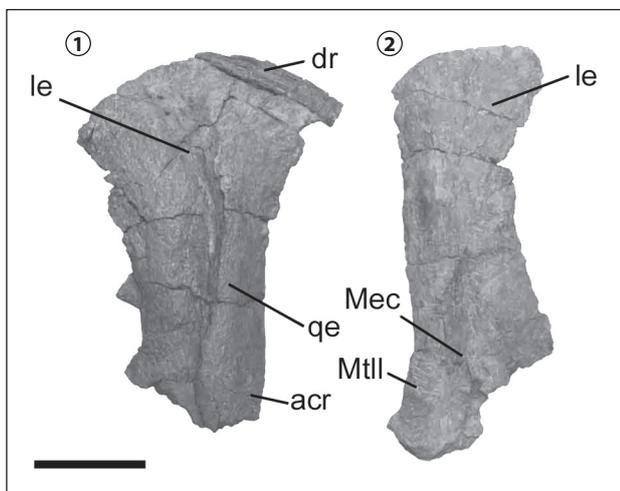


Figura 9. Vista lateral de 1, escápula izquierda; 2, escápula derecha de *Saurosuchus* (PVSJ 32) / (1) left scapula; (2) right scapula of *Saurosuchus* (PVSJ 32) in lateral view. **acr**, acromion/ acromion; **dr**, costilla dorsal/ dorsal rib; **le**, lámina escapular/ scapular blade; **Mec**, *M. scapulohumeralis caudalis*; **Mtl**, *M. triceps longus lateralis*/ *M. triceps longus lateralis*; **qe**, quilla externa de la escápula/ scapular external keel. . Escala= 5 cm/Scale= 5 cm

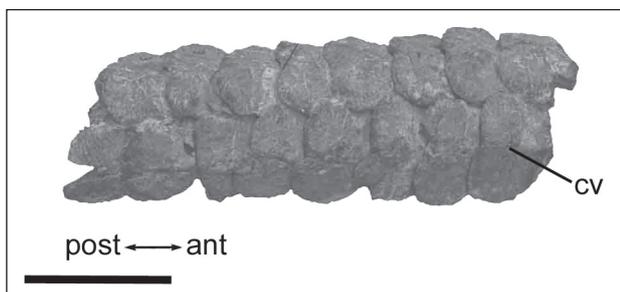


Figura 10. Serie dorsal de osteodermos de *Saurosuchus* (PVSJ 32) en vista dorsal/ osteoderm dorsal series of *Saurosuchus* (PVSJ 32) in dorsal view. **ant**, extremo anterior/ anterior end; **cv**, quilla dorsal de los osteodermos/ dorsal keel of osteoderms; **post**, extremo posterior/ posterior end. Escala= 5 cm/Scale= 5 cm

Osteodermos. Se han preservado osteodermos articulados entre sí y a las espinas neurales. La preservación de algunos osteodermos no es muy buena, pero en la sección anterior se puede observar el tipo y patrón de ornamentación, el tipo de articulación entre los mismos y la morfología de sus superficies ventrales. La sección articulada más completa está representada por una serie que se extiende desde el segundo par de osteodermos, correspondientes a la 4ª cervical, hasta los dos pares articulados con la 5ª dorsal (Fig. 10). Los osteodermos presacros se disponen en dos filas dorsales y contactan medialmente, articulando dos pares de ellos con cada espina neural. El tamaño de los osteodermos disminuye posteriormente de forma gradual (Tab. 2). La articulación medial entre ambas hileras de osteodermos es imbricada, estando claramente expuesta en vista ventral. La superficie dorsal tiene un borde elevado que se extiende medialmente. El contorno de cada pieza recuerda a una hoja acorazonada, con su ápice orientado anteriormente, asimétrico con una mayor superficie del lado medial. Sin embargo, los osteodermos posteriores o caudales son simétricos, lo que confirma la idea preliminar de Sill (1974) de una sola hilera en la sección posterior. El área de contacto es cóncava en la superficie ventral del sector posterior y convexa en la superficie dorsal de la parte anterior. La ornamentación comprende surcos poco profundos radiados desde una protuberancia dorsal hacia los márgenes. El otro fragmento preservado proviene del mismo espécimen y consiste en un set de seis pares de osteodermos, los cuales están articulados entre sí y con las espinas neurales de las 8ª, 9ª y 10ª dorsales. La forma de sus contornos es muy similar a la de los osteodermos descritos previamente, pero éstos son claramente más pequeños y delgados. Asimismo, difieren de los anteriores en la articulación con las espinas neurales, ya que se presentan envolviendo el extremo distal de las mismas.

Discusión

La sistemática de los "rauisúquidos" es confusa a diversos

Tabla 2. Medidas (en centímetros) de los osteodermos de PVSJ 32/ Measures (in centimeters) of osteoderms of PVSJ 32

	osteodermo 1	osteodermo 2
largo	5,6	5,7
ancho	6,1	7,9
espesor	1,1	1,4

niveles, por lo que es necesario precisar los caracteres diagnósticos de los taxones a ellos atribuidos (Jalil y Peyer, 2007). Más aún, es indispensable disponer de caracteres explícitos que permitan separar los “rauisúquidos” de los poposáuridos (Weinbaum y Hungerbühler, 2007). Las siguientes comparaciones y discusión se restringen a *Saurosuchus* y otros arcosaurios basales, e.g. aetosaurios, crocodilomorfos, poposáuridos y “rauisúquidos” recientemente descritos y revisados detalladamente, como *Neoaetosauroides engaeus* Bonaparte, 1969 (Bonaparte, 1971; Desojo y Báez, 2005), *Arizonasaurus babbitti* (Nesbitt, 2005a), *Effigia okeeffeae* Nesbitt y Norell, 2006 (Nesbitt, 2007), *Arganasuchus dutuiti* Jalil y Peyer, 2007, *Teratosaurus suevicus* Galton, 1985, *Postosuchus kirkpatricki* Chatterjee, 1985 (Weinbaum, 2002), *Poposaurus* (Weinbaum y Hungerbühler, 2007) y *Batrachotomus kupferzellensis* (Gower, 1999; Gower y Schoch, 2009). Sin embargo, no han sido todos ellos incluidos aún en un único análisis filogenético (Nesbitt, 2007; Weinbaum y Hungerbühler, 2007), por lo cual las comparaciones que se realizan en esta contribución proveerán una fuente de información esencial para un futuro análisis de todos los ‘rauisúquidos’ y poposáuridos conocidos. Conjuntamente, el holotipo y materiales referidos de *Saurosuchus* (Reig, 1959), *Fasolasuchus* (Bonaparte, 1981), *Sillosuchus longicervix* Alcober y Parrish, 1997 y *Prestosuchus* (Huene, 1938; Azevedo, 1991: PV0156T) fueron revisados por los autores, lo cual permitió disponer de una amplia fuente de información para contribuir a la resolución de la taxonomía alfa de los “rauisúquidos” (Gower, 2000). Cabe mencionar que el holotipo y material referido de *Yarasuchus deccanensis* Sen, 2005, fue estudiado de primera mano por uno de los autores (J.B.D.) y consiste en elementos de un “rauisúquido” y de un Prolacertiformes, por lo cual no se lo incluyó en las comparaciones del presente trabajo.

Los arcosaurios en general presentan 21 a 26 vértebras presacras (Romer, 1956). En *Saurosuchus* se reconocen 24, mientras que en *Prestosuchus* habría 23 (UFRGS 156) y en *Arizonasaurus* 21 ó 22. Sin embargo, en este último taxón debe tenerse en cuenta que el material se halla incompleto y el número de vértebras presacras podría ser mayor. Los ejemplares estudiados de *Saurosuchus* varían en tamaño (PVL 615 es el de mayor tamaño y el más robusto) lo cual, junto a otros caracteres craneales y vertebrales (e.g., tipos de suturas) indicaría que podrían ocurrir variaciones ontogenéticas. En ese sentido, PVSJ 32 presenta centros vertebrales separados de

los pedicelos neurales, lo que sugeriría que las correspondientes suturas no estaban cerradas y por lo tanto este ejemplar no pertenecería a un individuo adulto (Irmis, 2007).

Se conoce el proatlas de muchos arcosaurios, tanto del linaje de los ornitodiros como el de los crurotarsis. En este último grupo, el proatlas ha sido reportado en fitosaurios, aetosaurios, ornitosuquios y crocodilomorfos (Colbert, 1977; Bonaparte, 1971; Walker, 1990; Desojo y Báez, 2005) con morfologías muy diversas. En crurotarsis se han descrito proatlas pares, mientras que en los cocodrilos modernos éste está formado por un solo elemento. La morfología general de este hueso en los aetosaurios y ornitosuquios es bastante similar a la de *Saurosuchus*, excepto por la gran robustez de este último. En crocodilomorfos, tales como *Sphenosuchus acutus* Haughton 1915, el proatlas es un hueso robusto y romboidal (Walker, 1990).

El atlas es poco conocido en la mayoría de los “rauisúquidos”, las pocas excepciones son *Prestosuchus*, *Arizonasaurus*, *Ticinosuchus ferox* Krebs, 1965, y *Postosuchus*. En *Prestosuchus*, la proyección posterior del arco neural alcanza el borde anterior del centro del axis, mientras que en *Saurosuchus* esta proyección se extiende más posteriormente, alcanzando casi la porción media del arco neural del axis. En *Arizonasaurus* la superficie ventral del intercentro tiene un borde orientado mediolateralmente que lo bisecta. En *Saurosuchus*, esta superficie presenta un borde anteroposterior situado entre dos suaves depresiones cóncavas.

El axis es un elemento bien conocido entre los numerosos taxones de “rauisúquidos”. En *Prestosuchus*, *Teratosaurus* y *Fasolasuchus* el alto del centro es casi tres veces su largo, pero en *Arizonasaurus* y *Postosuchus* el largo es aproximadamente dos veces el alto (Sen, 2005) y en *Batrachotomus* es sólo un poco más alto que largo. El aspecto general del axis de *Saurosuchus* recuerda al de *Fasolasuchus* y *Teratosaurus*, en los cuales la relación entre el largo y el alto son semejantes. Sin embargo, esta similitud no se extiende a las restantes vértebras cervicales, más similares a las de *Prestosuchus*. Asimismo difieren de las de *Sillosuchus*, cuyos centros vertebrales cervicales son más alargados anteroposteriormente. Se ha descrito una quilla ventral en los centros cervicales de *Saurosuchus*, *Arizonasaurus*, en las cervicales posteriores de *Prestosuchus* y *Batrachotomus*. Sin embargo, en *Fasolasuchus* y *Effigia* los centros vertebrales de las cervicales carecen de quillas.

Las proporciones de las vértebras dorsales varían entre los distintos géneros de “rauisúquidos”. Las dorsales anteriores

de *Saurosuchus*, *Arizonasaurus*, *Prestosuchus*, *Fasolasuchus* y *Batrachotomus* son dorsoventralmente altas y anteroposteriormente cortas; mientras que las dorsales posteriores son más alargadas y con forma de carretel. En contraste, las vértebras dorsales de *Effigia* y *Sillosuchus* son alargadas, con centros fuertemente comprimidos transversalmente en este último taxón. Las espinas neurales presentan los extremos distales expandidos en *Saurosuchus*, *Fasolasuchus* y *Batrachotomus*, en contraste con la forma de vela de *Arizonasaurus*. Tanto en *Prestosuchus* como en *Saurosuchus* hay un incremento gradual de la superficie articular de las espinas neurales con los osteodermos posteriormente, un aumento en la altura de las espinas neurales en esta última dirección, siendo más notable en el taxón en estudio. Dicho incremento no se observa en las vértebras dorsales de *Effigia*, que presenta espinas neurales considerablemente más bajas.

Posteriormente, la expansión lateral del proceso transversal se acorta tanto en *Saurosuchus* como en *Prestosuchus* y *Batrachotomus*. El taxón aquí descrito presenta hipósforo e hipantro en toda la serie dorsal, lo que difiere de lo observado en *Prestosuchus*, donde se encuentran a partir de la 7ª dorsal (Weinbaum y Hungerbühler, 2007, carácter 20). Estas estructuras articulares accesorias también se han observado en las cervicales y dorsales de *Fasolasuchus*, dorsales de *Arizonasaurus*, *Postosuchus* y *Batrachotomus*, pero no han sido mencionadas para *Sillosuchus* y *Effigia*. Adicionalmente, han sido citadas para *Poposaurus* y *Teratops*, en el aetosaurio *Desmotosuchus spurensis* Parker, 2008, y no están presentes en Crocodylomorpha, por lo que su distribución entre los aetosaurios basales es compleja. En las cervicales de *Saurosuchus* se observan nueve láminas vertebrales (Trotteyn *et al.*, 2007), varias de ellas descritas en *Fasolasuchus* y *Batrachotomus*, aunque con diferente denominación. Las estructuras laminares de *Fasolasuchus* serían homólogas a (Homología Primaria *sensu* De Pinna, 1991): (1) la lámina centrodiapofisial; (2) la centroprezigapofisial; (3) la centropostzigapofisial; (4) la espinopostzigapofisial; y (5) la espinoprezigapofisial. En lo que respecta a *Batrachotomus* se mencionan como “lame-las” las siguientes estructuras: (1) lámina paradiapofisial; (2) lámina centrodiapofisial; (3) las que parten del centro; y (4) terminan en las pre- y postzigapofisis. Éstas también han sido descritas en *Arizonasaurus*, reconociéndose como homólogas a las de *Saurosuchus* las láminas centrodiapofisial posterior, las pre- y postzigodiapofisiales, la centroprezigapofisial, la espinoprezigapofisial, la espinopostzigapofisial y la

centropostzigapofisial. Cabe destacar que la lámina postzigodiapofisial está bifurcada en *Arizonasaurus*, a diferencia de lo observado en las cervicales de *Saurosuchus*. Las cervicales posteriores de *Arizonasaurus* presentan sólo cuatro láminas: pre- y postzigapofisial, centrodiapofisial posterior y paradiapofisial. En las cervicales anteriores de *Prestosuchus* se citaron láminas prezigadiapofisial y espinopostzigapofisial, ambas presentes también en *Saurosuchus*, y en la serie cervical posterior se describe por primera vez en este trabajo la lámina centroprezigapofisial. Como se mencionó anteriormente, en *Sillosuchus* también existen estas estructuras óseas laminares, las que están presentes en las cervicales de *Saurosuchus*, pero con mayor desarrollo, mientras que en *Effigia* no han sido mencionadas. En las dorsales de *Saurosuchus* y *Fasolasuchus* se reconocen las láminas paradiapofisial, prezigoparapofisial, interprezigapofisial, espinopostzigapofisial, centrodiapofisial posterior, pre- y postzigodiapofisial. En las dorsales anteriores de *Arizonasaurus* se citan las láminas centrodiapofisial posterior, pre- y postzigodiapofisial y la lámina paradiapofisial, siendo esta última la única que no se reconoce en *Saurosuchus*. En *Prestosuchus* sólo se ha citado la lámina centroprezigapofisial, que no se presenta en las dorsales de *Saurosuchus*. En *Effigia* se citan las láminas prezigodiapofisial, postzigodiapofisial, centrodiapofisial posterior y paradiapofisial. Aunque no fueron mencionadas por Alcober y Parrish (1997), en las vértebras dorsales de *Sillosuchus* se presentan las láminas centrodiapofisial anterior, centrodiapofisial posterior, pre- y postzigodiapofisial y espinopostzigapofisial. Asimismo, en el aetosaurio *Desmotosuchus spurensis* han sido descritas cuatro láminas vertebrales en las cervicales (pre- y espinopostzigapofisial, pre- y postzigadiapofisial), seis en las dorsales (centrodiapofisial anterior y posterior, pre- y postzigadiapofisiales, pre- y espinopostzigapofisial) y láminas espinopostzigapofisiales en las sacras y caudales (Parker, 2008).

Se presentan tres depresiones interlaminares en las cervicales de *Saurosuchus* (Trotteyn *et al.*, 2007), *Fasolasuchus* y *Prestosuchus*, a diferencia de las de *Arizonasaurus* donde se mencionan cuatro. Sin embargo, en lo que a la serie dorsal respecta, se han reconocido tres de dichas depresiones en *Saurosuchus*, *Fasolasuchus*, *Prestosuchus*, *Sillosuchus*, *Arizonasaurus* y *Batrachotomus*. Como en las cervicales de los fitosaurios (Irmis, 2007), en *Saurosuchus* las depresiones laterales del cuerpo se hacen más profundas cuanto más grande es la vértebra.

En *Saurosuchus* como en *Prestosuchus*, las parapofisis de la

serie vertebral presacra migran dorsalmente, de manera que en la 4ª dorsal ya forma parte del arco neural en el primero y a partir de la 7ª dorsal en el segundo. Se ha descrito para *Arizonasaurus* una muesca en las vértebras dorsales anteriores que rodea las parapófisis, estructura que en las dorsales posteriores se observa como un surco que divide la parapófisis en dos. Dicha muesca no estaría presente en *Saurosuchus*, ni en los restantes taxones analizados, por lo cual la misma podría interpretarse como una autapomorfía de *Arizonasaurus*. En *Saurosuchus* las diapófisis se diferencian de las parapófisis en las vértebras dorsales anteriores, así como en *Prestosuchus*, *Arizonasaurus* y *Batrachotomus*. Las depresiones que se describieron anteriormente en los centros vertebrales de *Saurosuchus*, también están presentes en *Prestosuchus*, *Batrachotomus* y *Sillosuchus*, siendo alargadas en sentido anteroposterior en este último y por lo tanto diferentes de las semicirculares de *Saurosuchus*. En contraste, estas depresiones laterales no están presentes en *Fasolasuchus*, *Arizonasaurus* y *Effigia*.

En *Saurosuchus*, como en *Arizonasaurus*, *Effigia* y *Batrachotomus* la escápula muestra una expansión en la parte proximal. En *Saurosuchus* el acromion se ha preservado parcialmente, pero puede inferirse que forma con el borde anterior de la hoja escapular un ángulo de 140°, tal como sucede en aetosaurios. La quilla que se observa en la cara externa de *Saurosuchus*, también está en *Arizonasaurus*, no habiendo sido citada para *Effigia*. Cabe destacar la robustez de la cintura pélvica de *Saurosuchus* y *Prestosuchus*, a diferencia de las de *Sillosuchus* y *Arizonasaurus*, que son más gráciles.

Si bien en el presente trabajo no se ha descrito con detalle la cintura pélvica de *Saurosuchus*, y dado que fue descrita por Bonaparte (1981), los autores consideraron incluir las comparaciones de estos elementos en el presente estudio, ya que podrán ser una importante fuente de datos. En lo que respecta a la orientación del ilion (Weinbaum y Hungerbüler, 2007, carácter 25), en *Saurosuchus* y *Prestosuchus* es casi horizontal, como en algunos aetosaurios (Bonaparte, 1984), siendo sub-horizontal en *Batrachotomus* y vertical en *Effigia*. El margen supracetabular está muy desarrollado en *Saurosuchus*, así como en *Batrachotomus*, *Arizonasaurus*, *Effigia* y *Sillosuchus*, con aspecto laminar en los dos últimos taxones. La faceta isquiática está situada en un plano ventral, casi horizontal en *Saurosuchus* y *Arizonasaurus*, mientras que en *Sillosuchus* es totalmente horizontal. La faceta púbica en *Saurosuchus*, *Arizonasaurus* y *Batrachotomus* forma un ángulo de 45° con respecto de la horizontal, pero en *Sillosuchus* se

observa un área púbica casi vertical. La hoja iliaca en *Saurosuchus*, *Sillosuchus*, *Effigia* y *Batrachotomus* presenta ambas proyecciones pre- y postacetabulares pronunciadas, aunque de diferentes formas. *Batrachotomus* presenta el proceso iliaco posterior de mayor longitud que el anterior, similar al de *Saurosuchus*, mientras que en *Effigia* el proceso preacetabular es del mismo largo que el posterior. En *Saurosuchus*, *Effigia*, *Arizonasaurus* y *Batrachotomus* el acetábulo es amplio y poco profundo, a diferencia de *Sillosuchus*, el cual presenta bordes menos marcados, excepto por la cresta supra-acetabular de marcado desarrollo en sentido horizontal. Tanto en *Saurosuchus* como en el resto de los crurotarsis, el isquion presenta dos grandes expansiones en el extremo dorsal, con la porción anterior algo más delgada que la posterior y de aspecto laminar. En *Saurosuchus*, como en *Arizonasaurus* y *Batrachotomus* hay una marcada sínfisis a lo largo de toda la longitud del isquion, a diferencia de lo que se observa en *Sillosuchus*, en el cual ambos isquiones están completamente fusionados. Por otro lado, *Fasolasuchus* no presenta los isquiones fusionados, por lo que se infiere que entre estos existió una unión cartilaginosa. En *Saurosuchus* y *Arizonasaurus* se presenta una expansión en el extremo distal del isquion, la cual también se encuentra en *Batrachotomus* en menor desarrollo, pero no se menciona en los demás taxones. Tanto en *Saurosuchus*, como en *Fasolasuchus*, *Sillosuchus*, *Arizonasaurus* y *Batrachotomus* el pubis participa sólo en la conformación del borde anterior del acetábulo, sin formar parte de la cavidad propiamente dicha. El foramen obturador está ubicado en la parte posterior de la lámina del pubis en *Saurosuchus*, como en *Fasolasuchus*, *Sillosuchus*, *Arizonasaurus* y *Batrachotomus*. Se ha descrito un pie púbico desarrollado en *Saurosuchus*, el cual difiere del de *Postosuchus* y terópodos (Weinbaum y Hungerbüler, 2007, carácter 32). Esta estructura también se reconoce en *Effigia*, *Arizonasaurus*, *Batrachotomus* y *Sillosuchus*, aunque en este último consiste en un pedicelo en el extremo distal del pubis, diferente al que se observa en otros poposáuridos.

La típica disposición de los osteodermos en la zona pre y postsacra que presenta *Saurosuchus* es similar a la de *Fasolasuchus*, *Prestosuchus* y *Postosuchus*. Tanto los osteodermos de *Fasolasuchus* como los de *Postosuchus* poseen dos proyecciones en el borde anterior, y son de contorno oval; en cambio, los de *Saurosuchus*, *Prestosuchus* y *Batrachotomus* presentan forma acorazonada, con una única proyección anterior (Weinbaum y Hungerbüler, 2007, carácter 33).

El estudio del esqueleto postcraneano de *Saurosuchus* y

su comparación con el de otros crurotarsis basales pone de manifiesto una gran diversidad anatómica en este grupo. Muchas diferencias en lo que respecta al esqueleto axial, como la presencia y tipo de láminas vertebrales, depresiones y estructuras articulares accesorias, sugieren diferentes grados de superficies de inserción muscular en relación a la capacidad de movilidad de este sector. Asimismo, el patrón general del complejo atlas-axis y la mayoría de las vértebras cervicales en *Saurosuchus*, como en *Prestosuchus*, *Fasolasuchus* y *Batrachotomus* es básicamente del tipo “cuello corto y robusto”, en oposición a los de “cuello largo y liviano”, caracterizados por vértebras de centros anteroposteriormente largos, espinas bajas, encontrado en *Arizonasaurus* y *Sillosuchus* (Alcober y Parrish, 1997; Weinbaum y Hungerbühler, 2007). Asimismo, es posible que la presencia de estructuras articulares accesorias y láminas óseas, en relación a mayores superficies de inserción muscular y de resistencia en las vértebras cervicales contribuyan al tipo de cuello corto y robusto en *Saurosuchus*, *Prestosuchus*, *Fasolasuchus* y *Batrachotomus*, mientras que la carencia de estas en *Effigia* le confiera un aspecto más delgado a la región cervical. Otro patrón compartido por *Saurosuchus*, *Prestosuchus* y *Batrachotomus* es la robustez de la cintura pélvica y la orientación del ilion casi horizontal, a diferencia de *Sillosuchus* y *Arizonasaurus* con cintura pélvica estructuralmente más grácil e ilion vertical en *Effigia*, lo cual sugeriría adaptaciones locomotoras diferentes. Todas estas estructuras óseas vertebrales (e.g., láminas, estructuras articulares accesorias), así como la posición horizontal del ilion, podría relacionarse con los grandes tamaños alcanzados por estos taxones, como se observa en los ejemplares de mayor tamaño del aetosaurio *Desmotosuchus*, lo que merece un estudio que escape a los alcances de esta contribución.

La importancia de un conocimiento más acabado de los “rauisúquidos” de América del Sur permitirá comprender más profundamente el rol paleobiológico que tenían estos grandes carnívoros, coetáneos con los primeros dinosaurios herrerasáuridos y terópodos, en los ecosistemas continentales triásicos. Cabe destacar que hasta el presente *Saurosuchus* es el taxón mejor conocido de América del Sur, representado por numerosos especímenes y junto con *Batrachotomus* de Alemania (Gower, 2002; Gower y Schoch, 2009) representan los “rauisúquidos” más completos del mundo.

AGRADECIMIENTOS. Los autores agradecen a J. Powell (Instituto Miguel Lillo), C. Schultz (Instituto de Geociencias, UFRGS) y R. Martínez (In-

stituto y Museo de Ciencias Naturales, UNSJ) por permitir el acceso a las colecciones bajo su cuidado; a A. M. Báez y M. Ezcurra (Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”) por la lectura crítica del manuscrito. Asimismo se destaca la colaboración de D. Abelín (Instituto y Museo de Ciencias Naturales de la UNSJ) y de I. Zabrodsky por las tomas fotográficas. Los autores también agradecen los comentarios y sugerencias de los revisores A. Arcucci y C. Schultz. Parte del presente trabajo fue financiado por la Fundación Alexander v. Humboldt mediante una beca postdoctoral a uno de los autores (J.B.D) que permitió revisar el material depositado en Alemania.

BIBLIOGRAFÍA

- Alcober, O. 2000. Redescription of the skull of *Saurosuchus galilei* (Archosauria: Rauisuchidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 302–316.
- Alcober, O. y Parrish, J.M. 1997. A new poposaurid from the Upper Triassic of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 548–556.
- Azevedo, S.A.K. 1991. [*Prestosuchus chinequensis* Huene 1942 (Reptilia, Archosauria, Thecodontia, Proterosuchia, Rauisuchidae), da formação Santa Maria, Triássico do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Tesis de Doctorado en Ciencias. Universidad Federal de Rio Grande do Sul*, 157 pp. Inédita].
- Bonaparte, J.F. 1969. Los tetrápodos triásicos de Argentina. *First International Symposium of Gondwana* (Mar del Plata, 1967), *Actas*: 307–325.
- Bonaparte, J.F. 1971. Los tetrápodos del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, Argentina. (Triásico, Argentina) Parte I. *Opera Lilloana* 22: 1–183.
- Bonaparte, J.F. 1981. Descripción de *Fasolasuchus tenax* y su significado en la sistemática y evolución de los Thecodontia. *Revista del Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia* 3: 55–101.
- Bonaparte, J.F. 1984. Locomotion in rauisuchid thecodonts. *Journal of Vertebrate Paleontology* 3: 210–218.
- Bonaparte, J.F. 1999. Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha. *Ameghiniana* 36: 115–187.
- Britt, B.B. 1993. [Pneumatic postcranial bones in dinosaurs and other archosaurs. Ph. D. dissertation, University of Calgary, Alberta, 383 pp. Inédita.]
- Britt, B.B. 1997. Postcranial pneumaticity. En: P.C. Currie y K. Padian (Eds), *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego, p. 590–593.
- Brochu, C.A. 2001. Progress and future directions in archosaur phylogenetics. *Journal of Paleontology* 75: 1185–1201.
- Chatterjee, S. 1985. *Postosuchus*, a new thecodontian reptile from the Triassic of Texas and the origin of *Tyrannosaurus*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 309: 395–460.
- Colbert, E.H. 1977. Gondwana vertebrates. *Fourth International Gondwana Symposium*. Section III: Gondwana Fauna (vertebrates) (Calcuta, India), 135–143.
- 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.
- De Pinna, M.C.C. 1991. Concepts and test of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367–394.
- Desojo, J.B. y Báez, A.M. 2005. El esqueleto poscraneano de *Neoetosaurus* (Archosauria: Aetosauria) del Triásico superior del centro-oeste de Argentina. *Ameghiniana* 42: 115–126.
- Desojo, J.B., Arcucci, A.B. y Marsicano, C.A. 2002. Reassessment of *Cuyo-suchus huenei*, a Middle–Late Triassic Archosauromorph from the Cuyo Basin, West–Central Argentina. Upper Triassic Stratigraphy and Paleontology. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 21: 143–148.

- Galton, P.M. 1985. The poposaurid thecodontian *Teratosaurus suevicus* v. MEYER, plus referred specimens mostly based on prosauropod dinosaurs, from the Middle Stubensandstein (Upper Triassic) of Nordwürttemberg. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B (Geologie und Paläontologie)* 116: 1–29.
- Gower, D.J. 1999. Cranial osteology of a new rauisuchian archosaur from the Middle Triassic of southern Germany. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B (Geologie und Paläontologie)* 280: 1–49.
- Gower, D.J. 2000. Rauisuchian archosaur (Reptilia, Diapsida): an overview. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 218: 447–448.
- Gower, D.J. 2001. Possible postcranial pneumaticity in the last common ancestor *Naturwissenschaften* 88: 119–122.
- Gower, D.J. 2002. Braincase evolution in suchian archosaurs (Reptilia: Diapsida): evidence from the rauisuchian *Batrachotomus kupferzellensis*. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136: 49–76.
- Gower, D.J. 2003. Osteology of the early archosaurian reptile *Erythrosuchus africanus* Broom. *Annals of the South African Museum* 110: 1–88.
- Gower, D.J. y Schoch, R.R. 2009. Postcranial anatomy of the rauisuchian archosaur *Batrachotomus kupferzellensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 103–122.
- Gower, D.J. y Wilkinson, M. 1996. Is there any consensus on basal archosaur phylogeny? *Biological Sciences* 263 (1375): 1399–1406.
- Haughton, S.H. 1915. A new thecodont from the Stormberg Beds. *Annals of the South African Museum* 12: 98–105
- Huene, F. von. 1938. Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Referate* 3: 142–151.
- Irmis, R.B. 2007. Axial skeleton ontogeny in the parasuchia (Archosauria Pseudosuchia) and its implications for ontogenetic determination in archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 350–361.
- Jalil, N.E. y Peyer, K. 2007. A new Rauisuchian (Archosauria, Suchia) from the Upper Triassic of the Argana Basin, Morocco. *Palaeontology* 50: 417–430.
- Juul, L. 1994. The phylogeny of Basal Archosaurs. *Palaeontologia Africana* 31: 1–38.
- Krebs, B. 1965. Die Triasfauna Tessiner Kalkalpen. XIX. *Ticinosuchus ferox*. nov. gen. nov. sp. Ein Neuer Pseudosuchier aus der Trias des Monte San Giorgio. *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen* 81: 1–140.
- Meers, M.B. 2003. Crocodylian forelimb musculature and its relevance to Archosauria. *The Anatomical Record Part A* 274: 891–916.
- Mehl MG. 1915. *Poposaurus gracilis*, a new reptile from the Triassic of Wyoming. *Journal of Geology* 23: 516–522.
- Nesbitt, S.J. 2003. *Arizonasaurus* and its implications for archosaur divergence. *Biology Letters. Proceedings of the Royal Society B* 270: S234–S237.
- Nesbitt, S.J. 2005a. A new Archosaur from the Upper Moenkopi Formation (Middle Triassic) of Arizona and its implications for rauisuchian phylogeny and diversification. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 6: 332–346.
- Nesbitt, S.J. 2005b. Osteology of the Middle Triassic pseudosuchian archosaur *Arizonasaurus babbitti*. *Historical Biology* 17: 19–47.
- Nesbitt, S.J. 2007. The anatomy of *Effigia okeeffeae* (Archosauria, Suchia), theropod-like convergence, and the distribution of related taxa. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 302: 1–55.
- Nesbitt, S. y Norell, M.A. 2006. Extreme convergence in the body plans of an early suchian (Archosauria) and ornithomimid dinosaurs (Theropoda). *Proceedings of the Royal Society of London (B)* 273: 1045–1048.
- Parker, W. 2008. Redescription of the aetosaur *Desmatosuchus spurensis* (Archosauria: Suchia) based on new material from Arizona and a revision of the genus *Desmatosuchus*. *PaleoBios* 28: 1–40.
- Parrish, J.M. 1993. Phylogeny of the Crocodylotarsi, with reference to Archosaurian and Crurotarsan Monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 287–308.
- Reig, O.A. 1959 (1958). Primeros datos descriptivos sobre nuevos reptiles arcosaurios del Triásico de Ischigualasto. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 13: 257–270.
- Rogers, R.R., Swisher, C.C., Sereno, P., Monetta, A.M., Foster, C.A. y Martínez, R.N. 1993. The Ischigualasto Tetrapod assemblage (Late Triassic, Argentina) and ⁴⁰Ar/³⁹Ar dating of dinosaur origins. *Science* 260: 794–797.
- Romer, A.S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press, Chicago, 772 pp.
- Salgado, L., García, A.R. y 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: 60–79.
- Sen, K. 2005. A new rauisuchian archosaur from the Middle Triassic of India. *Palaeontology* 48: 185–196.
- Sill, W.D. 1974. The anatomy of *Saurosuchus galilei* and the relationships of the rauisuchid thecodonts. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 146: 317–362.
- Trotteyn, M.J., Alcober, O.A. y Desojo, J.B. 2007. Nuevo material de *Saurosuchus galilei* (Archosauria-Crurotarsi). *XXIII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados* (Trelew, Chubut). *Ameghiniana* 44 (Suplemento) 4: 41R.
- Walker, A.D. 1990. A revision of *Sphenosuchus acutus* Haughton, a crocodylomorph reptile from the Elliot Formation (Late Triassic or Early Jurassic) of South Africa. *Philosophical Transactions, Biological Science* 330: 1–120.
- Wedel, M.J. 2003. Vertebral pneumaticity, air sacs, and the physiology of sauropod dinosaurs. *Paleobiology* 29: 243–255.
- Wedel, M.J. 2007. What pneumaticity tells us about “Prosauropods”, and viceversa. *Palaeontology* 77: 207–222
- Wedel, M.J., Cifelli, R.L. y Sanders, R.K. 2000. Osteology, paleobiology, and relationships of the sauropod dinosaur *Sauroposeidon*. *Acta Palaeontologica Polonica* 45: 343–388.
- Weinbaum, J.C. 2002. [Osteology and relationships of *Postosuchus kirkpatricki* (Archosauria: Crurotarsi)]. *Masters Thesis*, Texas Tech University. Lubbock: 1–79. Inédita.]
- Weinbaum, J.C. y Hungerbühler, A. 2007. A revision of *Poposaurus gracilis* (Archosauria: Suchia) based on two new specimens from the Late Triassic of the southwestern U.S.A. *Paläontologische Zeitschrift* 81: 131–145.
- Welles, S.P. 1947. Vertebrates from the Upper Moenkopi Formation of the Northern Arizona. *Publications in Geological Sciences* 27: 241–294.
- Wilson, J.A. 1999. A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 639–653.
- Wu, C. y Russell, A.P. 2001. Redescription of *Turfanosuchus dabanensis* (archosauriformes) and new information on its phylogenetic relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21: 40–50
- Young, C.C. 1973. On a new pseudosuchian from Turfan, Sinkiang (Xinjiang). *Memoirs of the Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology of the Academia Sinica, Series B* 10: 15–37.