

Universidad Nacional de La Plata

Facultad de Ciencias Naturales y Museo

2025

**ANATOMÍA Y TAXONOMÍA DE EJEMPLARES INÉDITOS DE
DICINODONTES DE LA CUENCA DE ISCHIGUALASTO-VILLA
UNIÓN: IMPLICANCIAS EN LA TAXONOMÍA, SISTEMÁTICA Y
BIOESTRATIGRAFÍA DE LOS KANNEMEYERIFORMES
SUDAMERICANOS**

Lic. Juan Alejandro Escobar

**Trabajo de Tesis para optar por el título de
Doctor en Ciencias Naturales**

Directores:

**Dr. Agustín Guillermo Martinelli. Museo Argentino de Ciencias Naturales
(MACN), CONICET.**

**Dra. Julia Brenda Desojo. Facultad de Ciencias Naturales y Museo.
Universidad Nacional de La Plata, CONICET.**

INDICE DE CONTENIDOS

Agradecimientos	1
1. INTRODUCCIÓN.....	2
1.1. Introducción a los sinápsidos no-mamalianos	2
1.2. Introducción a los Anomodontia y Dicynodontia	5
1.1.1. Kannemeyeriiformes	10
1.1.1.1. Los Kannemeyeriiformes sudamericanos y su taxonomía problemática.....	11
1.3. El Ladiniano-Carniano temprano de América del Sur como caso de estudio: los Kannemeyeriiformes de la Formación Chañares y la Secuencia Pinheiros-Chiniquá	13
1.1.2. Kannemeyeriiformes no-Stahleckeriinae: historia y problemática taxonómica del género <i>Dinodontosaurus</i>	14
1.1.3. Stahleckeriinae	27
1.1.4. Síntesis de conflictos y problemáticas sin resolver.....	28
2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS.....	29
2.1. Objetivos generales.....	29
2.2. Objetivos específicos.....	29
2.3. Hipótesis	29
3. MARCO GEOLÓGICO.....	31
3.1. Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión.....	31
3.1.1. Formación Chañares.....	31
4. MATERIALES Y METODOLOGÍA	38
4.1. Materiales.....	38
4.1.1. Abreviaturas institucionales utilizadas en esta tesis.....	38
4.1.2. Materiales de estudio.....	38
4.1.3. Materiales de comparación	42
4.1.3.1. Repositorios de Argentina	43
4.1.3.2. Repositorios internacionales	46
A) Ejemplares putativos de <i>Dinodontosaurus</i>	46
B) Otros Kannemeyeriiformes en colecciones extranjeras	50
4.2. Metodología.....	53
4.2.1. Colecta de materiales.	53
4.2.2. Preparación de materiales	53

4.2.3.	Imágenes 3D.....	53
4.2.4.	Terminología y orientación anatómica.....	53
4.2.5.	Análisis filogenético.....	54
	Antecedentes.....	54
	Metodología implementada.....	55
5.	SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA.....	66
5.1.	Zona de Asociación de <i>Tarjadia</i>.....	66
	Kannemeyeriiformes gen. et sp. indet.	66
	Stahleckeriinae gen. et sp. indet.....	70
5.2.	Zona de Asociación de <i>Massetognathus-Chanaresuchus</i>.....	75
	Nov. gen. <i>brevirostris</i> (Cox, 1968).....	75
	<i>Chanaria platyceps</i> Cox, 1968	86
	cf. <i>Chanaria platyceps</i>	112
	Clado nov. 1, gen. et sp. indet.....	121
6.	ANÁLISIS FILOGENÉTICO.....	136
6.1.	Codificaciones modificadas (ordenadas por taxón).....	136
6.2.	Resultados del análisis filogenético principal.....	144
6.3.	Resultados del análisis exploratorio (PULR-V 144 como terminal adicional)	155
6.4.	Consideraciones filogenéticas finales.....	157
7.	DISCUSIÓN.....	159
7.1.	Comentarios preliminares sobre la diversidad morfológica de <i>Dinodontosaurus tener</i>	159
	Morfotipo “A”.....	159
	Morfotipo “B”	161
	Morfotipo “C”	162
7.2.	Kannemeyeriiformes de la ZA de <i>Tarjadia</i>	163
	7.2.1. Comparaciones y taxonomía de CRILAR-Pv 82	164
7.3.	Estatus taxonómico de los Kannemeyeriiformes de la ZA de <i>Massetognathus-Chanaresuchus</i>: ¿está presente <i>Dinodontosaurus</i> en la Fm. Chañares?	171
	7.3.1. Una nueva propuesta taxonómica: <i>Chanaria platyceps</i> Cox, 1968 y nov. gen. <i>brevirostris</i> (Cox, 1968)	173
	7.3.2. Ejemplares indeterminados de la Fm Chañares	182
	Estatus taxonómico de PULR-V 03 (“ <i>Dinodontosaurus platygnathus</i> ”)	182

Estatus taxonómico de PULR-V 144	184
7.4. Implicancias bioestratigráficas.....	189
8. CONCLUSIONES.....	192
BIBLIOGRAFÍA	197

ANEXO I. FIGURAS

ANEXO II. TABLAS

ANEXO III. LISTA DE CARACTERES

ANEXO IV. MATRIZ DE ANOMODONTIA

ANEXO V. FIGURAS SUPLEMENTARIAS

(CONSENSO ESTRICTO DE CADA VALOR DE K)

Agradecimientos

Quiero agradecer a todas las personas que me han acompañado en estos años del doctorado, en lo personal y en lo profesional.

A mis orientadores Agustín Martinelli, Julia Desojo y Martín Ezcurra, les agradezco la confianza puesta en mí durante todos estos años, en los que me sentí acompañado en todo momento, con ellos me he formado no sólo desde el punto de una metodología científica rigurosa, sino desde el punto de vista de los valores humanos.

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

A los compañeros del grupo Archosauriform Research Group (ARG), sin los cuales no hubiera sido posible realizar esta investigación.

Agradezco a las siguientes personas que han sido importante para la colecta de datos del Triásico de Brasil, a través de proyectos y actividades desarrolladas por mi director Agustín G. Martinelli, y que han sido de utilidad en la presente tesis: Cesar Schultz, Marina Bento Soares, Voltaire Paes-Neto, Pedro Fonseca, Rodrigo Schmitt, Marcel Lacerda, Heitor Francischini, Tomaz Melo, Marcos Sales, Ana Maria Ribeiro, Carlos Nunes Rodrigues, Felipe Pinheiro, Flavio Pretto, Rodrigo Müller, Leonardo Kerber, Atila A. da Rosa, Claudio Bortolas, Jorge Ferigolo, Sérgio Dias-da-Silva, entre otros.

También agradezco a Fernando Abdala, Kenneth Angielczyk, Hady George y Christian Kammerer, con quienes en estos años he tenido intercambios muy interesantes sobre sinápsidos Triásicos.

A Paula Bona, José O’Gorman, Juan José Moly, Leonel Acosta y otros colegas del MLP que han sido muy importantes para mi formación académica.

A los curadores que me recibieron amablemente en las colecciones que tuve la posibilidad de visitar: Lucas Fiorelli y Martin Hechenleitner (CRILAR-Pv), Gabriela Cisterna, Emilio Vaccari y Francisco Prevosti (PULR-V), Pablo Ortiz y Rodrigo González (PVL), y Ricardo Martínez (PVSJ).

A Mauro Aranciaga, Nicolás Bauzá, Mauricio Bigurrarena, Micaela Comelli, Juan Pablo Garderes, Dayán Guillén, Francisco Harguindeguy, Santiago Heguilor, Nicolás Heitzler, Lucas Lerzo, Mercedes Nicolosi, Aluminé Orce, Karen Panzeri, Fernando Ricardi, Jorge Rossi, Sebastián Rozadilla, Alejandra Sosa, Marcos Uménico y muchos otros amigos queridos que conocí en la FCNyM.

A mis queridos compañeros y amigos de la Sección Paleontología de Vertebrados del MACN, que me han hecho sentir como una segunda casa desde el primer día.

Finalmente, quiero expresarle mi profunda gratitud a mi mamá Leticia y mi hermana Fernanda, por el cariño y apoyo incondicional que siempre me ofrecen, y a quienes admiro y amo profundamente. A ellas va especialmente dedicado este trabajo. A mi abuela “mamina”, que hace ya muchos años no está presente físicamente, pero que sigue presente en mi recuerdo y en el afecto que me dio siempre. No quiero olvidarme de Penny, mi amiga de cuatro patas que me viene haciendo el aguante desde hace 15 años, cuando la encontré en el regreso de una clase en mi primer año de la facultad.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Introducción a los sinápsidos no-mamalianos

Los mamíferos (Mammalia) se definen filogenéticamente como el clado menos inclusivo que contiene a *Homo sapiens* (Placentalia), *Didelphis marsupialis* (Marsupialia) y *Tachyglossus aculeatus* (Monotremata) (Rowe, 2020; según definición moderna del PhyloCode). Los mismos constituyen el grupo de tetrápodos actuales con mayor diversidad ecológica y morfológica, con cerca de 6.500 especies (por ej., Burgin et. al., 2018) que abarcan un enorme abanico de tipos de locomoción, tamaños corporales y grado de complejización encefálica y sensorial. Sin embargo, el registro fósil indica que esta diversidad actual es sólo el emergente de más de 300 millones de años de historia evolutiva, con una serie de clados cada vez más inclusivos que documentan la transición de los caracteres mammalianos (Fig. 1). De estos grupos, el más inmediato lo constituyen los Mammaliaformes, definido como el clado que reúne al ancestro común de *Morganucodon oehleri* (Morganucodontidae) y *Homo sapiens* (Mammalia) (Rowe, 2020; según definición moderna del PhyloCode), y que reúne a un conjunto de formas tempranamente divergentes que comparten la mayor parte de las sinapomorfias (pero no todas) del *crown-group* Mammalia. A su vez, los Mammaliaformes son parte de un linaje mucho más amplio, los Synapsida, que junto con su grupo hermano Sauropsida (representados actualmente por las tortugas, tuataras, escamados, cocodrilos y aves), conforman los dos grandes clados de los Amniota. Este último es el grupo de tetrápodos que conquistó los ecosistemas terrestres durante el Carbonífero superior (Missisipiano). Los registros esqueléticos más antiguos de sinápsidos se remontan al Pennsylvaniano temprano y medio (Carbonífero superior) de Nova Scotia (Canadá), incluyendo una forma dudosamente atribuida a Synapsida (*Protoclepsydropus haplous*; Carroll, 1964; Reisz, 1972) de la Formación Joggins (hace aproximadamente unos 318 a 310 millones de años; ver Davies et al., 2005) y los restos más antiguos atribuidos con certeza a este grupo (por ej., *Archaeothyris florensis* y *Echinerpeton intermedium*; Mann y Paterson, 2020) en el Grupo Morien (con una edad estimada de 307 millones de años; Pascucci et al., 2000). Desde un punto de vista morfológico, existe una característica relativamente consistente que permite diagnosticar a los Synapsida: la presencia de una única fenestra temporal lateral en el cráneo, plesiomórficamente delimitada por los huesos postorbital, yugal y escamoso (por ej., Osborn, 1903; Kemp, 2005; Angielczyk, 2009; Angielczyk y Kammerer, 2018), la cual a lo largo de la historia evolutiva del grupo ha sufrido numerosas modificaciones (ver por ej., Sidor, 2001 y Werneburg y Preuschoft, 2024).

En el lapso de tiempo que va desde este punto de divergencia y la aparición del ancestro común de los Mammaliaformes, aparecieron una serie de clados de sinápsidos extremadamente variado, con planes corporales muy dispares. En un contexto histórico precladístico, estos grupos han sido denominados “reptiles mamíferoides” (*mammal-like reptiles*), pero en la actualidad el consenso

generalizado es el empleo de una terminología filogenética más precisa, como es “sinápsidos no-mamalianos” o “sinápsidos no-mammaliaformes” (por ej., Kemp, 2005; Angielczyk, 2009; Angielczyk y Kammerer, 2018).

Las primeras divergencias dentro de los sinápsidos no-mamalianos corresponden a un conjunto de clados históricamente denominados “pelicosaurios”, que actualmente se consideran un grado en la base de Synapsida, conduciendo a los Therapsida (Fig. 1, 2 A-F), incluyendo: Eothyrididae, Caseidae, Varanopidae (si bien algunos análisis filogenéticos recientes posicionan a éste último dentro de Saurópsida; ver Ford y Benson, 2020), Ophiacodontidae, Edaphosauridae, Sphenacodontidae y “haptodontes”. Estos grupos conformaron la primera gran radiación de sinápsidos no-mamalianos y los primeros taxones en adquirir rasgos que posteriormente definirán a los mamíferos (Kemp, 2005; Angielczyk y Kammerer, 2018). Si bien retienen varios estados de carácter plesiomórficos o “reptilianos” (por ej., fenestra temporal pequeña, bajo grado de heterodoncia en ambas quijadas, ausencia de una lámina replegada en el angular —a excepción de los Sphenacodontidae—, y un esqueleto apendicular todavía muy robusto y de disposición esparrancada; Kemp, 2005), en los sucesivos grupos menos inclusivos de “pelicosaurios” se comienzan a adquirir novedades que conducirán al plan corporal terápsido. Por ejemplo, a partir de los Eupelycosauria (i.e., Varanopidae, Ophiacodontidae, Edaphosauridae, Sphenacodontidae y Therapsida) la región preorbital del cráneo se vuelve relativamente más alta y larga, aumenta la contribución del frontal a la órbita, se acorta el parietal, el foramen pineal se desplaza posteriormente a lo largo de los parietales y comienza una tendencia a la simplificación del cráneo con la reducción del supratemporal (Reisz, 1986). A su vez, los Sphenacodontidae (que incluyen a *Dimetrodon*, el más famoso de los “pelicosaurios”) comparten con su grupo hermano Therapsida un gran número de características apomórficas, entre las que pueden mencionarse: diente caniniforme con más del doble de tamaño que los restantes dientes maxilares, agrandamiento del maxilar con un margen labial fuertemente convexo, proceso paraoccipital del opistótico extendido ventrolateralmente (con borde ventral curvado), articulación cráneo-mandibular desplazada ventralmente, desarrollo de una marcada eminencia coronoidea, presencia de una lámina replegada en el angular (si bien está muy poco desarrollada en los sphenacodóntidos), proceso retroarticular bien desarrollado y formado enteramente por el articular, hoja escapular más esbelta (adelgazada distal y proximalmente), y el desarrollo de un proceso anterodorsal en la hoja ilíaca (Reisz et al., 1992; Kemp, 2005; Angielczyk y Kammerer, 2018).

La segunda gran radiación de sinápsidos no-mamalianos fue protagonizada por los Therapsida (Fig. 1, 2 G-L), definidos como el clado menos inclusivo que contiene a *Thrinaxodon liorhinus* y *Biarmosuchus tener* (Rowe, 2020; según definición moderna del PhyloCode). Los terápsidos presentan una enorme cantidad de caracteres de tipo mamaliano en comparación con sus parientes “pelicosaurios”, entre los que se destacan una lámina replegada del angular bien desarrollada, fenestra

temporal agrandada (para acomodamiento de la musculatura aductora mandibular), desarrollo marcado de una heterodoncia en ambas quijadas (con incisivos, caninos y postcaninos), pérdida del supratemporal, aumento del tamaño del dentario, y adaptaciones en el esqueleto apendicular para una postura más erecta que en los “pelicosaurios” (por ej., mayor adelgazamiento de la escápula, fosa glenoidea redondeada y dirigida más posterolateralmente, acetábulo redondeado y profundo, cabeza femoral más desplazada medialmente) (Sidor y Hopson, 1998; Kemp, 2005, 2006; Angielczyk y Kammerer, 2018). Se reconocen seis grandes clados de terápsidos: Biarmosuchia, Dinocephalia, Anomodontia, Gorgonopsia, Therocephalia y Cynodontia. Todos ellos (a excepción de los Cynodontia) aparecen de manera casi sincrónica en el registro fósil, en asociaciones que se remontan alrededor del límite Roadiano-Wordiano del Guadalupiano (Pérmico medio, hace aproximadamente 267 millones de años) (Kemp, 2006; Abdala et al., 2008; Angielczyk y Kammerer, 2018; Liu et al., 2009):

- dinocéfalos, anomodontes, gorgonopsios y terocéfalos en el Grupo Beaufort de Sudáfrica (Zona de Asociación de *Eodicynodon*);
- biarmosuquios, dinocéfalos, anomodontes y gorgonopsios en Rusia (Asociaciones de Mezen y Ocher);
- dinocéfalos y anomodontes en China (Formación Xidagou, “fauna de Dashankou”).

Esto da pie a una de las discusiones más interesantes respecto a la historia evolutiva temprana de los terápsidos, que se refiere al amplio linaje fantasma (más de 30 millones de años) que separa los primeros registros de terápsidos de los primeros registros de su grupo hermano, Sphenacodontidae, durante el Pennsylvaniano tardío (~300 ma). Esto ha sido interpretado alternativamente como producto de una radiación explosiva (semejante a la de los mamíferos luego de la extinción del límite Cretácico-Paleógeno) o de un registro fósil incompleto (ver discusiones en Abdala et al., 2008; Angielczyk y Kammerer, 2018). *Tetraceratops insignis* del Cisuraliano tardío (Pérmico temprano) de Texas (Estados Unidos) podría reducir parcialmente este hiato, pero sus afinidades con los terápsidos son aún materia de debate (por ej., Laurin y Reisz, 1996; Spindler, 2020).

Dentro de Therapsida, los clados que divergieron más tempranamente son Biarmosuchia y Dinocephalia. La monofilia de ambos grupos aún presenta un bajo consenso entre especialistas, requiriendo una puesta a prueba con nuevos ejemplares y estudios (Angielczyk y Kammerer, 2018). Los Biarmosuchia se documentan hasta fines del Pérmico, con registros en Rusia y África (Sudáfrica, Malawi, Zambia y Tanzania), e incluyen a las formas aberrantes del clado Burnetiamorpha, caracterizados por una ornamentación craneana muy desarrollada, con protuberancias y proyecciones

óseas (Abdala, 2018; Angielczyk y Kammerer, 2018). Los Dinocephalia son el grupo de terápsidos con el biocrón más corto, restringido al Pérmico medio, si bien tuvieron una distribución cosmopolita (Rusia, Kazajistán, China, sur de Africa y Brasil) y una amplia diversidad morfológica, incluyendo los tetrápodos de mayor tamaño de su tiempo, tanto carnívoros (Anteosauria) como herbívoros (Tapinocephalia) (Kammerer, 2011; Abdala, 2008).

Los restantes terápsidos (Anomodontia, Gorgonopsia, Therocephalia y Cynodontia) se agrupan en el clado Neotherapsida, que presenta como sinapomorfías un escamoso expandido ventralmente (ocultando gran parte del cuadrado y cuadradoyugal en vista posterior), un epipterigoides contactando ampliamente con el parietal, epipófisis atlantales y un foramen obturador de gran tamaño en la sutura puboisquiática (Rubidge y Sidor, 2001). En general, suele agruparse a los Gorgonopsia, Therocephalia y Cynodontia en el clado Theriodontia, principalmente en base a un proceso coronoideo bien desarrollado en el dentario (Hopson y Barghusen, 1986; Kammerer, 2013).

1.2. Introducción a los Anomodontia y Dicynodontia

De acuerdo a su definición filogenética actual, el clado Anomodontia abarca todos los taxones más emparentados con el dicinodonte *Dicynodon lacerticeps* que con el dinocéfalo *Tapinocephalus atherstonei*, el biarmosuquio *Ictidorhinus martinsi*, el gorgonópsido *Gorgonops torvus* o el terocéfalo *Scylacosaurus sclateri* (Kammerer y Angielczyk, 2009). A partir de Liu et al. (2010), la mayor parte de los análisis filogenéticos coinciden en recuperar a *Biseridens qilianicus* del Pérmico medio de China en la base de Anomodontia (Figs. 3, 4A). Liu et al. (2010) incluyeron las siguientes sinapomorfías para diagnosticar a los Anomodontia: rostro corto, arco zigomático elevado, ausencia de foramen estapedial en los estribos, muesca (*notch*) dorsal en la lámina replegada del angular cerca del contacto con el dentario y dientes marginales sin bordes aserrados. Esta diagnosis tan escueta está relacionada con la gran disparidad existente entre el clado principal de anomodontes, los Dicynodontia, y alrededor de una decena de géneros tempranamente divergentes, circunscriptos al Pérmico medio y el inicio del Pérmico superior de Brasil, China, Rusia y Sudáfrica. La mayor parte de estos Anomodontia no-dicinodontes (“anomodontes basales” según Angielczyk y Kammerer, 2018) son parte de la primera radiación de terápsidos del Guadalupiano:

- China: el antes mencionado *Biseridens* (Fig. 4 A), de la Formación Xidagou (Liu et al., 2010).
- Sudáfrica: *Patranomodon*, en la base de la Formación Abrahamskraal del Grupo Beaufort (=ZA de *Eodicynodon*) (Rubidge y Day, 2020; Duhamel et al., 2024); *Anomocephalus*, *Galeops*, *Galepus* y *Galechirus* en la parte superior de la misma unidad (=ZA de *Tapinocephalus*) (Cisneros et al., 2015; Day y Rubidge, 2020).

- Rusia: *Otsheria* y *Venyukovia* en la Asociación de Ocher (Frobisch, 2009); *Ulemica* en la “Subasociación” Isheev (Frobisch, 2009); y más tardíamente, *Suminia* (Fig. 4C) en las “Subasociaciones” Kotel'nich e Ilinskoe del Wuchiapingiano (Pérmico superior temprano) (Rybczynski, 2000; Frobisch y Reisz, 2011).
- Brasil: *Tiarajudens eccentricus* (Fig. 4B) en la Formación Rio do Rasto (Cisneros et al., 2011, 2015).

A pesar de su baja diversidad específica y el corto intervalo temporal de su registro fósil, los anomodontes no-dicynodontes desarrollaron un gran abanico de tipos morfológicos, muy dispares a los dicynodontes. *Suminia getmanovi*, incluso, presentaba especializaciones en su postcráneo que indican que fue el primer tetrápodo arborícola del que se tenga registro (Frobisch y Reisz, 2009, 2011; Fig. 4C). A diferencia de los dicynodontes, la dentición de los anomodontes tempranos era completa (en premaxilares, maxilares, dentarios y elementos palatales) y en varios casos presentaban distintas variantes de heterodoncia y oclusión (por ej., *Biseridens*, *Suminia*, *Tiarajudens*; Liu et al., 2010; Rybczynski, 2000; Cisneros et al., 2015). Otro aspecto interesante es la evolución de un tipo de movimiento palinal en la articulación cuadrado-articular, caracterizado por un deslizamiento posterior de la mandíbula en relación con el cráneo, una característica que habría sido adquirida de manera independiente al menos dos veces en los Anomodontia: en los Dicynodontia propiamente dichos, pero también en el clado de los venyukovioideos (*Suminia*, *Ulemica*, *Otsheria*, *Venyukovia*; ver Angielczyk, 2004).

En cuanto a los Dicynodontia, éstos constituyen el clado taxonómicamente más diverso de anomodontes, y uno de los grupos de sinápsidos no-mamaliaformes más exitosos durante el Paleozoico tardío y el Mesozoico temprano. Su historia evolutiva abarca aproximadamente 60 millones de años, desde los primeros representantes en la ZA de *Eodicynodon* de Sudáfrica (Guadalupiano) (Rubidge et al., 1994; Brocklehurst et al., 2013; Olroyd y Sidor, 2017; Duhamel et al., 2024) hasta los últimos registros confirmados en el Triásico Tardío (Noriano y posiblemente Raetiano) de EE. UU., Polonia, Marruecos, Argentina, Brasil y Sudáfrica (Camp y Welles, 1956; Dutuit, 1988; Kammerer, 2018; Sulej y Niedzwiedzki, 2019; Kammerer y Ordoñez, 2021). Durante este largo intervalo, el clado Dicynodontia alcanzó más de un centenar de especies de acuerdo a los estudios taxonómicos y filogenéticos más recientes (p. ej., Kammerer, 2019ab; Liu, 2020, 2022; Kammerer y Ordoñez, 2021), y una distribución pangeica, alcanzando su pico de diversidad taxonómica en el Lopingiano (Pérmico superior) (Fröbisch, 2008, 2009; Ruta et al., 2013).

Desde un punto de vista filogenético, los Dicynodontia son definidos por Kammerer y Angielczyk (2009) como el clado que agrupa a todos los anomodontes más emparentados con *Dicynodon lacerticeps* que con *Galeops whaitsi* (Fig. 3). A su vez, estos autores mencionan varias sinapomorfias frecuentes para el grupo en los análisis filogenéticos: presencia de protuberancias o

“bosses” nasales; ausencia de dientes premaxilares y maxilares anteriores; presencia de un diente caniniforme o colmillo (*tusk*) bien desarrollado; presencia de un proceso caniniforme en el maxilar; paladar secundario formado por premaxilar y maxilar; presencia de una cresta mediana posterior en la superficie palatal del premaxilar; foramen palatal presente a la altura de la parte anterior de los palatinos; vómer participando de la vacuidad interpterigoidea; repliegue o proceso transversal del pterigoides dirigido ventralmente, relativamente grande y en forma de “ala”; vacuidad interpterigoidea relativamente larga pero sin alcanzar exposición palatal de palatinos; cuadradoyugal con parte distal en forma de lámina; proceso anterior del escamoso aplanado dorsoventralmente; escamoso con muesca o “notch” dorsolateral en vista occipital; ausencia de lámina vertical del surangular; y prearticular sin exposición lateral posteriormente.

Principales grupos de dicinodontes. Kammerer y Angielczyk (2009) brindaron definiciones filogenéticas de los clados más importantes de dicinodontes, consistentemente recuperados en la mayor parte de las filogenias recientes (Fig. 3). De estos grupos, los más importantes son los siguientes:

- **Pylaecephalidae** (Fig. 4D): se define como todos los taxones más cercanamente emparentados con *Diictodon feliceps* que con *Pristerodon mackayi*, *Endothiodon bathystoma* o *Dicynodon lacerticeps*. Este es uno de los clados más tempranamente divergentes de dicinodontes, y uno de los más estudiados. Las sinapomorfías más frecuentes de los pylaecefálicos son: premaxilar con crestas palatales anterolaterales; una muesca en el borde labial, anteriormente al proceso caniniforme; un proceso caniniforme retrasado, con su borde ventral (o el punto de erupción del colmillo) al mismo nivel que el margen anterior de la órbita; una hoja cortante alta y dorsalmente convexa en la superficie dorsal de cada dentario; un húmero con foramen ectepicondilar; y la osificación del cleitro en la cintura escapular (Angielczyk y Rubidge, 2013).
- **Endothiodontia** (Fig. 4E): todos los taxones más cercanamente emparentados con *Endothiodon bathystoma* que con *Diictodon feliceps* o *Dicynodon lacerticeps*. A diferencia de la mayor parte de los dicinodontes, este grupo presenta una extensa dentición en premaxilares, maxilares y dentarios. De acuerdo con Olroyd et al. (2017) las sinapomorfías de los endotiodontidos son la presencia de dientes premaxilares ubicados medialmente, y fosas pares en la superficie palatal de los palatinos.
- **Therochelonina** (Figs. 4 F-I, 5): definido como el clado menos inclusivo que contiene al ancestro común más reciente de *Cistecephalus microrhinus*, *Dicynodon lacerticeps* y todos sus descendientes. Se compone de todos los dicinodontes más profundamente anidados en la filogenia de Anomodontia. De acuerdo con Angielczyk et al. (2023), las sinapomorfías de los teroquelonios son la ausencia de dientes maxilares no-caniniformes, una lámina medioventral

del vómer angosta y en forma de hoja en vista ventral, y la ausencia de una expansión anterior en la misma (por detrás de la unión con el premaxilar). A su vez, *Therochelonia* se divide en dos grandes subgrupos:

- 1) **Emydopoidea** (Fig. 4 F-I): todos los taxones más emparentados con *Emydops arctatus* que con *Oudenodon bainii* o *Dicynodon lacerticeps*. De acuerdo con Angielczyk y Kammerer (2017) las sinapomorfias de los emydopoideos son: una morfología característica en la superficie palatal del premaxilar, con crestas palatales anterolaterales, depresiones con lados curvos a los lados de la cresta mediana posterior, y una depresión caniniforme medialmente al margen labial y anteriormente al proceso caniniforme; pterigoides con una quilla en el extremo anterior de su rama anterior; ausencia de tabla dentaria; repisa lateral del dentario con un margen anterodorsal surcado; sacro con tres vértebras; y húmero con foramen ectepicondilar. Dentro de los emydopoideos, los Cistecephalidae constituyen uno de los grupos más especializados de dicinodontes, con una anatomía craneana y postcraneana altamente especializada para hábitos fosoriales (por ej., Cluver, 1978; Nasterlack et al., 2012; Macungo et al., 2022) (Fig. 3 H, I).
- 2) **Bidentalia** (Fig. 5): se definen como todos los taxones más cercanamente emparentados con *Aulacephalodon bainii* y *Dicynodon lacerticeps* que con *Emydops arctatus*. Este clado engloba a todos los teroquelonios más relacionados con *Dicynodon* que con los emydopoideos. La característica más sobresaliente de la mayor parte de los bidentales, de la que deriva su nombre (“dos dientes”) es la reducción extrema de la dentición, conservando sólo los colmillos de los maxilares, o incluso perdiéndolos. Angielczyk et al. (2023) mencionaron cuatro sinapomorfias del clado: rostro abierto a la parte posterior del cráneo; borde palatal postcaniniforme sin una extensión en forma de quilla; parietales expuestos en surco o canal en la línea media de la barra intertemporal; y presencia de un proceso alar rectangular en el proótico.

Los bidentales se dividen en dos grandes subclados, los Cryptodontia y los Dicynodontoidea. A su vez, la definición filogenética del clado permite incorporar tres géneros con relaciones de parentesco conflictivas, que dependiendo de la filogenia se recuperan con más afinidad a los criptodóntidos o a los dicynodontoideos: *Elph*, *Interpresosaurus* y *Katumbia*.

Los Cryptodontia (Fig. 5 A, B) se definen como todos los taxones más cercanamente emparentados con *Oudenodon bainii* que con *Emydops arctatus* o *Dicynodon lacerticeps* (Kammerer y Angielczyk, 2009). Los criptodóntidos engloban a algunos de los dicinodontes de mayor tamaño del Pérmico, como *Kitchinganomodon crassus* (Fig. 5 A), con tamaños comparables a los grandes stahleckériidos del Triásico (Maisch, 2002). Dos de las autapomorfias frecuentemente recuperadas en las filogenias son la presencia de protuberancias (*bosses*) pares en los nasales, y la presencia de una cresta postcaniniforme (Kammerer y Angielczyk, 2009; Kammerer et al., 2011). Los tres clados principales de criptodóntidos, definidos por Kammerer y Angielczyk (2009) son:

- Rhachiocephalidae: todos los taxones más cercanamente emparentados con *Rhachiocephalus magnus* que con *Oudenodon bainii* o *Geikia elginensis*.
- Oudenodontidae: todos los taxones más cercanamente emparentados con *Oudenodon bainii* que con *Rhachiocephalus magnus* o *Geikia elginensis*.
- Geiikidae: todos los taxones más cercanamente emparentados con *Geikia elginensis* que con *Rhachiocephalus magnus* u *Oudenodon bainii*.

Los Dicynodontoidea (Fig 5 C-I, 6, 7), por su parte, son todos los taxones más cercanamente emparentados con *Dicynodon lacerticeps* que con *Oudenodon bainii* o *Emydops arctatus* (Kammerer y Angielczyk, 2009). Angielczyk et al. (2021) mencionaron las siguientes sinapomorfias para el clado: un proceso zigomático del escamoso sin borde doblado; borde palatal postcaniniforme sin una extensión en forma de quilla; contacto entre pterigoides y maxilar; presencia de cresta intertuberal; y repisa lateral del dentario bien desarrollada. Las relaciones filogenéticas dentro de este grupo son problemáticas, pero hay al menos dos grandes clados cuya monofilia está bien soportada, los Lystrosauridae y los Kannemeyeriiformes.

Los Lystrosauridae están definidos por Kammerer y Angielczyk (2009) como el clado que engloba a todos los taxones más cercanamente emparentados con *Lystrosaurus murrayi* que con *Dicynodon lacerticeps* o *Kannemeyeria simocephalus*. Los lystrosauridos son uno de los grupos de dicinodontes más emblemáticos y estudiados, y están caracterizados principalmente por el desarrollo de un rostro fuertemente inclinado ventralmente (Fig. 5 E). En cuanto a los Kannemeyeriiformes, son el foco de este trabajo de tesis y serán detallados en la siguiente sección.

Al igual que la mayor parte de las faunas de tetrápodos continentales de ese entonces, la extinción masiva de fines del Pérmico impactó severamente sobre los dicinodontes, pero sobrevivieron al menos cuatro linajes de teroquelonios: dos géneros de emydopoideos (*Kombuisia* y *Myosaurus*; Hammer y Cosgriff, 1981; Fröbisch, 2007; Fröbisch et al., 2010; Hancox et al., 2020), el listrosáurido *Lystrosaurus* (Botha y Smith, 2020), y los Kannemeyeriiformes. Estos últimos fueron los protagonistas de la segunda mayor radiación de los Dicynodontia durante el Triásico Medio-Tardío (Fröbisch, 2009).

1.2.1. Kannemeyeriiformes

Los Kannemeyeriiformes se definen filogenéticamente como el clado que comprende a *Kannemeyeria simocephalus* y a todos los taxones más cercanamente emparentados a esta especie que con *Lystrosaurus murrayi* o *Dicynodon lacerticeps* (Fig. 3) (Kammerer et al., 2013). Los registros inequívocos más antiguos aparecen en varios sitios de Pangea posiblemente a partir del Anisiano temprano:

- Sudáfrica: ZA de *Cynognathus*, Subzona de *Trirachodon-Kannemeyeria*, niveles medios de la Formación Burgersdorp (por ej., Renaut, 2000; Hancox et al., 2020).
- Namibia: Formación Omingonde inferior (por ej., Damiani et al., 2007)
- Tanzania: Formación Kingori superior y Miembro Lifua inferior (Kammerer et al., 2017)
- Antártida: miembro superior de la Formación Fremouw (Smith et al., 2020)
- China: Formación Ermaying inferior (por ej., Liu, 2022)
- Rusia: niveles inferiores del Horizonte “Donguz” (por ej., Kalandadze, 1970)

Previo a estos registros, la historia evolutiva temprana de los Kannemeyeriiformes es enigmática, con un gran linaje fantasma que se extiende a lo largo de todo el Triásico Inferior y parte del Pérmico. Dos candidatos para reducir este hiato son *Sungeodon kimkraemerae*, de la Formación Jiucayuan (Triásico Inferior del noroeste de China) y *Repelinosaurus robustus* de la Formación Purple Claystone de Laos, con una edad controversial triásica inferior o pérmica (Maisch y Matzke, 2014; Olivier et al., 2019; Liu, 2020).

Dentro de los Kannemeyeriiformes, las relaciones filogenéticas han sido históricamente inestables, lo que dificulta una delimitación confiable de los grupos internos. La mayor parte de los autores reconocen tres grandes grupos: Shansiodontidae, Kannemeyeriidae y Stahleckeriidae. Sin embargo, sus interrelaciones filogenéticas siguen siendo controvertidas, y aún no existe consenso sobre la monofilia de los dos primeros grupos. Algunos análisis recuperaron un Shansiodontidae monofilético y un grado “kannemeyeriido” en la base de Stahleckeriidae (por ejemplo, Kammerer et al., 2011, 2013; Sulej y Niedźwiedzki, 2019); otros, por el contrario, recuperaron un arreglo

parafiletico de "shansiodontidos" en la base de Kannemeyeriiformes y un Kannemeyeriidae monofilético (por ej., Angielczyk et al., 2017; Kammerer, 2018, 2019; Kammerer et al., 2019; Kammerer y Ordoñez, 2021).

Los stahleckeriidos son el único grupo de Kannemeyeriiformes que ha sido consistentemente recuperado como monofilético en la mayoría de los análisis filogenéticos recientes (por ej., Kammerer et al., 2013; Angielczyk et al., 2017). Por este motivo, Kammerer et al. (2013) dieron una definición formal del mismo, como el clado que comprende al ancestro común más reciente de *Placerias hesternus* y *Stahleckeria potens*, y todos sus descendientes, excluyendo específicamente a *Shansiodon wangi* y *Kannemeyeria simocephalus*. Los stahleckeriidos, a su vez, se subdividen en dos clados principales: los Placeriinae, definidos como todos los taxones más cercanamente emparentados con *Placerias hesternus* que con *Stahleckeria potens*; y los Stahleckeriinae, definidos a la inversa, como todos los taxones más relacionados con *Stahleckeria potens* que con *Placerias hesternus*. En América del Sur, el único registro confirmado de stahleckeriidos corresponde al clado Stahleckeriinae. Sin embargo, la presencia de placeriinos se ha documentado en otras secuencias gondwánicas, tales como la Formación Ntawere de Zambia, correlacionable con la Formación Chañares de Argentina y la Secuencia Pinheiros-Chiniquá de Brasil (Cox, 1969; Angielczyk et al., 2014). Como se detallará en la Sección 1.3.1, el registro aparentemente abundante de *Dinodontosaurus* en la Secuencia Pinheiros-Chiniquá se basa en gran medida en la identificación de colmillos en el material craneano, mientras que la presencia de un proceso caniniforme edéntulo es empleada para justificar su asignación a alguno de los stahleckeriinos conocidos de esta secuencia (*Stahleckeria*, *Sangusaurus*). Sin embargo, los placeriinos son el único grupo de stahleckeriidos en el cual algunos miembros presentan colmillos. Considerando esta problemática, en varios pasajes de esta tesis se utilizará el término "Kannemeyeriiformes no-Stahleckeriinae" (en lugar de no-Stahleckeriidae) para reflejar tanto la inestabilidad filogenética que afecta a la mayoría de los grupos de kannemeyeriiformes (con excepción de los stahleckeriinos) como a las incertidumbres taxonómicas del registro sudamericano, especialmente en el marco de la discusión taxonómica sobre el género *Dinodontosaurus* (véase más abajo).

1.2.1.1. Los Kannemeyeriiformes sudamericanos y su taxonomía problemática

En América del Sur, los Kannemeyeriiformes son conocidos en las siguientes unidades del oeste de Argentina y sur de Brasil (Figs. 8, 9):

➤ Brasil

- **Supersecuencia Santa María (Triásico Medio a Superior)**

- **Secuencia Pinheiros-Chiniquá:** se reconocen actualmente los taxones *Dinodontosaurus tener*, *Stahleckeria potens* y *Sangusaurus* sp. (von Huene, 1935; Tupí-Caldas, 1936; Romer, 1943; Romer y Price, 1944; Cox, 1965; Kammerer y Ordoñez, 2021).
- **Secuencia Candelária:** sólo se reconoce la especie *Jachaleria candelariensis* (Araújo y Gonzaga, 1980; Vega-Días y Schultz, 2004; Martinelli et al., 2020; Kammerer y Ordoñez, 2021).

➤ **Argentina**

● **Bloque de San Rafael (Triásico Medio a Superior)**

- **Grupo Puesto Viejo (Formaciones Quebrada de los Fósiles y Río Seco de la Quebrada):** en la unidad inferior, la Formación Quebrada de los Fósiles, se registra la especie *Kannemeyeria aganosteus* y material indeterminado de *Tetragonias*, mientras que en la unidad suprayacente, la Formación Río Seco de la Quebrada, actualmente sólo se reconoce la especie *Acratophorus argentinensis* (Bonaparte, 1965, 1966, 1981; DeFauw, 1993; Renaut y Hancox, 2001; Domnanovich y Marsicano, 2012; Kammerer y Ordoñez, 2021).

● **Cuenca Cuyana (Triásico Medio)**

- **Formación Cerro de las Cabras:** sólo se reconoce la especie *Vinceria andina* (Bonaparte, 1969; Domnanovich y Marsicano, 2012; Kammerer y Ordoñez, 2021).

● **Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión (Pérmico superior a Triásico Superior)**

- **Formaciones Chañares, Ischigualasto y Los Colorados:** para la Formación Chañares (Ladiniano–Carniano temprano) actualmente se reconoce la especie *Dinodontosaurus brevirostris* y *stahleckeri* indet. (para algunos autores *Stahleckeria* sp.), mientras que en las formaciones Ischigualasto (Carniano tardío–Noriano temprano) y Los Colorados (Noriano temprano–Noriano tardío) se registran las especies *Ischigualastia jenseni* y *Jachaleria colorata*, respectivamente (Cox, 1962, 1965, 1968; Bonaparte, 1970; Domnanovich, 2010; Mancuso e Irmis, 2020; Ordoñez et al., 2020; Kammerer y Ordoñez, 2021; Escobar et al., 2021, 2023).

La taxonomía alfa y las relaciones filogenéticas de los kannemeyeriiformes sudamericanos han sido objeto de varias controversias durante décadas. Si bien algunas especies, como *Stahleckeria potens*, *Ischigualastia jenseni* y *Jachaleria candelariensis*, se han mantenido relativamente estables en

el tiempo, las descripciones se sustentan principalmente en los trabajos originales de hace más de 40 años (von Huene, 1935; Cox, 1965; Araújo y Gonzaga, 1980). Algunos taxones aún carecen de una descripción anatómica formal, como *Jachaleria colorata* Bonaparte, 1970 o *Kannemeyeria aganosteus* Kammerer y Ordoñez, 2021. Otros tienen una historia taxonómica y nomenclatural intrincada, como es el caso de *Acratophorus* (= “*Kannemeyeria*”) *argentinensis* (Bonaparte, 1965) (Bonaparte, 1966; Renaut y Hancox, 2001; Maisch, 2021) y especialmente el género *Dinodontosaurus* Romer, 1943, el cual es objeto de estudio en la presente tesis. Recientemente, la exhaustiva revisión llevada a cabo por Kammerer y Ordoñez (2021) ha constituido un punto de inflexión para resolver estos conflictos taxonómicos. Estos autores pusieron un grado de énfasis especial a la discusión taxonómica sobre los Kannemeyeriiformes del Grupo Puesto Viejo y los stahleckériidos *Ischigualastia jenseni* y *Stahleckeria potens*. No obstante, le han dedicado relativamente menos espacio a taxones históricamente problemáticos, como los géneros *Dinodontosaurus*, *Vinceria* y *Jachaleria*, por lo que el conocimiento sobre estos taxones continúa teniendo una pobre resolución.

El caso puntual de la Formación Chañares constituye un ejemplo paradigmático de algunas de las controversias e incertezas taxonómicas mencionadas en el apartado anterior. Desde las primeras descripciones de los Kannemeyeriiformes de esta unidad en la década de 1960, sólo se ha publicado un número limitado de información novedosa. A pesar de la gran cantidad de especímenes reportados desde ese entonces (desde huesos aislados hasta esqueletos completos), la investigación sobre este grupo ha estado atravesada por la discontinuidad en los estudios taxonómicos y la escasez de descripciones osteológicas detalladas. De este modo, sólo se han discutido características anatómicas aisladas, en función del esquema taxonómico empleado por cada autor, y con un sesgo marcado a unos pocos caracteres craneales, en detrimento de la anatomía postcraneana y mandibular. Vale aclarar que el estudio taxonómico de los Kannemeyeriiformes de la Formación Chañares no puede abordarse en forma completamente independiente al registro de la Secuencia Pinheiros-Chiniquá (representado por la Zona de Asociación de *Dinodontosaurus*) del Sur de Brasil (Schultz et al., 2020), con la cual históricamente tiene sólidas vinculaciones desde el punto de vista crono- y bioestratigráfico (ver sección “Marco geológico y bioestratigráfico” para más detalles). En consonancia con esto, las discusiones taxonómicas sobre los Kannemeyeriiformes de ambas unidades tienen un alto grado de interrelación y varios elementos en común y, tal como lo explicitan Kammerer y Ordoñez (2021), conforman un universo común de análisis. Esto agrega un elemento más de complejidad para efectuar una revisión taxonómica de los dicinodontes de la Formación Chañares.

1.3. El Ladiniano-Carniano temprano de América del Sur como caso de estudio: los Kannemeyeriiformes de la Formación Chañares y la Secuencia Pinheiros-Chiniquá

Para entender en profundidad la complejidad de esta problemática, se presenta a continuación una reseña exhaustiva pero indispensable sobre la historia taxonómica de los Kannemeyeriiformes del Ladiniano-Carniano de América del Sur. En esencia, el abordaje de la problemática taxonómica de la Formación Chañares/Secuencia Pinheiros-Chiniquá implica dos líneas de acción:

- **La revisión taxonómica de los kannemeyeriiformes no-stahleckeriinos:** esto se traduce en revisar la taxonomía del género *Dinodontosaurus* Romer, 1943, uno de los taxones de Kannemeyeriiformes más conflictivos y pobremente definidos, con una historia taxonómica con varias sinonimizaciones, conflictos nomenclaturales y ambigüedades.
- **La revisión taxonómica de los miembros de la subfamilia Stahleckeriinae:** hasta hace poco, este aspecto estaba restringido a la Secuencia Pinheiros-Chiniquá, específicamente en *Stahleckeria potens* y algunas especies nominales hoy consideradas como sus sinónimos junior (e.g., *Barysoma/Stahleckeria lenzii*, *Stahleckeria impotens*). Sin embargo, recientemente se ha dado a conocer en esta unidad el primer registro del género *Sangusaurus* fuera de Tanzania y Zambia, y en la Formación Chañares se identificaron los primeros elementos postcraneos de stahleckeriinos, muy similares a *Stahleckeria* (Mancuso e Irmis, 2020; Escobar et al., 2021 —ver también capítulo 5 de esta tesis—).

1.3.1. Kannemeyeriiformes no-Stahleckeriinae: historia y problemática taxonómica del género *Dinodontosaurus* (Tabla 3 de Anexo)

Primeros hallazgos en la región de Chiniquá, São Pedro do Sul (1935-1936). Los primeros ejemplares putativos de *Dinodontosaurus* fueron colectados en la campaña liderada por Friedrich von Huene en 1928-1929 en el Estado de Rio Grande do Sul, sur de Brasil, y publicados por el mismo autor unos años después (von Huene, 1935). Este material estaba conformado por más de un centenar de elementos aislados o fragmentarios, provenientes de unos 14 yacimientos en los alrededores de la localidad de Chiniquá (Municipio de São Pedro do Sul) (Fig. 10 A, B). Estos yacimientos estaban agrupados en 3 sitios principales, correspondientes a distintos *sangas*¹: 1) una al sur de la “Wegsanga de Abel Luiz Silva” (excavación o “Grabung” 38 y un hallazgo o “Fundstelle” innominado); 2) la “Cynodontier Sanga” o “Sanga de Theotonio Béles Xavier” (Excavación o “Grabung” 39, hallazgos o “Fundstellen” 1040, 1043, 1044, 1045, 1050, 1055, 1063, 1065 y 1069); y 3) la “Baum-Sanga de Abel Luís Silva” (excavaciones o “Grabungen” 42 y 44). Para un inventario exhaustivo de los elementos encontrados en cada yacimiento ver Tabla 1 del Anexo.

¹ El término *sanga* hace referencia a afloramientos relativamente pequeños en terrenos baldíos o *badlands*, originados por erosión hídrica y cubiertos por vegetación, y que son característicos del paisaje de Rio Grande do Sul (Beltrão, 1965; Martinelli et al., 2016).

von Huene (1935) descartó que todos estos materiales pertenecieran al género *Stahleckeria*, el dicinodonte de gran tamaño que ya había sido descrito en base a elementos provenientes de la “Baum-Sanga” (excavaciones o “Grabungen” 43, 44 y 45). En su lugar, los asignó con cierto reparo al género *Dicynodon*, que en un contexto histórico dominado por la tradición sistemática de Broom constituía el gran taxón “cesto de basura” para formas generalizadas de dicinodontes (para una reseña detallada ver Kammerer et al., 2011). De este modo, von Huene (1935) describió dos especies nuevas: *Dicynodon tener* y *Dicynodon turpior*.

Dentro de *Dicynodon tener*, von Huene (1935) incluyó elementos de los “Grabungen” 39 (Fig. 10C) y 44, los “Fundstellen” 1043, 1044, 1045, 1050 y el “Fundstelle” innominado al sur de la “Wegsanga” (ver Tabla 1 del Anexo). Una proporción importante de este material consiste en elementos craneanos y mandibulares: parte de un techo craneano (preparietal y ambos frontales articulados), dos maxilares (uno de ellos con colmillo o *tusk*), un colmillo aislado, un postorbital, un yugal, tres escamosos, un supraoccipital, un vomer, un dentario y fragmentos indeterminados. El postcráneo, por su parte, está representado básicamente por vértebras, costillas, dos escápulas, dos húmeros y un ilion. Según von Huene (1935), *D. tener* se diferenciaba de *Stahleckeria* en la presencia de preparietal, frontales alargados de ancho uniforme, maxilares con colmillos, y la morfología del húmero y del proceso acromial de la escápula.

Dicynodon turpior, por su parte, comprendía elementos de los “Grabungen” 38, 39, 42 y 44 y los “Fundstellen” 1040, 1044, 1045, 1055, 1063, 1065 y 1069 (ver Fig. 10E y Tabla 1 del Anexo). En este caso, la mayor proporción de elementos corresponden al postcráneo: alrededor de 18 elementos vertebrales, varias costillas, cuatro escápulas, cuatro clavículas, siete húmeros y varios fragmentos humerales, dos ulnas, un radio, un ilion, un isquion, cuatro fémures, tres tibias, dos fíbulas, dos huesos largos indeterminados y una falange, entre otros fragmentos. El material craneano, muy escaso y fragmentario, consiste en un basisfenoides, un basioccipital, un frontal, seis escamosos, dos maxilares con colmillo, un colmillo aislado, un cuadrado y dos articulares. En este caso, la justificación taxonómica de von Huene (1935) fue incluso más escueta, diferenciando a *D. turpior* de *D. tener* sólo por el mayor tamaño de los elementos y la morfología de los colmillos, aunque sin descartar la posibilidad de que sean sinónimos.

Casi por la misma fecha de la publicación de *D. tener* y *D. turpior*, se hallaron los primeros restos craneanos relativamente completos. Según la información en Beltrão (1965), el material fue colectado en 1935 por Vicentino Prestes de Almeida en la región de Chiniquá, presuntamente en la “Cynodontier Sanga” donde von Huene halló parte de sus materiales (ver más arriba). El cráneo y mandíbula de este ejemplar (identificado como MCT R530; ver Cox, 1968) fueron pobremente descritos y figurados por Tupí-Caldas (1936); sin embargo, le sirvió de base para designar la especie *Diodontosaurus pedroanum* (Fig. 10D). Tupí-Caldas (1936) también mencionó huesos postcraneanos

asociados con el cráneo y mandíbula (2 húmeros, 2 ulnas y un escapulocoracoides), aunque sin dar mayor información al respecto. MCT R530 (y el género y especie al que da nombre—*Diodontosaurus pedroanum*—) sería ignorado por la mayoría de las revisiones posteriores, incluso por Romer (1943) al designar un género con un nombre casi idéntico (*Dinodontosaurus*). Beltrão (1965) publicó ilustraciones de material adicional tomadas de las notas de Tupí-Caldas, aunque sin especificar cuánto de este material pertenece a MCT R530. Por su parte, Cox (1968) consideró a *Diodontosaurus pedroanum* como *nomen nudum* en base a la descripción poco informativa de Tupí-Caldas (1936). Finalmente, el nombre genérico *Diodontosaurus* Tupí-Caldas, 1936 fue suprimido por la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1995) debido a la petición de Lucas (1992) de conservar *Dinodontosaurus* Romer, 1943. Más allá de estas controversias nomenclaturales, el espécimen MCT R530 continúa hasta el día de hoy sin ser adecuadamente estudiado.

Hallazgos en la región de Pinheiro, Candelária (1936-1965). Durante 1936 y 1937, un gran número de ejemplares de dicinodontes fueron colectados por L. I. Price y T. E. White, en la campaña del *Museum of Comparative Zoology* de Harvard en el Estado de Rio Grande do Sul (Cox, 1965). Estos materiales provinieron principalmente de dos áreas fosilíferas (Fig. 11): a) una a unos 10 km al sur de la ciudad de Candelaria, en el municipio de Candelária, cerca del poblado de Pinheiro (mencionado erróneamente como “Pinheiros” en la mayor parte de la literatura, ver Martinelli et al., 2017), en los terrenos de “Chico Moraes”, en las *sangas* “n°1”, “n°2”, “n°3” y “Sanga do Janguta”; y b) otra alrededor de 18 km al sudoeste de la misma ciudad, en el “Sanga do Ribeiro” (Cox, 1965; Barberena, 1977; ver Tabla 2 de Anexo).^{2,3} Autores como Barberena (1977) y Martinelli et al. (2017) agruparon a todo este conjunto de afloramientos dentro de la denominada región de Pinheiro, por la ciudad alrededor de la cual están distribuidos, y en particular, estos últimos autores discutieron la problemática de las localidades históricas y proveniencia de los materiales. Sin embargo, la “Sanga do Ribeiro” se encuentra mucho más cerca de Bom Retiro, otra localidad fosilífera importante mencionada por Martinelli et al. (2017). De los materiales colectados por Price y White, MCZ VPRA-1688 sirvió de base para la descripción de *Stahleckeria lenzii* Romer y Price 1944, mientras que Romer (1943) designó al espécimen MCZ VPRA-1670 (Fig. 11C, F) como holotipo de un nuevo género y especie: *Dinodontosaurus oliveirai*.

Basándose únicamente en MCZ VPRA-1670, Romer (1943) consideró a *Dinodontosaurus* un género monotípico, compuesto sólo por *D. oliveirai* (Fig. 11F). Asimismo, brindó una serie de

² Cox (1965) tomó los datos de colecta de la libreta de campo de White, en la que la distancia de los sitios fosilíferos está exagerada (unos 15 km desde Candelaria para los *sangas* “n°1”, “n°2”, “n°3” y “Sanga do Janguta”, y cerca de 30 km desde Candelaria para la “Sanga do Ribeiro”). Sin embargo, la georreferenciación de estos afloramientos en Google Earth, gracias al mapa brindado por Barberena (1977: fig. 3), permite estimar distancias reales considerablemente menores, que son las aquí presentadas.

³ La “Sanga do Ribeiro” es erróneamente referida por Cox (1965) como “Sanga do Ribiero”.

características diagnosticas a nivel craneano (tamaño mediano —364 mm de largo craneano—; maxilares con colmillos o *tusks*; región preorbital alargada; techo craneano comprimido, postorbitales estrechamente cercanos entre sí, parte dorsal de occipucio inclinada anteroventralmente; nasal sin ornamentación; y barra intertemporal relativamente baja, sin formación de una “cresta sagital”). Con posterioridad, Cox (1965) adicionó a *Dinodontosaurus* el resto de los especímenes colectados por Price y White (MCZ VPRA-1628 —Fig. 11C—, 1677-1679, 1687, 1692, 1757-1759, 3105-3109, 3112 y 3114), ampliando mucho más el rango de tamaños (con largos craneanos desde 78 mm en un presunto juvenil, hasta el 400 mm en el ejemplar más grande). Cox (1965) ya reconocía en este conjunto un grado considerable de variación, pero atribuyó la misma a fractura, deformación tafonómica y falta de preparación, considerando que las proporciones y patrón sutural justificaban su agrupamiento en una misma especie. No obstante, resulta llamativo un pasaje de la libreta de campo de White transcripto textualmente por Cox (1965), donde se hace hincapié en las diferencias entre la “Sanga do Ribeiro” (=región de Bom Retiro) y las sangas cercanas a Chico Morais (=región de Pinheiro), incluso a nivel fosilífero: “*There seems to be little in common between this sanga and those at Chico Morais. Even the fossils look different*” [Parece haber poco en común entre esta sanga y aquellas de Chico Morais. Incluso los fósiles parecen diferentes].

Cox (1965) incluso consideró que los materiales de *Dinodontosaurus* colectados por Price y White eran morfológicamente idénticos a los de *Dicynodon turpior* descritos por von Huene (1935) en la región de Chiniquá. En consecuencia, estableció la nueva combinación *Dinodontosaurus turpior*, considerando a *D. oliveirai* sinónimo junior de ésta, y designó como “lectotipo” (invalidado posteriormente por Lucas y Harris, 1996; ver más adelante) a un conjunto de materiales postcraneanos (varios elementos vertebrales, costillas, fragmentos escapulares, ambas clavículas y húmeros, ulna izquierda, radio derecho, fragmentos de fémur, tibia izquierda y fibula izquierda) provenientes de la excavación o “Grabung” 42 de von Huene (1935). El principal argumento de Cox para esta sinonimización se centraba en la comparación de primera mano con un húmero derecho casi completo, figurado por von Huene (1935) en vista ventral (Fig. 12A). La identificación precisa de este húmero ha sido considerablemente esquiva en la literatura: como bien señaló Cox (1965, p. 475), en la figura de von Huene (1935: pl. 10, fig. 8) se lo mencionó como proveniente del hallazgo o “Fundstelle” 1055 (y el hueso en sí tiene inscripto el número 1055), pero en el cuerpo del texto de ese trabajo no se menciona ningún húmero para esa localidad. Cox (1965) asumió un posible error de von Huene y basándose en las descripciones originales de la publicación (von Huene, 1935: p. 85) atribuyó la procedencia más probable del húmero “1055” a la excavación o “Grabung” 42 (esto es, al “lectotipo” de *Dinodontosaurus turpior*), a pesar de que según el texto el húmero más completo no correspondería al lado derecho sino al izquierdo. Hasta el momento, la única figura confiable de este húmero enigmático era la ilustración en vista ventral de von Huene, y recientemente Kammerer y Ordoñez

(2021) han dado a conocer el número de repositorio actualizado (GPIT-PV-47000; ver Fig. 12). Lucas y Harris (1996) volverían a discutir este punto, pero en base a un material equivocado (ver en la pág. 25).

Considerando todo el material de *Dinodontosaurus turpior*, Cox (1965) llevó a cabo la descripción más detallada hasta el momento del género *Dinodontosaurus*. Si bien escogió como “lectotipo” a los materiales del “Grabung” 42, la mayor parte de la descripción del cráneo de *D. turpior* se basó, al igual que Romer (1943), en MCZ VPRA-1670 (recurriendo también a MCZ VPRA-1687). Incluso hasta el día de hoy, el trabajo de Cox (1965) se mantiene como la principal referencia anatómica disponible para el género. Varios puntos de la diagnosis de Cox (1965) eran similares a la diagnosis original de Romer (1943) (presencia de colmillos, alargamiento preorbital marcado, ausencia de protuberancias u ornamentación en el techo craneano, barra intertemporal baja). Si bien no hizo referencia directa a la inclinación de la parte dorsal del occipucio, en su lugar mencionó una transición abrupta entre el mismo y el techo craneano. Mas allá de esto, la ampliación del hipodigma de *Dinodontosaurus* permitió a Cox expandir la diagnosis del género. Se adicionaron los siguientes caracteres craneanos y mandibulares: región interorbital ancha; barra intertemporal estrecha, con sección transversal en forma de “V invertida”, con participación del interparietal pero no de los postorbitales y escamosos; rostro con sección transversal rectangular, y extremo romo; poca participación del frontal en la órbita; preparietal presente; fenestras temporales cortas anteroposteriormente; expansión lateral marcada del escamoso lateralmente al arco zigomático; región occipital ancha y baja; tabular ausente; tendencia a reducción de ectopterigoides; contribución del maxilar al margen de las coanas; proyección cónica sobre la superficie dorsal del paladar; y proceso retroarticular bien desarrollado. A nivel postcraneano, Cox (1965) agregó estas características: números vertebrales (23-24 presacras, probablemente 5 cervicales, 5 sacras, probablemente 15 caudales); escápula sin espina escapular, y acromion dirigido anteriormente; foramen coracoideo circunscripto al precoracoides; cresta ventral alta en interclavícula; esternón redondeado; húmero con cresta deltopectoral masiva, tróclea y capitulum muy desarrollados, y entepicóndilo proyectado más distalmente que el ectepicóndilo; olecranon osificado independientemente a la ulna; proceso postacetabular de ilion bien desarrollado; lámina puboisquiádica posteroventral al ilion; tubérculo púbico fuerte; y cabeza femoral poco diferenciada.

Cox (1965) también transfirió al género *Dinodontosaurus* los materiales de *Dicynodon tener*, la otra especie descrita por von Huene (1935). Cox (1965) sólo reconoció unas pocas diferencias con *D. turpior*: menor tamaño relativo, mayor contribución del frontal a la órbita, patrón sutural del techo craneano a la altura de los frontales y región pineal, grado de curvatura de la hoja escapular y caracteres del húmero (morfología de la región cercana al foramen entepicondilar, capitulum y tróclea no diferenciados, y entepicóndilo no proyectado más allá del ectepicóndilo). Cox (1965) señaló

similitudes en el patrón sutural del techo craneano con un ejemplar presuntamente juvenil de *D. turpior* (MCZ-VPRA 1677), sugiriendo la posibilidad de que el material del “Grabung” 39 podría corresponder en realidad a un juvenil de esta última especie. No obstante, asignó provisoriamente todo este material a una segunda especie de *Dinodontosaurus*, dando lugar a la nueva combinación *Dinodontosaurus tener*.

Hallazgos en la Formación Chañares (1964-1968). Durante 1964 y 1965, 18 especímenes de dicinodontes fueron hallados en la Formación Chañares, en el marco de las campañas conjuntas del Museo de La Plata y el Museum of Comparative Zoology de Harvard, lideradas por Alfred S. Romer (Romer, 1966; Romer y Jensen, 1966; Cox, 1968). Con base en estos ejemplares, Cox (1968) nombró un nuevo género y especie, *Chanaria platyceps*, y dos nuevos representantes del género *Dinodontosaurus*, *D. brevirostris* y *D. platygnathus* (sumándolas de este modo a *D. turpior* y *D. tener* de Brasil) (Fig. 13). De estos taxones, sólo brindó una diagnosis genérica de *Chanaria*. Asimismo, ocho ejemplares quedaron sin determinar, aunque Cox (1968) sugirió que uno de ellos (MCZ-VPRA 3459, un escapulocoracoides y clavícula izquierdos) podría representar un cuarto taxón.

Chanaria platyceps fue designada en base al único ejemplar PULR-V 14 (ex MLP 65-XI-14-3, ver Cox, 1968)⁴ (Fig. 13A), el cual fue hallado “*about 6 miles east of the point where the Chañares River emerges into the Campo de Talampaya*” [cerca de 6 millas [~9,7 km] al este de punto donde emerge el Río Chañares en el Campo de Talampaya] (Cox, 1968: p. 2). PULR-V 14 consiste en un cráneo fragmentario, con varias regiones faltantes y restauradas en yeso [ver detalles en Capítulo 5 (“Paleontología Sistemática”)]. A pesar de su estado de preservación, Cox (1968) reconoció algunas características de PULR-V 14 que lo llevaron a diferenciar al nuevo género: colmillos orientados anteroventralmente, lagrimales contactando con el septomaxilar, frontales con un proceso anterior rectangular, prefrontal de gran tamaño, barra intertemporal cóncava en sección transversal y con mayor contribución del postorbital, y fenestra temporal ancha.

Dinodontosaurus brevirostris, por su parte, fue nombrado en base al holotipo PULR-V 15 (ex MLP 65-XI-14-4, ver Cox, 1968) (Fig. 13C), al que Cox (1968) asignó idéntica procedencia geográfica que PULR-V 14. PULR-V 15 consiste en un cráneo parcialmente preservado, con varias áreas dañadas o incompletas (ej., rostro, procesos caniniformes, colmillos, sector izquierdo del cráneo, gran parte del paladar y basicráneo, área occipital y suspensorial). Cox (1968) también refirió a esta especie los especímenes MCZ VPRA-3452-3457 y BYU-120. La descripción de *D. brevirostris* se hizo principalmente sobre la base del holotipo PULR-V 15 y el ejemplar MCZ VRPA-3454 (un presunto

⁴ Los holotipos de las tres especies nominales de la Fm. Chañares (*Chanaria platyceps*, *Dinodontosaurus brevirostris*, y *D. platygnathus*) fueron originalmente alojados en la Colección de Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata (MLP), aunque años después fueron trasladados a la provincia de La Rioja y redepositados en la colección de Paleontología de Vertebrados del Museo de Ciencias Antropológicas y Naturales, en la Universidad Nacional de La Rioja (PULR-V)

juvenil). Aunque no proporcionó una diagnosis formal de la especie, Cox (1968) discutió las similitudes y diferencias con las formas cogenéricas de Brasil, básicamente con los ejemplares de *D. turpior* de la región de Pinheiro (por ej., MCZ VRA-1670). De este modo, justificó la pertenencia a *Dinodontosaurus* en base a una región temporal corta anteroposteriormente y una barra intertemporal estrecha. También discutió características que diferenciarían a *D. brevirostris* de los ejemplares de *D. turpior*: postorbitales extendidos posteriormente al foramen pineal, rostro corto, colmillos dirigidos ventralmente, y lagrimales contactando con el septomaxilar. Sin embargo, en la misma publicación incluyó dentro de *D. turpior* a ejemplares del Museu de Ciências da Terra (MCT, Río de Janeiro, Brasil). Entre estos nuevos materiales referidos se encontraba MCT R530, el holotipo de *Diodontosaurus pedroanum* (Tupí-Caldas, 1936), especie a la cual Cox (1968) había considerado un *numen nudum*. Según Cox (1968: fig. 8E, F), los ejemplares del MCT presentaban una configuración del postorbital, proporciones rostrales y orientación del colmillo más acordes a los ejemplares de la Formación Chañares. Cox (1968) interpretó estas observaciones como producto de una alta variabilidad morfológica dentro del mismo género y afirmó que el alargamiento preorbital acentuado de los ejemplares de Pinheiro (como MCZ VPRA-1670), previamente considerado como diagnóstico de *Dinodontosaurus*, constituía un rasgo excepcional dentro del taxón. Cox (1968) terminó concluyendo que las únicas características que distinguían inequívocamente a *D. brevirostris* de *D. turpior* eran: narinas externas cercanas al borde anterior del premaxilar, y un ángulo marcado entre los procesos caniniforme y zigomático del maxilar. Vale mencionar que Cox (1968) nunca brindó una justificación adecuada para la inclusión de los especímenes del MCT (incluyendo MCT R530) dentro de *Dinodontosaurus*, y producto de esto, la diagnosis del género comenzó a tornarse más ambigua.

Si bien los ejemplares MCZ VPRA-3454 (que incluso sirvió de base para la descripción del paladar, basicráneo y región endocraneana de *Dinodontosaurus brevirostris*), MCZ VPRA-3455 y MCZ VPRA-3456 incluían material postcraneano, Cox (1968) no brindó una descripción de los mismos, sólo afirmando que su anatomía era congruente con los ejemplares de *D. turpior*. Estos materiales, se mantienen hasta el momento sin describir ni figurar.

La tercera especie descrita por Cox (1968) fue *Dinodontosaurus platygnathus*, sobre la base del único ejemplar PULR-V 03 (ex MLP 65-XI-14-5), hallado “about 1 ¼ miles north-north-west of the point where the Gualo River emerges from the Plano del Gualo” [cerca de 1,25 millas [~2 km] al nor-noroeste del punto donde emerge el Río Gualo desde el Plano del Gualo] (Fig. 13D). PULR-V 03 consiste en un fragmento de basicráneo y región suspensorial derecha, la mitad ventral de un rostro (con ambos colmillos) y una mandíbula casi completa. En la escueta descripción se lo asignó al género *Dinodontosaurus* sólo por el extremo romo del rostro y los colmillos dirigidos ventralmente, y a nivel específico sólo se consideró como diagnóstica la forma alargada y puntiaguda de la sínfisis mandibular (Cox, 1968: fig. 11). No obstante, ni PULR-V 14 (holotipo de *Chanaria platyceps*), ni PULR-V 15

(holotipo de *Dinodontosaurus brevirostris*) preservan la mandíbula, por lo que Cox (1968) sólo pudo realizar comparaciones con ejemplares de Brasil. En particular, consideró que la mandíbula de PULR-V 03 era casi idéntica al ejemplar MCT R149 de la Secuencia Pinheiros-Chiniquá, al cual refirió a *D. platygnathus*, sugiriendo de este modo una especie adicional compartida entre la Formación Chañares y los niveles de Brasil.

Sobre Keyser (1974) y Keyser y Cruickshank (1979). Keyser (1974) retomó el estudio del holotipo de *Dinodontosaurus platygnathus* (PULR-V 03) de los Chañares, identificando en el cuadrado la presencia de un proceso alargado anteriormente, contactando con la rama cuadrada del pterigoides. Según Keyser (1974), la presencia de este “proceso pterigoideo del cuadrado” es una característica compartida con PVL 3841 (el holotipo de *Jachaleria colorata* de la Formación Los Colorados, Noriano medio-superior, Triásico Superior), al igual que la forma de la sínfisis mandibular descrita por Cox (1968). Aun reconociendo el estado fragmentario y diferente ocurrencia estratigráfica de ambos especímenes, Keyser (1974) propuso la nueva combinación *Jachaleria platygnathus*⁵ y designó la subfamilia Jachalerinae para incluir a *J. colorata* y *J. platygnathus*.

En cuanto a las restantes especies de la Formación Chañares, Keyser (1974) sostuvo que el género *Chanaria* sólo se diferenciaba de *Dinodontosaurus* por el ancho relativo de la región intertemporal, a diferencia de Cox (1968) que consideraba un ancho similar en ambas especies. A su vez, este autor también refirió de manera arbitraria nuevos ejemplares a *Dinodontosaurus turpior*, esta vez de la colección de la Universidade Federal de Rio Grande do Sul (UFRGS) en Brasil, colectados en la región de Candelaria. Según Keyser (1974), estos materiales presentaban una alta variabilidad en el ancho intertemporal y en base a esto concluyó que el género *Chanaria* es sinónimo junior de *Dinodontosaurus*, y que la especie *D. brevirostris* es sinónimo junior de *C. platyceps*. De este modo, Keyser (1974) reconoció sólo dos taxones para la Formación Chañares: *Jachaleria platygnathus* y *Dinodontosaurus platyceps*. Cabe aclarar que Keyser (1974) nunca brindó detalles precisos sobre los ejemplares de la UFRGS, omitiendo incluso el número de colección de los mismos, aumentando la ambigüedad taxonómica de *Dinodontosaurus*.

Gran parte de las observaciones de Keyser (1974) fueron integradas en el esquema taxonómico de Keyser y Cruickshank (1979). Estos autores enmendaron las diagnósis previas de *Dinodontosaurus* (Romer, 1943; Cox, 1965), restringiéndola a unos pocos caracteres craneanos (tamaño mediano, rostro con sección cuadrangular y extremo romo, ausencia de protuberancias o *bosses* nasales, proceso temporal de postorbital corto, ausencia de tabulares y reducción del ectopterigoides). Dentro de

⁵ Keyser (1974) menciona erróneamente “*Jacheleria*” en lugar del nombre asignado por Bonaparte (1970), *Jachaleria*, y comete el mismo error al nombrar la subfamilia (“Jachelerinae”). A su vez, refiere sus figuras 5 y 6 -que indican la ubicación del proceso pterigoideo del cuadrado- al epíteto específico *platyceps* en lugar de *platygnathus*; Maisch, (2002: pág. 364) también hace referencia a este error.

Dinodontosaurus reconocieron las especies *D. turpior* y *D. tener* para Brasil, y *D. platyceps* y *D. brevirostris* para Argentina, a diferencia de Keyser (1974) que consideraba a las últimas dos como sinónimos. Asimismo, designaron un nuevo subclado dentro de la familia “Kannemeyeriidae” (que equivaldría a los actuales Kannemeyeriiformes): la subfamilia Dinodontosaurinae. Con respecto a PULR-V 03, Keyser y Cruickshank (1979) siguieron la postura de Keyser (1974), reconociendo la combinación *Jachaleria platygnathus* y la subfamilia Jachalerinae. De este modo, Keyser y Cruickshank (1979) reconocieron tres especies válidas en la Formación Chañares: *Dinodontosaurus platyceps*, *Dinodontosaurus brevirostris* y *Jachaleria platygnathus*

¿Chanaria en la ZA de *Dinodontosaurus* de Brasil? Araújo (1981) reportó el primer hallazgo de un ejemplar de *Chanaria* en el sur de Brasil en base al ejemplar MCP 1645, un cráneo parcial colectado por los hermanos Daniel y Abrahão Cargnin en 1976 (Fig. 14B). El sitio del hallazgo, según esta autora, es la zona lindera a la línea ferroviaria Porto Alegre-Santa Maria, a unos 3,5 km de la estación de tren Prof. Parreiras, al sudeste de la localidad de Melos (ex-Municipio de General Câmara). Estas referencias coinciden con la localidad fosilífera de Vale Verde reseñada por Martinelli et al. (2017, véase discusión en este trabajo). Araújo (1981) asignó los niveles portadores a la “Zona de Asociación de Therapsida” de Barberena (1977), identificada en la actualidad como Zona de Asociación de *Dinodontosaurus* (Langer et al., 2007; Martinelli et al., 2017; Schultz et al., 2020). Tomando como base a MCP 1645, Araújo adicionó algunos caracteres muy generalizados a la diagnosis original de *Chanaria* (Cox, 1968), que a su criterio permitían diferenciarla de *Dinodontosaurus*: largo rostral, ancho de los nasales, forma y posición de las órbitas, curvatura de la barra infraorbitaria y arco zigomático, y grado de desarrollo del preparietal. De la diagnosis original, Araújo (1981) conservó gran parte de las características diagnósticas reconocidas por Cox (1968) (orientación de los colmillos, contacto lagrimal-septomaxilar, prefrontal grande, forma de la barra intertemporal y ancho de la fenestra temporal), pero excluyó otros rasgos que consideró pobremente preservados, variables o muy generalizados (por ej., contribución relativa de los postorbitales a la barra intertemporal), y tampoco identificó los procesos anteriores rectangulares de los frontales.

El trabajo de Araújo (1981) presentaba algunas limitaciones a considerar: una descripción excesivamente sustentada en medidas y proporciones lineales; omisión de los números de colección de los ejemplares comparativos de *Dinodontosaurus*, tanto de Argentina como de Brasil; y la imposibilidad de revisar de primera mano el material de *Chanaria platyceps*, por lo que debió emplearse un calco en yeso del holotipo PULR-V 14, el cual a su vez ya presenta un alto grado de restauración (ver más arriba). Por último, Araújo (1981) no discutió las hipótesis previas de Keyser (1974) y Keyser y Cruickshank (1979) sobre la sinonimia de *Chanaria* y *Dinodontosaurus*, adhiriendo al esquema taxonómico original de Cox (1968). En una tesis inédita de maestría (Machado, 1992) se

referirían nuevos ejemplares de la Secuencia Pinheiros-Chiniquá al género *Chanaria* (e incluso a *Dinodontosaurus brevirostris*), pero con repercusión casi nula en las revisiones subsiguientes.

***Dinodontosaurus* como género monotípico.** La revisión de Lucas y Harris (1996) planteó varios argumentos que durante los siguientes 25 años gozaron de consenso generalizado. En primer lugar, cuestionaron los sintipos de las especies *Dinodontosaurus* (= *Dicynodon*) *turpior* y *Dinodontosaurus* (= “*Dicy.*”) *tener*, destacando el estado fragmentario y procedencia geográfica dispersa de los elementos originalmente descritos (ver apartado “Primeros hallazgos en la región de Chiniquá” y Tabla 1 del Anexo para más detalles), y argumentando que no es posible corroborar que cada conjunto de materiales pertenezca a un único individuo. En consecuencia, plantearon la invalidez de los lectotipos designados por Cox (1965) para cada taxón, proponiendo formalmente los suyos propios.

En el caso de *Dinodontosaurus* (= *Dicynodon*) *tener*, Lucas y Harris (1996) interpretaron como sintipo al conjunto de elementos descritos por von Huene (1935) en el “Grabung” 39. Sin embargo, consideraron que los elementos de esta excavación tenían diferentes tamaños y no podía corroborarse su pertenencia a un sólo individuo, por lo que decidieron restringir el lectotipo a los frontales y preparietal en articulación (bajo el número de colección GPIT-PV-47004; ver Kammerer y Ordoñez, 2021). A su vez, en GPIT-PV-47004 no reconocieron ninguna característica diagnóstica, considerándolo un *nomen dubium*, y atribuyeron el tamaño pequeño de *D. tener* a un estadio ontogenético temprano. En particular, hicieron referencia a una figura comparativa de Cox (1968: fig. 5), donde se observa un patrón sutural muy diverso en la región pineal de *Dinodontosaurus*, a tal punto que los ejemplares más semejantes a GPIT-PV-47004 pertenecían tanto a *D. turpior* como a *D. brevirostris*.

Lucas y Harris (1996) mostraron un enfoque similar con *Dinodontosaurus* (= *Dicynodon*) *turpior*, poniendo foco en los materiales del “Grabung” 42 considerados por Cox (1965) como el “lectotipo” de la especie, y específicamente el húmero derecho GPIT-PV-47000 (ver en la pág. 18-19). Según Lucas y Harris (1996), este húmero tiene una longitud comparable con el holotipo de *Dinodontosaurus oliveirai* (MCZ-VPRA 1670), mientras que la ulna asociada de esa misma excavación es sólo la mitad de largo que la de MCZ-VPRA 1670. En consecuencia, consideraron al “Grabung” 42 como una asociación de varios individuos, y restringieron el lectotipo de *Dinodontosaurus turpior* únicamente al húmero GPIT-PV-47000. A su vez, en base a este húmero, consideraron a *Dinodontosaurus turpior* como *nomen dubium*, argumentando que no había características diagnósticas que permitieran asignarlo a cualquiera de las especies de *Dinodontosaurus*, o incluso al mismo género (“ [...] *there are no features of the lectotype that allow diagnosis of a distinct species of Dinodontosaurus. This humerus could belong to any of the named species of Dinodontosaurus, and we therefore do not consider it diagnostic at the species level. Indeed, we believe*

that this humerus is not even diagnostic at the genus level.”) [no hay características en el lectotipo que permitan la diagnosis de una especie distintiva de *Dinodontosaurus*. Este húmero podría pertenecer a cualquiera de las especies nombradas de *Dinodontosaurus*, y por lo tanto no lo consideramos diagnóstico al nivel de especie. De hecho, creemos que este húmero ni siquiera es diagnóstico al nivel de género]. Este abordaje fue aceptado por los autores subsecuentes, si bien Kammerer y Ordoñez (2021) plantearon algunos cuestionamientos a este razonamiento. Tal como plantearon Lucas y Harris (1996), los materiales del “Grabung” 42 presentan una disparidad de tamaño evidente (comparar elementos de Fig. 10 E). Sin embargo, algo que las revisiones subsiguientes no repararon es que toda la argumentación de Lucas y Harris (1996) parte de una premisa inválida, ya que el húmero del “Grabung” 42 fue identificado erróneamente. Como puede apreciarse en la Fig. 12, el presunto húmero “derecho” del “Grabung” 42 figurado por Lucas y Harris (1996) fue confundido con el húmero izquierdo del holotipo de *Tetragonias njalilus* (GPIT-PV-31574), proveniente del Miembro Lifua Superior de los Manda Beds, el cual por otro lado tiene características diagnósticas muy marcadas (por ej., la presencia de una cresta deltopectoral muy aguzada) (ver Fig. 12C). Por lo tanto, el estatus taxonómico de *Dinodontosaurus turpior* sigue pendiente de una adecuada revisión.

Una vez planteada la invalidez de *Dicynodon tener* y *D. turpior*, a lo que se sumó la supresión de *Diodontosaurus* por la ICZN (1995), Lucas y Harris (1996) consideraron a *Dinodontosaurus oliveirai* Romer, 1943 como el único género y especie válido de kannemeyeriiforme no-stahleckeriino en Brasil. Con respecto a los ejemplares de la Formación Chañares, Lucas y Harris (1996) consideraron que *Chanaria* es sinónimo junior de *Dinodontosaurus*. Sin embargo, esta conclusión fue únicamente justificada sobre la base de la diagnosis original de Cox (1968), a la que consideraron indiferenciable de la de *Dinodontosaurus*, sin presentar una revisión de primera mano del material. En cuanto a *Dinodontosaurus brevirostris*, Lucas y Harris (1996) plantearon que los pocos caracteres reconocidos como diagnósticos por Cox (1968) eran igualmente variables en algunos ejemplares de la especie brasileña, profundizando la hipótesis de Cox (1968) de alta variabilidad morfológica dentro de *Dinodontosaurus*. En consecuencia, consideraron también a *D. brevirostris* como sinónimo junior de *D. oliveirai* y a *Dinodontosaurus* como un género monotípico para la Formación Chañares y la Secuencia Pinheiros-Chiniquá. Langer et al. (2007) adoptarían el mismo esquema, pero empleando la combinación *Dinodontosaurus pedroanum*, ya que, si bien *Diodontosaurus* fue suprimido, la especie *D. pedroanum* se mantiene válida y con prioridad sobre *D. oliveirai*. Al igual que con *Chanaria platyceps*, las conclusiones de Lucas y Harris (1996) sobre el estatus de *D. brevirostris* prescinden de la examinación directa del material, basándose únicamente en la información publicada originalmente por Cox (1968), específicamente las figs. 5 y 8 de esa contribución (ver Fig. 14A). Asimismo, se da por sentada, sin cuestionamiento, la asignación de los ejemplares del MCT a la especie brasileña.

Finalmente, estos autores también ignoraron la discusión del estatus taxonómico de *Dinodontosaurus* (= *Jachaleria*) *platygnathus*.

Últimos años: 2006-2021. En los años subsiguientes a la revisión de Lucas y Harris (1996) hubo pocos intentos de retomar la problemática taxonómica de *Dinodontosaurus*. Rogers et al. (2001) comentaron brevemente el estatus de *Dinodontosaurus* (= *Jachaleria*) *platygnathus*, considerando que la presencia de colmillos en PULR-V 03 era evidencia suficiente para descartar su pertenencia a *Jachaleria*.

Morato (2006), en su tesis doctoral, también discutió brevemente algunas cuestiones nomenclaturales y taxonómicas, más allá de que este trabajo está enfocado en biomecánica y morfología funcional. Este autor aceptó en líneas generales la monotipia de *Dinodontosaurus* propuesta por Lucas y Harris (1996), aunque decidió utilizar la combinación *Dinodontosaurus turpior*; por otro lado, *Dinodontosaurus platygnathus* fue considerado como *nomen dubium*. Morato (2006: Tabla 1) adicionó alrededor de una veintena más de ejemplares al género *Dinodontosaurus*, provenientes de distintos repositorios de Brasil (Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Pontificia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Museu Padre Daniel Cargnin) (ver Fig. 14 C, D). La mayor parte de este conjunto correspondía al material estudiado por Machado (1992).

En cuanto a los ejemplares de la Formación Chañares, Domnanovich (2010) también trató el estatus de *Dinodontosaurus* en el marco de su tesis doctoral. Ante la imposibilidad de examinar los ejemplares de Brasil, Domnanovich (2010) aceptó el esquema taxonómico de Langer et al. (2007), considerando como única especie válida a *Dinodontosaurus pedroanum* (Tupí-Caldas, 1936). En el caso del material de Argentina, sin embargo, consideró como válidas a las tres especies originalmente descritas por Cox (1968), si bien las agrupó a todas dentro de *Dinodontosaurus*. De este modo, el esquema de Domnanovich (2010) incluía 4 especies de *Dinodontosaurus*: una en Brasil (*D. pedroanum*) y tres en Argentina (*D. platyceps*, *D. brevirostris* y *D. platygnathus*). Posteriormente, Ordoñez et al. (2020) describirían un ejemplar indeterminado de *Dinodontosaurus*.

El último abordaje a la problemática taxonómica de *Dinodontosaurus* corresponde a Kammerer y Ordoñez (2021). Estos autores apoyaron una hipótesis de homogeneidad a nivel de género, concluyendo que a pesar de la gran variación morfológica observada en los Kannemeyeriiformes no-stahleckeriinos sudamericanos, los mismos pueden ser agrupados en el género *Dinodontosaurus* sobre la base de la combinación de un proceso suborbital del postorbital alargado, un proceso caniniforme demarcado respecto al arco zigomático, un proceso anterior tabular de los frontales, y el desarrollo de colmillos hipertrofiados en los individuos de mayor tamaño. Según este esquema, sólo existen dos especies de *Dinodontosaurus*, *D. tener* en Brasil y *D. brevirostris* en Argentina, diferenciables por el ancho relativo del rostro, la forma de la barra intertemporal y la fenestra temporal en vista dorsal. Al igual que Rogers et al. (2001), Kammerer y Ordoñez (2021) asignaron PULR-V 03 a *Dinodontosaurus*

sobre la base de la presencia de colmillos o *tusks* hipertrofiados, aunque también argumentaron que las similitudes incluían el grado de curvatura del extremo ventral de la sínfisis mandibular (i.e., la barbilla o “chin), mucho más pronunciada en *Dinodontosaurus* que en los stahleckériidos. Según Kammerer y Ordoñez (2021), estas diferencias con los stahleckériidos se extienden a la morfología del paladar y basicráneo, aunque no brindaron ningún detalle adicional más allá de esta mención. De este modo, más allá del rechazo generalizado a la hipótesis de afinidades con Stahleckeriidae, aún queda pendiente un estudio anatómico detallado, para determinar si las diferencias de PULR-V 03 con *Jachaleria* y los stahleckériidos son más generalizadas o se reducen sólo a la presencia/ausencia de colmillos.

Cabe mencionar que trabajos como los de Martinelli et al. (2017) e incluso Kammerer y Ordoñez (2021) advierten sobre la práctica taxonómica laxa al momento de determinar presuntos ejemplares de *Dinodontosaurus*, y al menos en el caso de *D. tener*, la potencialidad de que se compruebe a futuro que se trata de una asociación pluriespecífica de Kannemeyeriiformes no-stahleckeriinos.

1.3.2. *Stahleckeriinae* (Fig. 15)

En comparación con *Dinodontosaurus*, la historia taxonómica de los stahleckeriinos sudamericanos ha sido mucho más estable.

Durante décadas, el registro de este clado en Sudamérica estuvo circunscripto a la Secuencia Pinheiros-Chiniquá, en el estado de Rio Grande do Sul (Brasil). Los primeros hallazgos fueron hechos en la campaña de von Huene a la región de Chiniquá (1928-1929), la misma en la que se encontraron los materiales de “*Dicynodon tener*” y “*Dicynodon turpior*” (von Huene, 1935). Los materiales procedían de las excavaciones o “Grabungen” 43, 44 y 45 de la “Baum-Sanga de Abel Luís Silva” (Fig. 10), en donde se hallaron tres cráneos y varios elementos postcraneos de gran tamaño (ver Tabla 1 del Anexo), que sirvieron de base para la descripción del género y especie *Stahleckeria potens*. Von Huene (1935) brindó una descripción exhaustiva de este material, que a la fecha sigue siendo la referencia fundamental para entender la anatomía del taxón. Unos años después, un nuevo ejemplar de stahleckeriino fue hallado por L. I. Price y T. E. White en la campaña del MCZ en Rio Grande do Sul. El material (i.e., MCZ VPRA-1688) provenía de la región de Pinheiro (Martinelli et al., 2017), en los terrenos de “Chico Morais”, en la sanga “n°3” (Cox, 1965; Barberena, 1977; ver Tabla 2 de Anexo), consistiendo de un cráneo parcial, una vértebra, un fragmento de costilla, una escápula derecha, parte del miembro derecho en articulación (parte distal del húmero, radio, ulna y autopodio), y tibia y fíbula derechas. MCZ-VPRA 1688 sirvió de base a Romer y Price (1944) para designar una nueva especie de *Stahleckeria*, *S. lenzii*. Posteriormente, Cox (1965) transfirió esta especie a un género propio, quedando de este modo la combinación *Barysoma lenzii*. Lucas (1993) revisó este material, considerando que el mismo estaba dentro del rango de variación de *Stahleckeria potens*, una postura que fue seguida por autores subsecuentes (por ej., Mancuso e Irmis, 2020; Kammerer y Ordoñez, 2021).

Schwanke Peruzzo y Araújo-Barberena (1995) describieron el cráneo parcial MVP-120 de la zona de la Sanga Pascual, en la localidad de Bom Retiro (Fig. 11 A), como el primer registro de *Ischigualastia* para Brasil. Tiempo después, Lucas (2002) sinonimizó este ejemplar con *Stahleckeria potens*. Kammerer y Ordoñez (2021) cuestionaron ambos esquemas taxonómicos, considerando a MVP-120 como el primer registro sudamericano del género *Sangusaurus*, principalmente sobre la base de una cresta mediana bien desarrollada en el rostro, desde el premaxilar hasta los frontales.

Hasta hace pocos años, el registro fósil de stahleckeriinos en Argentina estaba circunscripto al Carniano tardío-Noriano de las formaciones Ischigualasto y Los Colorados, con *Ischigualastia jenseni* y *Jachaleria colorata*, respectivamente (por ej., Cox, 1962, 1965; Bonaparte, 1970; Martínez et al., 2013; Kammerer y Ordoñez, 2021). No obstante, las conexiones bioestratigráficas entre la Formación Chañares y la Secuencia Pinheiros-Chiniquá hacían esperable un potencial registro de stahleckeriino en la primer unidad. Mancuso e Irmis (2020) propusieron por primera vez la presencia de un

stahleckerino para la Formación Chañares sobre la base de CRILAR-Pv 602, consistente en la parte proximal de una ulna (Fig. 9H). Mancuso e Irmis (2020) asignaron este ejemplar a *Stahleckeria* sp. sobre la base de proceso olecraneano agrandado y dorsalmente redondeado, proponiendo un nuevo elemento de correlación con la ZA de Asociación de *Dinodontosaurus* y la parte superior de la Formación Omingonde. El otro registro de stahleckeriino en la unidad fue publicado en el marco de esta tesis (Escobar et al., 2021) y se presentará en el capítulo 5 (“Paleontología Sistemática”).

1.3.3. Síntesis de conflictos y problemáticas sin resolver.

Como síntesis de los antecedentes previamente reseñados, se presenta a continuación las principales incongruencias y aspectos abiertos en el estudio de los dicinodontes de Chañares:

1. Ausencia de superposición anatómica clara entre los taxones actualmente reconocidos: en el caso de los stahleckeriinos, el material craneano está ausente o es extremadamente fragmentario; por otro lado, el material postcraneano de *D. brevirostris* está generalmente ausente o sin describir.
2. Ausencia de descripciones osteológicas detalladas que permitan robustecer la taxonomía alfa.
3. En el caso de *Dinodontosaurus*, una tradición taxonómica signada por la asignación indiscriminada de nuevos ejemplares, con escasa o nula justificación, incurriendo en una metodología de razonamiento circular. Esto puede rastrearse, por ejemplo, en la incorporación de los ejemplares brasileños del MCT por parte de Cox (1968) o de la UFRGS por parte de Keyser (1974), con el fin de justificar sus respectivos esquemas taxonómicos. Como señalan Martinelli et al. (2017) y Kammerer y Ordoñez (2021), esto ha derivado en una práctica taxonómica laxa, donde cada espécimen de “dicinodonte con colmillos” encontrado en la Secuencia Pinheiros-Chiniquá, e incluso en la Formación Chañares, es determinado *a priori* como miembro de *Dinodontosaurus*.
4. Falta de un enfoque integral en el estudio de los ejemplares de la Formación Chañares y la Secuencia Pinheiros-Chiniquá.

2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

2.1. Objetivos generales

1. Comprender la diversidad taxonómica de los dicinodontes Kannemeyeriiformes de la Formación Chañares (Triásico Medio-Tardío de la Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión) y sus relaciones de parentesco con otros miembros del clado.
2. Desarrollar una visión global de la variación anatómica de los Kannemeyeriiformes, integrando caracteres craneanos y postcraneanos.
3. Evaluar la vinculación de los dicinodontes de la Formación Chañares con asociaciones coetáneas de Pangea, en especial de Gondwana Occidental (Cuencas de Paraná, Ruhuhu, Luangwa y Waterberg).

2.2. Objetivos específicos

1. Revisar la taxonomía alfa de los Kannemeyeriiformes no-Stahleckeriinae de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*, Carniano temprano de la Formación Chañares, históricamente asignados al género *Dinodontosaurus*.
2. Revisar la taxonomía alfa de los Kannemeyeriiformes no-Stahleckeriinae de la ZA de *Tarjadia*, Ladiniano tardío-Carniano temprano de la Formación Chañares, hasta el momento inédita.
3. Revisar la taxonomía alfa de los Stahleckeriidae de la Formación Chañares.
4. Discutir las hipótesis filogenéticas sobre los Kannemeyeriiformes de la Formación Chañares.
5. Discutir las hipótesis bioestratigráficas entre los Kannemeyeriiformes de la Formación Chañares y la Secuencia Pinheiros-Chiniquá (= *Dinodontosaurus* AZ).

2.3. Hipótesis

1. Existen al menos tres morfotipos de Kannemeyeriiformes en la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*, representados por *Chanaria platyceps* Cox, 1968, *Dinodontosaurus brevirostris* Cox, 1968 y *Dinodontosaurus platygnathus*, Cox, 1968 (**Objetivo 1**).
2. Los especímenes de Kannemeyeriiformes no-stahleckeriinos de la ZA de *Tarjadia* de la Formación Chañares, tentativamente referidos a *Dinodontosaurus*, representan morfotipos distintos a los de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* (**Objetivo 2**).
3. El género *Stahleckeria* está presente en la Formación Chañares (**Objetivo 3**).
4. El género *Dinodontosaurus* Romer, 1943, incluyendo a las especies *Dinodontosaurus tener* y *Dinodontosaurus brevirostris* no es monofilético (**Objetivo 4**).
5. Los Kannemeyeriiformes de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* constituyen taxones endémicos de la Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, sin afinidad a nivel

genérico y de especie con los dicinodontes de la Secuencia Pinheiros-Chiniquá, previamente asignados a *Dinodontosaurus* (**Objetivo 5**).

3. MARCO GEOLÓGICO

3.1. Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión

Los ejemplares estudiados en esta tesis fueron colectados en el Miembro Inferior de la Formación Chañares (Triásico Medio-Superior), aflorante en el Parque Nacional Talampaya, provincia de La Rioja. La Formación Chañares forma parte del relleno de la Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, una cuenca de rift localizada en el Noroeste de Argentina, abarcando las provincias de San Juan y La Rioja (Kokogian et al., 1999). La misma fue formada en los estadios iniciales de la ruptura de Pangea, y acomoda una secuencia continental de aproximadamente 4000 m de potencia, que abarca desde el Wuchiapingiano (Pérmico superior) al Noriano (Triásico Superior) (Rogers et al., 2001; Kent et al., 2014; Gulbranson et al., 2015; Bernárdez et al., 2023). La secuencia sedimentaria de esta cuenca está conformada, de base a techo, por el Grupo Paganzo III y el Grupo Agua de la Peña, separados entre sí por una discordancia regional (Rogers et al., 2001). El Grupo Paganzo III está compuesto de base a techo por la Formación Talampaya (que comprende desde el Pérmico superior o Lopingiano hasta el Triásico Inferior) y la Formación Tarjados, con una pobre calibración temporal, estimada en Triásico Inferior-Medio (Ezcurra et al., 2015; Gulbranson et al., 2015; Bernárdez et al., 2023). El Grupo Agua de la Peña, por su parte, está conformado de base a techo por las formaciones Chañares, Los Rastros, Ischigualasto y Los Colorados. De estas unidades litoestratigráficas, la Formación Tarjados hasta el momento ha aportado muy poco material paleontológico (Cox, 1968; Ezcurra et al., 2015; Mancuso y Previtera, 2022). Por otro lado, las formaciones del Grupo Agua de la Peña son las unidades fosilíferas por excelencia, presentando uno de los registros más abundantes y mejor preservados de tetrápodos para el Triásico Medio-Superior en todo el mundo, siendo importantes para entender el origen e historia evolutiva temprana de arcosaurios y sinápsidos (por ej., Romer, 1966; Bonaparte, 1971; Rogers et al., 2001; Arcucci et al., 2004; Martínez et al., 2013; Mancuso et al., 2014; Ezcurra et al., 2017; Desojo et al., 2020; Martinelli et al., 2024).

3.1.1. Formación Chañares

La Formación Chañares fue mencionada por primera vez por Romer (1966) y descripta por Romer y Jensen (1966), sobre la base de una localidad ubicada en las coordenadas 29°49'8.9''S y 67°48'47.9''W (según Rogers et al., 2001; ver Fig. 16: LC). La localidad tipo de “Los Chañares”, como fue denominada por autores subsecuentes (Rogers et al., 2001; Fiorelli et al., 2013; Ezcurra et al., 2017) fue intensamente explorada durante más de treinta años, aportando una gran parte de los restos fósiles históricos de la unidad. Bonaparte (1967) y Stipanovic y Bonaparte (1979) cuestionaron la validez de esta unidad, sosteniendo que la misma sería litológica y fosilíferamente indistinguible de la parte inferior de la Formación Ischichuca, descripta por de la Mota (1946) y aflorante en la Quebrada de Ischichuca, al sudeste del Cerro Bola (Zavattieri y Melchor, 1999). Melchor (2002), por su parte,

reconoció a la Formación Ischichuca como una unidad litoestratigráfica distinta a la Formación Chañares, correlacionable con los niveles inferiores de la Formación Los Rastros. A partir de la década del 2000, nuevas localidades fueron exploradas, donde se encontró abundante material fósil que ha dado un renovado impulso a la investigación de los tetrápodos de esta unidad (por ej., Fiorelli et al., 2013; Ezcurra et al., 2017).

La Formación Chañares representa la fase de *sinrift* del relleno de la Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, y está conformada principalmente por depósitos volcanoclásticos, retrabajados en ambientes aluviales y lacustres (por ej., Rogers et al., 2001; Ezcurra et al., 2017). El contacto inferior con la Formación Tarjados se da por una discordancia regional, producto de un evento extensional, la cual está manifestada por un gran paleorrelieve (de hasta 10 m) sobre el que se depositaron los primeros metros de la Formación Chañares (Rogers et al., 2001; Ezcurra et al., 2017). El tope de la Formación Tarjados exhibe una capa mineralizada de chert y vetas carbonáticas que actúa como límite entre ambas unidades en varias localidades de la Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión (Romer y Jensen, 1966; Milana y Alcober, 1994; Ezcurra et al., 2017; Fiorelli et al., 2018).

Litología y estratigrafía: Respecto a la caracterización litológica, Romer y Jensen (1966) y Rogers et al. (2001) reconocieron en la localidad tipo una diferenciación litológica vertical para la Formación Chañares, diferenciando unos niveles superiores, carentes de fósiles, de los niveles inferiores fosilíferos, los cuales a su vez presentaban una diferencia litológica adicional. Fiorelli et al. (2013) profundizaron y sistematizaron esta interpretación, proponiendo un esquema estratigráfico en el que la Formación Chañares está dividida en dos miembros: uno inferior fosilífero subdividido a su vez en dos “capas” (“Bed 1 y 2”) y un miembro superior que hasta ese momento era paleontológicamente estéril (ver más abajo). Ezcurra et al. (2017) integraron este modelo con la información paleontológica, designando las Zonas de Asociación (ZA) de *Tarjadia* y de *Massetognathus-Chanaresuchus*, que se corresponden con las secuencias “Bed 1” y “Bed 2”, respectivamente.

A continuación, se reseñan las características principales de cada subunidad, en cuanto a la sedimentología, paleontología e interpretación paleoambiental, en base a la caracterización de Rogers et al. (2001), Fiorelli et al. (2013, 2018) y Ezcurra et al. (2017):

1. Miembro Inferior

- **ZA de *Tarjadia* (“Bed 1”):** corresponde a los primeros metros de la Formación Chañares, constituyendo el relleno sedimentario del paleorrelieve de la Formación Tarjados (Fiorelli et al., 2013; Ezcurra et al., 2017).

Litológicamente se compone de lentes de areniscas de grano fino masivas o estratificadas (de color oliva grisáceo-amarillento), areniscas conglomerádicas y limolitas. Todos estos cuerpos de roca tienen entremezclado material volcanoclástico. Presenta estructuras sedimentarias deposicionales, como ondulitas y estratificación horizontal o entrecruzada. También contiene estructuras sedimentarias biogénicas, producto de bioturbación, como rizolitos silicificados y carbonáticos, y madrigueras de tetrápodos, indicando la presencia de paleosuelos bien desarrollados (Fiorelli et al., 2013, 2018). También existen horizontes altamente carbonatizados o calcretes. Los restos paleontológicos no están concrecionados y frecuentemente se los encuentra desarticulados y con indicios variables de erosión e intemperismo.

De acuerdo al análisis sedimentológico de Ezcurra et al. (2017), las litofacies de la ZA de *Tarjadia* se asocian a sistemas fluviales entrelazados (*braided*), en un paleoambiente fluvial distal (zona baja). En estos cauces se dieron ciclos sineruptivos, en los que el material volcanoclástico y epiclástico se fue depositando sobre los bajos topográficos de la Formación Tarjados, retrabajándose por acción fluvial. Estos ciclos sineruptivos alternaron con ciclos intereruptivos donde se desarrollaron procesos de pedogenización incipiente, evidenciados por las estructuras biogénicas (rizolitos, madrigueras de cinodontes) y los calcretes (Fiorelli et al., 2013, 2018).

- **ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* (“Bed 2”):** niveles masivos, con areniscas, limolitas y arcillitas de color gris azulado, con un incremento del contenido volcánico de base a techo. Estos niveles presentan las características concreciones volcanogénicas gris amarronadas, con cemento carbonático, donde se encontraron la mayor parte de los clásicos restos fósiles de tetrápodos de la Formación Chañares, que dieron lugar a los trabajos seminales sobre la fauna de la unidad (Romer, 1967, 1969, 1971ab, 1972 ab, 1973; Jenkins, 1970; Romer & Lewis, 1973; Cox, 1968).

De acuerdo con el análisis sedimentológico de Ezcurra et al. (2017), la litofacies de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* se asocia a un incremento abrupto de la actividad volcánica y altas tasas de sedimentación, en un paleoambiente fluvial de alta energía. Esto dio como resultado el carácter masivo o con muy pocas estructuras sedimentarias de este nivel, y la preservación excepcional de los tetrápodos mayormente concrecionados.

2. **Miembro Superior:** formado por niveles masivos gris claro, presentando concreciones con matriz silícea. En la base están representados por arcillitas y limolitas muy bioturbadas,

mientras que en el tope hay estratos de areniscas de grano grueso y conglomerados, que transicionan con las sedimentitas de ambiente deltaico de la Formación Los Rastros. En contraste con el Miembro Inferior, la proporción de sedimentos volcanoclásticos disminuye de base a techo. No obstante, en algunas localidades se reconocen uno o dos horizontes delgados de bentonitas (i.e., depósitos de caída de ceniza volcánica, alterados a arcilla), cerca del tope de la unidad.

Históricamente, el miembro superior fue considerado como carente de fósiles, sin embargo, en el tope del mismo recientemente se han reportado peces (Gouiric-Cavalli et al., 2017) y un cinodonte (Martinelli et al., 2023).

Según la interpretación de Ezcurra et al. (2017), los depósitos del Miembro Superior de la Formación Chañares documentan un decrecimiento de la actividad volcánica. Los estratos arcillosos y limosos representan un ambiente lacustre, mientras que los estratos de areniscas y conglomerados corresponden a un ambiente fluvial meandroso (canal simple). En el tope, la unidad culmina con depósitos predeltáicos hasta el establecimiento de los primeros metros de la Formación Los Rastros, completamente deltaicos.

Las unidades lito/bioestratigráficas reconocidas por Fiorelli et al. (2013) y Ezcurra et al. (2017) son producto de un profundo control estratigráfico en la cuenca, permitiendo correlacionar varias localidades de la unidad en la Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión: la localidad tipo (“Los Chañares”), El Torcido, Campo Córdoba, Los Bordos, Brazo del Puma, Portezuelo Blanco y La Iglesia (Fig. 16). En cada uno de estos afloramientos, la potencia de cada unidad depende del paleorrelieve de la infrayacente Formación Tarjados. En la sección tipo de “Los Chañares”, por ejemplo, la ZA de *Tarjadia* está relativamente poco representada, presentando menos de 5 m de potencia, por encima del cual continúa la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*, con unos 25 m de potencia (Rogers et al., 2001; Ezcurra et al., 2017). En Campo Córdoba, por su parte, está la mayor potencia de la ZA de *Tarjadia*, alcanzando aprox. los 18 m, mientras que la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* sólo presenta alrededor de unos 4 m (Ezcurra et al., 2017; Martinelli et al., 2024).

La localidad de “Angostura de Gualo” (*sensu* Escobar et al., 2021), también llamada “Cañón del Gualo” (*sensu* Rogers et al., 2001) o “Río Gualo” (*sensu* Mancuso et al., 2017; Mancuso e Irmis, 2020; Ordoñez et al., 2020) aún no fue analizada bajo este esquema estratigráfico, aunque se pueden hacer algunas inferencias en base a las caracterizaciones sedimentológicas disponibles (Rogers et al., 2001: fig. 3A; Mancuso et al., 2017: fig. 2; Mancuso e Irmis, 2020: fig. 1.1; Ordoñez et al., 2020: fig. 1). Estos autores mencionan unos niveles más inferiores, de al menos 4 o 5 m de potencia, con

presencia de grava, areniscas finas a medianas de color oliva-grisáceo con estratificación horizontal y entrecruzada, y estructuras biogénicas como trazas de raíces y madrigueras, lo cual se corresponde con los niveles de la ZA de *Tarjadia*. Como ejemplo se cita este pasaje de Mancuso et al. (2017): “*The oldest layer of the CF [=Chañares Formation] comprises a light olive-gray, horizontally bedded to planar cross-bedded, fine-grained sandstone (...). This unit includes silicified root trace fossils, scattered pebbles, and locally abundant small, brown carbonate concretions (5–25 cm in diameter)*”. [La capa más antigua de la FC [Formación Chañares] está compuesta por una arenisca de grano fino, de color gris-oliva claro, con estratificación horizontal a entrecruzada planar (...). Esta unidad incluye trazas fósiles de raíces silicificadas, guijarros dispersos y concreciones carbonáticas pequeñas, de color marrón, localmente abundantes (de 5 a 25 cm de diámetro)]. Por encima de estos niveles se desarrollan las típicas capas masivas grises-azuladas de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*, iniciándose los niveles de concreciones unos 10 m por encima del contacto con la Formación Tarjados (Rogers et al., 2001: fig. 3A).

Edad. Marsicano et al. (2016) efectuaron dataciones radioisotópicas por debajo y por encima de los niveles de concreciones de la Formación Chañares, en la localidad de Angostura de Gualo, arrojando valores de 236.1 ± 0.6 y 233.7 ± 0.4 Ma, respectivamente. Ezcurra et al. (2017) realizaron dataciones adicionales en la localidad de Brazo del Puma, a 12 m por encima del contacto con la Formación Tarjados (también por debajo de los niveles con concreciones), y en la localidad de El Torcido, a 30 m por encima de la base de la formación y a 5 m por debajo del contacto con la Formación Los Rastros (i.e., Miembro Superior). En el primer caso se obtuvieron valores cercanos a los 236 Ma, y en el segundo cercanos a los 233 Ma, consistentes con los resultados de Marsicano et al. (2016). Esto indica una edad Carniano temprano para toda la sección media-superior de la Formación Chañares. Sin embargo, los niveles más inferiores de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* y la totalidad de la ZA de *Tarjadia* permanece sin dataciones absolutas, por lo que es probable que la parte más inferior de la Formación Chañares (i.e., ZA de *Tarjadia*) esté comprendida también dentro del Ladiniano (Ezcurra et al., 2017).

Procedencia geográfica y estratigráfica de los materiales estudiados en esta tesis (Figs. 16, 17).

- CRILAR-Pv 82: fue hallado en la localidad de Los Bordos ($29^{\circ}48'23''$ S / $67^{\circ}46'40''$ O). Se colectó a 50 cm por encima del contacto con la Formación Tarjados, en la ZA de *Tarjadia*, la cual posee unos 5 m de potencia en dicha localidad.
- CRILAR-Pv 94: fue hallado en la localidad de El Torcido ($29^{\circ}48'52.9''$ S $67^{\circ}47'08.6''$ O). Se colectó a unos 12 m de la base de la Formación Chañares, en la parte inferior de la ZA de *Massetognathus*-

Chanaresuchus, que en esta localidad se inicia a unos 5-10 m por encima del contacto con la Formación Tarjados.

- CRILAR-Pv 554: fue hallado en la localidad de Campo Córdoba Norte. Se colectó a unos 15 metros de la base de la Formación Chañares, en la ZA de *Tarjadia*, que en esta localidad tiene su potencia máxima de 18 m.
- CRILAR-Pv 601 y CRILAR-Pv 602: fueron encontrados en la localidad de Angostura de Gualo, a unos 3 m (CRILAR-Pv 602) y 6 m (CRILAR-Pv 601) del contacto con la Formación Tarjados (Mancuso et al., 2017; Mancuso e Irmis, 2020; Ordoñez et al., 2020). Para ambos ejemplares, dichos autores describen los sedimentos circundantes como estratos de grano fino masivos, gris claro, sin estructuras sedimentarias (acorde a la litología de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*). Sin embargo, en el perfil de Angostura de Gualo, Mancuso e Irmis (2020: fig. 1.2) ubican a CRILAR-Pv 602 en el sector correspondiente a la ZA de *Tarjadia*. En el caso de CRILAR-Pv 601, las fotos *in situ* del hallazgo en el campo y su ubicación en la columna de Angostura de Gualo (Mancuso et al., 2017: fig. 2, 5A) sugieren que proviene de los niveles inferiores de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*, a unos metros por debajo de los niveles portadores de concreciones y cerca del límite con la ZA de *Tarjadia*. Más allá de estas consideraciones, la procedencia estratigráfica precisa de CRILAR-Pv 601 y 602 permanece incierta hasta que la localidad de Angostura de Gualo sea integrada al esquema de Fiorelli et al. (2013) y Ezcurra et al. (2017).
- PULR-V 144: fue encontrado en la localidad de Liebres Amargas (29°49'56.16"S/ 67°49'23.82"O). La procedencia estratigráfica exacta es incierta, pero la preservación dentro de una concreción indica que proviene de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*.
- Ejemplares históricos (PULR-V 03, PULR-V 14 y PULR-V 15): estos especímenes fueron colectados durante las campañas 1964-1965 del Museo de La Plata y el Museum of Comparative Zoology de Harvard, lideradas por Alfred S. Romer (Romer, 1966; Romer y Jensen, 1966; Cox, 1968). De acuerdo con Cox (1968), PULR-V 03 fue encontrado alrededor de 2 km al nor-noroeste del punto donde emerge el Río Gualo desde el Plano del Gualo (“*about 1 ¼ miles north-north-west of the point where the Gualo River emerges from the Plano del Gualo*”; Cox, 1968: p. 16), lo que coincide aproximadamente con la localidad Angostura de Gualo (=Cañón del Gualo, =Río Gualo). PULR-V 14 y PULR-V 15, por su parte, fueron encontrados alrededor de 9,7 km al este de punto donde emerge el Río Chañares en el Campo de Talampaya (“*about 6 miles east of the point where the Chañares River emerges into the Campo de Talampaya*”; Cox, 1968: p. 2), indicaciones que coinciden aproximadamente con la localidad de Brazo del Puma.

Respecto a la procedencia estratigráfica precisa, las referencias disponibles son poco claras. Romer y Jensen (1966) mencionan que casi la totalidad de los ejemplares colectados en estas campañas provienen de los 10 m más inferiores de la Formación Chañares. Considerando el esquema estratigráfico actual, este dato es ambiguo, ya que la potencia de las dos zonas de asociación que componen el Miembro Inferior varía en las diferentes localidades. Sin embargo, Romer y Jensen (1966) sugieren que gran parte de los materiales provienen de los niveles concrecionarios de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*: “*A fraction of them were found directly embedded in the stratified tuffs; a large proportion, however, were found in grey-brown concretions which in many areas are abundant at this level*”) [Una fracción de ellos se encontró directamente dentro de las tobas estratificadas; una gran proporción, sin embargo, se encontró en concreciones de color gris-amarronado, que en muchas áreas son abundantes en este nivel.]. Según los datos de colecta (notas de campo de Romer, 1964/1965), al menos PULR-V 03 y PULR-V 15 fueron encontrados en “nódulos”, un indicio de que probablemente provienen de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*.

4. MATERIALES Y METODOLOGÍA

4.1. Materiales

4.1.1. Abreviaturas institucionales utilizadas en esta tesis

BP, Evolutionary Studies Institute, University of the Witwatersrand, Johannesburg, Sudáfrica; **BYU**, Earth Sciences Museum, Brigham Young University, Provo, Utah, USA; **CRILAR-Pv**, Centro Regional de Investigaciones Científicas y Transferencia Tecnológica, Paleontología de Vertebrados, Anillaco, La Rioja, Argentina; **GPIT-PV**, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Eberhard- Karls-Universität Tübingen, Tübingen, Alemania; **GSN**, Geological Survey of Namibia, Windhoek, Namibia; **MACN-Pv**, Colección Nacional de Paleovertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina; **MCN-PV**, Museu de Ciências Naturais, Secretaria do Meio Ambiente e Infraestrutura, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil; **MCP**, Museu de Ciências e Tecnologia, Pontificia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil; **MCT**, Museu de Ciências da Terra, Serviço Geológico do Brasil, Rio de Janeiro; **MCZ VPRA**, Vertebrate Paleontology Collection, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, USA; **MLP**, Museo de La Plata, La Plata, Provincia de Buenos Aires, Argentina; **UCMP**, University of California Museum of Paleontology, Berkeley, USA; **MMACR**, Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues, Candelária, Rio Grande do Sul, Brasil; **MPDC**, Museu Padre Daniel Cargnin, Mata, Rio Grande do Sul, Brasil; **MVP**, Museu Vicente Pallotti, Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil; **PULR-V**, Paleontología de Vertebrados, Museo de Ciencias Antropológicas y Naturales, Universidad Nacional de La Rioja, La Rioja, Argentina; **PVL**, Paleontologia de Vertebrados, Instituto Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán, Argentina; **PVSJ**, Universidad Nacional de San Juan (Paleovertebrados), San Juan, Argentina; **UFRGS**, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil; **UFSM**, Laboratorio de Estratigrafia e Paleobiologia, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil.

4.1.2. Materiales de estudio

Los especímenes estudiados en esta tesis corresponden tanto a material histórico e inédito, proveniente de localidades dentro del Parque Nacional Talampaya (Provincia de La Rioja, noroeste de Argentina), y fueron colectados en niveles correspondientes a la Formación Chañares, en las Zonas de Asociación (ZA) de *Tarjadia* y *Massetognathus-Chanaresuchus* (Ezcurra et al., 2017). La totalidad de los mismos fue estudiada mediante examinación directa, a excepción de CRILAR-Pv 601 y CRILAR-

Pv 602, para cuyo estudio se recurrió a la bibliografía y al modelo 3D del primero publicado por Ordoñez et al. (2020).

A continuación, se listan en detalle los especímenes estudiados en este trabajo de tesis:

Número de colección	Localidad	Biozona	Elementos preservados	Referencias
CRILAR-Pv 82	Los Bordos	Zona de Asociación de <i>Tarjadia</i> (Ladiniano tardío-Carniano temprano), en los 50 cm más inferiores de la Formación Chañares	Un fragmento indeterminado (supraoccipital?), un escamoso izquierdo parcial (con parte de la rama cuadrada y zigomática), una escápula derecha, un esternón y un ilion izquierdo parcial	Inédito (publicación preliminar en Escobar et al., 2021)
CRILAR-Pv 94	El Torcido	Zona de Asociación de <i>Massetognathus-Chanaresuchus</i> (Carniano temprano)	Cráneo y mandíbula asociados, casi completos y muy bien preservados, con algo de deformación en cizalla	Inédito (publicación parcial en Escobar et al., 2023)
CRILAR-Pv 554	Campo Córdoba Norte	Zona de Asociación de <i>Tarjadia</i> (Ladiniano tardío-Carniano temprano)	Cráneo parcial	Inédito (figurado por Ezcurra et al., 2017)
CRILAR-Pv 601	Río Gualo (según Mancuso e Irmis, 2020) o Angostura de Gualo (según Escobar et al., 2021)	Incierta, a “6 m por encima del contacto con la Formación Tarjados” (Ordoñez et al., 2020: fig. 1).	Cráneo parcial, incluyendo región occipital y basicráneo, dos fragmentos de mandíbula y postcráneo parcial.	Ordoñez et al., 2020
CRILAR-Pv 602	Río Gualo (según Mancuso e Irmis, 2020) o Angostura de Gualo (según Escobar et al., 2021)	Incierta, a 3 m por encima del contacto con la Formación Tarjados (Mancuso e Irmis, 2020: fig 1.2).	Proximal de ulna	Mancuso e Irmis (2020)
PULR-V 03 (ex MLP 65-XI-14-5)	Alrededor de 2 km al nor-noroeste del punto donde emerge el Río Gualo desde el Plano del Gualo (según Cox,	Posiblemente Zona de Asociación de <i>Massetognathus-</i>	Holotipo de <i>Dinodontosaurus platygnathus</i> . Cráneo parcial en dos fragmentos (rostro y parte posterior de cráneo) y mandíbula	Cox, 1968; Domnanovich, 2010; Kammerer y Ordoñez, 2021

	1968). Posiblemente equivalente a localidad Río Gualo (sensu Mancuso e Irmis, 2020) o Angostura de Gualo (sensu Escobar <i>et al.</i> , 2021).	<i>Chanaresuchus</i> (Carniano temprano)		
PULR-V 14 (ex-MLP 65-XI-14-3)	Alrededor de 9,7 km al este de punto donde emerge el Río Chañares en el Campo de Talampaya (Cox, 1968). Posiblemente corresponda a localidad de Campo Córdoba según Ezcurra <i>et al.</i> , 2017	Posiblemente Zona de Asociación de <i>Massetognathus-Chanaresuchus</i> (Carniano temprano)	Holotipo de <i>Chanaria platyceps</i> . Cráneo parcial	Cox, 1968; Domnanovich, 2010; Kammerer y Ordoñez, 2021
PULR-V 15 (ex-MLP 65-XI-14-4)	Idem PULR-V 14	Posiblemente Zona de Asociación de <i>Massetognathus-Chanaresuchus</i> (Carniano temprano)	Holotipo de <i>Dinodontosaurus brevirostris</i> . Cráneo parcial	Cox, 1968; Domnanovich, 2010; Kammerer y Ordoñez, 2021
PULR-V 144	al oeste de la localidad tipo Chañares, en las inmediaciones del Río Liebres Amargas (ver Ezcurra <i>et al.</i> , 2017: fig. Sup. 3)	Posiblemente Zona de Asociación de <i>Massetognathus-Chanaresuchus</i> (Carniano temprano)	Cráneo casi completo, mandíbula y parte anterior de la región cervical	Inédito (publicación parcial en Escobar <i>et al.</i> , 2023)
PVL 6241	incierto	Posiblemente Zona de Asociación de <i>Massetognathus-Chanaresuchus</i> (Carniano temprano)	Cráneo, postcráneo	Domnanovich, 2010; Kammerer y Ordoñez, 2021

4.1.3. Materiales de comparación

A continuación, se listan los ejemplares de Kannemeyeriiformes utilizados como material comparativo en el presente trabajo. La totalidad de los materiales en colecciones argentinas fue estudiada mediante examinación directa por el tesista.

En el caso de los ejemplares en colecciones extranjeras, las comparaciones se efectuaron sobre la base de fotografías provistas por los directores de tesis y beca doctoral (Agustín G. Martinelli, Julia B. Desojo y Martín D. Ezcurra) y otros colegas de Argentina y del exterior: Fernando Abdala, Peter Bishop, Christina Byrd, Voltaire Paez-Neto, Marcel Lacerda, Victoria Fernandez Blanco, Hady George, Christian F. Kammerer y M. Belén von Baczko.

4.1.3.1. Repositorios de Argentina

Número de colección	Identificación taxonómica	Procedencia geográfica	Procedencia estratigráfica	Elementos preservados	Referencias
MACN-Pv 18055	holotipo de <i>Ischigualastia jenseni</i> Cox, 1965	Parque Provincial Ischigualasto, San Juan, Argentina	Fm. Ischigualasto	Cráneo, mandíbula y postcráneo	Examinación directa
MACN-Pv 19756	<i>Ischigualastia jenseni</i>	Parque Provincial Ischigualasto, San Juan, Argentina	Fm. Ischigualasto	Cráneo, mandíbula, postcráneo	Examinación directa
MACN-Pv 20124	calco de IVPP V2415 (holotipo de <i>Shansiodon wangi</i> Yeh, 1959)	Material original: Hsiao-tu-kou, Yin-chiao, condado Yu-she, provincia de Shanxi, China.	Material original: Formación Ermaying superior (<i>Sinokannemeyeria-Shansisuchus</i> AZ)	Cráneo, mandíbula y primeras vértebras cervicales	Examinación directa
PVL 2693	<i>Ischigualastia jenseni</i>	Parque Provincial Ischigualasto, San Juan, Argentina	Fm. Ischigualasto	Cráneo	Examinación directa
PVL 3807	<i>Ischigualastia jenseni</i>	Parque Provincial Ischigualasto, San Juan, Argentina	Fm. Ischigualasto	Cráneo, mandíbula y postcráneo	Examinación directa
PVSJ 545	<i>Ischigualastia jenseni</i>	Parque Provincial Ischigualasto, San Juan, Argentina	Fm. Ischigualasto	Cráneo, postcráneo	Examinación directa
PVL 3841	holotipo de <i>Jachaleria colorata</i> Bonaparte, 1971	Parque Provincial Ischigualasto, San Juan, Argentina	Fm. Los Colorados	Cráneo parcial y mandíbula	Examinación directa
PVSJ 55	<i>Jachaleria colorata</i>	Parque Provincial Ischigualasto, San Juan, Argentina	Fm. Los Colorados	Cráneo	Examinación directa

PVL 3465	holotipo de <i>Acratophorus argentinensis</i> Bonaparte, 1965	Puesto Viejo, al oeste de la Colonia Las Malvinas, Departamento de San Rafael, Mendoza, Argentina	Fm. Río Seco de la Quebrada	Cráneo parcial, mediolateralmente comprimido, mandíbula parcial y postcráneo	Examinación directa
PVL 3471	<i>Acratophorus argentinensis</i>	Puesto Viejo, al oeste de la Colonia Las Malvinas, Departamento de San Rafael, Mendoza, Argentina	Fm. Río Seco de la Quebrada	Cráneo y mandíbula completo	Examinación directa
MACN-Pv 18871	<i>Acratophorus argentinensis</i> (holotipo de <i>Vinceria vieja</i> Domnanovich y Marsicano, 2012)	Puesto Viejo, al oeste de la Colonia Las Malvinas, Departamento de San Rafael, Mendoza, Argentina	Fm. Río Seco de la Quebrada	Cráneo completo, algo aplastado dorsoventralmente	Examinación directa
PVL 3831	holotipo de <i>Vinceria andina</i> Bonaparte, 1969	Cerro Bayo de Potrerillos, cerca de 5 km al oeste de Potrerillos, Departamento de Luján de Cuyo, Mendoza, Argentina	Fm. Cerro de las Cabras	Cráneo completo, mandíbula parcial e ilion	Examinación directa
PVL 3832	<i>Vinceria andina</i>	Cerro Bayo de Potrerillos, cerca de 5 km al oeste de Potrerillos, Departamento de Luján de Cuyo, Mendoza, Argentina	Fm. Cerro de las Cabras	Cráneo parcial, comprimido anteroposteriormente	Examinación directa
PVL 3963	<i>Kannemeyeria aganosteus</i>	Banco derecho del Río Seco de la Quebrada, a 100 m río arriba de donde el río se enangosta, cerca de 2 km al sur de la localidad de Agua de los Burros, Departamento de San Rafael, Mendoza, Argentina	Fm. Quebrada de los Fósiles	Parte preorbital de cráneo	Examinación directa

PVL 5902	<i>Vinceria andina</i>	Cerro Bayo de Potrerillos, cerca de 5 km al oeste de Potrerillos, Departamento de Luján de Cuyo, Mendoza, Argentina	Fm. Cerro de las Cabras	Cráneo parcial, dorsoventralmente aplanado	Examinación directa
----------	------------------------	---	----------------------------	--	---------------------

4.1.3.2. Repositorios internacionales

A) Ejemplares putativos de *Dinodontosaurus*

Número de colección	Identificación taxonómica actual	Procedencia geográfica	Procedencia estratigráfica	Elementos estudiados	Referencias principales	Autor de las fotografías
GPIT-PV-47000	<i>Dinodontosaurus tener</i> (lectotipo de <i>D. turpior</i>)	Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Pinheiros-Chiniquá	Húmero derecho	von Huene (1935); Cox (1965); Lucas y Harris (1996)	Victoria Fernandez Blanco
GPIT-PV-47004 (ex GPIT-RE-9642)	<i>Dinodontosaurus tener</i> (lectotipo)	Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Pinheiros-Chiniquá	Techo craneano parcial (frontales y preparietal)	von Huene (1935); Cox (1965); Lucas y Harris (1996); Kammerer y Ordoñez (2021)	Julia B. Desojo
MPDC 154-37	<i>Dinodontosaurus tener</i>	Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Pinheiros-Chiniquá	Cráneo parcial	Kammerer y Ordoñez (2021)	Agustín G. Martinelli; Christian F. Kammerer
MPDC 592-126/367-99	<i>Dinodontosaurus tener</i>	Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Pinheiros-Chiniquá	Cráneo	Morato (2006); Kammerer y Ordoñez (2021)	Agustín G. Martinelli; Christian F. Kammerer
MPDC 308-70/294-59	<i>Dinodontosaurus</i> sp.	Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Pinheiros-Chiniquá	Cráneo y mandíbula parcial (fotografías y modelo 3D generado por fotogrametría)	inédito	Agustín G. Martinelli; Lacerda, Marcel; Christian F. Kammerer

UFRGS-PV-0112-T	<i>Dinodontosaurus tener</i>	Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Pinheiros-Chiniquá	Cráneo parcial	Morato (2006); Kammerer y Ordoñez (2021)	Christian F. Kammerer
UFRGS-PV-0114-T	<i>Dinodontosaurus tener</i>	“sanga Hintz”, región de Bom Retiro (Martinelli et al., 2017). Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Pinheiros-Chiniquá	Cráneo	Morato (2006); Kammerer y Ordoñez (2021)	Christian F. Kammerer
UFRGS-PV-0115-T	<i>Dinodontosaurus tener</i>	Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Pinheiros-Chiniquá	Cráneo y mandíbula	Morato (2006); Kammerer y Ordoñez (2021)	Christian F. Kammerer
UFRGS-PV-0116-T	<i>Dinodontosaurus tener</i>	Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Pinheiros-Chiniquá	Cráneo y mandíbula	Morato (2006); Kammerer y Ordoñez (2021)	Christian F. Kammerer
UFRGS-PV-0117-T	<i>Dinodontosaurus tener</i>	Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Pinheiros-Chiniquá	Mandíbula	Morato (2006); Kammerer y Ordoñez (2021)	Christian F. Kammerer
UFRGS-PV-0118-T	<i>Dinodontosaurus tener</i>	Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Pinheiros-Chiniquá	Cráneo parcial	Morato (2006); Kammerer y Ordoñez (2021)	Christian F. Kammerer
UFRGS-PV-0121-T	<i>Dinodontosaurus tener</i>	Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Pinheiros-Chiniquá	Cráneo	Morato (2006); Kammerer y Ordoñez (2021)	Christian F. Kammerer
UFRGS-PV-0227-T	<i>Dinodontosaurus tener</i>	Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Pinheiros-Chiniquá	Cráneo parcial	Kammerer y Ordoñez (2021)	Christian F. Kammerer
UFRGS-PV-0228-T	<i>Dinodontosaurus tener</i>	Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Pinheiros-Chiniquá	Cráneo	Kammerer y Ordoñez (2021)	Christian F. Kammerer
UFRGS-PV-0621-T	<i>Dinodontosaurus tener</i>	Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Pinheiros-Chiniquá	Cráneo	Kammerer y Ordoñez (2021)	Christian F. Kammerer
MCP 130	<i>Dinodontosaurus tener</i>	Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Pinheiros-Chiniquá	Cintura pélvica, con parte de	Morato (2006); Kammerer y Ordoñez (2021)	Christian F. Kammerer

				columna vertebral		
MCP 266	<i>Dinodontosaurus tener</i>	Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Pinheiros-Chiniquá	Cráneo y mandíbula	Kammerer y Ordoñez (2021)	Christian F. Kammerer
MCP 4172	<i>Dinodontosaurus tener</i>	Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Pinheiros-Chiniquá	Cráneo, mandíbula y postcráneo parcial	Morato (2006)	Christian F. Kammerer
MCZ VPRA 1670	<i>Dinodontosaurus tener</i>	Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Pinheiros-Chiniquá	Cráneo, mandíbula y húmero	Cox (1965); Lucas y Harris (1996); Kammerer y Ordoñez (2021)	Peter Bishop, Christina Byrd y Christian F. Kammerer
MCZ VPRA 1678	<i>Dinodontosaurus tener</i>	Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Pinheiros-Chiniquá	Cráneo parcial y mandíbula	Cox (1965); Lucas y Harris (1996); Kammerer y Ordoñez (2021)	Christian F. Kammerer
MCZ VPRA 1679	<i>Dinodontosaurus tener</i>	Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Pinheiros-Chiniquá	Cráneo parcial	Cox (1965); Lucas y Harris (1996); Kammerer y Ordoñez (2021)	Christian F. Kammerer
MCZ VPRA 1687	<i>Dinodontosaurus tener</i>	Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Pinheiros-Chiniquá	Cráneo (modelo 3D generado por fotogrametría) y mandíbula	Cox (1965); Lucas y Harris (1996); Kammerer y Ordoñez (2021)	Christian F. Kammerer, Peter Bishop, Christina Byrd y Christian F. Kammerer
MCZ VPRA 1759	<i>Dinodontosaurus tener</i>	Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Pinheiros-Chiniquá	Cráneo y mandíbula	Cox (1965); Lucas y Harris (1996); Kammerer y Ordoñez (2021)	Christian F. Kammerer
MCZ VPRA 3453	<i>Dinodontosaurus brevirostris</i>	Parque Nacional Talampaya, prov. La Rioja, Argentina	Fm. Chañares	Cráneo	Cox (1968); Kammerer y Ordoñez (2021)	Christian F. Kammerer

MCZ VPRA 3457	<i>D. brevirostris</i>	Parque Nacional Talampaya, prov. La Rioja, Argentina	Fm. Chañares	Cráneo	Cox (1968); Kammerer y Ordoñez (2021)	Christian F. Kammerer
------------------	------------------------	---	--------------	--------	---	--------------------------

B) Otros Kannemeyeriiformes en colecciones extranjeras

Número de colección	Identificación taxonómica actual	Procedencia geográfica	Procedencia estratigráfica	Elementos preservados	Referencias principales	Autor de las fotografías
BP/1/1168	<i>Kannemeyeria simocephalus</i>	Matyantya, Lady Frere, Sudáfrica	ZA de <i>Cynognathus</i>	Cráneo	Renaut (2000); Kammerer y Ordoñez (2021)	Fernando Abdala
BP/1/2092	<i>Kannemeyeria simocephalus</i>	Winnaarsbaken. Distrito Burgersdorp, Sudáfrica.	ZA de <i>Cynognathus</i>	Cráneo parcial	Renaut (2000)	Fernando Abdala
BP/1/5530	<i>Ufudocyclops mukanelai</i>	Granja Aviron, Distrito Sterkstroom, Sudáfrica.	ZA de <i>Cynognathus</i>	Techo craneano parcial	Hancox et al., (2013); Kammerer et al. (2019)	Fernando Abdala
UCMP 42916	<i>Kannemeyeria simocephalus</i> (holotipo de <i>Kannemeyeria vanhoepeni</i>)	Granja Bethel. Sudáfrica	ZA de <i>Cynognathus</i>	Cráneo y mandíbula	Camp (1956)	Belén von Baczko
GSN OM-313	<i>Kannemeyeria lophorhinus</i>	Ladera norte del monte Etjo, granja Etjo Nord. Distrito de Otjiwarongo, Namibia	Niveles inferiores Formación Omingonde Superior	Cráneo	Renaut (2000); Renaut et al. (2003)	Fernando Abdala
GPIT-PV-31574	holotipo de <i>Tetragonias njalilus</i>	Njalila, Tanzania	Manda Beds, Niveles superiores del Miembro Lifua	Cráneo y mandíbula	von Huene (1942)	Victoria Fernandez Blanco; Julia B. Desojo; Agustín G. Martinelli
UFRGS-PV-0147-T	<i>Jachaleria candelariensis</i>	Cerro Botucaraí, región de Candelária, Estado	Secuencia Candelaria	Cráneo parcial	Araújo y Gonzaga (1980);	Agustín G. Martinelli

		de Rio Grande do Sul, Brasil			Kammerer y Ordoñez (2021)	
UFRGS-PV-0150-T	<i>Jachaleria candelariensis</i>	Cerro Botucaraí, región de Candelária, Estado de Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Candelaria	Pelvis derecha	Vega-Dias y Schultz (2004); Kammerer y Ordoñez (2021)	Agustín G. Martinelli
UFRGS-PV-0151-T	holotipo de <i>Jachaleria candelariensis</i>	Cerro Botucaraí, región de Candelária. Estado de Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Candelaria	Cráneo	Araújo y Gonzaga (1980); Kammerer y Ordoñez (2021)	Agustín G. Martinelli
UFRGS-PV-0287-T	<i>Jachaleria candelariensis</i>	Cerro Botucaraí, región de Candelária, Estado de Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Candelaria	Escápula izquierda	Vega-Dias y Schultz (2004); Kammerer y Ordoñez (2021)	Agustín G. Martinelli
GSN OM-10	<i>Stahleckeria potens</i>	Río Omaruru. Distrito de Otjiwarongo, Namibia	Niveles superiores de Formación Omingonde Superior	Cráneo y mandíbula	Abdala et al. (2013); Kammerer y Ordoñez (2021)	Fernando Abdala
MVP-120	<i>Sangusaurus</i> sp.	Sanga Pascual, localidad de Bom Retiro. Estado de Rio Grande do Sul, Brasil		Cráneo parcial	Schwanke Peruzzo y Araújo-Barberena (1995)	Agustín G. Martinelli
MCZ VPRA 1688	<i>Stahleckeria potens</i> (holotipo de <i>Stahleckeria lenzii</i>)	sanga “n°3”, terrenos de “Chico Moraes”, región de Pinheiro. Estado de Rio Grande do Sul, Brasil	Secuencia Pinheiros-Chiniquá	Cráneo parcial, elementos postcraneos	Romer y Price (1944); Lucas (1993); Kammerer y Ordoñez (2021)	Voltaire Paes Neto

NHMUK PV R9732	holotipo de <i>Angonisaurus cruickshanki</i>	Cerca de 1.7 km al sudeste del rio Rutukira, Cuenca Ruhuhu, Tanzania	Manda Beds, Niveles superiores del Miembro Lifua	Cráneo y mandíbula, elementos postcraneanos	Cox y Li (1983); Hancox et al. (2013)	Agustín G. Martinelli; Hady George
-------------------	---	---	--	--	---	--

4.2. Metodología

4.2.1. Colecta de materiales. Los ejemplares inéditos CRILAR-Pv 554, CRILAR-Pv 82 y CRILAR-Pv 94 fueron colectados en el marco de sucesivas expediciones de campo realizadas por el equipo del “Archosauriform Research Group” (ARG; <https://archosaurarg.wixsite.com/archosaur>) encabezado por Julia B. Desojo, desde el 2011 hasta la fecha. Estas campañas fueron organizadas con diversas fuentes de financiación nacionales e internacionales, a cargo de J. B. Desojo (PICT 2010, 2012, 2014, Sepkoski Grants), M. D. Ezcurra (PICT 2018-01186; Jurassic Foundation 2013; Sepkoski Grant de la Paleontological Society 2016, 2021 y 2023). Específicamente, el ejemplar CRILAR-Pv 554 fue colectado por J. B. Desojo, A. G. Martinelli y el resto del equipo en una campaña de 2014, mientras que CRILAR-Pv 82 y CRILAR-Pv 94 fueron colectados en una campaña de 2018 por M. D. Ezcurra, L. E. Fiorelli, M.B. von Baczko, L. Acosta y el autor (Fig. 18). Posteriormente, M. D. Ezcurra colectó un elemento adicional de CRILAR-Pv 82 en una campaña de 2022, el cual se encuentra pendiente de preparación en el CRILAR.

PULR-V 144, por su parte, fue colectado por S. Rozadilla y F. Brissón-Egli en 2013 en una expedición realizada por el equipo del “Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados” (MACN-LACEV), encabezado por Fernando Novas.

4.2.2. Preparación de materiales. CRILAR-Pv 554, CRILAR-Pv 82 y CRILAR-Pv 94 fueron preparados mecánicamente en las instalaciones del CRILAR y del MACN-Pv, empleando martillos neumáticos del tipo Micro Jack #3, ARO y Me 9100. La preparación estuvo a cargo de los técnicos Sergio de la Vega (CRILAR-Pv), Guillermo Aguirrezabala y Magalí Cárdenas (MACN-Pv), además del tesista, y los colaboradores Sebastián Echarri y Santiago Olivetto (MACN-Pv).

4.2.3. Imágenes 3D. Se obtuvieron imágenes de tomografía computada de rayos X del holotipo de *Chanaria platyceps* (PULR-V 14) con el fin de discriminar el material fósil original del sector restaurado (Fig. 19). Para esto se empleó un tomógrafo multislice Siemens SOMATOM Definition AS de 64 detectores en el Laboratorio de Diagnóstico por Imágenes del Hospital de la Madre y el Niño (ciudad de La Rioja, Argentina). A partir de estas imágenes, se generó una reconstrucción tridimensional de las partes fósiles originales del cráneo y los colmillos, utilizando para la segmentación el software de acceso libre 3D Slicer (v. 5.0.3; <http://slicer.org/>).

4.2.4. Terminología y orientación anatómica. La terminología general utilizada en las descripciones craneanas y mandibulares se basa en las publicaciones clásicas de anatomía comparada de tetrápodos y sinápsidos no-mamalianos (por ej., Romer, 1956; Allin, 1975). A su vez, considerando que esta tesis está enfocada en los Anomodontia, y en particular en el clado Kannemeyeriiformes, se

tomaron como referencia publicaciones de los últimos 25 años donde se discuten exhaustivamente aspectos anatómicos del grupo (Cox, 1998; Renaut, 2000; Surkov y Benton, 2004; Angielczyk, 2001; Angielczyk y Kurkin, 2003; Angielczyk y Rubidge, 2013; Laaß, 2014, 2015; Angielczyk et al., 2017; Olroyd y Sidor, 2022). En las Figs. 6 y 7 se ilustra la anatomía generalizada de los dicinodontes, tanto a nivel craneano, mandibular y postcraneano.

Las descripciones anatómicas postcraneanas siguen la terminología y orientaciones anatómicas de Romer (1956) y la mayoría de las descripciones de sinápsidos no-mamalianos (p. ej., Ray, 2006; Kammerer et al., 2013; Guignard et al., 2019; Gaetano et al., 2018; Bishop y Pierce 2023a,b). En el caso de la escápula, por ejemplo, se emplean los términos "dorsal" y "ventral" para referirse a las regiones ubicadas distal y proximalmente a la articulación glenoidea, respectivamente.

Toma de medidas. Las medidas lineales por debajo de los 200 mm fueron tomadas con un calibre digital de 150 mm, con una desviación máxima de 0.2 mm, y redondeadas al 0.1 mm más cercano. Para mediciones de mayor tamaño (por encima de los 200 mm) se empleó un calibre analógico de 300 mm, y una cinta métrica con una desviación máxima de 0.5 mm y se redondeó al 0.5 mm más cercano.

4.2.5. Análisis filogenético

Antecedentes

El estudio de las relaciones de parentesco de los Anomodontia, bajo un abordaje cladístico, se remonta a más de cuatro décadas atrás, desde el primer análisis de Cluver y King (1983), habiéndose incrementado notablemente durante la década del 2000. Como comentan Kammerer et al. (2011), el muestreo de taxones y caracteres de estos estudios estaba incompleto y poco sistematizado, en muchos casos con un sesgo a los taxones pérmicos y en otros a los taxones triásicos, o en el caso de incluir a ambos, con muy poca exhaustividad. En el caso de los Kannemeyeriiformes, por ejemplo, se pueden mencionar estos casos:

- Maisch (2001): las dimensiones de la matriz son de sólo 35 caracteres discretos (28 craneanos y 7 postcraneanos) y 18 terminales. Esta matriz sólo está enfocada en los Kannemeyeriiformes, incluyendo a dos géneros pérmicos como outgroups (*Dicynodon* y *Dinanomodon*).
- Vega-Días et al. (2004): las dimensiones de la matriz son de 44 caracteres discretos (25 craneanos y 19 postcraneanos) y 14 terminales. También está centrada únicamente en los Kannemeyeriiformes, incluyendo como grupo externo a un dicinodonte Pérmico (*Dicynodon*) y uno Permo-Triásico (*Lystrosaurus*).
- Domnanovich (2010, tesis inédita): en este caso, las dimensiones de la matriz comprenden muchos más caracteres discretos (121 en total) y 27 terminales, aunque

sólo cinco de ellos son pérmicos (*Dicynodon lacerticep*, *Dinanomodon rubidgei*, *Myosaurus gracilis*, *Pelanomodon moschops*, *Vivaxosaurus permirus*).

El punto de inflexión crucial en el estudio filogenético del grupo fue el trabajo de Kammerer et al. (2011), en el marco de una revisión monográfica del género históricamente conflictivo *Dicynodon*. Estos autores elaboraron una gran matriz de Anomodontia (de aquí en adelante llamada de esta forma), recopilando una gran cantidad de caracteres de los trabajos previos (Modesto et al., 1999, 2003; Modesto y Rybczynski, 2000; Rybczynski, 2000; Angielczyk, 2001, 2004, 2007; Maisch, 2001, 2002; Angielczyk y Kurkin, 2003; Surkov y Benton, 2004; Vega-Dias et al., 2004; Maisch y Gebauer, 2005; Surkov et al., 2005; Damiani et al., 2007; Fröbisch, 2007; Fröbisch y Reisz, 2008; Govender y Yates, 2009; Angielczyk y Rubidge, 2010; Cisneros et al., 2011) y sumando varios más de autoría propia. Las dimensiones de la versión original de esta base de datos comprenden un total de 163 caracteres y 87 terminales, expandiendo enormemente el muestreo de caracteres y taxones respecto a las matrices previas. De las 87 terminales, alrededor de un 57% corresponden a taxones pérmicos, un 30% a dicinodontes triásicos, además de la adición de una decena de anomodontes no-dicinodontes. A su vez, una particularidad de la matriz de Kammerer et al. (2011) es la adición de una partición de 20 caracteres continuos.

En los últimos 15 años, la versión original de la matriz de Anomodontia fue modificada y expandida en más de una veintena de publicaciones (Kammerer et al., 2013, 2019; Castanhinha et al., 2013; Cox y Angielczyk, 2015; Angielczyk et al., 2016, 2017, 2021; Angielczyk y Kammerer, 2017; Kammerer, 2018, 2019a,b; Olivier et al., 2019; Sulej y Niedźwiedzki, 2019; Liu, 2020, 2021, 2022; Kammerer y Ordoñez, 2021; Macungo et al., 2022; Mueller et al., 2023; Escobar et al., 2023; George et al., 2023; Shi & Liu, 2023; Szczygielski y Sulej, 2023). Como resultado de esto, en las últimas versiones las dimensiones de esta base de datos se han acercado a casi 200 caracteres y 120 taxones.

Metodología implementada

Con el objeto de poner a prueba las relaciones filogenéticas de los dicinodontes de Chañares, se llevó a cabo un análisis filogenético sobre la base de la matriz de datos de Liu et al. (2022), una de las últimas versiones de la matriz de Anomodontia. Esta matriz es relevante para estudiar las relaciones filogenéticas de los Kannemeyeriiformes sudamericanos porque incluye las unidades taxonómicas operacionales (UTO) previamente añadidas por Kammerer y Ordoñez (2021): *Dinodontosaurus brevirostris*, *Dinodontosaurus tener*, *Jachaleria colorata*, *Jachaleria candelariensis*, *Acratophorus argentinensis*, *Kannemeyeria aganosteus* y *Sangusaurus* sp. A su vez, incorpora la revisión de las codificaciones del kannemeyérido chino *Shaanbeikannemeyeria xilogouensis*. Siguiendo a Kammerer et al. (2013), los árboles recuperados a partir de esta matriz estarán enraizados en *Biarmosuchus tener*, el cual, junto con *Hipposaurus boonstrai*, *Archaeosyodon praeventor*, *Titanophoneus potens*,

Gorgonops torvus, *Lycosuchus vanderrieti* y *Glanosuchus macrops*, representan especies de sinápsidos no anomodontes considerados como grupos externos.

De la matriz de Escobar et al. (2023), desprendida de esta tesis, sólo se tomaron las erratas de las codificaciones de Liu (2022) (ver abajo); no se incorporaron las codificaciones mandibulares de *Dinodontosaurus brevirostris*, ya que en el presente trabajo de tesis se sigue un esquema taxonómico distinto (ver Capítulo 5. “Paleontología Sistemática”).

Las dimensiones finales de la matriz utilizada en esta tesis son de 124 taxones y 219 caracteres, divididos en 23 continuos y 196 discretos. De los 23 caracteres continuos, 13 se refieren a la anatomía craneana, tres a la anatomía mandibular y siete a la postcraneana. De los 196 caracteres discretos, por su parte, 133 corresponden al cráneo, 31 a la mandíbula y 32 al postcráneo. Todos los caracteres continuos fueron tratados como aditivos y sin discretización siguiendo a Goloboff et al. (2006).

La matriz fue visualizada y editada mediante el software Mesquite 3.70 (Maddison y Maddison 2021) y analizada utilizando máxima parsimonia en el software TNT versión 1.6 (Goloboff y Morales, 2023). En primera instancia, se realizó un análisis filogenético con pesos iguales, centrado en los taxones válidos identificados en esta tesis: nov. gen. *brevirostris* y *Chanaria platyceps*. Para ello, se llevó a cabo una estrategia de búsqueda dirigida, utilizando una combinación de algoritmos de Nuevas Tecnologías (*Sectorial Search*, *Ratchet*, *Drifting* y *Tree Fusing*), con la condición de encontrar 100 veces (100 hits) la longitud mínima del árbol y colapsar las ramas de longitud cero luego de las búsquedas. Los otros parámetros se establecieron por defecto. Los árboles resultantes fueron posteriormente sometidos a una ronda adicional de reordenamiento de ramas mediante *Tree Bisection and Reconnection* (TBR). El soporte de las ramas se estimó con soporte de Bremer y frecuencias de remuestreo simétrico (para fines comparativos con el análisis bajo pesos implicados, ver más abajo), empleando 10000 pseudoréplicas, y reportando tanto frecuencias absolutas como diferencia de frecuencias (GC).

Como complemento a este análisis, se realizó un análisis exploratorio en el que se incorporó como terminal adicional a PULR-V 144 (considerado en esta tesis como gen. et. sp. indet.), con el fin de evaluar el efecto que tendría este ejemplar en la filogenia, en caso de ser un taxón válido. Las condiciones del análisis fueron iguales al análisis primario, utilizando pesos iguales y los mismos parámetros de búsqueda y soporte.

Se realizó un segundo análisis utilizando pesos implicados con el fin de evaluar la robustez de la topología de Anomodontia al minimizar los efectos de la homoplasia (Goloboff et al., 2008). Se realizó un análisis de sensibilidad, utilizando siete búsquedas bajo los mismos parámetros de análisis que con pesos iguales y un rango de constantes de concavidad (k) entre 7 y 13, siguiendo las sugerencias de Ezcurra (2024) para matrices de entre 120–130 terminales. En cada uno de los siete análisis, se realizó una búsqueda con estabilización de consensos (con el fin de mejorar la eficiencia y

reducir los tiempos del análisis) y se estimaron los soportes de las ramas con remuestreos simétricos de peso diferente a cero. Este tipo de remuestreo resulta la estrategia más adecuada para pesos implicados porque el peso de los caracteres debe incrementarse y disminuir con la misma probabilidad (en este caso 25%) para evitar distorsiones producidas por diferentes pesos implicados (Goloboff et al., 2003). Para automatizar el proceso se utilizó el script *treeSearches_protocol_new_tech* (Martinelli et al., 2024), utilizando como argumentos de búsqueda el nombre del script, el nombre de la matriz, el límite inferior y superior del rango de k empleados y el número de pseudoréplicas del remuestreo.

Para la discusión de los resultados se adoptó un enfoque basado en la nomenclatura filogenética y las recomendaciones del PhyloCode (de Queiroz y Cantino, 2020). Siguiendo estas normas, los nombres de los clados están vinculados a especies, especímenes o apomorfías, denominados “especificadores”, análogos a los tipos utilizados en la nomenclatura basada en rangos. Los especificadores son internos, si son explícitamente incluidos en el clado a nombrar, o externos, si son explícitamente excluidos de dicho clado (Art. 11 del PhyloCode). A su vez, los nombres de los clados pueden basarse en distintos tipos de definiciones (Art. 9 del PhyloCode), de las cuales en esta tesis se utilizan dos: definiciones de “clado mínimo” (= “basadas en nodos”), si se asocian al clado más pequeño que contiene dos o más especificadores internos; o definiciones de “clado máximo” (=basadas en ramas o *stem*”), si se asocian al clado más grande que contiene uno o dos especificadores internos pero excluye uno o más especificadores externos.

En esta tesis se utilizaron las definiciones filogenéticas de los clados de dicinodontes presentadas en la literatura (i.e., Kammerer y Angielczyk, 2009; Kammerer et al. 2013; ver Capítulo 1), y se propuso una nueva pendiente de denominación formal (ver Capítulo 6).

Muestreo de taxones:

A los 119 taxones de la matriz de Liu (2022) se le adicionaron las UTO correspondientes a los taxones revisados en esta tesis.

A partir de Kammerer y Ordoñez (2021) la UTO que representa a los Kannemeyeriiformes no-stahleckeriinos de la Formación Chañares corresponde a *Dinodontosaurus brevirostris*, codificada en base a los ejemplares PULR-V 03, PULR-V 14, PULR-V 15, PULR-V, MCZ VPRA-3453, MCZ VPRA-3454, MCZ VPRA-3457 y PVL 6241. Escobar et al. (2023) adicionaron los ejemplares CRILAR-Pv 94 y PULR-V 144 para codificar la información mandibular.

Como resultado de la revisión de la taxonomía alfa de los dicinodontes de la Formación Chañares (ver y 7. “Discusión”), se subdividió *Dinodontosaurus brevirostris* en dos UTO’s diferentes:

- **Nov. gen. *brevirostris*:** correspondiente a la especie *brevirostris* propiamente dicha. Este terminal fue recodificado en base a PULR-V 15, MCZ-VPRA 3453 y MCZ VPRA-3457.

Si bien MCZ VPRA-3454 no pudo ser examinado de primera mano ni mediante fotografías, la información proporcionada por Cox (1968) sugiere que también es referible a nov. gen. *brevirostris* (ver comentarios en Capítulo 5. “Paleontología Sistemática”). Por lo tanto, los datos previamente tomados por otros autores para este ejemplar se incorporaron en la recodificación de los caracteres continuos de esta UTO.

Para detalles de las modificaciones, ver más abajo (“Codificaciones modificadas (ordenadas por taxón)”)

- ***Chanaria platyceps*:** este terminal fue codificada en base a PULR-V 14, CRILAR-Pv 94 y PVL 6241.

Los ejemplares PULR-V 144 y PULR-V 03 (holotipo de *Dinodontosaurus platygnathus*), debido a su taxonomía alfa incierta (ver Capítulo 5, “Paleontología Sistemática”), no fueron incorporados al análisis filogenético principal. PULR-V 144, no obstante, tiene un grado muy alto de completitud y presenta características de interés taxonómico, por lo que fue incorporado a un análisis exploratorio (ver arriba).

A su vez, se actualizó el muestreo de taxones incorporando las nuevas especies de dicinodontes descritas en los últimos años, con especial énfasis en los Dicynodontoidea:

- ***Jimusaria monanensis* Shi y Liu (2023):** se incorporaron sin modificaciones las codificaciones realizadas por Shi y Liu (2023).
- ***Woznikella trirradiata* Szczygielski y Sulej (2023):** se incorporaron las codificaciones de caracteres de Szczygielski y Sulej (2023), modificando el estado de los caracteres discretos 18 y 21 (ver más abajo).
- ***Lisowicia bojani* Sulej y Niedzwiedzki (2019):** este taxón fue descripto preliminarmente por Sulej y Niedzwiedzki (2019), quienes hicieron un análisis filogenético basado en la matriz de Anomodontia de Kammerer et al. (2011). Si bien fue recuperado como miembro de Placeriinae, esta especie no fue incluida en ninguna de las filogenias posteriores. Para esta tesis se incorporaron las codificaciones modificadas por Szczygielski y Sulej (2023).
- ***Argodicynodon boreni* Mueller et al. (2023):** se incorporaron sin cambios las codificaciones hechas por Mueller et al. (2023).

Como resultado, se obtuvo una matriz de 124 taxones (125 en el caso del análisis con PULR-V 144).

Muestreo de caracteres:

Para el análisis filogenético se partió de los 199 caracteres originales de la matriz de Liu (2022), sobre la cual se hicieron una serie de modificaciones y adiciones de caracteres, dando como resultado una matriz de 219 caracteres (ver “Anexo. Lista de caracteres”):

- 1) Los enunciados de los caracteres discretos 6, 13, 16, 35, 52 y 136 fueron reformulados para que reflejen con más precisión la variación morfológica en los anomodontes.
- 2) Al igual que los análisis previos, fueron considerados como aditivos (ordenados) los caracteres discretos 33, 58, 61, 79, 140, 150, 151, 166 y 176.
- 3) El carácter discreto 126 de la matriz de Liu (2022) fue escindido en dos caracteres separados (cars. 126 y 177) para reflejar una nueva interpretación sobre las homologías de las estructuras dorsales de la sínfisis dentaria:

126. Dentario, sulco posterior del dentario, borde medial formando una hoja cortante alta y dorsalmente convexa: ausente (0); presente (1); inaplicable (-).

177. Dentario, tabla dentaria, borde medial desarrollado verticalmente en forma de hoja cortante: ausente (0); presente (1); inaplicable (-).

Se redefinió a este carácter ya que en la formulación original de Angielczyk y Rubidge (2013) sólo se menciona de forma genérica a una “hoja cortante alta y dorsalmente convexa en el borde medial de la superficie dorsal del dentario”. En este trabajo, se lo desdobló en dos caracteres separados, reflejando la no homología entre una hoja medial del dentario formada por la tabla dentaria, como es el caso de los Kannemeyeriiformes, y otra formada por el sulco posterior de dentario, como es característico de los pylaecefálicos. En función de esto, se realizaron los siguientes cambios en la lista de caracteres, con el fin de reflejar mejor la historia evolutiva de estas estructuras:

- Se reformuló el carácter 126 para asociarlo a la morfología del sulco posterior del dentario, y así ajustarlo a la condición observada en Pylaecephalidae. Este carácter, a su vez, está condicionado a la presencia/ausencia del sulco posterior del dentario (carácter 125). En consecuencia, los terminales que carecen de sulco posterior del

dentario fueron recodificados como inaplicable (?). *Shaanbeikannemeyeria xilogouensis* pasa del estado 1 (presente) a 0 (ausente) ya que la hoja medial corresponde a la tabla dentaria, no al sulco posterior del dentario (ver carácter 177).

- Se crea el nuevo carácter discreto 177, asociado a la morfología de la tabla dentaria, para reflejar la condición observada en algunos Kannemeyeriiformes. Este carácter está condicionado a la presencia/ausencia de la tabla dentaria (carácter 124). Los terminales que carecen de tabla dentaria fueron codificados como inaplicable (?); *Shaanbeikannemeyeria xilogouensis*, *Angonisaurus cruickshanki* y *Chanaria platyceps* fueron codificados con el estado 1 (presente); el resto de los terminales que presentan tabla dentaria fueron codificados por defecto con el estado 0 (ausente), ya que según las codificaciones de autores previos no se reconoció hasta el momento ninguna hoja medial desarrollada en la superficie dorsal del dentario, independientemente de su origen (tabla dentaria o sulco posterior del dentario). Uno de estos terminales con tabla dentaria, *Dinodontosaurus tener*, fue codificado como polimórfico (0&1), ya que, si bien la información previa de la matriz sugería que no presenta hoja medial en el dentario, la examinación de fotos de MCZ-VPRA 1687 indica que al menos en ese ejemplar sí está presente.

Para una discusión más detallada ver las notas de los caracteres 126 y 177 en el “Anexo. Lista de caracteres”.

- 4) A su vez, se identificaron varios caracteres multiestado que combinaban estados neomórficos (presente/ausente) y transformacionales en un mismo enunciado, afectando de este modo la independencia de los caracteres y la ulterior optimización de los mismos. Para compensar esto se emplearon dos estrategias:

- en los casos en los que fue posible reconocer una serie de transformación, los estados fueron ordenados (caracteres 17, 29, 52, 53, 57, 114, 125, 127).
- Otros 19 caracteres, por su parte, fueron escindidos en un carácter neomórfico y otro transformacional, siguiendo las recomendaciones de Sereno (2007):

- **Carácter discreto 2 (Liu, 2022)**

2. Premaxilar, superficie palatal, crestas pares anteriores: ausentes (0); presentes (1)

178. Premaxilar, superficie palatal, crestas pares anteriores, disposición: convergentes posteriormente (0); paralelas (1); no aplica (-).
- **Carácter discreto 5 (Liu, 2022)**
 - 5. Premaxilar, superficie palatal, cresta mediana posterior: ausente (0); presente (1)
 - 179. Premaxilar, superficie palatal, cresta mediana posterior, forma del área anterior: aplanada y expandida (0); angosta y laminar (1); no aplica (-).
 - **Carácter discreto 6 (Liu, 2022)**
 - 6. Premaxilar, superficie palatal, estructuras laterales a cresta mediana (depresiones o crestas accesorias): pobremente definidas o ausentes (superficie relativamente plana) (0); presentes (1); inaplicable (-)
 - 180. Premaxilar, superficie palatal, tipo de estructuras laterales a cresta mediana: depresiones bien definidas con lados curvos (0); crestas accesorias distintivas (1); inaplicable (-).
 - **Carácter discreto 8 (Liu, 2022)**
 - 8. Premaxilar, dientes: presentes (0); ausentes (1)
 - 181. Premaxilar, dientes, posición: lateral (0); medial (1); no aplica (-).
 - **Carácter discreto 19 (Liu, 2022)**
 - 19. Rostro, superficie lateral, excavación postnarial: ausente (0); presente (1)
 - 182. Rostro, superficie lateral, forma de excavación postnarial,: relativamente pequeña y redondeada posteriormente (0); muy grande y alargada (1); inaplicable (-).
 - **Carácter discreto 22 (Liu, 2022)**
 - 22. Maxilar, canino: presente (0); ausente (1)
 - 183. Maxilar, canino, grado de desarrollo: como miembro de gran tamaño de la serie dentaria (0); formando un colmillo (1); inaplicable (-).
 - **Carácter discreto 23 (Liu, 2022)**
 - 23. Maxilar, dientes no-caniniformes: presentes (0); ausentes (1).
 - 184. Maxilar, dientes no-caniniformes, posición: cerca del margen lateral del maxilar (0); más medialmente, (1); inaplicable (-).

- **Carácter discreto 25 (Liu, 2022)**
 - 25. Maxilar, dientes no-caniniformes, serraciones: ausentes (0); presentes (1).
 - 185. Maxilar, dientes no-caniniformes, grado de desarrollo de serraciones: finas (0); gruesas (1); inaplicable (-).
- **Carácter discreto 28 (Liu, 2022)**
 - 28. Maxilar, depresión caniniforme (anterior a proceso caniniforme o colmillo): ausente (0); presente (1)
 - 186. Maxilar, depresión caniniforme, forma: entrante limitado por una cresta, medialmente al borde palatal (1); muesca sobre el borde palatal (2); inaplicable (-).
- **Carácter discreto 34 (Liu, 2022)**
 - 34. Nasales, protuberancias (=bosses): ausentes (0); presentes (1)
 - 187. Nasales, protuberancias (=bosses), configuración: protuberancia mediana con un margen posterior continuo (0); protuberancias pares, cerca del margen dorsal o posterodorsal de las narinas externas (1); protuberancias pares que se unen en la línea media, formando una superficie anterodorsal engrosada en el rostro (2); inaplicable (-).
- **Carácter discreto 36 (Liu, 2022)**
 - 36. Frontal-nasal, cresta transversal entre ambos elementos: ausente (0); presente (1)
 - 188. Frontal-nasal, cresta transversal entre ambos elementos, forma: recta a curvada con convexidad posterior (0); fuertemente curvada con concavidad posterior (1); inaplicable (-).
- **Carácter discreto 38 (Liu, 2022)**
 - 38. Prefrontales, protuberancias (bosses): ausentes (0), presentes (1)
 - 189. Prefrontales, protuberancias (bosses), relación con las protuberancias nasales: separadas (0); confluentes (1); inaplicable (-).
- **Carácter discreto 45 (Liu, 2022)**
 - 45. Parietal: ausente (0), presente (1)
 - 190. Parietal, superficie dorsal: nivelada con el techo craneano (0), deprimida (1); inaplicable (-).

- **Carácter discreto 55 (Liu, 2022)**

55. Foramen pineal, ornamentación circumpineal: presente (0); ausente, foramen al mismo nivel que la superficie del cráneo (1)

191. Foramen pineal, ornamentación circumpineal, forma de protuberancia (*boss*): en forma de “chimenea” (0); en forma de “cúpula” o “collar”, rugosidad presente (1); con borde incompleto, más desarrollada en los bordes laterales del foramen pineal (2); inaplicable (-).

- **Carácter discreto 81 (Liu, 2022)**

81. Palatino, foramen palatal lateral: ausente (0), presente (1)

192. Palatino, foramen palatal lateral, posición: a nivel de la exposición palatal anterior, expandida de los palatinos (0); posterior y dorsal a la exposición palatal anterior, expandida de los palatinos (1); inaplicable (-).

- **Carácter discreto 84 (Liu, 2022)**

84. Ectopterigoides: presente (0); ausente (1)

193. Ectopterigoides, vista palatal, extensión en relación al palatino: lo sobrepasa posteriormente (0); no lo sobrepasa posteriormente (1); inaplicable (-).

- **Carácter discreto 93 (Liu, 2022)**

93. Pterigoides, dentición: presente (0); ausente (1)

194. Pterigoides, dentición, forma de la corona: cónica (0); expandida bucolingualmente (1); inaplicable (-).

- **Carácter discreto 117 (Liu, 2022)**

117. Dentario, dientes: presentes (0); ausentes (1)

195. Dentario, dientes, posición: sobre superficie dorsal de dentario (0); desplazados medialmente, a veces sobre un abultamiento o plataforma (1); inaplicable (-).

- **Carácter discreto 118 (Liu, 2022)**

118. Dentario, dientes, serraciones: presentes, (0); ausentes (1)

196. Dentario, dientes, grado de desarrollo de serraciones: finas (0); gruesas (2); inaplicable (-).

- 5) Se modificaron *a priori* los scoreos preexistentes en la matriz de Liu (2022), considerando el escalado de los caracteres continuos y la corrección de errores.

a) Tratamiento de caracteres continuos:

Una de las problemáticas principales de matrices mixtas como la de Anomodontia, con caracteres tanto continuos como discretos, es la diferencia en los costos de transformación de los caracteres continuos, tanto entre sí como con los caracteres discretos (por ej., Mongiardino Koch et al., 2015). La mayor parte de esta partición corresponde a proporciones en unidades, en general, entre 0 y 1 (o levemente superior). Sin embargo, los caracteres continuos 2 (longitud relativa del paladar secundario) y 11 (area relativa de las coanas), correspondientes a una proporción y un área (respectivamente) están en unidad de píxeles, y los caracteres 9 (angulo entre las ramas cuadradas del pterigoides) y 12 (angulo entre los procesos ascendente y zigomático del escamoso) son ángulos en unidades sexagesimales. Aún aplicando transformaciones logarítmicas (en el caso de los caracteres en píxeles) o reduciendo los valores en un 10% (en el caso de los ángulos), esto exagera aún más el sobreescalado de los valores codificados debido a que los pasos entre los estados de caracteres continuos son iguales a su diferencia aritmética.

En el caso de los caracteres continuos 9 y 12, una solución parcial implementada en esta tesis fue la transformación de los valores angulares de los caracteres al sistema de radianes.

Los valores de los caracteres 2 y 11, sin embargo, constituyen un caso particular, ya que desde Angielczyk et al. (2016) están calculados con el protocolo de Angielczyk y Walsh (2008), utilizando un software gráfico como “Scion Image beta 4.0.2”. El mismo consiste en escalar las imágenes en vista palatal de los especímenes, para que en cada una de ellas el largo basal del cráneo (i.e., longitud desde el borde anterior del rostro hasta el borde posterior del cóndilo occipital) equivalga a 1200 píxeles. Una vez escaladas, se toman dos medidas: el largo (en píxeles) del paladar secundario, a nivel del premaxilar, desde el borde anterior del rostro hasta el borde anterior de las coanas (para los valores del carácter 2); y el área (en píxeles) de ambas coanas, luego de ser delimitadas con un color sólido (para los valores del carácter 11). Luego, ambas medidas son transformadas mediante logaritmo natural para reducir los excesivos valores. Sin embargo, este protocolo difiere de la metodología usada para codificar otros caracteres morfométricos, los cuales se basan en medidas lineales con unidades en el sistema métrico decimal (mm, cm) y normalizadas respecto al largo basal del cráneo. Esto altera el

escalado de los caracteres morfométricos, ya que las medidas en píxeles son mayores en tres a cinco ordenes de magnitud, y aun aplicando la transformación logarítmica, se obtienen valores en una escala muy superior a los demás caracteres morfométricos, que en general están dentro del rango de 0 y 1.

En lo que respecta al carácter 2, esta problemática se logró resolver implementando una metodología clásica para medir el largo relativo del paladar secundario de los ejemplares en estudio. Para ello se utilizó calibre (digital o mecánico) o cinta métrica, dependiendo del caso, empleando el sistema métrico decimal. La longitud relativa se calculó como un simple índice “longitud de paladar secundario (desde borde anterior del premaxilar hasta el borde anterior de las coanas) / largo basal del cráneo”. En el caso de las codificaciones previas, se las transformó en proporciones mediante el cociente “longitud de paladar secundario (en píxeles) / 1200 píxeles” (ver tabla de Excel con medidas de cada ejemplar).

b) Corrección de errores en matriz de Liu (2022)

Las codificaciones del carácter discreto 135 (forma de la lámina replegada del angular) fueron restituidas al estado previo asignado por Kammerer y Ordoñez (2021) en los siguientes taxones:

- *Sinokannemeyeria*, *Parakannemeyeria*, *Xiyukannemeyeria brevirostris*, *Dinodontosaurus tener*: del estado inexistente 6 se lo modificó a dato faltante o dudoso (“?”)
- *Angonisaurus cruickshanki*, *Stahleckeria potens*, *Sangusaurus parringtonii*, *Ischigualastia jenseni*: del estado inexistente 6 se lo modificó al estado 0 (grande, redondeada, sin ornamentación)

5. SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

5.1. Zona de Asociación de *Tarjadia*

THERAPSIDA Broom, 1905 (*sensu* Rowe, 2020)

ANOMODONTIA Owen, 1860 (*sensu* Kammerer y Angielczyk, 2009)

DICYNODONTIA Owen, 1859 (*sensu* Kammerer y Angielczyk, 2009)

DICYNODONTOIDEA Olson, 1944 (*sensu* Kammerer y Angielczyk, 2009)

KANNEMEYERIFORMES Maisch, 2001 (*sensu* Kammerer et al., 2013)

Gen. et sp. indet.

(Figs. 21-24)

Material: CRILAR-Pv 554, cráneo parcial.

Localidad y Horizonte Tipo: Parque Nacional Talampaya, Provincia de La Rioja, Argentina. Localidad de Campo Córdoba (Ezcurra *et al.*, 2017) (ver Capítulo 3 y Fig. 16). Formación Chañares, Miembro Inferior, en niveles correspondientes a la ZA de *Tarjadia* (*sensu* Ezcurra *et al.*, 2017; Fig. 17).

Descripción

CRILAR-Pv 554 consiste en un cráneo parcial que carece de una parte considerable de la región preorbital (especialmente en el lado izquierdo, donde está expuesto el molde interno del bulbo olfatorio), así como de las barras postorbital e infraorbital izquierdas y del arco zigomático izquierdo (Fig. 21). También falta el paladar y la mayor parte del basicráneo (Figs. 22-24). La barra intertemporal está rota a lo largo de toda su longitud, a través de un plano relativamente horizontal, que coincide aproximadamente con el nivel del techo craneano interorbital. La región facial izquierda está completamente ausente, mientras que la derecha está muy dañada, careciendo de toda la porción lateral y distal del proceso caniniforme, y dejando expuesta la raíz del colmillo en vista lateral y ventral. El estado fragmentario de las regiones zigomática y basicraneanas deja expuestas varias estructuras internas de la región orbitotemporal. En general, el cráneo no aparenta haber sufrido una deformación tafonómica intensa, lo que queda evidenciado por la forma aproximadamente subredondeada de la órbita.

El **maxilar** derecho está muy dañado, conservando solo parte del proceso zigomático y careciendo de casi todo el proceso caniniforme, a excepción del sector lindante con el colmillo. La raíz del colmillo derecho está expuesta en vista lateral, pero principalmente en vista ventral (Figs. 22, 23: rcan). La misma aparenta tener algunos indicios de compresión mediolateral, considerando el contorno

oval del mismo (ver medidas en Tabla 5). La pobre preservación impide obtener más información sobre este elemento.

Sólo se preserva la parte más posterior del **nasal** derecho y un fragmento minúsculo del izquierdo muy erosionados como para aportar información relevante. El **prefrontal** también está preservado del lado derecho, contactando anteromedialmente con el nasal y posteromedialmente con el frontal (Figs. 21, 23: prf). En el sector izquierdo falta la mayor parte de este elemento, pero se observa la faceta de contacto con el frontal. Su tamaño es considerablemente grande, formando todo el margen anterodorsal de la órbita. El sector medial del prefrontal parece ser considerablemente liso, pero el márgen orbital está engrosado en un par de protuberancias o *bosses* (Figs. 21, 23: bprfr).

Los **frontales** están ampliamente expuestos en el techo craneano (Fig. 21: fr). Anteriormente contactan con los nasales mediante una sutura recta y en la línea media parecen formar un proceso anterior. A su vez, presentan un proceso lateral anteroposteriormente amplio, que determina que el frontal tenga una buena contribución al margen de la órbita. Posteriormente, los frontales forman un proceso alargado y digitiforme que contacta con el preparietal posteromedialmente, con los parietales posteriormente y con los postorbitales posterolateralmente.

Los **postorbitales** son fragmentarios, sólo preservando la parte anterior de los procesos posteriores o temporales y la base de la barra postorbitaria derecha. Esta última también está incompleta, faltando el borde posterodorsal (que contribuye a la fenestra temporal) y el extremo anterior. Sin embargo, es posible inferir la presencia de un proceso suborbitario alargado, ya que se preserva la faceta de contacto en el borde externo del yugal, sobre la superficie lateral de la barra infraorbitaria (Fig. 23: fprsr). Si bien no se preserva la barra postorbitaria, se observa en vista dorsal el sector de transición entre la misma y el proceso temporal del postorbital. Este sector de intersección contribuye al techo craneano y delimita anterolateralmente a la fenestra temporal. Su superficie dorsal es lisa, ligeramente cóncava e inclinada posteroventralmente, y forma un plano diferenciado respecto a la superficie general interorbitaria, de la cual está separado por una sutura postorbital-frontal elevada. Debido a la fractura de la barra intertemporal, sólo se preserva la base de los procesos temporales de los postorbitales, por lo que no es posible inferir cuál sería la extensión de los mismos a lo largo de la barra intertemporal. Estos procesos contactan medialmente con el frontal, aunque la sutura se ubica sobre el plano de fractura y no es posible determinar cómo sería el contacto en superficie. Por lo tanto, es probable que los procesos temporales estuvieran dirigidos posterodorsalmente y, por ende, que la barra intertemporal fuera más alta que el techo craneano interorbital, como se infiere a partir del plano de fractura de los parietales (ver abajo).

El **foramen pineal** tiene una forma oval, aunque la mitad posterior de sus márgenes no son naturales debido a la fractura de la barra intertemporal (Fig. 21). El **preparietal** está presente, delimitando la mitad anterior del foramen pineal. Presenta una forma aproximadamente oval y su superficie dorsal deprimida. En su mayor parte contacta con los frontales, que lo rodean con proyecciones laterales digitiformes (ver arriba), mientras que posterolateralmente tiene un pequeño contacto con los parietales.

La parte más dorsal de la barra intertemporal está fracturada, impidiendo determinar su altura con precisión. Sin embargo, el plano de fractura está aproximadamente al mismo nivel del techo craneano interorbitario, indicando que posiblemente la barra intertemporal estaría relativamente elevada, aunque no es posible precisar cuánto. A través del plano de fractura, puede observarse la sutura entre los **parietales**, en la parte anterior de la barra intertemporal (Fig. 21: p). Un corto tramo por delante de la mitad anteroposterior de ésta última, los parietales se separan, formando un par de procesos posteriores que rodean al interparietal (ver abajo). En el extremo más posterior de la barra intertemporal, los parietales y el interparietal sobrepasan posteriormente a la superficie del occipucio, y junto con escamosos (y en caso de estar presentes, los tabulares) conforman un “techo” o “dosel” sobre el occipucio (Fig. 24).

En cuanto a los **escamosos**, sólo se preserva un fragmento del proceso temporal del lado izquierdo, mientras que del derecho se preserva el proceso temporal, la mayor parte del proceso zigomático y la parte medial del proceso cuadrado. En vista dorsal, el proceso temporal del escamoso se dirige en sentido posterolateral, dándole al borde posterior del cráneo una forma de “V” (Fig. 21), y está inclinado hacia atrás, contribuyendo al “techo” o “dosel” del borde dorsal del occipucio. A su vez, en vista occipital, este proceso inclina ventrolateralmente, dándole al sector intertemporal un aspecto de “techo a dos aguas”, conspicuo a pesar del estado fragmentario (Fig. 24). La rama zigomática derecha carece de su margen dorsal, al igual que la barra intertemporal. En vista dorsal, el arco zigomático está fuertemente curvado, con su punto más lateral ubicado a la altura de la mitad anteroposterior (Fig. 21). A pesar de la pobre preservación de este sector, esto le da a la fenestra temporal un contorno aproximadamente cuadrangular. En vista lateral, una cresta oblicua se extiende a lo largo de la rama zigomática (Fig. 23: crobl). Respecto a la rama cuadrada, la pobre preservación impide una adecuada caracterización, aunque en vista posterior se reconoce su contribución al margen lateral de la fenestra posttemporal derecha (Fig. 24: prcsc).

Sólo está preservada la parte dorsal del **epipterigoides** derecho, incluyendo el tramo más dorsal de su eje principal o proceso ascendente, el cual articula con la lámina temporal del parietal

Como se mencionó más arriba, el **interparietal** parece tener una contribución importante a la barra intertemporal, reconocible a pesar de la fractura de la misma. Este elemento forma un proceso angosto acunado entre los procesos posteriores de los parietales, cuyo extremo anterior sobrepasa la mitad anteroposterior de la barra intertemporal (Fig. 24: ip). A pesar de estar incompleto, el margen posterior de este hueso es cóncavo, contribuyendo a la forma en “V” invertida del borde posterior del cráneo. A su vez, en vista occipital, el sector lateral del interparietal acompaña la inclinación posterior de la parte superior del occipucio en forma de “techo”. En esta misma vista, el interparietal solapa dorsalmente al supraoccipital mediante un proceso bifurcado, en forma de “UU” (Fig. 24: ip), y presenta una débil cresta nual, extendida a lo largo de su línea media.

A cada lado del occipucio se identifican unos espacios rellenos de sedimento, alargados mediolateralmente, entre el interparietal (medialmente), el proceso temporal del escamoso (dorsalmente) y el supraoccipital (ventralmente), que en parte podría corresponder al margen dorsal del supraoccipital, o bien a los tabulares desarticulados.

De los elementos occipitales, el único conspicuo es el **supraoccipital**, aunque es probable que se haya preservado parte del exoccipital derecho. El supraoccipital carece de todo el sector ventrolateral izquierdo y la superficie anterior, que contribuye a la fenestra temporal. Sólo del lado izquierdo, se preserva una pequeña porción del supraoccipital expuesta ventralmente al proceso temporal del escamoso, en la esquina posteromedial de la fenestra temporal. En vista occipital, se observa el sector medial, que forma el borde dorsal del *foramen magnum* y es solapado por el proceso ventral del interparietal. El ala lateral derecha es la mejor preservada, contactando anterolateralmente con lo poco preservado del proceso cuadrado del escamoso (Fig. 24: also). Ventrolateralmente delimita a la fenestra posttemporal derecha (Fig. 24: fpost). El hueso está muy deteriorado en este sector, por lo que incluso se observan espacios abiertos que comunican con la fenestra temporal.

Sólo se preserva el **periótico** derecho (Figs. 22-24: per), erróneamente interpretado por Ezcurra et al. (2017) como parte del cuadrado. Lo más destacado de este elemento es la porción opistótica, formando un robusto proceso paraoccipital (Fig. 23, 24: prpocc). Lamentablemente, el extremo lateral de este proceso está erosionado, por lo que no es posible determinar si existiría una proyección posterior pronunciada, o “proceso timpánico” (*sensu* Cox, 1959).

Clado nov. 1

(ver Figs. 55, 57, 59)

Definición filogenética: el clado más inclusivo que contiene a *Stahleckeria potens* y *Placerias hesternus* pero no a *Kannemeyeria simocephalus*. Basado en los resultados filogenéticos presentados en el Capítulo 6.

STAHLECKERIIDAE (Lehman, 1961) (*sensu* Kammerer et al., 2013)

STAHLECKERIINAE (Lehman, 1961) (*sensu* Kammerer et al., 2013)

Gen. et sp. indet.

(Figs. 25-27)

Material: CRILAR-Pv 82, escamoso izquierdo parcial, escápula derecha, ilion izquierdo parcial, esternón y un fragmento óseo indeterminado.

Localidad y horizonte estratigráfico: Parque Nacional Talampaya, Provincia de La Rioja, Argentina. Localidad de Los Bordos (29°48'23" S / 67°46'40" W), casi a 7 km al este de la boca del Cañón de Talampaya y a 2 km al Norte del río El Torcido (ver Capítulo 3 y Fig. 16). Formación Chañares, Miembro Inferior, 50 cm por encima del contacto con la Formación Tarjados, en los niveles inferiores de la ZA de *Tarjadia* (*sensu* Ezcurra et al., 2017; Fig. 17).

Comentarios: Aunque desarticulados, los huesos de CRILAR-Pv 82 se encontraron en estrecha asociación (Fig. 25), sin elementos duplicados y sus tamaños coinciden con los esperados para un mismo individuo.

La descripción del postcráneo de CRILAR-Pv 82 fue previamente publicada en un artículo derivado de este trabajo de tesis (Escobar et al., 2021) y se incorpora en esta sección sin modificación significativa. Escobar et al. (2021) mencionaron dos elementos adicionales asociados al material postcraneano, los que fueron excluidos de dicha contribución por su condición fragmentaria y poco informativa. Uno de esos elementos corresponde a un escamoso izquierdo, del cual se presenta su descripción en esta sección. El otro fragmento consiste en una pequeña pieza ósea semilunar y fragmentaria, asignada tentativamente a un supraoccipital por Escobar et al. (2021). Una de sus caras es atravesada por un canal de aproximadamente 10 mm de ancho, que desemboca en una superficie lisa cuyos extremos forman un par de estructuras similares a “alas”. En este trabajo de tesis, la identificación anatómica de este segundo elemento se considera incierta, dejando pendiente su

descripción hasta que se encuentre material más completo que permita dilucidar la región anatómica a la cual corresponde.

Descripción

Cráneo. El único elemento inequívocamente craneano de CRILAR-Pv 82 corresponde a un **escamoso** izquierdo parcial. El mismo presenta la típica morfología trirradiada de los dicinodontes. La rama zigomática sólo preserva el sector más dorsal de su parte proximal (Fig. 26: przesc), el cual sugiere una morfología considerablemente comprimida mediolateralmente. La rama cuadrada, por su parte, sólo conserva su región más dorsal, formando un ala del escamoso poco expandida lateralmente, con bordes externos angostos. Entre ambas ramas del escamoso se forma un ángulo obtuso, por lo que la parte preservada de la fosa para el anclaje del *M. adductor mandibulae externus lateralis* adopta una apariencia más abierta (Fig. 26: Mamel). Lamentablemente, el estado fragmentario e intensamente meteorizado de este elemento no permite realizar una caracterización más detallada del mismo, limitando las comparaciones posibles con otros Kannemeyeriiformes. Tampoco es posible definir un marco de referencia preciso para orientar el escamoso, impidiendo determinar caracteres de importancia taxonómica, como el grado de exposición de la fosa aductora en vista occipital o la inclinación del proceso zigomático en relación a la barra intertemporal.

Postcráneo

Escápula. La escápula derecha de CRILAR-Pv 82 (Fig. 27, A–C) está en general bien preservada, con pocos signos de deformación, a excepción de una leve compresión mediolateral de la hoja escapular. Solo se observa una fractura importante, extendida anteroposteriormente (inmediatamente por debajo del proceso acromial: acr) y algunos sectores dañados en los márgenes anterior y posterior de la hoja escapular, y en la espina escapular. La escápula tiene una longitud máxima de 51.5 cm, representando uno de los especímenes de dicinodontes sudamericanos más grandes reportados hasta la fecha (ver Tabla 4 para medidas adicionales). Supera las medidas reportadas para el ejemplar histórico MCZ-VPRA 3459, también de la Formación Chañares, *Ischigualastia jenseni* (holotipo MACN-Pv 18055) de la Formación Ischigualasto, *Dinodontosaurus tener* de la Secuencia Pinheiros-Chiniquá y *Jachaleria candelariensis* de la Secuencia Candelária (Cox, 1968, 1965; Vega-Dias y Schultz, 2004). Solo algunos especímenes de *Stahleckeria potens* de la Secuencia Pinheiros-Chiniquá son ligeramente más grandes, con escápulas aproximadamente un 5% más largas que la de CRILAR-Pv 82 (von Huene, 1935; Romer y Price, 1944).

La hoja escapular es robusta y relativamente alta, con su extremo dorsal expandido gradualmente en dirección anteroposterior. En vista anterior (Fig. 27C), la misma se curva suavemente

en sentido lateral (aunque esto probablemente está atenuado por deformación mediolateral). En vista lateral, los márgenes anterior y posterior son suavemente cóncavos, con una curvatura un poco más pronunciada en el margen posterior. Como resultado, la región media de la escápula (inmediatamente dorsal al nivel del proceso acromial) está anteroposteriormente constreñida y la expansión es más pronunciada en el tercio dorsal de la hoja. El borde dorsal de la escápula es suavemente curvado, con una inclinación anteroventral moderada, resultando en una hoja escapular algo asimétrica, con el vértice posterodorsal algo más elevado que el anterodorsal. Lamentablemente, la mitad ventral del margen posterior está considerablemente dañada, especialmente el área inmediatamente dorsal a la articulación glenoidea (gl). Por lo tanto, no es posible determinar si existía un área diferenciada para la inserción del *M. triceps*, como ocurre con frecuencia en otros Kannemeyeriiformes (por ej., von Huene, 1935; Govender et al., 2008; Kammerer et al., 2013). Con excepción de la espina escapular y el proceso acromial, las superficies lateral y medial de la hoja escapular carecen de cualquier cresta o tubérculo.

La espina escapular (espesc), ligeramente fracturada pero en general bien preservada, está bien desarrollada en sentido dorsoventral y lateral, comenzando aproximadamente a 13 cm del borde dorsal de la escápula y extendiéndose verticalmente de forma adyacente al margen anteroventral de la hoja escapular. La superficie anterior de la espina es relativamente plana, careciendo de un surco o fosa preespinal (por ej., Govender et al., 2008) entre el borde de la espina y el margen anterior de la hoja escapular. La porción dorsal de la espina es gruesa, redondeada y baja, afilándose progresivamente y elevándose por encima de la superficie lateral de la hoja escapular hasta llegar a su extremo ventral, donde se demarca ligeramente del proceso acromial (acr). Así, el borde de la espina es marcadamente convexo en vista anterior (ver Fig. 27C, espesc). En vista lateral, el tercio ventral de la espina se curva en sentido anterolateral, dando a la espina escapular un perfil ondulado en esta región. La espina escapular se continúa ventralmente con un proceso acromial proyectado anteroventralmente y algo lateralmente. El proceso acromial está moderadamente desarrollado, sin alcanzar la gran extensión de algunos especímenes de *Dinodontosaurus tener* (por ej., MCZ-VPRA 1670; ver también Kammerer et al., 2013; Fig. 63 de Capítulo 7. “Discusión”). Tiene un borde dorsal suavemente convexo y un margen ventral recto. Esta morfología de la espina escapular y el proceso acromial es notablemente similar a la de los especímenes de *Stahleckeria potens* de Brasil (ver Discusión).

Ventralmente al proceso acromial, la parte ventral de la escápula también está ampliamente expandida, hasta alcanzar una extensión anteroposterior similar a la del margen dorsal de la hoja escapular. Esta región de la escápula está delimitada anteroventralmente por la superficie articular para el precoracoides (prcor) y posteroventralmente por la contribución escapular a la cavidad glenoidea (gl). Estas superficies forman entre sí un ángulo ligeramente superior a 90°. La fosa glenoidea tiene un

perfil recto y su superficie es más larga que la articulación con el precoracoides, que es ligeramente cóncava en dirección anteroposterior. No hay evidencia de un foramen coracoideo.

Esternón. El esternón de CRILAR-Pv 82 (Fig. 27 D, E) está severamente fracturado y erosionado, gran parte de sus bordes están dañados (especialmente el izquierdo) y todo el sector posterior del hueso está faltando. Por lo tanto, la información que puede obtenerse a partir de este elemento es limitada. Sin embargo, se distingue un contorno general triangular, con los márgenes laterales convexos convergiendo en un extremo anterior romo. Las medidas lineales del esternón (ver Tabla 4) también exceden aquellas reportadas en la mayor parte de los dicinodontes sudamericanos (por ej., von Huene, 1935; Cox, 1965; Vega-Días y Schultz, 2004).

Como es típico en los dicinodontes, las superficies ventral y dorsal del esternón están bien diferenciadas. En la superficie dorsal, se observan al menos un par de protuberancias redondeadas (best), una en cada uno de los márgenes posterolaterales (ver Fig. 27D), las cuales están separadas del sector más posterior del esternón por un surco poco profundo. Una convexidad en la superficie dorsal del hueso, inmediatamente posterior a cada surco (especialmente en el lado derecho), sugiere la posibilidad de un segundo par de protuberancias (best?). Desafortunadamente, la preservación extremadamente pobre de esta región impide una interpretación inequívoca. Una cresta posterior baja y ancha se extiende anteromedialmente sobre la superficie dorsal (Fig. 27: crpest), desde la protuberancia esternal derecha hasta alcanzar una cresta longitudinal mediana (Fig. 27: crmest), una corta distancia antes del margen anterior del hueso. Aunque no está preservada, probablemente existía otra cresta que se extendía desde la protuberancia esternal izquierda. Más allá de un aspecto general cóncavo, no se reconocen otras características en la superficie ventral.

Ilión. El ilión de CRILAR-Pv 82 (Fig. 27F, G) preserva gran parte de su proceso preacetabular o anterior (pra), si bien el extremo anteroventral está roto, así como parte del cuello o base de la lámina ilíaca y la región supraacetabular. Bordes naturales se reconocen claramente en el sector posteroventral del proceso preacetabular. El margen dorsal de la lámina ilíaca está cubierto por matriz, mientras que el anterior muestra indicios de daño. Sin embargo, probablemente no se extendía mucho más hacia adelante. A pesar de su estado incompleto, la longitud preservada del hueso (ver Tabla 4) excede ampliamente la longitud total del ilión reportada para *Dinodontosaurus tener* por Cox (1965). Entre los dicinodontes sudamericanos publicados, solo algunos especímenes de *Stahleckeria* superan esta longitud (von Huene, 1935; Kammerer et al., 2013).

El proceso preacetabular está fuertemente desarrollado anteriormente. En general, la superficie lateral es ligeramente cóncava tanto dorsoventral como anteroposteriormente, mientras que la superficie medial es convexa en las mismas direcciones. A partir de la mitad anteroposterior del

proceso preacetabular, la lámina ilíaca se curva gradualmente en dirección anterolateral. Más allá del daño general en la lámina ilíaca y la falta de su extremo más anterior, se distingue una marcada curvatura anteroventral del proceso preacetabular, evidenciada por un margen posteroventral profundamente cóncavo en vista lateral (ver Fig. 27F, G). Como resultado de esto, la lámina ilíaca adquiere un perfil en forma de "gancho" u "hoz" en vista lateral, similar a *Stahleckeria potens* y otros stahleckeriinos (ver Discusión). El margen posteroventral del proceso preacetabular conduce directamente a la región anterior del cuello ilíaco, transversalmente engrosada, la cual probablemente corresponde al refuerzo o "buttress" supraacetabular. Ni el margen posterior del cuello, ni la región acetabular, están preservadas.

La superficie medial de la lámina ilíaca preserva las cicatrices de tres (posiblemente cuatro) costillas sacras (sacr), ubicadas en la mitad posterior del proceso preacetabular, inmediatamente anterior al cuello ilíaco (Fig. 27 G). Los bordes ventrales de las cicatrices son más conspicuos que los dorsales, consistiendo en depresiones profundas y dorsoventralmente alargadas, rodeadas por márgenes fuertemente engrosados, los que delimitan un contorno ventral redondeado para las cicatrices. Por el contrario, los bordes dorsales de estas cicatrices se vuelven gradualmente menos profundos, hasta confluir con el resto de la superficie medial de la lámina ilíaca. Las cicatrices de las costillas sacras están estrechamente agrupadas, estando separadas únicamente por unos márgenes delgados y engrosados.

Por lo general, la caracterización detallada de las cicatrices sacras suele pasarse por alto en la literatura y las comparaciones taxonómicas suelen centrarse principalmente en el número de vértebras sacras (por ej., Griffin y Angielczyk, 2019). Teniendo esto en cuenta, vale la pena mencionar que la morfología general de las cicatrices de las costillas sacras de CRILAR-Pv 82 coincide en gran parte con la descrita para el ilion "n°1" de *Stahleckeria potens* (GPIT-PV-30792, anteriormente GPIT/RE/8001; ver von Huene, 1935). Aunque en *Sangusaurus parringtonii* las cicatrices del ilion se encuentran en contacto con sus respectivas costillas sacras, es interesante señalar que los extremos distales de las costillas tercera a cuarta están expandidos y redondeados (ver Angielczyk et al., 2017), una característica que recuerda la morfología observada en las cicatrices de CRILAR-Pv 82. Desafortunadamente, la variación morfológica en la región de la articulación ilio-sacra sigue estando pobremente estudiada en otros taxones de Kannemeyeriiformes, lo que limita una comparación adecuada.

5.2. Zona de Asociación de *Massetognathus-Chanaresuchus*

THERAPSIDA Broom, 1905 (*sensu* Rowe, 2020)

ANOMODONTIA Owen, 1860 (*sensu* Kammerer y Angielczyk, 2009)

DICYNODONTIA Owen, 1859 (*sensu* Kammerer y Angielczyk, 2009)

DICYNODONTOIDEA Olson, 1944 (*sensu* Kammerer y Angielczyk, 2009)

KANNEMEYERIIFORMES Maisch, 2001 (*sensu* Kammerer et al., 2013)

Nov. gen.

Especie tipo: Nov. gen. *brevirostris* (Cox, 1968).

Diagnosis: Igual que la especie tipo, la única representante de este género (ver abajo).

Nov. gen. *brevirostris* (Cox, 1968) comb. nov.

(Figs. 28-33)

Sinónimo: *Dinodontosaurus brevirostris* Cox, 1968: p. 5, Figs. 4-10

Holotipo: PULR-V 15 (ex-MLP 65-XI-14-4), cráneo parcial con varias regiones incompletas o dañadas (por ej., rostro, proceso caniniforme, colmillos, paladar, región suspensorial y basicráneo) (Figs. 28 A, 29 A, B, 30 y 31 A).

Localidad y Horizonte Tipo: Alrededor de 9,7 km al este de punto donde emerge el Río Chañares en el Campo de Talampaya (“about 6 miles east of the point where the Chañares River emerges into the Campo de Talampaya”; Cox, 1968: p. 2). Parque Nacional Talampaya, Provincia de La Rioja, Argentina. Localidad Brazo del Puma según Ezcurra *et al.*, 2017 (ver Capítulo 3y Fig. 16). Formación Chañares, en niveles probablemente correspondientes a la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* (*sensu* Ezcurra *et al.*, 2017; Fig. 17).

Diagnosis revisada: Kannemeyeriiforme de tamaño mediano (275-290 mm de largo basal) caracterizado por la siguiente combinación de caracteres (autapomorfia marcadas con un asterisco) (Figs. 28-31): acortamiento preorbital marcado (entre un 30-40% del largo basal del cráneo); contorno dorsal del rostro con una pendiente acentuada y forma semicircular (en vista lateral)*; premaxilar con crestas palatales anteriores no expuestas en vista lateral; proceso caniniforme orientado verticalmente, con el punto de erupción de los colmillos al mismo nivel que el margen anterior de la órbita; grado de desarrollo moderado del refuerzo o *buttress* caniniforme; muesca o *notch* en el borde dorsal del receso

nasal, en el contacto premaxilar-nasal (en vista lateral); barra postorbitaria con su segmento dorsal curvado gradualmente en vista anterior y posterior, y oblicuamente al plano sagital en vista dorsal; proceso temporal del postorbital moderadamente desarrollado, hasta alcanzar cerca de la mitad anteroposterior de la barra intertemporal; depresión prepineal en el preparietal; arco zigomático con una cresta oblicua en la superficie lateral; arco zigomático horizontal o subhorizontal, de modo que el borde dorsal de la barra intertemporal siempre es visible en vista lateral; proceso zigomático del escamoso con base amplia anteroposteriormente, sobrepasando el extremo posterior de la barra intertemporal; borde occipital del escamoso con una muesca o “*notch*” dorsolateral, entre las ramas zigomática y cuadrada; lámina mediana del pterigoides con superficie ventral lisa; ramas cuadradas de los pterigoides formando un ángulo agudo entre sí; borde dorsal del occipucio fuertemente inclinado ventrolateralmente, adoptando forma de “techo a dos aguas” (en vista posterior); parte dorsal de occipucio inclinada hacia atrás, formando un “techo o dosel” por sobre el resto de la superficie occipital.

Material referido: MCZ-VPRA 3453, MCZ-VPRA 3454, MCZ-VPRA 3457.

Comentarios: Cox (1968) y Kammerer y Ordoñez (2021: p. 29, 30) refirieron los siguientes especímenes a *D. brevirostris*, a los cuales no se ha podido acceder: MCZ VPRA-3452, 3454, 3455 y 3456. MCZ-VPRA 3452, 3455 y 3456 sólo preservan elementos postcraneos. En el caso de MCZ-VPRA 3454, Cox (1968: fig. 5C, 6 y 9) ilustró un detalle del techo craneano en vista dorsal, y el cráneo completo en vista lateral y ventral. Varias de las características representadas en esos dibujos coinciden con la diagnosis de Nov. gen. *brevirostris* presentada en esta tesis: longitud preorbital; forma del contorno dorsal del rostro; morfología de las crestas palatales anteriores del premaxilar; orientación del proceso caniniforme y los colmillos; grado de desarrollo del refuerzo o *buttress* caniniforme; orientación de la barra postorbitaria; longitud relativa del proceso temporal del postorbital; la morfología del arco zigomático en vista lateral; y la morfología de la lámina mediana y las ramas cuadradas del pterigoides. En base a este conjunto de evidencia, MCZ-VPRA 3454 también es referido a nov. gen. *brevirostris*, aunque esta decisión taxonómica requiere ser corroborada de primera mano a futuro.

En todos los ejemplares estudiados en este trabajo, el estado de preservación es imperfecto. Sólo el holotipo PULR-V 15 ha sido estudiado mediante examinación directa, mientras que para los ejemplares MCZ-VPRA 3453 y 3457 se recurrió a material fotográfico (ver Capítulo 4. “Materiales y Métodos”). Por lo tanto, la descripción anatómica aquí presentada tiene un carácter preliminar, quedando pendiente la osteología detallada de nov. gen. *brevirostris* a la incorporación de material más completo y mejor preservado. Más allá de estas limitaciones, la evidencia anatómica observada

en PULR-V 15, MCZ-VPRA 3453 y 3457 indican la presencia de un género distinto en la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* (ver Capítulo 7. “Discusión”).

Descripción.

Cráneo: La longitud basal del cráneo no es precisa, ya que a todos los ejemplares estudiados (PULR-V 15, MCZ-VPRA 3453 y MCZ-VPRA 3457) les falta el cóndilo occipital (Figs. 30, 33). No obstante, los largos basales se estiman dentro del rango de tamaños de los restantes ejemplares de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*: (275-300 mm), con el tamaño más pequeño representado por el holotipo PULR-V 15 (ver Tabla 6). De acuerdo con Cox (1968), MCZ-VPRA 3454 es considerablemente más pequeño (con una longitud basal de 230 mm), pero el mismo no ha podido ser examinado en esta tesis.

En vista dorsal (Figs. 28, 31), el cráneo es trapezoidal, y el extremo anterior del rostro es cuadrangular. En los tres especímenes estudiados el rostro es notoriamente corto anteroposteriormente, con el largo preorbital apenas superando el 30-40% de la longitud basal del cráneo (ver Tabla 6; Fig. 29 A,C,D: 1). A su vez, en vista lateral el contorno dorsal del rostro tiene una pendiente pronunciada y un perfil semicircular bien marcado, que lo diferencia de otros Kannemeyeriiformes (Fig. 2 A, C, D: 2),

Las narinas externas están alejadas del margen alveolar, y se ubican dentro de un receso nasal de forma aproximadamente romboidal, conformado dorsalmente por el nasal, anteroventralmente por el premaxilar, posteroventralmente por el maxilar y medialmente por el septomaxilar (Fig. 32: rn).

Los **premaxilares** están coosificados en un único elemento impar. La superficie dorsal está pobremente preservada en el holotipo PULR-V 15 (Fig. 31A). En los restantes ejemplares, no hay indicios de la presencia de crestas, más allá del espécimen MCZ-VPRA 3453, aunque en este caso es posible que se deba a compresión mediolateral (Fig. 31B). El proceso posterior o ascendente del premaxilar, contactando con los nasales, tiene el extremo posterior romo (Fig. 31B: pra). A su vez, en vista lateral (Fig. 29C, D: 6; Fig. 32: ndrn), se observa un surco o *notch* en el contacto premaxilar-nasal, en el borde dorsal del receso nasal (ver más abajo descripción del nasal). En vista lateral, el maxilar solapa al premaxilar, y forma una sutura recta en diagonal desde la esquina anteroventral del receso nasal hasta el margen alveolar. En vista ventral, las crestas palatales anteriores están mejor preservadas en MCZ 3453, donde se observa que son paralelas entre sí (Fig. 30 B). Estas crestas no sobrepasan el margen alveolar lateral del premaxilar, por lo que no están expuestas en vista lateral (Fig. 29 C, D: 3). Posteriormente a las crestas palatales anteriores se extiende la cresta mediana posterior, la cual está separada de las anteriores.

El **septomaxilar** está ubicado en su totalidad dentro del receso nasal (Fig. 32: smx), delimitando el margen posterior y ventral de la narina externa. En base a lo observado en PULR-V 15 y MCZ-VPRA 3457, este hueso tiene una forma aproximada de “8”, similar a lo reconocido en *C. platyceps*. Posteroventralmente contacta con el maxilar, anteroventralmente con el premaxilar y posterodorsalmente con el nasal. En base a lo observado en MCZ-VPRA 3453, no habría contacto posterior con el lagrimal ni el prefrontal, interponiéndose entre estos elementos el nasal y el maxilar (Fig. 32).

El **maxilar** forma la parte ventral de la región facial, con un proceso caniniforme moderadamente desarrollado anteroposterior y dorsoventralmente (Fig. 32: prc). Si se orienta el cráneo con las ramas anteriores de los pterigoides dispuestas horizontalmente (siguiendo el criterio de Angielczyk y Kurkin, 2003), el proceso caniniforme tiene una orientación claramente vertical, al igual que el colmillo o *tusk*, el cual erupciona a la altura del margen anterior de las órbitas (Fig. 29 B-D: 4; Fig. 32: can). El diámetro de colmillo en el punto de erupción está cerca de los 30 mm, dentro del rango de los ejemplares estudiados de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* con el mismo tamaño craneano (ver Tabla 6). El borde anterior del proceso caniniforme es afilado y oblicuo, conformando junto con el premaxilar un margen labial recto y orientado posteroventralmente. La superficie lateral del maxilar está un poco expandida lateralmente formando un refuerzo o “*buttress*” caniniforme (*sensu* Damiani et al., 2007), aunque el mismo es poco prominente (Fig. 29 A, C, D: 5; Fig. 32: bc). En vista lateral y ventral, se observa en el *buttress* un patrón rugoso de ornamentación (Fig. 32). El *buttress* está demarcado del resto de la superficie ventral lisa del proceso caniniforme mediante un “labio” o *lip*, que probablemente separaba las zonas con y sin recubrimiento córneo (Hieronymus et al., 2009). En vista lateral, el borde ventral del proceso caniniforme se extiende aproximadamente hasta el margen anterior de la órbita, demarcándose del proceso zigomático del maxilar (Figs. 29, 32).

El contacto maxilar-premaxilar forma una sutura recta y dirigida anteroventralmente, que no parece continuarse en una cresta pronunciada, delimitando ventralmente al receso nasal. MCZ-VPRA 3453 es el que preserva de manera más conspicua las suturas en esta región (Fig. 32), y en base al mismo se puede establecer que el maxilar contacta con el nasal a la altura del borde posterior del receso nasal. Cerca del borde orbital, se observa nítidamente la sutura maxilar-lagrimal, pero no es posible determinar si también hay un contacto con el prefrontal. No hay evidencia de una depresión o excavación postnarial bien desarrollada (*sensu* Vega-Días et al., 2004).

En vista lateral, el patrón sutural en los arcos zigomático está en general pobremente preservado, pero la evidencia parece indicar que el proceso zigomático del maxilar es bipartito. En MCZ-VPRA 3457 se reconoce una proyección triangular, entre el proceso suborbital del postorbital

(dorsalmente) y el proceso zigomático del escamoso (ventralmente). Sin embargo, no está claro si se trata de un proceso simple o si corresponde al elemento dorsal de un proceso zigomático bifurcado. En el sector derecho de MCZ-VPRA 3453, se observa un proceso triangular sobre la superficie anteroventral del arco zigomático (Fig. 30B), acuñado entre el escamoso y el yugal, similar en posición al elemento ventral del proceso zigomático del maxilar.

En vista lateral, sobre la superficie dorsolateral del paladar, no es posible discernir si existe un ectopterigoides osificado o si en su lugar se desarrolla un proceso posterior del maxilar alargado (Fig. 32: ecpt/mx?).

Los **nasales** conforman una protuberancia o *boss* impar en la superficie dorsal, preservado en los ejemplares MCZ-VPRA 3453 y 3457 (Fig. 28B, C; Fig. 31B: bna). El *boss* nasal delimita el borde dorsal del receso nasal, formando un proceso de forma lobulada, que en el contacto con el premaxilar forma una muesca o *notch*, más visible en vista lateral (Fig. 29C, D: 6; Fig. 32: ndrn). En vista dorsal, no obstante, el *boss* es poco desarrollado y sus límites son poco conspicuos, aunque parece ser convexo posteriormente. Posterolateralmente, el contacto nasal-prefrontal discurre junto al borde posterior del *boss* nasal, pero los contactos con los frontales son muy poco conspicuos (Fig. 31). En vista lateral, el nasal emite un proceso ventral delgado y puntiagudo, demarcado del *boss* nasal (Fig. 32: prvna). Este proceso contacta posteriormente con el lagrimal, mientras que anteriormente conforma el borde posterior del receso nasal.

El **prefrontal** forma el borde anterodorsal del borde orbital y parece tener considerable exposición sobre la superficie lateral (Figs. 31B, 32: prfr). A pesar de estar cizallado, MCZ-VPRA 3453 es el ejemplar que mejor preserva el patrón sutural del techo craneano. Allí se observa que el prefrontal es de tamaño moderado, y sólo contribuye a la mitad anterior del borde dorsal de las órbitas, quedando el resto formado por el frontal (Fig. 31B). El margen anterodorsal de la órbita está engrosado como una protuberancia o *boss*, con una ornamentación poco pronunciada. Esta protuberancia está bien diferenciada y no forma un continuo con el *boss* nasal.

El **lagrimal** (Fig. 32: lag) forma el borde anteroventral de la órbita, y tiene una considerable exposición facial. En vista lateral derecha de MCZ-VPRA 3453 es donde mejor se reconocen sus límites, extendiéndose un corto tramo por delante del margen anterior de la órbita, y quedando excluido por el proceso ventral del nasal de contactar con el septomaxilar. Inmediatamente por debajo de la sutura prefrontal-lagrimal, el borde anteroventral de la órbita está ligeramente engrosado, formando el borde lateral del foramen lagrimal.

El **yugal**, como es común en dicinodontes, contribuye al piso de la órbita, la superficie medial del arco zigomático y la base de la barra postorbitaria (Figs. 31, 32: y). En su tramo anterior, forma la parte dorsal y dorsomedial de la barra infraorbitaria, contribuyendo de este modo al piso de la órbita. En este sector, es solapado lateralmente por el proceso suborbitario del postorbital, posiblemente enmascarando un contacto en profundidad con los procesos zigomáticos del escamoso y maxilar. La preservación no permite asegurarlo, pero parece observarse una delgada exposición lateral del yugal, formando el borde ventral de la órbita, que no llega a quedar excluido por las contribuciones del escamoso, postorbital y maxilar. Posteriormente, el yugal se reduce mediolateralmente y se expande dorsoventralmente, formando la típica lámina aplicada contra la superficie medial del proceso zigomático del escamoso, extendiéndose posteriormente hasta poco antes del origen del arco zigomático. Posteriormente a la barra postorbital, el segmento temporal del yugal no alcanza el borde dorsal del proceso zigomático, restringiéndose a la superficie medial.

Los **frontales** están expuestos ampliamente sobre el techo craneano (Fig. 31: fr), y contribuyen a la mitad posterior del borde dorsal de las órbitas. El pobre estado de preservación en PULR-V 15 y MCZ-VPRA 3457 impide reconocer la sutura frontonasal. En MCZ-VPRA 3453, sin embargo, parece observarse una proyección mediana anterior del frontal, entre ambos nasales (Fig. 31B), pero no es posible determinar si se trata del proceso anterior tabular descrito por Kammerer y Ordoñez (2021). Posteriormente, cada frontal forma un proceso alargado y digitiforme que contactan con el preparietal posteromedialmente, con los parietales posteriormente (si bien la sutura no es conspicua) y con los postorbitales posterolateralmente.

El **postorbital** presenta sus dos partes típicas: la barra postorbitaria y el proceso posterior o temporal. La barra postorbitaria está conformada por una base expandida y dorsalmente por un eje principal. La base de la barra postorbitaria delimita el margen posteroventral de la órbita (Fig. 32). En vista dorsal también forma el margen anterolateral de la fenestra temporal (Figs. 31). Presenta una forma triangular, más alargada en su extremo anteroventral, presentando una proyección o proceso suborbital que contribuye a la barra infraorbitaria, dejando una delgada exposición del yugal delimitando el borde ventral de la órbita (Fig. 32: prsor; ver arriba). Ventrolateralmente contacta con el proceso zigomático del escamoso y ventromedialmente con el yugal.

Con respecto al eje principal de la barra postorbitaria, éste se curva gradualmente en sentido medial, en vista anterior y posterior (Fig. 33: 1). A su vez, en vista dorsal, el eje principal de la barra postorbital se orienta posterolateralmente, en un ángulo oblicuo al plano sagital del cráneo, algo exagerado en MCZ-VPRA 3453 por deformación (Fig. 28: 1; Fig. 31). Producto de esta disposición, en vista dorsal la órbita adopta una forma semicircular, y gran parte del margen posterior de la misma

es visible en vista lateral. Más allá de un leve engrosamiento del eje principal, no se observa una protuberancia o “*boss*” rugoso definido en la barra postorbitaria.

La barra postorbitaria transiciona posteromedialmente al proceso temporal del postorbital, conformando el borde anteromedial de la fenestra temporal. Este sector de intersección es mayormente convexo, y forma un continuo con la superficie general redondeada del techo craneano, al menos en el holotipo PULR-V 15. La sutura postorbital-frontal no desarrolla una cresta notoria. El proceso temporal del postorbital está mejor preservado en el holotipo PULR-V 15, del lado izquierdo. Este proceso es delgado, y se extiende más allá del foramen pineal, hasta alcanzar más de la mitad anteroposterior de la barra intertemporal (Fig. 28: 2; Fig. 31: prt).

El **foramen pineal** se encuentra aproximadamente a un 30 % del borde posterior del cráneo (Fig. 31: fp; ver largo postpineal en Tabla 6). La forma del mismo es ovalada, y no se observa ningún tipo de ornamentación. El **preparietal** es relativamente pequeño, con forma elíptica, y su superficie se ubica en una depresión prepineal (Fig. 31: pp). Está rodeado por los frontales (anteriormente y lateralmente), delimitando al foramen pineal en su borde anterior.

Los **parietales** forman el tramo posterior de la barra intertemporal y la pared medial de la fenestra temporal. En vista dorsal, el extremo anterior de la barra intertemporal está expandido, a lo que contribuye el proceso temporal del postorbital que se aplica contra su superficie anterolateral (ver arriba). Sin embargo, las suturas con los frontales y el preparietal (en caso de contactar) no son claras. El sector más posterior de la barra intertemporal (formado por los procesos posteriores de los parietales y el interparietal) está casi al mismo nivel de la superficie general del occipucio, a diferencia del resto del borde posterior del cráneo que conforma el techo o dosel sobre el occipucio (Fig. 33; ver más abajo). Esto se evidencia con el largo dorsal del cráneo similar e incluso menor al largo basal (ver Tabla 6 del Anexo).

En vista lateral, el borde dorsal de la barra intertemporal es aproximadamente horizontal y no se demarca del techo craneano interorbital (Figs. 29, 32). El borde dorsal de la barra intertemporal es muy angosto mediolateralmente, ensanchándose en sentido ventral, para dar lugar a la lámina temporal del parietal. En la mitad anteroposterior de la barra intertemporal, el ancho pasa de unos 7-8 mm en el borde dorsal, a alrededor de unos 35 mm más ventralmente, casi cinco veces más. No se observa ninguna depresión o fosa ventralmente al proceso temporal del postorbital, y la superficie medial de la fenestra temporal es lisa y casi continua entre este hueso y el parietal.

El **escamoso** tiene la típica morfología trirradiada de los dicinodontes, con una rama o proceso zigomático (*zygomatic flange* según Renault, 2000), una rama o proceso parietal, temporal o ascendente

(*parietal flange* según Renault, 2000), y una rama o proceso cuadrado o descendente (*quadrate flange* según Renault, 2000).

En vista dorsal, el proceso temporal del escamoso forma el margen posterior de la fenestra temporal, y en vista occipital determina gran parte del margen dorsal del occipucio (Figs. 31, 33: prtesc). En vista dorsal, los márgenes posteriores del cráneo a los costados de la barra intertemporal son rectos y dirigidos posterolateralmente. A su vez, la superficie del proceso temporal inclina fuertemente hacia atrás, formando un “techo” o “dosel” sobre el resto de la superficie occipital (Fig. 33: 4). En vista occipital, el proceso temporal inclina fuertemente en sentido ventrolateral, desde el extremo posterior de la barra intertemporal hasta la unión con los procesos zigomático y cuadrado, formando un ángulo de $\sim 30^\circ$ con la horizontal. Esto genera un borde dorsal del occipucio en forma de “techo a dos aguas” (Fig. 33: 3). En vista occipital, se observa al interparietal, aplicado sobre su superficie posteromedial (Fig. 33: ip), pero no está claro si también existiría un tabular contactando con el escamoso (ver más abajo).

En general, la rama zigomática tiene un aspecto robusto. En vista dorsal, el arco zigomático del holotipo PULR-V 15 está fuertemente curvado, con su sector más lateralizado ubicado en la mitad anteroposterior de la región temporal (Fig. 31A: przesc). La fenestra temporal, por lo tanto, tiene un contorno redondeado en vista dorsal. En los ejemplares referidos MCZ-VPRA 3453 y 3457, el arco zigomático es más bien recto y la fenestra temporal tiene un contorno cuadrangular, aunque al menos en MCZ-VPRA 3453 esto está relacionado a compresión mediolateral (Fig. 28 B, C; Fig. 31B: przesc). El extremo posterior de la rama zigomática se orienta posteromedialmente, por lo que la fosa para el *M. adductor mandibulae externus lateralis* está expuesta en vista occipital, mediante una muesca o “notch” dorsolateral (Fig. 33: 2). En vista lateral, la orientación horizontal del arco zigomático es una característica consistentemente observada en los tres ejemplares en estudio (PULR-V 15, MCZ-VPRA 3453 y MCZ-VPRA 3457), por lo que la barra intertemporal es visible en vista lateral en toda su longitud (Fig. 29: 9).

En vista lateral, al igual que todos los Kannemeyeriiformes no-stahleckeriinos de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*, una cresta oblicua se extiende desde el margen posterodorsal de la rama zigomática hasta cerca del margen orbital posterior. Anterodorsalmente a esta cresta se desarrolla un plano orientado lateralmente, mientras que posteroventralmente a la misma el arco zigomático inclina ventromedialmente y contribuye a la fosa para inserción del *M. adductor mandibulae externus lateralis* (Fig. 32: crobl, Mamel).

La rama cuadrada del escamoso está expandida lateralmente en un “ala”, cuya superficie anterior contribuye a la fosa para el *M. adductor mandibulae externus lateralis*. En vista lateral, el

vértice posterodorsal de la fosa aductora, en el punto donde se intersectan la rama zigomática y cuadrada del escamoso, tiene un contorno redondeado, algo que se observa con más claridad en los ejemplares MCZ-VPRA 3453 y 3457 (Fig. 29 C, D), cuyos escamosos están más completos que PULR-V 15. Los bordes laterales de la rama cuadrada son relativamente angostos. El borde lateral de la rama cuadrada del escamoso se orienta hacia afuera, sin curvamiento anterior, a excepción de MCZ-VPRA 3457 en el que hay una leve curvatura anterior del margen más distal de la rama cuadrada. Por lo tanto, en *D. brevirostris* la fosa aductora es completamente visible en vista lateral (Fig. 29).

El área suspensorial de la rama cuadrada está adelgazada, formando las superficies articulares para el complejo cuadrado-cuadradoyugal. En PULR-V 15 se preserva parte del complejo, pero en MCZ-VPRA 3453 y 3457 la mayor parte del complejo está ausente, exponiendo las fosas para el cuadrado (medial), y para el cuadradoyugal (lateral) (Fig. 32: fcy, fc). En vista occipital, el borde medial del escamoso contacta dorsalmente con el ala lateral del supraoccipital (y probablemente también con el tabular), y ventralmente con el proceso paraoccipital del periótico, y entre ambos elementos contribuye lateralmente a la conformación de la fenestra posttemporal (Fig. 33: fpost).

El único ejemplar que tiene el **vómer** mayormente completo es PULR-V 15, que preserva el septo intercoanal. Los **palatinos** presentan la estructura bipartita característica de los dicinodontes: un sector anterior ensanchado o *pad* palatino (*sensu* Cox, 1998), que parece contactar tanto con el maxilar como con el premaxilar, y un segmento posterior, que forma las superficie lateral y posterodorsal de la abertura coanal. No se observan indicios de un foramen palatal lateral entre el palatino y la rama anterior de los pterigoides.

El **pterigoides** está mejor preservado en MCZ-VPRA 3457, el cual no obstante carece de la rama cuadrada izquierda (Fig. 30C). La rama cuadrada del pterigoides parece ser delgada en toda su longitud, y si bien no se preserva su contraparte, puede estimarse que entre ambas habría un ángulo agudo, de unos 60° (Fig. 30C: 3). La lámina mediana del pterigoides es más ancha mediolateralmente que larga anteroposteriormente. Si bien presenta signos de desgaste, la superficie ventral de la misma parece ser plana, sin indicios de una cresta mediana (Fig. 30C: 2). El extremo anterior de la rama anterior del pterigoides es relativamente angosto y presenta una quilla o *keel* corta, aunque posteriormente parece dar lugar a un borde más redondeado. La rama anterior del pterigoides contacta anterolateralmente con un elemento dudoso que podría ser el proceso posterior del maxilar o el ectopterigoides (ver más arriba), mientras que medialmente contacta en casi toda su longitud con el palatino.

La **vacuidad interpterigoidea** está en general pobremente preservada, conservando mayormente los límites posteriores de la lámina mediana del pterigoides. En base a lo observado en el holotipo PULR-V 15, parece tener una forma ovalada.

Nov. gen *brevirostris* también presenta un proceso dorsal en el extremo anterior de la lámina basal del **epipterigoides**, algo previamente identificado por Cox (1968), si bien este autor lo atribuyó al pterigoides o al basiesfenoides. El parabasiesfenoides y basioccipital están pobremente preservados en todos los ejemplares estudiados, por lo que no es posible realizar una caracterización informativa de estos elementos. Aun así, parece reconocerse un espacio intertuberal considerablemente amplio, sin evidencias de una cresta intertuberal. El **complejo cuadrado-cuadradoyugal** está mejor preservado en PULR-V 15, donde se observa el proceso dorsal del **cuadrado** y parte del **cuadradoyugal**, aunque tampoco aportan demasiada información por la pobre preservación y preparación incompleta.

Sólo PULR-V 15 preserva completo el borde dorsal de la barra intertemporal, aunque el **interparietal** es poco conspicuo allí, y no es posible determinar con precisión su grado de contribución al techo craneano intertemporal. En este ejemplar, el margen posterior del interparietal es continuo en vista dorsal, sin desarrollo de concavidad o surcos (*notch*) (Fig. 31). Como se mencionó más arriba, el extremo posterior de la barra intertemporal está casi al mismo nivel de la superficie general del occipucio. Incluso, el ángulo entre las superficies dorsal y occipital del interparietal alcanza poco más de 100°. No obstante, hacia los costados de la barra intertemporal, el interparietal emite una proyección laminar de cada lado, que se aplica contra la superficie posterior del proceso temporal del escamoso y lo acompaña en su inclinación posterior, contribuyendo a la formación de un “techo o dosel” en la parte superior del occipucio (Fig. 33: 4). Sobre el borde dorsal del occipucio, a los lados de la barra intertemporal, se observa la sutura entre el proceso temporal del escamoso e interparietal, el cual queda excluido de participar en la pared posterior de la fenestra temporal. Ventralmente, el interparietal solapa la porción medial del supraoccipital, restringiéndola a un puente estrecho dorsalmente al foramen magnum (ver más adelante) (Fig. 33: ip). En el centro de la exposición occipital del interparietal, se observa una cresta poco pronunciada, extendida dorsoventralmente. No hay indicios conspicuos de la presencia de un **tabular**.

El **supraoccipital** ocupa el centro del occipucio, formando las dos alas laterales, como es característico en dicinodontes (Fig. 33: also). Su sector medial forma el borde dorsal del *foramen magnum*, y como se mencionó más arriba, es solapado por el proceso ventral del interparietal. Las alas del supraoccipital contactan lateralmente con el proceso cuadrado del escamoso, y ventralmente forman el margen dorsal de la fenestra posttemporal. No se preservan indicios de una cresta oblicua u otro tipo de estructura. Los **exoccipitales** son muy poco conspicuos, al menos en PULR-V 15, por lo

que no es posible brindar una caracterización de los mismos. No se distingue sutura entre el **proótico** y **opistótico**, probablemente fusionados en un **periótico** (Fig. 33: per). En vista posterior, la porción opistótica del periótico (de aquí en más, opistótico) sólo se preserva del lado derecho, formando un proceso paraoccipital bien desarrollado. Los procesos paraoccipitales contactan con el borde medial del proceso cuadrado del escamoso, pero debido a su pobre preservación no es posible determinar si presentarían una proyección posterior o “proceso timpánico” (según Cox, 1959).

Clado nov. 1

(ver Sección 5.1)

STAHLECKERIIDAE (Lehman, 1961) (*sensu* Kammerer et al., 2013)

STAHLECKERIINAE (Lehman, 1961) (*sensu* Kammerer et al., 2013)

***Chanaria* Cox, 1968**

Especie tipo: *Chanaria platyceps* Cox, 1968.

Diagnosis: igual que la de la especie tipo, la única representante de este género (ver abajo).

***Chanaria platyceps* Cox, 1968**

(Figs. 34-44)

Sinónimo: *Dinodontosaurus platyceps* (Cox, 1968: p. 2, Figs. 1-3) Keyser y Cruickshank, 1979: p. 100

Holotipo: PULR-V 14 (ex-MLP 65-XI-14-3), cráneo parcial.

Localidad y Horizonte Tipo: Parque Nacional Talampaya, Provincia de La Rioja, Argentina. Alrededor de 9,7 km al este de punto donde emerge el Río Chañares en el Campo de Talampaya (“about 6 miles east of the point where the Chañares River emerges into the Campo de Talampaya”; Cox, 1968: p. 2). Localidad Brazo del Puma según Ezcurra et al. (2017) (ver Capítulo 3 y Fig. 16). Formación Chañares, Miembro Inferior, en niveles probablemente correspondientes a la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* (*sensu* Ezcurra et al., 2017; Fig. 17).

Diagnosis revisada: Kannemeyeriiforme de tamaño mediano (240–290 mm de largo basal) caracterizado por la siguiente combinación de estados de caracteres (autapomorfia marcada con un asterisco) (Figs. 34-37): alargamiento preorbital marcado (entre un 40–60% del largo basal del cráneo); contorno dorsal del rostro con una pendiente suave; premaxilar con crestas palatales anteriores expuestas en vista lateral; proceso caniniforme orientado anteroventralmente, con el punto de erupción de los colmillos a nivel de las narinas internas; un refuerzo o *buttress* caniniforme robusto; borde dorsal del receso nasal continuo, sin una muesca en el contacto premaxilar-nasal; barra postorbitaria con su segmento dorsal orientado subhorizontalmente en vista anterior y posterior, y perpendicularmente al plano sagital del cráneo en vista dorsal; proceso temporal del postorbital extremadamente corto, sin sobrepasar al foramen pineal*; superficie del preparietal al mismo nivel que el techo craneano, sin formar una depresión prepineal; arco zigomático con una cresta oblicua en la superficie lateral; arco zigomático marcadamente inclinado posterodorsalmente, ocultando a la barra intertemporal en vista lateral; proceso zigomático del escamoso con base estrecha anteroposteriormente, sin sobrepasar al

extremo posterior de la barra intertemporal; borde occipital del escamoso sin muesca o “*notch*” dorsolateral entre las ramas zigomática y cuadrada; lámina mediana del pterigoides con una cresta mediana delgada; ramas cuadradas de los pterigoides formando un ángulo obtuso entre sí; borde dorsal del occipucio recto o ligeramente inclinado ventrolateralmente (en vista posterior); superficie occipital relativamente plana en toda su extensión; barbilla o “*chin*” sinfisaria bien demarcada respecto a la parte postdentaria de la rama mandibular.

Material referido: CRILAR-Pv 94, cráneo casi completo con mandíbula; PVL 6241, cráneo parcial, con el techo craneano nasal e interorbital ausente (dejando expuesto el molde interno de la cavidad nasal y endocraneana); CRILAR-Pv 601, parte posterior de cráneo por detrás de foramen pineal, región articular de mandíbula y postcráneo articulado.

Comentarios: Al momento de nombrar la especie *Chanaria platyceps*, Cox (1968) publicó una descripción breve de la misma. En su tesis inédita, Domnanovich (2010) brindó el primer intento de descripción detallada de esta especie, aunque en su marco taxonómico la consideró dentro del género *Dinodontosaurus*. Ambos autores basaron sus descripciones únicamente en el holotipo PULR-V 14, si bien Domnanovich (2010) incluyó también dentro del hipodigma de la especie a PVL 6241. PULR-V 14 presenta un estado de preservación muy fragmentario y con varios sectores reconstruidos en yeso: la parte erupcionada de ambos colmillos, parte de los márgenes orbitarios, gran parte de la barra postorbitaria y arco zigomático izquierdos, parte de la barra intertemporal, gran parte del margen dorsal del occipucio, la mayor parte de las regiones suspensoriales, los estribos, gran parte del paladar y la región endocraneana. Incluso algunas de las observaciones de Domnanovich (2010) están realizadas sobre elementos reconstruidos (por ej., ramas cuadradas de los pterigoides, colmillos), de las cuales hasta el presente trabajo no había evidencia disponible. Asimismo, PULR-V 14 presenta las sobreimpresiones artificiales de los contactos óseos interpretados por Cox (1968), lo cual dificulta considerablemente una revisión rigurosa del patrón sutural en este espécimen.

En este trabajo de tesis se revalida el estatus taxonómico de *Chanaria platyceps* a nivel de género y especie. El reestudio de este taxón está basado principalmente en el espécimen CRILAR-Pv 94, cuyo excepcional estado de preservación permite apreciar en detalle la morfología de la especie. No obstante, se complementa con observaciones de los restantes ejemplares, especialmente aquellas características diagnósticas que permiten asociar al holotipo PULR-V 14 y los ejemplares referidos.

CRILAR-Pv 94 es el único espécimen inequívocamente referido a *C. platyceps* que preserva la mandíbula completa, pero se hacen algunas menciones puntuales sobre CRILAR-Pv 601, que preserva la región articular. La mandíbula de CRILAR-Pv 94 fue previamente descrita por el autor en una publicación desprendida de esta tesis (Escobar et al., 2023), aunque allí se siguió el esquema

taxonómico de Kammerer y Ordoñez (2021) refiriendo este ejemplar a “*Dinodontosaurus*” *brevirostris*. La descripción mandibular aquí presentada es en esencia la misma de Escobar et al. (2023), con las adaptaciones acordes al esquema taxonómico de esta tesis.

Descripción

Cráneo. El tamaño es relativamente mediano, ya que los ejemplares más completos (PULR-V 14, PVL 6241, CRILAR-Pv 94) presentan largos basales en el rango de 240–290 mm y largos máximos (sobre la línea media dorsal) de unos 270–340 mm (ver Tabla 6). En CRILAR-Pv 94, el ancho máximo del occipucio alcanza unos 350 mm, sobrepasando en un 20% el largo craneano basal (ver Tabla 6).

En vista dorsal (Figs. 34, 38), el cráneo tiene una forma trapezoidal, con el extremo anterior del hocico cuadrangular. Por otro lado, destaca el alargamiento anteroposterior del rostro, con un largo preorbital que alcanza el 40–50% de la longitud basal del cráneo y en el ejemplar más grande (CRILAR-Pv 94) incluso se acerca al 60% (ver Tabla 6; Figs. 34, 38). A su vez, el contorno dorsal del rostro tiene una pendiente suave en vista lateral (Fig. 35).

Al igual que la mayoría de los Bidentalía, el rostro es casi edéntulo, a excepción del maxilar que sólo posee un único *tusk* o diente caniniforme (ver más abajo).

Las narinas externas son relativamente pequeñas, (alrededor de unos 24 mm de longitud en CRILAR-Pv 94) y están ubicadas bien dorsalmente, alejadas del margen alveolar (Figs. 40, 41: ne). Se ubican dentro de un amplio y profundo receso nasal (*sensu* Renault, 2000), de unos 47 mm de diámetro, formado dorsalmente por el nasal, anteroventralmente por el premaxilar, posteroventralmente por el maxilar y medialmente por el septomaxilar (Figs. 40, 41: rn). La presencia de un receso nasal es una característica común en Kannemeyeriiformes, incluyendo kannemeyeriidos (por ej., *Kannemeyeria simocephalus*, *Acratophorus argentinensis*, *Rabidosaurus cristatus*, *Dolichuranus primaevus*), con la excepción del stahleckeriino *Sangusaurus parringtonii* (Kalandadze, 1970; Renault, 2000; Damiani et al., 2007).

Al igual que la mayoría de dicinodontes, los **premaxilares** están fusionados entre sí, dando lugar a un elemento impar que forma el extremo anterior del rostro. En vista dorsal (Fig. 38), la superficie dorsal del premaxilar (de aquí en adelante mencionado en singular) es aproximadamente plana, sin el desarrollo de una robusta cresta mediana longitudinal. Sin embargo, en CRILAR-Pv 94, sobre el extremo anterior de esta superficie (poco antes de llegar al margen alveolar), se ha observado un par de pequeñas carenas longitudinales débilmente desarrolladas. Tales estructuras no se observan en PULR-V 14 ni en PVL 6241. Más allá de esto, sobre la superficie dorsal del premaxilar de PULR-V 14 y CRILAR-Pv 94 se distingue un patrón de ornamentación característico, con crestas y surcos

longitudinales, dispuestos en forma radial, especialmente conspicuo en el proceso ascendente. Esto difiere del patrón observado en el nasal y maxilar (ver más abajo).

Los márgenes dorsolaterales del premaxilar son relativamente rectos, contribuyendo al aspecto cuadrangular del extremo anterior del rostro. Una característica inusual en CRILAR-Pv 94 es que estos márgenes dorsolaterales están engrosados y sobresalen marcadamente hacia afuera (algo más exagerado del lado derecho producto de la deformación del cráneo). Esto determina un reborde pronunciado por encima de la superficie lateral del premaxilar (Figs. 40, 41: rep), lo que acentúa aún más la demarcación entre superficies dorsal y lateral de este hueso, así como el aspecto cuadrangular en el extremo del rostro. Si bien no se reconoce una estructura similar en PULR-V 14, el pobre estado de preservación de la superficie lateral del premaxilar no permite descartar su presencia. En el borde dorsal del receso nasal, no se observa ninguna discontinuidad o muesca pronunciada en el contacto premaxilar-nasal.

El proceso posterior o ascendente del premaxilar está, en general, pobremente preservado. No obstante, en el sector anteromedial de los nasales de CRILAR-Pv 94 se observan un par de depresiones simétricas, que en conjunto determinan una gran depresión redondeada, la cual se interpreta como la faceta de contacto con el premaxilar (Fig. 38). En PULR-V 14, en posición similar, el extremo del proceso ascendente del premaxilar también está ligeramente desgastado, permitiendo ver en los nasales una pequeña parte de la superficie articular. En base a esta evidencia, se puede concluir que el proceso ascendente del premaxilar de *C. platyceps* era muy alargado y con el extremo posterior romo, en forma de lengüeta (Fig. 38: pra).

En vista lateral, como es usual en dicinodontes, el maxilar solapa al premaxilar, formando una sutura recta en diagonal desde la esquina anteroventral del receso nasal hasta el margen alveolar; esto se ve con más claridad en el sector derecho de CRILAR-Pv 94 (Figs. 40, 41).

En vista ventral, el premaxilar forma la mayor parte del paladar secundario (Fig. 39). A lo largo de su tercio anterior se desarrollan un par de crestas palatales anteriores robustas, con sección triangular y paralelas entre sí. En el ejemplar más completo (CRILAR-Pv 94), puede apreciarse que las crestas palatales anteriores aumentan gradualmente su altura a medida que se acercan al margen alveolar anterior, determinando que en vista anterior el mismo adopte un contorno en forma de “W”. En el holotipo PULR-V 14 y PVL 6241 no es posible determinar esto, debido a la pobre preservación de este sector. Asimismo, en CRILAR-Pv 94 el desarrollo dorsoventral de estas crestas hace que sobrepasen el margen alveolar del premaxilar, por lo que son visibles en vista lateral (Figs. 40, 41: crpa). Inmediatamente posterior a las crestas palatales anteriores, aunque sin una aparente conexión, se extiende la cresta mediana posterior, que como es típico en los Terochelonina, carece de un área

anterior expandida y aplanada . Esta cresta también es robusta y redondeada, aumentando su altura y ancho posteriormente (Fig. 39).

El **septomaxilar**, mejor preservado en CRILAR 94, está ubicado en su totalidad dentro del receso nasal (Figs. 40, 41: smx). Este hueso delimita el margen posterior y ventral de la narina externa. En el sector derecho se distingue más evidentemente su forma de “8”, contactando posteriormente con el maxilar, anteroventralmente con el premaxilar y dorsalmente con el nasal (Fig. 40). Aparentemente no habría contacto posterior con el lagrimal ni el prefrontal, interponiéndose entre estos elementos el nasal y maxilar.

El **maxilar** forma toda la parte ventral de la región facial, incluyendo un robusto proceso caniniforme y el proceso zigomático (Figs. 40, 41). En vista lateral, el proceso caniniforme está muy bien desarrollado, ocupando más de la mitad anteroposterior de la región facial (Fig. 40, 41: prc), aunque dorsoventralmente su altura es moderada, al menos si se lo compara con el proceso hipertrofiado de taxones como *Parakannemeyeria* o *Sinokannemeyeria* (por ej., Sun, 1960). Si se orienta el cráneo con las ramas anteriores de los pterigoides dispuestas horizontalmente (siguiendo el criterio de Angielczyk y Kurkin, 2003), el proceso caniniforme tiene una orientación claramente anteroventral. Esto es consistente en todos los ejemplares de *C. platyceps* que preservan la región rostral (Fig. 35A-D). De cada proceso caniniforme emerge un colmillo o *tusk*, como es típico en la mayor parte de los Kannemeyeriiformes no-Stahleckeriinae. Debido a la orientación del proceso, el punto de erupción del colmillo es a la altura de las narinas internas, y el mismo también está dirigido anteroventralmente, continuando aproximadamente el borde posteroventral del proceso caniniforme (Figs. 35, 40, 41). El borde anterior del proceso caniniforme (por delante del punto de erupción del colmillo) está bien preservado en PVL 6241 y el sector izquierdo de CRILAR-Pv 94 (Figs. 35A, B, 41). El mismo es afilado, relativamente vertical y continuo con el margen labial del premaxilar, formando entre ambos un contorno cóncavo en sentido anteroventral. Posteriormente al punto de erupción, el borde ventral del proceso caniniforme es largo y expandido lateralmente, formando un masivo refuerzo o “*buttress*” caniniforme (Figs. 35A-D: 5, Figs. 39-41: bc). La superficie ventral de este *buttress* tiene su máximo espesor a la altura del colmillo, adelgazándose mediolateralmente en sentido al arco zigomático (Fig. 39). Esta superficie es la más profusamente ornamentada del maxilar, aunque a diferencia del premaxilar, el patrón de ornamentación es profusamente corrugado, con pequeños tubérculos en lugar de crestas longitudinales. El *buttress* está fuertemente demarcado de la superficie medioventral lisa del maxilar, en contacto con el pterigoides y la fosa labial (Fig. 39). En el sector derecho de PULR-V 14, el límite entre estas dos áreas está acentuado por la presencia de un surco (*furrow*). Esta demarcación puede interpretarse como el típico “labio” (*lip*), correlato de la presencia de un recubrimiento córneo (Hieronymus et al., 2009). En vista lateral, el borde ventral del

proceso caniniforme de CRILAR 94 se extiende hasta una altura ligeramente por detrás del margen anterior de la órbita, donde se demarca fuertemente del proceso zigomático del maxilar (Figs. 40, 41). En el holotipo PULR-V 14 y PVL 6241 el proceso caniniforme es menos extenso, llegando solo hasta el borde anterior de la órbita, y la demarcación entre los procesos del maxilar parece menos acentuada (Fig. 35B-D).

Dorsalmente al arbotante o *buttress*, la superficie lateral del proceso caniniforme también está ornamentada, aunque de manera menos marcada. Como se mencionó previamente, el maxilar solapa al premaxilar, determinando entre ambos una sutura recta y dirigida anteroventralmente, desde el margen labial hasta el margen anteroventral del receso nasal. Esta sutura es continuada posteriormente por una cresta afilada que delimita ventralmente al receso, determinando medialmente un profundo surco (Figs. 35 A-D, 40, 41). La cresta continúa posteriormente más allá del receso nasal, casi alcanzando la sutura maxilar-lagrimal, aunque decrece gradualmente su desarrollo y transiciona a un surco festoneado. Dorsalmente a la cresta, se extiende un delgado proceso dorsal del maxilar (*lamina nasal del maxilar* según Renault, 2000), con forma aproximadamente semilunar y proporcionalmente menos ornamentado (Figs. 40, 41: lnmx). Si bien el límite dorsal de este proceso es muy conspicuo, sólo puede determinarse con claridad su contacto posterior con el lagrimal y, dentro del receso nasal, el contacto anterior con el septomaxilar, con el cual forma una sutura curva que contribuye a la forma de “8” de este último hueso (Fig. 40). Dorsalmente, el patrón sutural está pobremente preservado, por lo que no es posible determinar si el proceso dorsal del maxilar contacta totalmente con el nasal o si hay algún tipo de participación del prefrontal. La superficie facial del proceso dorsal del maxilar es relativamente lisa y no se reconoce evidencia de algún tipo de depresión o excavación postnarial (*sensu* Vega-Días et al., 2004).

El proceso zigomático del maxilar está muy bien preservado en CRILAR-Pv 94 (Figs. 39-41: przmx), componiéndose de 2 elementos triangulares, en forma similar al de *Kannemeyeria* (Renaut, 2000), y difiriendo de otras formas como *Sanguisaurus parringtonii* en el cual el proceso zigomático es simple. El elemento dorsal (przmx_d) está completamente expuesto en vista lateral (Figs. 40, 41), acuñado entre el proceso suborbital del postorbital (dorsalmente) y el proceso zigomático del escamoso (ventralmente). Está bien extendido a lo largo de la porción infraorbitaria del arco zigomático, sobrepasando la mitad anteroposterior de la órbita. El elemento ventral (przmx_v), por su parte, es más ancho y forma la superficie medioventral de la barra infraorbitaria. Dorsolateralmente contacta con el proceso zigomático del escamoso y dorsomedialmente con el yugal (Figs. 39-41). La preservación excepcional de CRILAR-Pv 94 permite observar un rasgo singular en el sector anterior de la barra infraorbitaria, que consiste en el acuñaamiento y profundización medial del proceso zigomático del

escamoso, que determina un surco profundo en la base de la barra infraorbitaria, que se continúa anteriormente entre los dos componentes del proceso zigomático del maxilar (Figs. 40, 41).

No hay evidencia inequívoca de la presencia de un **ectopterigoides** osificado separadamente. En vista lateral, se observa una lámina ósea alargada y de forma triangular, acuñada entre la rama anterior del pterigoides (ventralmente) y la exposición de los palatinos que contribuye a la fosa labial (dorsalmente); también es visible en vista ventral, contactando medialmente con el extremo anterior de los pterigoides (Figs. 39-41: ecpt/mx?). Sin embargo, no se ha podido identificar una sutura clara con el maxilar, y existe la posibilidad de que en realidad se trate de un proceso posterior del maxilar muy desarrollado.

Al igual que el premaxilar, los **nasales** están incompletamente preservados (Figs. 38, 40, 41: na). A excepción del contacto con el premaxilar, las suturas con los huesos circundantes son poco conspicuas o deben ser inferidas sobre la base de las superficies articulares de los huesos circundantes. El rasgo más sobresaliente de los nasales es el engrosamiento de la mayor parte de su superficie dorsal, formando una gran protuberancia o *boss* impar con una ornamentación fuertemente corrugada, con pequeñas protuberancias, semejantes a las presentes en el *buttress* caniniforme del maxilar (Figs. 38, 40, 41: bna). Ventrolateralmente, el *boss* nasal está conspicuamente demarcado de la superficie ventral más lisa del nasal, que conforma el techo del receso nasal y delimita dorsalmente a las narinas externas (Figs. 40, 41). Posteromedialmente, a su vez, el *boss* sobresale respecto a la superficie facial del mismo nasal y del prefrontal, extendiéndose hasta un punto cercano al borde anterodorsal de la órbita (Figs. 38, 40, 41). En vista dorsal, el *boss* está delimitado posterolateralmente por un par de depresiones redondeadas, pero en la línea media se comunica con el resto del techo craneano interorbital mediante un “puente” que separa ambas depresiones (Fig. 38). Desafortunadamente, en los ejemplares que preservan el techo craneano (PULR-V 14 y CRILAR-Pv 94), los contactos del nasal con los prefrontales y los frontales son muy poco conspicuos, aunque es probable que se localicen en las depresiones redondeadas y en el puente mediano, respectivamente (ver más abajo). A diferencia de formas como el stahleckeriino *Sangusaurus parringtonii* (Angielczyk et al., 2017), la exposición facial del nasal no está ornamentada y, como se mencionó previamente, está conspicuamente demarcada del *boss* nasal (Figs. 40, 41). Los límites exactos de esta parte del nasal son muy difíciles de identificar en los ejemplares de *C. platyceps* debido a la pobre preservación de esta zona en los ejemplares estudiados (ver más abajo).

El **prefrontal**, como es común en dicinodontes, forma la esquina anterodorsal del borde orbital y parece tener considerable exposición sobre la superficie lateral, a pesar de que los contactos osteológicos con el frontal y nasal son muy difíciles de identificar (Figs. 40, 41). De acuerdo a lo

observado en el sector izquierdo de PULR-V 14 puede inferirse que el prefrontal es de gran tamaño y alcanzaría al menos la mitad del borde dorsal de las órbitas, pero el grado intenso de fractura y reconstrucción impide determinar su contribución total. El margen anterodorsal de la órbita está engrosado como una protuberancia o *boss* (Figs. 38, 40, 41), aunque con una ornamentación más débil que las superficies del premaxilar, maxilar y *boss* nasal. En vista dorsal, una pequeña muesca en la mitad del borde orbital marca el límite posterior del *boss* prefrontal. Esta protuberancia está bien diferenciada y no forma un continuo con el *boss* nasal.

Aproximadamente a la mitad dorsoventral del borde anterior de la órbita se localiza la sutura del prefrontal con el **lagrimal** (Figs. 40, 41). Este elemento forma el borde anteroventral de la órbita, aunque el contacto posterior con el yugal no es conspicuo. Como es típico en Kannemeyeriiformes, el lagrimal tiene una considerable exposición facial, a diferencia de formas como *Sangusaurus parringtonii*, en el cual está mayormente dispuesto en la cara anterior de la órbita (Angielczyk et al., 2017). La extensión específica del lagrimal en vista lateral es muy difícil de determinar en *C. platyceps*, en concordancia con el patrón sutural poco conspicuo en el sector entre el receso nasal y las órbitas. No obstante, en la vista lateral derecha de CRILAR-Pv 94, el lagrimal parece extenderse a lo largo de una corta extensión por delante del margen anterior de la órbita, quedando separado del septomaxilar por la sutura del maxilar con el nasal y/o el prefrontal (Figs. 40, 41). Inmediatamente por debajo de la sutura prefrontal-lagrimal, el borde anteroventral de la órbita está ligeramente engrosado, formando el borde lateral del foramen lagrimal (Figs. 38, 40, 41: flag.).

El **yugal**, como es común en dicinodontes, contribuye al piso de la órbita, la superficie medial del arco zigomático y la base de la barra postorbitaria. En su tramo anterior forma la parte dorsal y dorsomedial de la barra infraorbitaria, contribuyendo de este modo al piso de la órbita. En este sector, es solapado lateralmente por el proceso suborbitario del postorbital (Fig. 38), posiblemente enmascarando un contacto en profundidad con los procesos zigomáticos del escamoso y maxilar. Las contribuciones del escamoso, postorbital y maxilar excluyen al yugal de participar de la superficie lateral de la barra suborbital (Figs. 38, 40, 41). En vista ventral, el yugal contribuye a la fosa labial, junto con el maxilar y el palatino, en este caso formando el margen postero-latero-dorsal de la misma. En este sector, la sutura con el maxilar es conspicua pero no así con el palatino. Medialmente, el yugal y postorbital contactan mediante una sutura horizontal, elevada en forma de una cresta. Al igual que reconocieron Angielczyk et al. (2017) en *Sangusaurus parringtonii*, la sutura yugal-postorbital se ubica un poco más dorsal del nivel del arco zigomático, de modo que el yugal forma el sector más basal de la barra postorbitaria. Posteriormente, el yugal se reduce mediolateralmente y se expande dorsoventralmente, formando la típica lámina aplicada contra la superficie medial del proceso zigomático del escamoso, extendiéndose posteriormente hasta poco antes del origen del arco

zigomático (Fig. 38). Posteriormente a la barra postorbital, el segmento temporal del yugal no alcanza el borde dorsal del proceso zigomático, restringiéndose a la superficie medial.

Los **frontales** están expuestos ampliamente sobre el techo craneano (Fig. 38), como es típico en Kannemeyeriiformes, con excepción de *Sangusaurus* y probablemente *Ischigualastia* (i.e., PVSJ 545) (Angielczyk et al., 2017; Kammerer y Ordoñez, 2021). Debido al estado de preservación (y probablemente también a la fuerte ornamentación en el techo craneano) es muy difícil reconocer la sutura del frontal tanto con los prefrontales y como con los nasales. Como se menciona más arriba, si bien el holotipo PULR-V 14 sugiere que el prefrontal es de tamaño considerable, no es posible determinar el grado de contribución de este hueso y del frontal al borde orbital.

El área del posible contacto fronto-nasal se preserva sólo en PULR-V 14 y CRILAR-Pv 94, pero en ambos especímenes la identificación de la sutura es considerablemente problemática. PULR-V 14 tiene sobreimpreso artificialmente la mayor parte del patrón sutural interpretado por Cox (1968), incluyendo el contacto fronto-nasal. A pesar de esta intervención en el espécimen, una revisión detallada del mismo permite confirmar la presencia de los procesos anteriores tabulares, que se ubican sobre el “puente” mediano que une el *boss* nasal con el techo craneano interorbital (ver más arriba descripción del nasal). Estos procesos son conspicuos incluso en el modelo 3D generado a partir de CT (Fig. 34B). En CRILAR-Pv 94, la sutura frontonasal no es conspicua, pero la presencia de los procesos anteriores tabulares está sugerida por este mismo “puente” en la zona interorbital (Fig. 38).

El **postorbital**, como es típico en dicinodontes, está conformado por dos elementos principales: la barra postorbitaria y el proceso posterior o temporal. La barra postorbitaria está formada ventralmente por una base expandida y dorsalmente por el eje principal. La base de la barra postorbitaria delimita la totalidad del margen posterior y parte del ventral de la órbita, y el margen anterolateral de la fenestra temporal (Figs. 38, 40, 41). Este segmento adopta la forma de una lámina fuertemente expandida anteroposteriormente, contactando ventrolateralmente con el escamoso y ventromedialmente con el yugal. Esta lámina presenta contorno triangular y tiene un mayor desarrollo en su vértice anteroventral, el cual se prolonga anteriormente en un alargado y angosto proceso suborbital (sensu Kammerer y Ordoñez, 2021), que se extiende más de la mitad anteroposterior de la órbita (Figs. 38, 40, 41: prsor). Este proceso solapa dorsolateralmente a los procesos zigomáticos del escamoso y maxilar, mientras que medialmente contacta con el borde lateral del yugal, excluyéndolo de contribuir al margen ventral de la órbita (Fig. 38 B).

En *C. platyceps*, la orientación del eje principal de la barra postorbitaria, y su relación con la base de esta misma estructura y con el borde dorsal de la órbita, determina una forma distintiva para el sector posterior de la órbita. El eje principal de la barra postorbitaria se curva abruptamente en

sentido medial para disponerse en un plano predominantemente horizontal, formando un ángulo marcado con la base expandida de la barra, en vista anterior y posterior. A su vez, en vista dorsal, el eje principal de la barra postorbital se dispone en un ángulo de $\sim 90^\circ$ con respecto al plano sagital del cráneo y el margen orbital dorsal (Fig. 38). Producto de esta disposición, la órbita adopta una forma subtriangular en vista dorsal y el eje principal de la barra postorbitaria queda oculto por su base ventral expandida en vista lateral. Esta morfología se reconoce en el sector derecho de PULR-V 14 (el mejor preservado), pero es claramente evidente en ambas barras postorbitarias de CRILAR-Pv 94 (Figs. 34A-C, 35A, C, D, 38, 40, 41).

A lo largo de toda la superficie lateral de la barra postorbitaria se extiende un sector ornamentado, que a la altura de la base se restringe a una cresta baja adyacente al borde posteroventral de la órbita. En el eje principal de la barra, esta cresta pasa a convertirse en un “*boss*” rugoso y bien desarrollado (Figs. 38, 40, 41: bpo), que a la altura del techo craneano transiciona posteromedialmente con la sutura elevada postorbital-frontal (ver más adelante). No se aprecia una continuidad marcada entre el *boss* del postorbital y el boss prefrontal/del sector anterodorsal de la órbita.

El segmento de transición entre la barra postorbital y el proceso temporal del postorbital constituye la contribución de este hueso al techo craneano, conformando a su vez el borde anteromedial de la fenestra temporal. Desde la esquina posterodorsal de la órbita, la sutura postorbital-frontal se curva posteromedialmente, acompañada en todo su trayecto por una cresta baja y redondeada, continua con el *boss* del postorbital (ver más arriba) (Fig. 38). Posteriormente a esta cresta, la contribución del postorbital al techo craneano es moderadamente cóncava e inclinada posteroventralmente. La sutura postorbital-frontal finaliza al alcanzar la intersección con la barra intertemporal, a cada lado del foramen pineal, y en CRILAR-Pv 94 queda marcada por una eminencia. Estas eminencias recuerdan a las “*rugosidades en forma de montículo*” (*mound-like rugosities*) reconocidas en el frontal de *Pentasauros goggai*, adyacentes al contacto con el postorbital (Kammerer, 2018:fig. 9A). Posteriormente a este punto, el proceso temporal del postorbital es conspicuo en el sector derecho (sin reconstruir) del holotipo PULR-V 14, y en especial en CRILAR-Pv 94, superponiéndose sobre la superficie anterolateral del parietal. En estos ejemplares, el proceso tiene la particularidad de ser extremadamente corto y redondeado, sin sobrepasar el margen posterior del foramen pineal (Figs. 38, 40, 41: prt). De este modo, el parietal forma la totalidad de la barra intertemporal. El proceso temporal del postorbital contribuye a un moderado ensanchamiento del extremo anterior de la barra intertemporal, limitado por la reducción extrema de este proceso.

El foramen pineal se encuentra notablemente retrasado y, en consecuencia, la región postpineal está muy acortada, representando alrededor del 20% de la longitud dorsal del cráneo (Figs. 34, 38: fp;

Tabla 6). La forma del foramen es aproximadamente redondeada, y no se observa ningún tipo de ornamentación, a diferencia de los *bosses* o protuberancias de algunos dicinodontes pérmicos (e.g., Maisch, 2002; Angielczyk y Rubidge, 2013; Angielczyk et al., 2016) o incluso el *stahleckeriino* *Ischigualastia jenseni* (MACN-Pv 18055). El **preparietal** está presente, como es típico en la mayoría de los Dicynodontia, con un tamaño relativamente pequeño, forma elíptica y su superficie al mismo nivel que el resto del techo craneano interorbital (Fig. 38: pp), sin ubicarse en una depresión prepineal. En su mayor parte contacta con los frontales (anteriormente y lateralmente), mientras delimita por completo al foramen pineal en sus bordes anterior y laterales.

Los **parietales** forman virtualmente la totalidad de la barra intertemporal, además de la pared medial de la fenestra temporal. En vista dorsal, los parietales contactan anteriormente con el preparietal y anterolateralmente con el postorbital y el frontal, si bien la sutura con este último no es clara (Fig. 38). Ambos parietales forman un surco longitudinal angosto, extendido desde el borde posterior del foramen pineal hasta la mitad anteroposterior de la barra intertemporal. Allí divergen posterolateralmente, formando un par de procesos posteriores que solapan anterolateralmente al interparietal, el cual se acuña entre ambos formando un proceso angosto (Fig. 38). El extremo posterior de la barra intertemporal (formado por los procesos posteriores de los parietales y el interparietal) no sobrepasa el nivel de la superficie del occipucio, contribuyendo al aspecto general plano del mismo, sin la formación de un techo o dosel. En vista lateral, el borde dorsal de la barra intertemporal es aproximadamente horizontal y no se demarca del techo craneano interorbital (Figs. 35, 40, 41).

Aunque el borde dorsal de la barra intertemporal es muy angosto mediolateralmente, ésta se ensancha rápidamente en sentido ventral, dando lugar gradualmente a la lámina temporal del parietal (Fig. 38: lamtp). De esta manera, en la mitad anteroposterior de la barra intertemporal, se parte de un ancho de unos 7 mm en el borde dorsal, hasta alcanzar ventralmente un ancho máximo de unos 40 mm, casi sextuplicando su grosor. Sin embargo, este ancho máximo no es uniforme, ya que la barra intertemporal se expande gradualmente en ambos extremos, en especial en la transición con las barras postorbitales (ver Tabla 6). Sobre la superficie medial de la fosa temporal, los parietales son lisos, sin reconocerse ningún tipo de depresión o fosa.

El **escamoso**, como es típico en los dicinodontes, presenta una rama o proceso zigomático, una rama o proceso parietal, temporal o ascendente y una rama o proceso cuadrado o descendente. Más allá de algunos sectores faltantes, el escamoso derecho de CRILAR-Pv 94 es uno de los mejor preservados en *C. platyceps*. El mismo alcanza un ancho de aproximadamente 100 mm en vista occipital, lo que sumado al escamoso izquierdo totalizaría casi un 60% del ancho del occipucio.

En vista dorsal, el proceso temporal del escamoso forma la mayor parte del borde posterior del cráneo, así como el margen posterior de la fenestra temporal. El proceso temporal de *C. platyceps* forma un ángulo aproximadamente recto con la barra intertemporal (Figs. 34, 38), contribuyendo a que el borde posterior del techo craneano sea relativamente recto. La única excepción a esto es el escamoso derecho de PVL 6241, que superficialmente aparenta estar dirigido fuertemente hacia atrás, más allá del borde posterior del cráneo. Sin embargo, este ejemplar está pobremente preservado y el escamoso en cuestión presenta indicios de haber sido colocado incorrectamente durante la preparación (Figs. 34D, 36B). El borde dorsal del proceso temporal determina a su vez gran parte del margen dorsal del occipucio. En vista occipital de CRILAR-Pv 94 (donde está mejor preservado), el mismo es mayormente recto, e inclina suave y uniformemente desde el extremo posterior de la barra intertemporal hasta la unión con los procesos zigomático y cuadrado, formando un ángulo de unos 13°-14° con la horizontal (Fig. 42). Ventralmente, el proceso temporal del escamoso contacta con el supraoccipital, algo más conspicuo sobre la pared posterior de la fenestra temporal (Fig. 38), y posteriormente contacta con el interparietal y tabular, que se aplican sobre su superficie posterior (Figs. 42).

El proceso o rama zigomática del escamoso conforma la mayor parte de un robusto arco zigomático, y determina la separación entre las otras dos ramas de este hueso (temporal y cuadrada) (Figs. 38, 40, 41: przesc). Su extremo posterior tiene una sección dorsoventralmente alta, si bien el margen ventral es algo más ancho que el dorsal, y está algo inclinado ventromedialmente. Este sector posterior del proceso zigomático tiene una amplia superficie de unión con el resto del escamoso, correspondiendo aproximadamente a la mitad de la extensión dorsoventral del hueso. En vista dorsal, el arco zigomático de *C. platyceps* presenta una orientación distintiva, que influye en la forma general de la fenestra temporal (Figs. 34, 38). En CRILAR-Pv 94, el ejemplar mejor preservado, la fenestra adopta una forma semicircular (Fig. 38), con el ancho máximo a la altura de su margen posterior. A su vez, se encuentra algo más extendida posterolateralmente. De este modo, el punto más lateral del arco zigomático corresponde al extremo posterior de la rama zigomática del escamoso, y a partir de allí desarrolla una curva suave hacia el plano sagital, la que se vuelve más marcada en el tramo suborbital (Fig. 38). Esta configuración también determina la morfología de la fosa lateral para inserción del *M. adductor mandibulae externus lateralis*, ya que la totalidad de la misma queda expuesta en vista lateral, en lugar de curvarse posteromedialmente (Figs. 35, 36, 40-42).

En vista lateral, el proceso zigomático del escamoso tiene una marcada inclinación posterodorsal, y su margen dorsal alcanza aproximadamente la misma altura que la barra intertemporal, la cual queda oculta en su sector posterior. Esta condición es evidente en CRILAR-Pv 94 (Figs. 40, 41), pero puede reconocerse incluso en los ejemplares más deformados o fragmentarios como el

holotipo PULR-V 14 (Figs. 35A, C-E). En vista lateral también se distingue una cresta oblicua moderadamente marcada (Figs. 35A, D, E, 40, 41: crobl), que se origina en el margen posterodorsal de la rama zigomática, un corto trecho por delante del punto de unión de las tres ramas del escamoso. Esta cresta atraviesa toda la superficie lateral del arco zigomático en sentido anteroventral, hasta una altura equivalente al margen posterior de la órbita. La cresta oblicua separa la superficie lateral del proceso zigomático en dos planos aproximadamente triangulares: uno anterodorsal a la cresta, con una orientación lateral propiamente dicha, y otro posteroventral a la cresta, orientado ventromedialmente. Este último sector probablemente constituía la superficie dorsal de la fosa para inserción del *M. adductor mandibulae externus lateralis* (Figs. 40, 41: Mamel), como ha sido reconstruido para la mayor parte de los dicinodontes (por ej., Angielczyk et al., 2017). En este sentido, en el sector derecho, pueden observarse unas cicatrices en forma de pequeñas protuberancias a lo largo de la cresta oblicua lateral, concentradas mayormente en la parte posterior, que podrían constituir correlatos osteológicos de inserción muscular. Cicatrices similares están presentes en *Vinceria andina* (holotipo PVL 3831).

El proceso zigomático del escamoso continúa más anteriormente, contactando dorsalmente con la base del postorbital mediante una sutura curva, cóncava hacia arriba. A la altura de la órbita, el escamoso contribuye al segmento infraorbitario del arco zigomático (o barra infraorbitaria) y termina en un extremo puntiagudo a la altura de la mitad anteroposterior de la órbita (Figs. 40, 41). Como se mencionó más arriba al describir el maxilar, el extremo anterior del proceso zigomático del escamoso se acuña entre los elementos dorsal y ventral del proceso zigomático del maxilar. Asimismo, presenta una morfología inusual, no reportada en otros taxones de Kannemeyeriiformes: se profundiza medialmente, hundiéndose entre ambos elementos del maxilar, y generando así un surco profundo en el borde ventrolateral de la barra infraorbitaria (Figs. 40, 41).

La rama cuadrada del escamoso, como es típico en dicinodontes, forma la parte más desarrollada de este elemento. Esta rama está expandida lateralmente, formando una lámina amplia y redondeada, algo inclinada anteroventralmente, que constituye el “ala” del escamoso propiamente dicha (Figs. 38, 40-42: prcesc). El ala del escamoso delimita ventrolateralmente a la fosa para el *M. adductor mandibulae externus lateralis*, que producto de la orientación de las ramas zigomática y cuadrada del escamoso adopta una orientación algo oblicua. Debido al cizallamiento del cráneo, la rama cuadrada derecha muestra un grado de inclinación anteroventral aparentemente más pronunciado que la izquierda (Fig. 40), lo que resulta en un ángulo más cerrado de la fosa aductora derecha en comparación con la del lado izquierdo (Fig. 41). En consecuencia, el grado de inclinación real probablemente se ubique en un punto intermedio entre ambos lados. Los bordes laterales de la rama cuadrada son relativamente angostos. Como reconocieron Ordoñez et al. (2020:fig. 2C, D), en el espécimen CRILAR-Pv 601 se observa un curvamiento anterior marcado en el borde lateral de la rama

cuadrada (Fig. 35E). Esto no sucede en el resto de los ejemplares de *C. platyceps*, en los cuales el borde lateral de la rama cuadrada del escamoso se orienta hacia afuera, por lo que la fosa aductora es completamente visible en vista lateral (Figs. 35A-D, 40, 41: Mamel).

El sector más ventral de la rama cuadrada se encuentra más adelgazado, y su cara anterior forma las superficies articulares para el complejo cuadrado-cuadradoyugal. En la mayor parte de los ejemplares de *C. platyceps* este sector del escamoso está dañado u oculto por articulación con este elemento. En PVL 6241, donde mejor se preserva, se observa la fosa medial para el cuadrado, con forma de triángulo redondeado, separada de la fosa lateral para el cuadradoyugal (muy poco preservada) por una cresta longitudinal marcada. Como es típico en Kannemeyeriiformes, la rama cuadrada del escamoso está ampliamente extendida ventralmente, cubriendo posteriormente la mayor parte del complejo cuadrado-cuadradoyugal, a excepción de las superficies articulares del cuadrado (Fig. 42). Para más detalles ver más abajo la descripción del complejo cuadrado-cuadradoyugal. En vista occipital, el borde medial del escamoso contacta dorsalmente con el ala lateral del supraoccipital (y probablemente también con el tabular), mientras que ventralmente contacta con el proceso paraoccipital del periótico. Junto con ambos elementos contribuye lateralmente a la conformación de la fenestra posttemporal. A lo largo de este contacto con los elementos occipitales, se forma una cresta dorsoventral (ver más abajo).

Con respecto al **vómer**, el estado de preservación es extremadamente fragmentario, faltando la mayor parte del septo intercoanal. De este último, en CRILAR-Pv 94 sólo se observan pequeñas exposiciones dispersas entre en sedimento que rellena las cavidades coanales. En general, los **palatinos** están pobremente preservados, aunque en la mayor parte de los ejemplares se reconoce la configuración bipartita típica en dicinodontes, con una porción anterior ensanchada mediolateralmente, denominada *pad* palatino (*sensu* Cox, 1998) y una porción posterior que solapa medialmente a la rama anterior del pterigoides y forma la pared lateral de la coana (Fig. 39: ppal, lvpal). Una eminencia puntiaguda, proyectada posteromedialmente en la cavidad coanal, marca el límite entre ambos sectores. El *pad* palatino tiene una textura rugosa, con una serie de pequeños tubérculos en el sector anterolateral a la abertura coanal. El segmento posterior del palatino está expuesto en vista lateral, limitando el borde ventral de la fosa labial (Fig. 41: pal). Ventralmente, esta parte del palatino contacta con una pieza ósea que, dependiendo de la interpretación, puede corresponder al ectopterigoides o al proceso posterior del maxilar (Fig. 41: ecpt/mx?) (ver más arriba). No se reconoce evidencia de un foramen palatal lateral entre el palatino y la rama anterior de los pterigoides.

Los **pterigoides** adoptan una forma general de “X”, típica en dicinodontes: un par de procesos o ramas anteriores o palatales (dirigidos hacia el paladar secundario) y un par de procesos posteriores

o cuadrados (dirigidos hacia el cuadrado y el proceso paraoccipital), los cuales confluyen en la lámina mediana, la cual carece de procesos transversos desarrollados como en anomodontes tempranos y otros sínápsidos no-mammaliaformes (Fig. 39).

El proceso o rama cuadrada del pterigoides está preservado en CRILAR-Pv 94 y CRILAR-Pv 601. En general, adopta una forma laminar y bien desarrollada dorsoventralmente. Esto se observa especialmente en el sector distal, el cual se superpone con el proceso pterigoideo del cuadrado (Figs. 40, 41). En CRILAR-Pv 94, donde están mejor preservadas, se observa cómo las ramas cuadradas forman entre sí un amplio ángulo obtuso, de 122° (Figs. 37, 39; Tabla 6).

En vista ventral, la extensión anteroposterior de la lámina mediana del pterigoides es difícil de determinar en la mayoría de los ejemplares, debido a la dificultad para reconocer la sutura pterigoides-parabasiésfenoides. En CRILAR-Pv 601, la superficie lateral y ventral están demarcadas entre sí por un borde más agudo; en CRILAR-Pv 94 el borde parece más redondeado, más acorde a la morfología de las ramas anteriores de los pterigoides en su tramo posterior (ver más abajo) (Fig. 39). La morfología de la superficie ventral de también es problemática de caracterizar, debido a la preservación imperfecta y variable de la mayor parte de los ejemplares. En CRILAR-Pv 94, el ejemplar mejor preservado, la superficie ventral de la lámina mediana es cóncava y parece reconocerse una cresta mediana longitudinal, similar a la *crista oesophagea* descrita por algunos autores en varios grupos de dicinodontes (por ej., Maisch, 2002; Angielczyk, 2007; Angielczyk y Rubidge, 2009; Angielczyk y Rubidge, 2013; Kammerer, 2019a); en PVL 6241 la zona está muy dañada pero, no obstante, puede distinguirse el aspecto cóncavo. En CRILAR-PV 601 también se observa una concavidad, que Ordoñez et al. (2020) interpretaron como un surco. En realidad, lo que parece observarse en este ejemplar es una cresta lateral en cada lado de la lámina mediana del pterigoides y entre ambas la depresión en forma de surco. En PULR-V 14 casi no se preserva esta zona, solo el sector inmediatamente anterior a la túbula basioccipital izquierda; sin embargo, parece distinguirse una cresta lateral similar a la reconocida en CRILAR-Pv 601. En ninguno de estos ejemplares se reconocen indicios de una *crista oesophagea* o alguna estructura similar a la presente en CRILAR-Pv 94, aunque todos presentan un pobre estado de preservación.

En CRILAR-Pv 94 y PVL 6241 son los que tienen más completas las ramas anteriores o palatales del pterigoides. Aquí, el extremo anterior de la rama es relativamente angosto y presenta una quilla o *keel* corta, aunque posteriormente da lugar a un borde más redondeado; PULR-V 14 sólo preserva el extremo anterior de ambos procesos palatales, y un fragmento posterior del proceso derecho, los cuales parecen indicar una condición similar. La rama anterior del pterigoides contacta anterolateralmente con un elemento dudoso que podría ser el proceso posterior del maxilar o el

ectopterigoides (ver más arriba), mientras que medialmente contacta en casi toda su longitud con el palatino.

En CRILAR-Pv 601, Ordoñez et al. (2020) interpretaron una morfología particular en la región basipterigoidea que amerita ser comentada. Según estos autores, la lámina mediana del pterigoides sería extremadamente corta anteroposteriormente. A su vez, tiene una cresta prominente de cada lado que correspondería a la continuación de la quilla ventral de la rama anterior pterigoidea, limitando un surco mediano en la línea media. Por último, estos autores identifican un basiesfenoides y parasfenoides osificados independientemente, con una sutura en vista ventral, algo muy inusual en los dicinodontes y los sínápsidos en general, en donde estos elementos suelen estar fusionados en el complejo parabasiesfenoidal. Si bien CRILAR-Pv 601 no pudo ser examinado de primera mano, es probable que el sector que Ordoñez et al. (2020) interpretaron como la exposición ventral del basiesfenoides en realidad corresponda a la parte posterior de la lámina mediana del pterigoides y, a su vez, lo que interpretaron como paraesfenoides en realidad se trataría de la exposición ventral del parabasiesfenoides. Si esto es así, las “crestas” laterales y la depresión central de la lámina mediana del pterigoides se trataría meramente de la zona de transición a la vacuidad interpterigoidea.

Como es típico en dicinodontes, la **vacuidad interpterigoidea** está delimitada anteriormente por el vómer y posteriormente por la lámina mediana del pterigoides. Si bien esta región está dañada en CRILAR-Pv 94, se reconoce una forma ovalada, y un tamaño relativamente pequeño, representando poco más del 6 % del largo basal del cráneo. No se reconoce un engrosamiento de los márgenes de la vacuidad, a diferencia del “torus” descrito para algunos kannemeyeriidos como *Dolichuranus primaevus* y *Rechnisaurus cristarhynchus* (Surkov y Benton, 2004; Damiani et al., 2007).

El **epipterigoides** está bien preservado en CRILAR-Pv 94 y algunos fragmentos del mismo se preservan en CRILAR-Pv 601. En general esta pieza tiene la morfología típica en dicinodontes, con una cabeza articulada al sector anteroventral de la lámina temporal del parietal; un pilar delgado, comprimido mediolateralmente y curvado anteriormente; y una lámina basal (*footplate*) articulada a la superficie dorsal del pterigoides (desde la parte anterior de la rama cuadrada hasta la parte posterior de la rama palatal). El extremo anterior de la lámina presenta un proceso dorsal, también reconocido por Cox (1965) en ejemplares de *Dinodontosaurus* de la localidad de Pinheiro, y por Cox (1968) en “*Dinodontosaurus*” *brevirostris* (si bien este autor los atribuyó al pterigoides o al basiesfenoides). Tal como lo describieron Ordoñez et al. (2020), este proceso epipterigoideo también es conspicuo en CRILAR-Pv 601, aunque dichos autores lo interpretaron como parte del parabasiesfenoides (“... *there is a triangular ledge, which is an extension of the parasphenoid onto the dorsal surface of the pterygoid*; p. 5).

El **parabasisfenoides** es conspicuo en vista ventral, contactando anteriormente con la lámina mediana del pterigoides mediante una sutura posteriormente cóncava, y posteriormente con el basioccipital a nivel de la superficie anterior de las túberas basales (ver más abajo). No se distingue ninguna evidencia de forámenes carotídeos en la superficie ventral de este elemento. En vista dorsal se preserva la parte proximal del proceso cultriforme, así como la fosa hipofisaria y, posteriormente a la misma, una alta *dorsum sellae*.

En general, no se observan suturas claras entre los occipitales y óticos de la caja craneana, que como es frecuente en dicinodontes, probablemente estén en gran parte coosificados. En la mayor parte de los casos, la parte correspondiente a cada uno de estos elementos es inferida de acuerdo a las estructuras características que lo conforman (forámenes neurovasculares, crestas, etc.). La siguiente descripción de estos elementos está focalizada principalmente en CRILAR-Pv 94, en donde mejor se preserva la morfología de esta región, pero se hará mención a los demás ejemplares de *C. platyceps* en caso de existir algún tipo de variación.

El **basioccipital** forma la parte posterior del basicráneo y el sector ventromedial del occipucio. Su sector ventral tiene como característica más sobresaliente el desarrollo de un par de túberas basales (= *tubera fenestra ovalis* de acuerdo a Surkov y Benton, 2004), relativamente cortas y orientadas verticalmente, con la faceta estapedial orientada ventrolateralmente. Si bien en su mayor parte están formadas por el basioccipital, existe una delgada lámina del parabasisfenoides solapando su superficie anterior. Esto las diferencia de las túberas de dicinodontes tempranos (por ej., Pylaecephalidae), que suelen tener contribuciones equivalentes del parabasisfenoides y basioccipital, por lo que algunos autores emplean los términos “túbera basiesfenoide-basioccipital” y “túberas basioccipitales” para diferenciar ambas condiciones (por ej., Angielczyk, 2007; Angielczyk y Rubidge, 2013; Angielczyk et al., 2017). Para minimizar ambigüedades, en esta tesis se emplea el término más generalizado “túbera basal”. La porción de las túberas basales correspondiente al parabasisfenoides está más bien verticalizada, sin formar las crestas alargadas observadas en dicinodontes pérmicos. En vista ventral, el borde medial de la túberas está engrosado, redondeado y curvado en forma de “C”, mientras que el borde lateral es más delgado y algo cóncavo hacia afuera. Esto le da a la faceta estapedial un contorno semicircular, algo arriñonado en vista ventral (Fig. 39: tb). Existe un considerable espacio intertuberal, sin evidencia del desarrollo de una cresta intertuberal.

En vista posterior se observa la contribución del basioccipital al cóndilo occipital (Fig. 42). Como es frecuente en dicinodontes, no hay indicios de sutura con los exoccipitales en este sector, por lo que estos elementos probablemente estaban fusionados. La contribución de cada hueso sólo puede inferirse en base a la forma general trilobulada del cóndilo, con el basioccipital formando el lóbulo

ventral. Este lóbulo ventral tiene aproximadamente el doble de tamaño que los lóbulos dorsolaterales y se interpone entre ambos, excluyéndolos de contactar entre sí en el borde dorsal del cóndilo occipital. La superficie del basioccipital a la altura del cóndilo está poco preservada en la mayor parte de los ejemplares de *C. platyceps*, pero en PULR-V 14 se observan un conjunto de pits sobre la superficie basioccipital del cóndilo. Lateralmente al cóndilo occipital, se distingue un par de forámenes yugulares, que según varias interpretaciones corresponderían al lugar de salida de los nervios IX, X y XI, además de la vena yugular (por ej., Surkov y Benton, 2004; Laaß, 2014, 2015) (Fig. 42: fy). Al igual que sucede en el cóndilo occipital, no es posible reconocer el contacto exoccipital-basioccipital y la contribución relativa a los forámenes yugulares. Lateralmente, el basioccipital da lugar a los procesos paraoccipitales del periótico, aunque tampoco se observa una sutura clara.

CRILAR-Pv 94 y CRILAR-Pv 601 son los únicos ejemplares de *C. platyceps* que conservan los **estribos**. Como es típico en dicinodontes, son elementos robustos, con extremos expandidos y sin foramen estapedial. El estribo derecho de CRILAR-Pv 94 se encuentra desarticulado, mientras que los demás están articulados medialmente a la faceta estapedial de la túbula basal, mediante su placa basal. Lateralmente, contactan con la superficie medial del cuadrado. La orientación de los estribos es predominantemente ventrolateral.

El **complejo cuadrado-cuadradoyugal** está bien preservado en CRILAR-Pv 601 y CRILAR-PV 94. El sector correspondiente al **cuadrado** está compuesto por la región articular y un proceso dorsal que encaja dentro de la fosa medial del escamoso (ver más arriba). Este proceso dorsal es triangular, con su eje mayor algo orientado dorsolateralmente (Figs. 40, 41). En CRILAR-Pv 94, el proceso dorsal del cuadrado emite una proyección anteromedial, que se solapa sobre la cara posterolateral de cada rama cuadrada del pterigoides, a la cual Keyser (1974) denominó “proceso pterigoideo del cuadrado” (Fig. 39: prpt). Si bien los procesos pterigoideos de ambos cuadrados están incompletos, se preserva la faceta de contacto, inmediatamente por detrás de la base del epipterigoides (Figs. 40, 41: fprpt). Como es típico en dicinodontes, la superficie articular ventral del cuadrado está formada por un cóndilo medial y uno lateral, que articulan con las respectivas superficies medial y lateral en el hueso articular (ver descripción de mandíbula). Estos cóndilos son anteroposteriormente alargados, y el lateral es más ancho y proyectado más ventralmente que el medial. El **cuadradoyugal** también tiene forma triangular, pero uno más bien isósceles, con el eje mayor extendido en sentido lateral (Fig. 41: cy). Presenta un aspecto laminar y está coosificado con el cóndilo lateral del cuadrado alojándose en la fosa lateral del escamoso. Una característica notoria es que la totalidad del cuadradoyugal se orienta anteriormente, sin exposición lateral.

Como ya se mencionó más arriba, el **interparietal** tiene una considerable contribución al techo craneano intertemporal, formando un proceso anterior angosto que se acuña entre ambos procesos posteriores de los parietales y alcanza la mitad anteroposterior de la barra intertemporal (Fig. 38: ip). El margen posterior del interparietal es aproximadamente recto, sin desarrollo de concavidad o surcos (*notch*), en consonancia con el aspecto general del borde posterior del cráneo y la falta de extensión posterior de la barra intertemporal (ver también descripción de parietal y escamoso). En este sentido, si bien la superficie dorsal y occipital del interparietal está bien demarcada, el ángulo entre ambas es sólo apenas agudo (unos 81°) y la superficie occipital de este hueso forma un plano continuo con el resto de la placa occipital, sin quiebres de pendiente. Ventralmente, el interparietal solapa la porción medial del supraoccipital, restringiéndola a un puente estrecho dorsalmente al foramen magnum (ver más adelante) (Fig. 42: ip). Lateralmente, el interparietal emite una proyección laminar a cada lado, cuya superficie anterior articula con la superficie posterior del proceso temporal del escamoso. Sobre el borde dorsal del occipucio, a los lados de la barra intertemporal, se observa la sutura entre el proceso temporal del escamoso y el interparietal, el cual queda excluido de participar en la pared posterior de la fenestra temporal. Lateralmente el interparietal contacta con el tabular (ver abajo). La exposición occipital del interparietal es relativamente lisa, sin indicios de una cresta nuchal, surcos o algún tipo de ornamentación superficial notoria.

El sector dorsolateral del occipucio (entre la barra intertemporal y el punto de unión de las tres ramas del escamoso) está más completo en el lado derecho del espécimen CRILAR-Pv 94 y es en donde hay mejores indicios de la presencia de un **tabular** (Fig. 42: tab). Al igual que el interparietal, el tabular articula con la superficie posterior del proceso temporal del escamoso, con el cual forma una sutura a lo largo del borde dorsal del occipucio. Si bien la sutura medial con el interparietal es menos conspicua, el tabular presenta una textura externa con un patrón de estrías horizontales, a diferencia de la superficie lisa del interparietal.

El **supraoccipital** forma todo el centro de la placa occipital. Como es típico en dicinodontes, está dividido en dos alas laterales por el proceso ventral del interparietal que lo solapa (Fig. 42: also), dejando una franja angosta de supraoccipital que forma el margen dorsal del *foramen magnum*. Cada ala del supraoccipital contacta lateralmente con el proceso cuadrado del escamoso, lo que queda evidenciado por una cresta dorsoventral, y ventralmente forma el margen dorsal de la fenestra posttemporal. Ventralmente, cada una de estas proyecciones presenta una cresta oblicua, paralela al margen ventral (Fig. 42: crso), muy similar a las descritas por Renaut (2000) para *Kannemeyeria simocephalus*. Todo el borde dorsal del supraoccipital, desde las alas laterales hasta el puente mediano por encima del foramen magnum, está profundamente deprimido y solapado por el interparietal (dorsomedialmente) y el tabular (dorsolateralmente). En la superficie posteromedial de la fenestra

temporal, parece distinguirse la exposición anterior del supraoccipital, delimitado dorsalmente por los márgenes ventrales sobresalientes del parietal y el proceso temporal del escamoso. No obstante, la sutura ventral con la porción preótica del periótico es menos clara (ver más abajo).

Los **exoccipitales** están conformados por dos partes distintivas, como es típico en dicinodontes: una que contribuye al cóndilo occipital y otra que contribuye a la superficie occipital. La porción condilar de los exoccipitales da lugar a los dos lóbulos dorsolaterales del cóndilo occipital tripartito (Fig. 42: lexo). Estos lóbulos presentan una forma subredondeada, y como se mencionó previamente, son más pequeños que el lóbulo ventral del basioccipital, que se interpone entre ambos, impidiéndoles contactar entre sí. Si bien la sutura con el basioccipital no es conspicua, puede inferirse la extensión de cada elemento gracias a los surcos entre los tres lóbulos. Respecto a la región que contribuye al occipucio, la característica más notoria son las facetas articulares para el proatlas, ubicadas a cada lado del tercio ventral del foramen mágnium (Fig. 42: fpr). Estas adoptan la forma de unas proyecciones o salientes alargadas y dirigidas ventrolateralmente, aunque debido al estado de preservación de todos los ejemplares de *C. platyceps* no es posible reconocer características adicionales. Tampoco es posible visualizar un contacto nítido del exoccipital con los demás elementos del occipucio (supraoccipital, periótico, porción occipital de basioccipital).

No se distingue sutura entre el **proótico** y **opistótico**, que probablemente están coosificados en un único hueso **periótico**, como es característico en Kannemeyeriiformes (Figs. 39, 42: per). En CRILAR-Pv 94, se observa un abultamiento en la pared posteromedial de la fenestra temporal, ventralmente a la barra intertemporal, que se identifica tentativamente como la posible porción proótica del periótico (de aquí en más, proótico). No obstante, no es posible identificar los contactos con los huesos circundantes y, por ende, si existe una sutura con el parietal o se interpone el supraoccipital. Sobre la superficie de esta región, se distingue un surco con orientación aproximadamente mediolateral, más acentuado en el sector derecho. Es incierto si este surco está indicando el contacto del proótico con el supraoccipital o si está indicando la presencia de un “proceso alar” y su canal asociado, como se ha reportado en el stahleckeriino *Sangusaurus parringtoni* y algunos dicinodontes pérmicos (Angielczyk et al., 2017; Angielczyk y Kammerer, 2017).

La porción opistótica del periótico (de aquí en más, opistótico) es más conspicua, formando los procesos paraoccipitales en vista posterior (Figs. 42). Como es característico en dicinodontes, estos procesos tienen los extremos laterales ampliamente expandidos dorsoventralmente, sobrepasando incluso el borde ventral de las túberas basales. Esta expansión lateral contacta con el borde medial del proceso cuadrado del escamoso, determinando una cresta dorsoventral que es continua con la cresta del contacto escamoso-supraoccipital (ver más arriba). No hay evidencia de una proyección posterior

marcada de proceso paraoccipital, formando un “proceso timpánico” (según Cox, 1959), a excepción de PVL 6241 que parece presentar una proyección moderadamente marcada en el proceso derecho, cerca del contacto con el escamoso.

Mandíbula.

La mandíbula de CRILAR-Pv 94 carece de la porción intermedia del angular izquierdo, parte de ambas láminas replegadas y el proceso retroarticular izquierdo (Fig. 44A, B). Algunas regiones, como los bordes de las crestas medial y lateral que forman el sulco posterior del dentario, están dañadas, y hay algunas fracturas en ambas ramas mandibulares. Con respecto a la distorsión tafonómica, se observa una compresión mediolateral en este ejemplar, ya que la mitad dorsal de la rama dentaria izquierda está desplazada hacia la rama derecha.

La longitud total de la mandíbula es de unos 25 cm, siendo aproximadamente un 15% más corta que el largo craneano basal (ver Tabla 6). La sínfisis mandibular presenta un contorno cuadrangular en vistas dorsal y ventral, ensanchándose ligeramente hacia el extremo posterior del surco medio del dentario (*mid-dentary groove*) (Fig. 43A, B). En vista lateral, el extremo anterior de la sínfisis está claramente proyectado anterodorsalmente, como es frecuente en Kannemeyeriiformes, y el margen anteroventral de la sínfisis es principalmente recto (Fig. 44A, B). En vista ventral, el sector medioventral de la sínfisis se extiende considerablemente hacia atrás (ver Fig. 43B).

El **dentario** es el elemento más grande de la mandíbula. En vista lateral (Fig. 44A, B), su borde dorsal se extiende más de la mitad de la longitud total de la mandíbula y es principalmente recto. El dentario es más alto dorsoventralmente que la región postdentaria de la rama mandibular (excluyendo la lámina replegada del angular; ver Fig. 44A, B: *lrepl*). La esquina más ventral del hueso (junto con el angular, ver más abajo) forma una prominente “barbilla” o *chin* sinfisial (según Angielczyk et al., 2017; ver también Fig. 10A, B: *bsin*), una condición observada en la parte anterior de la mandíbula de varios dicinodontes y la mayoría de los Kannemeyeriiformes. En CRILAR-Pv 94, el *chin* sinfisial tiene una pronunciada curvatura ventral, y por delante y por detrás los márgenes anteroventral y posteroventral de la sínfisis son relativamente rectos, dándole al *chin* una forma general angulosa (Fig. 44A, B: *bsin*).

Al igual que en el sector rostral del cráneo (ver descripción de cráneo) es posible reconocer una ornamentación rugosa e incluso “corrugada” en las superficies ventrales y laterales del dentario (Fig. 43B: *orn*), que se interpreta como correlato osteológico de un posible recubrimiento córneo (Crompton y Hotton, 1967; Hieronymus et al., 2009; Jasinowski y Chinsamy-Turan, 2012; Benoit et al., 2018).

No se reconoce una sutura entre los dentarios en CRILAR-Pv 94, probablemente porque estaban coosificados (como es típico en dicinodontes). La sutura dentario-esplenial, por otro lado, es relativamente conspicua (ver más abajo). La superficie anterior del dentario en CRILAR-Pv 94 es relativamente plana en dirección anteroposterior y transversal (Figs. 43B, 44A, B), presentando una cresta o carena longitudinal delgada, sin surcos a los costados, que se extiende desde cerca del margen dorsal del dentario hasta el comienzo del proceso anterior del esplenial (Fig. 43B: crm). En vista lateral, hay un borde anterolateral prominente, que sigue el contorno de la sínfisis, y separa las superficies anterior y lateral del dentario (Fig. 44A, B: cral). Este borde está considerablemente ensanchado a lo largo de toda su longitud, hasta el contacto posteroventral con el angular.

Un surco mediano se extiende a lo largo de toda la superficie dorsal de la sínfisis, desembocando posteriormente en la cavidad oral (Fig. 43A: smd), como sucede típicamente en Kannemeyeriiformes. Este surco es denominado de forma variada en la literatura (*median dentary groove*, *mid-dentary groove*, *median dentary sulcus* o *intertabular sulcus*; ver Cox, 1998; Damiani et al., 2007; Kammerer, 2018) y en esta contribución será referido como "surco medio del dentario", adoptando la terminología de Cox (1998). En CRILAR-Pv 94, el surco medio del dentario es notablemente profundo y ancho. A cada lado del mismo, el borde labial del dentario se expande transversalmente en una "tabla dentaria" (*dentary table*), de acuerdo a la definición de Angielczyk y Rubidge (2013), la cual se encuentra bien desarrollada (Fig. 43A). A pesar de algunos daños, los bordes mediales de las tablas dentarias son conspicuos, empinados y desarrollados verticalmente como un par de crestas longitudinales afiladas (Fig. 43A: crmtd) (ver también Capítulo 4. "Materiales y métodos" para una discusión sobre las homologías de estas estructuras). Lateralmente, un segundo par de crestas corre en paralelo a las crestas mediales, menos desarrolladas dorsalmente, pero sobresaliendo respecto a la superficie lateral del dentario (Fig. 44A: crltd). Tanto las crestas mediales como las laterales determinan los lados respectivos de un amplio surco longitudinal. El amplio surco en la tabla dentaria transiciona posteriormente a un surco más profundo y estrecho, que alcanza el extremo posterodorsal del dentario, y corresponde al denominado "sulco posterior del dentario" (*posterior dentary sulcus*, sensu Angielczyk y Rubidge, 2013; ver Fig. 43A: spd). Se observa un *pad* dentario (según Cox, 1998) poco desarrollado, ubicado a ambos lados del extremo posterior del surco medio del dentario (Fig. 43A, pd). Este *pad* dentario está determinado por un abultamiento leve de la superficie medial del dentario, en la transición entre la tabla dentaria y el sulco posterior del dentario. El *pad* dentario está moderadamente desarrollado, permitiendo que el surco medio del dentario sea consistentemente ancho incluso en su extremo posterior.

El dentario desarrolla dos proyecciones posteriores distintivas en vista lateral, como es típico en los dicinodontes: un gran proceso dorsal ("lámina dorsal del dentario" según Renaut, 2000) y un

pequeño proceso ventral ("lámina ventral del dentario" según Renaut, 2000), separados entre sí por una profunda muesca en el borde posterior del dentario (Fig. 44A, B: ml). El proceso dorsal está fuertemente alargado y limitado dorsalmente por la cresta lateral del sulco posterior del dentario. El proceso dorsal se solapa al surangular anterolateralmente, y este último hueso se extiende anteriormente debajo de esta proyección del dentario. Ventralmente, el proceso dorsal del dentario delimita el borde dorsal de la fenestra mandibular. El proceso ventral del dentario, por su parte, representa aproximadamente un cuarto de la longitud del proceso dorsal. Está perfectamente preservado del lado derecho, donde se aprecia su forma triangular a digitiforme, descansando en un receso en la superficie anterolateral del angular (Figs. 44A: ppv). En el lado derecho también se puede identificar la "repisa" lateral del dentario (*lateral dentary shelf*; Cox, 1998), si bien está cubierta por una cantidad considerable de sedimento. Esta "repisa" lateral del dentario tiene la forma de una lámina dirigida ventrolateralmente, formando el margen anterodorsal de la fenestra mandibular (Fig. 44A: rld).

El contacto del esplenial con el dentario se reconoce muy tenuemente en la superficie anteroventral de la sínfisis (Fig. 43B). Se observa en la línea media una extensión ósea triangular que se solapa con el dentario, ubicada ligeramente ventral a la mitad anteroposterior de la sínfisis mandibular. Esta estructura se identifica como la punta del proceso anterior del esplenial (ver Kammerer, 2018:fig. 5B-F). El resto de la sutura dentario-esplenial está enmascarada por la textura rugosa de esta región. Sin embargo, la posición del extremo anterior del esplenial indica una contribución importante de este hueso a la longitud de la sínfisis (al menos el 40% de su longitud). Posterolateralmente, la sutura del esplenial con una proyección anterior del angular es mucho más conspicua (ver descripción a continuación del angular, Fig. 43 B). El esplenial se diferencia más claramente en la superficie interna de la sínfisis (Fig. 43C), contribuyendo a su mitad ventral, así como al piso anteroventral de la cavidad oral. Entre la superficie interna ventral de la sínfisis y el piso de la cavidad oral hay un profundo receso (Fig. 43C: resp), también descrito en otros dicinodontes (por ej., von Huene, 1935; Cruickshank, 1967; Dutuit, 1988; Renaut, 2000) y probablemente correspondiente al "*pit ventral*" del esplenial descrito por Maisch (2003) en el dicinodonte pérmico *Rhachiocephalus magnus*. Contactos claros de este hueso sólo son reconocibles en la superficie medial de cada rama mandibular: posterodorsalmente entre esplenial-prearticular y posteroventralmente entre el esplenial y la delgada exposición medial del angular (ver abajo descripción del angular). Estos contactos determinan un par de extensiones triangulares del esplenial en la superficie anteromedial de las ramas mandibulares (Fig. 43C). La sutura mediodorsal con el dentario no es conspicua (aunque probablemente no sea mucho más dorsal que el receso). En la superficie medial de la rama mandibular

no hay indicios claros de un contacto dentario-esplénico y el prearticular parece, al menos, acercarse estrechamente a la sínfisis mandibular (Fig. 43C).

El **angular** contribuye a la mayor parte de la región ventrolateral de la rama mandibular (Fig. 44A, B). Su morfología general se puede dividir en un extremo anterior y posterior expandidos dorsoventralmente, conectados por una barra intermedia gruesa y redondeada ventralmente. La expansión anterior del hueso está cubierta lateralmente por el proceso posterior ventral del dentario (Fig. 44A, B) y medialmente por la extensión triangular del esplénico (Fig. 43C). El proceso posterior ventral del dentario se dispone en el receso triangular de la superficie anterolateral del angular (ver descripción del dentario). Una exposición delgada y redondeada del angular se extiende anteroventralmente tanto al dentario como al esplénico, hasta alcanzar la esquina más ventral de la mandíbula (Figs. 43B, C, 44B). Esta extensión del angular contribuye a la expansión dorsoventral de la región anterior de la mandíbula y forma el margen posteroventral de la "barbilla" o *chin* sínfisis (Fig. 44AB).

La barra intermedia del angular es baja dorsoventralmente y ancha mediolateralmente, y su margen ventral se curva medialmente, de modo que en vista ventral se arquea sobre la superficie medial de la rama mandibular (Fig. 43B). Dorsomedialmente, el angular es solapado por el prearticular (Fig. 43C; ver también descripción a continuación). Toda la región intermedia del angular forma las paredes lateral y ventral del canal Meckeliano, el cual está cerrado medialmente por el prearticular y abre dorsolateralmente, formando la fenestra mandibular (Fig. 44A, B: fm). Todo el borde ventral de la fenestra mandibular está formado por el angular, desde la muesca lateral del dentario hasta el comienzo de la lámina replegada.

El extremo posterior del angular se expande dorsoventralmente y contribuye a la mayor parte de las estructuras del denominado "complejo angular", característico de los sínapsidos no-mammalianos y compuesto por: lámina replegada, hendidura (*cleft*) angular y fosa externa (Allin, 1975; Olroyd y Sidor, 2022) (Fig. 44A, B: lrepl, ag, ef). El articular contribuye al resto del complejo (ver más abajo). El extremo posterior del angular se divide en un cuerpo principal, de posición medial, y la lámina replegada, de posición lateral; ambos están separados por una hendidura (*cleft*) angular (según Allin, 1975). El cuerpo principal del angular solapa a la superficie lateral del surangular hasta alcanzar el margen dorsal de la rama mandibular y posteriormente contacta con el articular a través de una sutura dirigida posteroventralmente. La superficie lateral del cuerpo del angular presenta una depresión poco profunda que corresponde a la "fosa externa", la cual está limitada anterodorsalmente por un reborde grueso y curvo del cuerpo principal del angular, que confluye con la base de la lámina replegada. Posterodorsalmente, la fosa externa está limitada por el borde dorsolateral del articular.

Lamentablemente, la lámina replegada del angular está parcialmente preservada en CRILAR-Pv 94, careciendo de la mayor parte de sus bordes, de modo que no es posible determinar si existiría un significativo espacio libre entre la lámina replegada del angular y el proceso retroarticular del articular ("*gap* angular"). Una estrecha fosa vertical separa al cuerpo principal del angular del proceso posterior dorsal del dentario. Esta fosa expone la superficie lateral del surangular, que a su vez delimita posteroventralmente a la fenestra mandibular.

El **surangular** forma la mitad dorsal de la región postdentaria, constituyendo el borde dorsal de la mandíbula inmediatamente por detrás del dentario, y contribuyendo a la fenestra mandibular en su extremo posterodorsal (Fig. 44A, B). El surangular se extiende más anteriormente de lo expuesto externamente, siendo recubierto anterolateralmente y dorsalmente por el proceso posterior dorsal del dentario. En vista medial, el surangular contacta con el dentario en una sutura relativamente recta y suavemente inclinada en dirección anteroventral (Fig. 43C). Ventromedialmente, el surangular está solapado por el prearticular, que cubre la mayor parte de la fenestra mandibular medialmente (ver más abajo). Posteriormente, no se reconoce una sutura surangular-articular.

El **prearticular** es relativamente conspicuo, contribuyendo a una parte importante de la superficie medial de la mandíbula. Como es frecuente en dicinodontes (por ej., Renaut, 2000; Maisch, 2003; Angielczyk et al., 2017), constituye un hueso alargado en forma de cinta, que se extiende a lo largo de la mayor parte de la superficie medial de la rama mandibular. Anteriormente, el prearticular se acuña entre el dentario y el esplenial, y se extiende hasta cerca de la sínfisis mandibular (ver comentarios anteriores en relación al esplenial). Más posteriormente, se solapa al angular dorsomedialmente y al surangular ventromedialmente. Como resultado, el prearticular encierra medialmente a la mayor parte del canal Meckeliano. Posteriormente, no se reconoce una sutura clara con el articular, por lo que estos dos huesos probablemente estén fusionados, como es frecuente en dicinodontes.

El **articular** presenta dorsalmente la superficie de articulación craneomandibular. La misma es alargada anteroposteriormente, superando la longitud de la correspondiente superficie articular del cuadrado, y está orientada en un plano suavemente inclinado posteroventralmente, como es la condición típica en los dicinodontes (por ej., Crompton y Hotton, 1967; Renaut, 2001; Angielczyk, 2004; Angielczyk et al., 2017). Esta superficie está conformada por una superficie articular lateral y otra medial, separadas entre sí por una conspicua cresta mediana (Fig. 43 A, C, D: crmart). La superficie articular lateral es la más grande, con un borde lateral engrosado que sobresale de la superficie posterolateral de la rama mandibular (Fig. 43C, D, 44A, B: slart). Este borde del articular limita posterodorsalmente a la "fosa externa" del complejo angular (ver más arriba en la descripción

de angular). Ventralmente, el mismo articular contribuye a la región posteroventral de la fosa externa. La superficie articular medial se desarrolla como una lámina ósea pequeña, proyectada medialmente y con forma aproximadamente semicircular (Fig. 43: smart). En vista lateral, la superficie articular lateral y el borde de la cresta mediana son bien convexos dorsalmente, algo que también puede apreciarse en el fragmento posterior de la mandíbula de CRILAR-Pv 601 (Fig. 44A, C). El receso articular (según Crompton y Hotton, 1967) es poco profundo, con forma relativamente ovalada (con su eje mayor dirigido anteroposteriormente) y presenta una superficie rugosa (Fig. 43A: rart). El proceso retroarticular se preserva en el lado derecho de CRILAR-Pv 94 y en el izquierdo de CRILAR-Pv 601, en los que está bien desarrollado y con su parte ventral ligeramente curvada anteroventralmente (Fig. 44A, C: pretr).

cf. *Chanaria platyceps*

Figs. 45–48

Sinónimos: *Dinodontosaurus platygnathus* Cox, 1968: p.16, Fig. 11;

Jachaleria platygnathus (Cox, 1968) Keyser y Cruickshank, 1979: p. 106 orth. mut. *Jacheleria*

Material: PULR-V 03 (ex MLP 65-XI-14-5), holotipo de *Dinodontosaurus platygnathus*, cráneo parcial en dos fragmentos (región ventral del rostro con colmillos completos, por un lado, y basicráneo y parte ventral de occipucio, por el otro) y mandíbula (Figs. 45–48).

Localidad y Horizonte estratigráfico: alrededor de 2 km al nor-noroeste del punto donde emerge el Río Gualo desde el Plano del Gualo (“about 1 ¼ miles north-north-west of the point where the Gualo River emerges from the Plano del Gualo”; Cox, 1968: p. 16). Parque Nacional Talampaya, Provincia de La Rioja, Argentina. Localidad “Río Gualo” según Mancuso e Irmis (2020); Localidad Angostura de Gualo según Escobar *et al.* (2021) (ver Capítulo 3. “Marco Geológico” y Fig. 16). Formación Chañares, Miembro Inferior, en niveles probablemente correspondientes a la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* (*sensu* Ezcurra *et al.*, 2017; Fig. 17).

Comentarios. El mayor grado de similitud entre PULR-V 03 y *C. platyceps* se encuentra a nivel de la anatomía mandibular, cuya morfología es prácticamente idéntica a la de CRILAR-Pv 94. Esta semejanza fue destacada en una publicación previa derivada de la presente tesis (Escobar *et al.*, 2023), en la cual se describieron las mandíbulas de ambos ejemplares, junto con la de PULR-V 144. En dicha publicación, los tres ejemplares fueron asignados a *Dinodontosaurus brevirostris* (Nov. gen. *brevirostris* según esta tesis).

Bajo el esquema taxonómico propuesto en esta tesis, CRILAR-Pv 94 es referido a *Chanaria platyceps* y PULR-V 144 a gen. et sp. indet. Sin embargo, la similitud anatómica entre las mandíbulas de CRILAR-Pv 94 y PULR-V 03 no es suficiente para asignar éste último a *C. platyceps*, ya que la anatomía mandibular de Nov. gen. (“*Dinodontosaurus*”) *brevirostris* sigue siendo desconocida. Los ejemplares de Nov. gen. *brevirostris* estudiados en esta tesis (PULR-V 15, MCZ-VPRA 3453 y MCZ-VPRA 3457) carecen de elementos mandibulares, lo que impide una comparación directa con PULR-V 03.

En este contexto, la anatomía craneana se convierte en la principal fuente de comparación para evaluar las afinidades taxonómicas de PULR-V 03 con los taxones de la biozona de *Massetognathus-Chanaresuchus*. No obstante, la información disponible para PULR-V 03 es limitada y ambigua, debido a su estado de preservación deficiente, especialmente por la ausencia casi total del techo craneano y la región temporal, donde se encuentran gran parte de los caracteres diagnósticos de *C.*

platyceps y Nov. gen. *brevirostris*. Algunas características del fragmento rostral de PULR-V 03 indicarían similitudes con Nov. gen. *brevirostris*, pero su estado deformado y fragmentario impide determinarlo de manera inequívoca. En cuanto al fragmento basicraneano, la morfología del pterigoides indica afinidades con *C. platyceps*, en especial el ángulo obtuso entre las ramas cuadradas de este elemento (ver Capítulo 7 - "Discusión" para más detalles).

Por lo tanto, en este trabajo de tesis, PULR-V 03 se considera cf. *Chanaria platyceps*, hasta que se describan ejemplares más completos de Nov. gen. *brevirostris* que resuelvan la falta de superposición anatómica con PULR-V 03.

Descripción

No es posible determinar adecuadamente el largo craneano basal de PULR-V 03 ya que, debido a su estado fragmentario, los segmentos rostral y basicraneano no están en conexión. Sin embargo, probablemente no sería menos de 377 mm, que corresponde a la suma de las longitudes ventrales de ambos fragmentos. Esto sugiere que se trataría de un ejemplar considerablemente grande, superando en al menos un tercio el tamaño de los ejemplares más grandes estudiados en la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* (ver Tabla 6).

Cráneo.

Rostro. El fragmento rostral de PULR-V 03 sólo preserva el sector ventral, definido por un plano oblicuo de fractura, que atraviesa la cavidad nasal, los senos maxilares con las raíces de los colmillos en su interior (ver más abajo) y las narinas internas (Fig. 45). En vista ventral (Fig. 45D), puede apreciarse el contorno cuadrangular del extremo anterior del rostro, si bien esto está algo acentuado por la intensa compresión mediolateral experimentada en esta región. El rostro tiene la típica condición de los Bidentalia, con el premaxilar edéntulo y el maxilar con un único *tusk* o diente caniniforme.

Las narinas externas propiamente dichas no están preservadas, pero sí los recesos nasales que las circundan. Sólo se preserva el sector ventral, con la contribución anteroventral del premaxilar, la posteroventral del maxilar y la superficie medial formada por el septomaxilar (Fig. 45A, B: rn).

Los **premaxilares** están fusionados en un elemento impar. De su contribución dorsal en el techo craneano sólo se preserva el extremo anterior, lindante con el margen labial anterior, por lo que poco se puede inferir sobre la pendiente del contorno dorsal del rostro (Fig. 45A, B). Por otro lado, la exposición facial del premaxilar está mejor preservada, formando un ángulo relativamente recto con la superficie dorsal, lo que contribuye a la forma cuadrangular del extremo anterior del rostro. Los márgenes dorsolaterales del premaxilar no están sobrecrecidos hacia afuera, por lo que no se observa ninguna “repisa” lateral como la observada en CRILAR-Pv 94 (*C. platyceps*). A la altura del vértice

ventral del receso nasal, se distingue el típico contacto solapante del maxilar sobre el premaxilar, formando una sutura oblicua hasta el margen alveolar (algo más conspicuo del lado derecho, ver Fig. 45A). En vista ventral, el premaxilar forma el paladar secundario (Fig. 45D). Las crestas palatales anteriores son robustas, de sección triangular y paralelas entre sí, y al igual que CRILAR-Pv 94 (*C. platyceps*), aumentan gradualmente de altura hacia al margen alveolar anterior, que adopta un contorno en forma de “W”. Sin embargo, en vista lateral estas crestas no sobrepasan el margen alveolar lateral del premaxilar. La mitad posterior de la exposición palatal del premaxilar es ocupada por la cresta mediana posterior, la cual es robusta, redondeada y no está conectada a las crestas anteriores.

Es probable que el **septomaxilar** esté ubicado dentro del receso nasal, conformando la parte más ventral de la superficie medial del mismo (Fig. 45A, B: smx). No obstante, sólo puede reconocerse la sutura ventral con el maxilar, determinada por el borde posteroventral del receso nasal, mientras que la sutura anterior con el premaxilar no es conspicua.

Los **maxilares** están en gran parte preservados, sólo faltando los sectores más dorsales, parte del proceso zigomático del lado derecho y la totalidad del correspondiente al lado izquierdo. En general, la región dentígera del maxilar está mejor preservada del lado izquierdo, donde se observa un proceso caniniforme moderadamente desarrollado, con un refuerzo o *buttress* conspicuo, aunque poco pronunciado, a lo largo de su margen postcanino (Fig. 45B: can, bc). La superficie lateral del maxilar derecho, por su parte, está más dañada, dejando expuesto un tramo del colmillo inmediatamente proximal al punto de erupción (Fig. 45A: can).

Debido a la pobre preservación de la región anterior de los pterigoides y a la intensa compresión mediolateral, es muy difícil orientar el rostro bajo la convención de Angielczyk y Kurkin (2003), y determinar con precisión la disposición del proceso caniniforme del maxilar y los colmillos. Asimismo, la falta de preservación de las órbitas y narinas externas impide referenciar confiablemente el punto de erupción de los colmillos. El colmillo derecho aparenta tener una disposición continua con el margen postcanino del proceso caniniforme (Fig. 45A). Sin embargo, como se mencionó previamente, el maxilar derecho de PULR-V 03 y el mismo colmillo derecho están muy pobremente preservados (en este último caso también está embebido en resina en varios sectores), a tal punto que la forma aparentemente curvada del diente se debe a que los fragmentos se pegaron erróneamente en la preparación. El colmillo izquierdo, por su parte, está mejor preservado y su forma más recta probablemente se ajuste mejor a la morfología original del diente (Fig. 45 B). El eje mayor del diente está demarcado del borde ventral del *buttress* caniniforme, erupcionando en un ángulo pronunciado respecto a éste. El diámetro bucolingual del mismo es aproximadamente de unos 30 mm (ver Tabla 6). El borde anterior del proceso caniniforme (por delante del punto de erupción del canino) está mejor

preservado en el sector derecho (Fig. 45A). Junto con la parte correspondiente al premaxilar, forma un margen labial lateral uniformemente recto e inclinado anterodorsalmente.

En vista dorsal, la pérdida del techo craneano deja expuesto el piso de la cavidad nasal (Fig. 45C). Este sector está poco preservado y el patrón sutural no es muy conspicuo, permitiendo sólo una caracterización general del mismo. Se observa una cresta a lo largo de toda la línea media de la cavidad, separando el lado izquierdo del derecho (Fig. 45C: crmcn). Esta cresta es relativamente ancha y baja en su mitad anterior, mientras que posteriormente se torna más alta y afilada. Probablemente, estos segmentos anterior y posterior de la cresta mediana correspondan a las contribuciones del premaxilar y vómer, respectivamente, de modo similar a la interpretación de Angielczyk et al. (2017: fig. 3B) para *Sangusaurus edentatus*. Posterolateralmente a la cresta mediana del vómer, se observa del lado derecho (el izquierdo no está preservado) una depresión ovalada pronunciada, dentro de la cual se distingue un foramen redondeado relleno con sedimento, también expuesto en vista lateral, en la pared posteromedial del receso nasal. La posición de este foramen en la cavidad nasal tiene semejanzas con la ubicación del foramen septomaxilar en otros dicinodontes y sinápsidos no-mamalianos (por ej., Cluver, 1971; Hillenius, 2000; Laaß y Kaestner, 2023). En caso de confirmarse, esto estaría marcando una probable zona de contacto entre maxilar y septomaxilar. A ambos lados de las aberturas coanales, se observa el piso de los amplios recesos o senos maxilares, con las raíces de los colmillos en su interior. La mayor parte de esta cavidad está formada por el maxilar, aunque el segmento posterior del palatino contribuye a su sector posteromedial (Fig. 45A, C).

El paladar se encuentra pobremente preservado alrededor de las coanas, por lo que es difícil caracterizar en detalle esta zona (Fig. 45C, D). El septo intercoanal del vómer no está preservado, aunque se reconocen los palatinos con su morfología bipartita (*pad* palatino anterior y el segmento posterior) y al menos el proceso anterior del pterigoides derecho (Fig. 45A, C, D).

En vista lateral derecha se reconoce la fosa labial, bien visible a causa de la intensa compresión mediolateral del rostro, con su límite ventral formado por el palatino (Fig. 45A).

Basicráneo y región suspensorial. El sector posteroventral del cráneo de PULR-V 03 probablemente experimentó cierta compresión en dirección anteroventral-posterodorsal, reflejado por una rotación marcada en sentido ventral del cóndilo occipital, contrapuesto a un giro posterodorsal en el caso de las túberas basales, de modo que ambas estructuras quedan inusualmente cercanas entre sí. Asimismo, la parte preservada del escamoso derecho está algo desplazada hacia adelante en su sector dorsal. Al igual que sucede con el fragmento rostral, a la parte posterior del cráneo de PULR-V 03 le falta todo el sector

dorsal, aproximadamente a partir de la mitad del foramen magnum. En consecuencia, el piso de la caja craneana queda expuesto en vista dorsal.

Del **escamoso** sólo se preserva la parte ventral de la rama cuadrada, es decir, el sector suspensorial del mismo. Esta parte del escamoso está expandida lateralmente, formando un “ala” del escamoso bien desarrollada (Fig. 44: prcesc). No obstante, no se puede determinar con precisión la orientación de la fosa para el *M. adductor mandibulae externus lateralis* debido a lo poco preservado de este elemento y la deformación sufrida. En vista occipital (Fig. 44A), el borde medial del escamoso contacta ventralmente con el proceso paraoccipital del periótico, con el cual conforma una cresta dorsoventral (ver más abajo). Dorsalmente al periótico, el escamoso delimita medialmente a la fenestra postemporal (Fig. 46A, B: fpost).

En este fragmento de PULR-V 03, el **pterigoides** sólo preserva la lámina mediana y el proceso o rama cuadrada del lado derecho. Este último tiene forma laminar, y en vista anterior y ventral se reconoce un claro solapamiento del proceso pterigoideo del cuadrado, tal cual fue identificado por Keyser (1974) (Fig. 46B, D: rcpt, prpt). Entre ambas ramas cuadradas se forma un ángulo obtuso, de 102° (Fig. 46D; Tabla 6). La lámina mediana es más ancha mediolateralmente que larga anteroposteriormente (Fig. 46D: lmpt), con las superficies lateral y ventral demarcadas entre sí. La superficie ventral está algo deprimida, pero no hay indicios de una cresta longitudinal en su línea media ni de otro tipo de ornamentación. El margen anterior de la lámina mediana del pterigoides delimita posteriormente a la vacuidad interpterigoidea y ésta es la única parte que se preserva de la misma en PULR-V 03 (Fig. 46D: vipt). Más allá de la pobre preservación, no hay indicios de engrosamiento en los márgenes de la vacuidad.

Un fragmento de lámina ósea alargado articula sobre la superficie dorsal del pterigoides, en la intersección entre su lámina mediana y el proceso cuadrado, estando más completo del lado derecho. Este fragmento se interpreta como el extremo posterior de la lámina basal (*footplate*) del **epipterigoides** (Fig. 46B: bepi). Ésta es la única parte de este elemento preservada, por lo que no puede determinarse si PULR-V 03 tendría el proceso dorsal observado en otros dicinodontes (Ewer, 1961; Cox, 1965, 1968; Ordoñez et al., 2020).

El **parabasiesfenoides** es conspicuo en vista ventral (Fig. 46 D: pbsf), contactando anteriormente con la lámina mediana del pterigoides mediante una sutura posteriormente cóncava, y posteriormente con el basioccipital, a nivel de la superficie anterior de las túberas basales (ver más abajo). No se distingue ninguna evidencia de forámenes carotídeos en la superficie ventral de este elemento. En vista dorsal se preserva la parte proximal del proceso cultriforme, que en vista ventral cubre la parte más dorsal de la vacuidad interpterigoidea (Fig. 46B-D: prcul). Posteriormente, este

proceso forma la pared anterior de la fosa hipofisaria ovalada, limitada posteriormente por una alta *dorsum sellae* (Fig. 46A-C: ds). Esta última probablemente está marcando el límite entre el parabasiesfenoides y los perióticos (Surkov y Benton, 2004).

Como es típico en dicinodontes, no se distinguen suturas entre los elementos occipitales y óticos. El **basioccipital** preserva unas túberas basales (= *tubera fenestra ovalis* de acuerdo a Surkov y Benton, 2004) bien desarrolladas, aunque como se mencionó previamente, están exageradamente inclinadas en sentido posteroventral producto del aplanamiento dorsoventral (Fig. 46A, D: tb). El contacto basioccipital-parabasiesfenoides es bien conspicuo, en la forma de una sutura recta, que en las túberas basales alcanza el borde anterior de la faceta estapedial (ver también descripción de parabasiesfenoides). Por lo tanto, la mayor parte de las túberas están conformada por el basioccipital, como es característico en Kannemeyeriiformes (por ej., Angielczyk et al., 2017). La faceta estapedial de cada túbera basal tiene un contorno arriñonado, y el espacio intertuberal es amplio, similar a lo observado para *C. platyceps*. No se reconoce evidencia de una cresta intertuberal.

El cóndilo occipital de PULR-V 03 tiene una forma claramente trilobulada, y los contactos entre basioccipital y exoccipitales parecen conspicuos (Fig. 46A, C: lexo, lbo). Asimismo, el lóbulo ventral del basioccipital y los lóbulos dorsolaterales de los exoccipitales tienen un tamaño relativamente similar, notorio a pesar de la deformación dorsoventral. Producto de esto, los exoccipitales contactan entre sí dorsalmente y excluyen al basioccipital del borde dorsal del cóndilo. A cada lado del cóndilo occipital se observa el foramen yugular, pero debido al estado de preservación, no es posible identificar la contribución relativa del exoccipital y basioccipital. Tampoco se reconoce una sutura con los procesos paraoccipitales del periótico.

El **estribo** derecho (Fig. 46A, D: estr), presenta los extremos expandidos y el foramen estapedial ausente como es típico en dicinodontes. Articula medialmente con la faceta estapedial de la túbera basal y lateralmente con la superficie medial del cuadrado. En vista occipital, el eje mayor del estribo tiene una inclinación predominantemente ventrolateral.

El **complejo cuadrado-cuadradoyugal** está preservado en el lado derecho. El proceso dorsal del cuadrado es triangular y extremadamente puntiagudo dorsalmente, con una orientación dorsolateral. Keyser (1974) identificó en PULR-V 03 una extensión anteromedial contactando con la rama cuadrada del pterigoides, a la que denominó “proceso pterigoideo del cuadrado” (*pterygoid process of the quadrate*). La reexaminación de PULR-V 03 corrobora la presencia de este proceso (Fig. 46B, D: prpt). La superficie articular del cuadrado tiene la morfología típica en dicinodontes, con un cóndilo lateral más ancho y alto que el medial (Fig. 46A, B, D: clc). El cuadradoyugal aparenta

tener una forma más simétrica, sin el desarrollo de una extensión dorsolateral. La totalidad de este elemento tiene una orientación anterior, sin exposición en vista lateral.

En vista posterior, sólo se preserva la parte ventral del occipucio, principalmente del lado derecho. Respecto a los **exoccipitales**, la parte más distintiva son los lóbulos dorsolaterales del cóndilo occipital (Fig. 46A: lexo), ya descriptos más arriba (ver basioccipital). Respecto a la región que contribuye al occipucio, las facetas articulares para el proatlas no están preservadas.

El **periótico** está mejor preservado del lado derecho, si bien no se reconocen suturas con los huesos circundantes (Fig. 46A-C: per). Tampoco se identifica ningún tipo de surco sobre la superficie anterior (proótica) de este elemento, a diferencia de lo observado en *C. platyceps* (CRILAR-Pv 94). La porción opistótica, por su parte, es más notoria, formando los procesos paraoccipitales. Como es común en dicinodontes, estos procesos se apoyan lateralmente sobre el borde medial del proceso cuadrado del escamoso, donde forman en conjunto una cresta dorsoventral. En el extremo dorsal de este contacto, esta cresta se proyecta levemente hacia atrás, aunque no tan marcadamente para formar un “proceso timpánico” bien definido (según Cox, 1959). Dorsalmente, el proceso paraoccipital determina el margen ventral de la fenestra posttemporal, que también preserva su margen lateral (formado por el escamoso).

Mandíbula.

La mandíbula de PULR-V 03 está en su mayor parte completa, excepto por el extremo anterior de la sínfisis mandibular, el tercio posterior de la rama mandibular izquierda y el proceso retroarticular derecho (Figs. 47, 48). Al menos la parte sinfisaria parece haber sufrido un cizallamiento intenso, por lo que, en vista anterior, ambas ramas mandibulares están inclinadas en dirección dorsolateral derecha-ventrolateral izquierda. Como consecuencia, la mandíbula parece ser más baja en vista lateral derecha que en vista lateral izquierda (Fig. 48A, B). Por el contrario, la región articular sufrió un aplastamiento considerable en dirección dorsoventral (Fig. 48A). Al mismo tiempo, la superficie anteroventral de la sínfisis mandibular está considerablemente agrietada y dañada, faltando su sector medioventral (Fig. 47B). La longitud es de 255 mm, dentro del rango de tamaño de PULR-V 144 y especialmente CRILAR-Pv 94 (*C. platyceps*), las otras dos mandíbulas completas de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* (ver Tabla 6).

En vistas dorsal y ventral, los márgenes laterales del **dentario** son levemente divergentes, aunque debido al cizallamiento previamente descripto, la sínfisis parece más estrecha de lo que realmente debió haber sido (Figs. 47A, B; ver Tabla 6). El margen anterior del dentario está algo

dañado, impidiendo determinar con precisión la forma y orientación del extremo anterior de la sínfisis. En la superficie dorsal de la sínfisis, la tabla dentaria es fuertemente cóncava, con el desarrollo de crestas mediales elevadas y afiladas (Fig. 47A, 48 A: crmttd). El borde lateral de la tabla dentaria está engrosado y sobresale de la superficie externa del resto del dentario (Fig. 48 A, B: crltd). El *pad* dentario está poco desarrollado (Fig. 47A: pd), con el surco medio del dentario uniformemente ancho en toda su longitud. En vista ventral, la superficie sinfisaria está fracturada e incompleta, por lo que no es posible precisar su extensión relativa, la configuración de la sutura dentario-esplenial, ni determinar si existiría algún tipo de ornamentación (Fig. 47B).

En vista lateral, el dentario presenta un margen dorsal recto, bien extendido posteriormente, y un desarrollo dorsoventral más marcado que la región postdentaria (excluyendo la lámina replegada del angular), formando una "barbilla" o *chin* sinfisial. Debido a la deformación de la parte anterior de la mandíbula, esta condición se atenúa en el lado derecho, pero se exagera ligeramente en el lado izquierdo (Figs. 48A, B, respectivamente). Una de las características más notorias del *chin* sinfisial es su forma angular, con los márgenes anteroventrales y posteroventrales rectos (formados por los huesos dentario y angular, respectivamente) y un vértice ventral fuertemente convexo, como se observa en *C. platyceps* y otros grupos de Kannemeyeriiformes (ver Capítulo 7, "Discusión"). Otra característica a destacar de PULR-V 03 es un borde anterolateral prominente, separando las superficies anterior y lateral del dentario (Fig. 48: cral). En ambas ramas mandibulares, se observan claramente las relaciones entre el dentario y el surangular, debido a la fractura del proceso posterior dorsal del dentario, que deja expuesta la porción del surangular que contacta medialmente a éste (Figs. 48A, B). El proceso ventral del dentario sólo está preservado en la rama mandibular izquierda, con forma triangular y un tamaño pequeño, representando un cuarto de la longitud del proceso dorsal (Figs. 48B: ppv). El extremo distal de este proceso se ha perdido en el lado derecho, dejando expuesto el receso del angular donde se alojaría el mismo (ver más abajo). La repisa lateral del dentario (*lateral dentary shelf*) está rota en el lado derecho y aplanada por compresión en el lado izquierdo (Fig. 48C, D: rld), por lo que no puede evaluarse su morfología.

En vista posterior, el **esplenial** forma un par de extensiones triangulares hacia los costados, contactando posterodorsalmente con el prearticular y posteroventralmente con la delgada exposición medial del angular (Fig. 47 B, C). El prearticular, por su parte, se extiende bien anteriormente, acercándose estrechamente a la sínfisis mandibular.

El **angular** tiene un contacto anterolateral con el dentario (Figs. 47B, C, 48) y anteromedial con el esplenial (Fig. 47C). Como se mencionó más arriba, en la superficie anterolateral del angular derecho queda bien expuesta una depresión o receso, que actúa como faceta de contacto para el proceso

posterior ventral del dentario (Fig. 48A). Ventralmente a este proceso del dentario, se observa la contribución del angular al chin sinfisario, que consiste en una exposición delgada y alargada entre el dentario y el esplenial, alcanzando la esquina ventral de la sínfisis y formando el margen posteroventral de la "barbilla" o *chin* sinfisial (Figs. 47B, 48A, B). Esta exposición anterior del angular ha sido interpretada erróneamente como parte del esplenial por Cox (1968: fig. 11; ver también Domnanovich, 2010: fig. 5.16). En la rama mandibular derecha, mucho más completa, el complejo angular preserva la lámina replegada, la hendidura o *cleft* angular y la fosa externa (Fig. 48A: *lrepl*, *fe*). La lámina replegada del angular carece de la mayor parte de sus bordes, lo que, sumado a la falta de preservación del proceso retroarticular, impide determinar el grado de desarrollo del *gap* angular entre ambas estructuras.

El canal Meckeliano está limitado ventral y lateralmente por la barra intermedia del angular, medialmente por el prearticular y se abre dorsolateralmente como la fenestra mandibular (Figs. 47A, C; 48A, B: *meck*, *fm*). En este sentido, la región postdentaria de la rama mandibular izquierda es de particular interés, ya que, aunque está mayormente incompleta, tiene expuesto el piso del canal Meckeliano, permitiendo apreciar las contribuciones de cada hueso al mismo.

Con respecto al **articular**, la superficie de articulación craneomandibular está inclinada posteroventralmente, aunque este ángulo está algo exagerado debido al aplastamiento sufrido en esta región (Fig. 48A). Como es típico en dicinodontes, esta superficie articular está dividida en un sector lateral cuyo borde lateral sobresale de la superficie lateral de la rama mandibular, y un sector medial totalmente proyectado medialmente. Entre ambos se encuentra la cresta mediana. No se preserva el receso articular, y falta todo el proceso retroarticular.

Clado nov. 1

Gen. et sp. indet.

Figs. 49-53

Material: PULR-V 144, cráneo casi completo, mandíbula, parte anterior de la región cervical y una escápula parcial (sin preparar).

Localidad y horizonte estratigráfico: Parque Nacional Talampaya, Provincia de La Rioja, Argentina. Al oeste de la localidad tipo de Chañares, en las inmediaciones del Río Liebres Amargas (ver Capítulo 3. “Marco Geológico” y Fig. 16). Formación Chañares, Miembro Inferior, en niveles correspondientes a la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* (*sensu* Ezcurra *et al.*, 2017; Fig. 17).

Comentarios: El espécimen PULR-V 144 fue descrito por primera vez en una publicación desprendida de esta tesis doctoral (Escobar *et al.*, 2023). Ese trabajo se enfocó en la anatomía mandibular, bajo un esquema taxonómico en el que PULR-V 144 fue asignado a *Dinodontosaurus brevirostris*, junto con los especímenes CRILAR-Pv 94 y PULR-V 03, que en la presente tesis son reconsiderados como *Chanaria platyceps* y cf. *Chanaria platyceps*, respectivamente (ver más arriba). PULR-V 144 presenta similitudes tanto con *Chanaria platyceps* como con Nov. gen. *brevirostris*, los otros Kannemeyeriiformes no-stahleckeriinos de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*. Sin embargo, algunas particularidades de su morfología, tanto a nivel craneano como mandibular (ver Capítulo 7), sumado a su posición recuperada dentro de los Kannemeyeriiformes en el análisis filogenético (ver Capítulo 6), sugiere que se trata de un morfotipo distinto.

Descripción.

Cráneo.

El cráneo de PULR-V 144 está en su mayor parte completo, aunque faltan gran parte del prefrontal izquierdo, el extremo ventral de la barra postorbitaria izquierda, la parte distal de ambos colmillos o *tusks*, el estribo izquierdo y gran parte del vómer. Sin embargo, varias zonas están fracturadas o dañadas, como los procesos caniniformes de los maxilares, el área de los recesos nasales y el borde labial del premaxilar. En vista lateral, se observa una deformación dorsoventral marcada, con un aplanamiento del techo craneano interorbital (Fig. 50A), afectando la forma de las órbitas que adoptan un contorno anteroposteriormente alargado.

El tamaño es relativamente mediano, con un largo craneano basal de 289 mm que lo ubica dentro del rango de los ejemplares estudiados de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*; el largo

craneano máximo sobre la línea media es un poco mayor, de unos 298 mm (ver Tabla 6). El ancho máximo del occipucio alcanza unos 300 mm, sobrepasando apenas en un 4% el largo craneano basal (ver Tabla 6 de Anexo).

En vista dorsal (Figs. 49A), el cráneo tiene forma trapezoidal, con el extremo anterior del rostro cuadrangular. El rostro es anteroposteriormente largo, con un largo preorbital que representa un 48% de la longitud basal del cráneo. En vista lateral el contorno dorsal del rostro es relativamente aplanado, observándose dos quiebres de pendiente característicos (Fig. 50): uno más posterior, entre el borde posterior del *boss* nasal y el techo craneano interorbitario; y el otro anterior, en el premaxilar, a la altura del borde anterodorsal del receso nasal. Sin embargo, no puede descartarse que esta condición esté exagerada producto de la deformación, especialmente en la zona interorbitaria. Las narinas externas están cubiertas por sedimento, pero es posible reconocer la presencia de un receso nasal bien desarrollado alrededor de las mismas (Fig. 50: rn).

Los **premaxilares** están fusionados en un único elemento impar que forma el extremo anterior del rostro. En vista dorsal (Fig. 49A), no hay indicios de la presencia de crestas, aunque una fractura en la línea media del premaxilar impide confirmarlo. Sin embargo, sobre la superficie dorsal del premaxilar que no está fracturada, se observa un tenue patrón de ornamentación en forma radial. Los márgenes dorsolaterales del premaxilar están dañados, aunque lo preservado indica que son relativamente rectos, contribuyendo al aspecto cuadrangular del extremo anterior del rostro. No obstante, no es posible determinar si existiría una muesca en el contacto premaxilar-nasal, en el borde dorsal del receso nasal (Fig. 50). El proceso posterior o ascendente del premaxilar es muy alargado y con el extremo posterior romo, en forma de lengüeta (Fig. 49A: pra). En vista lateral, el maxilar solapa al premaxilar y forma una sutura recta en diagonal, desde la esquina anteroventral del receso nasal hasta el margen alveolar. En vista ventral, las crestas palatales anteriores están algo desgastadas, pero aparentan ser relativamente poco desarrolladas, al menos en comparación con *C. platyceps* (Fig. 49B: crpa). Estas crestas no sobrepasan el margen alveolar lateral del premaxilar, por lo que no están expuestas en vista lateral (Fig. 50). A su vez, tienden a converger posteriormente, para confluir en la cresta mediana posterior. La cresta mediana posterior es relativamente angosta, aumentando su altura y ancho posteriormente (Fig. 49B). En la mitad de su recorrido, su borde ventral está ensanchado en una protuberancia.

El **septomaxilar** es muy poco conspicuo, en parte por la pobre preservación y en parte por falta de preparación, aunque en vista lateral izquierda se identifica su contacto posteroventral con el maxilar. En base a esto, se puede afirmar que el mismo se encuentra dentro del receso nasal, donde forma su superficie posteroventral.

El **maxilar** forma la parte ventral de la región facial. En vista lateral, el proceso caniniforme es moderadamente desarrollado, tanto en sentido anteroposterior como dorsoventral. Si se orienta el cráneo con las ramas anteriores de los pterigoides dispuestas horizontalmente (siguiendo el criterio de Angielczyk y Kurkin, 2003), el proceso caniniforme tiene una orientación ligeramente anteroventral, aunque el colmillo o *tusk* erupciona a la altura del margen anterior de las órbitas (Fig. 50: prc, can). Falta la parte distal de ambos dientes, pero lo preservado indica que tienen una orientación mayormente vertical (aunque en vista anterior se observa un ligero componente ventrolateral). El diámetro del colmillo en el punto de erupción ronda los 30 mm, dentro del rango de otros Kannemeyeriiformes de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* con el mismo tamaño craneano (ver Tabla 6). El borde anterior del proceso caniniforme es afilado y algo vertical, conformando junto con el premaxilar un margen labial cóncavo anteroventralmente. Posteriormente al punto de erupción, el borde ventral del proceso caniniforme es corto y poco expandido lateralmente, formando un moderado refuerzo o “*buttress*” caniniforme. El mismo está mayormente preservado del lado izquierdo, donde forma una cresta oblicua, paralela al margen del proceso caniniforme. En vista ventral, se observa un patrón de ornamentación formado por pequeños tubérculos, similar a lo observado en *C. platyceps* (Fig. 49B: bc). El *buttress* está demarcado del resto de la superficie ventral lisa del proceso caniniforme mediante un “labio” o *lip*, que probablemente separaba las zonas con y sin recubrimiento córneo (Hieronymus et al., 2009). En vista lateral, el borde ventral del proceso caniniforme se extiende aproximadamente hasta el margen anterior de la órbita, formando un ángulo marcado con el proceso zigomático del maxilar (Fig. 50).

En líneas generales, integrando el lado derecho e izquierdo de PULR-V 144 es posible identificar la mayor parte de los límites del maxilar. El contacto maxilar-premaxilar sólo está preservado del lado derecho, formando una sutura recta y dirigida anteroventralmente. No parece haber indicios de una cresta delimitando ventralmente al receso nasal, aunque debido al pobre estado de preservación de este sector es difícil asegurarlo. El contacto posterior con el lagrimal sólo es conspicuo del lado derecho (Fig. 50), mientras que el contacto anterodorsal con el septomaxilar sólo es visible del lado izquierdo. Los contactos óseos dorsales están pobremente preservados, por lo que no es posible determinar si el maxilar contacta por completo con el nasal o si hay también una sutura con el prefrontal. La superficie facial del proceso dorsal del maxilar es relativamente poco ornamentada y la pobre preservación de la misma no permite establecer si existe una depresión o excavación postnarial desarrollada (*sensu* Vega Díaz et al., 2004).

El patrón sutural en ambos arcos zigomáticos está pobremente preservado. En vista lateral se reconoce una proyección triangular, entre el proceso suborbital del postorbital (dorsalmente) y el proceso zigomático del escamoso (ventralmente) (Fig. 50). Sin embargo, no está claro si se trata de un

proceso simple o si corresponde al elemento dorsal de un proceso zigomático bifurcado. En el sector derecho, mejor preservado, se observa un proceso triangular sobre la superficie anteroventral del arco zigomático, acuñado entre el escamoso y el yugal, similar en posición al elemento ventral del proceso zigomático del maxilar, aunque los límites de su extremo posterior son difusos (Fig. 49B: przmxv).

En vista lateral, sobre la superficie dorsolateral del paladar, el ectopterigoides no está osificado. En su lugar, se desarrolla un proceso posterior del maxilar alargado, con forma triangular a digitiforme, contactando ventralmente con la rama anterior del pterigoides (también visible en vista ventral) y dorsalmente con la exposición de los palatinos que participa de la fosa labial (Fig. 50: ppmx).

A excepción de la sutura con el premaxilar, los contactos de los **nasales** con los huesos circundantes son poco conspicuos. La mayor parte de su superficie dorsal conforma una gran protuberancia o *boss* impar (Fig. 49A, 50: bna). El mismo tiene una apariencia plana, aunque es posible que esto tenga relación con el aplanamiento dorsoventral sufrido por el ejemplar. En vista lateral, el *boss* nasal delimita el borde dorsal del receso nasal (Fig. 50: rn) y, en vista dorsal, los límites posteriores del *boss* están bien definidos, en forma de “V”, demarcándose del techo craneano interorbitario. Se reconocen sectores con patrones de ornamentación, incluyendo surcos poco profundos, regularmente espaciados, y paralelos al borde posterior del *boss* (en toda la superficie del mismo), y pequeñas protuberancias (cerca del borde posterior del *boss*). Posterolateralmente, el contacto nasal-prefrontal discurre junto al borde posterior del *boss* nasal, pero los contactos con los frontales son muy poco conspicuos (Fig. 49A). Dificultades similares se encuentran para reconocer el patrón sutural sobre la superficie lateral del rostro.

El **prefrontal** está principalmente preservado del lado derecho, donde lo más notorio es su gran desarrollo anteroposterior, excluyendo casi por completo al frontal del borde dorsal de la órbita (Fig. 49A: prfr). Si bien la mayor parte del prefrontal izquierdo está ausente, se preserva el extremo posterior, en una posición congruente con lo interpretado del lado derecho. El sector anterodorsal del margen orbital está engrosado como una protuberancia o *boss* (Fig. 49A: bprfr), con una ornamentación no muy marcada, el cual está separado del *boss* nasal. Un pequeño surco cerca de la mitad del borde orbital marca el límite posterior de esta protuberancia.

Sobre la superficie lateral del rostro, los contactos óseos del **lagrimal** son muy difíciles de identificar. Sólo puede reconocerse el foramen lagrimal, en la superficie anteroventral de la cavidad orbitaria, limitado lateralmente por un engrosamiento del borde orbital (Fig. 49A, 50: flag.). Ambos forámenes lagrimales están muy deformados, adoptando una forma de surco transversal, lo que constituye una evidencia clara del aplanamiento dorsoventral sufrido por PULR-V 144.

El **yugal** está preservado en ambos sectores. En su tramo anterior, forma la parte dorsal y dorsomedial de la barra infraorbitaria, contribuyendo de este modo al piso de la órbita (Fig 49A: y). En vista lateral derecha se observa mejor la configuración de los elementos óseos que componen la barra infraorbitaria. Allí, el yugal tiene una delgada exposición lateral, formando la mayor parte del margen ventral de la órbita, hasta el contacto anterior con el lagrimal, por debajo del foramen lagrimal. Ventralmente contacta con el proceso zigomático del maxilar, la base del postorbital (que tiene una contribución limitada a la barra infraorbitaria, ver más abajo) y probablemente también lo haga con una pequeña porción del proceso zigomático del escamoso. En la superficie medial de la barra postorbital, el yugal conforma el sector más basal de la misma, contactando con el postorbital mediante una sutura horizontal y elevada, con forma de cresta. En vista ventral, el yugal contribuye a la fosa labial, junto con el maxilar y el palatino, en este caso formando el margen posterolaterodorsal de la misma. En este sector, la sutura con el maxilar es conspicua pero no así con el palatino. A nivel del arco zigomático, el yugal se reduce mediolateralmente y se expande dorsoventralmente, formando una lámina que contacta la superficie medial del escamoso, extendiéndose posteriormente a lo largo de casi la mitad del arco zigomático (Fig. 49A). Posteriormente a la barra postorbital, el yugal no parece alcanzar el borde dorsal del arco zigomático, restringiéndose a la superficie medial.

Los **frontales** están expuestos ampliamente sobre el techo craneano (Fig. 49A: fr). Como se menciona más arriba, la mayor parte de los mismos están excluidos del borde dorsal de la órbita por el prefrontal, a excepción de un pequeño tramo de unos 7-11 mm (Fig. 50: fr). Desafortunadamente, la superficie dorsal de los frontales está desgastada y fracturada, lo que dificulta reconocer inequívocamente los contactos con los nasales, con el preparietal (en caso de estar presente) y la sutura interfrontal.

El **postorbital** presenta sus dos partes típicas: la barra postorbital y el proceso posterior o temporal. La barra postorbital está más completa y mejor preservada del lado derecho, conformándose por una base expandida y dorsalmente por un eje principal. La base de la barra postorbital sólo está preservada del lado derecho, delimitando gran parte del margen posterior de la órbita, aunque esto está exagerado debido a la depresión dorsoventral sufrida por PULR-V 144 (Fig. 50). En vista dorsal también forma la esquina anterolateral de la fenestra temporal (Figs. 49A). Presenta una forma triangular, más alargada en su extremo anteroventral, aunque carece de una proyección o proceso suborbital, lo que limita su contribución a la barra infraorbitaria y permite que el yugal contribuya al borde ventral de la órbita (ver arriba). Ventrolateralmente contacta con el escamoso y ventromedialmente con el yugal, mediante una sutura elevada en forma de cresta (ver arriba).

Con respecto al eje principal de la barra postorbitaria, éste se curva abruptamente en sentido medial, en un plano horizontal, formando un ángulo marcado con la base expandida de la barra, en vista anterior y posterior. A su vez, en vista dorsal, el eje principal de la barra postorbitaria se dispone en un ángulo perpendicular al plano sagital del cráneo (Fig. 49A). Producto de esta disposición, en vista dorsal, la órbita adopta una forma subtriangular y, en vista lateral, el eje principal de la barra postorbitaria queda oculto por su base ventral expandida (Fig. 50). Sin embargo, debido a la intensa deformación dorsoventral experimentada por este ejemplar, esta configuración debe ser interpretada con cautela.

A lo largo de la superficie lateral de la barra postorbitaria se extiende una protuberancia o “boss” rugoso, más pronunciado en el eje principal, y reducido a una cresta baja a la altura del borde anterior de la base (Fig. 50: bpo). No se aprecia una continuidad marcada entre el boss del postorbital y el boss prefrontal. Posteriormente al boss, la superficie de la barra postorbitaria es lisa e inclinada posteroventralmente, sin una concavidad marcada. Este sector conforma el borde anterior de la fenestra temporal

La barra postorbitaria transiciona posteromedialmente al proceso temporal del postorbital, conformando el borde anterolateral de la fenestra temporal. Este sector de intersección es mayormente vertical, con una limitada contribución al techo craneano. La sutura postorbital-frontal no desarrolla una cresta notoria, aunque a cada lado del foramen pineal se observa una eminencia similar a la observada en *C. platyceps* (ver más arriba). Posteriormente a este punto, el proceso temporal del postorbital está preservado del lado izquierdo, ya que del lado derecho sólo se reconoce la superficie de contacto con el parietal. Este proceso es extremadamente delgado y se extiende más allá del foramen pineal, hasta a alcanzar la mitad anteroposterior de la barra intertemporal (Fig. 49A: prt).

El **foramen pineal** se encuentra aproximadamente a un 25 % del borde posterior del cráneo (Fig. 49A: fp; ver largo postpineal en Tabla 6). La forma del foramen es redondeada a ovalada, sin ningún tipo de ornamentación en el sector circundante. Debido a la pobre preservación del techo craneano interorbital, no es posible determinar si existe un preparietal osificado, o si los frontales alcanzan el borde anterior del foramen pineal.

Los **parietales** están expuestos en la mitad posterior de la barra intertemporal y forman la pared medial de la fenestra temporal. En vista dorsal, el extremo anterior de la barra intertemporal está expandido, a lo que contribuye el proceso temporal del postorbital que se aplica contra su superficie anterolateral (ver arriba) (Fig. 49A). Sin embargo, las suturas con los frontales y parietal (en caso de estar presente) no son claras. Entre ambos parietales se desarrolla un surco longitudinal angosto, extendido desde el borde posterior del foramen pineal hasta poco más atrás del proceso temporal del

postorbital, cerca de la mitad anteroposterior de la barra intertemporal. Allí divergen posterolateralmente, formando un par de procesos posteriores entre los que se acuña el interparietal (Fig. 49A: ip). El sector más posterior de la barra intertemporal (formado por los procesos posteriores de los parietales y el interparietal) sobrepasa posteriormente a la superficie del occipucio, contribuyendo junto con escamosos y tabulares a la formación de una suerte de “techo” sobre el occipucio de PULR-V 144 (Fig. 51).

En vista lateral, el borde dorsal de la barra intertemporal es aproximadamente horizontal y no se demarca del techo craneano interorbital (Fig. 49). En líneas generales, la barra intertemporal es relativamente angosta en PULR-V 144. El borde dorsal de la barra intertemporal es muy angosto mediolateralmente, ensanchándose en sentido ventral, para dar lugar a la lámina temporal del parietal. En la mitad anteroposterior de la barra intertemporal, el ancho es de unos 7 mm en el borde dorsal, mientras que más ventralmente se alcanzan unos 35.7 mm, casi cinco veces más. No se observa ninguna depresión o fosa ventralmente al proceso temporal del postorbital, y la superficie medial de la fenestra temporal es lisa y casi continua entre este hueso y el parietal.

Los **escamosos** de PULR-V 144 son uno de los mejor preservados dentro de los Kannemeyeriiformes de la Formación Chañares. En vista occipital, el ancho de cada uno es de aproximadamente 61 mm, lo que en conjunto equivale a casi un 41 % del ancho total del occipucio (ver Tabla 6).

En vista dorsal, el proceso temporal del escamoso forma el margen posterior de la fenestra temporal y, en vista occipital, determina gran parte del margen dorsal del occipucio. Su sector medial se dispone en un ángulo aproximadamente recto con la barra intertemporal, pero lateralmente se curva posterolateralmente para unirse a las otras dos ramas del escamoso (Fig. 49A: prtesc). La superficie posterior del proceso temporal se curva fuertemente hacia atrás, adoptando una disposición horizontal y formando un “techo” o “dosel” sobre el resto de la superficie occipital. En vista occipital, el mismo es fuertemente cóncavo, generando un borde dorsal del occipucio en forma de “UU” (Fig. 51). Anteroventralmente, el proceso temporal del escamoso contacta con el supraoccipital en la superficie posterior de la fenestra temporal. En vista occipital, se observa al interparietal, aplicado sobre su superficie posteromedial, pero no está claro si también existiría un tabular contactando con el escamoso (ver más abajo).

En general, la rama zigomática tiene un aspecto robusto. Su extremo posterior tiene una sección dorsoventralmente alargada, con el margen ventral más ancho que el dorsal, y está algo inclinado ventromedialmente. Este sector posterior del proceso zigomático tiene una amplia superficie de unión con el resto del escamoso, correspondiendo aproximadamente a más de la mitad de la extensión

dorsoventral del hueso. A diferencia del sector interorbital, la región temporal de PULR-V 144 presenta menos indicios de deformación dorsoventral, a excepción posiblemente del arco zigomático izquierdo. En vista dorsal, el arco zigomático está fuertemente curvado, con su sector más lateralizado ubicado en la mitad anteroposterior de la región temporal (Fig. 49A). La fenestra temporal, por lo tanto, tiene un contorno subredondeado. Por otro lado, la orientación posteromedial del tramo posterior de la rama zigomática determina que la fosa para el *M. adductor mandibulae externus lateralis* se exponga en vista occipital, mediante una muesca o “notch” dorsolateral (Fig. 51: mdl). En vista lateral, el arco zigomático está posterodorsalmente inclinado, ocultando el tramo posterior de la barra intertemporal. Al igual que todos los Kannemeyeriiformes no-stahleckeriinos de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*, una cresta oblicua se extiende desde el margen posterodorsal de la rama zigomática hasta cerca del margen orbital posterior (Fig. 50: crobl). Anterodorsalmente a esta cresta se desarrolla un plano orientado lateralmente, mientras que posteroventralmente a la misma el arco zigomático se inclina ventromedialmente y contribuye a la fosa para inserción del *M. adductor mandibulae externus lateralis* (Fig. 50: Mamel).

La rama cuadrada del escamoso está expandida lateralmente en un “ala” redondeada, cuya superficie anterior también contribuye a la fosa para el *M. adductor mandibulae externus lateralis*. El vértice posterodorsal de la fosa aductora, en el punto donde se intersectan la rama zigomática y cuadrada del escamoso, tiene un contorno redondeado. Los bordes laterales de la rama cuadrada son relativamente angostos. El borde lateral de la rama cuadrada del escamoso se orienta hacia afuera, sin ningún tipo de curvamiento anterior, y la fosa aductora es completamente visible en vista lateral (Fig. 50). En el área suspensorial, el escamoso contacta con el complejo cuadrado-cuadradoyugal, que se aloja en las depresiones de la superficie anterior de la rama cuadrada. Esta última está ampliamente extendida ventralmente y sólo deja expuestas las superficies articulares del cuadrado (Fig. 51). En vista occipital, el borde medial de la rama cuadrada forma una cresta dorsoventral, a lo largo del contacto con el supraoccipital (dorsalmente) y el periótico (ventralmente). Asimismo, forma el borde lateral de la fenestra posttemporal (Fig. 51: fpost).

Muy poco se preserva del **vómer**, mayormente el extremo anterior del septo intercoanal, en contacto con la cresta mediana posterior del premaxilar, y la expansión posterior, que limita anteriormente a la vacuidad interpterigoidea (Fig. 49B: v). Los **palatinos** presentan la estructura bipartita característica de los dicinodontes: un sector anterior ensanchado o *pad* palatino (*sensu* Cox, 1998), y un segmento posterior, separados por una eminencia puntiaguda, proyectada posteromedialmente en la cavidad coanal (Fig. 49B: ppal). Anteriormente, el *pad* palatino parece contactar tanto con el maxilar como con el premaxilar. El segmento posterior, por su parte, forma las superficies lateral y posterodorsal de la abertura coanal, y está expuesto lateralmente, formando el

borde ventral de la fosa labial (Fig. 50: pal). Esta exposición lateral del palatino contacta ventralmente con el proceso posterior del maxilar (ver más arriba). No se observan indicios de un foramen palatal lateral entre el palatino y la rama anterior de los pterigoides.

Los **pterigoides** tienen la forma tetrarradiada o en “X” típica de los dicinodontes, con un par de ramas anteriores o palatales y un par de ramas posteriores o cuadradas, y una lámina mediana, sin el desarrollo de procesos transversos. La rama cuadrada del pterigoides está mejor preservada del lado derecho (Fig. 49B: rcpt). En su tramo proximal es aproximadamente aplanada dorsoventralmente, con una cresta en su borde anterolateral. Distalmente comienza a torsionarse, aunque es poco lo que puede precisarse ya que este sector está cubierto por matriz y tiene superpuesto el extremo posterior de la mandíbula. Entre ambas ramas cuadradas se forma un amplio ángulo obtuso, de unos 119°. La lámina mediana del pterigoides es más ancha mediolateralmente que larga anteroposteriormente, con la superficie ventral plana a algo deprimida (Fig. 49B: lmpt). No hay indicios de una cresta mediana, aunque cerca de cada borde lateral se observan un par de crestas longitudinales tenues, continuas con los bordes laterales de la rama anterior del pterigoides. Asimismo, las superficies lateral y ventral de la lámina mediana están demarcadas entre sí, y su parte anterior inclina dorsalmente, dando lugar al borde posterior de la vacuidad interpterigoidea (Fig. 49B: vipt). La rama anterior del pterigoides está mejor preservada del lado derecho. El extremo anterior presenta una cresta ventral que podría corresponder a una quilla pterigoidea, aunque el resto de la superficie ventral de la rama es relativamente plana, con el desarrollo de unas crestas medial y lateral. Estas crestas se continúan en la superficie ventral de la lámina mediana, pero muy tenues, reducidas a unas carenas casi imperceptibles. La vacuidad interpterigoidea está bien preservada, con la conformación típica del vómer anteriormente, y posteriormente por la lámina mediana del pterigoides. La misma es ovalada y relativamente pequeña, representando alrededor del 8 % del largo basal del cráneo. No se observa un engrosamiento de los bordes de la vacuidad.

El **epipterigoides** es conspicuo del lado derecho (Fig. 50: epi), estando cubierto por matriz del lado izquierdo. Presenta la morfología típica de dicinodontes: una cabeza articulada dorsalmente a la lámina temporal del parietal, un eje delgado y comprimido mediolateralmente, y una lámina basal o *footplate* articulando con la superficie dorsal del pterigoides. No se preservan indicios de un proceso dorsal en la parte anterior de la lámina basal.

Los límites del **parabasisfenoides** son conspicuos en vista ventral (Fig. 49B: pbsf), contactando anteriormente con la lámina mediana del pterigoides y posteriormente con el basioccipital, y contribuyendo a la superficie anterior de las túberas basales (ver más abajo). No hay indicios de

forámenes carotídeos. Mas anteriormente está expuesta la superficie ventral del proceso cultriforme, ubicada dorsalmente a la vacuidad interpterigoidea (Fig. 49B: prcul).

Si bien algunos sectores del occipucio están cubiertos por resina, impidiendo una adecuada visualización, en general no se observan suturas distintivas entre los huesos de la caja craneana. En general, no se observan suturas claras entre los elementos occipitales y óticos, que probablemente estén en gran parte coosificados, como es habitual en dicinodontes.

El **basioccipital** forma la mayor parte de las túberas basales (Fig. 49B, 51: tb), las cuales son cortas y verticales, con la faceta estapedial orientada ventrolateralmente. Como es común en Kannemeyeriiformes, el parabasiesfenoides sólo contribuye parcialmente a su superficie anterior. En vista ventral, las facetas estapediales de las túberas están dañadas o cubiertas por sedimento; no obstante, en la del sector izquierdo se reconoce el borde engrosado y redondeado, con forma de “C” o arriñonada, como en *C. platyceps*. El espacio intertuberal es considerablemente amplio, sin evidencias de una cresta intertuberal.

El cóndilo occipital de PULR-V 144 se preserva en un fragmento separado del resto del cráneo por una fractura, pero en asociación con las primeras vértebras cervicales. La forma general del cóndilo es trilobulada, reconociéndose de este modo la contribución de cada hueso al mismo, aunque no es posible determinar si existen suturas propiamente dichas. Poco se puede mencionar del lóbulo ventral o basioccipital, ya que en su mayor parte está cubierto por sedimento, aunque probablemente no superaría demasiado en tamaño a los lóbulos dorsolaterales de los exoccipitales (ver más abajo), a los cuales no excluye de contactar entre sí (Fig. 51: lbo). Una característica particular de PULR-V 144, es la presencia de una pequeña fosa circular o *pit* en el centro del cóndilo occipital, en la intersección de los tres lóbulos condilares (pco). La pobre preservación de la exposición occipital del basioccipital no permite distinguir los forámenes yugulares, ni los contactos con el exoccipital y el periótico.

Sólo se preserva el **estribo** derecho (Figs. 49B, 51: estr). Al igual que en otros Kannemeyeriiformes, presenta un aspecto robusto, con los extremos expandidos y carece de un foramen estapedial. Su articulación medial no se aprecia, debido a la pobre preservación de la faceta estapedial de la túbula basal, mientras que lateralmente contacta con la superficie medial del cuadrado. En vista occipital, la orientación del estribo es casi horizontal, aunque esto puede deberse al aplastamiento dorsoventral sufrido por el ejemplar.

El **complejo cuadrado-cuadradoyugal** está preservado en ambos lados de PULR-V 144. El proceso dorsal del **cuadrado** es triangular, bajo y con su base ensanchada, con una orientación mayormente vertical (Fig. 50: c). La falta de preparación sobre el sector dorsal de la rama cuadrada

del pterigoides y la zona de contacto con el cuadrado, impide precisar si éste último desarrolla un proceso pterigoideo del cuadrado (sensu Keyser, 1974), como se observa en otros Kannemeyeriiformes no-stahleckeriinos de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*. La superficie articular del cuadrado está más completa del lado derecho. El cóndilo lateral es mediolateralmente más ancho que el cóndilo medial, algo característico en dicinodontes, pero no sucede lo mismo en cuanto a la extensión dorsoventral, que parece ser la misma para ambas superficies (Fig. 51: clc, cmc). Posiblemente, esto esté relacionado con cierta deformación dorsoventral y erosión del extremo ventral del cóndilo lateral. El **cuadradoyugal** (Fig. 50: cy) está más completo del lado izquierdo (al del derecho le falta el margen lateral), presentando un aspecto laminar, y un contorno triangular, bien expandido dorsalmente. A su vez, es algo asimétrico, con un desarrollo un poco más marcado de su vértice dorsolateral, algo más similar a *C. platyceps*. La mayor parte del complejo cuadrado-cuadradoyugal está orientado anteriormente, en consonancia con la orientación del sector suspensorial del escamoso, perpendicular al plano sagital del cráneo (ver más arriba). Aun así, el margen externo de la lámina del cuadradoyugal es visible en vista lateral, contribuyendo al borde lateral de las alas del escamoso.

El **interparietal** tiene una importante participación en el techo craneano intertemporal, formando un proceso anterior angosto acuñado entre los procesos posteriores de los parietales, que llega a la mitad anteroposterior de la barra intertemporal (Fig. 49A: ip). El margen posterior del interparietal tiene una morfología distintiva, con un surco o “*notch*” posterior que le da una forma de “V” al sector central del margen posterior del cráneo. A este surco también contribuyen los procesos posteriores de los parietales, extendidos a los laterales del interparietal. A los costados del surco en “V”, tanto el interparietal, como los procesos posteriores de los parietales se extienden más posteriormente que la superficie general del occipucio, acompañando el curvamiento hacia atrás de la rama temporal del escamoso (ver más arriba), determinando que la parte superior del occipucio adopte una forma de “dosel” en vista occipital (Fig. 51). En vista occipital, el interparietal solapa dorsalmente al supraoccipital, un corto tramo por encima del foramen magnum. Lateralmente, el interparietal presenta una proyección que se aplica contra la superficie posterior del proceso temporal del escamoso, aunque el límite lateral no es conspicuo. En el centro de la exposición occipital del interparietal, se observa una cresta ancha y poco pronunciada, extendida dorsoventralmente. No hay indicios claros de la presencia de un **tabular**.

El **supraoccipital** ocupa el centro del occipucio, formando las dos alas laterales, como es característico en dicinodontes (Fig. 51: also). Su sector medial forma el borde dorsal del *foramen magnum* y, como se mencionó más arriba, es solapado por el proceso ventral del interparietal. Las alas del supraoccipital contactan lateralmente con el proceso cuadrado del escamoso y ventralmente forman el margen dorsal de la fenestra posttemporal. A lo largo de este contacto se extiende una cresta oblicua.

En la superficie posterior de la fenestra temporal parece distinguirse la exposición anterior del supraoccipital, delimitado dorsalmente por el proceso temporal del escamoso. La sutura ventral con la porción proótica del periótico es menos conspicua, aunque el límite entre ambos huesos posiblemente esté relacionado con un surco mediolateral, relleno con matriz, muy similar al que se encuentra en *Sangusaurus parringtonii*, por detrás del proceso alar (Angielczyk et al., 2017; ver más abajo).

De los **exoccipitales**, sólo es posible caracterizar la parte correspondiente al cóndilo occipital, ya que la que contribuye a la superficie occipital está oculta por sedimento y por la articulación con la región cervical. Los dos lóbulos dorsolaterales del cóndilo occipital tripartito (Fig. 51: lexo) tienen una forma globosa y un tamaño probablemente comparable con el lóbulo ventral del basioccipital. De hecho, contactan entre sí, excluyendo a la porción basioccipital del borde ventral del foramen magnum.

No se distingue sutura entre el **proótico** y **opistótico**, probablemente fusionados en un **periótico** (Figs. 49B, 50, 51: per). La posible porción proótica del periótico (de aquí en más, proótico) está más completa del lado izquierdo, formando un abultamiento en la superficie posterior de la fenestra temporal, medialmente a la rama cuadrada del escamoso. Un surco amplio con orientación mediolateral, con relleno de matriz sedimentaria, podría estar indicando el contacto del proótico con el supraoccipital. Este surco y la superficie ósea anterior podrían indicar la presencia de un “proceso alar” y su canal asociado, similar al stahleckeriino *Sangusaurus parringtoni* y algunos dicinodontes pérmicos (Angielczyk et al., 2017; Angielczyk y Kammerer, 2017).

En vista posterior, la porción opistótica del periótico (de aquí en más, opistótico) forma los procesos paraoccipitales, con sus extremos laterales bien expandidos dorsoventralmente, sobrepasando a las túberas basales. Los procesos paraoccipitales contactan con el borde medial del proceso cuadrado del escamoso, mediante una cresta prominente. El proceso paraoccipital izquierdo está algo erosionado, pero el del lado derecho tiene como particularidad el desarrollo de una proyección posterior aguda (“proceso timpánico” *sensu* Cox, 1959) (Fig. 51: prtim). Este proceso no se reconoce en otros ejemplares estudiados de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*

Mandíbula.

La mandíbula tiene una longitud total de 226 mm, siendo aproximadamente un 22% más corta que el largo craneano (ver Tabla 6). Su aspecto es robusto y la sínfisis es subtriangular en vistas dorsal y ventral, con el extremo anterior romo (Fig. 52A). En vista lateral la superficie anteroventral de la sínfisis es marcadamente redondeada, con una proyección dorsal marcada (Fig. 53A). La parte medioventral de la sínfisis está completa y se encuentra bien extendida posteriormente (ver Fig. 52 B).

El **dentario** es el elemento más grande de la mandíbula. En vista lateral (Fig. 53A), su borde dorsal se extiende más de la mitad de la longitud total de la mandíbula y es principalmente recto. A su vez, está más desarrollado dorsoventralmente que la región postdentaria, si se excluye la lámina replegada del angular (ver Tabla 6). Su vértice ventral forma, junto con el angular (ver abajo), una "barbilla" o *chin* sinfisial especialmente robusta (Fig. 53A: bsin). A su vez, la superficie ventral del dentario tiene una convexidad conspicua en ambas direcciones (Figs. 52B, 53A). Como resultado de esto, en vista lateral, tanto el borde anteroventral del dentario como el *chin* determinan un margen ventral sinfisario uniformemente convexo. Posteriormente al *chin*, el borde ventral mandibular es cóncavo, dando como resultado que la barbilla esté fuertemente redondeada y demarcada de la región postdentaria.

Se observa una ornamentación rugosa e incluso "corrugada" en las superficies ventrales y laterales del dentario (Fig. 52B: orn). No se reconoce sutura entre los dentarios, que probablemente estaban coosificados, como es la condición típica en dicinodontes. El pobre estado de preservación impide el reconocimiento de la sutura dentario-esplénica. A pesar de su superficie anteroventral agrietada, se observa una cresta longitudinal en la mitad de la longitud de la sínfisis mandibular, aunque es poco pronunciada. En vista lateral, hay un borde anterolateral prominente, que sigue el contorno de la sínfisis y separa las superficies anterior y lateral del dentario (Fig. 53A: cral). Este borde está considerablemente ensanchado a lo largo de toda su longitud, hasta el contacto posteroventral con el angular.

El surco medio del dentario es notablemente profundo y ancho (Fig. 52A: smd). A lo largo de cada lado del surco medio del dentario, el borde labial del dentario se expande transversalmente en una "tabla dentaria" (*dentary table*) bien desarrollada. Los bordes mediales son empinados y desarrollados dorsalmente como un par de crestas longitudinales afiladas (Fig. 52A: crmtd), similares a las otras mandíbulas de la Formación Chañares estudiadas en esta tesis (ver descripción de *C. platyceps* y cf. *C. platyceps*). Lateralmente, un segundo par de crestas corre en paralelo a las crestas mediales, pero están dañadas. El sulco posterior del dentario es poco visible debido al desgaste y a la presencia de sedimento. Se observa un engrosamiento o *pad* dentario poco desarrollado, ubicado en ambos lados del extremo posterior del surco medio del dentario (Fig. 52A: pd), en la transición entre la tabla dentaria y el surco posterior del dentario.

En vista lateral, como es típico en los dicinodontes, el dentario desarrolla un gran proceso dorsal y un pequeño proceso ventral (Fig. 53: ppd, ppv). El proceso dorsal se superpone al surangular anterolateralmente, y este último hueso se extiende anteriormente por debajo del mismo. Anteroventralmente, el proceso dorsal del dentario delimita el borde anterodorsal de la fenestra

mandibular. El proceso ventral del dentario está mejor preservado del lado izquierdo, alojado en un receso en la superficie anterolateral del angular. Presenta una forma triangular a digitiforme y representa aproximadamente un cuarto de la longitud del proceso dorsal. La “repisa” lateral del dentario está preservada en el lado izquierdo, formando un reborde en el margen anterodorsal de la fenestra mandibular y culminando en un pequeño abultamiento en su extremo anterodorsal (inmediatamente anterior a la fenestra mandibular).

El esplenial es muy poco conspicuo, sólo reconociéndose en vista ventral y posterior la sutura con la proyección anterior del angular (Figs. 52B, 53: esp).

La región postdentaria de la rama mandibular está casi completamente preservada. El **angular** presenta su expansión anterior, cubierta lateralmente por el proceso posterior ventral del dentario y medialmente por el esplenial. El proceso posterior ventral del dentario se dispone en el receso triangular de la superficie anterolateral del angular (ver descripción del dentario). Una exposición delgada y redondeada del angular corre anteroventralmente tanto al dentario como al esplenial, hasta alcanzar la esquina más ventral de la mandíbula. Esta extensión del angular contribuye al margen posteroventral de la "barbilla" o *chin* sinfisial (Fig. 52B, 53A, C).

La región media del angular es corta dorsoventralmente y gruesa mediolateralmente. Su margen ventral se curva medialmente, de modo que se arquea sobre la superficie medial de la rama mandibular en vista ventral (Fig. 52B). Dorsomedialmente, el angular es solapado por el prearticular (Fig. 53C; ver también descripción a continuación). Toda la barra intermedia del angular forma las paredes lateral y ventral del canal Meckeliano, el cual está cerrado medialmente por el prearticular y se abre dorsolateralmente formando la fenestra mandibular. Todo el borde ventral de la fenestra mandibular está formado por el angular, desde la muesca lateral del dentario hasta el comienzo de la lámina replegada.

En el extremo posterior del angular se preservan todas las estructuras del "complejo angular" (*sensu* Allin, 1975): lámina replegada, hendidura (*cleft*) angular, espacio (*gap*) angular y fosa externa (Fig. 53B: repl, gang, fe). El articular contribuye al resto del complejo (ver más abajo). PULR-V 144 tiene la particularidad de ser el único ejemplar de la Formación Chañares que conserva una lámina replegada casi completa, en el sector derecho. La misma es extremadamente grande y ovalada en vista lateral, extendiéndose mucho más abajo del margen ventral de la rama mandibular (Fig. 53C: lrepl). A pesar del gran desarrollo de la lámina, todavía hay un espacio o *gap* angular considerable entre la misma y el proceso retroarticular del articular, representando aproximadamente el 20% de la longitud mandibular total (Fig. 53B: gang; ver también Tabla 6). Este espacio angular también corre anterodorsalmente, de modo que la fosa externa está expuesta no solo posteriormente, sino también

dorsalmente a la lámina replegada. La superficie externa de la lámina replegada es generalmente lisa y convexa dorsoventralmente, con su región ventral arqueándose medialmente.

El **surangular** se ubica en la mitad dorsal de la región postdentaria, contribuyendo posterodorsalmente a la fenestra mandibular (Fig. 53A: sur). En su tramo anterior, está recubierto anterolateralmente y dorsalmente por el proceso dorsal del dentario.

El **prearticular** es relativamente conspicuo en todos los especímenes, a pesar de estar considerablemente dañado, y contribuye a una parte importante de la superficie medial de la mandíbula. Como es frecuente en dicinodontes (por ej., Renaut, 2000; Maisch, 2003; Angielczyk et al., 2017), el prearticular constituye un hueso alargado en forma de cinta que se extiende en la superficie medial de la rama mandibular, encerrando medialmente a la mayor parte de la fenestra mandibular (Fig. 53C: pra).

El **articular** se encuentra en articulación con el cráneo, lo que sumado a la presencia de sedimento en el sector circundante limita la información que se puede extraer. No obstante, la morfología se ajusta a la observada típicamente en dicinodontes, con una superficie articular lateral y otra medial, y entre ambas una cresta mediana. La superficie articular lateral está preservada del lado derecho, con un borde lateral engrosado que sobresale de la superficie posterolateral de la rama mandibular (Fig. 53A, B: slart), limitando a la “fosa externa” del complejo angular (ver más arriba la descripción de angular). La superficie articular medial se desarrolla como una lámina ósea pequeña, proyectada medialmente y de forma aproximadamente semicircular (Fig. 52B: smart). El proceso retroarticular está mejor preservado del lado derecho, pero aun así carece de su extremo distal (Fig. 52B: smart).

6. ANÁLISIS FILOGENÉTICO

6.1. Codificaciones modificadas (ordenadas por taxón)

A partir de los datos de la matriz de Liu (2022), con las modificaciones *a priori* detalladas en el Capítulo 4, se realizaron cambios de codificaciones en varios grupos de Kannemeyeriiformes, sobre la base de la examinación directa de especímenes en colecciones nacionales, material fotográfico y modelos 3D. A continuación se enumeran las modificaciones realizadas, ordenadas por taxón:

Acratophorus argentinensis

- **Car. 33, sutura mediana entre nasales:** se cambió de 0 (sutura larga, separando premaxilar de frontales) a 1 (sutura corta, premaxilar y frontales estrechamente cercanos) en base a los materiales referidos PVL 3471 y MACN-Pv 18871.

En el holotipo PVL 3465 no es posible identificar la sutura frontonasal, debido al pobre estado de preservación. Sin embargo, en el ejemplar MACN-Pv 18871, se observa claramente la presencia de un proceso anteromedial alargado en ambos frontales, formando una proyección digitiforme que se interpone entre ambos nasales. Junto con el proceso ascendente del premaxilar, esto contribuye a que la sutura internasal sea relativamente reducida. A pesar de la falta de preparación, este patrón sutural también es conspicuo en PVL 3471.

- **Car. 59, muesca o *notch* dorsolateral en escamoso por debajo de arco zigomático:** se cambió de 0 (ausente) a 1 (presente) en base al holotipo PVL 3465 y los materiales referidos PVL 3471 y MACN-Pv 18871.

En el cráneo de PVL 3465 el estado 1 es poco conspicuo, debido a la compresión mediolateral que sufrió el ejemplar y el daño en el borde dorsolateral de la rama cuadrada del escamoso. En MACN-Pv 18871, a la inversa, la deformación es un aplastamiento dorsoventral, y aquí la muesca o *notch* está exagerada en vista posterior. PVL 3471, finalmente, presenta una condición intermedia, que probablemente sea la condición sin deformar para *A. argentinensis* y que permite corroborar la presencia de la muesca dorsolateral en este taxón.

- **Car. 64, cresta oblicua en superficie lateral de arco zigomático:** se cambió de 0 (ausente) a 1 (presente) en base al holotipo PVL 3465 y los ejemplares referidos PVL 3471 y MACN-Pv 18871.

En PVL 3465, debido a la compresión mediolateral, la cresta está más atenuada, pero aun así es conspicua. En los ejemplares referidos está mejor preservada.

- **Car. 164, cabeza femoral:** se cambió de 1 (desplazada dorsalmente respecto al margen dorsal) a 0 (continua con el margen dorsal del fémur), en base al holotipo PVL 3465.

En el fémur derecho (el mejor preservado) de este ejemplar se observa claramente que la cabeza femoral no está diferenciada del margen dorsal del trocánter mayor, a diferencia de lo que estaba codificado previamente.

Angonisaurus cruickshanki:

- **Car. 50, postparietal, abultamientos ovalados en el extremo posterior de la cresta sagital:** se cambió de 0 (ausentes) a 1 (presentes). De acuerdo a la examinación de fotos del holotipo NHMUK PV R9732 se corrobora la observación de Kammerer et al. (2019: info. suplementaria), que reconocieron la presencia de estos abultamientos en *Angonisaurus cruickshanki*, pero no lo incorporaron a la matriz.

Dinodontosaurus tener:

Se modificaron algunos caracteres discretos, considerando una reexaminación de dos ejemplares claves de la fauna de las localidades de Pinheiro y Bom Retiro, y que son la fuente principal de la descripción original del género *Dinodontosaurus* por Cox (1965): MCZ-VPRA 1670 (holotipo de *Dinodontosaurus oliveirai*) y MCZ-VPRA 1687. Estos ejemplares presentan características anatómicas diferentes a otros ejemplares referidos a la misma especie.

- **Car. 32, posición del borde dorsal de porción erupcionada del colmillo:** se lo cambió a polimórfico, adicionando al estado 1 (al mismo nivel a ligeramente posterior al margen anterior de la órbita) el estado 0 (anterior al margen anterior de la órbita, pero posterior al margen anterior de la narina), en base al ejemplar MCZ-VPRA 1670.
- **Car. 64, cresta oblicua en la superficie lateral del arco zigomático:** se lo cambió a polimórfico, adicionando al estado 1 (presente) el estado 0 (ausente), en base al ejemplar MCZ-VPRA 1670.
- **Car. 132, contribución expuesta del angular a la sínfisis:** se lo cambió a polimórfico, adicionando al estado 0 (ausente) el estado 1 (presente), en base al ejemplar MCZ-VPRA 1687.
- **Car. 134, angular con surco anterolateral para el proceso posterior del dentario:**

se lo cambió a polimórfico, adicionando al estado 0 (ausente) el estado 1 (presente), en base al ejemplar MCZ-VPRA 1687.

Jachaleria candelariensis:

- **Car. 21, superficie palatal de premaxilar:** se cambió de 1 (expuesta) a 0 (no expuesta) en base a material fotográfico del holotipo UFRGS PV0151T y del ejemplar referido UFRGS PV0147T. Al momento de revisar el taxón, Kammerer y Ordoñez (2021) ya habían discutido la ausencia de exposición lateral de las crestas palatales anteriores como una característica que diferencia a *Jachaleria candelariensis* de *Ischigualastia jenseni*. No obstante, esa distinción no se había incorporado en la matriz filogenética.

Jachaleria colorata:

- **Caracteres 98, 99, 101, 103 y 112 relacionados con la morfología de las túberas basales y áreas circundantes (contribución relativa del basiesfenoides, orientación de la faceta estapedial, forma de las túberas y presencia/ausencia de cresta intertuberal) y del proceso paraoccipital (proyección aguda y dirigida posteriormente):** las codificaciones previas se modificaron a ? (dato faltante) en base a la examinación directa del holotipo PVL 3841. Las codificaciones previas de Kammerer y Ordoñez (2021) son en base a este material, el único ejemplar de *J. colorata* publicado hasta ahora. En PVL 3841, el basicráneo está pobremente preservado y parcialmente preparado, por lo que no es posible caracterizar la región de las túberas basales. El ejemplar putativo de *J. colorata* PVSJ 55, aún pendiente de estudio, posiblemente pueda aportar más datos para codificar esta especie.

Jimusaria sinkianensis

- se incorporaron las codificaciones modificadas por Shi y Liu (2023).

Kannemeyeria simocephalus, K. lophorhinus y K. aganosteus

- **Car. 35, sutura naso-frontal:** en *Kannemeyeria simocephalus*, se cambió de 1 (con un proceso anterior distintivo del frontal) a 2 (con un proceso posterior distintivo del nasal) en base a la examinación de fotos de los especímenes BP/1/1168 y BP/1/2092. En cuanto a *K. lophorhinus* y *K. aganosteus*, se cambió de 1 (con un proceso anterior distintivo) a ? (dato faltante o dudoso).

Para más detalles, ver la nota del carácter discreto 35 en el ANEXO “Lista de caracteres”.

Nov. gen. *brevirostris*:

Caracteres continuos:

- **Car. 1, longitud de la región preorbital del cráneo/longitud basal del cráneo:** se cambió de 0.321 a 0.371
- **Car. 3, ancho mínimo del techo interorbital del cráneo/longitud basal del cráneo:** se cambió de 0.388 a 0.387
- **Car. 4, ancho de la barra intertemporal en la unión con la placa occipital/ancho relativo de la barra temporal al nivel de la barra postorbital:** se cambió de 0.314 a 0.260
- **Car. 5, longitud de la fenestra temporal/longitud basal del cráneo:** se cambió de 0.518 a 0.501
- **Car. 6, posición relativa del foramen pineal (longitud dorsal postpineal/longitud dorsal prepineal:** se cambió de 0.354 a 0.37
- **Car. 7, altura de la quilla pterigoidea anterior en vista lateral/altura de la rama no quillada:** se cambió de 2.18 a 1.4
- **Car. 8, ancho de la lámina mediana del pterigoides/longitud basal del cráneo:** se cambió de 0.176 a ?
- **Car. 9, ángulo formado por las ramas posteriores de los pterigoides:** se cambió de 9.106 a 6.650
- **Car. 10, longitud de la vacuidad interpterigoidea/longitud basal del cráneo:** se cambió de 0.107 a ?
- **Car. 12, ángulo entre los procesos ascendente y zigomático del escamoso:** se cambió de 9.69 a 9.2
- **Car. 13, angulación del occipucio relativa al paladar, (largo craneal dorsal/ largo craneal basal):** se cambió de 1.01 a 0.882

Caracteres discretos:

- **Car. 18, muesca o notch en borde dorsal de abertura nasal:** se cambió de 0 (ausente) a 1 (presente) en base los ejemplares referidos MCZ-VPRA 3453 y 3457. En vista

dorsal de estos especímenes no es muy conspicuo, pero en vista lateral se observa claramente un surco o muesca en el contacto nasal-premaxilar. Una condición similar se da en otros taxones, como *Ischigualastia jenseni* y *Jachaleria colorata*

- **Car. 19, excavación postnarial:** se cambió de 1 (presente) a “?”
- **Car. 35, forma de la sutura naso-frontal:** se cambió de 1 (con un proceso anterior distintivo en el frontal) a “?” en base a la examinación directa del holotipo PULR-V 15 y material fotográfico de los ejemplares referidos MCZ-VPRA 3453 y MCZ-VPRA 3457. En estos ejemplares, el pobre estado de preservación del contacto frontonasal no permite corroborar con precisión la configuración del mismo.
- **Car. 57, contribución del interparietal al techo craneano intertemporal:** se cambió de 1 (con una pequeña contribución) a “?”
- **Car. 59, muesca o *notch* dorsolateral en escamoso por debajo de arco zigomático:** se cambió de 0 (ausente) a 1 (presente) en base a la examinación directa del holotipo PULR-V 15.
- **Car. 70, forma del lóbulo dorsal del cuadrado:** se cambió de 0 (con borde anterior redondeado y convexo, apoyado contra la rama cuadrada del pterigoides) a “?” en base a la examinación directa del holotipo PULR-V 15 y material fotográfico de los ejemplares referidos MCZ-VPRA 3453 y MCZ-VPRA 3457. En estos ejemplares, el pobre estado de preservación no permite determinar la configuración el contacto cuadrado-escamoso.
- **Car. 81, foramen palatal lateral:** se cambió de 0 (ausente) a “?” en base a la examinación directa del holotipo PULR-V 15 y material fotográfico de los ejemplares referidos MCZ-VPRA 3453 y MCZ-VPRA 3457. En estos ejemplares, el pobre estado de preservación del contacto pterigoides-palatino no permite corroborar con precisión si el foramen palatal lateral está realmente ausente.
- **Car. 82, contacto palatino- premaxilar:** se cambió de 0 (ausente) a “?”
- **Car. 84, Ectopterigoides:** se cambió de 1 (ausente) a “?” en base a la examinación directa del holotipo PULR-V 15 y material fotográfico de los ejemplares referidos MCZ-VPRA 3453 y MCZ-VPRA 3457. En estos ejemplares, el pobre estado de preservación del paladar no permite establecer inequívocamente si hay un ectopterigoides osificado o si se trata de un proceso posterior del maxilar.

- **Car. 89, extensión de la quilla pterigoidea anterior a lo largo de la rama anterior de pterigoides:** se cambió de 0 (en la mayor parte de su longitud) a 1 (restringida a su extremo anterior) en base a la examinación del material fotográfico del ejemplar referido MCZ-VPRA 3457.
- **Car. 96, contacto periótico-parietal:** se cambió de 1 (presente) a “?”
- **Car. 100, exposición de carótidas internas cerca de lámina mediana de pterigoides:** se cambió de 1 (dirigida medialmente) a “?”
- **Car. 101, forma de túberas basales:** se cambió de 1 (dirigidas lateralmente, anteroposteriormente alargadas, y con bordes relativamente estrechos) a “?”
- **Car. 103, cresta intertuberal:** se cambió de 1 (presente) a 0 (ausente) en base a la examinación de material fotográfico del ejemplar referido MCZ-VPRA 3457. En el holotipo PULR-V 15 no se preserva el basicráneo, y el ejemplar referido MCZ-VPRA 3453 sólo se preserva la mitad derecha del mismo, por lo que no es posible caracterizar la región intertuberal del basioccipital. Sin embargo, de acuerdo a la examinación de material fotográfico de MCZ-VPRA 3457 no hay evidencia de la presencia de alguna cresta o elevación transversal entre ambas túberas basales.
- **Car. 106, proceso dorsal de estribo:** se cambió de 1 (ausente) a “?”
- **Car. 107, contacto tabular-opistótico:** se cambió de 1 (ausente, ambos elementos separados por el escamoso) a “?”
- **Car. 108, proceso alar de periótico:** se cambió de 0 (ausente) a “?”
- **Car. 109, contribuciones de exoccipitales y basioccipital a cóndilo occipital:** se cambió de 1 (coosificadas en una misma unidad) a “?”
- **Car. 110, forma de cóndilo occipital en vista posterior:** se cambió de 0 (redondeado a subesférico) a “?”
- **Car. 111, depresión o fosa circular en el centro del cóndilo occipital:** se cambió de 0 (presente) a “?”
- **Car. 112, proceso timpánico en periótico:** se cambió de 1 (ausente) a “?”
- **Car. 114-141 y 172 (caracteres mandibulares):** no se tomaron ninguna de las codificaciones de Escobar et al. (2023), ya que los tres ejemplares que sirvieron de

fuentes de información fueron reasignados en esta tesis a otros taxones. Por lo tanto, se mantuvieron las codificaciones de Liu (2022) como datos faltantes (?),

- **Car. 182, forma de excavación postnarial:** se cambió de 0 (relativamente pequeña y redondeada posteriormente) a “?”
- **Car. 193, extensión del ectopterigoides en relación al palatino en vista palatal:** se cambió de 1 (no lo sobrepasa posteriormente) a “?”

Shaanbeikannemeyeria xilogouensis

- **Car. 126, hoja cortante alta y dorsalmente convexa en el sulco posterior del dentario:** se lo cambió de 1 (presente) a 0 (ausente) ya que se interpretó a la hoja medial del dentario como perteneciente a la tabla dentaria. En su lugar, se scoreó a *S. xilogouensis* con el estado 1 (presente) para el carácter nuevo 177 (borde medial de tabla dentaria, en forma de hoja cortante). Para más detalles, ver Sección 4.2.5 y NOTA de carácter 126 (Anexo III. Lista de caracteres).

Tetragonias njalilus

- **Car. 59, muesca o notch dorsolateral en escamoso por debajo de arco zigomático:** se cambió de 0 (ausente) a 1 (presente) en base al holotipo GPIT-PV-31574. Los materiales referidos por Cruickshank (1967) no pudieron examinarse, pero las figuras de este autor (Cruickshank, 1967: fig. 3) son consistentes con lo observado en el ejemplar tipo.

Vinceria andina:

- **Car. 12, forma del extremo anterior del rostro:** se cambió de 1 (cuadrangular) a 0 (redondeada) en base a que la examinación directa del holotipo PVL 3831 sugiere que el extremo del hocico es más bien romo.
- **Car. 18, muesca o notch en borde dorsal de abertura nasal:** se cambió de 0 (ausente) a 1 (presente) en base al holotipo PVL 3831 y el ejemplar referido PVL 3832.
- **Car. 42, rugosidades y engrosamientos en barra postorbital:** se cambió de 0 (ausente) a 1 (presente) en base al ejemplar referido PVL 5902.

PVL 5902 presenta una protuberancia o *boss* bien marcada en la superficie lateral de la barra postorbital derecha (la mejor preservada); en los otros ejemplares (PVL 3831, PVL 3832) la barra está dañada y no es posible asegurar si había o no ornamentación.

- **Car. 53, fosa en superficie ventral de barra intertemporal:** se cambió de 2 (ausente) a 1 (presente y reducida) en base al holotipo PVL 3831.

En PVL 3831, a ambos lados de la barra intertemporal, se distingue una demarcación ventral al proceso posterior o temporal del postorbital, producto del solapamiento de este elemento sobre la superficie lateral del parietal. Este desnivel puede interpretarse como la fosa o depresión a la que hace referencia el car. 53.

- **Car. 59, muesca o *notch* dorsolateral en escamoso por debajo de arco zigomático, en vista posterior:** se cambió de 0 (ausente) a 1 (presente) en base al holotipo PVL 3831 y el material referido PVL 5902.

En el caso de PVL 3831, si el plano visual es perfectamente perpendicular a la superficie occipital, parecería no verse ninguna muesca en el borde dorsolateral del escamoso. Esto equivaldría a afirmar que la fosa aductora lateral (para el *M. adductor mandibulae externus*) no está expuesta en vista posterior, ya que esencialmente el car. 59 hace referencia a la exposición o no de esta fosa en la región occipital (ver la nota del carácter 59 en el “Anexo III. Lista de caracteres”). Sin embargo, el occipucio de PVL 3831 está fuertemente inclinado posteroventralmente. Si se orienta el cráneo con los pterigoides en posición horizontal (siguiendo a Angielczyk y Kurkin, 2003), entonces, la condición cambia y el extremo posterodorsal de la fosa aductora del escamoso queda expuesto occipitalmente. No obstante, el cráneo de PVL 3831 está muy deformado, por lo que habría que determinar si esto repercute en la aparente exposición de la fosa aductora, o si la misma obedece a causas naturales. En el caso de PVL 5902, parece haber sufrido aplastamiento dorsoventral en la parte anterior, pero a nivel occipital los escamosos no están tan inclinados posteroventralmente y se distinguen unas muescas poco profundas (algo más conspicuo del lado derecho).

- **Car. 64, cresta oblicua en superficie lateral de arco zigomático:** se cambió de 0 (ausente) a 1 (presente) en base al holotipo PVL 3831 y el material referido PVL 5902.

Kammerer y Ordoñez (2021) consideraron la presencia de una “cresta angulada sobre la superficie lateral de la rama zigomática del escamoso” (*angled ridge on the lateral surface of the zygomatic ramus of the squamosal*) dentro de la diagnosis del género *Vinceria*, pero no trasladaron esta observación a la matriz filogenética. La examinación directa de PVL 3831 y PVL 5902 permite corroborar la presencia de esta estructura.

Woznikella trirradiata:

- **Car. 18, muesca o notch en borde dorsal de abertura nasal:** se cambió de 1 (presente) a ?. Los elementos craneanos, incluyendo premaxilar y nasal, están desarticulados. Por otro lado, el premaxilar está incompleto del lado derecho y el nasal preservado es justamente de ese sector. Ni en la descripción ni en la reconstrucción de los autores parece evidenciarse el notch que se observa, por ejemplo, en *Ischigualastia jenseni* o *Stahleckeria potens*.
- **Car. 21, superficie palatal de premaxilar:** se cambió de 1 (expuesta) a ?. Los bordes alveolares del premaxilar están dañados y no se observa inequívocamente una exposición lateral de las crestas palatales.

6.2. Resultados del análisis filogenético principal

El análisis filogenético bajo pesos iguales (EW) recuperó 6 árboles más parsimoniosos (AMP) de 1195.862 pasos, con un índice de consistencia de 0.22642 y un índice de retención de 0.73824 (ver consenso estricto en las Figs. 54 y 55). En cuanto al análisis bajo pesos implicados (IW), a continuación se detalla para cada constatación de concavidad, la cantidad de árboles más parsimoniosos recuperados, el índice de consistencia, índice de retención y homoplasia ajustada (ver consenso estricto global en las Figs. 56 y 57):

Constante de concavidad (k)	Arboles más parsimoniosos (AMP)	Índice de consistencia (IC)	Índice de retención (IR)	Homoplasia ajustada
7	28	0.221965	0.731455	68.07301
8	28	0.22254	0.73234	63.02505
9	5	0.22327	0.73348	58.70249
10	5	0.22342	0.73370	54.96622
11	5	0.22342	0.73370	51.70315
12	5	0.22342	0.73371	48.82582
13	5	0.22364	0.73405	46.26634

La subdivisión de *Dinodontosaurus brevirostris* (sensu Kammerer y Ordoñez, 2021) en dos terminales diferenciados altera profundamente las relaciones filogenéticas de los Kannemeyeriiformes de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*, resultando en dos linajes con posiciones muy distantes

entre sí. Por un lado, la nueva combinación Nov. gen. *brevirostris* es recuperado como uno de los Kannemeyeriiformes más tempranamente divergentes, luego de los “shansiodóntidos” (*Rhinodicynodon*, *Shansiodon*, *Vinceria* y *Tetragonias*), si bien esto sólo se observa en el análisis de pesos iguales (Fig. 55). *Chanaria platyceps*, por su parte, se ubica profundamente anidado dentro de los Stahleckeriinae, tanto en el análisis con pesos iguales como bajo todas las constantes de concavidad del análisis de pesos implicados (Figs. 55 y 57). Sobre estos cambios se volverá más adelante, al discutir las relaciones filogenéticas dentro de los Kannemeyeriiformes.

En líneas generales, la topología general de los AMP tiene varios puntos de diferencia respecto a resultados previos, indicando que la matriz de Anomodontia fue sensible a las modificaciones realizadas en la codificación de los datos, tanto *a priori* del análisis filogenético (Capítulo 4.2.5) como durante la examinación de los ejemplares (Sección 6.1 de este Capítulo) Estos cambios no sólo se dan en los Kannemeyeriiformes, sino a lo largo de todos los linajes de anomodontes, y serán reseñados a continuación.

Para consultar la definiciones filogenéticas utilizadas para cada uno de los clados discutidos en este capítulo, ver el Capítulo 1 (“Introducción”), secciones 1.2 (apartado “Principales grupos de dicinodontes”) y 1.2.1 (“Kannemeyeriiformes”).

Anomodontia no-Bidentalia (Figs. 54 y 56). En cuanto a los Anomodontia no-Dicynodontia, *Tiarajudens* y *Anomocephalus* siguen formando un grupo monofilético (*Anomocephaloidea sensu* Cisneros et al., 2011), pero a diferencia de Liu (2022), son recuperados como uno de los anomodontes más tempranamente divergentes, formando el grupo hermano de los restantes anomodontes a excepción de *Biseridens*. Esto refleja resultados previos de Cisneros et al. (2011, 2015). *Galepus*, por otro lado, se integra en los “venjukovioideos”, formando una politomía con *Otsheria* y el clado *Suminia* + *Ulemica*. Esta topología es recuperada en la mayor parte de los análisis bajo pesos implicados (k9-13; ver Figs. A3-A7 del Anexo).

Los cambios más profundos comienzan en la base de Dicynodontia, reflejando la inestabilidad filogenética de los clados Pylaecephalidae y Endothiodontia (Angielczyk y Kammerer, 2017). A diferencia de la mayor parte de los análisis previos (por ej., Angielczyk y Kammerer, 2017; Kammerer et al., 2019; Angielczyk et al., 2017; Angielczyk et al., 2021; Liu, 2022; Escobar et al., 2023), los Pylaecephalidae son recuperados como un grupo parafilético conduciendo a Terochelonina. En cuanto a los Endothiodontia, si bien se mantienen como clado, quedan en una posición más basal en el

cladograma, en lugar de formar el grupo hermano de los teroquelonios como en varias filogenias previas (por ej., Kammerer y Smith, 2017; Kammerer et al., 2019, Olivier et al., 2019). La topología bajo pesos iguales difiere marcadamente del análisis bajo pesos implicados, que en todas las constantes de concavidad consideradas (k7-13) recupera un Pylaecephalidae monofilético, con valores altos de remuestreo simétrico (>80). Asimismo, en todo el rango de k analizado, los Endothiodontia se ubican dentro de los Emydopoidea, como grupo hermano de los “emydopoideos” clásicos, aunque los valores de soporte para este agrupamiento son muy bajos.

Entrando en los Terochelonia, *Rastodon* es recuperado como grupo hermano de *Digalodon*, formando el clado más basal de emydopoideos. *Rastodon procurvidens* fue recuperado originalmente por Boos et al. (2016) como el Bidentalia más tempranamente divergente, al igual que la mayor parte de los análisis posteriores (por ej., Angielczyk y Kammerer, 2017; Olroyd et al., 2017; Kammerer y Ordoñez, 2021; Liu, 2022; Macungo et al., 2022; Angielczyk et al., 2023). Kammerer y Ordoñez (2021) tuvieron resultados similares, aunque sugirieron una afinidad con los emydopoideos, específicamente los Kingoriidae, sobre la base de una sínfisis mandibular alargada y en forma de “pala”, y una extensión laminar del dentario ocluyendo la fenestra mandibular. Macungo et al. (2022), por su parte, recuperaron a *Rastodon* en la base de Emydopoidea, en base a un carácter adicionado por estos autores (referido a la morfología del supraoccipital), la presencia de una depresión caniniforme en el maxilar (anteriormente al colmillo) y la fenestra mandibular ocluida por el dentario. De acuerdo a los resultados del presente análisis, la pertenencia de *Rastodon* a los Bidentalia pierde sustento. *Rastodon* presenta 5 de las 7 sinapomorfias que determinan Emydopoidea: abertura orbitonasal parcialmente cerrada (car. discreto 16, estado 1), extensión en forma de quilla posterior a proceso caniniforme (car. discreto 30, estado 1), proceso alar en el periótico (car. discreto 108, estado 1), sínfisis mandibular en forma de pala (car. discreto 121, estado 4) y repisa lateral del dentario bien desarrollada (car. discreto 127, estado 2). Es interesante remarcar que el mayor grado de sustento lo dan los caracteres discretos, teniendo en cuenta que Kammerer y Ordoñez (2021) atribuyeron la posición recurrente de *Rastodon* dentro de Bidentalia (a pesar de las afinidades observadas con los emydopoideos) a una influencia preponderante de algunos caracteres continuos homoplásicos. La pertenencia de *Rastodon* a Emydopoidea también es robusta bajo el análisis con pesos implicados, siendo recuperada en la totalidad de las constantes de concavidad consideradas, aunque varía la posición interna dentro del clado (Fig. 56; Fig. A1-A7 del Anexo).

En cuanto a los Cistecephalidae, *Cistecephalus* + (*Kawingasaurus* + *Cistecephaloides*) forman el clado más profundamente anidado, a diferencia de resultados previos (por ej., Liu, 2022) en los que *Cistecephalus* ocupaba una posición más basal. Estos resultados son respaldados por todos los análisis

bajo pesos implicados (k7-13), con un soporte alto para Cistecephalidae y todos sus nodos internos (valores de remuestreo simétrico > 60)

Bidentalia no-Kannemeyeriiformes (Figs. 54-57). En el análisis bajo pesos iguales, el clado tradicional “Cryptodontia” (entendido como el grupo que engloba a los Oudenodontidae, los Rhachiocephalidae y los Geiikidae), es recuperado como un grupo parafilético, reorganizando la base de Bidentalia de modo similar a algunos resultados previos (Boos et al., 2016; Angielczyk y Kammerer, 2017; Angielczyk et al., 2017; Olroyd et al., 2017). Si bien los oudenodontidos, rhachiocephalidos y geiikidos permanecen como grupos naturales, participan de un grado que conduce a los linajes más anidados de bidentales (i.e., lystrosauridos, *Dicynodon* y aliados, y kannemeyeriiformes), al cual se suman algunos miembros del clado tradicional “Dicynodontoidea” (*Basilodon*, *Kunpania*, *Sintocephalus*, *Taoheodon*, *Repelinosaurus* y *Counillonia*). Esto contrasta con la mayor parte de los análisis de la matriz de Anomodontia, que recuperan al Cryptodontia “tradicional” como un grupo monofilético (Kammerer et al., 2011; Kammerer y Smith, 2017; Kammerer et al., 2019; Kammerer y Ordoñez, 2021; Liu, 2022). Si las definiciones filogenéticas de Kammerer y Angielczyk (2009) son consideradas *sensu stricto* (ver sección 1.2 de la Introducción), Cryptodontia pierde su validez, ya que termina coincidiendo con Oudenodontidae, y los Rhachiocephalidae y Geiikidae se incorporan a Dicynodontoidea como clados tempranamente divergentes (Fig. 54). Los resultados bajo pesos iguales no son respaldados por ninguno de los análisis bajo pesos implicados, que en todas las constantes de concavidad recuperan un Cryptodontia monofilético, aunque pobremente soportado en el consenso estricto global (Fig. 56). Esto refleja la gran inestabilidad en las relaciones filogenéticas de los Bidentalia no-Kannemeyeriiformes (ver también discusión en Angielczyk y Kammerer, 2017).

Teniendo en cuenta los resultados previamente descritos, bajo pesos iguales los dicynodontoideos “tradicionales” pasan a convertirse meramente en un clado menos inclusivo dentro de Dicynodontoidea *sensu stricto* (Fig. 54). Bajo pesos implicados, sin embargo, Dicynodontoidea *sensu stricto* coincide con su composición tradicional (Fig. 56). El sector del cladograma correspondiente a Lystrosauridae y los taxones afines a *Dicynodon* (exceptuando a los Kannemeyeriiformes) (Figs. 55 y 57) continúa siendo uno de los sectores más conflictivos de la filogenia de Anomodontia, conformándose en su mayor parte por taxones inestables o “comodín”, con multiplicidad de posiciones alternativas de acuerdo al tipo de análisis. Un resultado interesante del análisis bajo pesos iguales se da en la topología de los dicynodontoideos más anidados, que se resuelven en una topología tripartita, nucleada en cada uno de los tres géneros clásicos del clado (*Dicynodon*, *Lystrosaurus* y *Kannemeyeria*). De este modo, los Lystrosauridae son recuperados como

grupo hermano de un clado que engloba a *Dicynodon* y a la mayor parte de los dicynodontoides no-lystrosauridos y no-kannemeyeriiformes (*Gordonia*, *Jimusaria*, *Vivaxosaurus*, *Delectosaurus*, *Peramodon*, *Daptocephalus*, *Dinanomodon* y *Turfanodon*). y que en esta tesis será denominado informalmente “*Dicynodon* y afines”. El clado Lystrosauridae +*Dicynodon* y afines, por su parte, conforma el grupo hermano de los Kannemeyeriiformes. En el presente análisis, una de las sinapomorfias que sustentan a *Dicynodon* y afines corresponde a los caracteres continuos (ángulo entre los procesos ascendente y zigomático del escamoso, car. 13) y tres pertenecen a los caracteres discretos: protuberancias o *bosses* prefrontales ausentes (car. 38, estado 0); borde circumorbitario elevado, a veces rugoso presente (car. 39, estado 1); y superficie anterior de sínfisis dentaria sin ornamentación (car. 172, estado 0). En el análisis bajo pesos iguales, el agrupamiento de Lystrosauridae y *Dicynodon* y afines en un mismo clado está dado sólo por sinapomorfias de los caracteres discretos: presencia de cresta intertuberal (car. 103, estado 1); articular diferenciado (car. 138, estado 0); seis o más vertebrae sacras (car. 142, estado 3); precoracoides participando de fosa glenoidea (car. 149, estado 1); superficie articular proximal de fémur con forma de abultamiento débil, mayormente limitado a la superficie proximal (car. 165, estado 0); proceso supinador o braquioradial del húmero ausente (car. 173, estado 0). La presencia de dos grandes clados Lystrosauridae y *Dicynodon* y afines, más emparentados entre sí que con los Kannemeyeriiformes, es muy similar a algunos análisis previos (Kammerer, 2019ab; Kammerer et al., 2019; Liu, 2020, 2021). Sin embargo debe ser tomado con cautela, ya que los nodos que relacionan a estos tres clados están pobremente soportados, y en el análisis de pesos implicados no son recuperados en ninguna de las constantes de concavidad analizadas (Fig. 57).

Según el análisis de pesos iguales, Lystrosauridae (*sensu* Kammerer y Angielczyk, 2009) sólo está integrado por *Euptychognathus* y *Lystrosaurus*, con un soporte relativamente bajo (2.016 de Bremer; remuestreo simétrico de 60% y 45% para frecuencias absolutas y GC, respectivamente). Las sinapomorfias que sustentan este agrupamiento incluyen características generalmente reconocidas como diagnósticas para *Lystrosaurus* (por ej., Cluver, 1971): la posición relativa del foramen pineal (car. cont. 6), rostro fuertemente inclinado ventralmente (car. discreto 14, estado 1) y un proceso caniniforme y premaxilar extremadamente largos generando un rostro alto (car. discreto 15, estado 1). Al igual que los análisis previos, *Lystrosaurus* es un género monofilético si se consideran las especies *L. murrayi*, *L. declivis*, *L. curvatus*, *L. maccaigi* y *L. hedini*, con un buen soporte (3.353 de Bremer y frecuencias de remuestreo simétrico >80%). Está sustentado por numerosas sinapomorfias, mayormente a nivel de los caracteres continuos (ancho relativo del techo interorbital, car. 3; ancho relativo de la barra intertemporal en ambos extremos car. 4; longitud relativa de la fenestra temporal, car. 5; posición relativa del foramen pineal, car. 6; ancho relativo de la lámina mediana del pterigoides,

car. 8; ángulo entre las ramas cuadradas del pterigoides, car. 9; área relativa de las coanas, car. 11; relación entre altura de rama del dentario vs sínfisis dentaria, car. 15), pero con tres sinapomorfias discretas: región preorbital transversalmente expandida (car. 13, estado 1), barra postorbital con engrosamientos y rugosidades (car. 42, estado 1), y parietales bien expuestos sobre el techo craneano y relativamente planos (car. 49, estado 0). Estos resultados son robustos bajo el análisis de pesos implicados (k7-k13), en los que la monofilia de *Lystrosaurus* y del clado *Euptychognathus* + *Lystrosaurus* tiene buen soporte en el consenso estricto global (> 66 y 86 de remuestreo simétrico, respectivamente). La diferencia con pesos iguales se da en la inclusión de los géneros *Vivaxosaurus*, *Peramodon* y *Jimusaria* en la base de Lystrosauridae, aunque con muy bajo soporte en el consenso global.

Kannemeyeriiformes (Figs. 55 y 57). Al igual que todas las versiones previas de la matriz de Anomodontia, el análisis bajo pesos iguales recupera un Kannemeyeriiformes con su composición tradicional, con *Rhinodicynodon* como taxón más tempranamente divergente. El grado de soporte es moderado (frecuencias de remuestreo simétrico absoluta y GC de 74% y 66%, respectivamente). A grandes rasgos, las relaciones de orden superior entre los Kannemeyeriiformes son similares a los análisis más recientes (Angielczyk & Kammerer, 2017; Angielczyk et al., 2017; Kammerer & Ordoñez, 2021; Liu, 2022), en cuanto existe un arreglo parafilético en la base formado por taxones del "grado shansiodontido" en la base, conduciendo a dos clados principales profundamente anidados, correspondiendo al linaje de los kannemeyeriidos y stahleckeriidos, respectivamente. Las grandes modificaciones tienen que ver con la composición de cada uno de los clados (ver más abajo).

Bajo pesos implicados se observa una diferencia sustancial en cuanto a la composición del clado (Fig. 57). Los Kannemeyeriiformes "tradicionales" son recuperados en todas las constantes de concavidad, con un soporte muy alto en el consenso estricto global (valores de remuestreo simétrico > 88). Sin embargo, de acuerdo a la definición filogenética de Kammerer et al. (2013), Kannemeyeriiformes pasaría a incorporar un grado de taxones Pérmicos (*Daptocephalus*, *Dinanomodon*, *Turfanodon*, *Taoheodon*, *Repelinosaurus* y *Counillonia*), y el mismo género *Dicynodon* es recuperado como el grupo hermano de este clado. Sin embargo, Kannemeyeriiformes *sensu stricto* tiene un soporte muy bajo en todas las constantes de concavidad consideradas (valores de remuestreo simétrico absoluto y GC de 5 y 18, respectivamente).

En análisis previos, la base de Kannemeyeriiformes estaba conformada por un grado de taxones englobados históricamente dentro de los "Shansiodontidae": *Rhinodicynodon*, *Shansiodon*,

Tetragonias y *Vinceria*. En el análisis bajo pesos iguales, **Nov. gen. *brevirostris*** se incorpora a este grado, posicionándose como el grupo hermano de todos los restantes Kannemeyeriiformes (i.e., Kannemeyeriidae + el linaje que conduce a los Stahleckeriidae) (Fig. 55). Los caracteres que diferencian a **Nov. gen. *brevirostris*** de dicho clado son el largo relativo del paladar secundario (car. continuo 2), el ancho mínimo relativo del techo craneano interorbital (car. continuo 3) y la presencia de una cresta oblicua en la superficie lateral del escamoso (car. discreto 64, estado 1). El reposicionamiento de **Nov. gen. *brevirostris*** más en la base de Kannemeyeriiformes es esperable, considerando su anatomía craneana generalizada, con una combinación de estados de carácter plesiomórfico respecto a la morfología más especializada de los stahleckériidos y kannemeyériidos típicos. Esto se refleja en la optimización del carácter discreto 64, estado 1: la presencia de una cresta oblicua lateral en el arco zigomático es recuperado como una sinapomorfía de los Kannemeyeriiformes, pero se pierde en los clados más anidados a excepción de contadas reversiones, una de las cuales es *Chanaria patyceps*. Es de destacar que en el caso de nov. gen. *brevirostris*, este estado de carácter es clave para su posición basal, mientras que en el caso de *C. platyceps* es opacado por la fuerte señal filogenética hacia Stahleckeriinae (ver más adelante). Otro factor que explica la posición basal de nov. gen. *brevirostris* es la revisión de los estados de carácter de este terminal, producto de la subdivisión de “*Dinodontosaurus brevirostris*”, que disminuyó marcadamente la resolución de su codificación, generando 21 nuevos datos faltantes (2 en los caracteres continuos y 19 en los discretos; ver detalles en Sección 6.1). En todos los análisis bajo pesos implicados **Nov. gen. *brevirostris*** es recuperado en una posición más anidada, en la base del linaje que conduce a los stahleckériidos (=nov. clado 1; ver más adelante), de modo similar a la ubicación tradicional de “*Dinodontosaurus*” *brevirostris* en las filogenias previas (Fig. 57; Figs. A1-A7 del Anexo). No obstante, cabe mencionar que tanto con pesos iguales como con pesos implicados, el soporte para ambas posiciones es muy bajo. Por otra parte, como se verá más adelante, el análisis de pesos implicados recupera una topología muy inusual en la que los “shansiodóntidos” *Rhinodicynodon*, *Tetragonias* y *Shansiodon* son también recuperados en el grado hacia Stahleckeriidae, en una posición incluso más anidada que **Nov. gen. *brevirostris***.

Los Kannemeyeriiformes más anidados se disponen en un arreglo dicotómico formado por los taxones afines a *Kannemeyeria simocephalus* por un lado, y los afines a *Stahleckeria potens* por el otro. En este trabajo de tesis se considera “afines” a *Kannemeyeria simocephalus* a todos los taxones más cercanamente emparentados con esta especie que con *Placerias hesternus* y *Stahleckeria potens*. Bajo pesos iguales, esto coincide con el clado que la mayor parte de los autores recientes denominan informalmente como Kannemeyeriidae (por ej., Kammerer et al., 2013; Angielczyk et al., 2017; Kammerer y Ordoñez, 2021; Liu, 2022), compuesto por los siguientes géneros: *Acratophorus*,

Dolichuranus, *Kannemeyeria*, *Parakannemeyeria*, *Rabidosaurus*, *Rechnisaurus*, *Rhadiodromus*, *Shaanbeikannemeyeria*, *Sinokannemeyeria*, *Uralokannemeyeria*, *Xiyukannemeyeria* y *Wadiasaurus* (Fig. 55). A los fines de la discusión de esta tesis, se empleará el nombre informal “Kannemeyeriidae *sensu lato*” utilizado por Angielczyk et al. (2017). La nominación formal de este clado queda pendiente de una futura publicación. Este clado tiene un soporte muy bajo con pesos iguales, y en todos los análisis bajo pesos implicados incorpora a *Vinceria andina* como taxón más tempranamente divergente, aunque con un soporte muy pobre en el consenso global (frecuencias de remuestreo simétrico absoluta y GC de 25% y 4%, respectivamente). En el análisis bajo pesos iguales, Kannemeyeriidae *sensu lato* es definido por cuatro sinapomorfias de los caracteres discretos: refuerzo o *buttress* caniniforme con surco posteroventral (car. 29, estado 2); techo craneano temporal inclinado dorsalmente, con un cambio abrupto de pendiente cerca de su extremo anterior (car. 44, estado 1); extensión total del postorbital a lo largo de la barra intertemporal (car. 52, estado 0); túberas basales fuertemente redondeadas, infladas (car. 101, estado 2).

Si bien las relaciones internas dentro de “Kannemeyeriidae *sensu lato*” son en general poco estables, algunos clados han sido consistentemente recuperados en las últimas filogenias, al igual que en todos los análisis de esta tesis. Estos grupos incluyen al clado formado por *Sinokannemeyeria*, *Xiyukannemeyeria* y *Parakannemeyeria*, que ha mantenido su monofilia en varios trabajos previos (por ej., Angielczyk y Kammerer, 2017; Angielczyk et al., 2017; Kammerer y Angielczyk, 2021; Escobar et al., 2023). Este clado se corresponde aproximadamente con “Sinokannemeyeriini” *sensu* King (1988) o “Sinokannemeyeriinae” *sensu* Maisch (2001). En esta tesis se evitará una nominación formal del clado, dejándola pendiente de la revisión de las especies que conforman *Sinokannemeyeria* y *Parakannemeyeria*. En su lugar, se lo mencionará como “*Sinokannemeyeria* y taxones afines”. En el análisis bajo pesos iguales, la monofilia de este clado está sustentada por ocho sinapomorfias en los caracteres continuos: ancho relativo de la barra intertemporal (car. cont. 4); longitud relativa de fenestra temporal (car. cont. 5), posición relativa de foramen pineal (car. cont. 6), angulación del occipucio en relación al paladar (car. cont. 13), altura de la parte postdentaria de la mandíbula en relación a la rama del dentario (car. cont. 16); relación ancho máximo /longitud máxima del radio (car. cont. 19); largo relativo del proceso iliaco posterior (car. cont. 20), y ancho escapular (car. cont. 23). A su vez, está soportado por sólo dos sinapomorfias de los caracteres discretos: proceso caniniforme extremadamente largo y demarcado respecto al resto del rostro (car. 15, estado 2), y excavación postnarial muy grande y alargada (car. 182, estado 1). Si bien la monofilia de “*Sinokannemeyeria* y afines” está relativamente poco soportada en el análisis con pesos iguales (frecuencias de remuestreo simétrico absoluta y GC de 61% y 57%, respectivamente) en el análisis con pesos implicados es recuperada en todas las constantes de concavidad consideradas, con un soporte muy alto en el consenso

global (frecuencias de remuestreo simétrico > 96%). Bajo pesos iguales, *Acratophorus argentinensis* es recuperado como el grupo hermano de este clado, pero esta posición es poco soportada y no es recuperada en ninguno de los análisis bajo pesos implicados. En lo que respecta al género *Kannemeyeria*, éste no es recuperado como monofilético si incluye a *K. lophorhinus*, de modo similar a análisis previos. No obstante, *K. simocephalus* y *K. aganosteus* sí forman un clado, tanto en el análisis con pesos iguales como en todos los análisis con pesos implicados, aunque en ambos tiene un soporte relativamente bajo.

Al igual que la mayoría de los trabajos recientes, tanto en el análisis bajo pesos iguales y bajo pesos implicados se recupera un clado bien definido, que engloba a los stahleckériidos y algunas formas *stem* en la base. Este clado (denominado informalmente “Grupo stahleckériido” por Szczygielski y Sulej, 2023) es denominado en este trabajo de tesis como **Nov. clado 1** (Figs. 55, 57, 59), y se define como el grupo más inclusivo que comprende a *Stahleckeria potens* y *Placerias hesternus* pero no a *Kannemeyeria simocephalus*. Bajo pesos iguales, el **Nov. clado 1** está sustentado por tres sinapomorfias de los caracteres continuos (longitud relativa de la vacuidad interpterigoidea, car. cont. 10; ancho escapular, car. cont. 17; longitud relativa del proceso iliaco anterior, car. cont. 21) y dos sinapomorfias de los caracteres discretos: seis o más vertebrae sacras (car. 142: estado 3) y una tuberosidad rugosa en la superficie posteroventral del húmero, para inserción de *M. latissimus dorsi* o *M. teres major* (car. 152: estado 0). Tanto en el análisis con pesos iguales como con pesos implicados, *Dinodontosaurus* y *Angonisaurus cruickshanki* son consistentemente recuperados dentro del *stem* que conduce a Stahleckeriidae, al igual que las filogenias recientes (Angielczyk y Kammerer, 2017; Kammerer, 2018; Kammerer, 2019ab; Kammerer et al., 2019; Olivier et al., 2019; Angielczyk et al., 2021; Kammerer y Ordoñez, 2021; Liu, 2021, 2022; Escobar et al., 2023). Un resultado llamativo del análisis con pesos implicados es la adición de nuevos taxones a este grado: **Nov. gen. brevirostris** (ver discusión más arriba), *Ufudocyclops*, y algunos taxones muy inusuales como *Rhinodicynodon*, *Shansiodon*, y *Tetragonias*, históricamente recuperados como los Kannemeyeriiformes más tempranamente divergentes (Fig. 57; Figs. A1-A7 del Anexo). No obstante, casi todos están pobremente soportados en el consenso global, a excepción del nodo *Angonisaurus* (*Ufudocyclops* + Stahleckeriidae) cuyas frecuencias de remuestreo simétrico son muy altas (> 89%).

Tanto en el análisis con pesos iguales como con pesos implicados, la topología general de Stahleckeriidae (*sensu* Kammerer et al., 2013) es consistente con los análisis de los últimos años (con la excepción de Szczygielski y Sulej, 2023), con un arreglo dicotómico entre Placeriinae y Stahleckeriinae. Bajo pesos iguales, Stahleckeriidae está definido por dos sinapomorfias de los caracteres continuos, relacionadas con las proporciones mandibulares (altura de la rama del dentario

en relación con la sínfisis dentaria, car. cont. 15; altura de la parte postdentaria de la mandíbula en relación con la rama del dentario, car. cont. 16) y por tres sinapomorfias de los caracteres discretos: gran contribución del interparietal al techo craneano intertemporal (car. 57, estado 2); pila antótica poco desarrollada, con muesca del trigémino en una cavidad horizontal del borde anterior del periótico (car. 95, estado 1); y angular con surco anterolateral para la articulación de proceso posterior ventral del dentario (car. 134, estado 1). La composición de Placeriinae es la misma que en trabajos previos, tanto en los análisis con pesos iguales y pesos implicados, independientemente de la tradicional inestabilidad interna de sus miembros: *Argodicynodon*, *Lisowicia*, *Moghreberia*, *Pentasaurus*, *Placerias*, *Woznikella* y *Zambiasaurus*. El clado está sustentado por dos sinapomorfias de los caracteres continuos (altura de la parte postdentaria de la mandíbula en relación con la rama del dentario, car. cont. 16; ancho escapular, car. cont. 23) y dos de los caracteres discretos: techo craneano temporal inclinado dorsalmente, con un cambio abrupto de pendiente cerca de su extremo anterior (car. 44, estado 1); y área rugosa y redondeada en el extremo proximal del húmero para inserción del *M. subcoracoscapularis* (car. 151, estado 0). En el caso de Stahleckeriinae, sólo está sustentado por una quilla pterigoidea anterior restringida al extremo anterior del pterigoides (car. discreto 89, estado 1). La composición del clado también es similar a análisis previos, incluyendo a los géneros tradicionales *Eubrachiosaurus*, *Ischigualastia*, *Jachaleria*, *Sangusaurus* y *Stahleckeria*, tanto en el análisis con pesos iguales como en todos los análisis con pesos implicados. Una de las diferencias radica en la posición de *Ufudocyclops*: bajo pesos iguales es recuperado dentro de Stahleckeriinae (según la definición de Kammerer et al. 2013), como el taxón más tempranamente divergente de ese clado; mientras que en el análisis con pesos implicados es recuperado en una posición más basal, como grupo hermano de Stahleckeriidae *sensu* Kammerer et al. (2013) (Fig. 57).

Uno de los resultados más notables del análisis principal, tanto con pesos iguales como con todos los análisis con pesos implicados es la ubicación inusual de *Chanaria platyceps* como un taxón bien anidado dentro de Stahleckeriinae (Fig. 55 y 57; Figs. A1-A7 del Anexo). Específicamente, es recuperado como el taxón hermano de un clado formado por los stahleckeriinos más especializados: *Sangusaurus parringtonii* (*Eubrachiosaurus browni* (*Jachaleria candelariensis* + *Ischigualastia jenseni*)), sustentado por una única sinapomorfia: escamoso sin expansión posterior, alineado con el cóndilo occipital (car. 65, estado 0). La posición de *Chanaria platyceps* como un stahleckeriino está justificada por un único carácter discreto (car. 89, estado 1, quilla pterigoidea anterior extendida a lo largo de la mayor parte de la rama anterior del pterigoides). La posición de *Chanaria platyceps* dentro de Stahleckeriidae se justifica en base a dos caracteres continuos relacionados a las proporciones mandibulares (car. 15, relación entre altura de rama del dentario y la altura de la sínfisis dentaria; y car. 16, relación entre altura máxima postdentaria y la altura de la rama del dentario), y dos caracteres

discretos: una gran contribución del interparietal al techo craneano (car. 57, estado 2); y un surco anterolateral del dentario para articulación del proceso posterior ventral del dentario (car 134, estado 1).

Otros estados de carácter discretos no constituyen sinapomorfias de grandes clados, pero contribuyen a fortalecer la señal filogenética de *Chanaria platyceps* como un taxón profundamente anidado dentro del Nov. clado 1:

- La posición de *Chanaria* en el clado *Angonisaurus* + *Stahleckeriidae*, excluyendo a *Dinodontosaurus tener*, se justifica con tres caracteres continuos (car. 3, ancho mínimo del techo craneano interorbital; car. 4, ancho relativo entre extremos de la barra intertemporal; car. 8, ancho de lámina mediana de pterigoides) y un estado de carácter discreto (car. 175, estado 1, proceso zigomático del escamoso fuertemente empinado).
- Cuatro estados de carácter discretos permiten agrupar en un mismo clado a *Chanaria*, *Jachaleria colorata*, *J. candelariensis*, *Sangusaurus* e *Ischigualastia*, excluyendo como stahleckeriinos más tempranamente divergentes a *Ufudocyclops* y *Stahleckeria*; presencia de preparietal (car. 45, estado 1); exposición dorsal del parietal angosta y en forma de cresta (car. 49, estado 2); ausencia de una fosa en la barra intertemporal formada por postorbital y parietal (car. 53, estado 2); y el lóbulo dorsal del cuadrado desarrollado en un proceso extendido a lo largo de la rama cuadrada del pterigoides (car. 70, estado 1).

La posición recuperada para *Chanaria platyceps* abre nuevos interrogantes respecto a la evolución de algunos caracteres relevantes en el linaje a los stahleckériidos. Quizás el más llamativo sea la evolución de un rostro edéntulo en varios miembros del Nov. clado 1, en especial los stahleckeriinos. La optimización del carácter que codifica esta característica (carácter 22) indica que la presencia de colmillos es plesiomórfica para los Kannemeyeriiformes, mientras que la pérdida del mismo (es decir, la condición completamente edéntula) es una sinapomorfía no ambigua del clado *Angonisaurus* + *Stahleckeriidae*. En los Placeriinos, la condición edéntula sólo se conoce para *Zambiasaurus*, y la optimización es ambigua, quedando pendiente de la futura resolución del clado. Hasta el momento, los Stahleckeriinae eran el único clado de stahleckériidos en donde la pérdida de la dentición se daba en todos sus miembros. Sin embargo, la posición recuperada de *Chanaria platyceps* sugiere al menos una reversión en cada uno de los dos grandes grupos de stahleckériidos. Cabe mencionar el bajo soporte de la mayor parte de los nodos del Nov. clado 1, incluso bajo pesos implicados, lo que probablemente esté asociado a la gran cantidad de especies fragmentarias y/o pobremente revisadas, particularmente en el caso de los placeriinos, y algunos stahleckeriinos como

Jachaleria colorata y *Eubrachiosaurus browni*. La plausibilidad de estos resultados dependerá de un intenso trabajo taxonómico sobre la taxonomía alfa de estos taxones. Incluso puede remarcarse el caso de *Dinodontosaurus tener*, que presenta una variabilidad morfológica extrema y probablemente represente una quimera de varios taxones (ver Discusión en Capítulo 7). La revisión exhaustiva de su taxonomía alfa posiblemente arroje nuevos morfotipos que permitan tener una mejor resolución del linaje de los stahleckériidos.

6.3. Resultados del análisis exploratorio (PULR-V 144 como terminal adicional) (Figs. 58 y 59)

El análisis filogenético bajo pesos iguales (EW) recuperó 6 árboles más parsimoniosos (AMP) de 1205.265 pasos, con un índice de consistencia de 0.22465 y un índice de retención de 0.73768. La adición de PULR-V 144 a la matriz genera una serie de diferencias sustantivas con el análisis principal con pesos iguales, acorde con la inestabilidad general de la filogenia de Anomodontia discutida en el apartado previo.

En cuanto a los Anomodontia no-Dicynodontoidea (Fig. 58), los Pylaecephalidae y Endothiodontia son recuperados como grupos monofiléticos, estando los endotiodontidos más emparentados con los Therochelonina que con los pylaecefálicos. En la base de Therochelonina, la posición de *Rastodon* es más inestable que en el análisis principal, por lo que en el consenso estricto forma una politomía con Emydopoidea y Bidentalia. En tres de los AMP, *Rastodon* es recuperado como un *outgroup* de Therochelonina (i.e., como grupo hermano del clado Emydopoidea + Bidentalia) mientras que en la otra mitad se posiciona como el taxón más tempranamente divergente de Emydopoidea. En todo caso, los resultados del análisis exploratorio son consistentes con el análisis principal, al quitarle sustento a la hipótesis de la afinidad de *Rastodon* con los Bidentalia. En cuanto a los Emydopoidea, las relaciones internas de Cistecephalidae son iguales al análisis principal con pesos iguales y pesos implicados. Cryptodontia es recuperado como un grupo monofilético, a diferencia del análisis principal bajo pesos iguales, pero acorde a los análisis bajo pesos implicados y a la mayor parte de los análisis previos (Kammerer et al., 2011; Kammerer y Smith, 2017; Kammerer et al., 2019; Kammerer y Ordoñez, 2021; Liu, 2022).

Como lo resaltaron Angielczyk y Kammerer (2017), y queda evidenciado en esta tesis, el estatus de los criptodontidos se correlaciona en gran parte con la topología de los taxones dentro de Dicynodontoidea. Con la inclusión de PULR-V 144, los taxones recuperados dentro de Dicynodontoidea coinciden con su composición tradicional, excluyendo rhachiocefálicos y geiikidos

(Fig. 59). Esto se asemeja al análisis principal con pesos implicados (Fig. 56). Por otro lado, las relaciones filogenéticas de los dicynodontoideos no-kannemeyeriiformes (Fig. 59) siguen el patrón de análisis previos donde los criptodóntidos fueron recuperados como un grupo monofilético. De este modo, la base de Dicynodontoidea presenta un arreglo pectinado, con un grupo parafilético de formas tempranamente divergentes: *Taoheodon*, *Repelinosaurus*, *Counillonia*, *Dicynodon*, *Vivaxosaurus*, *Delectosaurus*, *Jimusaria* y *Gordonia*. Este grado conduce a una gran dicotomía, entre los Lystrosauridae y el linaje que conduce a los Kannemeyeriiformes.

Con la adición de PULR-V 144, se observan cambios en la composición de la base de Lystrosauridae y del linaje de los Kannemeyeriiformes, reflejando la gran inestabilidad de este sector del árbol. Al igual que en el análisis principal con pesos iguales y pesos implicados, *Euptychognathus* y *Lystrosaurus* forman el clado más anidado de Lystrosauridae. Al igual que el análisis principal con pesos implicados, se incorporan taxones en la base del grupo, aunque en este caso los taxones adicionados son *Syops*, *Basilodon* y *Sintocephalus*. *Lystrosaurus* se mantiene como género monofilético si se consideran las especies *L. murrayi*, *L. declivis*, *L. curvatus*, *L. maccaigi* y *L. hedini*, y su monofilia es la única bien soportada entre los lystrosauridos (3.748 de Bremer y frecuencias de remuestreo simétrico >82%).

A semejanza del análisis filogenético principal con pesos implicados, el linaje de los Kannemeyeriiformes se organiza primariamente en dos clados hermanos: uno formado por los géneros Pérmicos *Daptocephalus*, *Dinanomodon*, *Peramodon* y *Turfanodon*, y otro formado por los Kannemeyeriiformes “tradicionales” (Fig. 59). Si se toma *sensu stricto* la definición de Kammerer et al. (2013), Kannemeyeriiformes abarcaría ambos clados, incluyendo de este modo un clado estrictamente Pérmico y el clado tradicional, estrictamente Triásico. No obstante, la monofilia de este clado Permo-Triásico de Kannemeyeriiformes tiene un soporte de remuestreo simétrico muy bajo.

La adición de PULR-V 144 acentúa la tendencia bipartita de la topología de los Kannemeyeriiformes “tradicionales”, que en su mayor parte se integran a los linajes de los kannemeyeriidos y stahleckériidos. De los taxones englobados históricamente dentro de los “Shansiodontidae”, sólo *Rhinodicynodon* persiste como el grupo hermano de todos los restantes Kannemeyeriiformes. Los restantes “shansiodóntidos” (*Shansiodon*, *Tetragonias* y *Vinceria*) se integran a los Kannemeyeriidae, como los taxones más tempranamente divergentes del clado. Esto se diferencia del análisis principal bajo pesos iguales, en el que la mayor parte de los “shansiodóntidos”

tradicionales se integran al linaje stahleckériido (i.e., el Nov. clado 1). Estas variaciones dan cuenta de una gran labilidad por parte de estos taxones, según cambian las condiciones del análisis filogenético.

Los tres taxones de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* (Nov. gen. *brevirostris*, *Chanaria platyceps* y PULR-V 144) son recuperados cerca de la base del Nov. clado 1 en una posición más semejante al terminal original “*Dinodontosaurus brevirostris*”. La adición de PULR-V 144 genera una topología muy interesante en el grado que conduce a Stahleckeriidae: *Dinodontosaurus tener*, Nov. gen. *brevirostris*, PULR-V 144 y *Chanaria platyceps* forman sucesivos grupos hermanos del clado (*Ufudocyclops* + *Angonisaurus*) + Stahleckeriidae. La posición de PULR-V 144 es consistente con el mosaico de características similares a Nov. gen. *brevirostris* y *Chanaria* de este ejemplar (ver Capítulos 5 y 7). De corroborarse este esquema, los taxones de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* estarían documentando la adquisición temprana de algunas de las características previamente asociadas a los stahleckériidos: proceso zigomático del escamoso fuertemente empinado (PULR-V 144); exposición lateral de las crestas palatales anteriores, adelantamiento del proceso caniniforme y del colmillo por delante de la órbita, y escamoso sin una muesca o *notch* dorsolateral en vista occipital (*Chanaria platyceps*).

6.4. Consideraciones filogenéticas finales

Los resultados del análisis filogenético principal (complementando pesos iguales y pesos implicados) refuerzan la hipótesis de una mayor diversidad taxonómica para la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*, indicando que “*Dinodontosaurus brevirostris*” *sensu* Kammerer y Ordoñez (2021) en realidad constituye una quimera de dos taxones filogenéticamente distantes: por un lado, un taxón bien anidado dentro de Stahleckeriinae (i.e., *Chanaria platyceps*); y otro más tempranamente divergente (i.e., Nov. gen. *brevirostris*), más cercano a los “shansiodóntidos” o a la base del linaje que conduce a los Stahleckeriidae (=clado nov. 1), según se considere el análisis con pesos iguales o pesos implicados.

El futuro refinamiento de este esquema filogenético requiere de un intenso trabajo adicional, incluyendo una expansión de la descripción osteológica de Nov. gen. *brevirostris*, con el consiguiente mejoramiento de la codificación en la matriz de Anomodontia y la estabilización de sus relaciones filogenéticas. Asimismo, una futura revisión de la taxonomía alfa de *Dinodontosaurus tener* es crucial para entender mejor las relaciones internas del Nov. clado 1, con la posibilidad de identificar un nuevo conjunto quimérico de taxones (ver una discusión sobre el estatus del género en el Capítulo 7).

Por otro lado, el resultado del análisis exploratorio (con la adición de PULR-V 144) sugiere un potencial escenario alternativo: la presencia de un conjunto diverso de formas *stem* en el Carniano temprano de la Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, integrando un grado hacia las formas más especializadas de los Stahleckeriidae propiamente dichos. No obstante, este es un resultado tentativo, que deberá ser puesto a prueba una vez que se revise el estatus taxonómico de PULR-V 144.

7. DISCUSIÓN

7.1. Comentarios preliminares sobre la diversidad morfológica de *Dinodontosaurus tener*

Como se desarrolló en la Introducción de esta tesis (Capítulo 1), la resolución del estatus taxonómico de los Kannemeyeriiformes de la Formación Chañares, tanto en la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* como en la de *Tarjadia*, está directamente relacionada con el estudio taxonómico de los dicinodontes de la Secuencia Pinheiros-Chiniqua de Brasil. En este sentido, la revisión de *Dinodontosaurus brevirostris*, uno de los ejes troncales de esta tesis, requiere una comparación con los representantes cogenéricos de Brasil, es decir, *Dinodontosaurus tener* (*sensu* Kammerer y Ordoñez, 2021).

La problemática taxonómica de *Dinodontosaurus tener* sigue siendo uno de los aspectos más complejos en el estudio de los dicinodontes sudamericanos (ver reseña histórica en el Capítulo 1). Una revisión exhaustiva y global de esta especie requiere un estudio a gran escala de la vasta cantidad de materiales putativos depositados en colecciones de Brasil, Alemania y Estados Unidos, lo que excede el alcance de este trabajo de tesis. No obstante, antes de abordar la problemática específica de *Dinodontosaurus brevirostris* en la Sección 7.3, es necesario discutir algunos aspectos sobre el estatus taxonómico de la especie brasileña. Uno de los principales desafíos en la comprensión de *D. tener* es la aparente variabilidad morfológica extrema registrada en los ejemplares brasileños. A lo largo de casi un siglo, desde las menciones originales de von Huene (1935), numerosos trabajos taxonómicos han referido una abundante cantidad de ejemplares a esta especie (o a alguno de sus sinónimos junior). Adicionalmente, numerosas instituciones de Brasil (por ej., UFRGS, MPDC, MCP) albergan materiales inéditos que han sido referidos informalmente a *Dinodontosaurus*.

El objetivo de la presente discusión es explicitar el carácter altamente conflictivo de *Dinodontosaurus tener* y la posibilidad de que represente una asociación pluriespecífica de Kannemeyeriiformes filogenéticamente distantes. A pesar del consenso generalizado sobre su extrema variabilidad, una examinación preliminar (mediante material fotográfico y modelos 3D generados con fotogrametría -ver Capítulo 4 -) de algunos especímenes selectos (tanto publicados como inéditos) permite identificar ciertos morfotipos recurrentes que se describen a continuación:

- **Morfotipo “A” (Fig. 60):**

Ejemplares: MCZ-VPRA 1670 (holotipo de *Dinodontosaurus oliveirai* Romer, 1943), MCZ-VPRA 1687, MPDC 308-70 (o MPDC 294-59), MCP 737.

Comentarios: Dos de los ejemplares considerados dentro de este morfotipo, MCZ-VPRA 1670 y 1687 tienen importancia en la historia taxonómica de *Dinodontosaurus*. MCZ-VPRA 1670 es el holotipo tipo *Dinodontosaurus oliveirai* (actualmente sinonimizada con *D. tener*), y junto con MCZ-VPRA 1687 constituyeron la base de la descripción original del género (ver detalles en Capítulo 1). Entre las características principales que comparten todos los ejemplares de este morfotipo se destacan:

- una región preorbitaria alargada, con un borde dorsal recto o ligeramente curvado.
- un proceso caniniforme inclinado anteroventralmente, con el colmillo erupcionando por delante de la órbita.
- una cresta oblicua poco marcada o ausente en superficie lateral del arco zigomático.
- en vista dorsal, escamosos al mismo nivel que el borde posterior de la cresta intertemporal o sobrepasándola ligeramente.
- una barra intertemporal ensanchada en su extremo anterior, alrededor del foramen pineal, otorgándole una forma triangular en vista dorsal.
- borde dorsal del occipucio inclinado lateralmente (“techo a dos aguas”), y proyectado posteriormente en forma de “dosel” sobre el resto de la superficie occipital.

Otras características son reconocibles en parte de los ejemplares. En MCZ-VPRA 1670 el proceso caniniforme parece inusualmente reducido, aunque esta región, al igual que varios sectores de este ejemplar, están dañados y reconstruidos (Fig. 60 D). Lo mismo se observa del lado izquierdo de MCZ-VPRA 1687, pero del derecho puede apreciarse un proceso caniniforme bien proyectado ventralmente, con un refuerzo o *buttress* caniniforme muy pronunciado (Fig. 60 F: bc). En los especímenes MPDC 308-70 (o MPDC 294-59) y MCP 737 esta condición es mucho más pronunciada, con un proceso caniniforme muy alargado y un *buttress* caniniforme poderoso (Fig. 60 H, K), lo que los asemeja a kannemeyériidos como *Rechnisaurus cristarhynchus* y los “sinokannemeyeriinos” (Fig. 60 L; ver también Sun, 1960, 1963; Liu y Li, 2003; Liu, 2004).

Otras características notorias son la presencia de crestas palatales anteriores visibles en vista lateral (en MCZ-VPRA 1687, MPDC 308-70 (o MPDC 294-59) y MCP 737). En los especímenes que conservan la mandíbula (MCZ-VPRA 1670, MCZ-VPRA 1687 y MPDC 308-70 (o MPDC 294-59)), la barbilla o *chin* sinfisaria es robusta, por lo que el dentario adopta un perfil ventral redondeado, más similar al patrón stahleckeriino o de algunos kannemeyériidos.

- **Morfotipo “B” (Fig. 61):**

Ejemplares: MPDC 592-126 (o 367-99), MPDC 154-37, UFRGS-PV-0227-T.

Comentarios: Este morfotipo se basa principalmente en MPDC 592-126 (o 367-99), uno de los especímenes más excepcionalmente preservados de la Secuencia Pinheiros-Chiniquá, mencionado y figurado en la tesis inédita de Morato (2006) y en otros trabajos (por j., Schultz et al., 2020; Kammerer y Ordoñez, 2021). UFRGS-PV-0227-T también fue figurado por Kammerer y Ordoñez (2021). Las características principales que caracterizan a este morfotipo son:

- un proceso caniniforme poco desarrollado y dirigido ventralmente, con los colmillos (*tusks*) erupcionando a nivel del margen anterior de las órbitas.
- una región preorbital corta anteroposteriormente, con un contorno cuadrangular en vista dorsal, y un margen dorsal marcadamente curvo y empinado en vista lateral. arcos zigomáticos rectos y subparalelos al eje anteroposterior del cráneo en vista dorsal, sin una cresta en su superficie lateral.
- una barra intertemporal de ancho uniforme en toda su longitud.
- escamosos fuertemente proyectados posteriormente, más allá del borde posterior de la barra intertemporal.
- ausencia de una muesca o *notch* en el borde dorsolateral del occipucio.

En el caso de MPDC 592-126 (o 367-99), la preservación excepcional permite apreciar una forma muy singular del contorno dorsal del rostro, el cual presenta un curvamiento pronunciado a un nivel aproximado del contacto premaxilar-nasales, a partir del cual la pendiente se vuelve más empinada y rectilínea. A su vez, en vista occipital, el borde dorsal del occipucio está solo ligeramente inclinado, sin formar un “techo a dos aguas” (Fig. 61 G), diferenciándose del Morfotipo “A”, nov. gen. *brevirostris* (ver más adelante) y otros grupos de Kannemeyeriiformes (comparar por ej., con Fig. 68 B-E). En UFRGS-PV-0227-T el cambio de pendiente del borde dorsal del rostro es poco conspicuo, lo que puede estar relacionado a la compresión mediolateral sufrida por el cráneo. Esta deformación también exagera el aspecto recto del arco zigomático en vista dorsal, mientras que en vista occipital le da una forma de “W” al borde dorsal del occipucio (Fig. 61 E, H).

MPDC 154-37 es más problemático, debido al estado de preservación incompleto del material, careciendo de gran parte del techo craneano del lado izquierdo. No obstante, la forma cuadrangular del extremo anterior del rostro en vista dorsal, sumado a un arco zigomático paralelo al eje anteroposterior del cráneo y aparentemente carente de una cresta en la superficie lateral, permiten asignarlo con algunas reservas al Morfotipo B (Fig. 61 C, F). El tamaño pequeño en relación a MPDC 592-126 (o 367-99) y UFRGS-PV-0227-T, y el colmillo poco erupcionado con forma cónica, sugieren que probablemente se trate de un ejemplar morfológicamente inmaduro.

- **Morfotipo “C” (Fig. 62):**

Ejemplares: MCZ-VPRA 1678, MCZ-VPRA 1679, MCP 4172, UFRGS-PV-0114-T.

Comentarios: Al igual que el Morfotipo “A”, este grupo incluye ejemplares históricos de la asociación de Pinheiro/Bom Retiro estudiados por Cox (1965), MCZ-VPRA 1678 y MCZ-VPRA 1679 (ver también Capítulo 1 y Tabla 2 del Anexo). También se incluyen a dos de los especímenes juveniles estudiados por Morato (2006), MCP 4172 y UFRGS-PV-0114-T. Entre las características principales que caracterizan a este morfotipo se destacan:

- un techo craneano preorbitario con forma biplanar, con una cresta transversal a la altura de los nasales, delimitando las superficies rostral e interorbital.
- un proceso caniniforme poco desarrollado y dirigido anteroventralmente, con el borde postcanino recto.
- colmillos reducidos, erupcionando por delante del margen anterior de las órbitas.
- escamosos proyectados posteriormente, más allá del borde posterior de la barra intertemporal (en MCZ-VPRA 1678 no se preservan).

Un aspecto interesante de los ejemplares reconocidos dentro del Morfotipo “C” es que representan un amplio espectro de tamaños, abarcando un rango aproximado de 150-300 mm de largo craneano basal. Las características del morfotipo “C” son consistentemente identificadas más allá del tamaño del ejemplar (por ej., ver Fig. 62 E-H).

Este análisis preliminar de la variación morfológica de los Kannemeyeriiformes *notahleckeri* de la Secuencia Pinheiros-Chiniquá sugiere que su diversidad taxonómica ha sido subestimada históricamente, posiblemente debido a una sobrevaloración de los efectos tafonómicos y

de variación intraespecífica por parte de estudios previos. En cada uno de los tres morfotipos, los patrones morfológicos son conspicuos a pesar de los diferentes estilos de deformación y tamaños, lo que vuelve poco probable que estas diferencias se deban exclusivamente a factores preservacionales, ontogenéticos u otro tipo de variación intraespecífica. Asimismo, algunos rasgos morfológicos sugieren afinidades con grupos filogenéticamente distantes a la posición tradicionalmente recuperada para *D. tener* (por ej., afinidades con kannemeyeriidos en el caso del Morfotipo “A”).

Cabe mencionar que, en los análisis filogenéticos más recientes, la codificación de *Dinodontosaurus tener* se ha basado en especímenes pertenecientes a cada uno de los tres morfotipos aquí definidos: MCZ-VPRA 1670, MCZ-VPRA 1678, MCZ-VPRA 1679, MPDC 592-126 (o 367-99), MPDC 154-37 y UFRGS-PV-0227-T. En consecuencia, si se corrobora que las diferencias morfológicas tienen valor taxonómico, *D. tener* pasaría a representar un taxón quimérico, lo que impactaría profundamente las relaciones filogenéticas de los Kannemeyeriiformes.

Es necesario resaltar que los ejemplares de *D. tener* tratados en este apartado no han podido ser examinados mediante observación directa, lo que determina el carácter preliminar de esta discusión. Considerando estas limitaciones, en esta tesis se acepta de manera provisoria la hipótesis taxonómica vigente que considera a *Dinodontosaurus tener* como un género y especie válida (ver Kammerer y Ordoñez, 2021), aunque con los cuestionamientos y reservas expuestos en esta sección. Sin embargo, el estatus taxonómico de este taxón sólo podrá corroborarse mediante una revisión exhaustiva que incluya descripciones osteológicas detalladas de primera mano y una sistematización precisa de las fuentes de variación no taxonómicas. Esto incluye un estudio integrado de los distintos tipos de procesos tafonómicos afectando los fósiles de la Secuencia Pinheiros-Chiniquá.

7.2. Kannemeyeriiformes de la ZA de *Tarjadia*

Hasta el momento, el material craneano de ZA de *Tarjadia* es demasiado fragmentario para aportar información taxonómica relevante. Incluso CRILAR-Pv 554, el cráneo más completo (ver descripción en Capítulo 5), carece o tiene dañadas la mayor parte de las regiones de valor diagnóstico en los Kannemeyeriiformes, entre ellas la región preorbital (incluyendo procesos caniniformes), barras postorbitales, paladar, basicráneo, barra intertemporal y escamosos. Por lo tanto, en esta tesis CRILAR-Pv 554 es considerado como Kannemeyeriiformes gen. et sp. indet, y un estudio en detalle de la anatomía craneana de los dicinodontes de esta asociación dependerá del hallazgo de ejemplares mejor preservados.

Los materiales de la ZA de *Tarjadia* que aportan la mayor información taxonómica corresponden a elementos postcraneanos. Estos incluyen un ulna parcial descrito por Mancuso e Irmis (2020) y referido a *Stahleckeria* sp., y uno de los ejemplares de estudio de esta tesis, CRILAR-Pv 82.

La discusión taxonómica sobre el postcráneo de CRILAR-Pv 82 (al igual que la descripción presentada en el Capítulo 5.1) fue previamente publicada en un artículo desprendido de este trabajo de tesis (Escobar et al., 2021) y se incorpora en esta sección con modificaciones menores. Los principales cambios se relacionan con el nuevo marco taxonómico y filogenético propuesto en esta tesis (ver Capítulos 5 y 6), en detrimento del esquema previo de Kammerer y Ordoñez (2021).

7.2.1. Comparaciones y taxonomía de CRILAR-Pv 82

Kammerer et al. (2013) reconocieron tres morfologías escapulares básicas, que se corresponden en términos generales con la clasificación tradicional tripartita de los Kannemeyeriiformes: los morfotipos shansiodóntido, kannemeyériido y stahleckériido. Considerando la hipótesis filogenética presentada en esta tesis (ver Capítulo 6), los últimos dos morfotipos se asocian respectivamente con los miembros más anidados de Kannemeyeriidae y el linaje stahleckériido (= Nov. clado 1), mientras que el morfotipo shansiodóntido corresponde a una morfología más plesiomórfica, característica de formas más tempranamente divergentes. Las diferencias entre cada morfotipo están relacionadas con el tamaño relativo y la orientación del proceso acromial, la expansión anteroposterior e inclinación del margen dorsal de la hoja escapular, y la morfología de la espina escapular (si está presente).

En lo que respecta a la morfología escapular, CRILAR-Pv 82 presenta una combinación de características que concuerda mejor con el morfotipo stahleckériido de Kammerer et al. (2013): una hoja escapular moderadamente alta, con una expansión anteroposterior marcada en su región dorsal, y un margen dorsal inclinado anteroventralmente; una espina escapular bien desarrollada; y un proceso acromial dirigido anterolateralmente (Fig. 63 A, 64). Sin embargo, estos morfotipos escapulares no están distribuidos de manera homogénea cuando se comparan géneros o incluso especies. Entre los stahleckériidos, por ejemplo, el proceso acromial está débilmente desarrollado en *Ischigualastia jenseni* (holotipo MACN-Pv 18055), *Jachaleria candelariensis* (holotipo UFRGS-PV-0151-T y UFRGS-PV-0287-T, Vega-Dias y Schultz, 2004) y *Lisowicia bojani* (Sulej y Niedzwiedzki, 2019). La hoja escapular de *Lisowicia bojani*, en particular, tiene un borde dorsal simétrico y marcadamente redondeado (Sulej y Niedzwiedzki, 2019). Von Huene (1935) y Romer y Price (1944) también reconocieron variaciones individuales en las proporciones escapulares de *Stahleckeria* (ver abajo). Otra diferencia con *Ischigualastia jenseni* y *Jachaleria candelariensis* se da en la conformación del foramen coracoideo, que en estas especies está formado por la escápula y el coracoides, mientras que en CRILAR-Pv 82 no hay indicios de su presencia y probablemente no presentaría una contribución escapular.

La característica más conspicua de la escápula de CRILAR-Pv 82 es la presencia de una espina vertical y afilada, proyectada lateralmente desde el margen anterior de la lámina (Fig. 63 A, 64 A:

espec). Una cresta o espina similar suele observarse en algunos kannemeyeriidos, como *Kannemeyeria simocephalus*, *Sinokannemeyeria yingchiaoensis* y *Wadiasaurus indicus*. Sin embargo, en *K. simocephalus* y *S. yingchiaoensis* la espina escapular es más baja, proyectada uniformemente a lo largo de toda su longitud (Pearson, 1924; Govender et al., 2008; Kammerer et al., 2013). Los especímenes referidos de *Wadiasaurus indicus*, por su parte, tienen una cresta orientada más anterolateralmente (Bandyopadhyay, 1988, aunque en la escápula figurada la espina está rota).

Los datos disponibles sobre los “shansiodontidos” son escasos y ambiguos. Según Kammerer et al. (2013), la espina escapular está ausente en *Tetragonias*, *Shansiodon* y *Rhinodicynodon*, aunque Cruickshank (1967) menciona una espina débilmente desarrollada en *Tetragonias*. Bonaparte (1966) también mencionó una espina “incipiente” en el kannemeyeriido *Acratophorus argentinensis*, aunque una reexaminación del holotipo PVL 3465 por parte del tesista sugiere que la espina estaría ausente. Dentro de *Stahleckeriidae* también es frecuente la presencia de una espina escapular bien desarrollada, e incluso en algunos análisis filogenéticos previos ha sido recuperada como una sinapomorfia del clado (por ej., Angielczyk et al., 2017). Sin embargo, la morfología de la espina es variable tanto dentro de los subgrupos *Placeriinae* (por ej., *Placerias hesternus*, *Zambiasaurus submersus*, *Lisowicia bojani*) como dentro de *Stahleckeriinae* (por ej., *Stahleckeria potens*, *Eubrachiosaurus browni* e *Ischigualastia jenseni*). CRILAR-Pv 82 difiere de la espina alargada y baja observada en taxones como *Eubrachiosaurus browni*, *Placerias hesternus* y *Zambiasaurus submersus*, los cuales presentan una morfología más similar al morfotipo kannemeyeriido (Camp y Welles, 1956; Cox, 1969; Kammerer et al., 2013). También difiere del placeriino *Lisowicia bojani*, que presenta una cresta amplia, baja y débilmente diferenciada, recorriendo oblicuamente la superficie anterolateral de la lámina escapular (Sulej y Niedzwiedzki, 2019). En *Ischigualastia jenseni* (holotipo MACN-Pv 18055) y *Jachaleria candelariensis* (UFRGS-PV-0287-T) también se observó una cresta baja similar a la de *L. bojani*, a pesar de que Kammerer et al. (2013) mencionaron que estos taxones carecen de espina escapular.

Considerando esta variabilidad dentro de los kannemeyeriiformes, la escápula de CRILAR-Pv 82 tiene semejanzas más claras con *Stahleckeria potens* que con otros kannemeyeriiformes, particularmente con los ejemplares clásicos de la Secuencia Pinheiros-Chiniquá descritos por von Huene (1935) y Romer y Price (1944). Las tres escápulas de *Stahleckeria* estudiadas por von Huene (1935) difieren en el grado de convexidad e inclinación del margen dorsal, y la concavidad relativa entre los márgenes anterior y posterior, pero su morfología general es consistente con la del morfotipo stahleckeriido discutido por Kammerer et al. (2013) (Fig. 63 D-F). La escápula “n°1” de von Huene (GPIT-PV-30792, anteriormente GPIT/RE/8001) difiere de CRILAR-Pv 82 (y del resto de las escápulas de *Stahleckeria*) por poseer una cavidad rectangular particular en el margen anterodorsal de su lámina, interpretada originalmente como el sitio de articulación para el cleitro (von Huene, 1935;

Vega y Maisch, 2014; ver también Fig. 63 D). Sin embargo, Vega y Maisch (2014) describieron esta estructura como una característica patológica, y en esta tesis se acepta dicha interpretación.

El espécimen MCZ-VPRA 1688 (Fig. 63 C, 64 B) también se ajusta a una morfología de tipo “stahleckériido”, pero su lámina escapular es proporcionalmente más alta y con un margen dorsal fuertemente inclinado, lo que lo diferencia de CRILAR-Pv 82 y los ejemplares de *Stahleckeria potens* descritos por von Huene. Por otro lado, presenta una concavidad más profunda en su margen posterior, lo que le da a una apariencia constreñida, similar a la de CRILAR-Pv 82. Como se mencionó en la Introducción de esta tesis (ver Cap. 1), el estatus taxonómico de MCZ-VPRA 1688 ha sido históricamente objeto de debate. Romer y Price (1944) lo describieron originalmente como el holotipo y único ejemplar de *Stahleckeria lenzii*. Más tarde, Cox (1965) consideró que este espécimen representaba un nuevo género, más similar a *Ischigualastia* que a *Stahleckeria*, creando la nueva combinación *Barysoma lenzii*. Finalmente, Lucas (1993) concluyó que MCZ-VPRA 1688 estaba dentro del rango de variación de los stahleckeriinos de la localidad de Chiniquá, y en consecuencia *Barysoma lenzii* fue considerado un sinónimo subjetivo junior de *Stahleckeria potens*. Si bien Maisch (2020) cuestionó el criterio de Lucas (1993) y sugirió la posible validez de los esquemas previos (Romer y Price, 1944; Cox, 1965), la sinonimia de *Barysoma lenzii* con *Stahleckeria potens* ha sido ampliamente aceptada por la mayoría de los autores, incluyendo la más reciente revisión de Kammerer y Ordoñez (2021).

CRILAR-Pv 82 comparte con los stahleckeriinos de la Secuencia Pinheiros-Chiniquá la presencia de una espina escapular afilada y vertical en el margen anteroventral de la lámina escapular, que se eleva fuertemente hacia el proceso acromial y es marcadamente convexa en vista anterior (ver Figs. 63 y 64: espesc). Notablemente, esto se da también en la pequeña escápula “n°3” descrita por von Huene (1935), y originalmente interpretada como un ejemplar juvenil de *Stahleckeria potens*. La lámina escapular de este ejemplar presenta una morfología muy diferente a los ejemplares de mayor tamaño, con un margen dorsal marcadamente redondeado y un margen anterior profundamente cóncavo (Fig. 63 F; ver también Vega-Dias et al., 2005). Sin embargo, su espina escapular también encaja dentro de la morfología “tipo *Stahleckeria*” (ver Figs. 63 F, 64 E). Vega-Dias et al. (2005) también describieron una espina escapular bien desarrollada en otro espécimen de la Secuencia Pinheiros-Chiniquá (MCP 272PV), cerca de la ciudad de Cachoeira do Sul, e interpretaron este espécimen como un juvenil de *Stahleckeria* (ver también Lucas, 2002). Aunque los cambios ontogenéticos en la cintura escapular de los dicinodontes aún no se comprenden completamente, esta evidencia sugiere que la morfología de la espina escapular es una característica taxonómicamente relevante, al menos entre los stahleckeriinos de la Formación Chañares y la Secuencia Pinheiros-Chiniquá.

El ilion de CRILAR-Pv 82, aunque incompleto, es congruente con el de los stahleckeriidos (Fig. 65 A). El proceso preacetabular está muy bien desarrollado, como es característico en Kannemeyeriiformes (Maisch, 2001), y es especialmente alargado como en los stahleckeriinos *Ischigualastia jenseni* (PVSJ 545), *Stahleckeria potens*, *Eubrachiosaurus browni* y *Sangusaurus parringtonii* (Fig. 65; ver también von Huene, 1935; Kammerer et al., 2013; Angielczyk et al., 2017). *Angonisauros cruickshanki*, recuperado en esta tesis como parte del *stem* que conduce a Stahleckeriidae (ver Capítulo 6), también tiene un proceso preacetabular extremadamente alargado (Fig. 65 E). Esta condición difiere de Kannemeyeriiformes tempranamente divergentes (por ej., *Shansiodon wangi* y *Tetragonias njalilus*), kannemeyeriidos (por ej., *Wadisauros indicus* y *Acratophorus argentinensis*; ver Fig. 65 D), y el stahleckeriino *Jachaleria candelariensis* (UFRGS-PV- 0150-T) en los cuales el proceso preacetabular es relativamente corto (Yeh, 1959; Cruickshank, 1967; Vega-Dias y Schultz, 2004; Fröbisch 2006; Kammerer et al., 2013; Bandyopadhyay, 1988). Aunque Kammerer et al. (2013) consideraron la morfología de *Kannemeyeria simocephalus* y *Placerias hesternus* como similar a *J. candelariensis*, la información disponible es limitada para evaluar estas observaciones. La mayoría de las descripciones de la lámina iliaca de *K. simocephalus* se basan en el espécimen NHMUK-PV R3761, que tiene el extremo anterior roto (Govender et al., 2008; Kammerer et al., 2013; ver una reconstrucción tentativa en Pearson, 1924). *P. hesternus*, por su parte, presenta elementos ilíacos muy fragmentarios (Camp y Welles, 1956; Kammerer et al., 2013). La comparación con *Ischigualastia jenseni* también es ambigua porque algunos ejemplares (PVSJ 545; ver también Cox, 1965) poseen un proceso preacetabular alargado, pero el del espécimen PVL 3807 parece más similar a *J. candelariensis* (Kammerer et al., 2013). El rasgo más informativo del ilion de CRILAR-Pv 82 es la pronunciada curvatura anteroventral en forma de “hoz” del proceso preacetabular. Esta morfología es muy similar a la del material clásico de *Stahleckeria potens* (Fig. 65B, C), *Eubrachiosaurus browni* (Kammerer et al., 2013), y también ha sido observada en *Ischigualastia jenseni* (PVSJ 545), pero por el momento no ha sido reconocida entre otros taxones de Kannemeyeriiformes.

Es posible inferir el número de vértebras sacras de CRILAR-Pv 82 a partir de las cicatrices de sus costillas sacras en la superficie medial del ilion, con sus implicancias en la discusión taxonómica de este ejemplar. Los dicinodontes se caracterizan por una alta variación en el número de vértebras sacras, lo que difiere del plan típicamente conservador de la mayoría de los sinápsidos (Griffin y Angielczyk, 2019). El número sacral se utiliza con frecuencia en la mayoría de los análisis filogenéticos, siendo el único carácter vertebral incluido en las diferentes versiones de la matriz de Anomodontia (por ejemplo, ver car. discreto 142 en el ANEXO “Lista de caracteres y cambios de codificaciones”). La superficie medial del ilion de CRILAR-Pv 82 preserva de manera inequívoca tres a cuatro cicatrices de las costillas sacras (Fig. 27 G: sacr). Sin embargo, la totalidad de las regiones

mediana y posterior de la lámina iliaca están ausentes, y considerando que las cicatrices están ubicadas inmediatamente por delante de la línea de fractura, es probable que existieran dos a tres cicatrices adicionales. Se observa una tendencia hacia el aumento del número de vértebras sacras hacia los Anomodontia más anidados, especialmente en algunos clados del Pérmico y en todas las formas del Triásico (por ej., Griffin y Angielczyk, 2019). Dentro de los Kannemeyeriiformes, el número de sacras carece de una señal filogenética clara: a excepción del placeriino *Lisowicia bojani*, que presenta cuatro, en la mayor parte del resto del grupo este número oscila entre cinco y seis (por ej., Yeh 1959; Cox, 1965; Bonaparte, 1966; Cruickshank, 1967; Bandyopadhyay, 1988; Vega-Dias y Schultz, 2004; Govender et al., 2008; Angielczyk et al., 2017; Sulej y Niedzwiedzki, 2019; Sulej, 2024). Los conteos más altos se han reportado en los stahleckeriinos *Sangusaurus parringtonii* (siete vértebras sacras, Angielczyk et al., 2017) y *Stahleckeria potens* (de seis a siete vértebras sacras según Angielczyk et al., 2017, pero incluso ocho según von Huene, 1935). Otra posible evidencia para inferir un alto número de vértebras sacras es el gran tamaño de CRILAR-Pv 82. Sin embargo, aunque Griffin y Angielczyk (2019) reconocieron una correlación positiva significativa entre el tamaño corporal y el número de sacras, el cambio evolutivo más importante habría ocurrido en el origen de Bidentalia, sin evidenciarse una tendencia clara en los grupos internos de este clado. Griffin y Angielczyk (2019) proporcionaron una caracterización general de las primeras costillas sacras en dicinodontes con seis o más vértebras sacras, la cual es consistente con las cicatrices preservadas en CRILAR-Pv 82, al menos en su tamaño relativamente grande y morfología homogénea. Considerando esta evidencia, la superficie medial de la lámina iliaca sugiere que CRILAR-Pv 82 probablemente superó con creces el número mínimo de vértebras sacras de los Kannemeyeriiformes, posiblemente alcanzando un número alto similar al de los stahleckeriinos *Sangusaurus* y *Stahleckeria*.

Una comparación rigurosa de CRILAR-Pv 82 con *Dinodontosaurus tener* es difícil debido a la taxonomía alfa extremadamente conflictiva de este taxón, especialmente a nivel craneano, lo que repercute en la confiabilidad de cualquier interpretación que se haga sobre su anatomía postcraneana. De acuerdo con el esquema taxonómico y filogenético propuesto en esta tesis, *D. tener* es considerado provisoriamente como la única especie válida del género. No obstante, la identificación de distintos morfotipos craneanos dentro de esta especie sugiere que una revisión detallada podría revelar una multiplicidad de taxones (ver discusión en Sección 7.1 de este Capítulo). La morfología postcraneana conocida de *D. tener* también refleja esta variabilidad. Kammerer et al. (2013: fig. 3B) refirieron el espécimen MCN-Pv 3584 a *Dinodontosaurus pedroanum* (considerado un sinónimo junior de *D. tener* por Kammerer y Ordoñez, 2021), asociando la morfología de su escápula con el morfotipo "shansiodóntido". Ciertamente, la morfología de dicho elemento coincide con esta caracterización, como también lo ejemplifica el espécimen MPDC 232-48 (Fig. 63 G): una lámina escapular ampliamente expandida en su región dorsal y con forma de "abanico", un gran proceso acromial

dirigido anteriormente y la ausencia de una espina escapular. Sin embargo, la anatomía escapular de los ejemplares clásicos de la región de Pinheiro, que dieron origen a la descripción original del género *Dinodontosaurus* (Cox, 1965), sigue siendo poco conocida. Como señaló Cox (1965), el espécimen MCZ-VPRA 1670 (agrupado en esta tesis dentro del Morfotipo “A”; ver Sección 7.1) presenta un proceso acromial bien desarrollado y carece de una espina escapular, características compatibles con una morfología de tipo “shansiodóntido”. Sin embargo, a diferencia de MCN-Pv 3584 y MPDC 232-48, su hoja escapular no tiene una expansión dorsal tan pronunciada, asemejándose más a las proporciones de los *stahleckeriinos* (ver Fig. 63 H). En un estudio morfofuncional inédito, Morato (2006) realizó observaciones similares en otros ejemplares provenientes de las regiones de Bom Retiro y Pinheiro, en su mayoría atribuidos a individuos juveniles (por ej., UFRGS-PV0113T, UFRGS-PV0116T -ver Fig. 63 I-).

Respecto al ilion, la ausencia de una condición clara en *Dinodontosaurus tener* es aún más evidente. Cox (1965) describió dos morfologías en los ejemplares de la región de Pinheiro, representadas por los especímenes MCZ-VPRA 1687 (agrupado en esta tesis en el Morfotipo “A”; ver Sección 7.1) y MCZ-VPRA 3108 (Cox, 1965: figs. 19A, B). El primero presenta un proceso preacetabular relativamente corto y alto, similar al morfotipo “shansiodóntido”, pero también tiene un acetábulo grande y profundo, rodeado por un borde engrosado. Aunque Cox (1965) explicó esta morfología acetabular como resultado de variación intraespecífica o tafonómica, su similitud con la de *Jachaleria candelariensis* es marcada (por ej., UFRGS-PV0150T; ver también Vega-Dias y Schultz, 2004). En contraste, MCZ-VPRA 3108 tiene un proceso preacetabular muy alargado, semejante al de *Angonisaurus*, *Stahleckeria*, *Sangusaurus* y CRILAR-Pv 82 (Fig. 65 G). Otros ejemplos de esta morfología son los especímenes MPDC 504-120 (Fig. 65 F) y MCZ-VPRA 1670 (en esta tesis agrupado en el Morfotipo “A”), aunque en este último los bordes están reconstruidos (Fig. 65 H). Más allá de esta variabilidad, ninguno de los iliones estudiados presenta la lámina preacetabular en forma de “hoz” característica de *Stahleckeria*, *Eubrachiosaurus*, *Ischigualastia* y CRILAR-Pv 82.

En la discusión taxonómica de Escobar et al. (2021) se señalaron las limitaciones para comparar a CRILAR-Pv 82 con los ejemplares de “*Dinodontosaurus brevirostris*” (según el esquema de Kammerer y Ordoñez, 2021), debido a la falta de estudios sobre el postcráneo de esa especie, lo que impedía un marco comparativo adecuado. Por lo tanto, *D. tener* fue tomado como referencia principal para diferenciar a *Dinodontosaurus* de los *stahleckeriinos*, bajo la hipótesis de que el postcráneo de “*D. brevirostris*” no debería diferir significativamente de sus congéneres de Brasil. Sin embargo, en el marco de esta tesis, los ejemplares previamente asignados a “*Dinodontosaurus brevirostris*” se reasignan a otros géneros, lo que da lugar al establecimiento de *Chanaria platyceps* y nov. gen. *brevirostris* como especies válidas (ver Sección 7.3). Como consecuencia, la presencia de *Dinodontosaurus* en la Formación Chañares queda refutada, dejando sin fundamento las inferencias

de Escobar et al. (2021). De estos taxones, sólo se conoce algo de la anatomía postcraneana de *Chanaria platyceps*, con base en el ejemplar CRILAR-Pv 601, cuyo cráneo es estudiado en esta tesis. El postcráneo de este ejemplar preserva varios elementos del esqueleto axial (incluyendo vértebras presacras y costillas) y de la cintura escapular. En base a lo figurado por Mancuso et al. (2017: fig. 8C), se observa una escápula compatible con el morfotipo “shansiodóntido”. No obstante, este postcráneo sigue sin ser objeto de un estudio detallado, por lo que poco más puede señalarse sobre su morfología. La comparación rigurosa de CRILAR-Pv 82 con *Chanaria platyceps* y nov. gen *brevirostris* dependerá del estudio futuro de esqueletos más completos, con una mayor superposición entre las regiones craneana y postcraneana.

El estudio de los elementos postcraneanos de CRILAR-Pv 82 también permite evaluar con una nueva perspectiva el estatus taxonómico de un ejemplar histórico generalmente pasado por alto. Además de las especies nominales originales de la Formación Chañares (*Chanaria platyceps*, *Dinodontosaurus brevirostris* y *D. platygnatus*), Cox (1968) describió brevemente un escapulocoracoides y una clavícula (MCZ-VPRA 3459) de un posible cuarto taxón, proporcionando una ilustración esquemática de la cintura escapular (Fig. 63 B). Una reevaluación de los datos de Cox (1968) permite efectuar una comparación con CRILAR-Pv 82 y los stahleckeriinos de la Secuencia Pinheiros-Chiniquá. Como es típico en los stahleckériidos, la lámina escapular de MCZ-VPRA 3459 está expandida anteroposteriormente en su porción dorsal, y su borde dorsal está inclinado anteroventralmente. Además, Cox (1968) sugirió que su espina escapular (aunque rota) probablemente estaba bien desarrollada y posicionada a lo largo del borde anterior de la lámina escapular, en una posición muy similar a la de CRILAR-Pv 82 y *Stahleckeria potens* (comparar las escápulas de la Fig. 63 A-F). Como es típico en Kannemeyeriiformes (incluyendo CRILAR-Pv 82 y *Stahleckeria potens*) la escápula de MCZ-VPRA 3459 no participa de la formación del foramen coracoideo (Fig. 63 B).

La combinación de estas características indica que MCZ-VPRA 3459 también corresponde a un morfotipo “stahleckériido”, sumando un elemento más al registro de este clado en la Formación Chañares. Las afinidades de MCZ-VPRA 3459 con varios stahleckériidos ya habían sido sugeridas parcialmente por Cox (1968). Este autor asignó MCZ-VPRA 3459 a “Kannemeyeriidae”, aunque utilizó un esquema taxonómico precladístico (ver Cox, 1965) en el que incluía dentro de este grupo a *Ischigualastia*, *Placerias* y “*Barysoma lenzii*” (es decir, el espécimen MCZ-VPRA 1688), taxones que hoy se reconocen robustamente como parte de Stahleckeriinae. De hecho, Cox (1968) destacó una estrecha semejanza entre MCZ-VPRA 3459 y el espécimen MCZ-VPRA 1688. CRILAR-Pv 82 y MCZ-VPRA 3459 difieren de los ejemplares descritos por von Huene (Fig. 63 D-F) en que presentan una lámina escapular más delgada, con una expansión dorsal más abrupta. Como resultado, las escápulas de ambos ejemplares de la Formación Chañares están marcadamente constreñidas a nivel de la espina, aunque esta condición parece ser más pronunciada en MCZ-VPRA 3459. Mas allá de estas

consideraciones, una comparación detallada de primera mano será esencial para corroborar estas observaciones y determinar si CRILAR-Pv 82 y MCZ-VPRA 3459 representan un mismo morfotipo.

7.3. Estatus taxonómico de los Kannemeyeriiformes de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*: ¿está presente *Dinodontosaurus* en la Fm. Chañares?

Todos los ejemplares estudiados en esta tesis están dentro de un rango de tamaño mediano, comparable entre sí, con largos craneanos basales que rondan los 240-300 mm (Tabla 6). Asimismo, los ejemplares mejor preservados presentan procesos caniniformes y colmillos bien desarrollados (Fig. 29 C, D y 35 A, D) y un grado de osificación avanzado del cráneo y mandíbula, reflejado en la fusión de premaxilares, dentarios, y huesos de la caja craneana. Si bien los cambios morfológicos en el cráneo a lo largo de la ontogenia aún son poco comprendidos en la mayor parte de los dicinodontes, estas características han sido asociadas a especímenes maduros morfológicamente (por ej., Kammerer et al., 2015; Whitney et al., 2021). Por lo tanto, es poco probable que las diferencias morfológicas observadas entre los ejemplares de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* puedan atribuirse a distintos estadios ontogenéticos, lo que lleva a considerar otras fuentes de variación, incluyendo su posible significado taxonómico.

Superficialmente, los ejemplares de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* comparten ciertas rasgos que, a su vez, constituyen diferencias claras con algunos grupos de Kannemeyeriiformes. Estos incluyen la ausencia de crestas en el techo craneano, a diferencia de varios kannemeyeriidos como *Kannemeyeria simocephalus* (por ej., BP/1/1168, BP/1/2092, UCMP 42916), *Rechnisaurus cristarhynchus* y *Shaanbeikannemeyeria xilougouensis*, y stahleckeriinos como *Ischigualastia jenseni* y *Sangusaurus parringtonii* (Kammerer y Ordoñez, 2021; Liu, 2022); y una barra intertemporal aproximadamente horizontal, al mismo nivel del techo craneano interorbital, sin formar una cresta sagital o parietal elevada como la mayor parte de los kannemeyeriidos y varios stahleckériidos (Fig. 67 E, F).

Kammerer y Ordoñez (2021) identificaron ciertas similitudes con una gran cantidad de ejemplares de la Secuencia Pinheiros-Chiniquá de Brasil, que según su criterio, justificaban la inclusión de todo este conjunto en el género *Dinodontosaurus*. Estas características incluyen un proceso suborbital del postorbital alargado, un proceso caniniforme del maxilar bien demarcado (*offset*) con respecto al arco zigomático, frontales formando un proceso anterior tabular en el contacto con los nasales, y en el caso de los individuos más grandes, el desarrollo de colmillos hipertrofiados. A su vez, estos autores interpretaron que los ejemplares de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* correspondían a una única especie, *D. brevirostris*, diagnosticada por un rostro relativamente ancho y una barra intertemporal triangular. Este esquema fue adoptado provisionalmente en los trabajos previos

derivados de esta tesis (Escobar et al., 2021, 2023). Sin embargo, la diagnosis de Kammerer y Ordoñez (2021) tiene la limitación de ser muy escueta, y los caracteres escogidos son demasiado ambiguos para diferenciar al género *Dinodontosaurus* y las especies que lo componen de los restantes Kannemeyeriiformes.

En cuanto al tamaño relativo de los colmillos, Kammerer y Ordoñez (2021) sólo lo consideraron para los ejemplares de mayor tamaño, aunque su variabilidad entre distintos taxones y estadios ontogenéticos es actualmente poco conocida. Por ello, su utilidad para la taxonomía alfa es incierta.

La presencia de un proceso suborbitario alargado en el postorbital es reconocida en la mayor parte de los ejemplares de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* que preservan esta región (por ej., Figs. 32, 40, 41). No obstante, también se reconoce una extensión similar en el postorbital de otros grupos de Kannemeyeriiformes, como los kannemeyeriidos *Kannemeyeria simocephalus* y *Acratophorus argentinensis*, aunque con grados de extensión variables (BP/1/1168 -Fig. 67 E: prsor-, PVL 3465, MACN-Pv 18871; ver también Renaut 2000 y Kammerer y Ordoñez, 2021). En el caso de PULR-V 144, no se reconocen indicios claros de la presencia de un proceso suborbitario (ver también descripción en Capítulo 5), lo que pone en duda la interpretación previa realizada por el autor de esta tesis en Escobar et al. (2023: fig. 1.3).

La demarcación u “offset” entre el proceso caniniforme y zigomático del maxilar (en vista lateral) es más problemática. Dentro de la muestra aquí estudiada, algunos ejemplares presentan una demarcación conspicua entre ambos procesos (Figs. 29, 35 A), mientras que en otros parece haber una continuidad en todo el borde del maxilar, posteriormente al colmillo (Fig. 35 B-D). Por otro lado, dentro de los Kannemeyeriiformes, un ángulo marcado entre estos procesos es en realidad una característica más común de lo considerado por Kammerer y Ordoñez (2021). Entre las contadas excepciones se encuentran, entre los kannemeyeriidos, algunos ejemplares de *K. simocephalus* (BP/1/1168, Fig. 67 E), *Parakannemeyeria*, *Rabidosaurus cristatus* y algunos ejemplares de *Shaanbeikannemeyeria*, y entre los stahleckeriinos, *Ischigualastia jenseni* (por ej., MACN-Pv 18055, PVL 3807, PVL 2693, PVSJ 545 -Fig. 67 F-) y *Sangusaurus* spp. (por ej., MVP-120), en los cuales el borde ventral del proceso caniniforme es continuo con el borde del proceso zigomático (Liu, 2004; Angielczyk et al., 2017; Kammerer y Ordoñez, 2021; Liu, 2022).

En cuanto a la sutura frontonasal, Cox (1968) identificó un “proceso anterior tabular” del frontal como una característica diagnóstica de *Chanaria platyceps*, sobre la base del holotipo PULR-V 14. Kammerer y Ordoñez (2021) ampliaron esta interpretación, considerando a esta estructura como diagnóstica del género *Dinodontosaurus* (con el cual sinonimizaron *Chanaria*). No obstante, estos autores tomaron a PULR-V 14 como único ejemplo para ilustrar esta condición (ver Kammerer y Ordoñez, 2021: fig. 24 A). En este trabajo de tesis se corrobora la presencia de un proceso anterior

tabular en PULR-V 14, y se interpreta la misma condición para CRILAR-Pv 94. No obstante, en el resto de los ejemplares estudiados (en su mayoría mediante examinación directa) esta región está ausente (PULR-V 03, PVL 6241, CRILAR-Pv 601) o la sutura frontonasal no ha podido ser identificada (PULR-V 15, PULR-V 144, MCZ-VPRA 3453, MCZ-VPRA 3457).

7.3.1. Una nueva propuesta taxonómica: *Chanaria platyceps* Cox, 1968 y nov. gen. *brevirostris* (Cox, 1968)

El análisis osteológico detallado de los ejemplares de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*, junto con una comparación exhaustiva con otros Kannemeyeriiformes, permite reconocer dos entidades taxonómicas bien diferenciadas, asociadas a los holotipos de dos de las especies nominales originalmente designadas por Cox (1968): *Dinodontosaurus brevirostris* y *Chanaria platyceps*. Cada uno de estos taxones presentan una combinación de características que permiten una diferenciación inequívoca entre sí. A su vez, exhiben una combinación de rasgos no identificados en ninguno de los ejemplares históricamente referidos a *Dinodontosaurus tener* de Brasil, independientemente de la gran variabilidad y las incertezas sobre el estatus taxonómico de dicha especie (ver sección 7.1). En base a esto, en esta tesis se revalida el género y especie *Chanaria platyceps* Cox, 1968. “*Dinodontosaurus*” *brevirostris* se mantiene como válido a nivel de especie, pero a nivel de género se propone su reasignación a una nueva entidad taxonómica pendiente de nominación, dando lugar a la nueva combinación nov. gen. *brevirostris* (Cox, 1968).

A continuación, se enumeran y discuten las características anatómicas que permiten diagnosticar a *Chanaria platyceps* y nov. gen. *brevirostris* (ver también las diagnosis de cada taxón en el Capítulo 5. “Paleontología Sistemática”):

- 1) Morfología rostral:** Un aspecto clave para diferenciar a *Chanaria platyceps* de nov. gen. *brevirostris* se centra en la morfología rostral (Figs. 29, 35, 67). El rostro es notoriamente más alargado en *C. platyceps*, con un largo preorbital que corresponde al 40-50% de la longitud basal del cráneo y alcanza incluso el 60% en el caso de CRILAR-Pv 94. Esto contrasta con nov. gen. *brevirostris*, con un rostro corto que representa poco más de un tercio de la longitud basal del cráneo. Pero la diferencia más conspicua se da en el contorno dorsal del rostro en vista lateral: *C. platyceps* presenta una pendiente suave, mientras que nov. gen. *brevirostris* tiene un perfil semicircular, que constituye la característica más clara para diferenciarlo de todos los restantes Kannemeyeriiformes.
- 2) Grado de desarrollo de las crestas palatales anteriores:** En CRILAR-Pv 94, la buena preservación de este sector permite apreciar el desarrollo dorsoventral notorio de las crestas

palatales anteriores, sobrepasando el margen alveolar del premaxilar y quedando expuestas en vista lateral (Figs. 40, 41: crpa). Dentro de los Kannemeyeriiformes, esta condición está presente en unos pocos kannemeyeriidos, como *Kannemeyeria aganosteus* (PVL 3963) y *K. lophorhinus*, y en los stahleckeriinos *Ischigualastia jenseni* (Fig. 67 F) y *Sangusaurus* (MVP-120) (ver también Angielczyk et al., 2017; Kammerer y Ordoñez, 2021). En este sentido, es otra de las características que permiten diferenciar a *Chanaria platyceps* de nov. gen. *brevirostris*, en el cual, en vista lateral, las crestas palatales están ocultas por el margen labial del premaxilar (Fig. 67 A, C).

- 3) Morfología y orientación de proceso caniniforme y colmillo:** El proceso caniniforme del maxilar está muy bien desarrollado en *C. platyceps* y moderadamente en nov. gen. *brevirostris*, aunque están lejos de asemejarse al proceso hipertrofiado dorsoventralmente de varios kannemeyeriidos (por ej., *Kannemeyeria lophorhinus*, *Rechnisaurus cristarhynchus* y los “sinokannemeyeriinos”) y varios especímenes del Morfotipo “A” de *Dinodontosaurus tener* (Fig. 60 F, H, K, L; ver también Sun, 1960, 1963; Liu y Li, 2003; Liu, 2004; Kammerer y Ordoñez, 2021). Una de las características diagnósticas que comparten todos los ejemplares de *C. platyceps* que preservan esta región, es la orientación claramente anteroventral del proceso caniniforme. Producto de esto, el colmillo erupciona a la altura de las narinas internas, y también tiene una orientación anteroventral (Figs. 29 A-D, 67 A). En nov. gen. *brevirostris*, por su parte, el proceso caniniforme y colmillo tienen una orientación marcadamente vertical, y el punto de erupción de este último se ubica a la altura del margen anterior de las órbitas (Figs. 29 A, C, D, 67 A).

C. platyceps presenta otra característica distintiva relacionada con el proceso caniniforme, que es su expansión lateral pronunciada, formando un refuerzo o *buttress* caniniforme masivo y fuertemente ornamentado (Fig. 40, 41: bc). Este *buttress* está demarcado de la superficie medioventral del maxilar mediante un surco (*furrow*). En nov. gen. *brevirostris*, el refuerzo o *buttress* caniniforme tiene un desarrollo más moderado.

- 4) Bordes dorsolateral del rostro (cerca del contacto premaxilar-nasal):** En CRILAR-Pv 94, se destaca el engrosamiento marcado de los bordes dorsolaterales del premaxilar, formando una suerte de “repisa” por sobre la superficie facial del rostro (Fig. 40, 41: rep). Esto no se ha reconocido en otros ejemplares de *C. platyceps*, y aunque podría constituir una potencial característica diagnóstica adicional, se requieren nuevos ejemplares en buen estado de preservación para corroborarlo. Más allá de esto, el borde dorsolateral del rostro de los ejemplares de *C. platyceps* es continuo, sin ningún tipo de discontinuidad. Esto contrasta con

los ejemplares MCZ-VPRA 3453 y MCZ-VPRA 3457 de nov. gen. *brevirostris*, en los cuales el nasal forma un proceso anterolateral de forma lobulada, que en vista lateral determina junto con el premaxilar una muesca o *notch* en el borde dorsal del receso nasal (Fig. 29, 32: ndrn). En PULR-V 15 el proceso nasal está presente, pero el notch no se preserva por la pobre preservación de premaxilar (Fig. 29 A)

- 5) Morfología de la barra postorbital, órbita y región temporal:** En *C. platyceps*, la orientación del eje principal de la barra postorbitaria determina una forma distintiva para la órbita y la fenestra temporal. En vista anterior y posterior, el eje principal de la barra postorbitaria está orientado horizontalmente, mientras que en vista dorsal se dispone en un ángulo de $\sim 90^\circ$ con respecto al plano sagital del cráneo y el margen orbital dorsal (Fig. 34). Producto de esta disposición, en vista dorsal la órbita adopta una forma subtriangular, y en vista lateral el eje principal de la barra postorbitaria queda oculto por su base ventral expandida. Esta morfología se reconoce en el sector derecho de PULR-V 14 (el mejor preservado), pero es especialmente evidente en ambas barras postorbitarias de CRILAR-Pv 94 (Figs. Fig. 35 A, D).

Asimismo, la buena preservación de CRILAR-Pv 94 permite caracterizar con más precisión la forma del arco zigomático, fenestra temporal y fosa aductora de *C. platyceps*, permitiendo diferenciarla de nov. gen. *brevirostris* (Figs. 34, 66 A). El sector más lateral del arco zigomático corresponde al sector más posterior del mismo, a la altura de la unión con las ramas cuadrada y temporal del escamoso. Esto se combina con la forma de la barra intertemporal (especialmente su expansión anterior) y la orientación de la barra postorbitaria, dando como resultado una fenestra temporal de forma aproximadamente semicircular, con el ancho máximo en su borde posterior (Fig. 38). A su vez, la misma se encuentra algo más extendida posterolateralmente, asemejándose más a la condición que Kammerer y Ordoñez (2021) consideraron diagnóstica de *D. tener*. Producto de esto, la totalidad de la fosa para inserción del *M. adductor mandibulae externus lateralis* es visible sólo en vista lateral, en lugar de curvarse posteromedialmente, por lo que no se observa ninguna muesca o *notch* dorsolateral en vista occipital (Fig. 42). Además de *C. platyceps*, tampoco se observa un *notch* dorsolateral en stahleckeriinos como *Stahleckeria potens*, *Ischigualastia jenseni* (Fig. 68 F), *Jachaleria* spp (PVL 3841, UFRGS PV0151T), y *Sangusaurus parringtonii* (von Huene, 1935; Angielczyk et al., 2017).

En contraposición con la orientación predominantemente horizontal de *C. platyceps*, el eje principal de la barra postorbitaria de nov. gen. *brevirostris* tiene un curvamiento más gradual en vista anterior y posterior (Fig. 33). En vista dorsal, por su parte, la orientación es predominantemente posterolateral, en lugar de perpendicular como *C. platyceps* (Fig. 28).

Como resultado de esto, la órbita de nv. gen. sp. *brevirostris* adopta una forma semicircular en vista dorsal, y en vista lateral gran parte del eje principal de la barra postorbitaria es visible (Fig. 29).

En cuanto a la región temporal, el arco zigomático de nov. gen. *brevirostris* está fuertemente curvado (al menos en ejemplares sin deformar como el holotipo PULR-V 15), y su sector más lateral corresponde a la mitad anteroposterior de la región temporal, en lugar del extremo posterior (Fig. 66 C). Esto confiere a la fenestra temporal un contorno más bien redondeado o cuadrangular (Fig. 31 A), con el ancho máximo a la altura de su mitad anteroposterior (en lugar del extremo posterior como en *C. platyceps*). A su vez, la fosa para el *M. adductor mandibulae externus lateralis* se curva posteromedialmente y queda expuesta en vista occipital, mediante una muesca o *notch* dorsolateral, entre las ramas zigomática y cuadrada del escamoso (Fig. 33).

- 6) Contribución relativa de postorbital a la barra intertemporal (largo relativo de proceso temporal):** En *C. platyceps*, el proceso temporal del postorbital está extremadamente reducido, dejando al parietal la formación de casi la totalidad de la barra intertemporal (Fig. 38, 40, 41: prt). Esto representa una diferencia clave con nov. gen. *brevirostris*, donde el proceso temporal del postorbital está bien extendido anteroposteriormente y sobrepasa la mitad anteroposterior de la barra intertemporal, aunque sin alcanzar el extremo posterior (Fig. 31 A: prt).

La extensión relativa del proceso temporal del postorbital es un carácter de valor sistemático dentro de los Kannemeyeriiformes. La presencia de procesos largos que se extienden hasta el extremo posterior de la barra intertemporal, contactando con el escamoso, es característica de casi todos los kannemeyeriidos en los que se conserva esta región (a excepción de *Shaanbeikannemeyeria xilogouensis*), como es el caso de *Kannemeyeria simocephalus* y *K. lophorhinus* (UCMP 42916, BP/1/1168, GSN OM-313; ver Fig. 67E: prt), *Acratophorus argentinensis* (PVL 3465, 3471, MACN-Pv 18871), *Parakannemeyeria*, *Sinokannemeyeria*, *Xiyukannemeyeria brevirostris* y *Dolichuranus primaevus*. Procesos largos similares también se observan en stahleckériidos como *Stahleckeria potens*, *Sangusaurus parringtonii*, y posiblemente *Argodicynodon boreni* (von Huene, 1935; Sun, 1963; Renaut, 2000; Renaut y Hancox, 2001; Damiani et al., 2007; Angielczyk et al., 2017; Kammerer y Ordoñez, 2021; Mueller et al., 2023).

Una extensión moderada, similar a nov. gen. *brevirostris*, se reconoce en los “shansiodóntidos” *Tetragonias njalilus* (Fig. 67D: prt), *Vinceria andina* (PVL 3831) y *Rhinodicynodon gracile*, al menos algunos ejemplares del kannemeyeriido *Shaanbeikannemeyeria xilougouensis*, y varios miembros del Clado nov. 1, como

Angonisaurus cruickshanki (NHMUK PV R9732), los stahleckeriinos *Ufudocyclops mukanelai* (BP/1/5530) *Ischigualastia jenseni* (MACN-Pv 18055, PVL 2693, 3807, PVSJ 545 -Fig. 67 F: prt) y *Jachaleria candelariensis*, y los placeriinos *Placerias hesternus* y *Moghreberia nmachouensis* (ver también Camp y Welles, 1956; Kalandadze, 1970; Dutuit, 1988; Kammerer et al., 2013, 2019; Kammerer, 2018; Kammerer y Ordoñez, 2021; Liu, 2022).

Una reducción tan extrema del proceso temporal como la observada en CRILAR-Pv 94 es una característica muy inusual en Kannemeyeriiformes sólo comparable con algunos ejemplares de *Dinodontosaurus tener* de la región de Pinheiros (por ej., MCZ-VPRA 1679, Fig. 62 E; ver también Cox, 1965: figs. 12A y 21). De hecho, Cox (1965) incluyó esta característica dentro de su diagnosis de *Dinodontosaurus*, que estuvo basada exclusivamente en los materiales de esta localidad (“*Postorbitals and squamosals do not extend onto intertemporal bar, which is formed almost wholly by parietals.*”).

7) Depresión prepineal: En *C. platyceps*, el preparietal está al mismo nivel que el resto del techo craneano, sin la depresión prepineal presente en nov. gen. *brevirostris*. La depresión prepineal está ampliamente distribuida en los Kannemeyeriiformes, desde el “shansiodóntido” *Shansiodon wangii* (MACN-Pv 20124, calco de holotipo), varios kannemeyeriidos (por ej., *Kannemeyeria simocephalus* - UCMP 42916 -, *Acratophorus argentinensis* - MACN-Pv 18871, PVL 3465, 3471- *Uralokannemeyeria vjuschkovi*, *Shaanbeikannemeyeria xilogouensis*, *Xiyukannemeyeria brevirostris*, *Rabidosaurus cristatus*, ejemplares de *Sinokannemeyeria* y *Parakannemeyeria* que presentan preparietal), y stahleckériidos como *Jachaleria candelariensis* (holotipo UFRGS PV0151T, UFRGS PV0147T), *Pentasaurus goggai* y *Moghreberia nmachouensis* (Sun, 1960; Sun, 1963; Danilov, 1971; Liu y Li, 2003; Hancox et al., 2013; Kammerer, 2018; Liu, 2022).

8) Proyección posterior del escamoso (proceso temporal) en vista dorsal: El borde posterior del cráneo de *C. platyceps* es relativamente recto, con el proceso temporal aproximadamente perpendicular a la barra intertemporal (Figs. 34 C, E), a diferencia del escamoso fuertemente dirigido hacia atrás de nov. gen. *brevirostris* (Fig. 28) y varios otros Kannemeyeriiformes, incluyendo el “shansiodóntido” *Tetragonias njalilus* (Fig. 66 D), el kannemeyeriidos *Kannemeyeria simocephalus* (Fig. 66 E), e incluso los placeriinos *Placerias hesternus* y *Argodicynodon boreni* (Camp y Welles, 1956; Mueller et al., 2023), así como muchos dicynodontoideos Pérmicos (por ej., Kammerer et al., 2011; Kammerer, 2019a; Shi y Liu, 2023).

9) Techo o dosel sobre occipucio: En nov. gen. *brevirostris*, la parte dorsal de la superficie occipital, a cada lado de la barra intertemporal, inclina fuertemente hacia atrás, formando un “techo” o “dosel” sobre el resto de la superficie occipital (Fig. 33). Este tipo de configuración del occipucio es observada en varios grupos de dicinodontes, desde los shansiodóntidos *Vinceria andina* (PVL 3831) o *Tetragonias njalilus* (GPIT-PV-31574; Fig. 68 E), a kannemeyériidos como *Kannemeyeria simocephalus* (UCMP 42916; Fig. 68 D; ver también Renaut, 2000) e incluso miembros del clado nov. 1 como *Angonisauros cruickshanki* (NHMUK PV R9732; ver también Cox y Li, 1983). A este “dosel” contribuyen tanto el proceso temporal del escamoso como las proyección laterales del interparietal. En contraste con esto, la superficie occipital de *C. platyceps* forma un plano continuo con el resto de la placa occipital, sin quiebres de pendiente (Fig. 36, 42). Esto es muy similar al occipucio relativamente plano del stahleckeriino *Stahleckeria potens* (von Huene, 1935: lam. 2) y el “sinokannemeyeriino” *Xiyukannemeyeria brevirostris* (Liu y Li, 2003). Otros stahleckeriinos, como *Ischigualastia jenseni* (PVSJ 545; Fig. 68 F), *Jachaleria candelariensis* (UFRGS-PV-0151-T) o *J. colorata* (PVL 3841) tienen una condición particular que los diferencia de *Chanaria platyceps*: el occipucio es mayormente plano y vertical, pero a lo largo del sector mas dorsal se forma un sobrecrecimiento muy pronunciado sobre el sector ventral de la superficie occipital.

10) Inclinación de margen dorsal de occipucio en vista posterior: En *C. platyceps*, el margen dorsal del occipucio es casi recto en vista occipital, con una inclinación suave en sentido ventrolateral de unos 13°-14° (Fig. Fig. 36, 42). Pendientes aproximadamente rectas o de bajo grado de inclinación también se observan en varios Kannemeyeriiformes, como los kannemeyériidos *Xiyukannemeyeria brevirostris*, stahleckeriinos como *Stahleckeria potens* (por ej., GSN OM-10), *Sangusaurus parringtonii*, e incluso el Morfotipo “B” de *Dinodontosaurus tener* (Fig. 61 G; ver también von Huene, 1942; Liu y Li, 2003; Angielczyk et al., 2017). En nov gen. *brevirostris*, sin embargo, el proceso temporal tiene una inclinación ventrolateral marcada, de unos 30° con la horizontal, determinando la formación de un “techo a dos aguas” (Fig. 33) semejante a “shansiodóntidos” como *Tetragonias njalilus* (Fig.68 E) y algunos kannemeyériidos como *Kannemeyeria simocephalus* (Fig.68 D). Este techo a dos aguas es más alto que el extremo dorsolateral del occipucio, en contraste con *Ufudocyclops* y *Angonisauros*, en donde el margen dorsal del occipucio es en “UU”.

11) Inclinación del arco zigomático en vista lateral: *C. platyceps* presenta una marcada inclinación posterodorsal del arco zigomático, ocultando en vista lateral a la barra intertemporal. Esta condición es evidente en CRILAR-Pv 94, pero puede reconocerse incluso

en los ejemplares más deformados o fragmentarios como el holotipo PULR-V 14 (Fig. 35). En el caso de nov. gen. *brevirostris*, el arco zigomático es más horizontal y su borde dorsal siempre se encuentra a un nivel más ventral que la barra intertemporal, la cual queda expuesta en vista lateral (Fig. 29). Un arco zigomático con inclinación posterodorsal pronunciada (como *C. platyceps*) es característico de la mayoría de los stahleckériidos, y en los stahleckeriinos como *Ischigualastia jenseni* (Fig. 67 F), *Jachaleria* spp (PVL 3841, UFRGS PV0151T), *Sangusaurus parringtonii* o *Stahleckeria potens*, también oculta a la parte posterior de la barra intertemporal en vista lateral (Angielczyk et al., 2017; Kammerer y Ordoñez, 2021). En placeriinos como *Placerias hesternus*, *Moghreberia nmachouensis*, *Argodicynodon boreni* se da un caso particular, porque si bien el arco zigomático está fuertemente inclinado posteriormente, esto se ve compensado por un pronunciado elevamiento de la región intertemporal, que sobrepasa dorsalmente al margen dorsal zigomático y por ende es visible en vista lateral (Camp and Welles, 1956; Dutuit, 1988; Kammerer et al., 2013; Mueller et al., 2023).

12) Lámina mediana del pterigoides: Lamentablemente, la lámina mediana del pterigoides está pobremente preservada en los ejemplares de *C. platyceps*. Sólo en CRILAR-Pv 94 parece reconocerse una cresta mediana longitudinal (Fig. 37 C), similar a la *crista oesophagea* descrita por algunos autores en varios grupos de dicinodontes Pérmicos (por ej., Maisch, 2002; Angielczyk, 2007; Angielczyk y Rubidge, 2009; Angielczyk y Rubidge, 2013; Kammerer, 2019a). La presencia de una cresta mediana es una condición compartida por varios “shansiodóntidos” como *Vinceria andina* (holotipo PVL 3831) y *Tetragonias njalilus* (holotipo GPIT-PV-31574) y algunos kannemeyériidos como *Acratophorus argentinensis* (holotipo PVL 3465), *Sinokannemeyeria*, *Shaanbeikannemeyeria xilougouensis* y *Uralokannemeyeria vjuschkovi* (Sun, 1963; Danilov, 1971; Liu, 2022).

Nov. gen. *brevirostris* parece presentar una lámina mediana del pterigoides lisa, sin el desarrollo de una cresta mediana, al menos en base a lo poco preservado de esta región (Fig. 30 C). Esta cresta también está ausente en algunos kannemeyériidos (*Kannemeyeria* spp., *Parakannemeyeria* y *Rabidosaurus cristatus*) y todos los stahleckeriinos en los que se reconoce esta región (con la excepción de *Ischigualastia jenseni*).

Tanto la morfología de *C. platyceps* como la de nov. gen. *brevirostris* difiere de la condición especializada del placeriino *Placerias hesternus* y el stahleckeriino *Ischigualastia jenseni* (MACN-Pv 18055, PVL 2693, PVSJ 545), que presentan una proyección ventral cónica (Kammerer et al., 2011).

13) Cresta nugal u ornamentación en interparietal: en *C. platyceps*, la superficie occipital del interparietal es relativamente lisa, sin una cresta nugal u ornamentación diferenciada (Fig. 42), a diferencia de nov. gen. *brevirostris*, donde se observa una cresta poco pronunciada, extendida dorsoventralmente (Fig. 33). La presencia de una cresta nugal está presente en otros Kannemeyeriiformes de distintos grupos, incluyendo miembros del clado nov. 1 como *Ufudocyclops mukanelai* (Kammerer et al., 2019), kannemeyeriidos como *Acratophorus argentinensis* (PVL 3465, MACN-Pv 18871), y como se verá más adelante en el espécimen indeterminado PULR-V 144. El kannemeyeriido *Dolichuranus primaevus*, por su parte, en lugar de una cresta, presenta un surco nugal (Damiani et al., 2007). Mas allá de estos casos mencionados, el patrón de ornamentación de la superficie occipital del interparietal aún es un aspecto poco estudiado en los distintos grupos de Kannemeyeriiformes.

14) Ángulo entre procesos cuadrados del pterigoides: En *C. platyceps*, sólo CRILAR-Pv 94 preserva ambos procesos cuadrados del pterigoides, mientras que en CRILAR-Pv 601 se conserva únicamente el izquierdo. En nov. gen. *brevirostris*, este proceso sólo está preservado en el lado derecho de MCZ-VPRA 3457. A pesar de la limitada muestra, las diferencias en el ángulo formado por estos procesos son marcadas: en *C. platyceps* el ángulo es obtuso, cercano a 120° (Fig. 37 C, E), mientras que en nov. gen. *brevirostris* es agudo, alrededor de 60° (Fig. 30 C).

Además de este conjunto de caracteres, otras características tienen potencialidad para robustecer en un futuro las diagnósticas de *Chanaria platyceps* y nov. gen. *brevirostris*. Sin embargo, hasta el momento carecen de superposición anatómica en ambos taxones, requiriendo del estudio de nuevos ejemplares más completos y mejor preservados.

Uno de estos caracteres corresponde a la contribución relativa del frontal y el prefrontal al margen orbitario. Nov. gen. *brevirostris* presenta una condición más plesiomórfica, con un prefrontal más pequeño en comparación con el frontal, el cual contribuye en gran parte al borde dorsal de la órbita (Fig. 31 B). En el caso de los stahleckériidos más especializados, como *Ischigualastia jenseni* (por ej., holotipo MACN-Pv 18055) el frontal está prácticamente excluido del margen orbital por el prefrontal y el postorbital. Como se discutirá más adelante, PULR-V 144 tiene indicios claros de una condición afín a los stahleckériidos, con un prefrontal de gran tamaño y una contribución mínima del frontal a la órbita. Lamentablemente, en *C. platyceps* los límites del prefrontal son menos nítidos, incluso en CRILAR-Pv 94, y aunque es esperable que también tenga una gran participación en el margen orbital, esto sólo podrá corroborarse con el estudio de nuevos ejemplares.

Otro de los caracteres problemáticos se relaciona con la configuración de la sutura frontonasal. Como se menciona en el Capítulo 5 (“Paleontología Sistemática”), PULR-V 14 tiene la complicación de tener sobreimpreso artificialmente los procesos tabulares interpretados por Cox (1968). Sin embargo, mediante examinación directa y tomografía computada, se logró corroborar su presencia, localizándolos en un “puente” o cresta mediana que conecta la protuberancia o *boss* nasal con el techo craneano interorbitario. En CRILAR-Pv 94 no ha sido posible identificar inequívocamente la sutura frontonasal, pero la identificación de un “puente” similar en la zona interorbitaria permite inferir la presencia de estos procesos (Figs. 38 B: ?). Más allá de estas consideraciones, hasta el momento la sutura frontonasal no ha podido ser identificada en nov. gen. *brevirostris*, por lo que no es posible determinar si los procesos tabulares de los frontales tienen valor diagnóstico en *C. platyceps* (como sostuvo Cox, 1968), o si constituyen una característica más ampliamente distribuida en los Kannemeyeriiformes de la Formación Chañares. Comparando con otros taxones, la presencia de una sutura frontonasal con un proceso anteromedial del frontal ha sido descripta, o al menos figurada, en otros grupos de Kannemeyeriiformes, incluyendo formas tempranamente divergentes (“shansiodontidos”) como *Rhinodicynodon gracile* (Kalandadze, 1970), kannemeyeriidos como *Shaanbeikannemeyeria xilougouensis* (Liu, 2022) o *Acratophorus argentinensis* (identificada por el autor de esta tesis en PVL 3471 y MACN-Pv 18871 -ver recodificaciones en Cap. 6-) y stahleckériidos como *Sangusaurus parringtonii* (Angielczyk et al., 2017). Sin embargo, poco se ha estudiado sobre la forma específica de ese proceso. Si se siguen las ilustraciones de Kalandadze (1970: fig. 5) *R. gracile* también presentaría un proceso anterior del frontal de forma tabular. No obstante, se requieren estudios más detallados en las distintas especies de Kannemeyeriiformes para entender en profundidad la variabilidad de esta característica en el grupo.

Otro carácter a considerar a futuro es la presencia de una protuberancia o *boss* rugoso en la barra postorbital, observada en *C. platyceps* pero aparentemente ausente en nov. gen. *brevirostris*. No obstante, se requiere un estudio adicional con ejemplares mejor preservados para corroborar esta interpretación.

Debido a la falta de preservación, no es posible determinar si algunos caracteres estarían presentes en nov. gen. *brevirostris*. Uno de ellos es el proceso pterigoideo del cuadrado (*sensu* Keyser, 1974), identificado en CRILAR-Pv 94 (*Chanaria platyceps*) y uno de los especímenes indeterminados (PULR-V 03, cf. *Chanaria platyceps*), pero cuya presencia en nov. gen. *brevirostris* es incierta debido a la pobre preservación del basicráneo. Lo mismo sucede con la morfología del cóndilo occipital. En *C. platyceps*, el mismo es típicamente trilobulado, con dos lóbulos dorsolaterales pequeños formados por los exoccipitales y un lóbulo ventral formado por el basioccipital, con casi el doble de tamaño. Este último se interpone entre los lóbulos dorsolaterales, excluyéndolos de contactar entre sí en el borde dorsal del cóndilo occipital. Como se verá más adelante, esta condición difiere de la observada

en los ejemplares indeterminados de la Formación Chañares (PULR-V 03 y PULR-V 144) y algunos stahleckeriinos. Sin embargo, se desconoce la morfología del cóndilo occipital de nov. gen. *brevirostris*.

Finalmente, en vista dorsal, el interparietal no es conspicuo en el techo craneano de nov. gen. *brevirostris* (Fig. 31), lo que impide compararlo con la gran contribución de este hueso a la barra intertemporal de *C. platyceps* (Fig. 38). Una contribución importante del interparietal al techo craneano intertemporal es característico de Stahleckeriidae, tanto placeriinos como stahleckeriinos (*Ischigualastia jenseni*, *Stahleckeria potens*, *Jachaleria candelariensis*, *Sangusaurus parringtonii*, *Placerias hesternus*, *Argodicynodon boreni*) y también se encuentra en *Ufudocyclops mukanelai*, con una posición más ambigua en el análisis de esta tesis pero también dentro del clado nov. 1 (Angielczyk et al., 2017; Kammerer et al., 2019; Kammerer y Ordoñez, 2021; Mueller et al., 2023). De hecho, el estado de carácter que da cuenta de esta condición es recuperado como sinapomorfía del clado en el análisis principal con pesos iguales de esta tesis (car. 57, estado 2; ver Capítulo 6).

7.3.2. Ejemplares indeterminados de la Fm Chañares

Estatus taxonómico de PULR-V 03 (“*Dinodontosaurus platygnathus*”). Como se detalló en la descripción de este espécimen (Capítulo 5), el pobre estado de preservación del fragmento rostral impide determinar la pendiente de su contorno dorsal, ni establecer un marco de referencia para definir la posición relativa y orientación del proceso caniniforme y los colmillos, con valor diagnóstico en *Chanaria platyceps* y nov gen. *brevirostris*.

El cuadrado presenta un “proceso pterigoideo”, solapándose con el proceso cuadrado del pterigoides, corroborando las observaciones de Keyser (1974). Esto asemeja a PULR-V 03 con *C. platyceps* (al menos con CRILAR-Pv 94) y stahleckeriinos como *Jachaleria colorata* (PVL 3841). PULR-V 03 también tiene semejanzas con *C. platyceps* en lo que respecta a la morfología de las túberas basales, con una faceta estapedial de forma arriñonada, un amplio espacio intertuberal y la aparente ausencia de una cresta intertuberal. Sin embargo, estas características no son comparables con nov. gen. *brevirostris*, en el que se desconoce la morfología de gran parte de esta región.

El fragmento rostral de PULR-V 03 comparte algunas características con nov. gen. *brevirostris*, entre las que se encuentran la falta de exposición de las crestas palatales anteriores en vista lateral, y la presencia de un proceso caniniforme moderadamente desarrollado, sin un refuerzo o *butress* muy pronunciado. El fragmento basicraneal, por su parte, presenta una lámina mediana del pterigoides aparentemente lisa, que también lo asemeja a nov. gen. *brevirostris*. No obstante, las ramas cuadradas del pterigoides forman un amplio ángulo obtuso entre sí, de alrededor de 100°, un rasgo más similar a

CRILAR-Pv 94 (*C. platyceps*) y el espécimen indeterminado PULR-V 144 que al ángulo agudo típico de nov. gen. *brevirostris* (ver Fig. 46 D, y Tabla 6 del Anexo).

El cóndilo occipital de PULR-V 03 tiene una forma claramente trilobulada, al igual que *C. platyceps* y el ejemplar PULR-V 144. No obstante, los lóbulos dorsolaterales de los exoccipitales tienen un tamaño similar al lóbulo ventral del basioccipital, excluyéndolo de formar el borde dorsal del cóndilo. Esto coincide más con la morfología observada en PULR-V 144 (ver más abajo) y algunos *stahleckeri*nos que con *C. platyceps*.

La mandíbula de PULR-V 03 tiene un buen grado de preservación. A excepción de algunas diferencias en las proporciones de la sínfisis mandibular y región articular (atribuibles a deformación tafonómica) su morfología es muy similar a CRILAR-Pv 94 (*C. platyceps*), motivando que Escobar et al. (2023) describieran ambas mandíbulas de forma conjunta. Las similitudes abarcan desde el tamaño (una longitud total cercana a los 250 mm; ver Tabla 6), la morfología de la tabla dentaria (fuertemente cóncava, con el borde medial desarrollado en una cresta elevada y afilada, y el borde lateral engrosado y sobresaliendo por sobre la superficie externa del dentario) y el poco desarrollo del *pad* dentario. Una de las características principales que comparte la mandíbula de PULR-V 03 con la de CRILAR-Pv 94 es la forma angular de la barbilla o *chin* sínfisial, con los márgenes anteroventrales y posteroventrales rectos (formados por los huesos dentario y angular, respectivamente) y un vértice ventral fuertemente convexo (comparar Figs. 44 y 48: *bsin*).

La presencia de una cresta anterolateral en el dentario, una depresión en el angular para la articulación del proceso ventral del dentario, y la contribución del angular a la sínfisis mandibular son otras características compartidas entre PULR-V 03 y CRILAR-Pv 94, aunque en estos casos se trata de rasgos con una distribución más amplia entre los *Kannemeyeri*iformes.

La mandíbula de PULR-V 03 tiene una preservación incompleta de la región ventral de la sínfisis mandibular y el complejo angular, lo que tiene un valor taxonómico dentro de los *Kannemeyeri*iformes. En el primer caso, el daño en la superficie ventral de la sínfisis impide reconocer la configuración de la sutura dentario-esplenial, y tampoco puede determinarse si existiría algún tipo de ornamentación, como la carena media longitudinal de *C. platyceps* (CRILAR-Pv 94). Por otra parte, ni PULR-V 03 ni CRILAR-Pv 94 tienen completa la lámina replegada del angular, lo que sumado a la falta de preservación del proceso retroarticular, impide determinar el grado de desarrollo del *gap* angular.

Sobre la base de esta discusión, en esta tesis se considera a PULR-V 03 como cf. *Chanaria platyceps*, con base en las marcadas similitudes con CRILAR-Pv 94 en la morfología de la barbilla sínfisial y el ángulo formado por las ramas cuadradas del pterigoides.

Estatus taxonómico de PULR-V 144. Las diferencias en la anatomía mandibular de PULR-V 144 con respecto a CRILAR-Pv 94 (*C. platyceps*) y PULR-V 03 fueron previamente discutidas por el autor de esta tesis en una contribución derivada de la misma (Escobar et al., 2023). Aunque dichas diferencias se atribuyeron tentativamente a variación intraespecífica, se destacó la necesidad de un análisis integrado con la anatomía craneana para una evaluación taxonómica más precisa, el cual es presentado en esta tesis. Si bien los resultados no son completamente concluyentes desde el punto de vista de la taxonomía alfa, ofrecen un panorama más detallado de la morfología de este ejemplar y establecen un punto de partida para su futura resolución.

PULR-V 144 exhibe un mosaico de características compartidas tanto con *Chanaria platyceps* como con nov. gen. *brevirostris*, sumado a algunas singularidades propias. Sin embargo, la deformación dorsoventral sufrida por el ejemplar obliga a interpretar con cautela ciertos rasgos, particularmente en el techo craneano por delante del foramen pineal.

Entre las similitudes con *C. platyceps* se destaca la longitud relativa de la región preorbital, representando un 48% de la longitud basal del cráneo. Si bien esta proporción está lejos del alargamiento extremo de CRILAR-Pv 94, contrasta con el rostro corto de nov. gen. *brevirostris*. La morfología de la barra postorbitaria también recuerda a *C. platyceps*: una disposición horizontal en vistas anterior y posterior, y perpendicular en vista dorsal (aunque en parte podría ser efecto del aplastamiento dorsoventral en la región interorbital); y la presencia de una protuberancia o *boss* rugoso, sobre su superficie lateral, sin conexión con el *boss* prefrontal. Otra similitud notoria es la inclinación posterodorsal del arco zigomático en vista lateral, acorde con el patrón típico de los stahleckériidos (Fig. 67).

Otras similitudes con *C. platyceps* por el momento no son informativas desde el punto de vista taxonómico, ya que su pobre preservación en nov. gen. *brevirostris* impide su comparación. Las túberas basales coinciden con la morfología de *C. platyceps* y PULR-V 03, presentando una faceta estapedial de contorno arriñonado, y entre ambas un amplio espacio intertuberal sin el desarrollo de una cresta intertuberal. Esto contrasta con la morfología observada en los distintos taxones de Stahleckeriinae: en *Ischigualastia jenseni* (MACN-Pv 18055, MACN-Pv 19756, PVL 2693, PVSJ 545 -Fig. 68 F-) y *Jachaleria candelariensis* (UFRGS-PV-0151-T) las túberas están estrechamente cercanas entre sí, mientras que *Stahleckeria potens* y *Sangusaurus parringtonii* están dentro de los pocos Kannemeyeriiformes en donde se ha reconocido una cresta transversa entre ambas túberas basales (von Huene, 1935; Angielczyk et al., 2017). Asimismo, PULR-V 144 tiene una contribución importante del interparietal a la barra intertemporal, alcanzando su mitad anteroposterior (Fig. 49 A), como en *C. platyceps* y los stahleckériidos (ver Sección 7.3.1). No obstante, en nov. gen. *brevirostris* se desconoce gran parte del basicráneo y la exposición del interparietal en el techo craneano no es

conspicua, por lo que no es posible determinar el valor taxonómico de estas estructuras óseas para diferenciar las especies de la Formación Chañares.

Por otro lado, PULR-V 144 también presenta varias similitudes con *nov. gen. brevirostris* (Figs. 67 B, C). Entre ellas se encuentra la morfología de las crestas palatales anteriores, que no sobrepasan el margen alveolar lateral del premaxilar y, por ende, no son visibles en vista lateral. El proceso caniniforme está moderadamente desarrollado, sin un *buttress* prominente, y aunque tiene una orientación ligeramente anteroventral, el colmillo (*tusk*) erupciona a la altura del margen anterior de las órbitas. La porción distal de ambos colmillos no se conserva, pero lo preservado indica una orientación mayormente vertical con un ligero componente ventrolateral en vista anterior. En conjunto, esta morfología de la región dentígera del maxilar se asemeja más a *nov. gen. brevirostris* que a *C. platyceps*. El proceso temporal del postorbital también tiene mayor similitud con *nov. gen. brevirostris*, con una extensión moderada a lo largo de la barra intertemporal, alcanzando aproximadamente su mitad anteroposterior (Fig. 49: prt). Además, PULR- V 144 presenta una fenestra temporal subredondeada en vista dorsal, y una muesca dorsolateral en el escamoso en vista occipital, ambas características compartidas con *nov. gen. brevirostris* (Figs. 66 B y C, 68 B y C). Otra similitud se da en la ornamentación de la exposición occipital del interparietal, con una cresta nugal que en PULR-V 144 es algo más ancha. Finalmente, la lámina mediana del pterigoides es relativamente lisa, como en *nov. gen. brevirostris*, aunque la presencia de un par de crestas laterales poco desarrolladas podría sugerir algún grado de ornamentación.

Además de las similitudes con las especies conocidas de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*, PULR-V 144 presenta algunas características únicas. Si bien algunas de ellas podrían estar relacionadas con factores preservacionales, otras tienen el potencial para respaldar la identificación de un tercer morfotipo.

En PULR-V 144, la morfología del proceso temporal del escamoso (que determina la forma del borde posterior del cráneo en vista dorsal, y el margen dorsal del occipucio en vista occipital) tiene más afinidades con *nov. gen. brevirostris* que con *C. platyceps*, pero con particularidades propias. En vista dorsal, el proceso temporal de PULR-V 144 sobrepasa posteriormente al condilo occipital (al igual que *nov. gen. brevirostris*), pero esta proyección no se da de manera uniforme: en el tramo medial, a los lados de la barra intertemporal, se orienta perpendicularmente al eje sagital, mientras que en su extremo lateral, en el punto de unión con las otras dos ramas del escamoso, se curva hacia atrás (comparar Fig. 66 B con Figs. 28 y 66 C). En vista occipital, el margen dorsal del occipucio inclina ventrolateralmente como en el “techo a dos aguas” de *nov. gen. brevirostris*, pero luego se curva dorsolateralmente y alcanza la misma altura que la barra intertemporal (Fig. 68 B y C). Esto le confiere al margen dorsal del occipucio una forma de “UU”, similar a dos miembros del Nov. clado 1,

Ufudocyclops mukanelai y *Angonisaurus cruickshanki* (NHMUK PV R9732), en los que se observan concavidades simétricas a ambos lados de la barra intertemporal (ver también Kammerer et al., 2019).

El contorno dorsal del techo craneano en vista lateral presenta una morfología muy particular, no reconocida en ningún otro ejemplar de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*: un quiebre de pendiente notorio entre el borde posterior del *boss* nasal y el techo craneano interorbitario; y otro en el premaxilar, a la altura del borde anterodorsal del receso nasal (Figs. 49, 50). Esto da como resultado que el techo craneano por delante del foramen pineal se divida en tres planos, correspondientes aproximadamente al frontal, el nasal y el premaxilar, contrastando con el perfil semicircular característico de *D. brevirostris* y también con el de *C. platyceps*, cuya pendiente es relativamente suave pero continua, sin cambios abruptos de pendiente (Fig. 67 A-C). Debido a la deformación dorsoventral sufrida por el ejemplar, especialmente en la zona interorbitaria, no puede descartarse que al menos en este último sector esta condición corresponda a un artefacto tafonómico.

Otra característica particular de PULR-V 144 es la presencia de crestas palatales anteriores que convergen posteriormente, confluyendo en la cresta mediana posterior (Fig. 49 B: crpa, crmp). Esto contrasta con la condición generalizada en la mayor parte de los Bidentalina, en los que las crestas palatales anteriores tienen una disposición paralela. La excepción está dada por *Kunpania scopulosa*, que carece de estas crestas, y *Woznikella triradiata*, en el cual están presentes, pero convergen posteriormente (Angielczyk et al., 2021; Szczygielski y Sulej, 2023).

PULR-V 144 presenta un “techo” o “dosel” en la parte dorsal del occipucio, más semejante a nov. gen. *brevirostris* que a *C. platyceps*. Sin embargo, en PULR-V 144 este “techo” no se limita al sector a cada lado de la barra intertemporal, sino que también involucra al extremo posterior de la misma. Como resultado de esto, todo el borde posterior del techo craneano sobresale por encima de la superficie occipital.

El extremo posterior de la barra intertemporal de PULR-V 144 tiene un surco (*notch*) y se extiende posteriormente (Fig. 66 B), lo que lo diferencia tanto de nov. gen. *brevirostris* como de *C. platyceps* (que carecen de esta concavidad o muesca), y lo asemeja a formas como *Sangusaurus edentatus* (Angielczyk et al., 2017).

En el periótico de PULR-V 144 se observa el desarrollo conspicuo del “proceso timpánico” (según Cox, 1959), una característica que no es evidente en nov. gen. *brevirostris* y que en *C. platyceps* sólo ha sido identificada de manera dudosa en el ejemplar PVL 6241 (Fig. 51: prtim).

Algunas características identificadas únicamente en PULR-V 144 pueden compararse sólo parcialmente con las especies de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* debido a la falta de información disponible. Entre ellas se incluyen el patrón sutural del margen dorsal de la órbita, y la morfología del cóndilo occipital y la mandíbula. El valor taxonómico de estas características dependerá de una mejor resolución en el conocimiento osteológico de ambas especies.

En PULR-V 144, el prefrontal tiene un gran desarrollo anteroposterior, excluyendo casi por completo al frontal del borde dorsal de la órbita (Fig. 49 A: prfr). Esta condición contrasta claramente con la de nov. gen. *brevirostris* y es consistente con la morfología observada en varios stahleckériidos, por ej., *Ischigualastia jenseni* (MACN-Pv 18055, PVSJ 545) y *Jachaleria candelariensis* (UFRGS-PV-0151-T). Sin embargo, aún se desconoce cuál es la condición en *C. platyceps*.

La morfología del cóndilo occipital constituye una diferencia notoria entre PULR-V 144 y *C. platyceps*, ya que en el primero los lóbulos dorsolaterales de los exoccipitales están bien desarrollados, con un tamaño similar al ventral, y contactan entre sí en el borde dorsal del cóndilo (Fig. 51: lexo, lbo). Esto se asemeja a los stahleckeriinos *Ischigualastia jenseni* (MACN-Pv 18055, 19756) y *Sangusaurus parringtonii* (Angielczyk et al., 2017), así como al ejemplar PULR-V 03 (ver más arriba). No obstante, ninguno de los ejemplares de nov. gen. *brevirostris* estudiados en esta tesis preserva adecuadamente la morfología del cóndilo occipital, por lo que hasta el momento no es posible evaluar su valor diagnóstico en PULR-V 144.

PULR-V 144 presenta varias diferencias en su anatomía mandibular con CRILAR-Pv 94 (*C. platyceps*) y PULR-V 03 (cf. *Chanaria platyceps*). La mandíbula de PULR-V 144 es proporcionalmente más corta que la de CRILAR-Pv 94, alcanzando sólo el 78% de la longitud basal del cráneo, mientras que en CRILAR-Pv 94 representa el 86% (ver Tabla 6 de Anexo). Además, es más robusta, con una sínfisis más ancha y de contorno redondeado en vistas dorsal y ventral, a diferencia del perfil cuadrangular de CRILAR-Pv 94 (Figs. 47 A y B, 52).

La barbilla (*chin*) sinfisial de PULR-V 144 merece una atención particular, ya que presenta una morfología diferente de los restantes Kannemeyeriiformes de la ZA de *Massetognathus Chanaresuchus*. En CRILAR-Pv 94 (*C. platyceps*) y PULR-V 03 el contorno de la barbilla es anguloso (Figs. 44 A y B, 48), lo que los asemeja a "shansiodóntidos" como *Rhinodicynodon gracile* (Kalandadze, 1970) y *Tetragonias njalilus* (GPIT-PV-31574), así como a ciertos ejemplares de *D. tener* de la Secuencia Pinheiros-Chiniquá (MCP 266 PV; ver Kammerer y Ordoñez, 2021: fig 26 G). Por el contrario, en stahleckeriinos como *Sangusaurus parringtonii*, *Ischigualastia jenseni* (PVL 3807), *Stahleckeria potens* (por ej., GSN OM-10) y *Jachaleria colorata* (PVL 3841), la sínfisis es de porte masivo y uniformemente convexo, generando una barbilla redondeada que, en algunos casos, puede extenderse más allá de la mitad anteroposterior de la mandíbula (ver también von Huene 1935; Angielczyk et al., 2017; Escobar et al., 2023). PULR-V 144 presenta una barbilla robusta, contribuyendo a que el borde ventral del dentario sea fuertemente redondeado y demarcado de la región postdentaria (Fig. 53 A). Esto contrasta con la barbilla angulosa de *C. platyceps* y se asemeja parcialmente a la condición de los stahleckeriinos, aunque con un menor grado de desarrollo anteroposterior y robustez. Una barbilla sinfisial redondeada, restringida a la parte anterior de la mandíbula, también se observa en dicynodontoides no-Kannemeyeriiformes como *Daptocephalus*

leoniceps, *Dicynodon angielczyki*, *Jimusaria sinkianensis* y *Turfanodon jiufengensis*, así como en kannemeyeriiformes como *Kannemeyeria simocephalus* o *Dolichuranus primaevus*. En el “shansiodóntido” *Shansiodon wangii* (MACN-Pv 20124 -calco de IVPP V2415-) y el kannemeyeriido *Shaanbeikannemeyeria xilogouensis* la barbilla también es notablemente redondeada en vista lateral (Yeh, 1959; Liu, 2022). Más allá de esto, estos taxones carecen de una cresta anterolateral en la sínfisis mandibular, lo que le da a esta última una forma esférica. Esto los diferencia no sólo de PULR-V 144 y los demás especímenes mandibulares de la Formación Chañares, sino de gran parte de los Kannemeyeriiformes.

Finalmente, PULR-V 144 es el único ejemplar conocido de la Formación Chañares que preserva una lámina replegada del angular completa. Si bien esto no influye en el marco taxonómico aquí presentado, ya que no es comparable con ninguno de los demás especímenes estudiados, amerita retomar la discusión de su morfología y relevancia filogenética realizada en un trabajo previo derivado de esta tesis (Escobar et al., 2023). La lámina replegada de PULR-V 144 es grande, ovalada y carece de ornamentación, además de formar un importante espacio o *gap* angular con respecto al proceso retroarticular (Fig. 53 B), características de valor taxonómico y filogenético en Kannemeyeriiformes. Una lámina grande, redondeada y no ornamentada suele asociarse con el clado denominado en esta tesis Nov. Clado 1. Por otro lado, la reducción o cierre del espacio angular es una condición presente en algunos kannemeyeriidos (*Kannemeyeria lophorhinus* y *Acratophorus argentinensis* –PVL 3465–) y en todos los stahleckeriinos en los que se preserva esta región: *Ischigualastia jenseni* (PVL 3807), *Stahleckeria potens* (GSN OM-10), *Jachaleria colorata* (PVL 3841) y *Sangusaurus parringtonii* (ver también von Huene, 1935; Renaut, 2000; Renaut & Hancox, 2001; Angielczyk et al., 2014, 2017; Kammerer y Ordoñez, 2021). Entre los placeriinos, *Placerias hesternus* presenta un espacio angular relativamente amplio, mientras que *Moghreberia nmachouensis* tiene el desarrollo posterior más extremo, con la lámina replegada alcanzando al menos el margen posterior del proceso retroarticular (Camp y Welles, 1956; Dutuit, 1988). El amplio espacio angular de PULR-V 144 representa una condición más plesiomórfica, consistente con su ubicación filogenética recuperada en esta tesis (Capítulo 6.2), dentro del Clado nov. 1 pero por fuera de Stahleckeriidae.

Con base en los aspectos discutidos y a los resultados del análisis filogenético exploratorio (Capítulo 6), PULR-V 144 se interpreta como un género y especie indeterminados dentro del Nov. Clado 1. Su combinación de similitudes con nov. gen. *brevirostris* y *C. platyceps*, junto con algunos rasgos propios, sumado a la deformación tafonómica y el hecho de ser el único ejemplar conocido con esta combinación particular de caracteres, impiden determinar con precisión su estatus taxonómico. La obtención de nuevos ejemplares con mejor preservación será fundamental para esclarecer su identidad y corroborar su posición filogenética dentro del Nov. Clado 1.

7.4. Implicancias bioestratigráficas (Fig. 69)

[Históricamente, la Formación Chañares ha tenido un fuerte vínculo bioestratigráfico con la Secuencia Pinheiros-Chiniquá de Brasil (=ZA de *Dinodontosaurus*), con la que comparte diversos grupos de tetrápodos (e.g., Schultz et al., 2020; Ezcurra et al., 2017; Martinelli et al., 2017; Abdala et al., 2020). En años recientes, este esquema bioestratigráfico se ha expandido con nuevas vinculaciones faunísticas con unidades del Sur de Africa: el tope de la Formación Omingonde Superior (Cuenca de Otiwarongo, Namibia), el Miembro Lifua medio-superior de los Manda Beds (Cuenca de Ruhuhu, Tanzania), la Formación Ntawere superior (Cuenca de Luangwa), y la Secuencia “Isalo II” (Cuenca Morondava, Madagascar).

En cuanto a la edad absoluta de estas secuencias, la Formación Chañares es la única con dataciones radiométricas, con un miembro inferior robustamente datado en el Carniano temprano, (~236 Ma; Marsicano et al., 2016; Ezcurra et al., 2017; Mancuso e Irmis, 2020; Kammerer y Ordoñez, 2021; ver también Capítulo 3). Sin embargo, los niveles datados corresponden la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*, mientras que los metros más inferiores de la unidad, pertenecientes a la ZA de *Tarjadia*, aún carecen de dataciones radiométricas. Ezcurra et al. (2017) han sugerido una edad correspondiente al Ladiniano tardío-Carniano temprano.

La ZA de *Dinodontosaurus* carece de dataciones radiométricas disponibles, por lo que su calibración cronoestratigráfica depende de la suprayacente ZA de *Santacruzodon* (= Secuencia Santa Cruz), con una edad máxima de depositación de 236.6 ± 1.5 Ma (Carniano temprano, Philip et al., 2018). Aunque esto podría llevar a interpretar una edad Ladiniana para la ZA de *Dinodontosaurus*, la ZA de *Santacruzodon* es relativamente menos conocida que las restantes biozonas de la Supersecuencia Santa Maria. Asimismo, comparte taxones clave con la ZA de *Dinodontosaurus*, en especial *Massetognathus* y *Chiniquodon*, por lo que algunos autores sugieren una superposición al menos parcial entre ambas unidades (Martinelli et al., 2017; Schmitt et al., 2019; Abdala et al., 2020; Schultz et al., 2020; Melo et al., 2022). En vista de esto, la afinidades bioestratigráficas con la Formación Chañares respaldan la hipótesis de que la ZA de *Dinodontosaurus* probablemente también comprenda una edad similar. Las unidades africanas, en cambio, aún carecen de dataciones radiométricas realizadas, por lo que la determinación de su edad sigue dependiendo de comparaciones bioestratigráficas.

Yendo a los aspectos bioestratigráficos, los taxones que vinculan estas cuencas de Gondwana Sudoccidental incluyen cinodontes y arcosauromorfos formas estrechamente relacionados. Entre los cinodontes en común se encuentran los aleodontinos, con *Riojanodon neno*i y una forma afin indeterminada en la ZA de *Tarjadia*, mientras que *Aleodon* se distribuye en la Secuencia Pinheiros-Chiniquá, el tope de la Formación Omingonde superior y el Miembro Lifua medio-superior (Martinelli

et al., 2017, 2024; Abdala y Smith, 2009). Asimismo, la revisión de la posición filogenética de *Cromptodon mamiferoides* como un aleodontino ha permitido establecer un vínculo adicional con la Formación Cerro de Las Cabras de la Cuenca Cuyana (Martinelli et al., 2024). Otro género importante en estas correlaciones es *Luangwa*, registrado en la Secuencia Pinheiros-Chiniquá, el tope de la Formación Omingonde superior, el Miembro Lifua medio-superior y la Formación Ntawere superior, aunque hasta el momento no presenta registro en la Formación Chañares (Abdala y Sa-Teixeira, 2004; Abdala y Smith, 2009; Peacock et al., 2017). La presencia de una forma similar a *Scalenodon* en la ZA de *Tarjadia* permite correlacionar esta unidad con la Secuencia Pinheiros-Chiniquá y el Miembro Lifua medio-superior (Ezcurra et al., 2017; Melo et al., 2017; Abdala et al., 2020; Martinelli et al., 2024). En la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*, *Massetognathus* y *Chiniquodon* son uno de los elementos principales de correlación con la Secuencia Pinheiros-Chiniquá, y en el caso de *Chiniquodon* también permite la vinculación con el tope de la Formación Omingonde Superior y la Secuencia Isalo II (Barberena, 1981; Abdala y Smith, 2009; Kammerer et al., 2010; Schmitt et al., 2019).

Entre los arcosauromorfos, la correlación entre la Formación Chañares, la Secuencia Pinheiros-Chiniquá y las secuencias del sudeste de África se basa en el registro de rincosaurios, pseudosuquios, dinosauriformes no-dinosaurianos y proterochampsidos. Los rincosaurios están representados por los stenaulorrinquinos *Elorhynchus* en la ZA de *Tarjadia*, *Brasinorhynchus* en la Secuencia Pinheiros-Chiniquá y *Stenaulorhynchus* en el Miembro Lifua medio-superior (von Huene, 1938; Schultz et al., 2016; Ezcurra et al., 2021). En cuanto a los pseudosuquios, los elementos en común incluyen: erpetosuquios, representados por *Tarjadia* en la ZA de *Tarjadia*, *Archeopelta* y *Pagosvenator* en la Secuencia Pinheiros-Chiniquá, y *Parringtonia* en el Miembro Lifua medio-superior; y loricatos, representados por *Luperosuchus fractus* en la ZA de *Tarjadia*, y *Prestosuchus* en la Secuencia Pinheiros-Chiniquá y el Miembro Lifua medio-superior (von Huene, 1938; Desojo et al., 2011, 2020; Nesbitt y Butler, 2013; Ezcurra et al., 2017; Nesbitt y Desojo, 2017; Lacerda et al., 2018). El registro de dinosauriformes no-dinosaurianos de la Formación Chañares se restringe a la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*, representados por *Lagosuchus talampayensis* y *Lewisuchus admixtus*, que se vinculan con *Gamatavus antiquus* en la Secuencia Pinheiros-Chiniquá, *Asilisaurus kongwe* en el Miembro Lifua medio-superior, y *Lutungutali sitwensis* en la Formación Ntawere superior (Nesbitt et al., 2010; Peacock et al., 2017; Novas et al., 2021; Pretto et al., 2022). Los proterochampsidos son otros elementos de correlación entre la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* y la Secuencia Pinheiros-Chiniquá, con *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri* y *Gualosuchus reigi* en la secuencia argentina y *Pinheirochampsia rodriguesi* en los niveles brasileños (Romer, 1971; Arcucci, 1991; Paes-Neto et al., 2024).

Entre los Kannemeyeriiformes, los taxones de importancia bioestratigráfica incluyen miembros de *Stahleckeriinae*, con registros de *Sangusaurus* en la Secuencia Pinheiros-Chiniquá, el Miembro Lifua medio-superior y la Formación Ntware superior (Angielczyk et al., 2017; Kammerer y Ordoñez, 2021). *Stahleckeria*, por su parte, vincula la Secuencia Pinheiros-Chiniquá con el tope de la Formación Omingonde Superior de Namibia y posiblemente con la Formación Chañares (Abdala et al., 2013; Angielczyk et al., 2017; Peacock et al., 2017; Mancuso e Irmis, 2020; Kammerer y Ordoñez, 2021; Escobar et al., 2021). *Tetragonias*, antes circunscripto al Miembro Lifua medio-superior, ha sido identificado también en la Formación Quebrada de los Fósiles de Argentina (von Huene, 1942; Cruickshank, 1967; Kammerer y Ordoñez, 2021). Sin embargo, en la unidad argentina este taxón coexiste con *Kannemeyeria*, un género característico de la ZA de *Cynognathus* (Subzona *Trirrachodon-Kannemeyeria*), que en los Manda Beds ocupa niveles estratigráficos más antiguos que el Miembro Lifua medio-superior (Hancox et al., 2020; Kammerer et al., 2017).

Más allá de estos taxones, el kannemeyeriiforme históricamente más empleado para las correlaciones bioestratigráficas entre la Formación Chañares (específicamente, la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*) y la Secuencia Pinheiros-Chiniquá ha sido el género *Dinodontosaurus*. Sin embargo, esta tesis propone la presencia de dos taxones endémicos en la Formación Chañares, nov. gen. y *Chanaria*, perdiéndose un elemento crucial de correlación. Esto no afecta la sólida correlación faunística entre ambas unidades reseñada en los párrafos previos, pero sí pone en cuestionamiento el papel de los dicinodontes en dicha vinculación, ya que su único componente en común es el registro fragmentario de *Stahleckeria*.

En cuanto a los Kannemeyeriiformes de la ZA de *Tarjadia*, su baja resolución taxonómica no permite realizar interpretaciones bioestratigráficas muy precisas, en contraste con las correlaciones robustas establecidas para cinodontes y arcosauromorfos (ver más arriba). No obstante, la identificación de un postcráneo característico de stahleckeriinos especializados, muy similar a *Stahleckeria potens*, como en el caso de CRILAR-Pv 82 y el ulna descripto por Mancuso e Irmis (2020), indica que este clado ya estaría presente en la Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión al menos en el Ladiniano.

8. CONCLUSIONES

En el presente trabajo de tesis se revisó la anatomía, taxonomía alfa, filogenia y bioestratigrafía de los dicinodontes Kannemeyeriiformes de la Formación Chañares.

Los objetivos específicos taxonómicos de esta tesis se concretaron mediante la examinación anatómica de primera mano de los holotipos de las tres especies nominales descritas para la unidad: *Dinodontosaurus platygnathus* Cox, 1968 (PULR-V 03), *Chanaria platyceps* Cox, 1968 (PULR-V 14) y *Dinodontosaurus brevirostris* Cox, 1968 (PULR-V 15), además de numerosos ejemplares publicados e inéditos. A su vez, se efectuaron comparaciones detalladas con los restantes taxones de Kannemeyeriiformes. Los resultados taxonómicos más importantes de este trabajo son la formulación de un nuevo esquema taxonómico para la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*, con la identificación de *Chanaria platyceps* Cox, 1968 y nov. gen. (= *Dinodontosaurus*) *brevirostris* Cox, 1968 como especies válidas, presentándose una descripción detallada de cada una de ellas. Esto refuerza la idea de una mayor diversidad taxonómica dentro de la Formación Chañares de lo propuesto por las revisiones más recientes (Lucas y Harris, 1996; Kammerer y Ordoñez, 2021). Asimismo, se corroboró la presencia de una asociación de stahleckeriinos en la ZA de *Tarjadia*, con afinidades muy marcadas con *Stahleckeria potens*.

Para el análisis filogenético principal se llevó a cabo un abordaje combinado, con una búsqueda con pesos iguales combinada con un análisis de sensibilidad con pesos implicados. La topología general de los Kannemeyeriiformes obtenida es similar a las hipótesis filogenéticas previas, con un conjunto de formas tempranamente divergentes (históricamente denominadas “shansiodóntidos”) y dos grandes clados hermanos: los Kannemeyeriidae por un lado, y por el otro un gran clado del cual Stahleckeriidae es el grupo más anidado, y que en esta tesis es denominado Nov. Clado 1. Al igual que resultados previos, se reconoció a Stahleckeriidae subdividida en Placeriinae y Stahleckeriinae. En cuanto a los taxones reconocidos en esta tesis, *Chanaria platyceps* es recuperado profundamente anidado en Stahleckeriinae. Por su parte, nov. gen. *brevirostris* se ubica en una posición más basal, ya sea cercano a los “shansiodóntidos” (pesos iguales) o como el taxón más tempranamente divergente del Nov. Clado 1 (pesos implicados), lo que difiere de su posición previa como taxón hermano de *Dinodontosaurus tener*. Producto de un estudio detallado de la matriz de datos, previo a realizar el análisis filogenético, se detectaron problemáticas en la estructura de la matriz, entre las que se encuentran la falta de estandarización de los caracteres continuos y la combinación de estados neomórficos y transformacionales dentro de un mismo carácter discreto. El tratamiento implementado para resolver estos conflictos implicó el reescalado de algunos caracteres continuos y la reformulación y recodificación de varios caracteres. Esto tuvo incidencia en los resultados finales, e indica que los futuros abordajes a la filogenia de Anomodontia deben considerar estas problemáticas metodológicas.

A la par que el análisis principal, se llevó a cabo un análisis exploratorio para evaluar la posición de PULR-V 144, un espécimen enigmático con un mosaico de características propias y otras compartidas con nov. gen. *brevirostris* y *Chanaria platyceps*. Los resultados obtenidos recuperan a estos tres terminales en la base del Nov Clado 1, integrando el grupo *stem* por fuera de *Stahleckeriidae*. A su vez, la topología de distintos de sectores de la filogenia resultó modificada en relación al análisis filogenético principal, resaltando la inestabilidad de la matriz de Anomodontia ante distintas condiciones de análisis.

En el marco de la comparación taxonómica con los Kannemeyeriiformes de la Secuencia Pinheiros-Chiniquá, se realizó una exploración preliminar de la variación morfológica en una muestra de ejemplares putativos de *Dinodontosaurus tener*. Como resultado de esto, se identificaron una serie de patrones morfológicos, conspicuos a pesar de diferentes clases de tamaño y estilos de deformación. Esto llevó a la definición de una serie de tres morfotipos, que se proponen como hipótesis de partida para futuras investigaciones sobre la taxonomía alfa de los Kannemeyeriiformes de la ZA de *Dinodontosaurus*.

A continuación, se detallan brevemente las conclusiones alcanzadas para cada una de las hipótesis planteadas en este trabajo:

1. **Hipótesis taxonómicas:**

- **Existen al menos tres morfotipos de Kannemeyeriiformes en la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*, representados por las especies nominales *Chanaria platyceps* Cox, 1968, *Dinodontosaurus brevirostris* Cox, 1968 y *Dinodontosaurus platygnathus*, Cox, 1968.**

La examinación de los ejemplares de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*, asignados por autores previos a *Dinodontosaurus brevirostris*, lleva al rechazo de esta hipótesis. Esto se debe a la falta de características diagnosticas en el holotipo de *Dinodontosaurus platygnathus* Cox, 1968 (PULR-V 03), debido a su naturaleza fragmentaria y pobremente preservada.

Sin embargo, las otras dos especies nominales son reconocidas como válidas, indicando una mayor diversidad taxonómica que la propuesta por autores previos (por ej., Lucas y Harris, 1996; Kammerer y Ordoñez, 2021). Por un lado, se revalida el género y especie *Chanaria platyceps* Cox, 1968. En el caso de *Dinodontosaurus brevirostris* Cox, 1968, se lo reconoce como una especie válida pero se propone su transferencia a un nuevo género pendiente de nominación, dando como resultado la nueva combinación nov gen. *brevirostris* (Cox, 1968).

Entre las características diagnósticas de *Chanaria platyceps* destacan una región preorbital alargada y con un borde dorsal suavemente inclinado, crestas palatales anteriores expuestas en vista lateral, un proceso caniniforme y colmillos dirigidos anteroventralmente, un fuerte refuerzo o *buttress*

caniniforme, proceso temporal del postorbital extremadamente corto, un arco zigomático marcadamente inclinado posterodorsalmente (ocultando la barra intertemporal en vista lateral), un escamoso sin una extensión posterior marcada y un occipucio relativamente plano con el borde dorsal mayormente recto. La diagnosis de nov gen. *brevirostris* incluye una región preorbital muy corta y con un perfil semicircular, un proceso caniniforme y colmillo orientados verticalmente, una muesca o *notch* en el contacto premaxilar-nasal, un arco zigomático horizontal o subhorizontal, un escamoso bien extendido posteriormente y un occipucio bien extendido posteriormente y con el borde dorsal inclinado lateralmente en forma de “techo a dos aguas”.

En el caso de PULR-V 03, es referido tentativamente a cf. *Chanaria platyceps* en base a semejanzas en el basicráneo y principalmente en la anatomía mandibular.

- **Los especímenes de Kannemeyeriiformes no-stahleckeriinos de la ZA de *Tarjadia* de la Formación Chañares, tentativamente referidos a *Dinodontosaurus*, representan morfotipos distintos a los de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*.**

Esta hipótesis no se pudo testear debido al estado fragmentario de los Kannemeyeriiformes de la ZA de *Tarjadia*. El ejemplar craneano mejor preservado de esta asociación, CRILAR-Pv 554, está muy pobremente preservado, y su estudio anatómico no permitió extraer información con importancia taxonómica para compararlo con los especímenes de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* y con otros Kannemeyeriiformes. Por lo tanto, es considerado Kannemeyeriiformes indet. La resolución taxonómica de los dicinodontes de esta asociación, con la excepción del postcráneo de stahleckeriinos, queda pendiente de futuros estudios.

- **El género *Stahleckeria* está presente en la Formación Chañares.**

La evidencia disponible hasta el momento lleva a rechazar esta hipótesis. Aún no se han encontrado en ninguna de las Biozonas de la Formación Chañares elementos inequívocos que se ajusten a la diagnosis de *Stahleckeria* de Kammerer y Ordoñez (2021), basada estrictamente en la anatomía craneana. Los resultados del estudio anatómico y taxonómico de CRILAR-Pv 82 de la Formación Chañares indican una gran similitud con la anatomía postcraneana conocida de *Stahleckeria potens* de la Secuencia Pinheiros-Chiniquá de Brasil, aunque la falta de material craneano informativo impide una determinación taxonómica inequívoca a nivel de género y especie. A esto se suman los resultados del análisis filogenético, en los que *Chanaria platyceps* se posiciona como un stahleckeriino y, por lo tanto, un pariente cercano de *Stahleckeria*, aunque su postcráneo aún es desconocido.

Sin embargo, es importante destacar que, independientemente de la incerteza respecto a la presencia inequívoca de *Stahleckeria*, la escápula, esternón e ilion de CRILAR-Pv 82 se corresponde

con la morfología observada en los miembros del clado *Stahleckeriinae*, al igual que los únicos elementos postcraneos descritos previamente para la Formación Chañares (MCZ-VPRA 3459 y CRILAR-Pv 602). En el caso de CRILAR-Pv 82, su procedencia precisa en la ZA de *Tarjadia* permite incorporar a los *Stahleckeriinae* dentro del contenido faunístico de esta asociación, indicando que su presencia en la Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión se remonta al menos hasta el Ladiniano tardío.

2. Hipótesis filogenética

- El género *Dinodontosaurus* Romer, 1943, incluyendo a las especies *Dinodontosaurus tener* y *Dinodontosaurus brevirostris* no es monofilético.

De acuerdo con el análisis filogenético de esta tesis esta hipótesis es aceptada, ya que el género *Dinodontosaurus*, de acuerdo con el esquema taxonómico de Kammerer y Ordoñez (2021), no forma un grupo monofilético en ninguna de las topologías resultantes. En dichos resultados, *Dinodontosaurus tener* es recuperado en su posición habitual como *stem* de *Stahleckeriidae*, pero *Dinodontosaurus brevirostris* es descompuesto en dos taxones filogenéticamente distantes a *D. tener*: *Chanaria platyceps* ocupa una posición profundamente anidada en *Stahleckeriinae*, y nov. gen. *brevirostris* es recuperado como un *Kannemeyeriiforme* tempranamente divergente (en el análisis bajo pesos iguales) o como el miembro más tempranamente divergente del linaje que conduce a *Stahleckeriidae* (=Nov. Clado 1).

3. Hipótesis bioestratigráfica

- Los *Kannemeyeriiformes* de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* constituyen taxones endémicos de la Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, sin afinidad a nivel genérico y de especie con los dicinodontes de la Secuencia Pinheiros-Chiniquá, previamente asignados a *Dinodontosaurus*.

La interpretación de los resultados taxonómicos y filogenéticos permiten aceptar esta hipótesis. Con la revalidación de *Chanaria platyceps*, y la transferencia de *Dinodontosaurus brevirostris* a un nuevo género, la presencia del género *Dinodontosaurus* en la Formación Chañares pierde sustento, descartándose de esta forma un elemento crucial de correlación bioestratigráfica con la Secuencia Pinheiros-Chiniquá de Brasil. Si bien esto no tiene incidencia en las correlaciones robustas en base a cinodontes y arcosauromorfos, una integración rigurosa de los *Kannemeyeriiformes* en este esquema bioestratigráfico dependerá de la futura corroboración de la presencia de *Stahleckeria* en la Formación Chañares, y de un intenso trabajo taxonómico con los materiales de *D. tener* de la Secuencia Pinheiros-Chiniquá.

Los resultados de esta tesis doctoral contribuyen a mejorar la comprensión de uno de los grupos de tetrápodos menos estudiados en términos taxonómicos de la Formación Chañares. La actualización de la taxonomía alfa de la fauna clásica de dicinodontes de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*, con diagnósis y descripciones detalladas, proporciona un marco comparativo sólido para otras problemáticas, tanto de la misma Formación (por ej., el estudio de los ejemplares de la infrayacente ZA de *Tarjadia*) como de unidades correlacionables (por ej., ZA de *Dinodontosaurus*, el Miembro Lifua superior, el tope de la Formación Omingonde superior, Formación Ntawere superior). Como se destacó a lo largo de este trabajo, la resolución de la problemática de *Dinodontosaurus* requiere esfuerzos a gran escala y un intenso trabajo. En este sentido, las perspectivas futuras incluyen la colecta de nuevos ejemplares en el campo y la preparación del abundante material colectado durante años por parte del equipo de trabajo del autor.

Asimismo, se remarca la suma importancia de una revisión de primera mano de los dicinodontes de la Secuencia Pinheiros-Chiniquá, especialmente en lo que respecta al estatus de *Dinodontosaurus tener*.

BIBLIOGRAFÍA

- Abdala, F. 2018. Origen y evolución de Synapsida y origen de Mammalia. En: Montero, R., Autino, A.G. (Eds.), *Sistemática y filogenia de los vertebrados, con énfasis en la fauna argentina* (3ª edición). Editorial independiente, San Miguel de Tucumán, Argentina. 422-428
- Abdala, F., Sa-Teixeira, A. M. 2004. A traversodontid cynodont of African affinity in the South American Triassic. *Palaeontologia africana*, 40, 11-22.
- Abdala, F., Smith, R.M. 2009. A Middle Triassic cynodont fauna from Namibia and its implications for the biogeography of Gondwana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(3), 837-851.
- Abdala, F., Hancox, P. J., Neveling, J. 2005. Cynodonts from the uppermost Burgersdorp Formation, South Africa, and their bearing on the biostratigraphy and correlation of the Triassic *Cynognathus* Assemblage Zone. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(1), 192-199.
- Abdala F., Rubidge B.S., van den Heever J. 2008. The oldest therocephalians (Therapsida, Eutheriodonta) and the early diversification of Therapsida. *Palaeontology* 51: 1001-1024.
- Abdala, F., Marsicano, C.A., Smith, R.M., Swart, R. 2013. Strengthening western gondwanan correlations: a Brazilian dicynodont (Synapsida, Anomodontia) in the middle Triassic of Namibia. *Gondwana Research*, 23(3), 1151-1162.
- Abdala, F., Gaetano, L.C., Martinelli, A.G., Soares, M.B., Hancox, P.J., Rubidge, B.S. 2020. Non-mammaliaform cynodonts from western Gondwana and the significance of Argentinean forms in enhancing understanding of the group. *Journal of South American Earth Sciences*, 104, 102884.
- Allin, E.F. (1975). Evolution of the mammalian middle ear. *Journal of Morphology*, 147(4), 403–437.
- Angielczyk, K.D. 2001. Preliminary phylogenetic analysis and stratigraphic congruence of the dicynodont anomodonts (Synapsida: Therapsida). *Palaeontologia Africana* 37:53–79.
- Angielczyk, K.D. 2004. Phylogenetic evidence for and implications of a dual origin of propaliny in anomodont therapsids (Synapsida). *Paleobiology*, 30(2), 268-296.
- Angielczyk, K.D. 2007. New specimens of the Tanzanian dicynodont “*Cryptocynodon*” *parringtoni* von Huene, 1942 (Therapsida, Anomodontia), with an expanded analysis of Permian dicynodont phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27:116–131.
- Angielczyk, K. D., Kammerer, CF. 2017. The cranial morphology, phylogenetic position and biogeography of the upper Permian dicynodont *Compsodon helmoedi* van Hoepen (Therapsida, Anomodontia). *Papers in Palaeontology*, 3(4), 513–545.

Angielczyk, K.D., Kammerer, C.F. 2018. Non-mammalian synapsids: the deep roots of the mammalian family tree. En: Asher R.J. y Zacos, F.E., *Mammalian Evolution, Diversity and Systematics* (117–198). De Gruyter.

Angielczyk, K.D., Kurkin., A.A. 2003. Phylogenetic analysis of Russian Permian dicynodonts (Therapsida: Anomodontia): implications for Permian biostratigraphy and Pangaeon biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society* 139:157–212.

Angielczyk, K.D., Rubidge, B.S. 2009. The Permian dicynodont *Colobodectes cluveri* (Therapsida, Anomodontia), with notes on its ontogeny and stratigraphic range in the Karoo Basin, South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(4), 1162-1173.

Angielczyk, K.D., B.S. Rubidge. 2010. A new pylaecephalid dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the *Tapinocephalus* Assemblage Zone, Karoo Basin, Middle Permian of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30:1396–1409.

Angielczyk, K.D., Rubidge, B.S. 2013. Skeletal morphology, phylogenetic relationships and stratigraphic range of *Eosimops newtoni* Broom, 1921, a pylaecephalid dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the middle Permian of South Africa. *Journal of Systematic Palaeontology*, 11(2), 191-231.

Angielczyk, K.D., Walsh, M.L. 2008. Patterns in the evolution of nares size and secondary palate length in anomodont therapsids (Synapsida): implications for hypoxia as a cause of end-Permian tetrapod extinctions. *Journal of Paleontology*, 82(3), 528-542.

Angielczyk, K.D., Steyer, J.S., Sidor, C.A., Smith, R.M., Whatley, R.L., Tolan, S. 2014. Permian and Triassic dicynodont (Therapsida: Anomodontia) faunas of the Luangwa Basin, Zambia: taxonomic update and implications for dicynodont biogeography and biostratigraphy. En: Kammerer, C.F., Angielczyk, K.D., and Fröbisch, J. (Eds.), Early evolutionary history of the Synapsida. Springer, Dordrecht, 93-138.

Angielczyk, K.D., Rubidge, B.S., Day, M.O., Lin, F. 2016. A reevaluation of *Brachyprosopus broomi* and *Chelydontops altidentalis*, dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) from the middle Permian *Tapinocephalus* Assemblage Zone of the Karoo Basin, South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36(2), e1078342.

Angielczyk, K.D., Hancox, P.J., Nabavizadeh, A. 2017. A redescription of the Triassic kannemeyeriiform dicynodont *Sangusaurus* (Therapsida, Anomodontia), with an analysis of its feeding system. En: C. A. Sidor and S. J. Nesbitt (eds.), Vertebrate and Climatic Evolution in the Triassic Rift Basins of Tanzania and Zambia. Society of Vertebrate Paleontology Memoir 17. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37(sup1), 189–227.

Angielczyk, K.D., Liu J, Yang, W.. 2021. A redescription of *Kunpania scopulosa*, a bidentalian dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the ?Guadalupian of northwestern China. *Journal of Vertebrate Paleontology* 2021;41:e1922428.

Angielczyk, K.D., Benoit, J., Rubidge, B.S. 2021. A new tusked cistecephalid dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the upper Permian upper Madumabisa Mudstone formation, Luangwa Basin, Zambia. *Papers in Palaeontology*, 7(1), 405-446.

Angielczyk, K.D., Peacock, B.R., Smith, R.M. 2023. The mandible of *Compsodon helmoedi* (Therapsida: Anomodontia), with new records from the Ruhuhu Basin, Tanzania. *Palaeontologica Africana* 2023;56:88–102.

Araújo, D.C. 1981. Sobre a presença de *Chanaria* na Formação Santa Maria (Triássico do Brasil). En: Anais do II Congresso Latino-Americano de Paleontologia (Porto Alegre), p. 307-319.

Araújo D.C., Gonzaga T.D. 1980. Uma nova espécie de *Jachaleria* (Therapsida, Dicynodontia) do Triássico do Brasil. En: Actas Del II Congreso Argentino De Paleontología Y Bioestratigrafia y I Congreso Latinoamericano de Paleontología, Buenos Aires, 159-174.

Arcucci, A. 1991. Un nuevo Proterochampsidae (Reptilia-Archosauriformes) de la fauna local de Los Chañares (Triásico Medio), La Rioja, Argentina. *Ameghiniana*, 27, 365-378.

Arcucci, A.B., Marsicano, C.A., Caselli, A.T. 2004. Tetrapod association and palaeoenvironment of the Los Colorados Formation (Argentina): a significant sample from Western Gondwana at the end of the Triassic. *Geobios*, 37(5), 557-568.

Bandyopadhyay, S. 1988. A kannemeyeriid dicynodont from the Middle Triassic Yerrapalli Formation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 320(1198), 185-233. <https://doi.org/10.1098/rstb.1988.0072>

Barberena, M.C. 1977. Bioestratigrafia preliminar da formação Santa Maria. *Pesquisas em Geociências*, 7(7), 111-129.

Barberena, M. 1981. Uma nova espécie de *Massetognathus* (*Massetognathus ochagaviae*, sp. nov.) da Formação Santa Maria, Triássico do Rio Grande do Sul. *Pesquisas em Geociências*, 14(14), 181-195.

Benoit, J., Angielczyk, K.D., Miyamae, J.A., Manger, P., Fernandez, V., Rubidge, B. 2018. Evolution of facial innervation in anomodont therapsids (Synapsida): Insights from X-ray computerized microtomography. *Journal of Morphology*, 279(5), 673–701.

Bernárdez, S.C.S., Limarino, C.O., Marenssi, S.A., Ciccioli, P.L. 2023. Short note. A new U-PB age for the Talampaya Formation: Stratigraphic and paleoclimatic implications. *Journal of South American Earth Sciences*, 128, 104492.

Bishop, P.J., Pierce, S.E. 2024a. The fossil record of appendicular muscle evolution in Synapsida on the line to mammals: Part I—Forelimb. *The Anatomical Record*, 307(5), 1764-1825.

- Bishop, P.J., Pierce, S.E. 2024b. The fossil record of appendicular muscle evolution in Synapsida on the line to mammals: Part II—Hindlimb. *The Anatomical Record*, 307(5), 1826-1896.
- Bonaparte, J.F. 1965. Sobre nuevos terápsidos Triásicos hallados en el centro de la Provincia de Mendoza, Argentina. *Acta Geologica Lilloana*, 8:91-100
- Bonaparte, J.F. 1966. Una nueva fauna “triásica” de Argentina (Therapsida: Cynodontia, Dicynodontia). Consideraciones filogenéticas y paleobiogeográficas. *Ameghiniana*, 4(8), 243–296.
- Bonaparte, J.F. 1967. Comentario sobre la ‘Formación Chanares’ de la cuenca triásica de Ischigualasto-Villa Unión (San Juan-La Rioja). *Acta Geológica Lilloana*, 9, 115-119.
- Bonaparte, J.F. 1969. Dos nuevas “faunas” de reptiles triásicos de Argentina. 1st International IUGS Symposium of Gondwana. Mar del Plata, 283–306.
- Bonaparte, J.F., 1970. Annotated list of the South American triassic tetrapods. En: Houghton, S.H. (Ed.), Second Gondwana Symposium. Proceedings and Papers, 665–682. Pretoria.
- Bonaparte, J.F. 1981. Nota sobre una nueva fauna del Triásico Inferior del Sur de Mendoza, Argentina, correspondiente a la zona de *Lystrosaurus* (Dicynodontia-Proterosuchia). Anais Congreso Latino-Americano de Paleontología, 277–288.
- Boos, A.D.S., Kammerer, C.F., Schultz, C.L., Soares, M.B. Ilha, A.L.R. 2016. A new dicynodont (Therapsida: Anomodontia) from the Permian of southern Brazil and its implications for bidentalian origins. PLoS ONE 11(5): e0155000.
- Botha, J., Smith, R.M. 2020. Biostratigraphy of the *Lystrosaurus declivis* Assemblage Zone (Beaufort Group, Karoo Supergroup), South Africa. *South African Journal of Geology* 2020, 123(2), 207-216.
- Brocklehurst, N., Kammerer, C.F., Fröbisch, J., 2013. The early evolution of synapsids, and the influence of sampling on their fossil record. *Paleobiology*, 39(3), 470-490.
- Broom, R. 1905. On the use of the term Anomodontia. *Records of the Albany Museum*, 1(4), 266-269.
- Broom, R. 1913. On some new genera and species of dicynodont reptiles, with notes on a few others. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 32, 441–457.
- Camp, C.L., Welles S.P. 1956. Triassic dicynodont reptiles. Part 1. The North American genus *Placerias*. *Memoirs of the University of California*, 13, 305-348.
- Carroll, R.L. 1964. The earliest reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 45(304), 61-83.

Castanhinha, R., Araújo, R., Júnior, L.C., Angielczyk, K.D., Martins, G.G., Martins, R.M.S, Chaouiya, C., Beckmann, F., Wilde, F. 2013. Bringing dicynodonts back to life: paleobiology and anatomy of a new emydopoid genus from the Upper Permian of Mozambique. *PLoS One*, 8(12), e80974.

Cisneros, J.C., Abdala, F., Rubidge, B.S., Dentzien-Dias, P.C., Bueno, A.D.O. 2011. Dental occlusion in a 260-million-year-old therapsid with saber canines from the Permian of Brazil. *Science*, 331(6024), 1603-1605.

Cisneros, J.C., Abdala, F., Jashashvili, T., de Oliveira Bueno, A., Dentzien-Dias, P. 2015. *Tiarajudens eccentricus* and *Anomocephalus africanus*, two bizarre anomodonts (Synapsida, Therapsida) with dental occlusion from the Permian of Gondwana. *Royal Society open science*, 2(7), 150090.

Cluver, M.A. 1971. The cranial morphology of the dicynodont genus *Lystrosaurus*. *Annals of the South African Museum* 56:155–274

Cluver, M.A. 1978. The skeleton of the mammal-like reptile *Cistecephalus* with evidence for a fossorial mode of life.

Cluver, M.A., King, G.M. 1983. A reassessment of the relationships of Permian Dicynodontia (Reptilia, Therapsida) and a new classification of dicynodonts. *Annals of the South African Museum* 91:195– 273.

Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L., Fan, J.X. 2013. The ICS international chronostratigraphic chart. *Episodes*, 36(3), 199-204.

Cox, C.B. 1959. On the anatomy of a new dicynodont genus with evidence of the position of the tympanum. *Proceedings of the Zoological Society of London* 132, 3, 321-367.

Cox, C.B. 1962. Preliminary diagnosis of *Ischigualastia*, a new genus of dicynodont from Argentina. *Breviora* 156, 8-9.

Cox, C.B. 1965. New Triassic dicynodonts from South America, their origins and relationships. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 248, 457–514.

Cox, C.B. 1968. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. IV. The dicynodont fauna. *Breviora* 295, 1–27.

Cox, C.B. 1969. Two new dicynodonts from the Triassic Ntawere Formation, Zambia. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology Series)*, 17 (6), 257–294.

Cox, C.B. 1998. The jaw function and adaptive radiation of the dicynodont mammal-like reptiles of the Karoo basin of South Africa. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 122(1-2), 349-384.

- Cox, C.B., Angielczyk, K.D. 2015. A new endothiodont dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the Permian Ruhuhu Formation (Songea Group) of Tanzania and its feeding system. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35(4), e935388.
- Cox, C.B., Li, J. 1983. A new genus of Triassic dicynodont from East Africa and its classification. *Palaeontology* 26, 389-406.
- Crompton, A.W., Hotton III, N. 1967. Functional morphology of the masticatory apparatus of two dicynodonts (Reptilia, Therapsida). *Postilla*, 109, 1-51.
- Cruickshank, A.R.I. 1967. A new dicynodont genus from the Manda Formation of Tanzania (Tanganyika). *Journal of Zoology*, 153(2), 163-208.
- Damiani, R., Vasconcelos, C., Renaut, A., Hancox, J., Yates, A. 2007. *Dolichuranus primaevus* (Therapsida: Anomodontia) from the Middle Triassic of Namibia and its phylogenetic relationships. *Palaeontology*, 50(6), 1531-1546.
- Danilov, A.I. 1971. A new dicynodont from the Middle Triassic of southern Cisuralia. *Paleontological Journal*, 5, 265-268.
- Davies, S.J., Gibling, M.R., Rygel, M.C., Calder, J.H., Skilliter, D.M. 2005. The Pennsylvanian Joggins Formation of Nova Scotia: sedimentological log and stratigraphic framework of the historic fossil cliffs. *Atlantic Geology*, 41(2), 87-102.
- Day, M.O., Rubidge, B.S. 2020. Biostratigraphy of the *Tapinocephalus* Assemblage Zone (Beaufort group, Karoo Supergroup), South Africa. *South African Journal of Geology* 2020, 123(2), 149-164.
- de la Mota, H. 1946. Estudios geológicos en el cerro Bola al sur de Villa Unión, Departamento General Lavalle, La Rioja. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata.
- de Queiroz, K., Cantino, P. 2020. International Code of Phylogenetic Nomenclature (PhyloCode) (1st ed.). CRC Press.
- Desojo, J.B., Ezcurra, M.D., Schultz, C.L. 2011. An unusual new archosauriform from the Middle–Late Triassic of southern Brazil and the monophyly of Doswelliidae. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 161(4), 839-871.
- Desojo, J.B., Fiorelli, L.E., Ezcurra, M.D., Martinelli, A.G., Ramezani, J., Da Rosa, A.A., von Baczko, M.B., Trotteyn, M.J., Montefeltro, F.C., Ezpeleta, M., 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), 12782.

- Desojo, J.B., Von Baczko, B., Rauhut, O.W.M. 2020. Anatomy, taxonomy and phylogenetic relationships of *Prestosuchus chiniquensis* (Archosauria: Pseudosuchia) from the original collection of von Huene, Middle-Late Triassic of southern Brazil. *Palaeontologia Electronica*, 23, a04.
- DeFauw, S.L. 1993. The Pangean dicynodont *Rechnisaurus* from the Triassic of Argentina. In: Lucas, S.G., Morales (Eds.), En: The Nonmarine Triassic. New Mexico Museum Nat. History Sci. Bull.
- Domnanovich, N. S. 2010. *Revisión de los dicinodontes kannemeyéridos (Amniota, Therapsida) de Argentina, relaciones filogenéticas e implicancias paleobiogeográficas*. [Tesis Doctoral]. Universidad Nacional de Buenos Aires.
- Domnanovich, N.S., Marsicano, C.A., 2012. The Triassic dicynodont *Vinceria* (Therapsida, Anomodontia) from Argentina and a discussion on basal Kannemeyeriiformes. *Geobios*, 45(2), 173-186
- Duhamel, A., Benoit, J., Wynd, B., Wright, A.M., Rubidge, B. 2024. Redescription of three basal anomodonts: a phylogenetic reassessment of the holotype of *Eodicynodon oelofseni* (NMQR 2913). *Frontiers in Earth Science*, 11, 1220341.
- Dutuit, J.M. 1988. Ostéologie crânienne et ses enseignements, apports géologique et paléocéologique, de *Moghreberia nmachouensis*, Dicynodonte (Reptilia, Therapsida) du Trias supérieur marocain. *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle. Section C, Sciences de la terre, paléontologie, géologie, minéralogie*, 10(3), 227-285.
- Escobar, J.A., Martinelli, A.G., Ezcurra, M.D., Fiorelli, L.E., Desojo, J.B. 2021. A new stahleckeriid dicynodont record from the late Ladinian-?early Carnian levels of the Chañares Formation (Ischigualasto-Villa Unión Basin) of northwestern Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 109, 103275.
- Escobar, J.A., Martinelli, A.G., Ezcurra, M.D., Fiorelli, L.E., Von Baczko, M.B., Novas, F.E., Desojo, J.B. 2023. A Reassessment of the mandibular anatomy of *Dinodontosaurus brevirostris* (Synapsida, Dicynodontia) from the Ladinian–Early Carnian Chañares Formation (Northwestern Argentina), and its taxonomic and phylogenetic significance. *Ameghiniana*, 60(2), 178-201.
- Ewer, R.F. 1961. The anatomy of the anomodont *Daptocephalus leoniceps* (Owen). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 136(3), 375–402.
- Ezcurra, M.D. 2024. Exploring the effects of weighting against homoplasy in genealogies of palaeontological phylogenetic matrices. *Cladistics*, 40(3), 242-281.
- Ezcurra, M.D., Martinelli, A.G., Fiorelli, L.E., Da-Rosa, A.A., Desojo, J.B. 2015. Archosauromorph remains from the Tarjados Formation (Early—Middle Triassic, NW Argentina). *Ameghiniana*, 52(5), 475-486.

Ezcurra, M.D., Fiorelli, L.E., Martinelli, A.G., Rocher, S., von Baczko, M.B., Ezpeleta, M., Taborda, J.R.A., Hechenleitner, E.M., Trotteyn, M. J., Desojo, J. B. 2017. Deep faunistic turnovers preceded the rise of dinosaurs in southwestern Pangaea. *Nature Ecology & Evolution*, 1(10), 1477-1483.

Ezcurra, M.D., Fiorelli, L.E., Trotteyn, M.J., Martinelli, A.G., Desojo, J.B. 2020. The rhynchosaur record, including a new stenaulorhynchine taxon, from the Chañares Formation (upper Ladinian–? lowermost Carnian levels) of La Rioja Province, north-western Argentina. *Journal of Systematic Palaeontology*, 18(23), 1907-1938.

Ezcurra, M.D., Fiorelli, L.E., Trotteyn, M.J., Martinelli, A.G., Desojo, J.B. 2021. The rhynchosaur record, including a new stenaulorhynchine taxon, from the Chañares Formation (late Ladinian-?earliest Carnian) of La Rioja Province, northwestern Argentina. *Journal of Systematic Palaeontology*, 18, 1907–1938.

Fiorelli, L.E., Ezcurra, M.D., Hechenleitner, E.M., Argañaraz, E., Taborda, J.R.A., Trotteyn, M.J., von Baczko, M.B., Desojo, J.B. 2013. The oldest known communal latrines provide evidence of gregarism in Triassic megaherbivores. *Scientific Reports*, 3(1), 3348.

Fiorelli, L.E., Rocher, S., Martinelli, A.G., Ezcurra, M.D., Hechenleitner, E.M., Ezpeleta, M. 2018. Tetrapod burrows from the Middle–Upper Triassic Chañares Formation (La Rioja, Argentina) and its palaeoecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 496, 85–102.

Ford, D.P., Benson, R.B. 2020. The phylogeny of early amniotes and the affinities of Parareptilia and Varanopidae. *Nature Ecology & Evolution*, 4(1), 57-65.

Fröbisch, J., 2006. Locomotion in derived dicynodonts (Synapsida, Anomodontia): a functional analysis of the pelvic girdle and hind limb of *Tetragonias njalilus*. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 43(9), 1297-1308.

Fröbisch, J. 2009. Composition and similarity of global anomodont-bearing tetrapod faunas. *Earth-Science Reviews*, 95(3), 119-157.

Fröbisch, J., Reisz, R.R. 2008. A new species of *Emydops* (Synapsida, Anomodontia) and a discussion of dental variability and pathology in dicynodonts. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(3), 770-787.

Fröbisch, J., Reisz, R.R. 2009. The Late Permian herbivore *Suminia* and the early evolution of arboreality in terrestrial vertebrate ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1673), 3611-3618.

Fröbisch, J., Reisz, R.R. 2011. The postcranial anatomy of *Suminia getmanovi* (Synapsida: Anomodontia), the earliest known arboreal tetrapod. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 162(3), 661-698.

Gaetano, L.C., Mocke, H., Abdala, F. 2018. The postcranial anatomy of *Diademodon tetragonus* (Cynodontia, Cynognathia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 38(3), e1451872.

- George, H., Kammerer, C.F., Foffa, D., Clark, N.D., Brusatte, S.L. 2024. Micro-CT data reveal new information on the craniomandibular and neuroanatomy of the dicynodont *Gordonia* (Therapsida: Anomodontia) from the late Permian of Scotland. *Zoological Journal of the Linnean Society*, zlae065.
- Goloboff, P.A., Morales, M.E. 2023. TNT version 1.6, with a graphical interface for MacOS and Linux, including new routines in parallel. *Cladistics*, 39(2), 144-153.
- Goloboff, P.A., Mattoni, C.I., Quinteros, A.S. 2006. Continuous characters analyzed as such. *Cladistics*, 22(6), 589-601.
- Goloboff, P.A., Carpenter, J.M., Arias, J.S., Esquivel, D.R.M. 2008. Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics*, 24(5), 758-773.
- Gouiric-Cavalli, S., Desojo, J.B., Ezcurra, M.D., Fiorelli, L.E., Martinelli, A.G. 2017. First fish remains from the earliest Late Triassic of the Chañares Formation (La Rioja, Argentina) and their paleobiogeographic implications. *Ameghiniana*, 54(2), 137-150.
- Govender, R., Yates, A. 2009. Dicynodont postcrania from the Triassic of Namibia and their implication for the systematics of Kannemeyeriiforme dicynodonts. *Palaeontologia africana*, 44, 41-57.
- Govender, R., Hancox, P.J., Yates, A.M., 2008. Re-evaluation of the postcranial skeleton of the Triassic dicynodont *Kannemeyeria simocephalus* from the *Cynognathus* Assemblage Zone (Subzone B) of South Africa. *Palaeontologia africana*, 43, 19-37.
- Griffin, C.T., Angielczyk, K.D. 2019. The evolution of the dicynodont sacrum: constraint and innovation in the synapsid axial column. *Paleobiology*, 45(1), 201-220.
- Guignard, M.L., Martinelli, A.G. Soares, M.B. 2019. The postcranial anatomy of *Brasilodon quadrangularis* and the acquisition of mammaliaform traits among non-mammaliaform cynodonts. *PloS one*, 14(5), e0216672.
- Gulbranson, E.L., Ciccio, P.L., Montañez, I. P., Marensi, S.A., Limarino, C.O., Schmitz, M.D., Davydov, V. 2015. Paleoenvironments and age of the Talampaya Formation: The Permo-Triassic boundary in northwestern Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 63, 310–322.
- Hammer, W.R., Cosgriff, J.W., 1981. *Myosaurus gracilis*, an anomodont reptile from the Lower Triassic of Antarctica and South Africa. *Journal of Paleontology* 55 (2), 410–424.
- Hancox, P.J., Angielczyk, K.D., Rubidge, B.S. 2013. *Angonisaurus* and *Shansiodon*, dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) from subzone C of the *Cynognathus* Assemblage Zone (Middle Triassic) of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(3), 655-676.
- Hancox, P.J., Neveling, J. Rubidge, B.S. 2020. Biostratigraphy of the *Cynognathus* Assemblage Zone (Beaufort Group, Karoo Supergroup), South Africa. *South African Journal of Geology* 2020, 123(2), 217-238.

- Hieronimus, T.L., Witmer, L.M., Tanke, D.H., Currie, P.J. 2009. The facial integument of centrosaurine ceratopsids: Morphological and histological correlates of novel skin structures. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 292(9), 1370–1396.
- Hillenius, W. J. 2000. Septomaxilla of nonmammalian synapsids: soft-tissue correlates and a new functional interpretation. *Journal of morphology*, 245(1), 29-50.
- Hopson, J.A., Barghusen, H.R. 1986. An analysis of therapsid relationships. En: N. Hotton III, P.D. MacLean, J.J. Roth, y E. C. Roth. (eds.), *The Ecology and Biology of Mammal-Like Reptiles*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C, 83–106.
- Jasinoski, S., Chinsamy-Turan, A. 2012. Biological inferences of the cranial microstructure of the dicynodonts *Oudenodon* and *Lystrosaurus*. In *Forerunners of Mammals: Radiation, Histology, Biology*. (pp. 149-176). Indiana University Press.
- Jenkins, F. Jr, 1970. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VII. The postcranial skeleton of the traversodontid *Massetognathus pascuali* (Therapsida-Cynodontia). *Breviora* 352, 1–28.
- Kalandadze, N.N. 1970). [New Triassic kanemeyeriids from the South Ural region]. In K. K. Flerov (Ed.), [*Materials on Evolution of Terrestrial Vertebrates*] (pp. 51-57). Nauka Press. [in Russian]
- Kammerer, C.F., 2011. Systematics of the Anteosauria (Therapsida: Dinocephalia). *Journal of Systematic Palaeontology*, 9(2), 261-304.
- Kammerer, C.F. 2014. Theriodontia: Introduction. En: C.F. Kammerer, K.D. Angielczyk, J. Frobisch (Eds.), *Early Evolutionary History of the Synapsida*. Springer, Dordrecht. 165-169.
- Kammerer, C.F. 2018. The first skeletal evidence of a dicynodont from the lower Elliot Formation of South Africa. *Palaeontologia Africana*, 52, 102-128
- Kammerer, C.F. 2019a. Revision of the Tanzanian dicynodont *Dicynodon huenei* (Therapsida: Anomodontia) from the Permian Usili Formation. *PeerJ*, 7, e7420.
- Kammerer, C.F. 2019b. A new dicynodont (Anomodontia: Emydopoidea) from the terminal Permian of KwaZulu-Natal, South Africa. *Palaeontologia Africana*, 53, 179-191.
- Kammerer, C.F., Angielczyk, K.D. 2009. A proposed higher taxonomy of anomodont therapsids. *Zootaxa*, 2018(1), 1-24.
- Kammerer, C.F., Ordoñez, M. de los A. 2021. Dicynodonts (Therapsida: Anomodontia) of South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 108, 103171.

- Kammerer, C.F., Smith, R.M. 2017. An early geikiid dicynodont from the *Tropidostoma* Assemblage Zone (late Permian) of South Africa. *PeerJ*, 5, e2913.
- Kammerer, C.F., Flynn, J.J., Ranivoharimanana, L., Wyss, A.R. 2010. The first record of a probainognathian (Cynodontia: Chiniquodontidae) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(6), 1889-1894.
- Kammerer, C.F., Angielczyk, K.D., Fröbisch, J. 2011. A comprehensive taxonomic revision of *Dicynodon* (Therapsida, Anomodontia) and its implications for dicynodont phylogeny, biogeography, and biostratigraphy. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31(sup1), 1-158.
- Kammerer, C.F., Fröbisch, J., Angielczyk, K.D. 2013. On the validity and phylogenetic position of *Eubrachiosaurus browni*, a kannemeyeriiform dicynodont (Anomodontia) from Triassic North America. *PLOS ONE*, 8(5), e64203.
- Kammerer, C.F., Angielczyk, K.D., Fröbisch, J. 2016. Redescription of the geikiid *Pelanomodon* (Therapsida, Dicynodontia), with a reconsideration of 'Propelanomodon'. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36(1), e1030408.
- Kammerer, C.F., Angielczyk, K.D., Nesbitt, S.J. 2017. Novel hind limb morphology in a kannemeyeriiform dicynodont from the Manda Beds (Songea Group, Ruhuhu Basin) of Tanzania. En: C. A. Sidor and S. J. Nesbitt (eds.), *Vertebrate and Climatic Evolution in the Triassic Rift Basins of Tanzania and Zambia*. Society of Vertebrate Paleontology Memoir 17. *Journal of Vertebrate Paleontology* 37(6, Supplement), 178– 188
- Kammerer, C.F., Viglietti, P.A., Hancox, P.J., Butler, R.J., Choiniere, J.N., 2019. A new kannemeyeriiform dicynodont (*Ufudocyclops mukanelai*, gen. et sp. nov.) from Subzone C of the *Cynognathus* Assemblage Zone, Triassic of South Africa, with implications for biostratigraphic correlation with other African Triassic Faunas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 39 (2).
- Kemp, T. S. 2005. *The origin and evolution of mammals*. Oxford University Press, Oxford, U.K., 331 pp.
- Kemp, T.S. 2006. The origin and early radiation of the therapsid mammal-like reptiles: a palaeobiological hypothesis. *Journal of evolutionary biology*, 19(4), 1231-1247.
- Kent, D.V., Malnis, P.S., Colombi, C.E., Alcober, O.A., Martínez, R.N., 2014. Age constraints on the dispersal of dinosaurs in the Late Triassic from magnetostratigraphy of the Los Colorados Formation (Argentina). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(22), 7958-7963.
- Keyser, A. 1974. Evolutionary trends in Triassic Dicynodontia. *Palaeontologia Africana*, 17, 57-68.
- Keyser, A.W., Cruickshank, A.R.I. 1979. The origins and classification of Triassic dicynodonts. *South African Journal of Geology*, 82(1), 81-108.

Kokogián, D., Spalletti, L., Morel, E., Artabe, A., Martínez, R., Alcober, O., Milana, J., Zavattieri, A., Papú, O. 1999. Los depósitos continentales triásicos. En: Caminos, R. (Ed.) Geología Argentina. Secretaría de Minería, Servicio Geológico Argentino, Instituto de Geología y Recursos Minerales, Anales 29, 377–398.

Laaß, M. 2015. Virtual reconstruction and description of the cranial endocast of *Pristerodon mackayi* (Therapsida, Anomodontia). *Journal of Morphology*, 276(9), 1089–1099.

Laaß, M., Kaestner, A. 2017. Evidence for convergent evolution of a neocortex-like structure in a late Permian therapsid. *Journal of Morphology*, 278(8), 1033–1057.

Lacerda, M.B., De Franca, M.A., Schultz, C.L. 2018. A new erpetosuchid (Pseudosuchia, Archosauria) from the middle–late Triassic of southern Brazil. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 184(3), 804–824.

Langer M.C., Ribeiro A.M., Schultz C.L., Ferigolo J. 2007. The continental tetrapod bearing Triassic of south Brazil. *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science* 41, 201–218.

Laurin, M., Reisz, R.R. 1996. The osteology and relationships of *Tetraceratops insignis*, the oldest known therapsid. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(1), 95–102.

Lehman, J. P., 1961. Dicynodontia. En: J-P. Piveteau (Ed.), *Traité de Paléontologie*, VI, Mammifères, Vol 1: Origine Reptilienne Évolution. Masson et Cie, 287–351.

Liu, J. 2004. *Parakannemeyeria chengi* sp. nov. from Kelamayi Formation of Jimusar, Xinjiang. *Vertebrata Palasiatica*, 43(01), 77.

Liu, J. 2020. *Taoheodon baizhijuni*, gen. et sp. nov. (Anomodontia, Dicynodontioidea), from the upper Permian Sunjiagou Formation of China and its implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 40(1), e1762088.

Liu, J. 2021. The tetrapod fauna of the upper Permian Naobaogou Formation of China: 6. *Turfanodon juifengensis* sp. nov. (Dicynodontia). *PeerJ*, 9, e10854. <https://doi.org/10.7717/peerj.10854>

Liu, J. 2022. On kannemeyeriiform dicynodonts from the *Shaanbeikannemeyeria* Assemblage Zone of the Ordos Basin, China. *Vertebrata Palasiatica*, 60(3), 212–248.

Liu, J., Li, J.L. 2003. A new material of kannemeyerid from Xinjiang and the restudy of *Parakannemeyeria brevirostris*. *Vertebrata Palasiatica*, 41(2): 147–156.

Lucas, S.G. 1992. Case 2807: *Dinodontosaurus* Romer, 1943 (Reptilia, Synapsida): proposed conservation. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 49, 52–54.

Lucas, S.G., 1993. *Barysoma lenzii* (Synapsida: Dicynodontia) from the Middle Triassic of Brazil, a synonym of *Stahleckeria potens*. *Journal of Paleontology*, 67(2), 318–321.

- Lucas, S.G., 2002. A new dicynodont from the Triassic of Brazil and the tetrapod biochronology of the Brazilian Triassic. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 21, 131–141.
- Lucas, S.G., Harris, S.K. 1996. Taxonomic and biochronological significance of specimens of the Triassic dicynodont *Dinodontosaurus* Romer 1943 in the Tübingen collection. *Paläontologische Zeitschrift*, 70(3), 603–622.
- Machado, M., 1992. *Estudo taxonômico-populacional dos dicinodontes com presas do RS mediante o emprego da análise discriminante canônica (independente do tamanho)* [MSc thesis]: Porto Alegre, UFRGS, 126 p
- Macungo, Z., Benoit, J., Fernandez, V., Araújo, R.M. 2023. X-ray microcomputed and synchrotron tomographic analysis of the basicranial axis of emydopoid dicynodonts: implications for fossoriality and phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 198(1), 1–46.
- Maddison, W. P., Maddison, D.R. 2021. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.70 <http://www.mesquiteproject.org>
- Maisch, M.W. 2001. Observations on Karoo and Gondwana vertebrates. Part 2: a new skull-reconstruction of *Stahleckeria potens* von Huene, 1935 (Dicynodontia, Middle Triassic) and a reconsideration of kannemeyeriiform phylogeny. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 220, 127–152.
- Maisch, M.W. 2002. A new basal lystrosaurid dicynodont from the Upper Permian of South Africa. *Palaeontology* 45:343–359.
- Maisch, M.W. 2003. Lower jaw morphology and jaw adductor musculature of the giant Permian dicynodont *Rhachiocephalus* Seeley, 1898 (Therapsida) from the late Permian of Tanzania. *Geologica et Palaeontologica*, 37, 89–106.
- Maisch, M.W. 2021. An unusual historic dicynodont specimen (Therapsida: Dicynodontia) from the *Dinodontosaurus* Assemblage Zone of the Santa Maria Formation (Middle Triassic) of Rio Grande do Sul, Brazil. *PalZ*, 95(1), 129–144.
- Mancuso, A.C., Previtera, E. 2022. Bone diagenesis of tetrapods from the Middle Triassic Tarjados Formation: implication for depositional environment and palaeoclimate. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 102(1), 205–221.
- Mancuso, A.C., Gaetano, L.C., Leardi, J.M., Abdala, F., Arcucci, A.B. 2014. The Chañares Formation: A window to a Middle Triassic tetrapod community. *Lethaia*, 47(2), 244–265.
- Mancuso, A.C., Previtera, E., Benavente, C.A., Del Pino, S.H. 2017. Evidence of bacterial decay and early diagenesis in a partially articulated tetrapod from the Triassic Chañares Formation. *PALAIOS*, 32(6), 367–381.

- Mancuso, A.C., Irmis, R.B. 2020. A large-bodied stahleckeriine dicynodont (Synapsida, Anomodontia) from the Upper Triassic (Carnian) Chañares Formation (Argentina); new data for Triassic Gondwanan biogeography. *Ameghiniana*, 57(1), 45-57.
- Mann, A., Paterson, R.S. 2020. Cranial osteology and systematics of the enigmatic early ‘sail-backed’ synapsid *Echinerpeton intermedium* Reisz, 1972, and a review of the earliest ‘pelycosaur’. *Journal of Systematic Palaeontology*, 18(6), 529-539.
- Marsicano, C.A, Irmis, R.B., Mancuso, A.C., Mundil, R. Chemale, F. 2016. The precise temporal calibration of dinosaur origins. *Proceedings of the National Academy of Science*, 113, 509–513.
- Martinelli, A.G., Kammerer, C.F., Melo, T.P., Paes Neto, V.D., Ribeiro, A.M., Da-Rosa, Á.A.S., Schultz, C.L., Soares, M.B. 2017. The African cynodont *Aleodon* (Cynodontia, Probainognathia) in the Triassic of southern Brazil and its biostratigraphic significance. *PLoS ONE*, 12(6), e0177948.
- Martinelli, A.G., Escobar, J.A., Francischini, H., Kerber, L., Müller, R.T., Rubert, R., Schultz, C.L., Da-Rosa, Á.A. 2020. New record of a stahleckeriid dicynodont (Therapsida, Dicynodontia) from the Late Triassic of southern Brazil and biostratigraphic remarks on the *Riograndia* Assemblage Zone. *Historical Biology*, 1-10. Doi: 10.1080/08912963.2020.1850715
- Martinelli, A.G., Ezcurra, M.D., Fiorelli, L.E., Escobar, J.A., Von Baczko, M.B, Hechenleitner, M., Trotteyn, J., Desojo, J.B., 2023. The cynodont *Menadon* (Traversodontidae) in the Early Late Triassic of the Ischigualasto-Villa Unión Basin, NW Argentina: first record of a possible new faunal association in the upper Chañares Formation and its Gondwanan biostratigraphic implications. XXXVI Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, La Rioja, Argentina. Libro de Resúmenes.
- Martinelli, A.G., Ezcurra, M.D., Fiorelli, L.E., Escobar, J.A, Hechenleitner, E.M., von Baczko, M.B., Taborda, J.R.A., Desojo, J.B., 2024. A new early-diverging probainognathian cynodont and a revision of the occurrence of cf. *Aleodon* from the Chañares Formation, northwestern Argentina: New clues on the faunistic composition of the latest Middle–?earliest Late Triassic Tarjadia Assemblage Zone. *The Anatomical Record*, 307(4), 818–850.
- Martínez, R.N., Apaldetti, C., Alcober, O.A., Colombi, C.E., Sereno, P.C., Fernandez, E., Malnis, P.S., Correa, G.A., Abelin, D. 2013. Vertebrate succession in the Ischigualasto formation. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32: 10–30.
- Melchor, R.N. 2002. Formación Ischichuca: su distinción de las Formaciones Chañares y Los Rastros (Triásico, Norte de la cuenca Ischigualasto-Villa Unión), Argentina. En XV Congreso Geológico Argentino (pp. 690-693). Actas.
- Melo, T.P., Martinelli, A.G., Soares, M.B. 2017. A new gomphodont cynodont (Traversodontidae) from the Middle–Late Triassic Dinodontosaurus assemblage zone of the Santa Maria Supersequence, Brazil. *Palaeontology*, 60(4), 571-582.
- Melo, T.P., Martinelli, A.G., Soares, M.B. 2022. New occurrences of massetognathine traversodontids and chiniquodontids (Synapsida, Cynodontia) from the early Late Triassic *Santacruzodon* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence, southern Brazil): Geographic and biostratigraphic implications. *Journal of South American Earth Sciences*, 115, 103757.

- Milana, J.P., Alcober, O. 1994. Modelo tectosedimentario de la cuenca triásica de Ischigualasto (San Juan, Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 49(3-4), 217-235.
- Modesto, S.P., Rybczynski N. 2000. The amniote faunas of the Russian Permian: implications for Late Permian terrestrial vertebrate biogeography; En: M. J. Benton, M. A. Shishkin, D. M. Unwin, and E. N. Kurochkin (eds.), *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K. 17–34
- Modesto, S.P, Rubidge, B.S., Welman, J. 1999. The most basal anomodont therapsid and the primacy of Gondwana in the evolution of the anomodonts. *Proceedings of the Royal Society Series B*, 266:331–337.
- Modesto, S.P., Rubidge, B.S., Visser, I., Welman, J. 2003. A new basal dicynodont from the Upper Permian of South Africa. *Palaeontology* 46:211–223.
- Mongiardino Koch, N., Soto, I.M., Ramírez, M.J. 2015. Overcoming problems with the use of ratios as continuous characters for phylogenetic analyses. *Zoologica Scripta*, 44(5), 463-474.
- Morato, L. 2006. *Dinodontosaurus* (Synapsida, Dicynodontia) reconstituições morfológicas e aspectos biomecânicos [Dissertação, Universidade Federal do Rio Grande do Sul].
- Mueller, B.D., Huttenlocker, A.K., Small, B.J., Pinto, J.L., Dean-Wallace, K., Chatterjee, S. 2023. A new kannemeyeriiform dicynodont (Synapsida) from a Late Triassic vertebrate assemblage in west Texas, USA. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 43(2), e2255236.
- Nasterlack, T., Canoville, A., Chinsamy, A. 2012. New insights into the biology of the Permian genus *Cistecephalus* (Therapsida, Dicynodontia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(6), 1396-1410.
- Nesbitt, S.J., Butler, R.J. 2013. Redescription of the archosaur *Parringtonia gracilis* from the Middle Triassic Manda beds of Tanzania, and the antiquity of Erpetosuchidae. *Geological Magazine*, 150(2), 225-238.
- Nesbitt, S., Desojo, J.B. 2017. The osteology and phylogenetic position of *Luperosuchus fractus* (Archosauria: Loricata) from the latest Middle Triassic or earliest Late Triassic of Argentina. *Ameghiniana*, 54(3), 261-282.
- Nesbitt, S.J., Sidor, C.A., Irmis, R.B., Angielczyk, K.D., Smith, R.M., Tsuji, LA. 2010. Ecologically distinct dinosaurian sister group shows early diversification of Ornithodira. *Nature*, 464(7285), 95-98.
- Novas, F.E., Agnolin, F.L., Ezcurra, M.D., Müller, R.T., Martinelli, A.G., Langer, M.C. 2021. Review of the fossil record of early dinosaurs from South America, and its phylogenetic implications. *Journal of South American Earth Sciences*, 110, 103341.

- Olivier, C., Battail, B., Bourquin, S., Rossignol, C., Steyer, J. S., Jalil, N.E., 2019. New dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) from near the Permo-Triassic boundary of Laos: implications for dicynodont survivorship across the Permo-Triassic mass extinction and the paleobiogeography of Southeast Asian blocks. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 39(2), e1584745.
- Olroyd, S.L., Sidor, C.A. 2017. A review of the Guadalupian (middle Permian) global tetrapod fossil record. *Earth-Science Reviews*, 171, 583-597.
- Olroyd, S.L., Sidor, C.A. 2022. Nomenclature, comparative anatomy, and evolution of the reflected lamina of the angular in non-mammalian synapsids. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 42(1), e2101923.
- Olroyd, S.L., Sidor, C.A., Angielczyk, K.D. 2017. New materials of the enigmatic dicynodont *Abajudon kaayai* (Therapsida, Anomodontia) from the lower Madumabisa Mudstone Formation, middle Permian of Zambia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37(6), e1403442.
- Olson, E.C. 1944. Origin of mammals based upon cranial morphology of the therapsid suborders. *Geological Society of America Special Papers* (Vol. 55, pp. 1-130). *Geological Society of America*.
- Ordoñez, M. de los A., Cassini, G.H., Vizcaíno, S.F., Marsicano, C.A. 2019. A geometric morphometric approach to the analysis of skull shape in Triassic dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) from South America. *Journal of Morphology*, 280(12), 1808-1820.
- Ordoñez, M. de los A., Marsicano, C.A., Mancuso, A.C. 2020. New specimen of *Dinodontosaurus* (Therapsida, Anomodontia) from west-central Argentina (Chañares Formation) and a reassessment of the Triassic *Dinodontosaurus* Assemblage Zone of southern South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 100 (102597).
- Osborn, H.F. 1903. On the primary division of the Reptilia into two sub-classes, Synapsida and Diapsida. *Science*, 17(424), 275-276.
- Owen, R. 1859. On some reptilian remains from South Africa. *The Edinburgh New Philosophical Journal* 10:289–291.
- Owen, R. 1860. On the orders of fossil and recent Reptilia, and their distribution in time. *Report of the Twenty-Ninth Meeting of the British Association for the Advancement of Science* 1859:153–166.
- Paes-Neto, V.D., Lacerda, M.B., Ezcurra, M.D., Raugust, T., Trotteyn, M.J., Soares, M.B., Schultz, C.L., Pretto F.A., Francischini, H., Martinelli, A.G. 2024. New rhadinosuchine proterochampsids from the late Middle-early Late Triassic of southern Brazil enhance the diversity of archosauriforms. *The Anatomical Record*, 307(4), 851-889.
- Pascucci, V., Gibling, M.R., Williamson, M.A. 2000. Late Paleozoic to Cenozoic history of the offshore Sydney Basin, Atlantic Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 37: 1143–1165.

- Pearson, H.S. 1924. A dicynodont reptile reconstructed. *Proceedings of the Zoological Society of London 1924*, 827-855.
- Peacock, B.R., Steyer, J.S., Tabor, N.J., Smith, R.M. 2017. Updated geology and vertebrate paleontology of the Triassic Ntawere Formation of northeastern Zambia, with special emphasis on the archosauromorphs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37(sup1), 8-38.
- Philipp, R.P., Schultz, C.L., Kloss, H.P., Horn, B.L., Soares, M.B., Basei, M.A. 2018. Middle Triassic SW Gondwana paleogeography and sedimentary dispersal revealed by integration of stratigraphy and U-Pb zircon analysis: the Santa Cruz Sequence, Paraná Basin, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 88, 216-237.
- Pretto, F.A., Müller, R.T., Moro, D., Garcia, M.S., Neto, V.D.P., Da Rosa, Á.A.S. 2022. The oldest South American silesaurid: New remains from the Middle Triassic (Pinheiros-Chiniquá Sequence, *Dinodontosaurus* Assemblage Zone) increase the time range of silesaurid fossil record in southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 120, 104039.
- Ray, S. 2006. Functional and evolutionary aspects of the postcranial anatomy of dicynodonts (Synapsida, Therapsida). *Palaeontology* 49, 1263–1286.
- Reisz, R.R. 1972. Pelycosaurian reptiles from the Middle Pennsylvanian of North America. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 144: 27–62.
- Reisz, R.R. 1986. Pelycosauria. *Handbuch der Paläoherpetologie* 17A: Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Reisz, R.R., Berman, D.S., Scott, D. 1992: The cranial anatomy and relationships of *Secodontosaurus*, an unusual mammal-like reptile (Synapsida: Sphenacodontidae) from the Early Permian of Texas. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 104(2), 127-184.
- Renaut, A. 2000. A re-evaluation of the cranial morphology and taxonomy of the Triassic dicynodont genus *Kannemeyeria* [Thesis, University of the Witwatersrand].
- Renaut, A.J. 2001. Dicynodont jaw mechanisms reconsidered: the *Kannemeyeria* (Anomodontia Therapsida) masticatory cycle. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 7(1), 167-170.
- Renaut, A.J., Hancox, P.J. 2001. Cranial description and taxonomic re-evaluation of *Kannemeyeria argentinensis* (Therapsida: Dicynodontia). *Palaeontologia Africana*, 37, 81-91.
- Rogers, R.R., Arcucci, A.B., Abdala, F., Sereno, P.C., Forster, C.A., May, C.L. 2001. Paleoenvironment and taphonomy of the Chañares Formation tetrapod assemblage (Middle Triassic), northwestern Argentina: spectacular preservation in volcanogenic concretions. *Palaios*, 16(5), 461-481.

- Romer, A.S. 1943. Recent mounts of fossil reptiles and amphibian in the Museum of Comparative Zoology. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 92, 331-338.
- Romer, AS. 1956. Osteology of the reptiles. Chicago: University of Chicago Press.
- Romer, A.S., 1966. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. I. Introduction. *Breviora* 247, 1–14.
- Romer, A.S., 1967. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. III. Two new gomphodonts. *Massetognathus pascuali* and *Massetognathus terugii*. *Breviora* 264, 1–25.
- Romer, A.S., 1969. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. V. A new chiniquodontid cynodont. *Probelesodon lewisi*. Cynodont ancestry. *Breviora* 333, 1–24.
- Romer, A.S., 1971. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XI. Two new long-snouted thecodonts. *Chanaresuchus* and *Gualosuchus*. *Breviora* 379, 1–22.
- Romer, A.S., Price, L.I. 1944. *Stahleckeria lenzii*, a giant Triassic Brazilian dicynodont. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 93, 463-491.
- Romer, A.S., Jensen, J.A. 1966. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. II. Sketch of the geology of the Rio Chanares-Rio Gualo region. *Breviora*, 252, 1-20.
- Rowe, T.B. 2020. Therapsida. Phylonyms: A companion to the PhyloCode, 797-808.
- Rubidge, B.S., Day, M.O. 2020. Biostratigraphy of the *Eodicynodon* Assemblage Zone (Beaufort Group, Karoo Supergroup), South Africa. *South African Journal of Geology* 2020, 123(2), 141-148.
- Rubidge, B.S., Sidor, C.A. 2001. Evolutionary patterns among Permo-Triassic therapsids. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32(1), 449-480.
- Rubidge, B.S., King, G.M. Hancox, P.J. 1994. The postcranial skeleton of the earliest dicynodont synapsid *Eodicynodon* from the Upper Permian of South Africa. *Palaeontology*, 37(2), 397-408.
- Ruta, M., Angielczyk, K.D., Fröbisch, J., Benton, M.J. 2013. Decoupling of morphological disparity and taxic diversity during the adaptive radiation of anomodont therapsids. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1768), 20131071.
- Rybczynski, N. 2000. Cranial anatomy and phylogenetic position of *Suminia getmanovi*, a basal anomodont (Amniota: Therapsida) from the Late Permian of Eastern Europe. *Zoological Journal of the Linnean Society* 130:329–373.

- Schmitt, M.R., Martinelli, A.G., Melo, T.P. Soares, M.B. 2019. On the occurrence of the traversodontid *Massetognathus ochagaviae* (Synapsida, Cynodontia) in the early late Triassic *Santacruzodon* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence, southern Brazil): Taxonomic and biostratigraphic implications. *Journal of South American Earth Sciences*, 93, 36-50.
- Schultz, C.L., Langer, M.C., Montefeltro, F.C. 2016. A new rhynchosaur from south Brazil (Santa Maria Formation) and rhynchosaur diversity patterns across the Middle–Late Triassic boundary. *Paläontologische Zeitschrift*, 90, 593–609. doi:10.1007/s12542-016-0307-7
- Schultz, C.L., Martinelli, A.G., Soares, M.B., Pinheiro, F.L., Kerber, L., Horn, B.L.D., Pretto, F.A., Muller, R.T., Melo, T.P. 2020. Triassic faunal successions of the Paraná Basin, southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 104 (102846). Doi:10.1016/j.jsames.2020.102846
- Schwanke Peruzzo, C., Araújo-Barberena, D.C. 1995. Sobre a ocorrência de gênero *Ischigualastia* Cox, 1962 na Formação Santa Maria, Triássico do Rio Grande do Sul. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 67, 175–181.
- Sereno, P.C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*, 23(6), 565-587.
- Shi, Y.T., Liu, J. 2023. The tetrapod fauna of the upper Permian Naobaogou Formation of China: 10. *Jimusaria monanensis* sp. nov. (Dicynodontia) shows a unique epipterygoid. *PeerJ*, 11, e15783.
- Sidor, C.A. 2001. Simplification as a trend in synapsid cranial evolution. *Evolution*, 55(7), 1419-1442.
- Sidor, C.A., Hopson, J.A. 1998. Ghost lineages and “mammalness”: assessing the temporal pattern of character acquisition in the Synapsida. *Paleobiology*, 24(2), 254-273.
- Smith, N.D., Makovicky, P.J., Sidor, C.A., Hammer, W.R. 2020. A kannemeyeriiform (Synapsida: Dicynodontia) occipital plate from the Middle Triassic upper Fremouw Formation of Antarctica. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 40(5), e1829634.
- Spindler, F. 2020. The skull of *Tetraceratops insignis* (Synapsida, Sphenacodontia). *Palaeovertebrata*, 43(1), 1-11.
- Stipanovic, P.N., Bonaparte, J.F. 1979. Cuenca triásica de Ischigualasto-Villa Unión (Provincia de La Rioja y San Juan). *Geología Regional Argentina*, 1, 523-575.
- Sulej, T. 2024. Osteology and relationships of the Late Triassic giant dicynodont *Lisowicia*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 202(1), zlae085.
- Sulej, T., Niedźwiedzki, G., 2019. An elephant-sized Late Triassic synapsid with erect limbs. *Science*, 363(6422), 78-80.
- Sun A L, 1960. On a new genus of kannemeyerids from Ningwu, Shanxi. *Vertebrata Palasiatica*, 4: 67–80

Sun, A. 1963. The Chinese kannemeyeriids. *Palaeontologia Sinica New Series C* 17:1–109.

Surkov, M.V., Benton, M.J. 2004. The basicranium of dicynodonts (Synapsida) and its use in phylogenetic analysis. *Palaeontology*, 47(3), 619-638.

Surkov, M.V., Kalandadze, N.N., Benton, M.J. 2005. *Lystrosaurus georgi*, a dicynodont from the Lower Triassic of Russia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(2), 402-413.

Szczygielski y Sulej, 2023. *Woznikella triradiata* n. gen., n. sp.—a new kannemeyeriiform dicynodont from the Late Triassic of northern Pangea and the global distribution of Triassic dicynodonts. *Comptes Rendus Palevol*, 22(16), 279-406.

Tupí-Caldas, J.L. 1936. Paleontologia do Rio-Grande-do-Sul o fossil de São-Pedro. *Revista Instituto Historico e Geografico do Rio-Grande-do-Sul* 16, 243–249.

Vega, C.S., Maisch, M.W. 2014. Pathological Features in Upper Permian and Middle Triassic Dicynodonts (Synapsida, Therapsida). En: Kammerer, C.F., Angielczyk, K.D., and Fröbisch, J. (Eds.), Early evolutionary history of the Synapsida. Springer, Dordrecht, 151-161

Vega-Dias, C. Schultz, C.L. 2004. Postcranial material of *Jachaleria candelariensis* Araújo and Gonzaga 1980 (Therapsida, Dicynodontia), Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. *PaleoBios* 24: 7–31

Vega-Dias, C., Maisch, M.W., Schultz, C.L. 2004. A new phylogenetic analysis of Triassic dicynodonts (Therapsida) and the systematic position of *Jachaleria candelariensis* from the Upper Triassic of Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 145-166.

Vega-Dias, C., Maisch, M.W., Schwanke, C. 2005. The taxonomic status of *Stahleckeria impotens* (Therapsida, Dicynodontia): redescription and discussion of its phylogenetic position. *Revista Brasileira de Paleontologia* 8(3), 221–228.

von Huene, F. 1935. Ordnung Anomodontia. En: Die fossilen Reptilien des Südamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928–29. C. H. Beck'sche Verlagsbuchhandlung, Munich, 1-92.

von Huene, F. 1938. Stenaulorhynchus, ein Rhynchosauride der ostafrikanischen Obertrias. *Nova Acta Leopoldina*, 6, 83–121.

von Huene, F. 1938. Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, 1938:142-151.

von Huene, F. 1942. Die Anomodontier des Ruhuhu-Gebietes in der Tübinger Sammlung. *Palaeontographica Abteilung A* 94:154–184.

Werneburg, I., Preuschoft, H. 2024. Evolution of the temporal skull openings in land vertebrates: A hypothetical framework on the basis of biomechanics. *The Anatomical Record* 307 (4). 1559-1593.

Whitney, M.R., Angielczyk, K.D., Peacock, B.R., Sidor, C.A. 2021. The evolution of the synapsid tusk: insights from dicynodont therapsid tusk histology. *Proceedings of the Royal Society B*, 288(1961), 20211670. Yeh, H.K. 1959. New dicynodont from *Sinokannemeyeria*-fauna from Shansi. *Vertebrata Palasiatica*, 3(4), 187-204.

Zavattieri, A.M., Melchor, R.N. 1999. Estudio palinológico preliminar de la Formación Ischichuca (Triásico), en su localidad tipo (quebrada de Ischichuca Chica), provincia de La Rioja, Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial*, 6, 33-38.

ANEXO I. FIGURAS

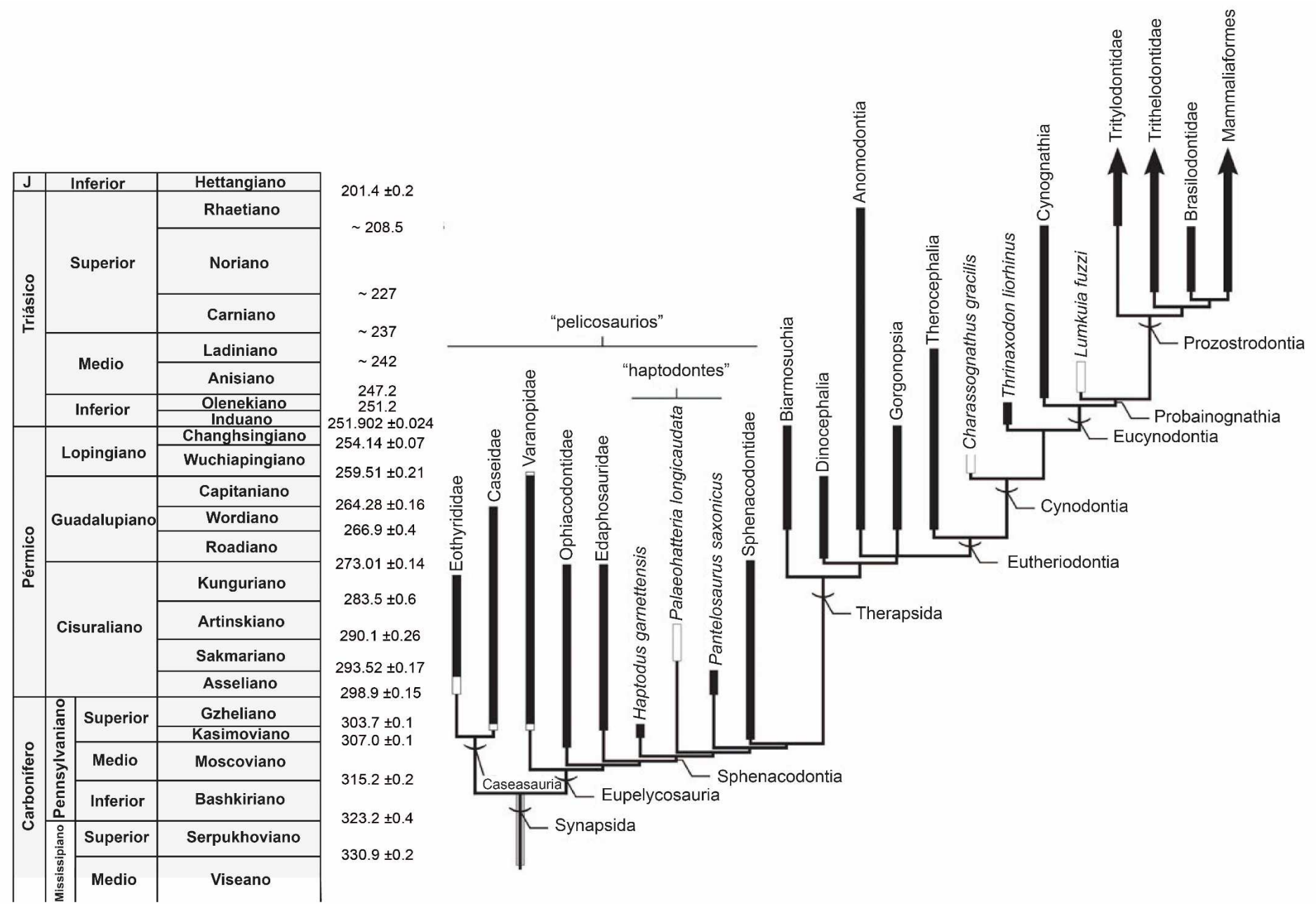


Fig. 1. Filogenia simplificada de Synapsida, calibrada temporalmente, modificada de Angielczyk y Kammerer (2018). La escala de tiempo está basada en la Tabla Cronoestratigráfica de la *International Commission on Stratigraphy*, versión 2023-09 (Cohen et al., 2013). Las barras negras representan rangos estratigráficos con buena calibración temporal, mientras que las barras blancas corresponden a calibraciones pobremente resueltas.

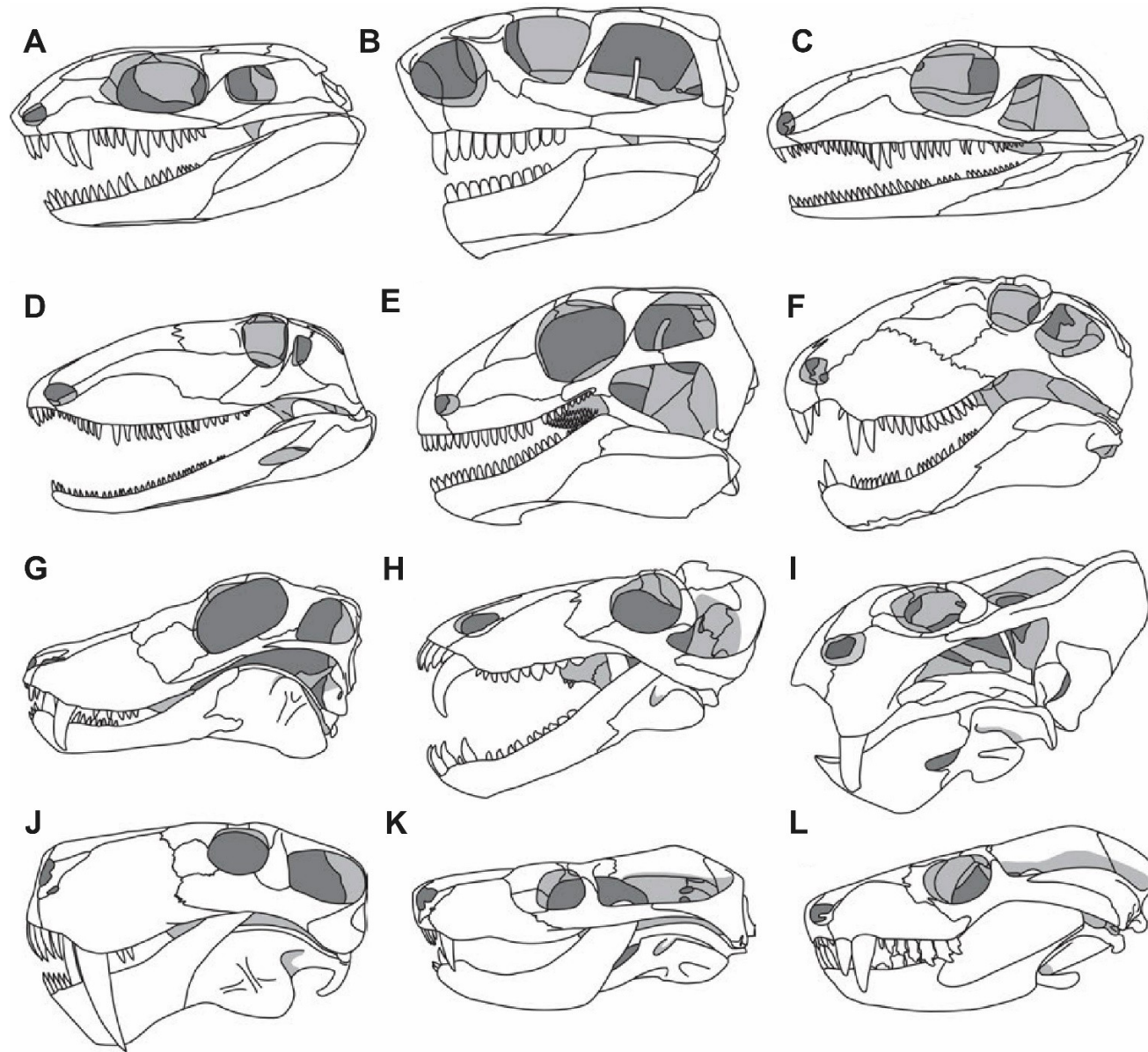


Fig. 2. Diversidad dentro de Synapsida, cráneos en vista lateral: (A) *Eothyris* (Eothyrididae); (B) *Ennatosaurus* (Caseidae); (C) *Varanops* (Varanopidae) (ver controversias en el texto); (D) *Ophiacodon* (Ophiacodontidae); (E) *Edaphosaurus* (Edaphosauridae); (F) *Dimetrodon* (Sphenacodontidae); (G) *Herpetoskylax* (Biarmosuchia); (H) *Syodon* (Dinocephalia); (I) *Dicynodon* (Dicynodontia); (J) *Smilesaurus* (Gorgonopsia); (K) *Theriognathus* (Therocephalia); (L) *Lumkuia* (Cynodontia). Dibujos tomados de Angielczyk y Kammerer (2018). No están en escala.

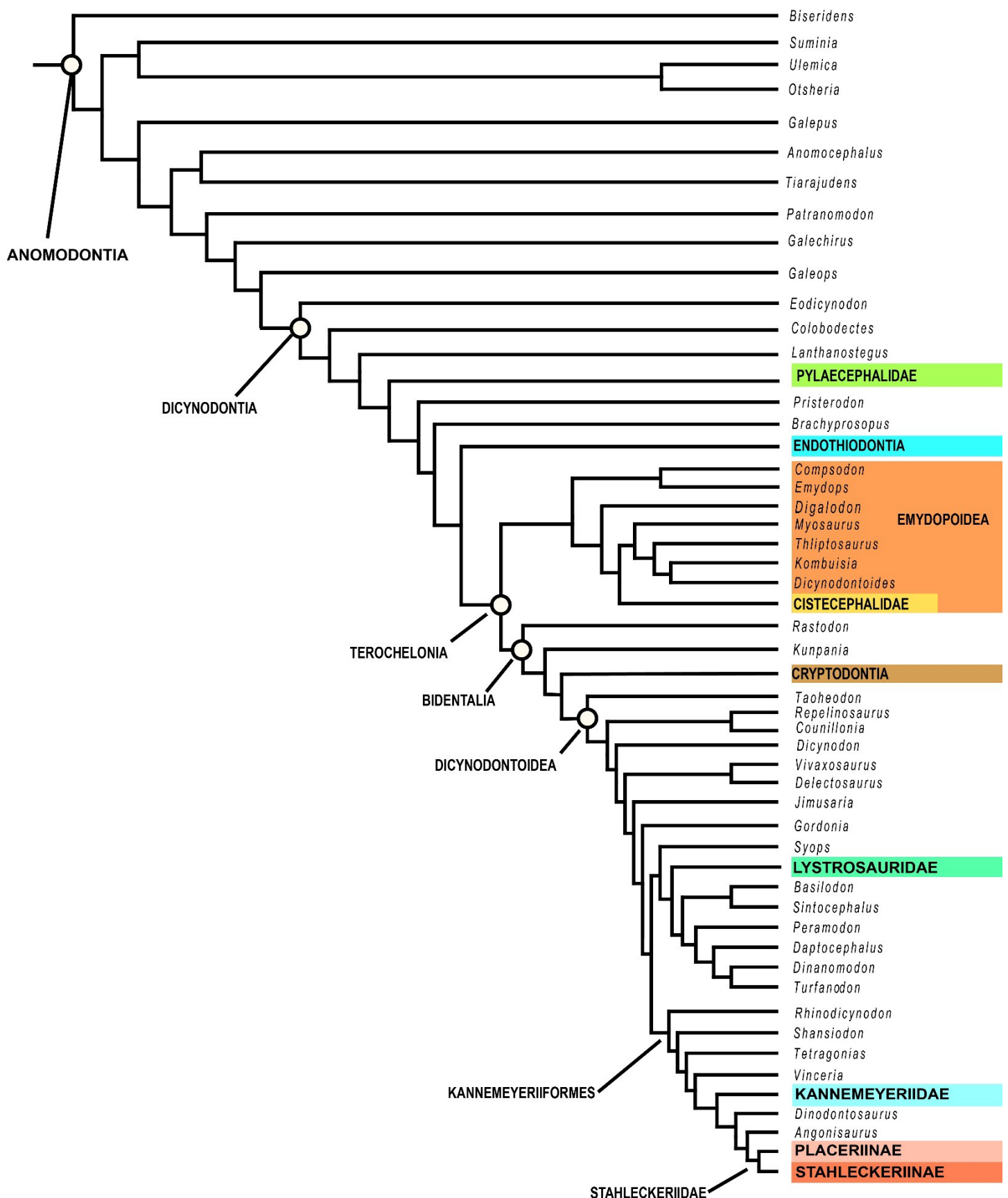


Fig. 3. Cladograma simplificado de Anomodontia, con los principales clados reconocidos en las últimas filogenias. La topología está basada en Escobar et al. (2023).

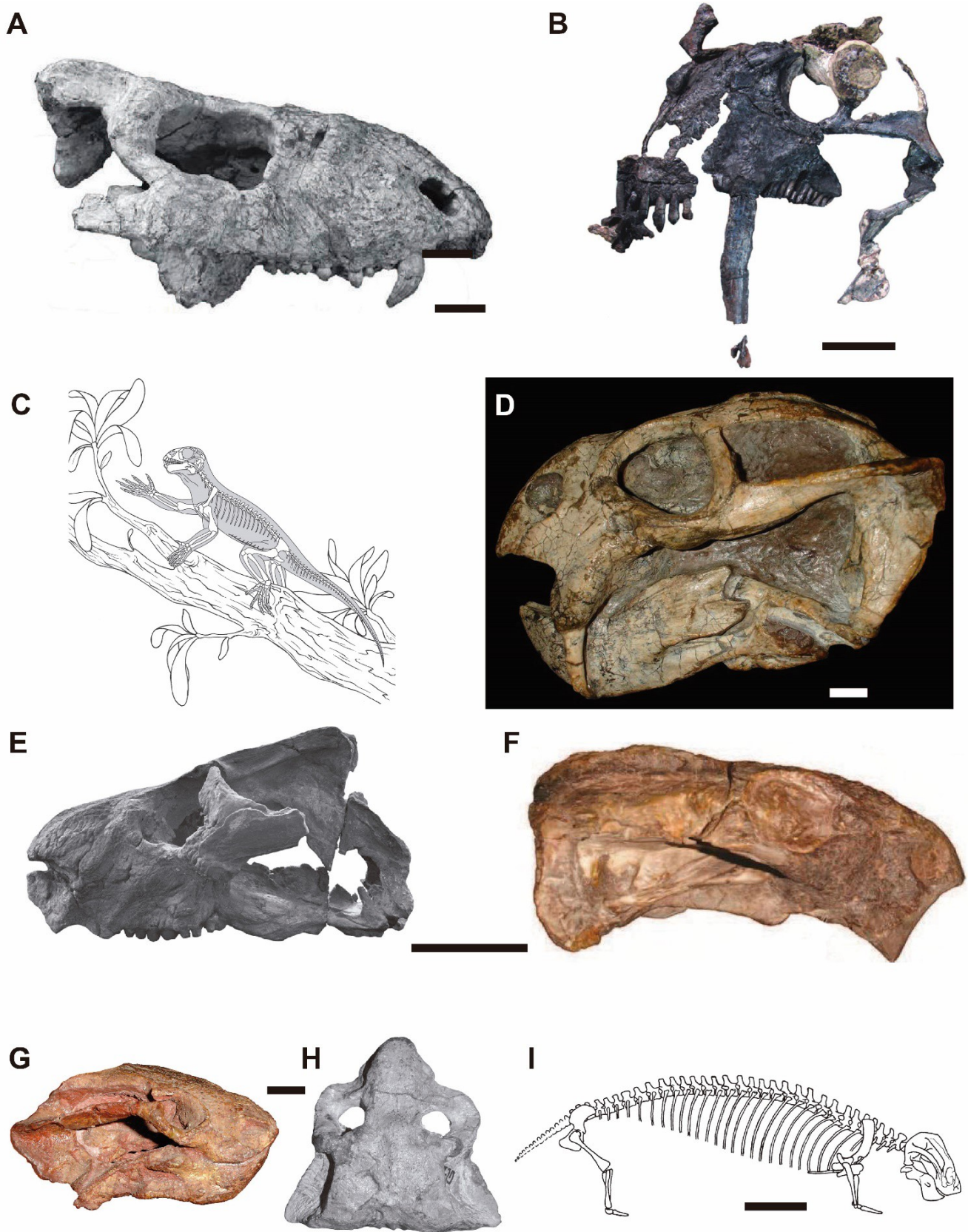


Fig. 4. Diversidad de anomodontes no-Bidentalia. **A**, IVPP-V 16013, *Biseridens qilianicus* (tomado de Liu et al., 2010); **B**, UFRGS PV393P, *Tiarajudens eccentricus* (tomado de Cisneros et al., 2015); **C**, reconstrucción de *Suminia getmanovi* (tomado de Fröbisch and Reisz, 2011); **D**, USNM 22949, *Diictodon feliceps* (tomado de Kammerer et al., 2020); **E**, NHMUK PV R12443, holotipo de *Endothiodon tolani* (tomado de Cox y Angielczyk, 2015); **F**, GPIT-RE-7174, holotipo de *Dicynodontoides nowacki* (tomado de Kammerer et al., 2011); **G**, ISI R208, *Saurosaptor tharavati* (tomado de Kammerer et al., 2016); **H**, SAM-PK-K11187, *Cistecephalus microrhinus* (tomado de Angielczyk et al., 2021); **I**, reconstrucción del esqueleto de *Cistecephalus* según Cluver (1978; tomado de Nasterlack et al., 2012). Las escalas equivalen a 2 cm (A, D), 5 cm (B, E, F, I) y 1 cm (G, H).

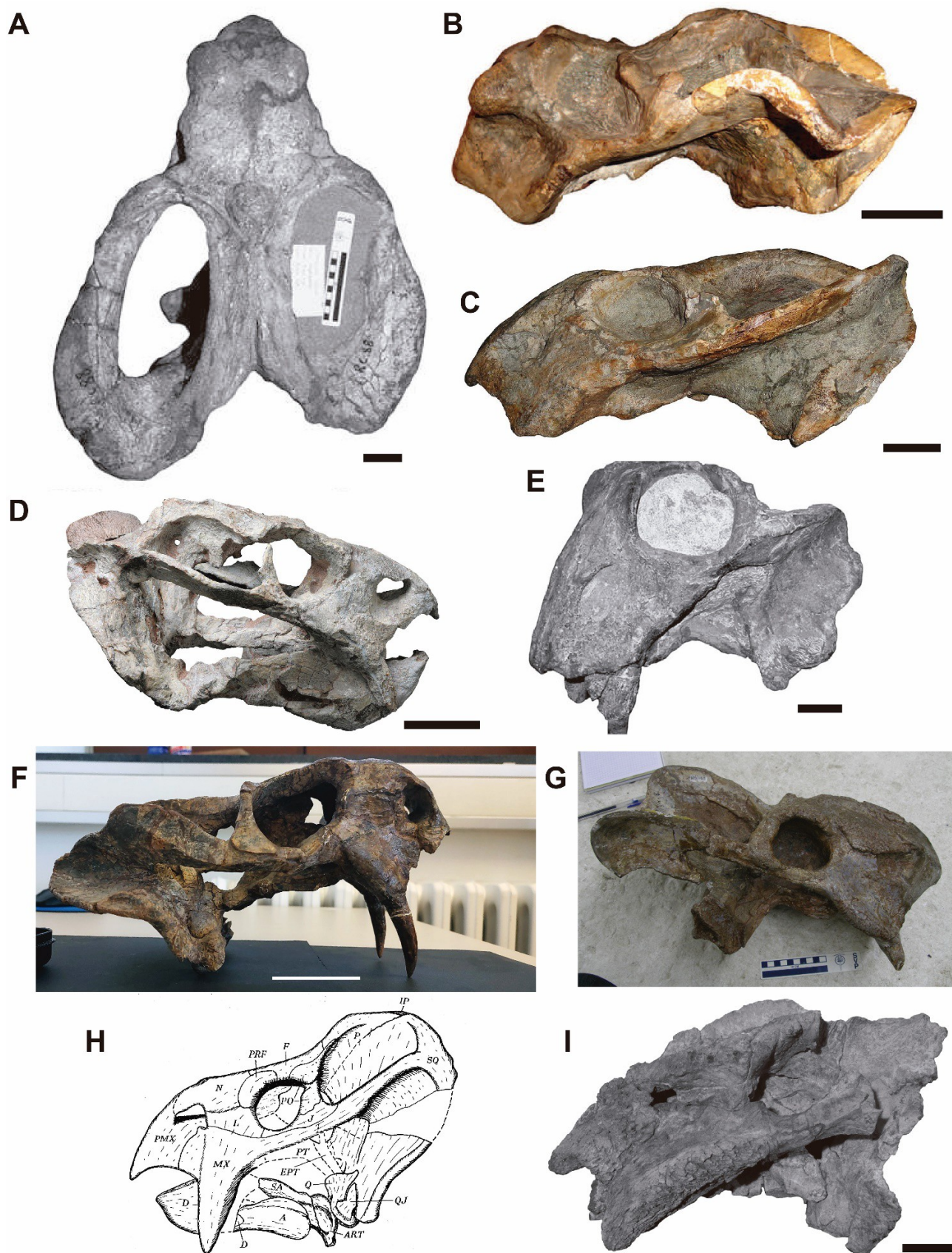


Fig. 5. Diversidad de Bidentalia. A, *Kitchinganomodon crassus* (Cryptodontia), holotipo RC 88 (tomado de Angielczyk et al., 2014); B, BP/1/535, *Pelanomodon moschops* (tomado de Kammerer et al., 2015); C, RC 23, *Dicynodon lacerticeps* (tomado de Kammerer, 2019); D, IVPP V26034, holotipo de *Jimusaria monanensis* (tomado de Shi y Liu, 2023); E, BP/1/3976, *Lystrosaurus curvatus* (tomado de Botha-Brink et al., 2014); F, GPIT-PV-31574, holotipo de *Tetragonias njalilus* (foto de V. Fernandez Blanco); G, BP/1/1168, *Kannemeyeria simocephalus* (foto de F. Abdala); H, reconstrucción de *Placerias* por Cox (1965); I, NMT RB42, *Sangusaurus parringtonii* (tomado de Angielczyk et al., 2017). Las escalas están a 5 cm (A-F, I) y 10 cm (G).

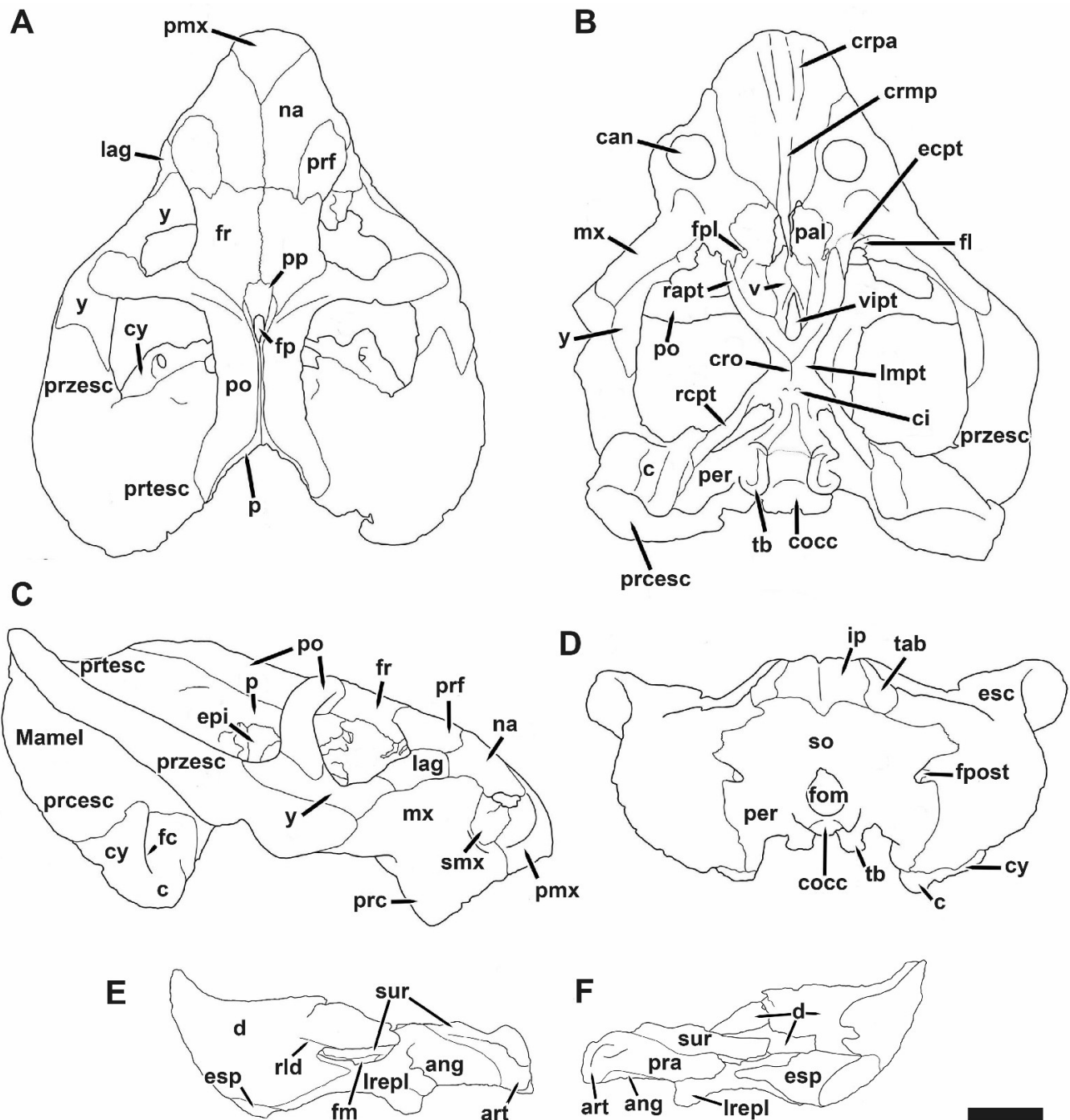


Fig. 6. Cráneo en vista dorsal (A), ventral (B), lateral (C) y occipital (D) y mandíbula en vista lateral (E) y medial (F) de *Dicynodon angielczyki*, ejemplificando la anatomía craneana de un dicynodontóideo típico (dibujos tomados de Kammerer, 2019). **Abreviaturas:** ang, angular; art, articular; c, cuadrado; can, colmillo o *tusk*; ci, forámenes para carótidas internas; cocc, cóndilo occipital; crmp, cresta mediana posterior; cro, *crista oesophagea*; crpa, crestas palatales anteriores; cy, cuadradoyugal; d, dentario; ecpt, ectopterigoides; epi, epipterigoides; esp, esplenial; fc, foramen cuadrado; fl, fosa labial; fm, fenestra mandibular; fom, foramen magnum; fp, foramen pineal; fpl, foramen palatal lateral; fpost, fenestra posttemporal; fr, frontal; lag, lagrimal; lmpt, lámina mediana del pterigoides; lrepl, lámina replegada del angular; Mamel, fosa para *M. adductor mandibulae externus lateralis*; mx, maxilar; na, nasal; p, parietal; pal, palatino; per, periótico; pmx, premaxilar; po, postorbital; pp, preparietal; pra, prearticular; prc, proceso caniniforme del maxilar; prcsc, proceso cuadrado del escamoso; prf, prefrontal; prtesc, proceso temporal del escamoso; przesc, proceso zigomático del escamoso; rapt, rama anterior del pterigoides; rcpt, rama cuadrada del pterigoides; rld, repisa lateral del dentario; sd, sínfisis dentaria; smx, septomaxilar; so, supraoccipital; sur, surangular; tab, tabular; tb, túbula basal; v, vómer; vipt, vacuidad interpterigoidea; y, yugal. La escala equivale a 5 cm.

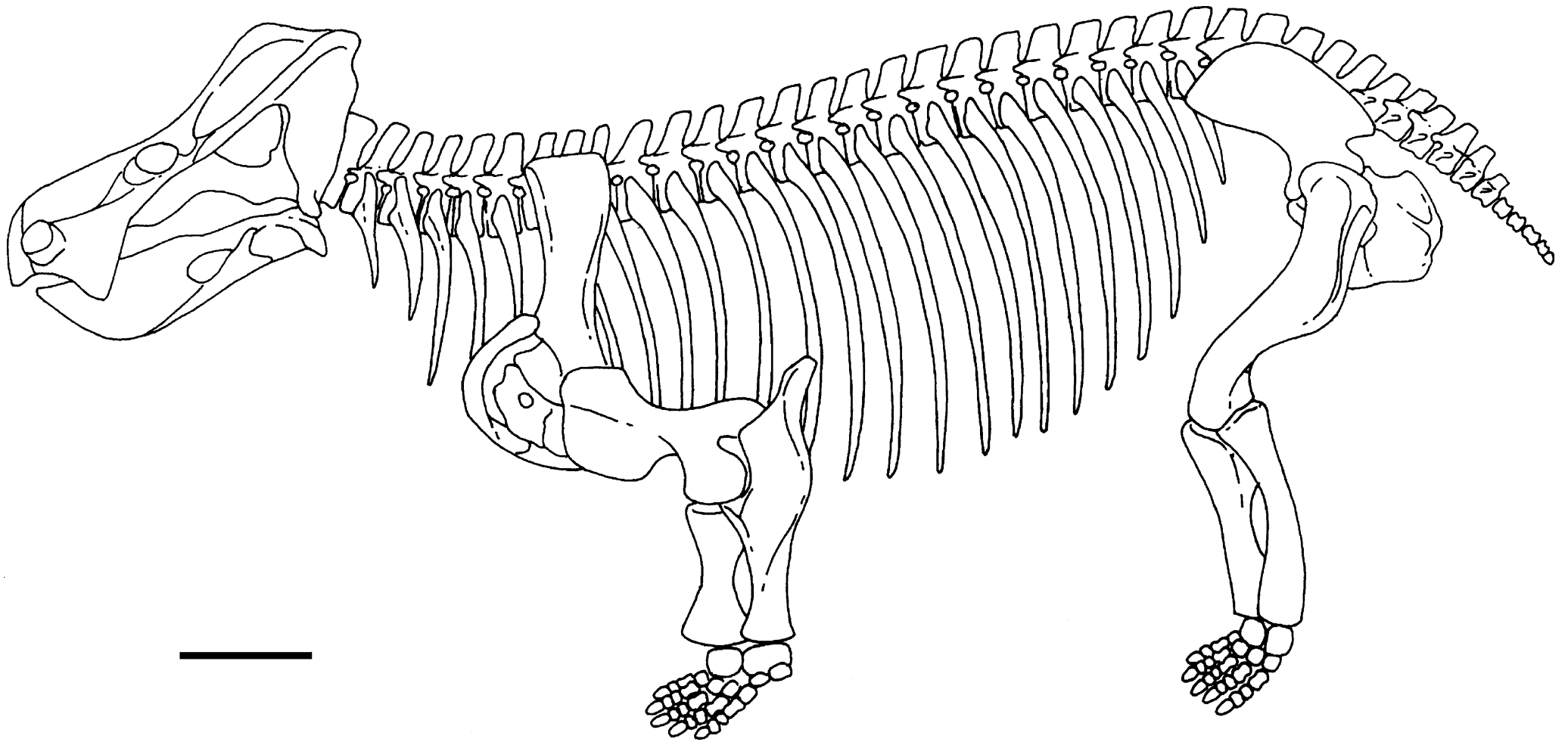


Fig. 7. Reconstrucción del esqueleto de *Wadiasaurus indicus*, ejemplificando la anatomía postcraneana típica de un dicinodonte Kannemeyeriiforme (tomado de Ray et al. 2006). La escala equivale a 5 cm.



Fig. 8. Registro de Kannemeyeriiformes en Argentina y Brasil.



Fig. 9. Kannemeyeriiformes de Argentina. **A**, PVL 3963, holotipo de *Kannemeyeria aganosteus* (cráneo en vista lateral izquierda); **B**, PVL 3966, *Tetragonias* sp. (cráneo en vista lateral derecha); **C**, PVL 3465, holotipo de *Acratophorus argentinensis* (cráneo en vista lateral izquierda); **D**, PVL 3831, holotipo de *Vinceria andina* (cráneo en vista lateral derecha); **E**, PULR-V 15, holotipo de *Dinodontosaurus brevirostris* (cráneo en vista lateral derecha); **F**, PVL 3841, holotipo de *Jachaleria colorata* (cráneo en vista lateral derecha); **G**, PVSJ 545, *Ischigualastia jenseni* (cráneo en vista lateral izquierda); **H**, CRILAR-Pv 602, proximal de ulna derecha en vista anterior, *Stahleckeria* sp. Las escalas están a 5 cm. A-G, fotos del autor; H, modificado de Mancuso e Irmis (2020). Las escalas equivalen a 3 cm (E), 5 cm (A-D, F, H) y 10 cm (G).

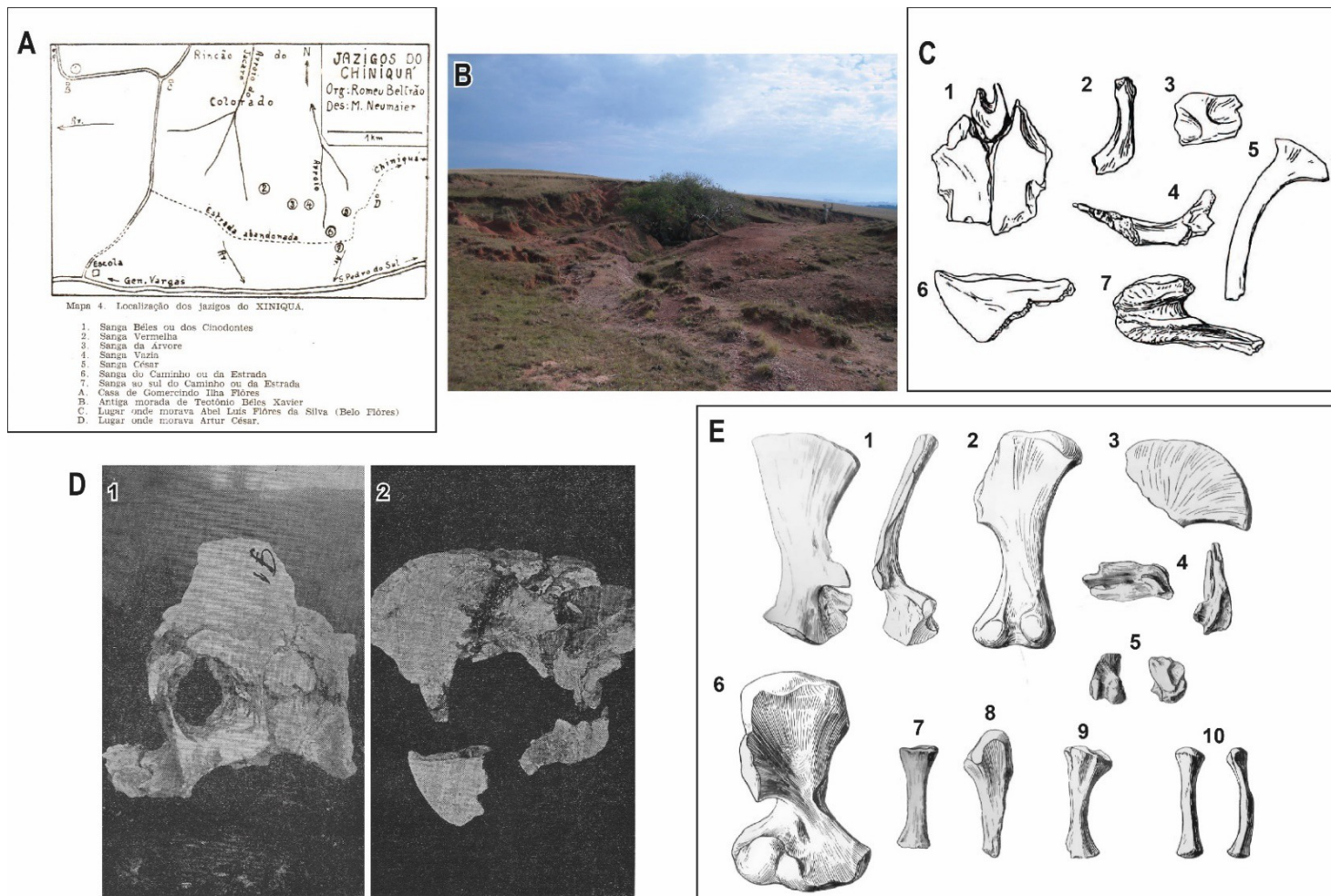


Fig. 10. A, mapa esquemático de la región de Chiniquá; los materiales de “*Dicynodon*” *tener* y “*Dicynodon*” *turpior* provienen de la “Cynodontier Sanga” (“Sanga Béles” o “Sanga de Theotónio Béles Xavier”), la Baum sanga (“sanga da Arvore”) y la Wegsanga (“sanga do Caminho” o “sanga da Estrada”). Según Beltrão (1965), el holotipo de “*Diodontosaurus*” *pedroanum* (MCT.R.530) provendría de la “Cynodontier Sanga”. Los materiales de *Stahleckeria potens* provienen de la “Sanga da Arvore”. B, afloramiento histórico en “Sanga da Arvore” (fotografía C. L. Schultz, julio de 2007). C, algunos elementos del “Grabung” 39, asignados por von Huene (1935) a *Dicynodon tener*: 1) frontales y preparietal articulados, 2) postorbital izquierdo, 3) esfenetomoides, 4) yugal derecho, 5) proximal de costilla derecha, 6) y 7) dentario (dibujos tomados de von Huene, 1935). Todos a la misma escala. D, MCT R530 en vista dorsal (1) y lateral izquierda (2) (tomado de Tupi-Caldas, 1936). E, algunos elementos postcraneanos del “Grabung” 42, asignados por von Huene (1935) a *Dicynodon turpior*: 1) escápula derecha, 2) fémur izquierdo, 3) ilion derecho, 4) parte posterior de mandíbula, 5) cuadrado, 6) húmero derecho (ver en texto controversias sobre su procedencia), 7) radio derecho, 8) ulna izquierda, 9) tibia izquierda, 10) fibula izquierda (dibujos tomados de von Huene, 1935). Todos a la misma escala (probablemente de distintos individuos).

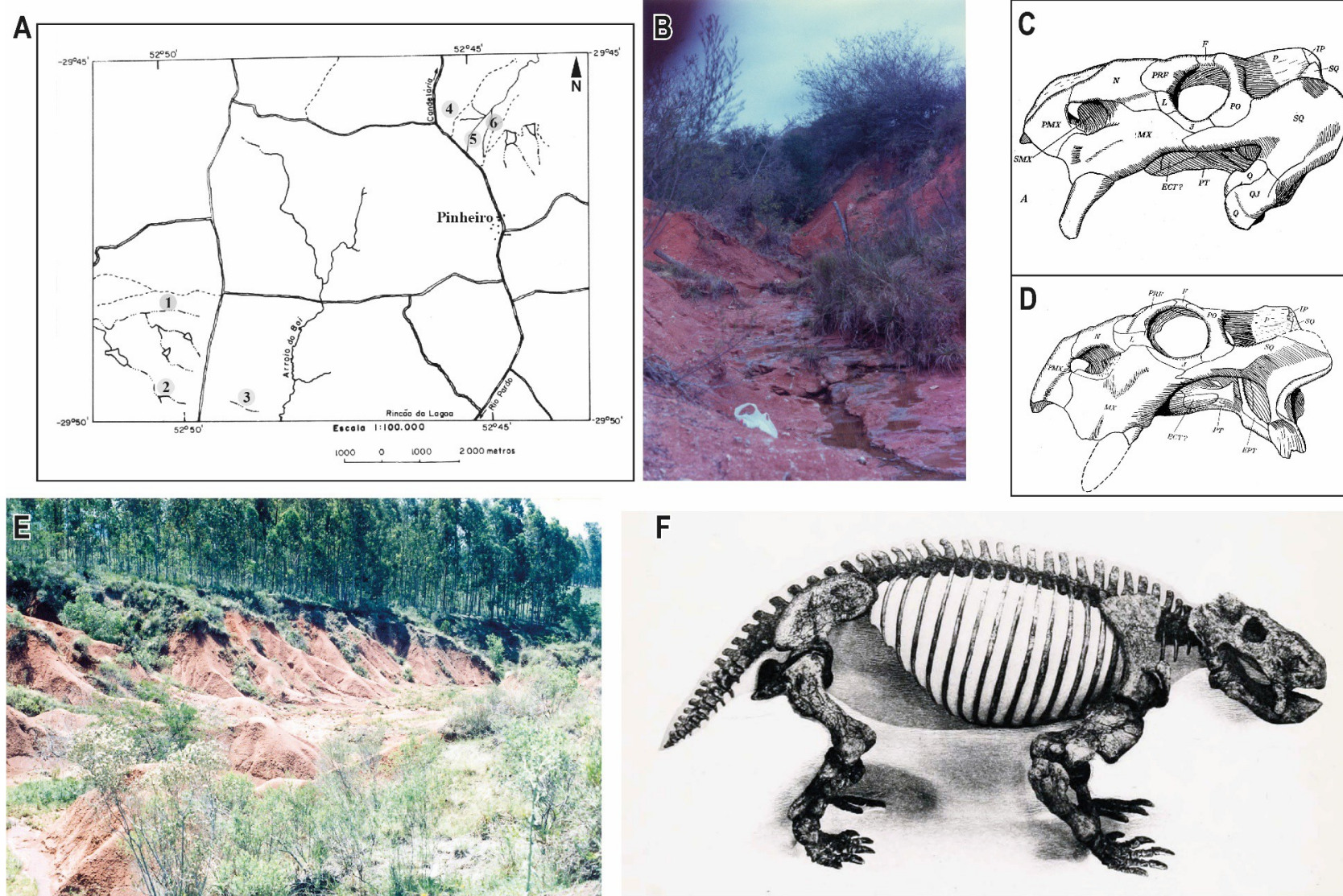


Fig. 11. **A**, mapa de la región de Pinheiro y Bom Retiro (modificado de Barberena, 1977), donde se colectaron los dicinodontes descritos por Romer (1943) y Cox (1965), y que dieron lugar a la designación del género *Dinodontosaurus*. Referencias: 1, Sanga Hintz; 2, Sanga Pascual; 3, Sanga do Ribeiro; 4, Sanga 1 y 2; 5, Sanga da Divisa; 6, Sanga Pinheiro. Ver detalles en texto. **B**, Sanga Pinheiro en 2000 (fotografía de A. M. Ribeiro). **C**, cráneo de MCZ-VPRA 1670 (holotipo de *Dinodontosaurus* “oliveirai”), según ilustración de Cox (1965). **D**, cráneo de MCZ-VPRA 1628, según ilustración de Cox (1965). **E**, Sanga Pinheiro en 2000 (fotografía de A. M. Ribeiro). **F**, esqueleto de MCZ-VPRA 1670 montado en la exhibición del Museum of Comparative Zoology en Harvard (tomado de Romer, 1943).

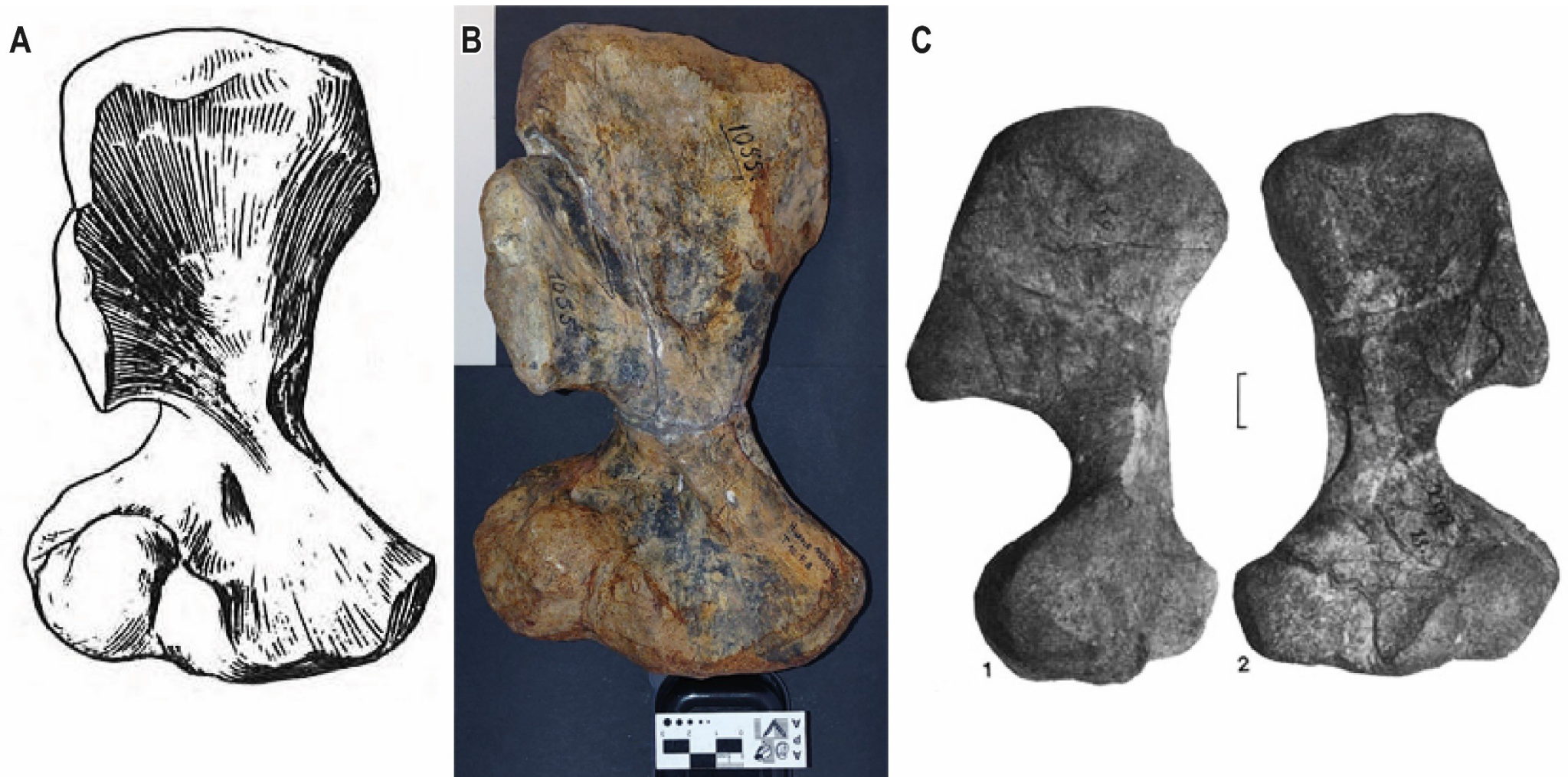


Fig. 12. **A)** Vista ventral del húmero derecho del “Grabung” 42 (GPIT-PV-47000), lectotipo de *Dicynodon turpior*, según la ilustración de von Huene (1935: lám. 10, fig. 8). **B).** El mismo ejemplar fotografiado en la misma vista (fotografía de V. Fernandez Blanco). **C)** Vista dorsal y ventral del húmero erróneamente identificado como “derecho” y referido por equivocación a *Dicynodon turpior*, tomado de Lucas y Harris (1996: fig. 8); en realidad corresponde al húmero izquierdo de *Tetragonias njalilus* (GPIT-PV-31574) de los Manda Beds (Tanzania).

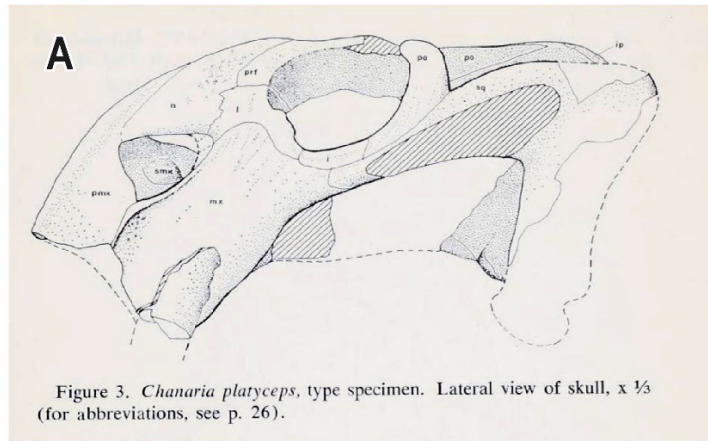


Figure 3. *Chanaria platyceps*, type specimen. Lateral view of skull, x $\frac{1}{3}$ (for abbreviations, see p. 26).

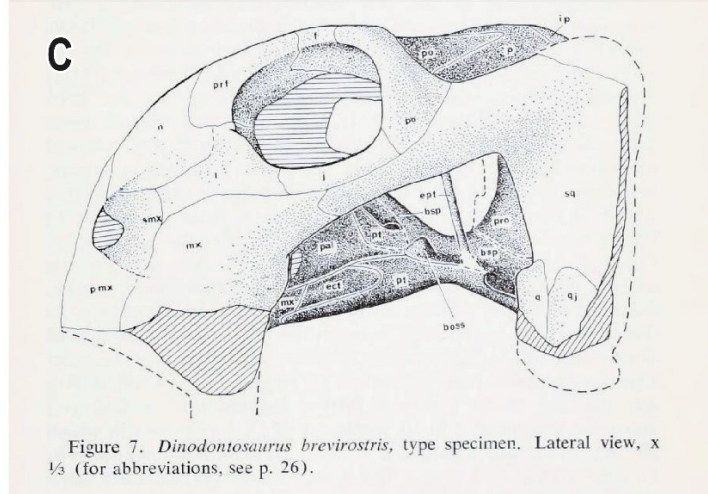


Figure 7. *Dinodontosaurus brevirostris*, type specimen. Lateral view, x $\frac{1}{3}$ (for abbreviations, see p. 26).

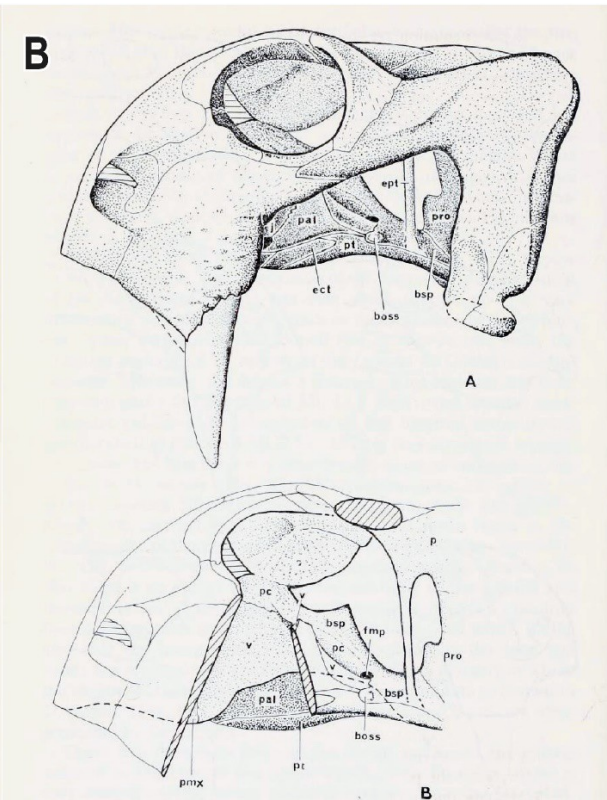


Figure 9. *Dinodontosaurus brevirostris*, MCZ No. 3454. Lateral views, x $\frac{4}{9}$. A, of complete skull; B, after removal of suborbital bar, postorbital bar, anterior end of left half of palate, and part of left maxilla. Dotted lines in figure B show ventral outlines of midline regions of premaxilla, vomer and pterygoid (for abbreviations, see p. 26).

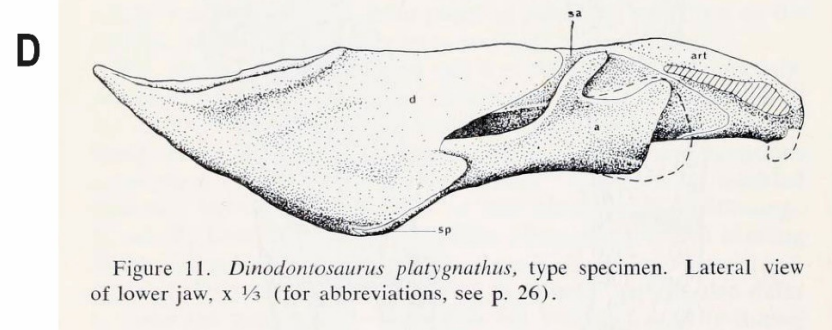


Figure 11. *Dinodontosaurus platygnathus*, type specimen. Lateral view of lower jaw, x $\frac{1}{3}$ (for abbreviations, see p. 26).

Fig. 13. Imágenes reproducidas de Cox (1968), la primera publicación sobre los dicinodontes de Chañares. **A**, PULR-V 14, holotipo de *Chanaria platyceps*; **B**, MCZ-VPRA 3454, ejemplar referido de *Dinodontosaurus brevirostris*; **C**, PULR-V 15, holotipo de *D. brevirostris*; **D**, PULR-V 03, holotipo de *D. platygnathus*.

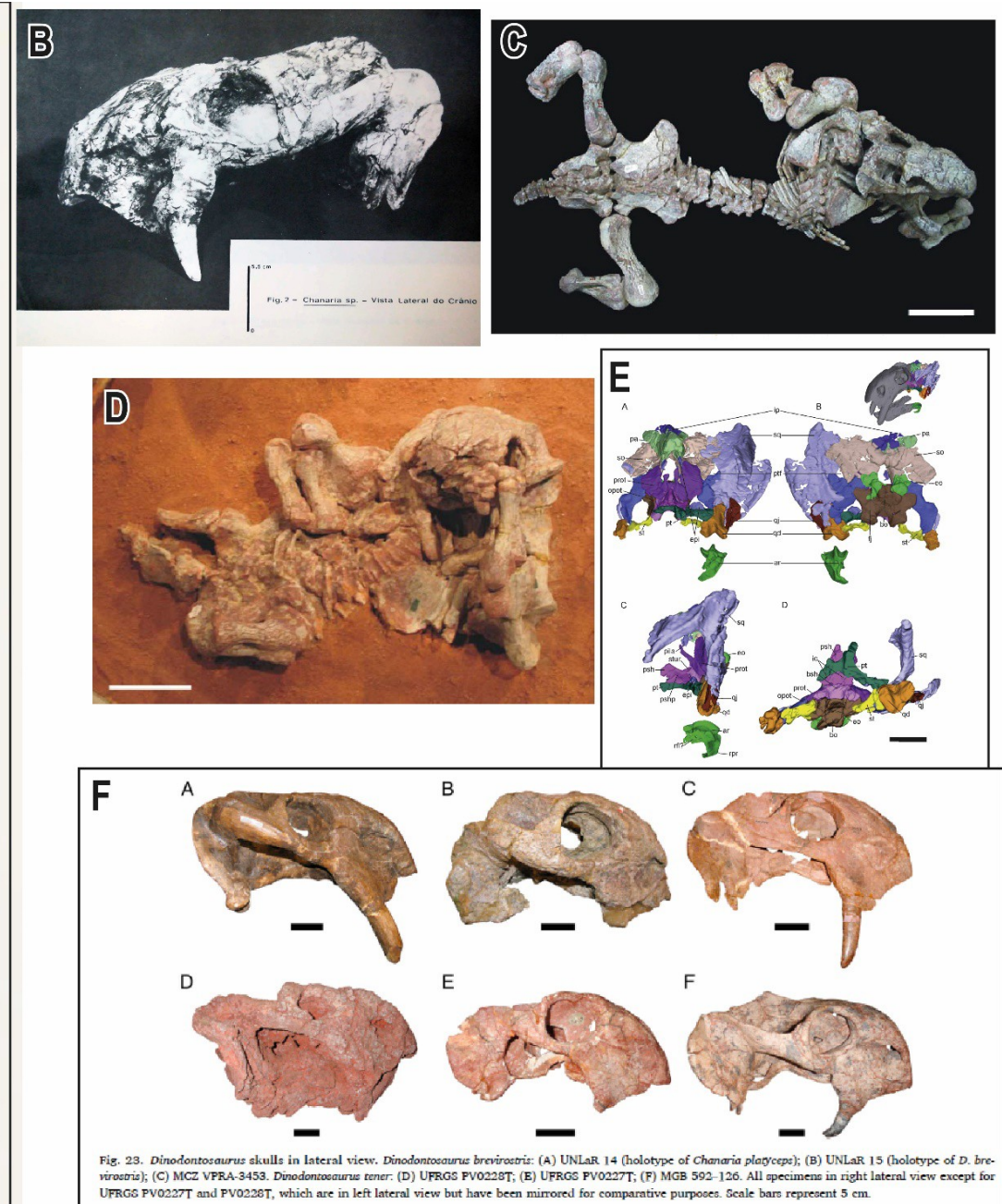
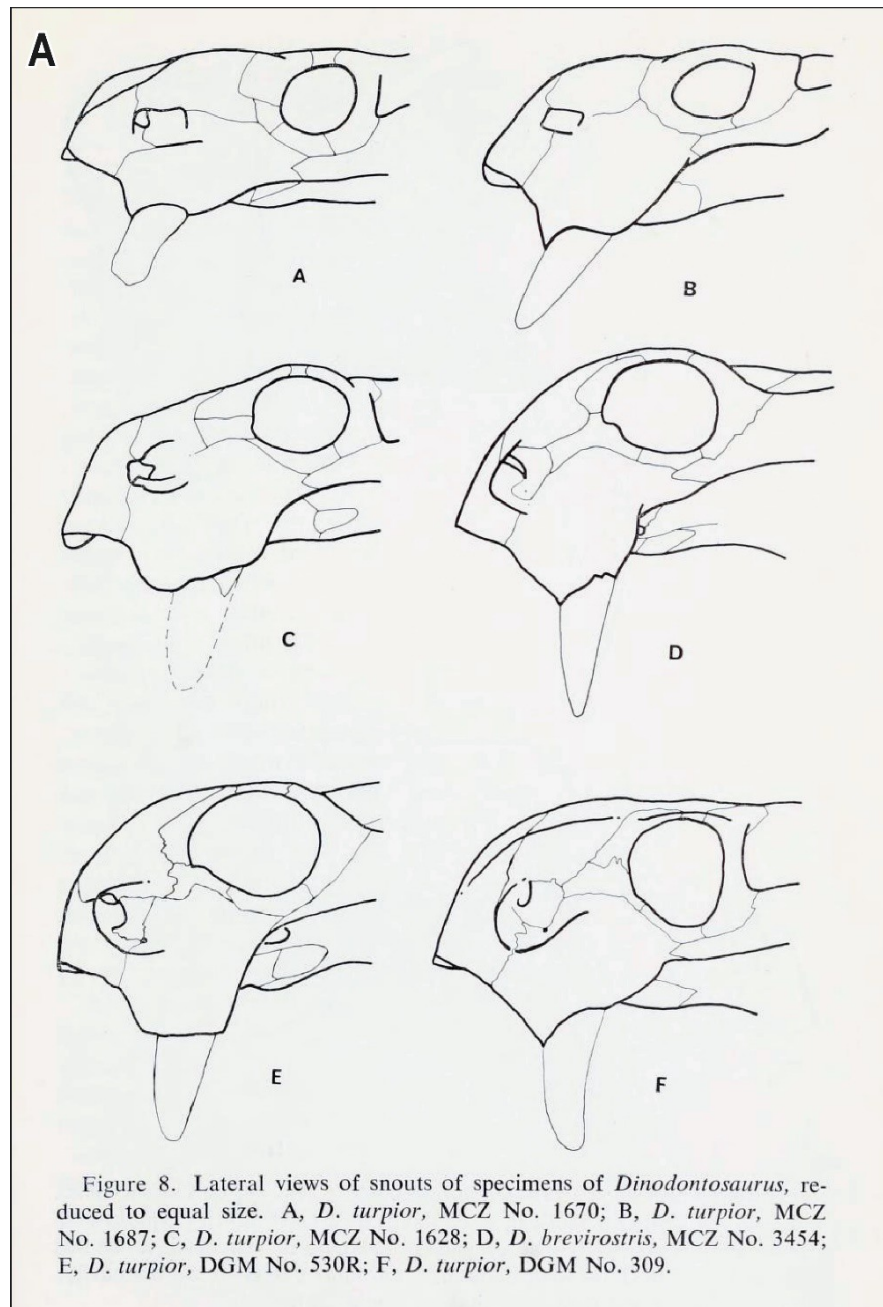
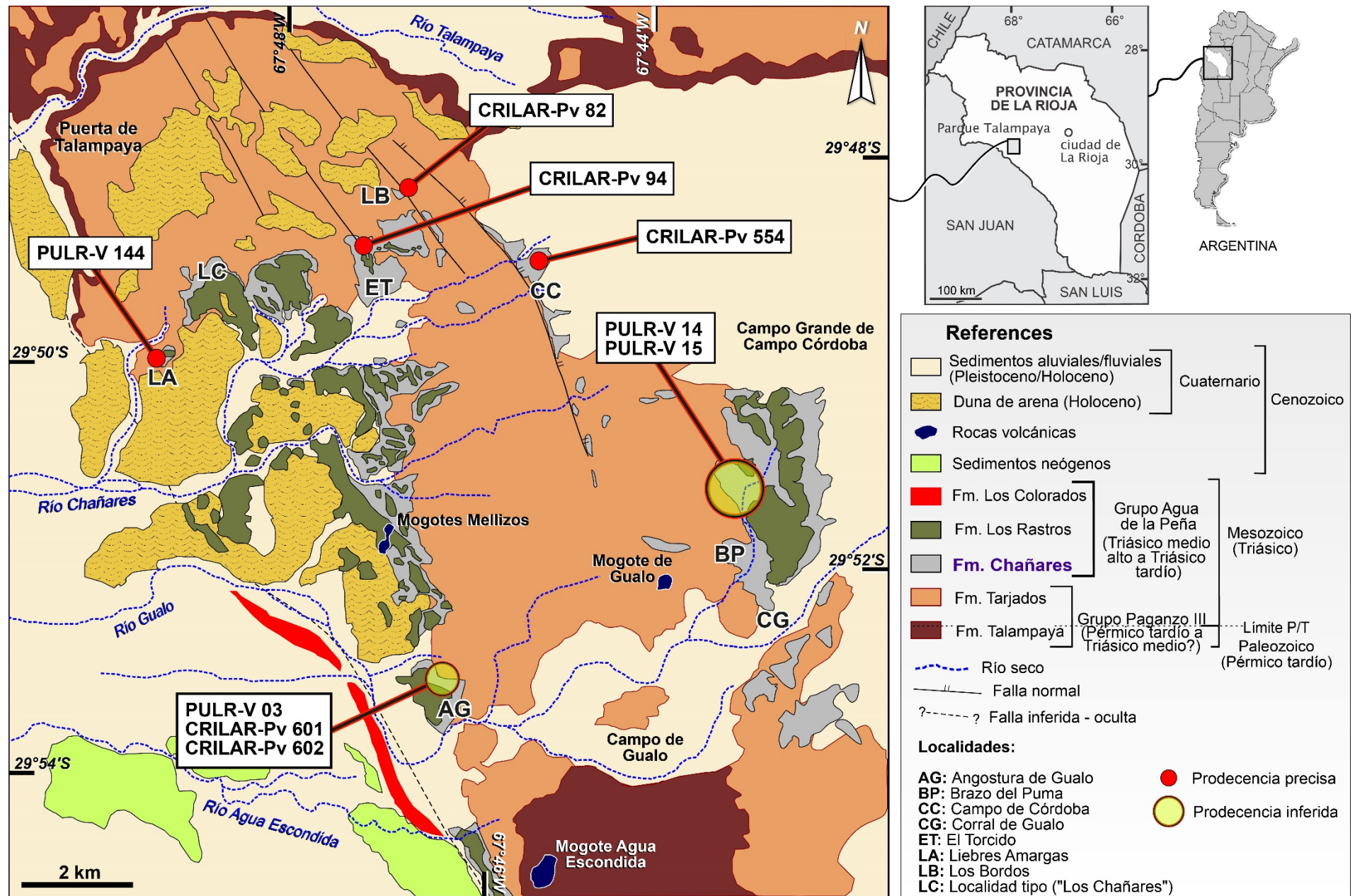


Fig. 14. Ejemplos de materiales históricos actualmente referidos a *Dinodontosaurus*, según distintos esquemas taxonómicos: **A**, Cox (1968); **B**, Araújo (1981); **C**, **D**, Morato (2006); **E**, Ordoñez et al. (2020); **F**, Kammerer y Ordoñez (2021). Imágenes reproducidas de las publicaciones citadas.



Fig. 15. Stahleckeriinos sudamericanos. **A**, vista de GPIT-PV-30792, *Stahleckeria potens* (foto de Julia B. Desojo). **B**. Vista lateral izquierda de MVP-120, *Sangusaurus* sp (tomado de Schwanke-Peruzzo y Araújo Barberena, 1995)



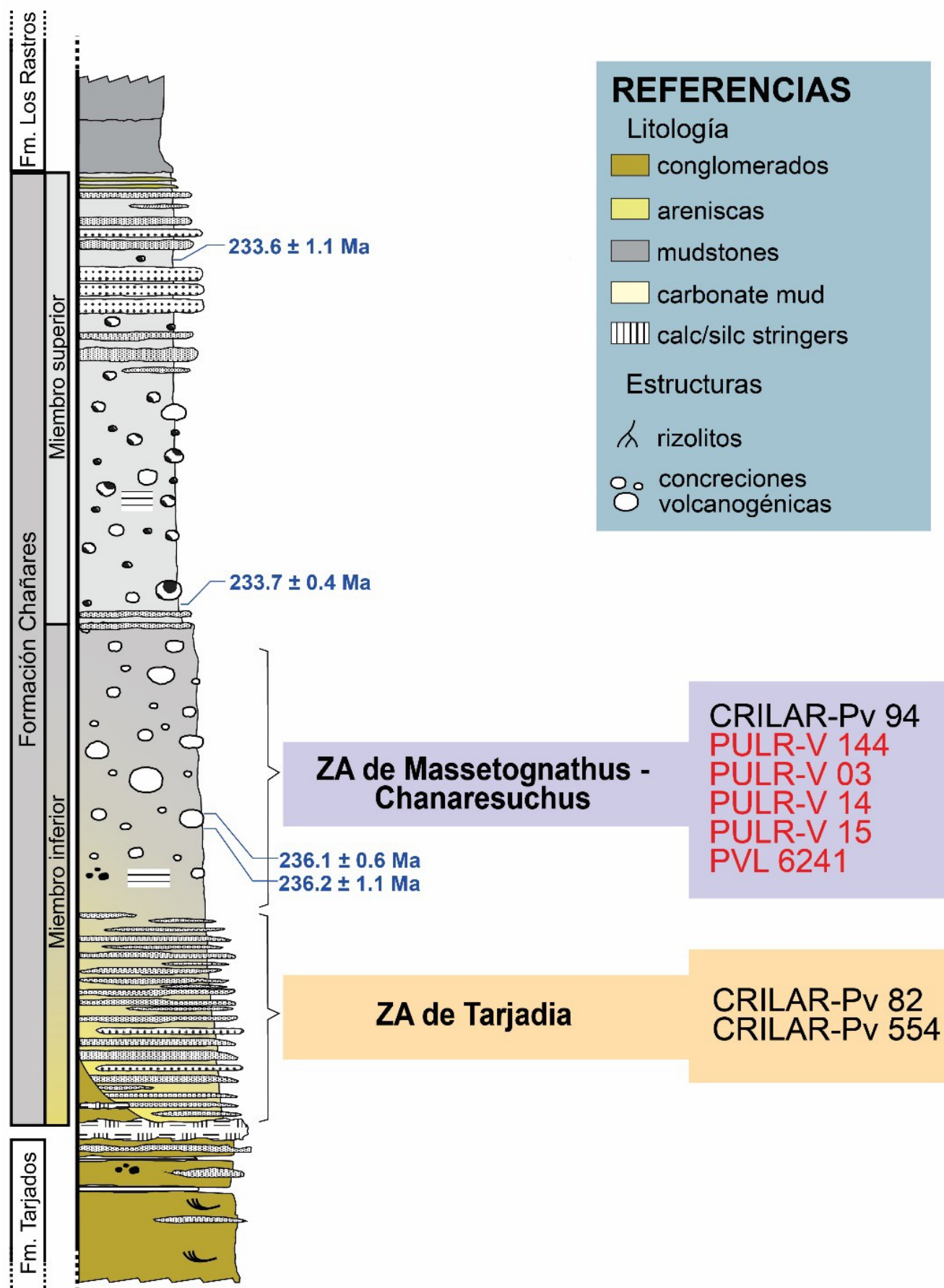


Fig. 17. Estratotipo generalizado de la Fm. Chañares, indicando la procedencia estratigráfica de los ejemplares aquí estudiados. Los ejemplares en rojo presentan un bajo control estratigráfico, y por lo tanto su procedencia es aproximada o inferida. Modificado de Ezcurra et al (2017).



Fig. 18. Trabajos de campo del "Archosauriform Research Group" en el Parque Nacional Talampaya (septiembre de 2018). Tareas de extracción de fósiles de dicinodontes: **A-C**, extracción de CRILAR-Pv 82 (en A, de izquierda a derecha, el autor de esta tesis -J.A. Escobar- y L.E. Fiorelli; en C, L. Acosta); **D**, extracción de CRILAR-Pv 94 (en la foto, M.B. von Baczko).

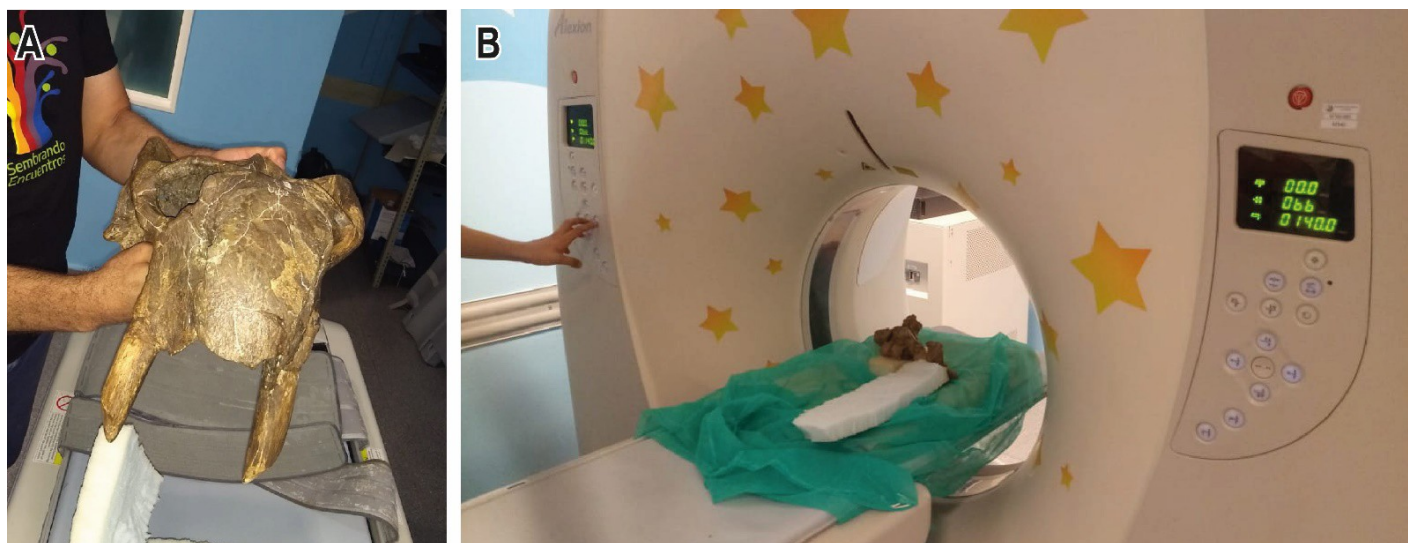


Fig. 19. Escaneo de PULR-V 14 en el tomógrafo del Laboratorio de Diagnóstico por Imágenes del Hospital de la Madre y el Niño de La Rioja.

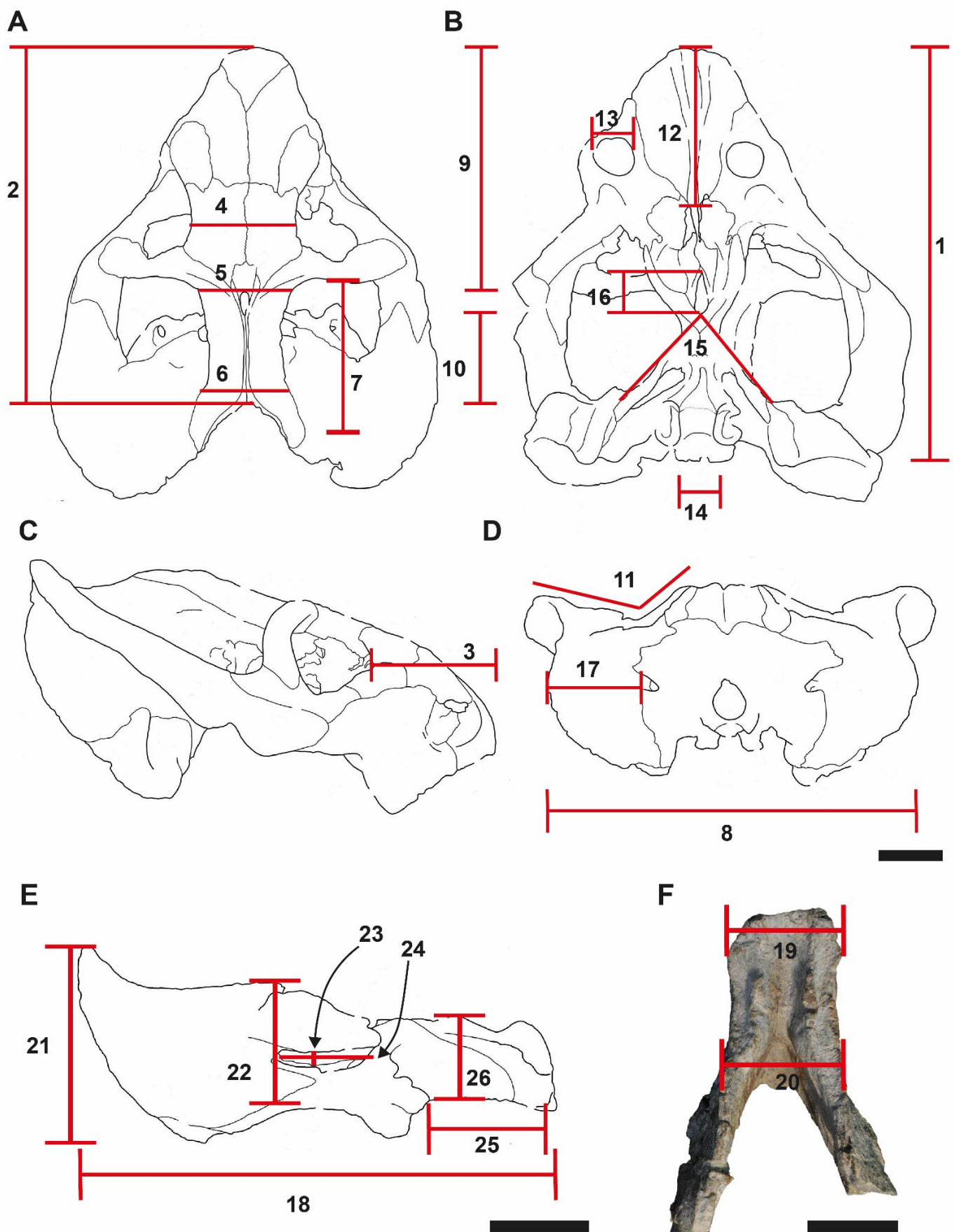


Fig. 20. Cráneo en vista dorsal (A), ventral (B), lateral (C) y occipital (D), mandíbula en vista lateral (E) y sínfisis mandibular en vista dorsal (F), ilustrando las medidas lineales tomadas en el cráneo y mandíbula de los ejemplares estudiados en esta tesis. Dibujos en A-E tomados de Kammerer (2019). F corresponde al espécimen CRILAR-Pv 94. Para referencias de cada medición, consultar el número correspondiente en la Tabla 6 del Anexo.

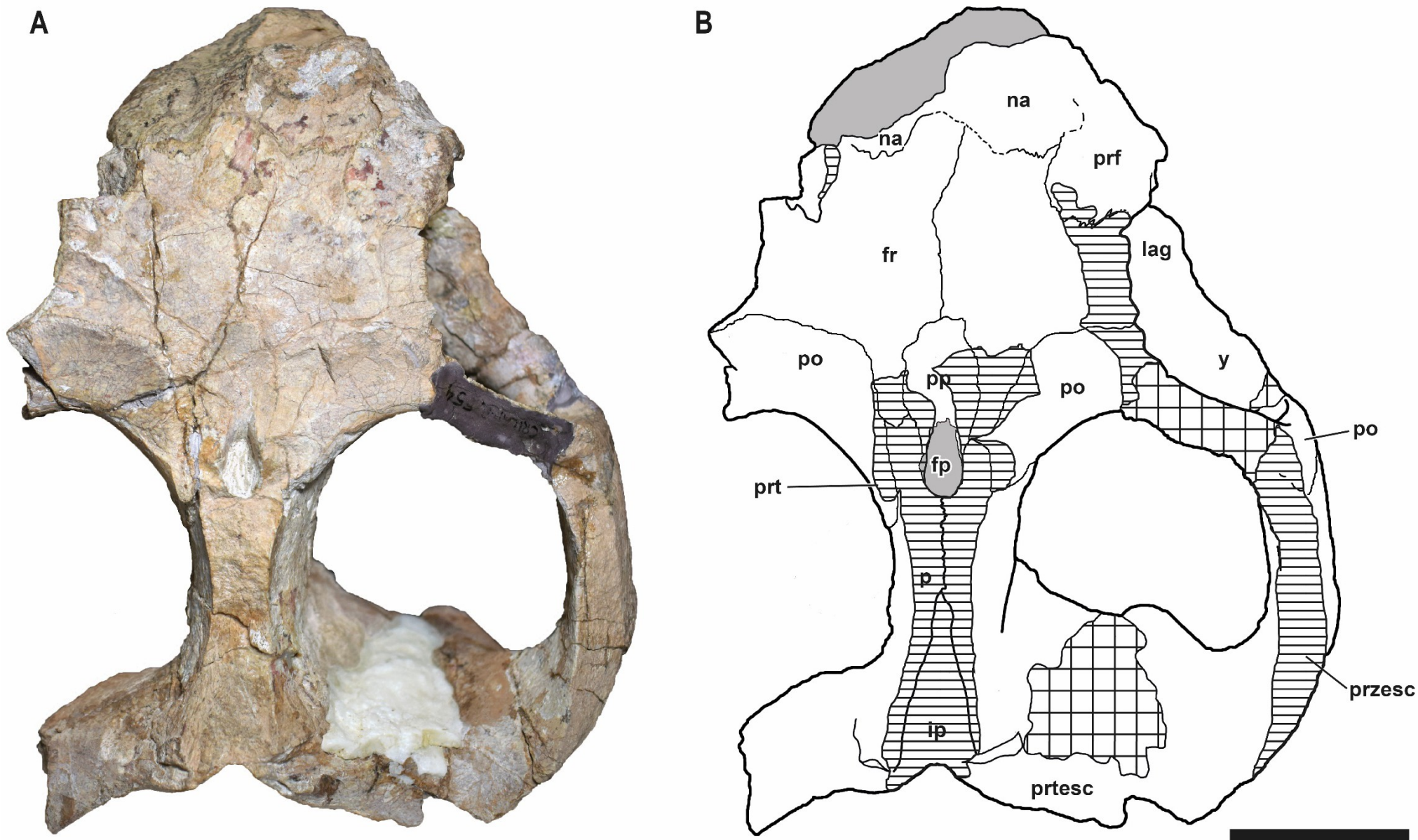


Fig. 21. CRILAR-Pv 554, Kannemeyeriiformes indet. **A**, fotografía y **B**, dibujo interpretativo del cráneo en vista dorsal. **Abreviaturas:** **fp**, foramen pineal; **fr**, frontales; **ip**, interparietal; **lag**, lagrimal; **na**, nasal; **p**, parietal; **po**, postorbital; **pp**, preparietal; **prfr**, prefrontal; **prt**, proceso temporal del postorbital; **prtesc**, proceso temporal de escamoso; **przesc**, proceso zigomático del escamoso; **y**, yugal. La escala equivale a 5 cm.



Fig. 22. CRILAR-Pv 554, Kannemeyeriiformes indet., cráneo en vista ventral. **Abreviaturas:** **fr**, frontal; **mx**, maxilar; **per**, pariótico; **po**, postorbital; **przesc**, proceso cuadrado de escamoso; **prpocc**, proceso paraoccipital del pariótico; **przesc**, proceso zigomático del escamoso; **rcan**, raíz del colmillo o *tusk*; **so**, supraoccipital; **y**, yugal. La escala equivale a 5 cm.

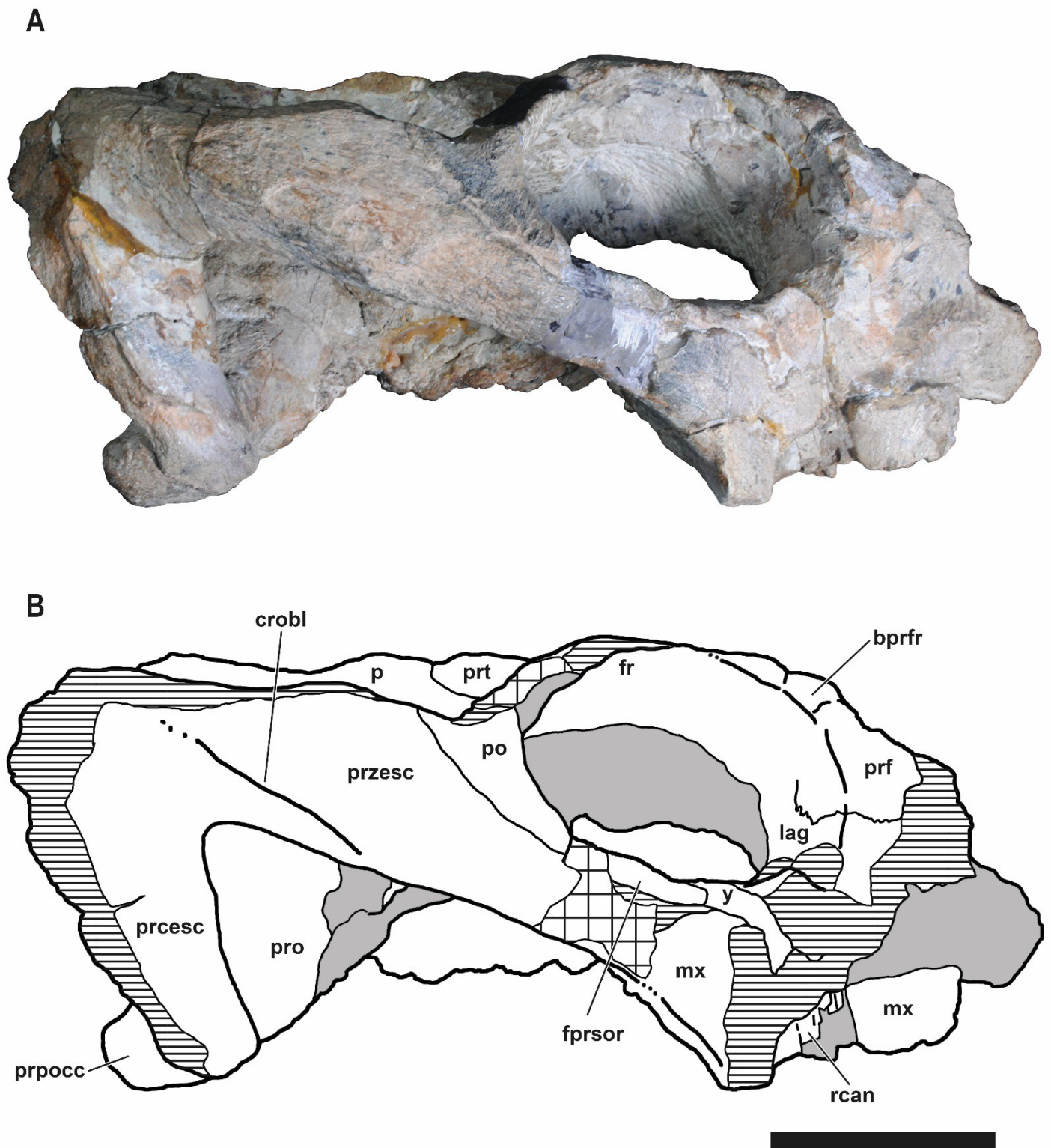


Fig. 23. CRILAR-Pv 554, Kannemeyeriiformes indet. **A**, fotografía y **B**, dibujo interpretativo del cráneo en vista lateral derecha. **Abreviaturas:** **bprfr**, protuberancia o *boss* prefrontal; **crobl**, cresta oblicua lateral del escamoso; **fprsor**, faceta de contacto en yugal, para proceso suborbital del postorbital; **fr**, frontal; **lag**, lagrimal; **mx**, maxilar; **p**, parietal; **po**, postorbital; **prcsc**, proceso cuadrado de escamoso; **prf**, prefrontal; **pro**, porción preótica del periótico; **prpocc**, proceso paraoccipital del periótico; **prt**, proceso temporal del postorbital; **przesc**, proceso zigomático del escamoso; **rcan**, raíz del colmillo o *tusk*; **y**, yugal. La escala equivale a 5 cm.

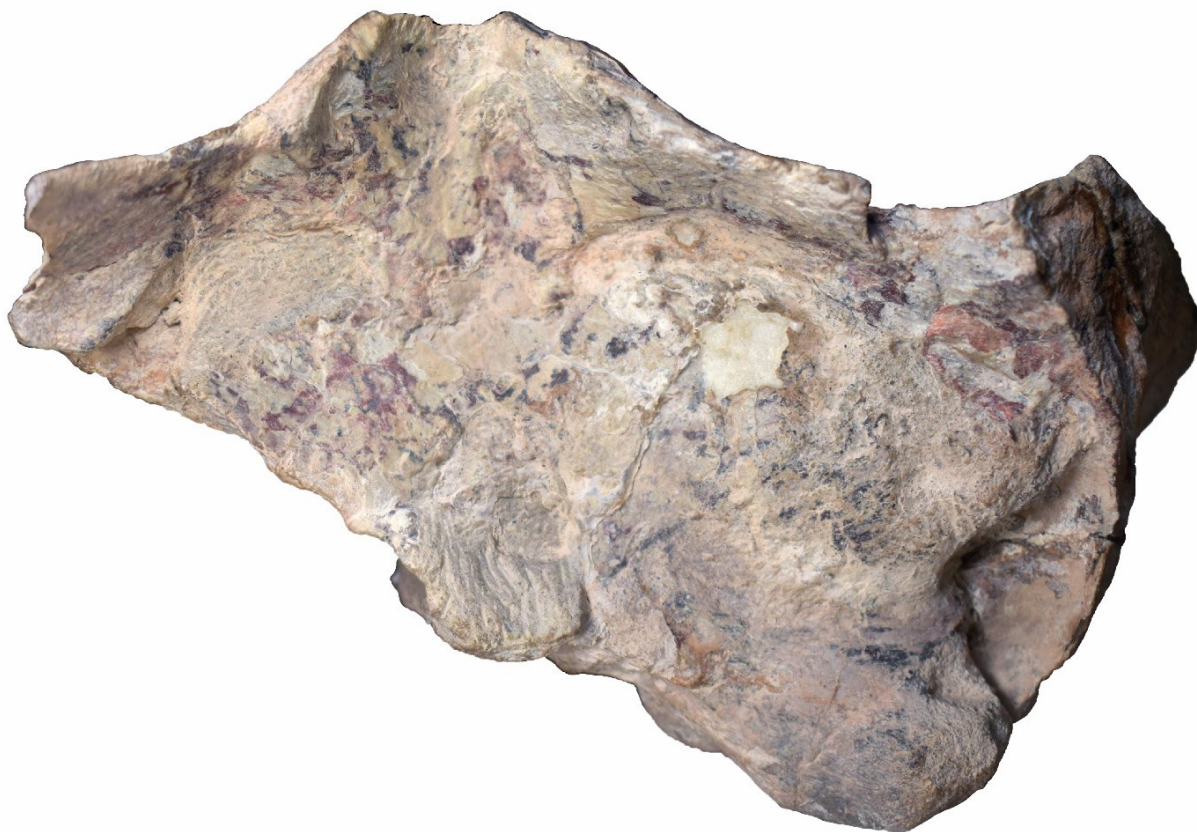
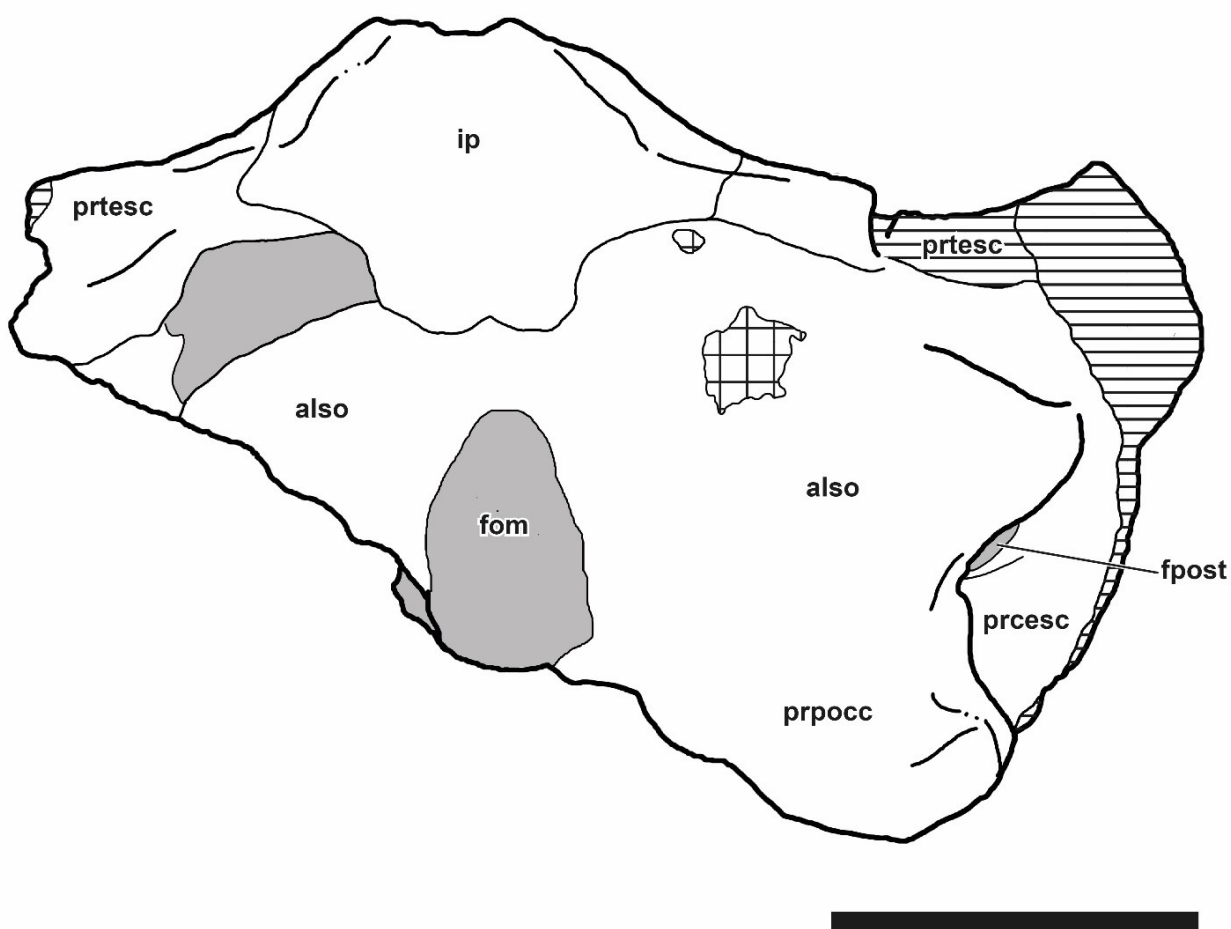
A**B**

Fig. 24. CRILAR-Pv 554, Kannemeyeriiformes indet. **A**, fotografía y **B**, dibujo interpretativo del cráneo en vista occipital. **Abreviaturas:** **also**, ala lateral del supraoccipital; **fom**, foramen magnum; **fpost**, fenestra posttemporal; **ip**, interparietal; **prtesc**, proceso cuadrado de escamoso; **prpocc**, proceso paraoccipital del periótico; **prtesc**, proceso temporal de escamoso. La escala equivale a 5 cm.



Fig. 25. CRILAR-Pv 82, *Stahleckeriinae* indet., al momento de su descubrimiento en la localidad de Los Bordos (Formación Chañares, ZA de *Tarjadia*).

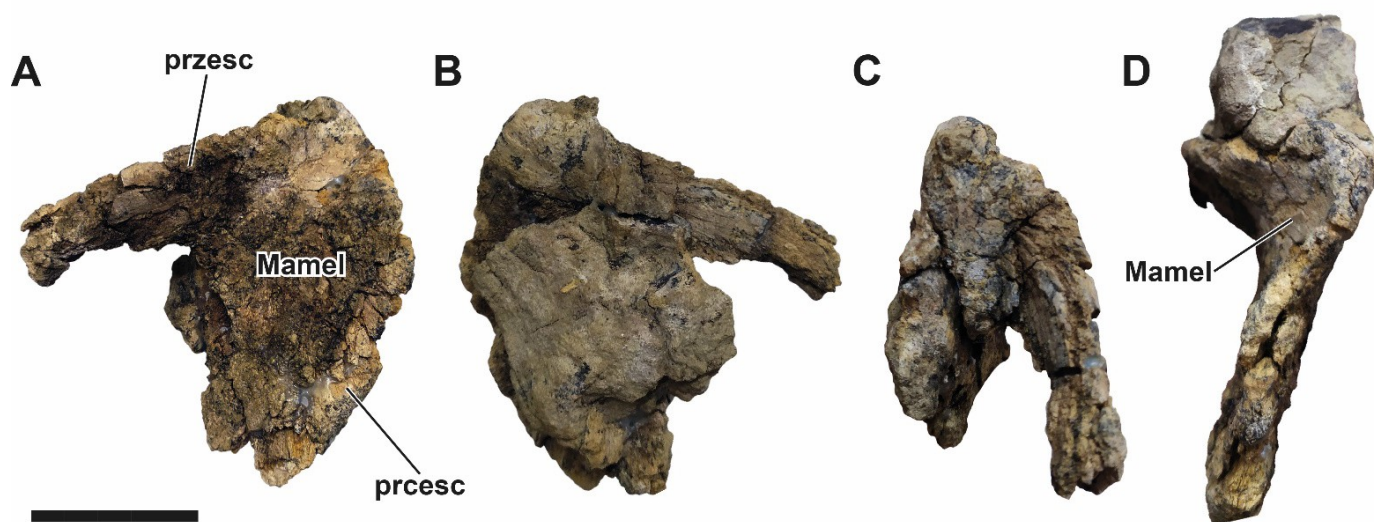


Fig. 26. CRILAR-Pv 82, *Stahleckeriinae* indet., escamoso izquierdo parcial en vistas lateral (A), medial (B), anterodorsal (C) y posterior (D). Abreviaturas: Mamel, fosa para el *M. adductor mandibulae externus lateralis*; prcsc, proceso cuadrado de escamoso; przesc, proceso zigomático de escamoso. La escala equivale a 1 cm.

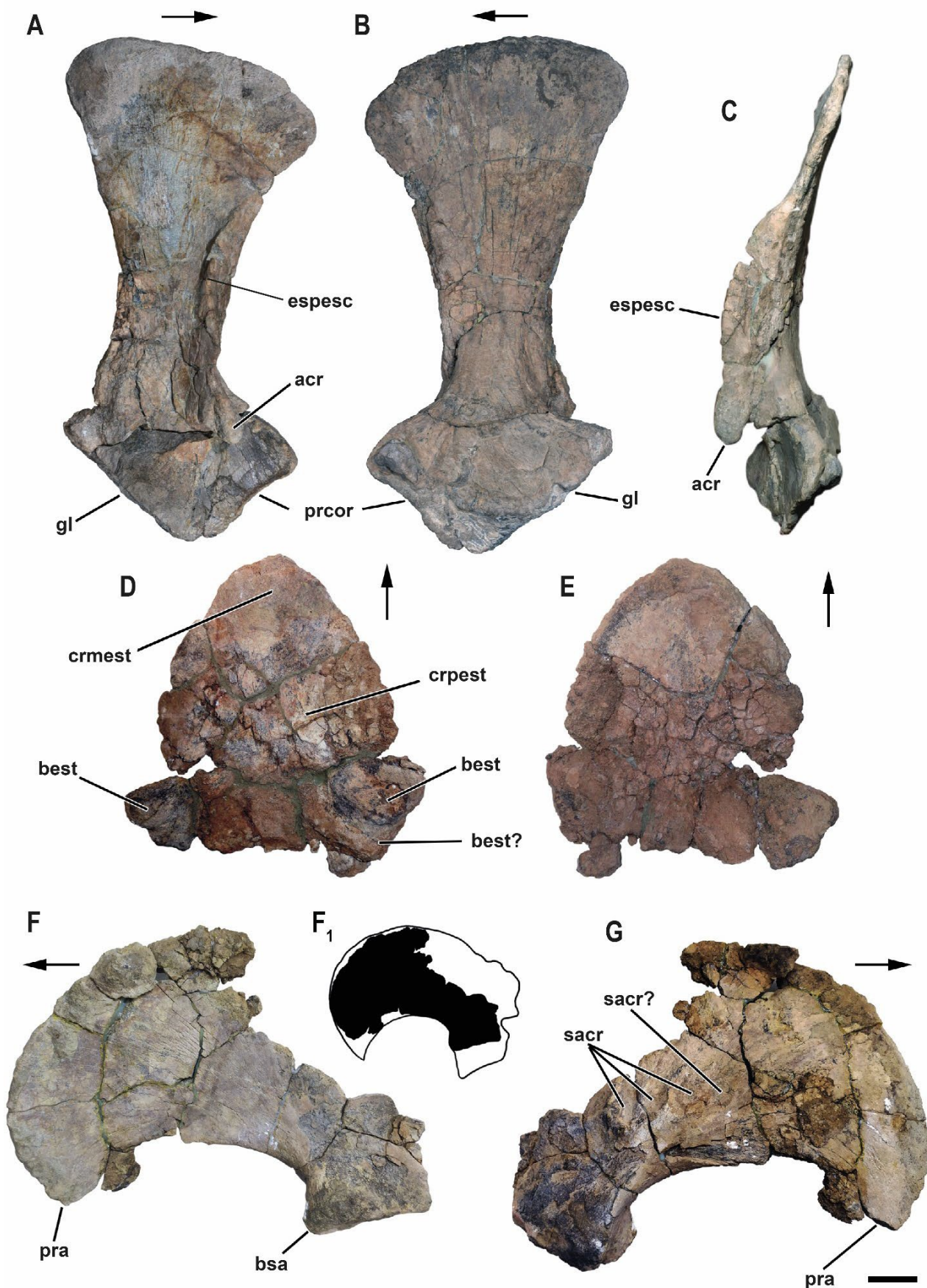


Fig. 27. CRILAR-Pv 82, Stahleckeriinae indet., postcráneo. Escápula derecha en vista lateral (A), medial (B), y anterior (C). Esternón en vista dorsal (D) y ventral (E). Ilion izquierdo parcial en vista lateral (F) y medial (G). F₁, reconstrucción hipotética del ilion de CRILAR-Pv 82 en base a *Stahleckeria potens* (von Huene, 1935). **Abreviaturas:** *acr*, proceso acromial; *best*, protuberancia o *boss* esternal; *bsa*, refuerzo o *buttress* supraacetabular; *crmest*, cresta mediana del esternón; *crpest*, cresta posterior del esternón; *espesc*, espina escapular; *gl*, superficie de articulación glenoidea; *pra*, proceso preacetabular; *prcor*, superficie articular para el precoracoides; *sacr*, cicatriz de costilla sacra. Las flechas apuntan anteriormente. La escala equivale a 5 cm.

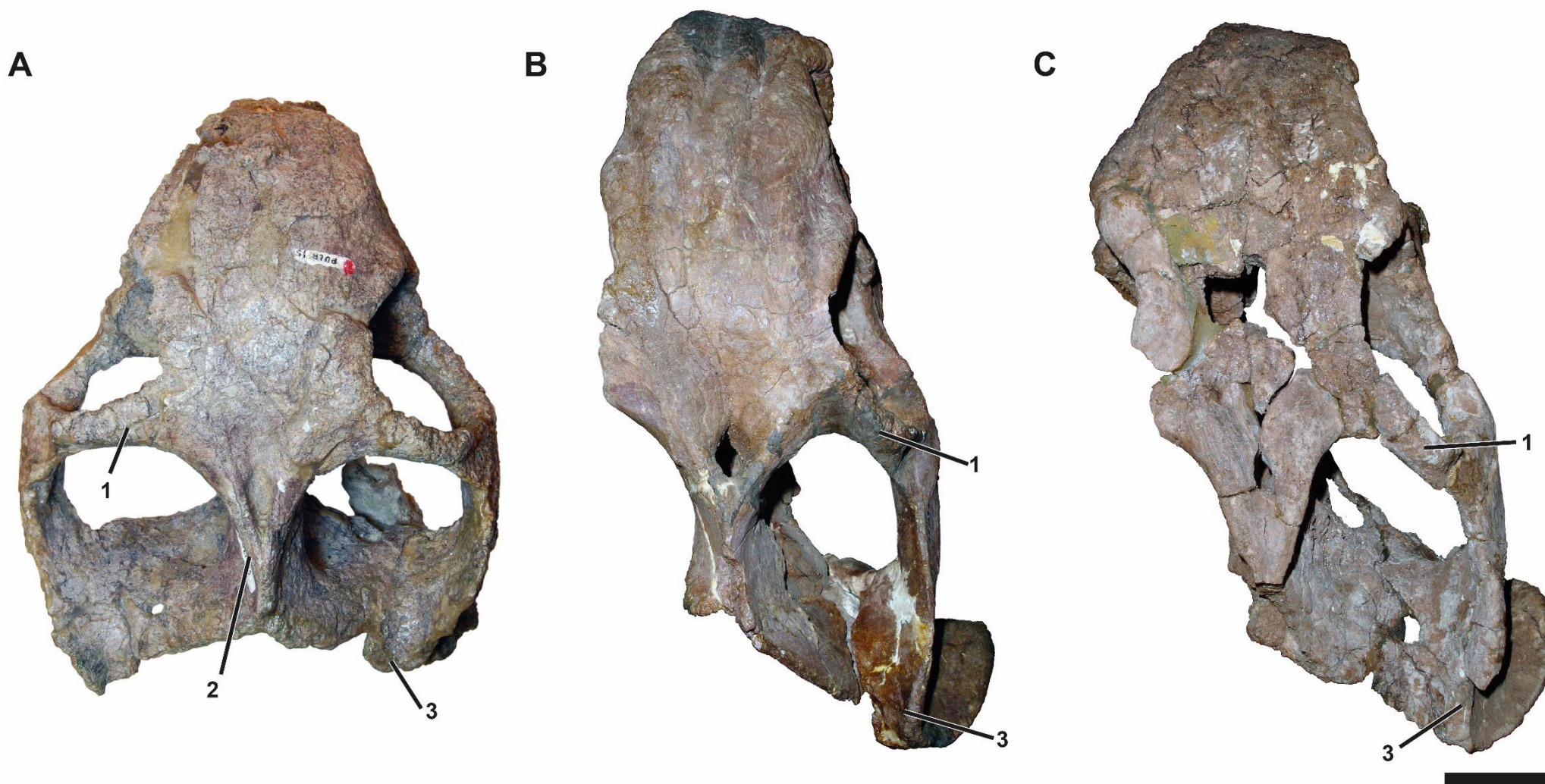


Fig. 28. Ejemplares de nov. gen. *brevirostris* en vista dorsal: **A**, holotipo PULR-V 15; **B**, MCZ-VPRA 3453; **C**, MCZ-VPRA 3457. Las principales características diagnósticas de nov. gen. *brevirostris* en esta vista son: **1**) barra postorbitaria con su segmento dorsal orientado oblicuamente al plano sagital del cráneo; **2**) proceso temporal del postorbital moderadamente desarrollado, hasta alcanzar cerca de la mitad anteroposterior de la barra intertemporal; **3**) proceso zigomático del escamoso con base amplia anteroposteriormente, sobrepasando el extremo posterior de la barra intertemporal. La escala equivale a 5 cm.

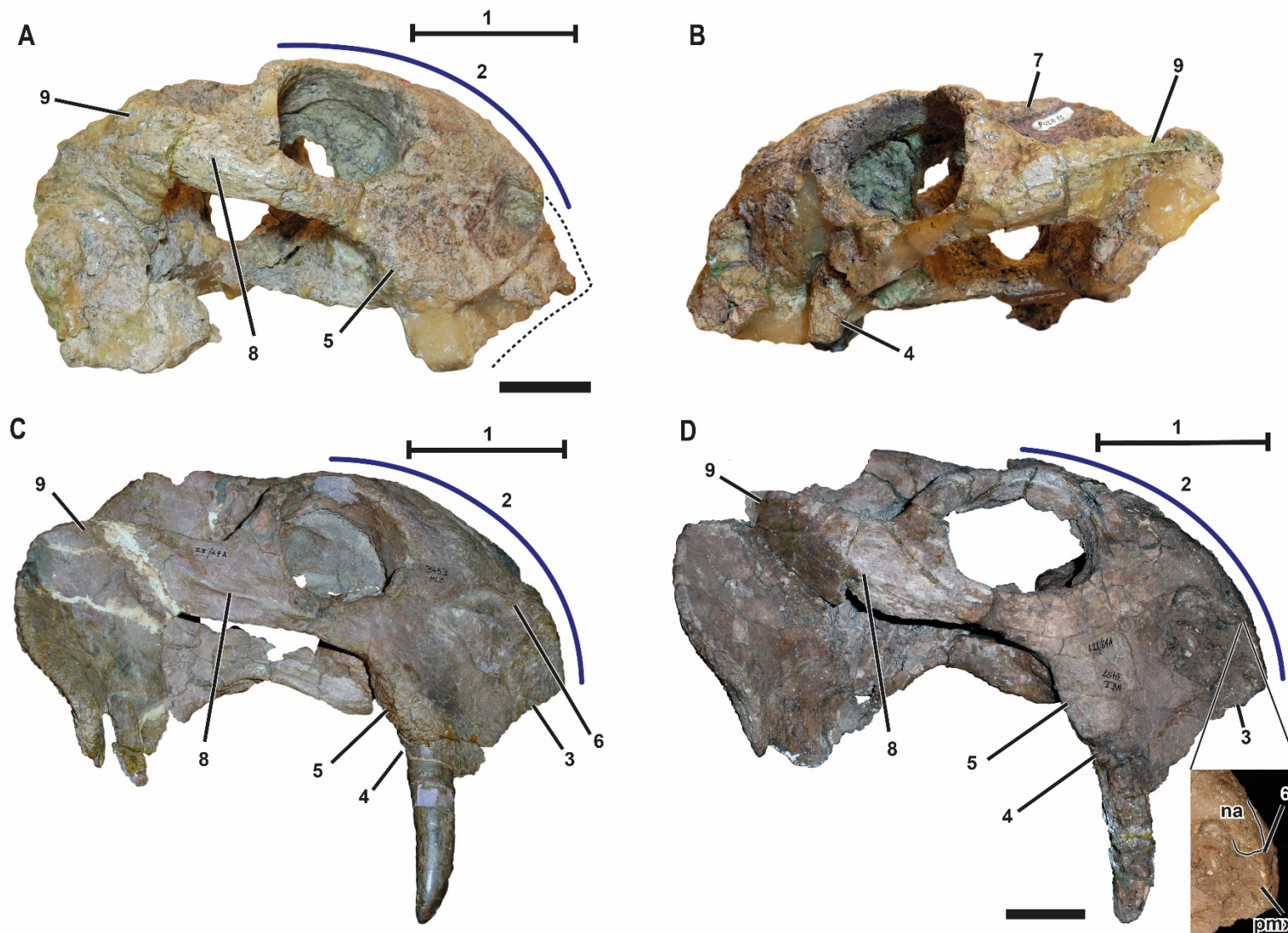


Fig. 29. Ejemplares de nov. gen. *brevirostris* en vista lateral: holotipo PULR-V 15 en vista lateral derecha (A) e izquierda (B); MCZ-VPRA 3453 (C); y MCZ-VPRA 3457 (D). En D, se muestra un detalle del extremo rostral en vista anterolateral, para mejor detalle de la muesca en el contacto del premaxilar (**pmx**) y el nasal (**na**). Las principales características diagnósticas de la especie en esta vista son: **1)** acortamiento preorbital marcado; **2)** contorno dorsal del rostro con pendiente acentuada y forma semicircular; **3)** premaxilar con crestas palatales anteriores no expuestas; **4)** proceso caniniforme orientado verticalmente, con el punto de erupción de los colmillos al mismo nivel que el margen anterior de la órbita; **5)** refuerzo o *butress* caniniforme moderadamente desarrollado; **6)** muesca o *notch* en el borde dorsal del receso nasal, en el contacto premaxilar-nasal; **7)** proceso temporal del postorbital moderadamente desarrollado, hasta alcanzar cerca de la mitad anteroposterior de la barra intertemporal; **8)** arco zigomático con una cresta oblicua en la superficie lateral; **9)** arco zigomático horizontal o subhorizontal, dejando siempre visible el borde dorsal de la barra intertemporal. La escala equivale a 5 cm.

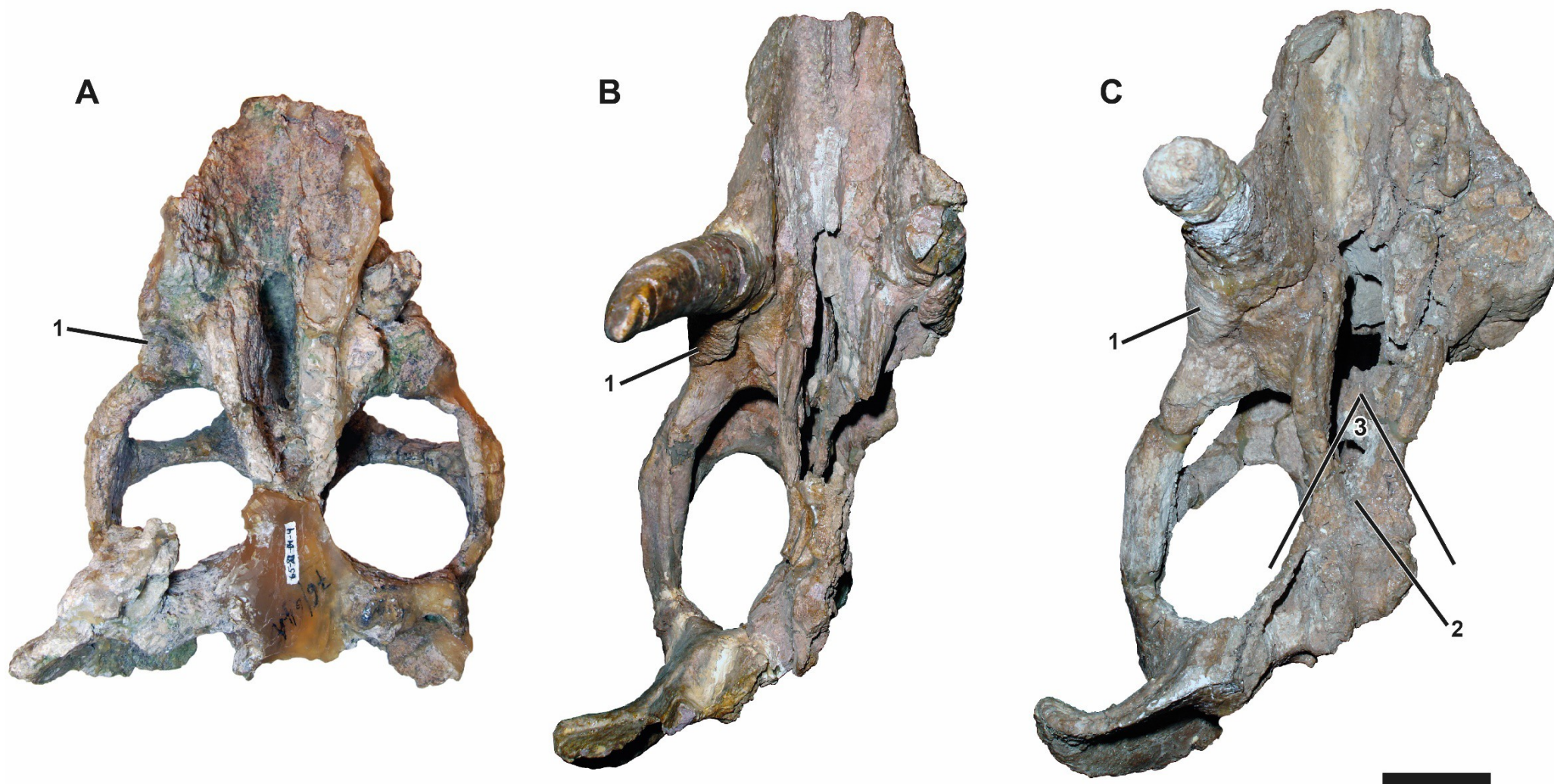


Fig. 30. Ejemplares de nov. gen. *brevirostris* en vista ventral: **A**, holotipo PULR-V 15; **B**, MCZ-VPRA 3453; **C**, MCZ-VPRA 3457. Las principales características diagnósticas de nov. gen. *brevirostris* en esta vista son: **1)** grado de desarrollo moderado del refuerzo o *butress* caniniforme; **2)** lámina mediana del pterigoides con superficie ventral lisa; **3)** ramas cuadradas de los pterigoides formando un ángulo agudo. La escala equivale a 5 cm.

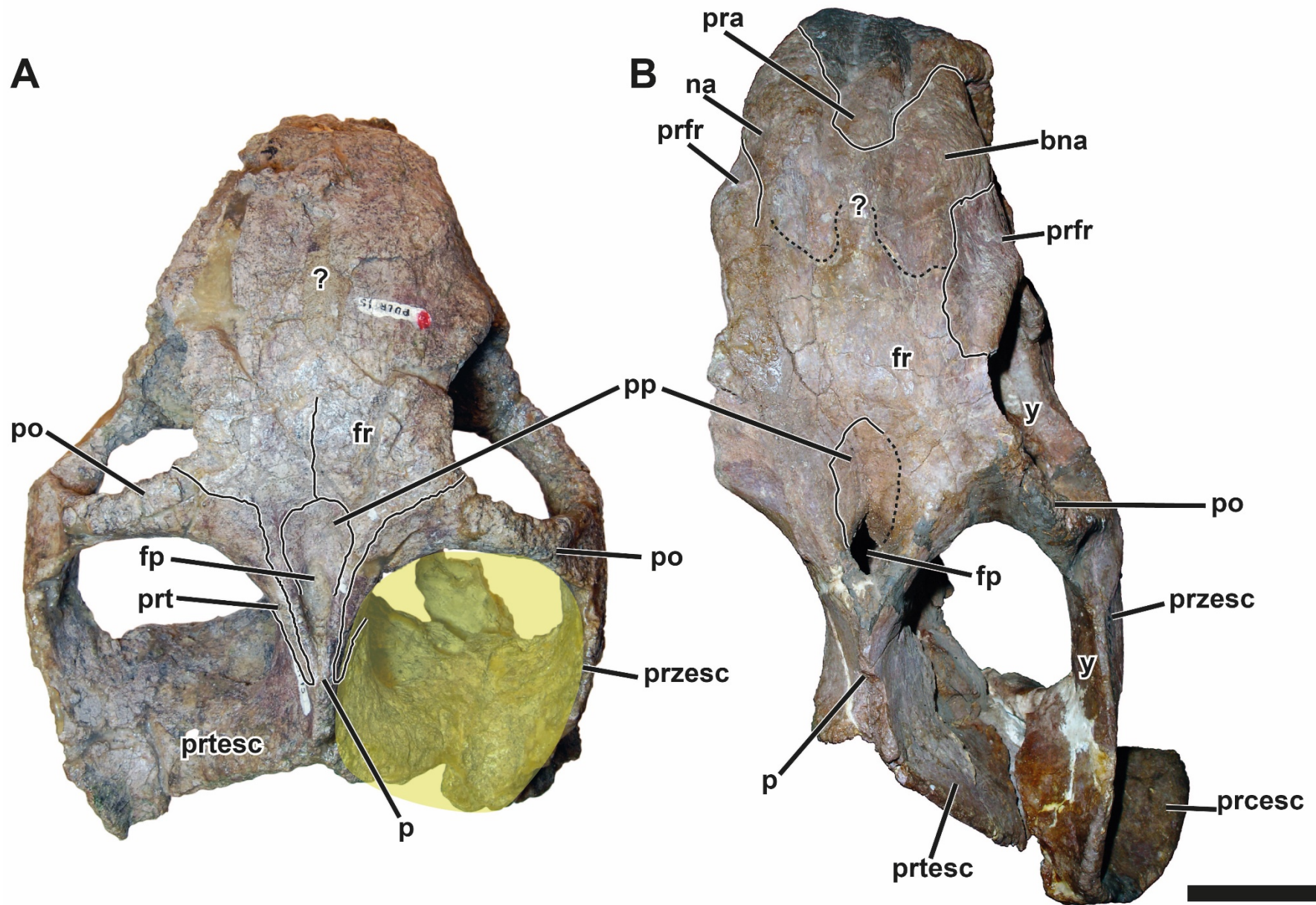


Fig. 31. Vista dorsal de dos ejemplares de nov. gen. *brevirostris*, mostrando los rasgos anatómicos principales: A) holotipo PULR-V 15; B) MCZ-VPRA 3453. **Abreviaturas:** **bna**, protuberancia o boss nasal; **na**, nasal; **prfr**, prefrontal; **fp**, foramen pineal; **fr**, frontales; **p**, parietal; **po**, postorbital; **pp**, preparietal; **pra**, proceso ascendente de premaxilar; **prcsc**, proceso cuadrado de escamoso; **prt**, proceso temporal del postorbital; **prtesc**, proceso temporal de escamoso; **przesc**, proceso zigomático del escamoso; **y**, yugal. El sombreado amarillo en A corresponde al área de la fenestra temporal derecha. La escala equivale a 5 cm.

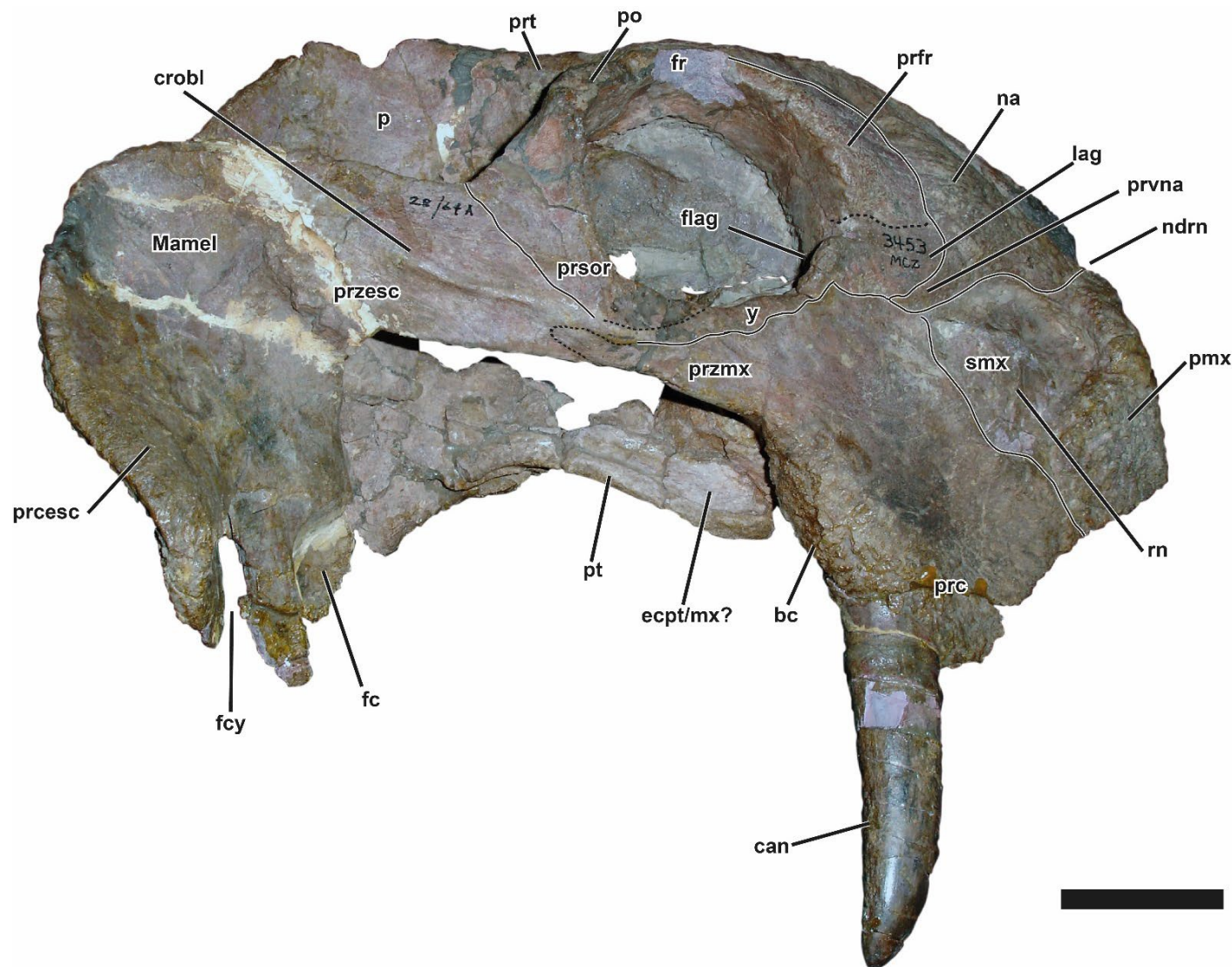


Fig. 32. MCZ-VPRA 3453, ejemplar referido de nov. gen. *brevirostris*, cráneo en vista lateral derecha. **Abreviaturas:** **bc**, refuerzo (*buttress*) caniniforme; **can**, colmillo (*tusk*); **crobl**, cresta oblicua lateral del escamoso; **ecpt/mx?**, posible ectopterigoides o proceso posterior de maxilar; **fc**, faceta de articulación para cuadrado; **fcy**, faceta de articulación para cuadradoyugal; **flag**, foramen lagrimal; **lag**, lagrimal; **Mamel**, fosa para *M. adductor mandibulae externus lateralis*; **na**, nasal; **ndrn**, muesca (*notch*) dorsal del receso nasal; **p**, parietal; **pmx**, premaxilar; **po**, postorbital; **prc**, proceso caniniforme del maxilar; **prcsc**, proceso cuadrado de escamoso; **prfr**, prefrontal; **prsr**, proceso suborbitario del postorbital; **prt**, proceso temporal del postorbital; **prvna**, proceso ventral del nasal; **pt**, pterigoides; **przesc**, proceso zigomático del escamoso; **przmx**, proceso zigomático de maxilar; **rn**, receso nasal; **smx**, septomaxilar. La escala equivale a 5 cm.

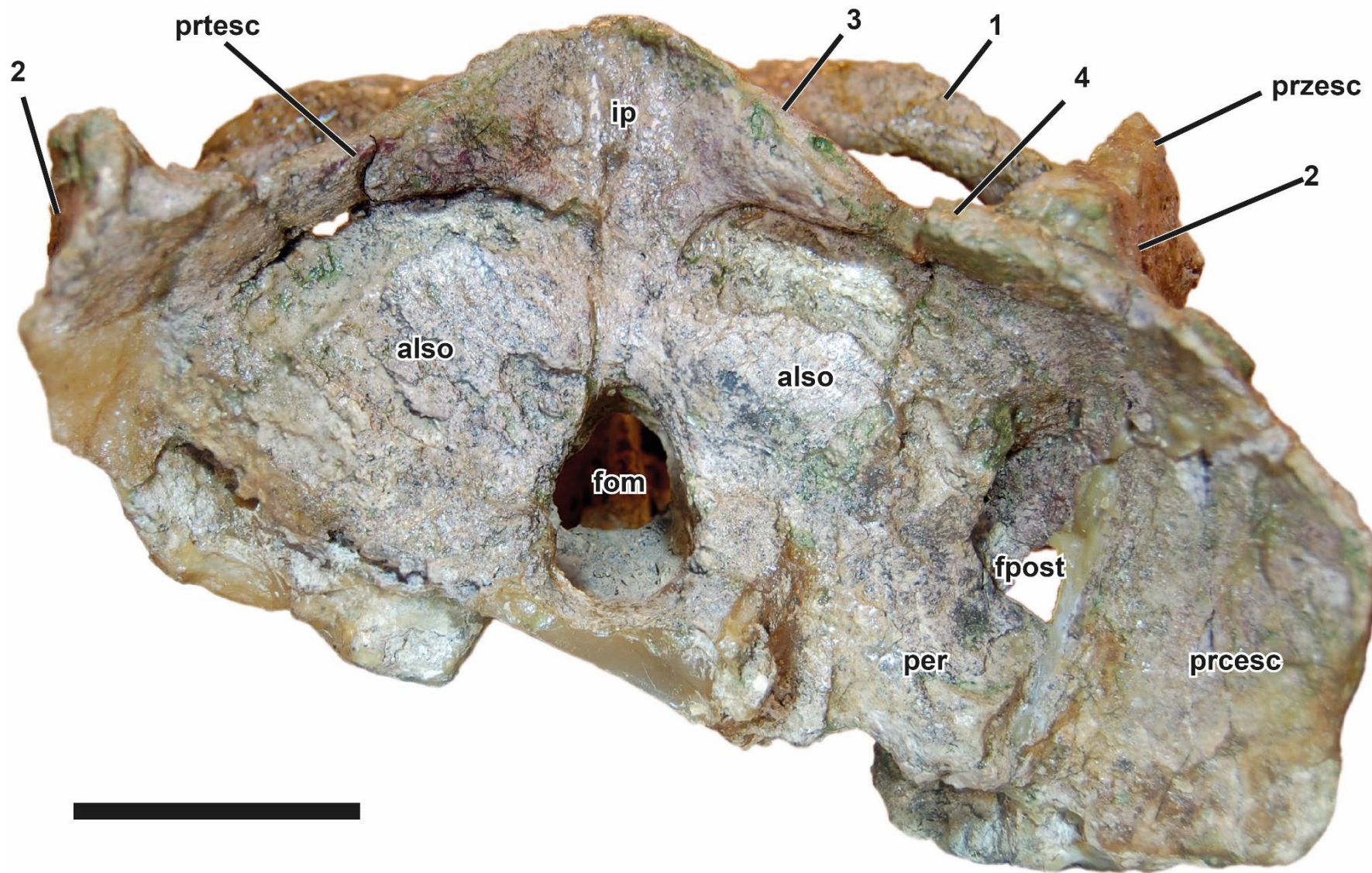


Fig. 33. PULR-V 15, holotipo de nov. gen. *brevirostris* en vista occipital. **Referencias:** **also**, ala lateral del supraoccipital; **fom**, foramen magnum; **fpost**, fenestra posttemporal; **ip**, interparietal; **per**, periótico; **prcsc**, proceso cuadrado de escamoso; **prtesc**, proceso temporal de escamoso; **przesc**, proceso zigomático de escamoso. Las principales características diagnósticas de la especie en esta vista son: **1)** barra postorbitaria con su segmento dorsal curvado gradualmente; **2)** borde occipital del escamoso con una muesca o “notch” dorsolateral, entre las ramas zigomática y cuadrada; **3)** borde dorsal del occipucio fuertemente inclinado ventrolateralmente, con forma de “techo a dos aguas”; **4)** parte dorsal de occipucio inclinada hacia atrás, formando un “techo o dosel” por sobre el resto de la superficie occipital. La escala equivale a 5 cm.

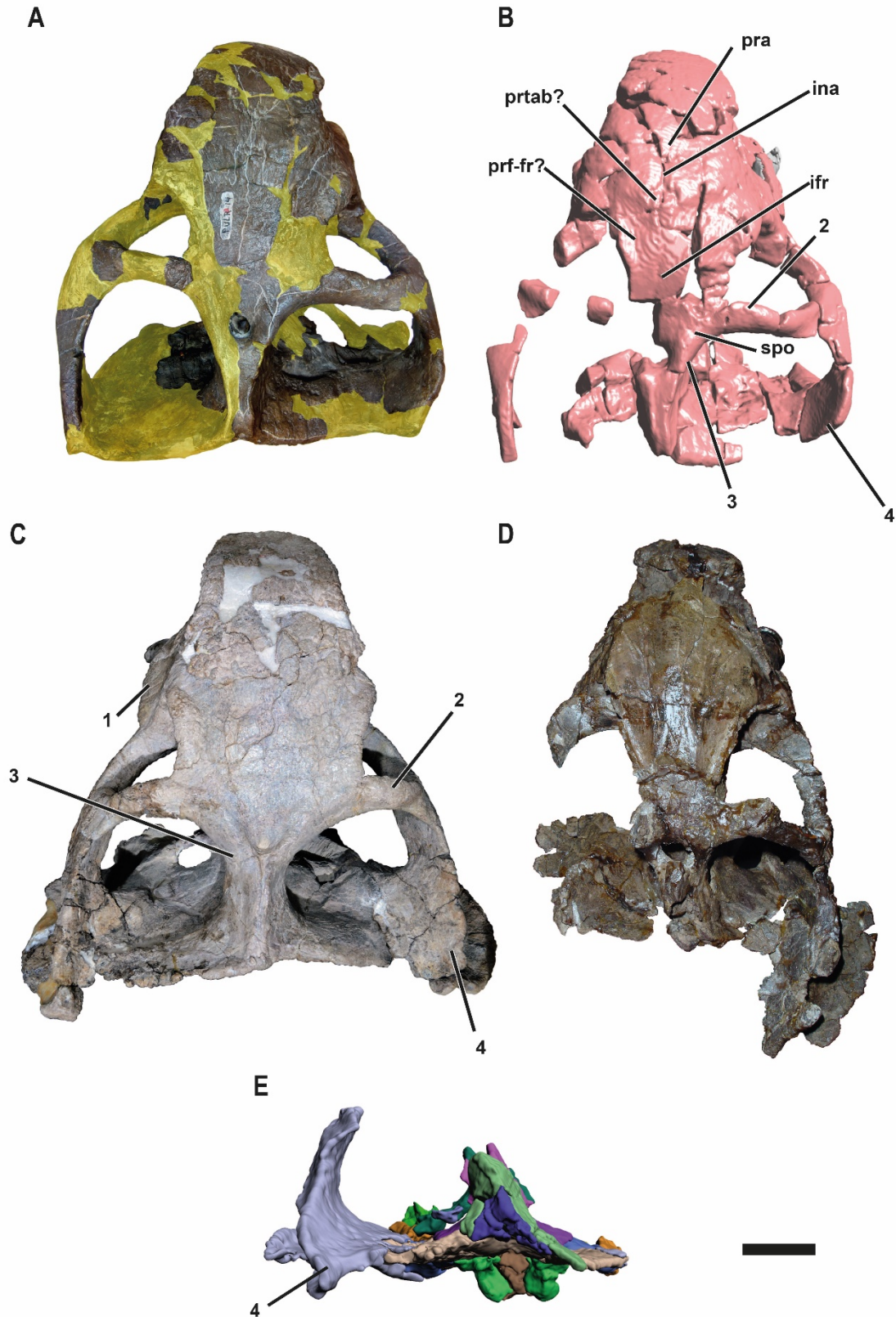


Fig. 34. Ejemplares de *Chanaria platyceps* en vista dorsal: **A**, holotipo PULR-V 14 (áreas reconstruidas en yeso sombreadas en amarillo); **B**, holotipo PULR-V 14, renderizado 3D del cráneo, excluyendo las áreas reconstruidas en yeso; **C**, CRILAR-Pv 94; **D**, PVL 6241; **E**, renderizado 3D de CRILAR-Pv 601 (tomado de Ordoñez et al., 2020). **Referencias:** **pra**, proceso ascendente de premaxilar; **prtab?**, proceso tabular de frontal?; **prf-fr**, sutura prefrontal-frontal?; **ina**, sutura internasal; **ifr**, sutura interfrontal; **spo**, sutura del postorbital. Las principales características diagnósticas de *C. platyceps* en esta vista son: **1**) refuerzo o *butress* caniniforme robusto; **2**) barra postorbitaria con su segmento dorsal orientado perpendicularmente al plano sagital del cráneo en vista dorsal; **3**) proceso temporal del postorbital extremadamente corto, sin sobrepasar al foramen pineal; **4**) proceso zigomático del escamoso con base estrecha anteroposteriormente, sin sobrepasar posteriormente al cóndilo occipital. La escala equivale a 5 cm.

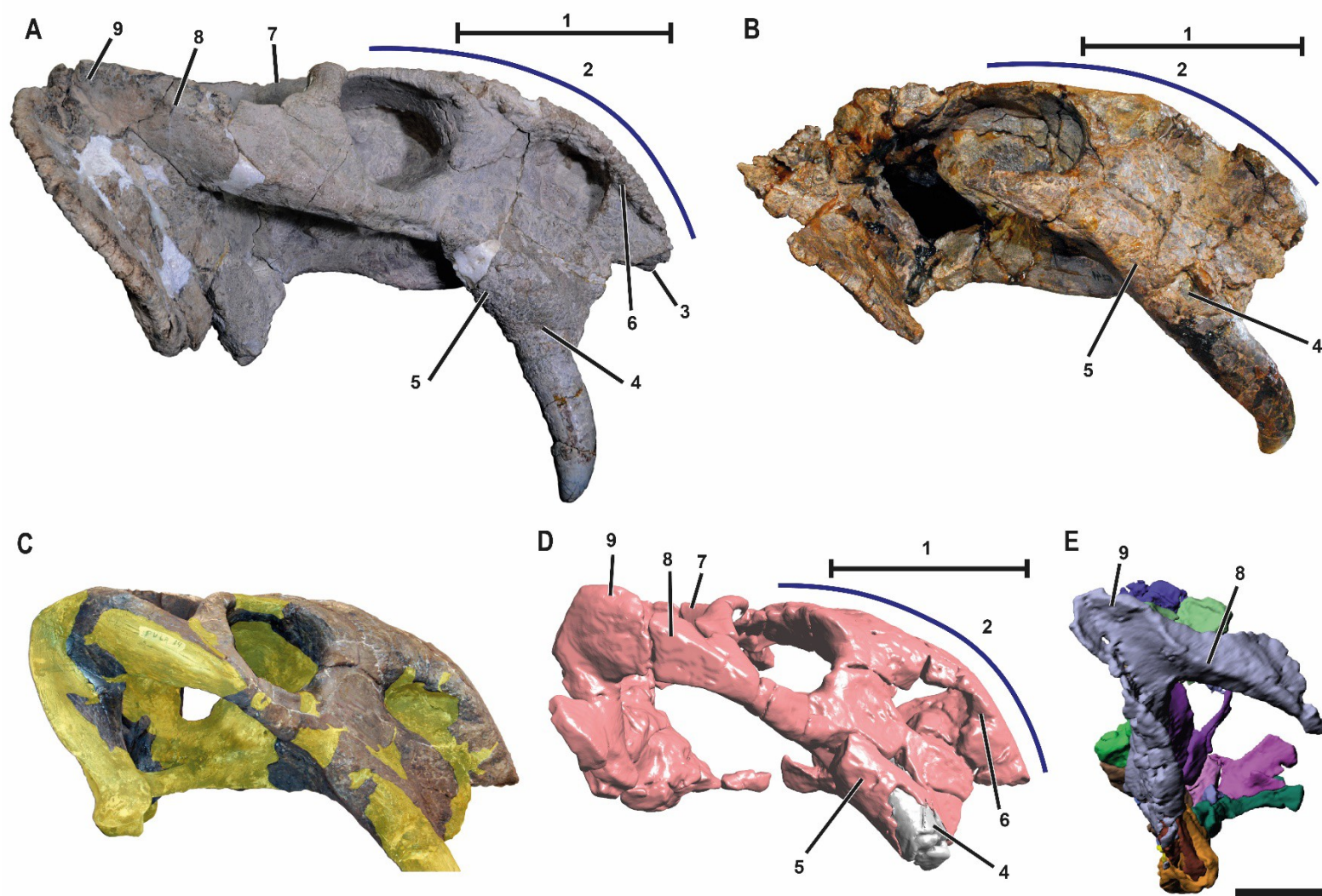


Fig. 35. Cráneos de *Chanaria platyceps* en vista lateral: **A**, CRILAR-Pv 94; **B**, PVL 6241; **C**, holotipo PULR-V 14 (áreas restauradas en yeso sombreadas en amarillo); **D**, holotipo PULR-V 14, renderizado 3D del cráneo, excluyendo las áreas restauradas en yeso; **E**, renderizado 3D de CRILAR-Pv 601 (tomado de Ordoñez et al., 2020). Las imágenes A, C y D corresponden al sector derecho, las B y E son vistas laterales izquierdas invertidas a fines comparativos. Las principales características diagnósticas de *C. platyceps* en esta vista son: **1**) alargamiento preorbital marcado; **2**) contorno dorsal del rostro con una pendiente suave; **3**) premaxilar con crestas palatales anteriores expuestas en vista lateral; **4**) proceso caniniforme orientado anteroventralmente, con el punto de erupción de los colmillos a nivel de las narinas internas; **5**) refuerzo o *butress* caniniforme robusto; **6**) receso nasal con borde dorsal continuo, sin una muesca en el contacto premaxilar-nasal; **7**) proceso temporal del postorbital extremadamente corto, sin sobrepasar al foramen pineal; **8**) arco zigomático con una cresta oblicua en la superficie lateral; **9**) arco zigomático marcadamente inclinado posterodorsalmente, ocultando a la barra intertemporal en vista lateral. La escala equivale a 5 cm.

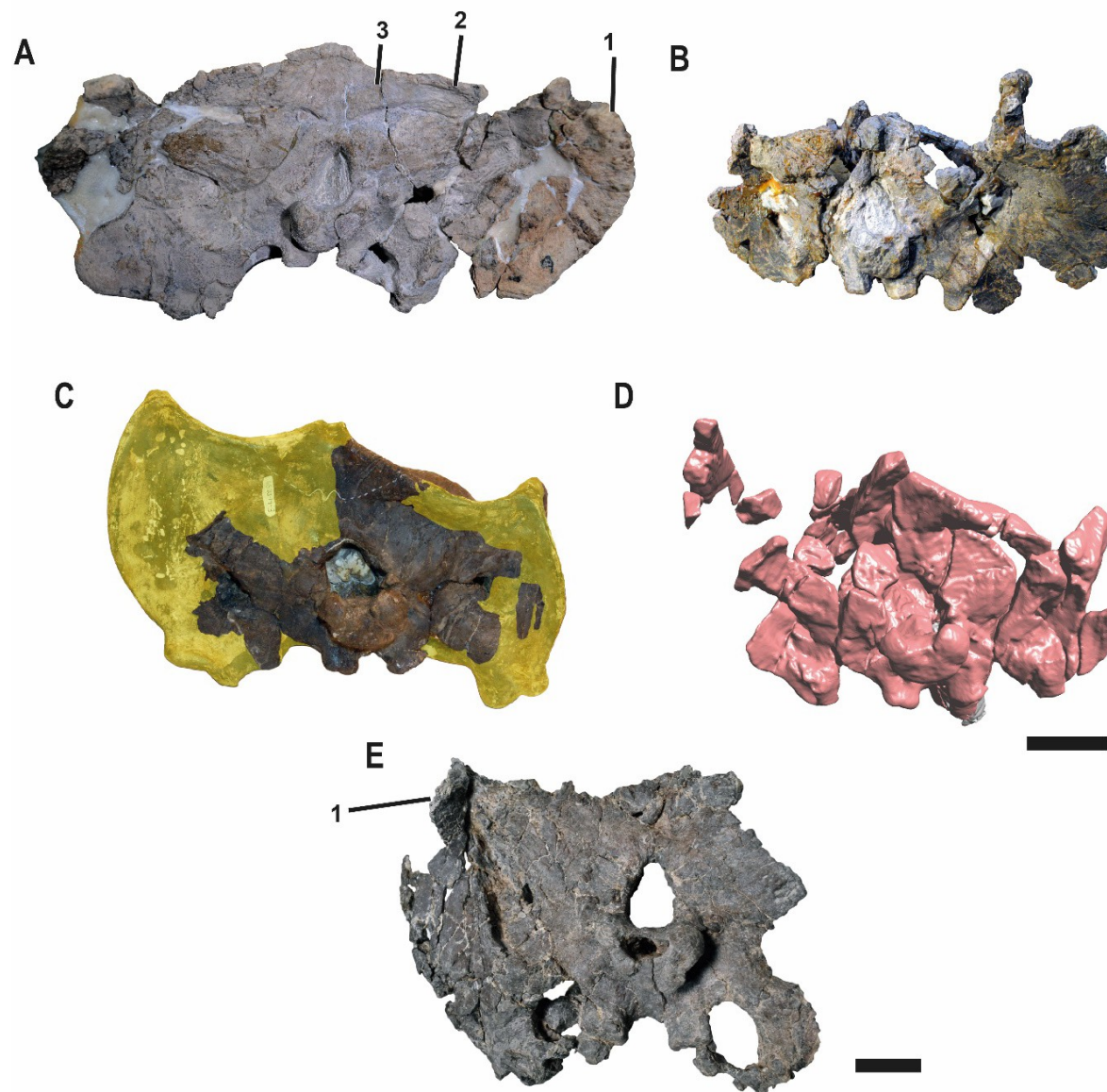


Fig. 36. Ejemplares de *Chanaria platyceps* en vista occipital: **A**, CRILAR-Pv 94; **B**, PVL 6241; **C**, holotipo PULR-V 14 (áreas restauradas en yeso sombreadas en amarillo); **D**, holotipo PULR-V 14, renderizado 3D del cráneo, excluyendo las áreas restauradas en yeso; **E**, CRILAR-Pv 601 (tomado de Ordoñez et al., 2020). Las principales características diagnósticas de *C. platyceps* en esta vista son: **1**) borde occipital del escamoso sin muesca o “*notch*” dorsolateral, entre las ramas zigomática y cuadrada; **2**) borde dorsal del occipucio recto a ligeramente inclinado ventrolateralmente (en vista posterior); **3**) superficie occipital relativamente plana en toda su extensión. Las escalas equivalen a 5 cm.

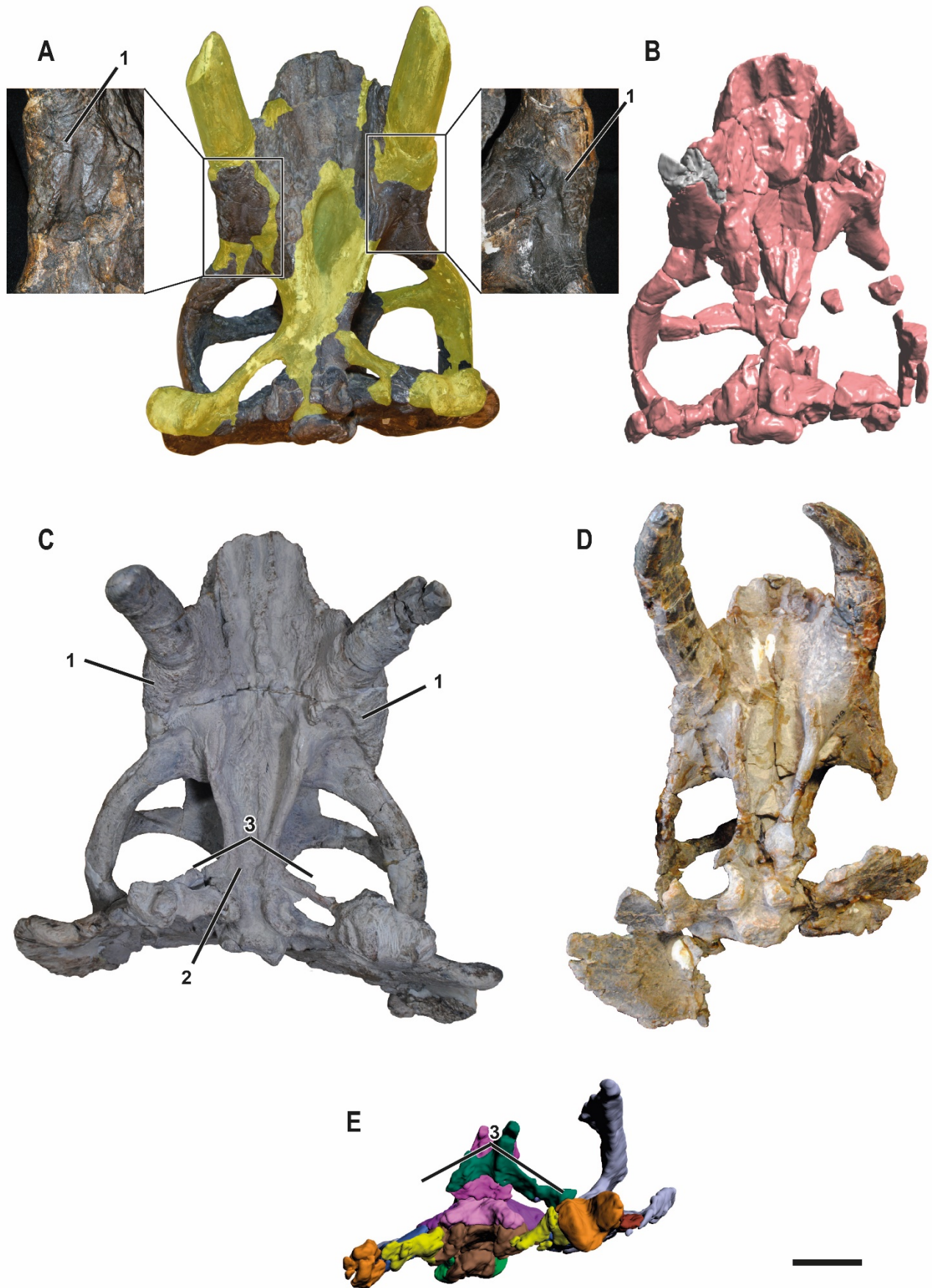


Fig. 37. Ejemplares de *Chanaria platyceps* en vista ventral: **A**, holotipo PULR-V 14 (áreas reconstruidas en yeso sombreadas en amarillo), con detalles ampliados de la base los procesos caniniformes; **B**, holotipo PULR-V 14, renderizado 3D del cráneo, excluyendo las áreas reconstruidas en yeso; **C**, CRILAR-Pv 94; **D**, PVL 6241; **E**, renderizado 3D de CRILAR-Pv 601 (tomado de Ordoñez et al., 2020). Las principales características diagnósticas de *C. platyceps* en esta vista son: **1**) refuerzo o *butress* caniniforme robusto; **2**) lámina mediana del pterigoides con una cresta mediana delgada; **3**) ramas cuadradas de los pterigoides formando un ángulo obtuso. La escala equivale a 5 cm.

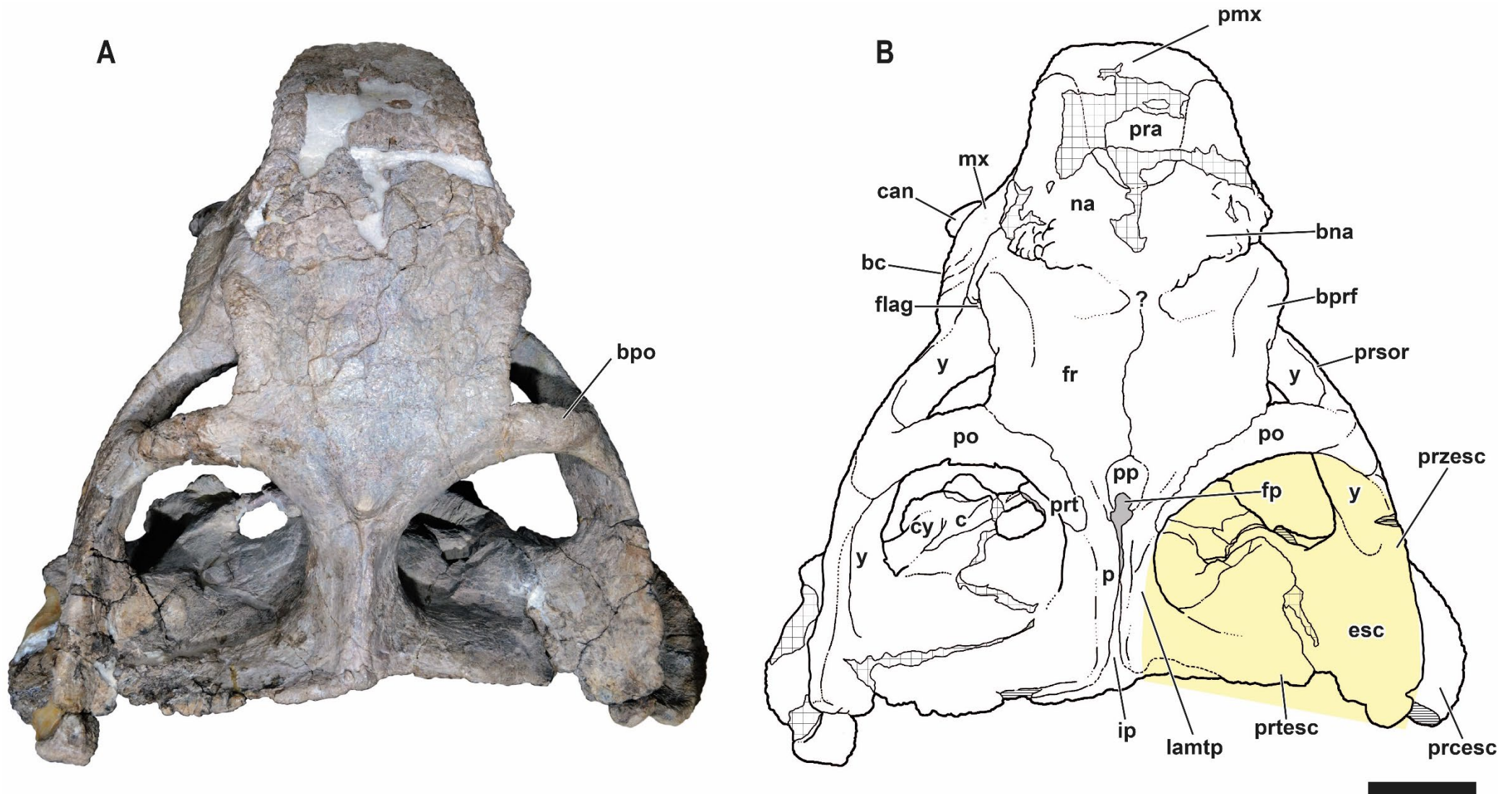


Fig. 38. CRILAR-Pv 94, ejemplar referido de *Chanaria platyceps*. **A**, fotografía y **B**, dibujo interpretativo del cráneo en vista dorsal. **Abreviaturas:** ?, posible localización del proceso anterior tabular del frontal; **bc**, refuerzo caniniforme (*caniniform buttress*); **bna**, protuberancia o *boss* nasal; **bprfr**, protuberancia o *boss* prefrontal; **c**, cuadrado; **can**, colmillo o *tusk*; **cy**, cuadradoyugal; **esc**, escamoso; **flag**, foramen lagrimal; **fp**, foramen pineal; **fr**, frontales; **ip**, interparietal; lamtp, lámina temporal del parietal; **mx**, maxilar; **na**, nasal; **p**, parietal; **pmx**, premaxilar; **po**, postorbital; **pp**, preparietal; **pra**, proceso ascendente de premaxilar; **prdesc**, proceso cuadrado de escamoso; **prsor**, proceso suborbitario del postorbital; **prt**, proceso temporal del postorbital; **prtesc**, proceso temporal de escamoso; **przesc**, proceso zigomático del escamoso; **y**, yugal. El sombreado amarillo en B corresponde al área de la fenestra temporal derecha. La escala equivale a 5 cm.



Fig. 39. CRILAR-Pv 94, ejemplar referido de *Chanaria platyceps* en vista ventral. **Abreviaturas:** **bc**, refuerzo caniniforme (*caniniform buttress*); **can**, colmillo o *tusk*; **clc**, cóndilo lateral del cuadrado; **cmc**, cóndilo medial del cuadrado; **crmp**, cresta mediana posterior del paladar; **crpa**, cresta palatal anterior; **bepi**, base de epipterigoides; **ecpt/mx?**, posible ectopterigoides o proceso posterior del maxilar; **estr**, estribo; **fl**, fosa labial; **lmpt**, lámina mediana de pterigoides; **lvpal**, porción posterior o lámina vertical del palatino; **mx**, maxilar; **per**, periótico; **pmx**, premaxilar; **po**, postorbital; **ppal**, pad palatino; **prec**, proceso caniniforme del maxilar; **prcsc**, proceso cuadrado de escamoso; **prpt**, proceso pterigoideo del cuadrado; **przesc**, proceso zigomático del escamoso; **przmx**, elemento dorsal del proceso zigomático de maxilar; **przmxv**, elemento ventral de proceso zigomático de maxilar; **rapt**, rama anterior de pterigoides; **rcpt**, rama cuadrada de pterigoides; **tb**, túbera basal; **vpt**, vacuidad interpterigoidea; **y**, yugal. La escala equivale a 5 cm.

A



B

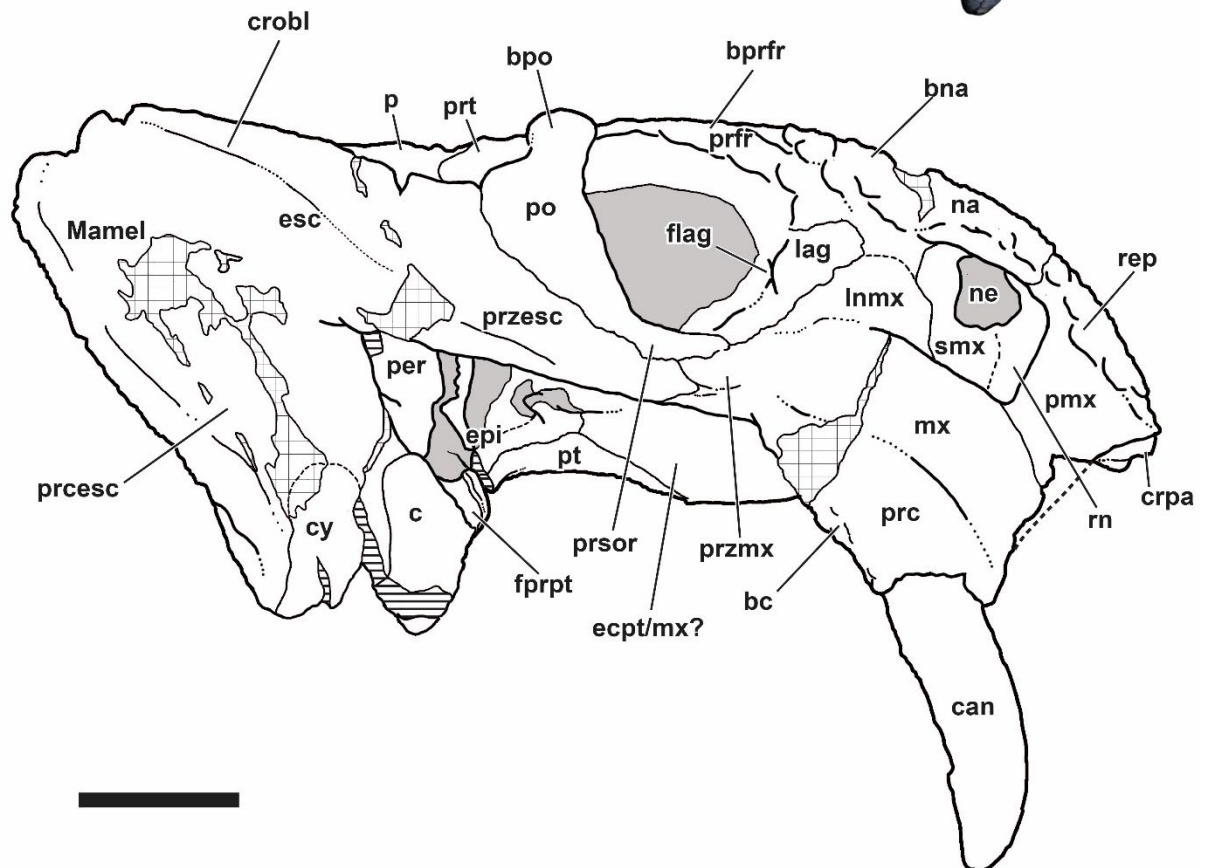


Fig. 40. CRILAR-Pv 94, ejemplar referido de *Chanaria platyceps*. **A**, fotografía y **B**, dibujo interpretativo del cráneo en vista lateral derecha. **Abreviaturas:** **bc**, refuerzo (*buttress*) caniniforme; **bna**, protuberancia o *boss* nasal; **bpo**, protuberancia (*boss*) del postorbital; **bprfr**, protuberancia (*boss*) prefrontal; **c**, cuadrado; **can**, colmillo o *tusk*; **crobl**, cresta oblicua lateral del escamoso; **crpa**, cresta palatal anterior; **cy**, cuadradoyugal; **ecpt/mx?**, posible ectopterigoides o proceso posterior de maxilar; **ept**, epteroigoides; **esc**, escamoso; **fprpt**, faceta para proceso pterigoideo del cuadrado; **lag**, lagrimal; **lnmx**, lámina nasal del maxilar; **Mamel**, fosa para *M. adductor mandibulae externus lateralis*; **mx**, maxilar; **na**, nasal; **ne**, narina externa; **p**, parietal; **per**, periótico; **pmx**, premaxilar; **po**, postorbital; **prc**, proceso caniniforme del maxilar; **prcesc**, proceso cuadrado de escamoso; **prfr**, prefrontal; **prsor**, proceso suborbital del postorbital; **prt**, proceso temporal del postorbital; **pt**, pterigoides; **przesc**, proceso zigomático del escamoso; **przmx**, proceso zigomático de maxilar; **rep**, “repisa” del premaxilar; **rn**, receso nasal; **smx**, septomaxilar. La escala equivale a 5 cm.

A



B

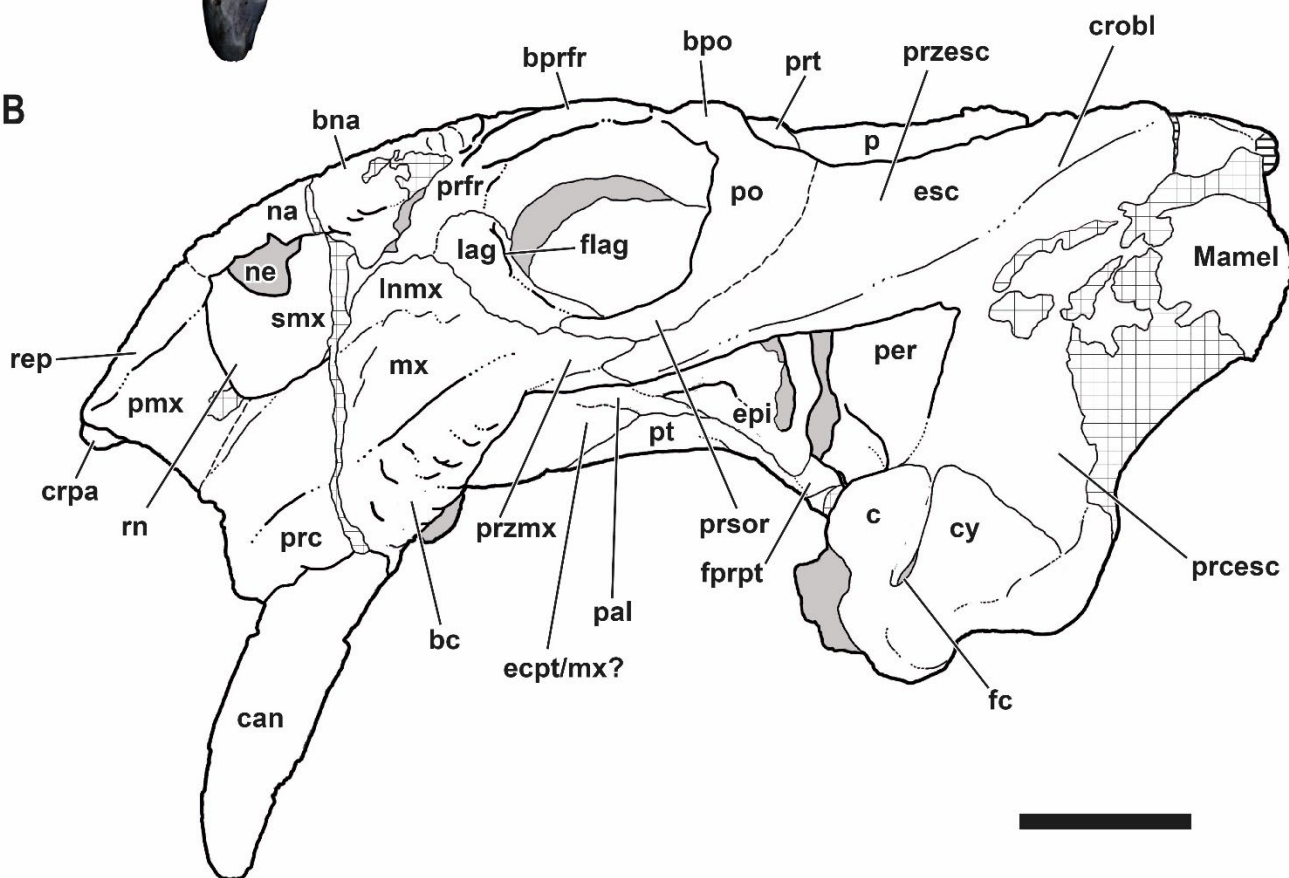


Fig. 41. CRILAR-Pv 94, ejemplar referido de *Chanaria platyceps*. **A**, fotografía y **B**, dibujo interpretativo del cráneo en vista lateral izquierda. **Abreviaturas:** **bc**, refuerzo (*buttress*) caniniforme; **bna**, protuberancia o *boss* nasal; **bpo**, protuberancia o *boss* del postorbital; **bprfr**, protuberancia o *boss* prefrontal; **c**, cuadrado; **can**, colmillo o *tusk*; **crobl**, cresta oblicua lateral del escamoso; **crpa**, cresta palatal anterior; **cy**, cuadradoyugal; **ecpt/mx?**, posible ectopterigoides o proceso posterior de maxilar; **epi**, epipterigoides; **esc**, escamoso; **fc**, foramen cuadrado; **flag**, foramen lagrimal; **fprpt**, faceta para proceso pterigoideo del cuadrado; **lag**, lagrimal; **lnmx**, lámina nasal del maxilar; **Mamel**, fosa para *M. adductor mandibulae externus lateralis*; **mx**, maxilar; **na**, nasal; **ne**, narina externa; **p**, parietal; **pal**, palatino; **per**, periótico; **pmx**, premaxilar; **po**, postorbital; **prc**, proceso caniniforme del maxilar; **prcsc**, proceso cuadrado de escamoso; **prfr**, prefrontal; **prsr**, proceso suborbital del postorbital; **p**, proceso temporal del postorbital; **pt**, pterigoides; **przesc**, proceso zigomático del escamoso; **przmx**, proceso zigomático de maxilar; **rep**, “repisa” del premaxilar; **rn**, receso nasal; **smx**, septomaxilar. La escala equivale a 5 cm.

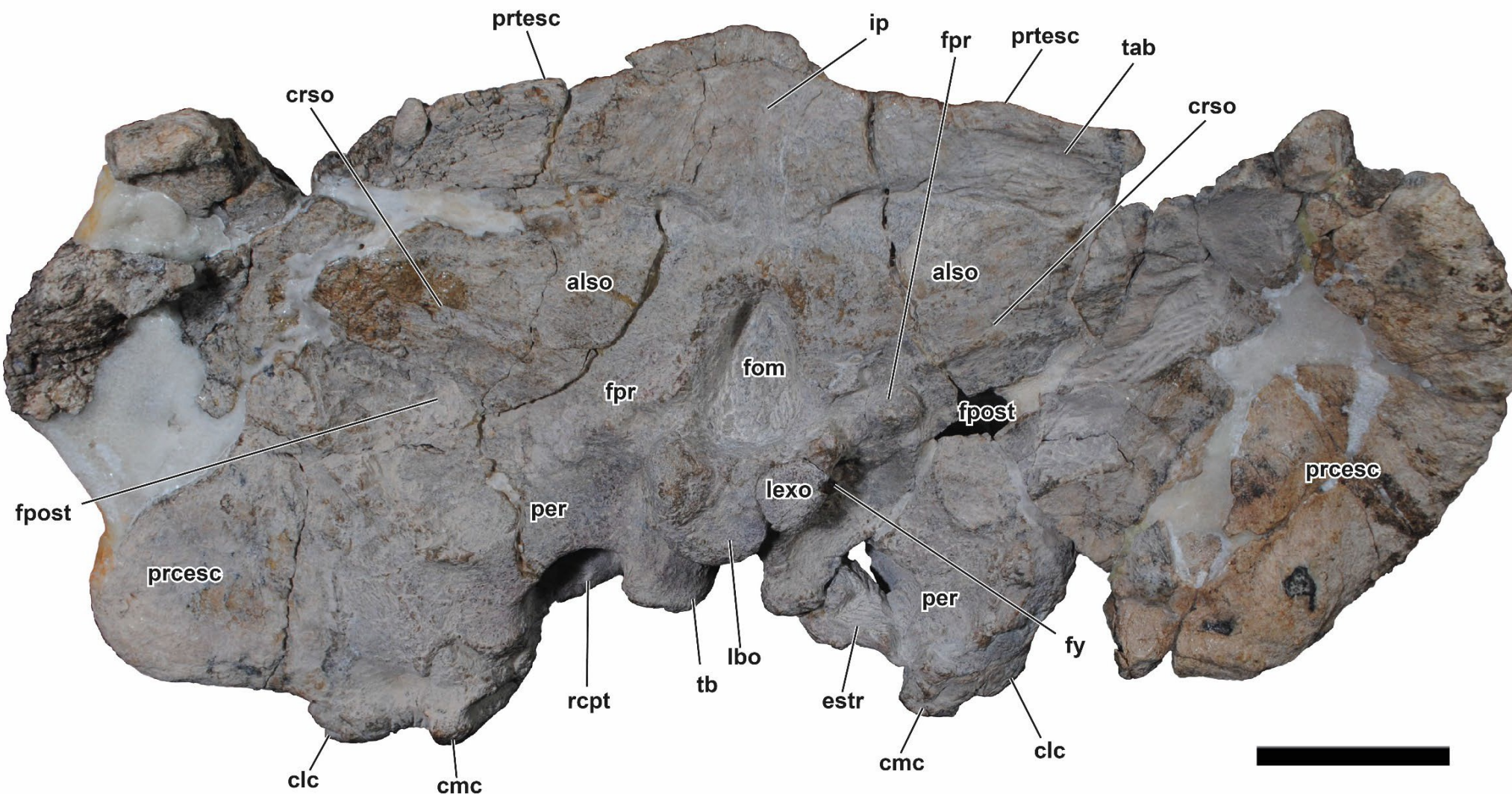


Fig. 42. CRILAR-Pv 94, ejemplar referido de *Chanaria platyceps*, cráneo en vista occipital. **Abreviaturas:** **also**, ala lateral del supraoccipital; **clc**, cóndilo lateral del cuadrado; **cmc**, cóndilo medial del cuadrado; **crso**, cresta oblicua del supraoccipital; **estr**, estribo; **fom**, foramen magnum; **fpost**, fenestra posttemporal; **fpr**, faceta articular para el proatlas; **fy**, foramen yugular; **ip**, interparietal; **lbo**, lóbulo basioccipital de cóndilo occipital; **lexo**, lóbulo exoccipital de cóndilo occipital; **per**, periótico; **prcesc**, proceso cuadrado de escamoso; **prtesc**, proceso temporal de escamoso; **rcpt**, rama cuadrada de pterigoides; **tab**, tabular; **tb**, túbera basal. La escala equivale a 5 cm.

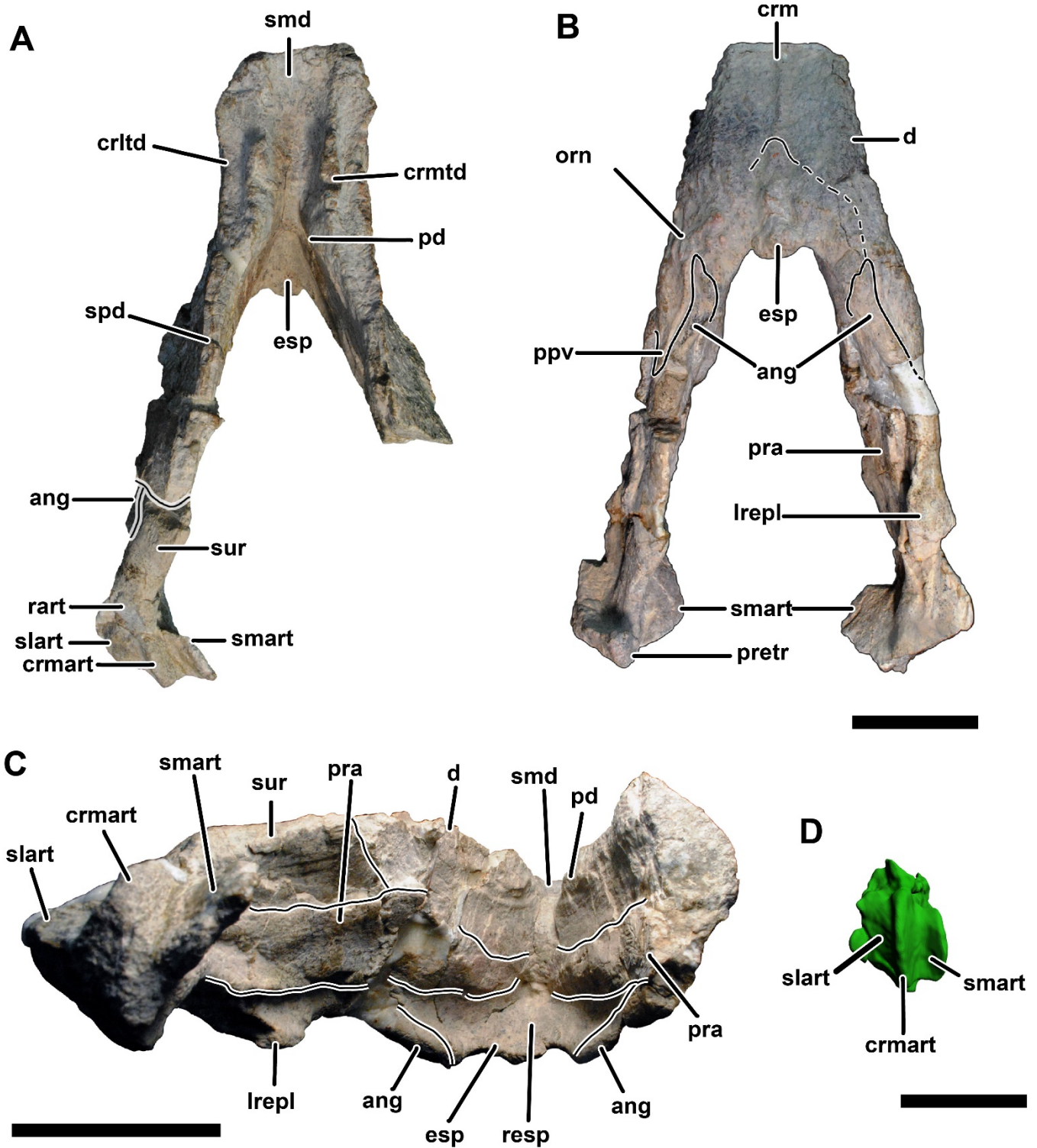


Fig. 43. Mandíbulas de *Chanaria platyceps* (CRILAR-Pv 94) en vista dorsal (A), ventral (B) y posterior (C). Extremo posterior de CRILAR-Pv 601 (renderizado 3D de Ordoñez et al., 2020) en vista dorsal (D). **Abreviaturas:** ang, angular; art, articular; **crltd**, cresta lateral de la tabla dentaria; **crm**, cresta media sinfisial; **crmart**, cresta mediana del articular; **crmtd**, cresta medial de la tabla dentaria; **d**, dentario; **esp**, esplenial; **lrepl**, lamina replegada de angular; **orn**, ornamentación; **pd**, *pad* dentario; **ppv**, proceso posterior ventral del dentario; **pra**, prearticular; **pretr**, proceso retroarticular; **rart**, receso articular; **resp**, receso esplenial; **slart**, superficie lateral del articular; **smart**, superficie medial del articular; **smd**, surco medio del dentario; **spd**, sulco posterior del dentario; **sur**, surangular. Las escalas equivalen a 5 cm.

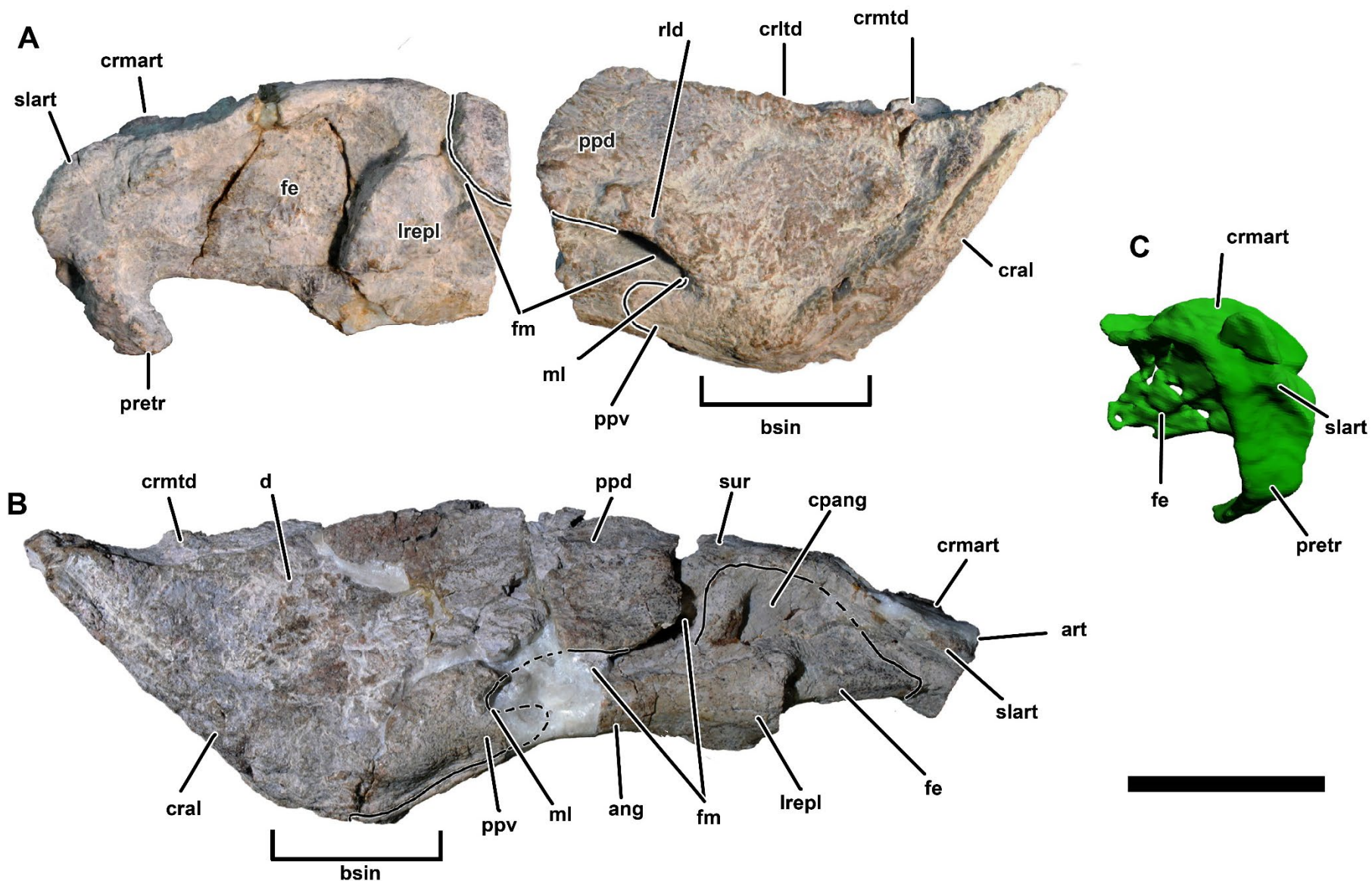


Fig. 44. Mandíbulas de *Chanaria platyceps*: CRILAR-PV 94 en vista lateral derecha (A) e izquierda (B); extremo posterior de CRILAR-Pv 601 (renderizado 3D de Ordoñez et al., 2020) en vista lateral izquierda (C). **Abreviaturas:** **ang**, angular; **art**, articular; **bsin**, barbilla o “chin” sinfisaria; **cral**, cresta anterolateral de dentario; **cpang**, cuerpo principal de angular; **crltd**, cresta lateral de tabla dentaria; **crmart**, cresta mediana de articular; **crmtd**, cresta medial de tabla dentaria; **d**, dentario; **fe**, fosa externa; **fm**, fenestra mandibular; **lrepl**, lamina replegada de angular; **ml**, muesca lateral del dentario; **ppd**, proceso posterior dorsal del dentario; **ppv**, proceso posterior ventral de dentario; **pretr**, proceso retroarticular; **rld**, repisa lateral del dentario; **slart**, superficie lateral de articular; **sur**, surangular. La escala equivale a 5 cm.

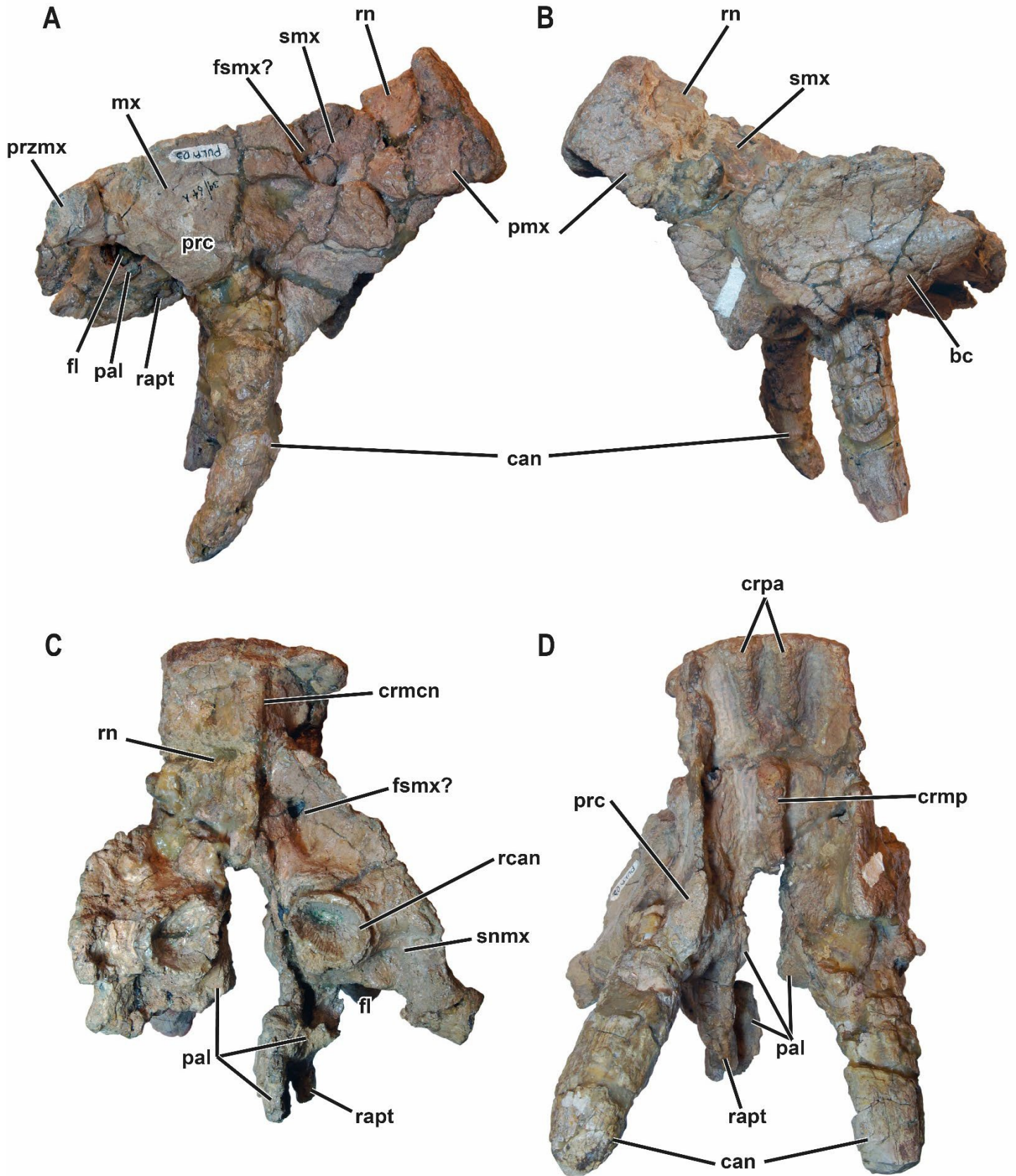


Fig. 45. PULR-V 03 (cf. *Chanaria platyceps*), fragmento rostral en vistas lateral derecha (A), lateral izquierda (B), dorsal (C) y ventral (D). **Abreviaturas:** **bc**, refuerzo caniniforme (*caniniform buttress*); **can**, colmillo o *tusk*; **crmcn**, cresta mediana de cavidad nasal; **crmp**, cresta mediana posterior del paladar; **crpa**, cresta palatal anterior; **fl**, fosa labial; **fsmx?**, posible foramen septomaxilar; **mx**, maxilar; **pal**, palatino; **pmx**, premaxilar; **prc**, proceso caniniforme del maxilar; **przmx**, proceso zigomático de maxilar; **rapt**, rama anterior de pterigoides; **rcan**, raíz de colmillo o *tusk*; **rn**, receso nasal; **smx**, septomaxilar; **snmx**, receso o seno maxilar. La escala equivale a 5 cm.

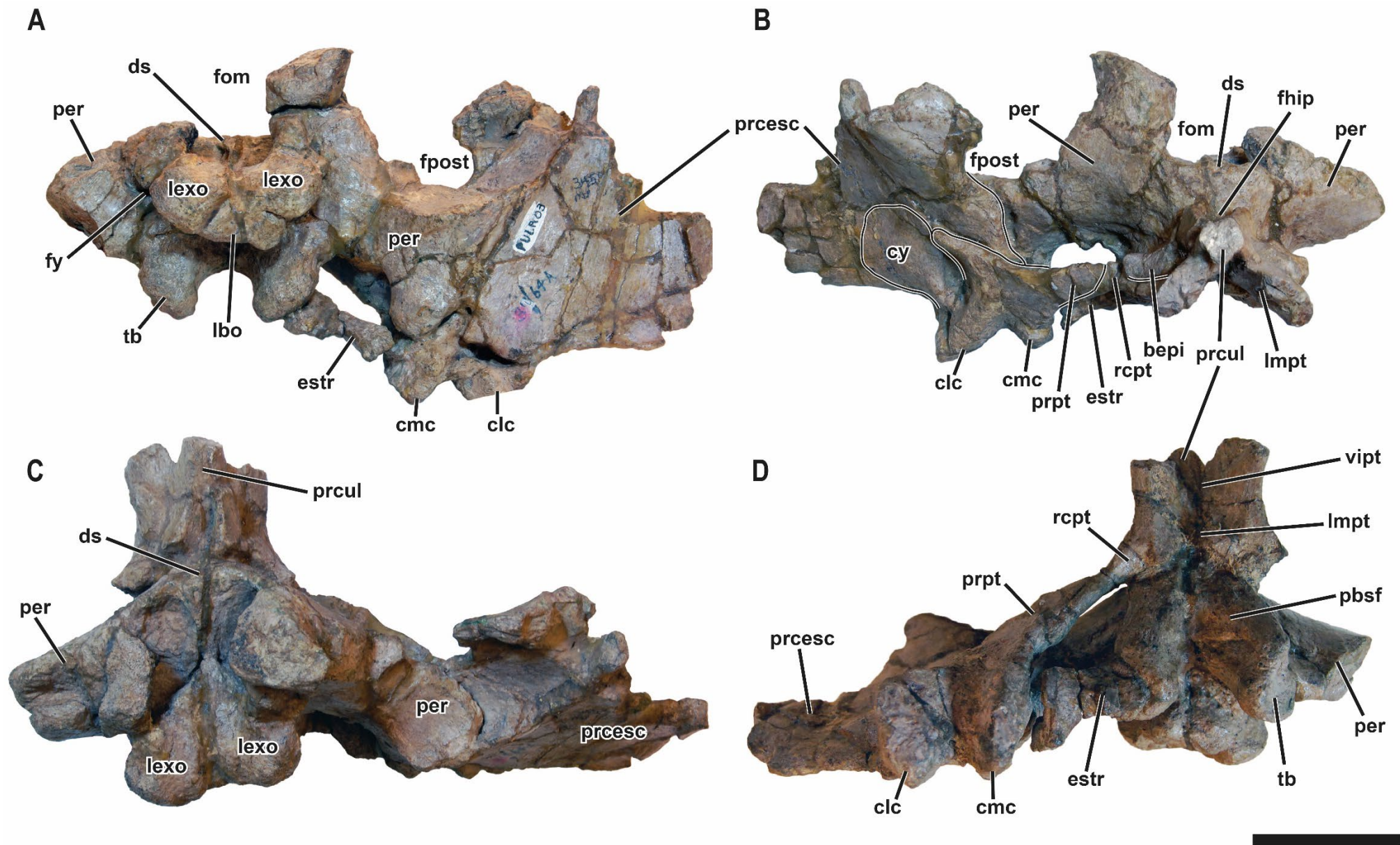


Fig. 46. PULR-V 03 (cf. *Chanaria platyceps*), fragmento basicraneano en vistas occipital (A), anterior (B), dorsal (C) y ventral (D). **Abreviaturas:** cmc, cóndilo medial del cuadrado; clc, cóndilo lateral del cuadrado; cy, cuadradoyugal; bepi, base de epipterigoides; ds, *dorsum sellae*; estr, estribo; fhip, fosa hipofisaria; fom, foramen magnum; fpost, fenestra posttemporal; fy, foramen yugular; lbo, lóbulo basioccipital de cóndilo occipital; lexo, lóbulo exoccipital de cóndilo occipital; lmpt, lámina mediana de pterigoides; pbsf, parabasiésfenopides; per, periótico; prcsc, proceso cuadrado de escamoso; prcul, proceso cultriforme; prpt, proceso pterigoideo del cuadrado; rcpt, rama cuadrada de pterigoides; tb, túbera basal; vipt, vacuidad interpterigoidea. La escala equivale a 5 cm.

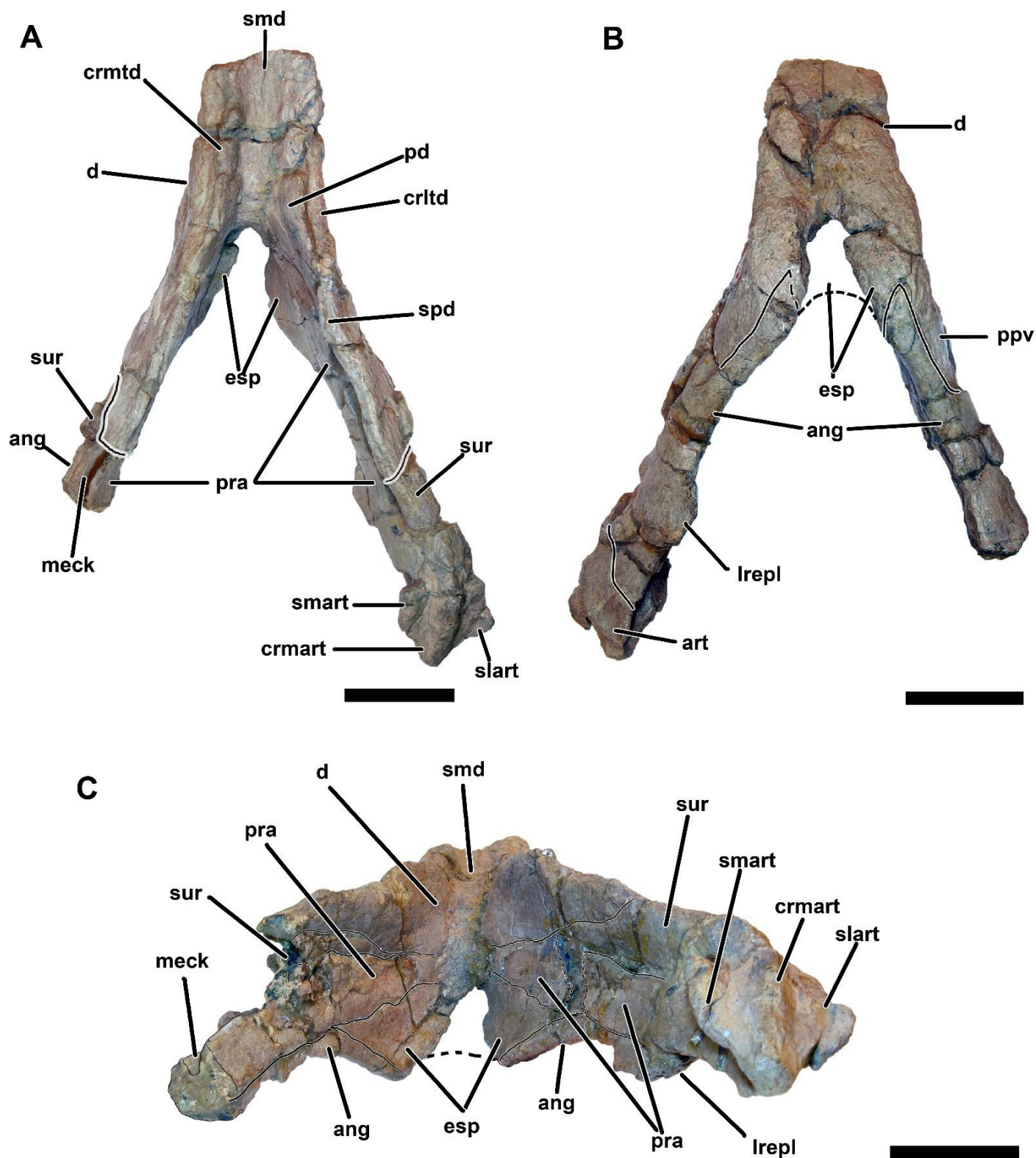


Fig. 47. PULR-V 03 (cf. *Chanaria platyceps*), mandíbula en vista dorsal (A), ventral (B) y posterior (C). **Abreviaturas:** ang, angular; art, articular; crltd, cresta lateral de la tabla dentaria; crmart, cresta mediana del articular; crmtd, cresta medial de la tabla dentaria; d, dentario; esp, esplenial; lrepl, lamina replegada de angular; meck, canal meckeliano; pd, *pad* dentario; ppv, proceso posterior ventral del dentario; pra, prearticular; slart, superficie lateral del articular; smart, superficie medial del articular; smd, surco medio del dentario; spd, sulco posterior del dentario; sur, surangular. Las escalas equivalen a 5 cm.

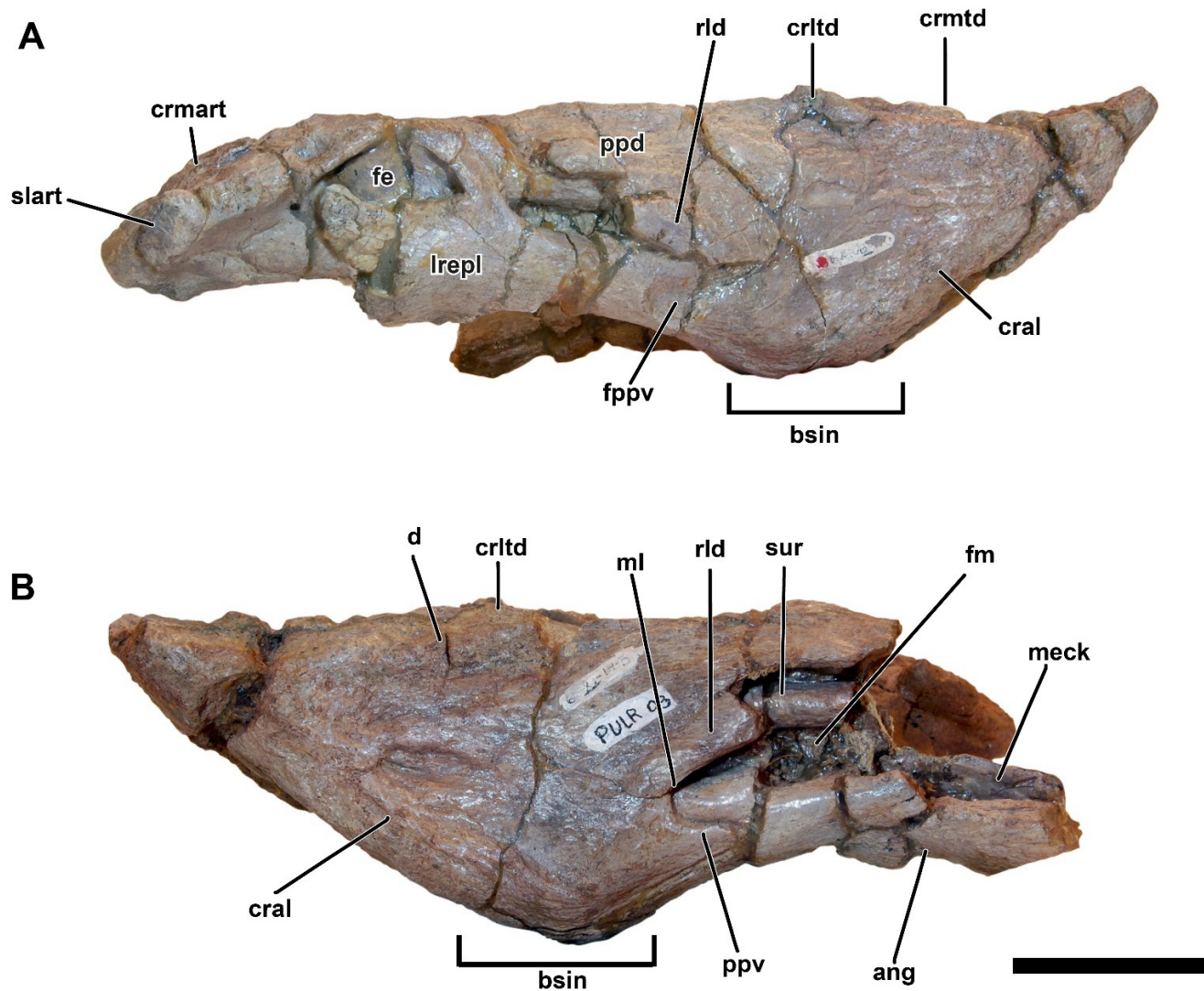


Fig. 48. PULR-V 03 (cf. *Chanaria platyceps*), mandíbula en vista lateral derecha (A) e izquierda (B). **Abreviaturas:** **ang**, angular; **bsin**, barbilla o “chin” sinfisaria; **cral**, cresta anterolateral de dentario; **crltd**, cresta lateral de tabla dentaria; **crmart**, cresta mediana de articular; **crmtd**, cresta medial de tabla dentaria; **d**, dentario; **fe**, fosa externa; **fm**, fenestra mandibular; **fppv**, faceta del angular para el proceso posterior ventral de dentario; **lrepl**, lamina replegada de angular; **meck**, canal meckeliano; **ml**, muesca lateral del dentario; **ppd**, proceso posterior dorsal del dentario; **ppv**, proceso posterior ventral de dentario; **rld**, repisa lateral del dentario; **slart**, superficie lateral de articular; **sur**, surangular. La escala equivale a 5 cm.

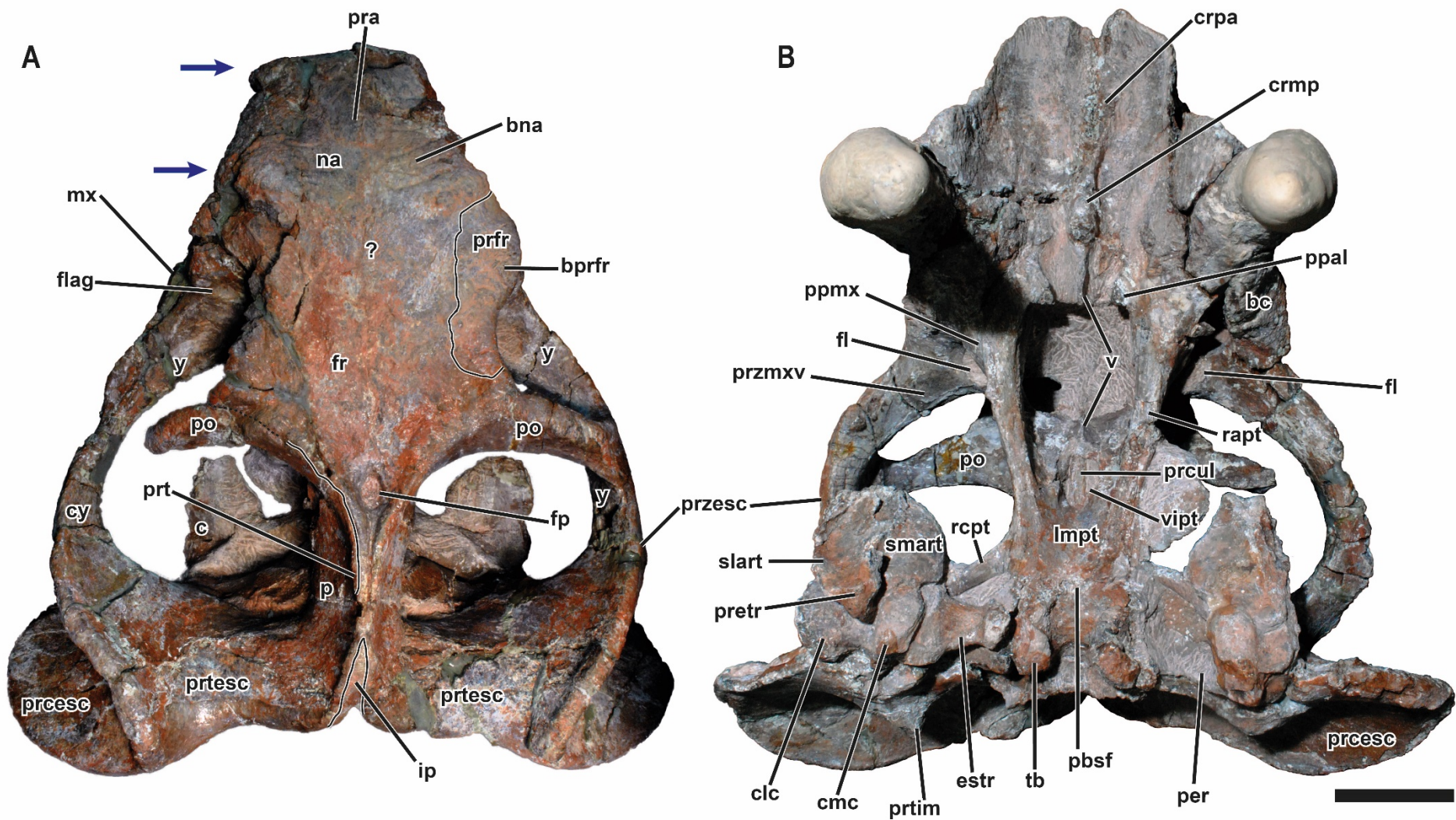


Fig. 49. PULR-V 144 (Stahleckeriidae gen. et sp. indet.), cráneo en vistas dorsal (A) y ventral (B). Las flechas azules en A indican los quiebres de pendiente del techo craneano por delante del foramen pineal. **Abreviaturas:** **bc**, refuerzo (*buttress*) caniniforme; **bna**, protuberancia o *boss* nasal; **bprfr**, protuberancia o *boss* prefrontal; **c**, cuadrado; **clc**, cóndilo lateral del cuadrado; **cmc**, cóndilo medial del cuadrado; **crmp**, cresta mediana posterior del paladar; **crpa**, cresta palatal anterior; **cy**, cuadradoyugal; **estr**, estribo; **fl**, fosa labial; **flag**, foramen lagrimal; **fp**, foramen pineal; **fr**, frontales; **ip**, interparietal; **lmpt**, lámina mediana de pterigoides; **mx**, maxilar; **na**, nasal; **p**, parietal; **pbsf**, parabasiesfenoides; **per**, periótico; **po**, postorbital; **ppal**, pad palatino; **ppmx**, proceso posterior del maxilar; **pra**, proceso ascendente de premaxilar; **prcsc**, proceso cuadrado de escamoso; **prcul**, proceso cultriforme; **prfr**, prefrontal; **pretr**, proceso retroarticular; **prt**, proceso temporal del postorbital; **prtesc**, proceso temporal de escamoso; **prtim**, proceso timpánico de periótico; **przesc**, proceso zigomático del escamoso; **przmxv**, elemento ventral de proceso zigomático de maxilar; **rapt**, rama anterior de pterigoides; **y**, yugal; **rcpt**, rama cuadrada de pterigoides; **slart**, superficie lateral del articular; **smart**, superficie medial del articular; **tb**, túbera basal; **v**, vómer; **vipt**, vacuidad interpterigoidea. La escala equivale a 5 cm.

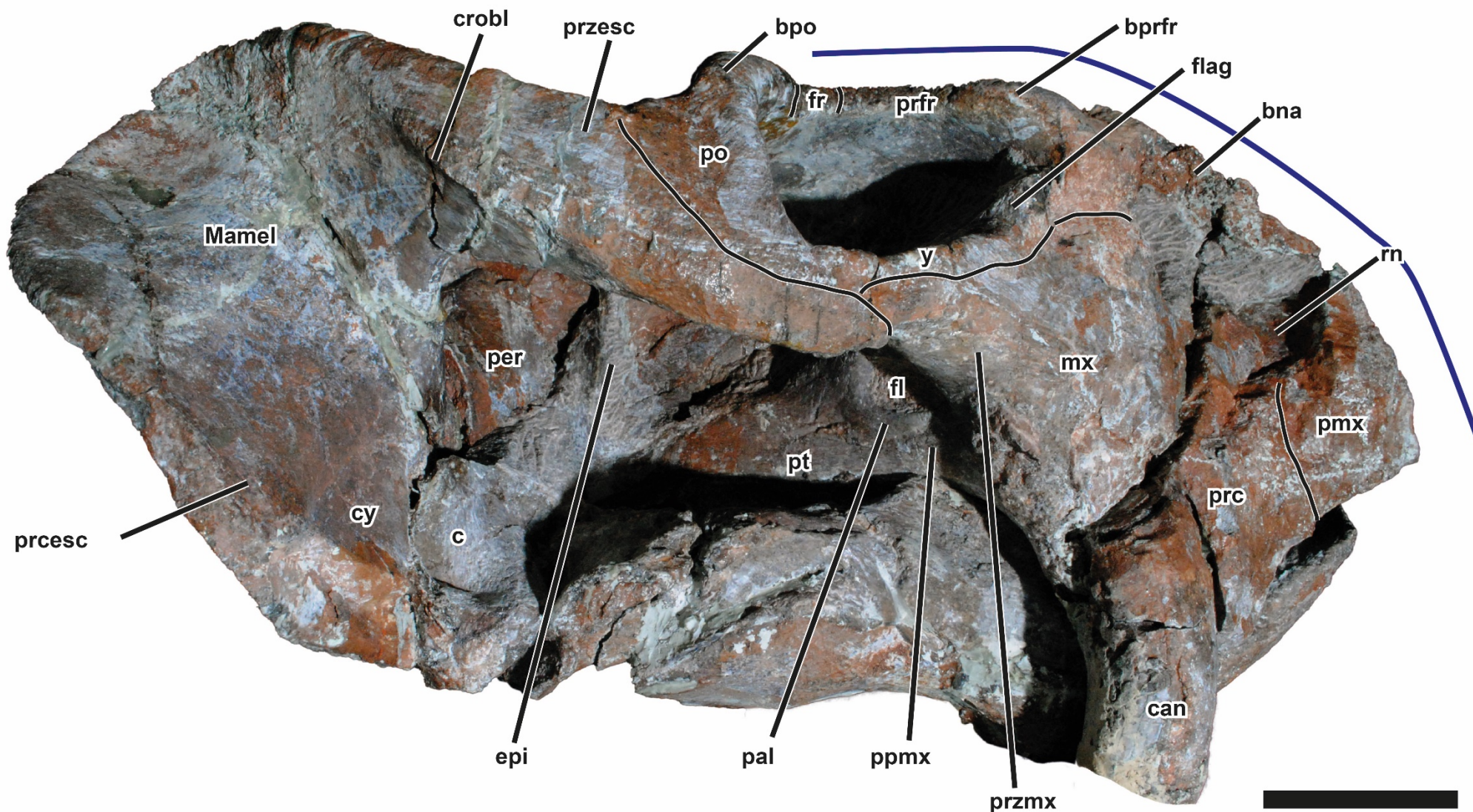


Fig. 50. PULR-V 144 (*Stahleckeriidae* gen. et sp. indet.), cráneo en vista lateral derecha. La línea azul indica el contorno triplanar del techo craneano por delante del forámen pineal; **Abreviaturas:** **bna**, protuberancia o *boss* nasal; **bpo**, protuberancia o *boss* del postorbital; **bprfr**, protuberancia o *boss* prefrontal; **c**, cuadrado; **can**, colmillo o *tusk*; **crobl**, cresta oblicua lateral del escamoso; **cy**, cuadradoyugal; **e**pi, epipterigoides; **fl**, fosa labial; **flag**, foramen lagrimal; **fr**, frontal; **Mamel**, fosa para *M. adductor mandibulae externus lateralis*; **mx**, maxilar; **pal**, palatino; **per**, periótico; **pmx**, premaxilar; **po**, postorbital; **ppmx**, proceso posterior del maxilar; **prc**, proceso caniniforme del maxilar; **prcsc**, proceso cuadrado de escamoso; **prfr**, prefrontal; **przesc**, proceso zigomático del escamoso; **przmx**, proceso zigomático de maxilar; **pt**, pterigoides; **rn**, receso nasal; **smx**, septomaxilar; **y**, yugal. La escala equivale a 5 cm.

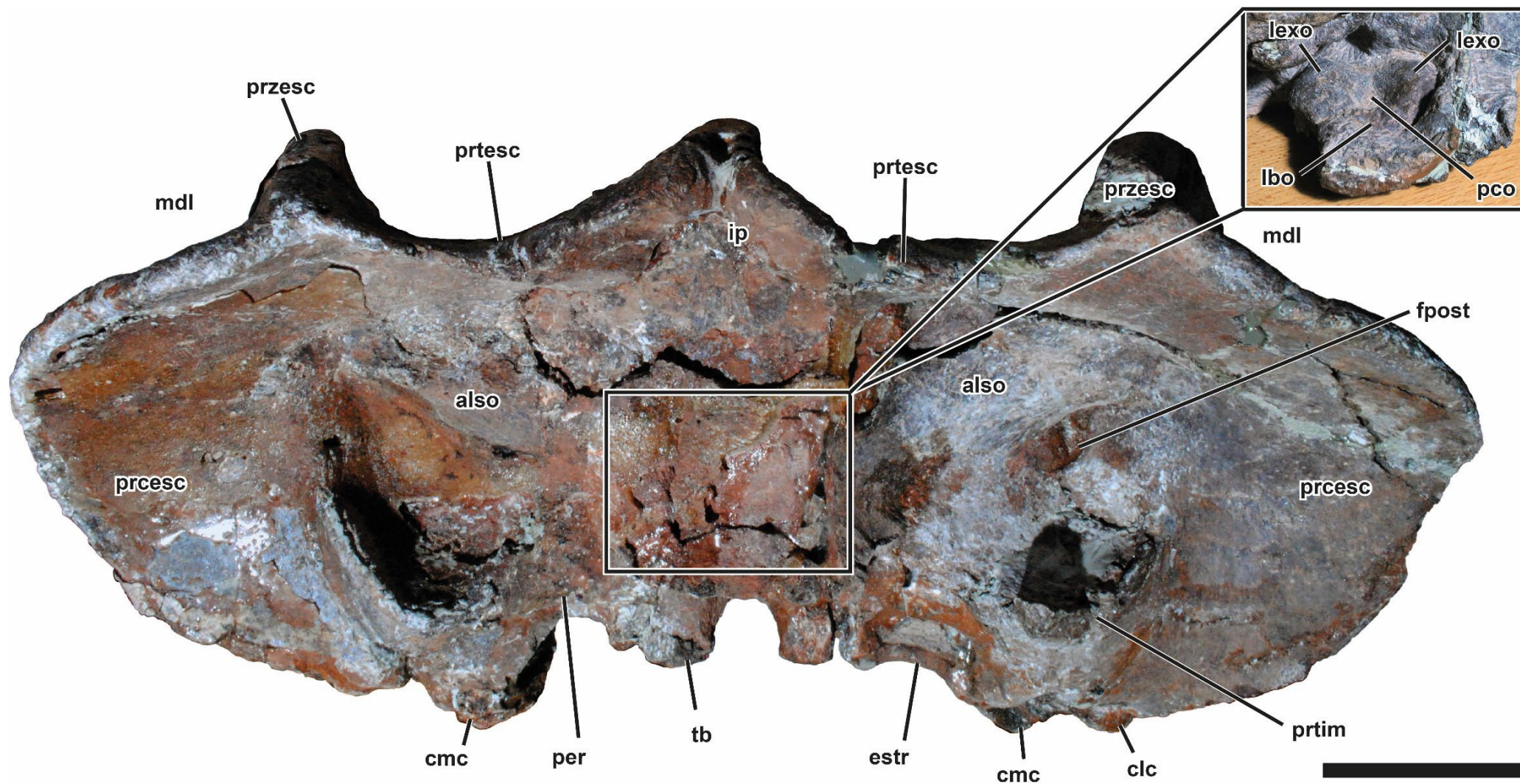


Fig. 51. PULR-V 144 (Stahleckeriidae gen. et sp. indet.), cráneo en vista occipital, y detalle del cóndilo occipital (en vista occipital) asociado con la región cervical. **Abreviaturas:** **also**, ala lateral del supraoccipital; **clc**, cóndilo lateral del cuadrado; **cmc**, cóndilo medial del cuadrado; **estr**, estribo; **fpost**, fenestra posttemporal; **ip**, interparietal; **lbo**, lóbulo basioccipital de cóndilo occipital; **lexo**, lóbulo exoccipital de cóndilo occipital; **mdl**, muesca dorsolateral de escamoso; **pco**, *pit* del cóndilo occipital; **per**, periótico; **prcsc**, proceso cuadrado de escamoso; **przesc**, proceso zigomático del escamoso; **prtesc**, proceso temporal de escamoso; **prtim**, proceso timpánico del periótico; **tb**, túbula basal. La escala equivale a 5 cm.

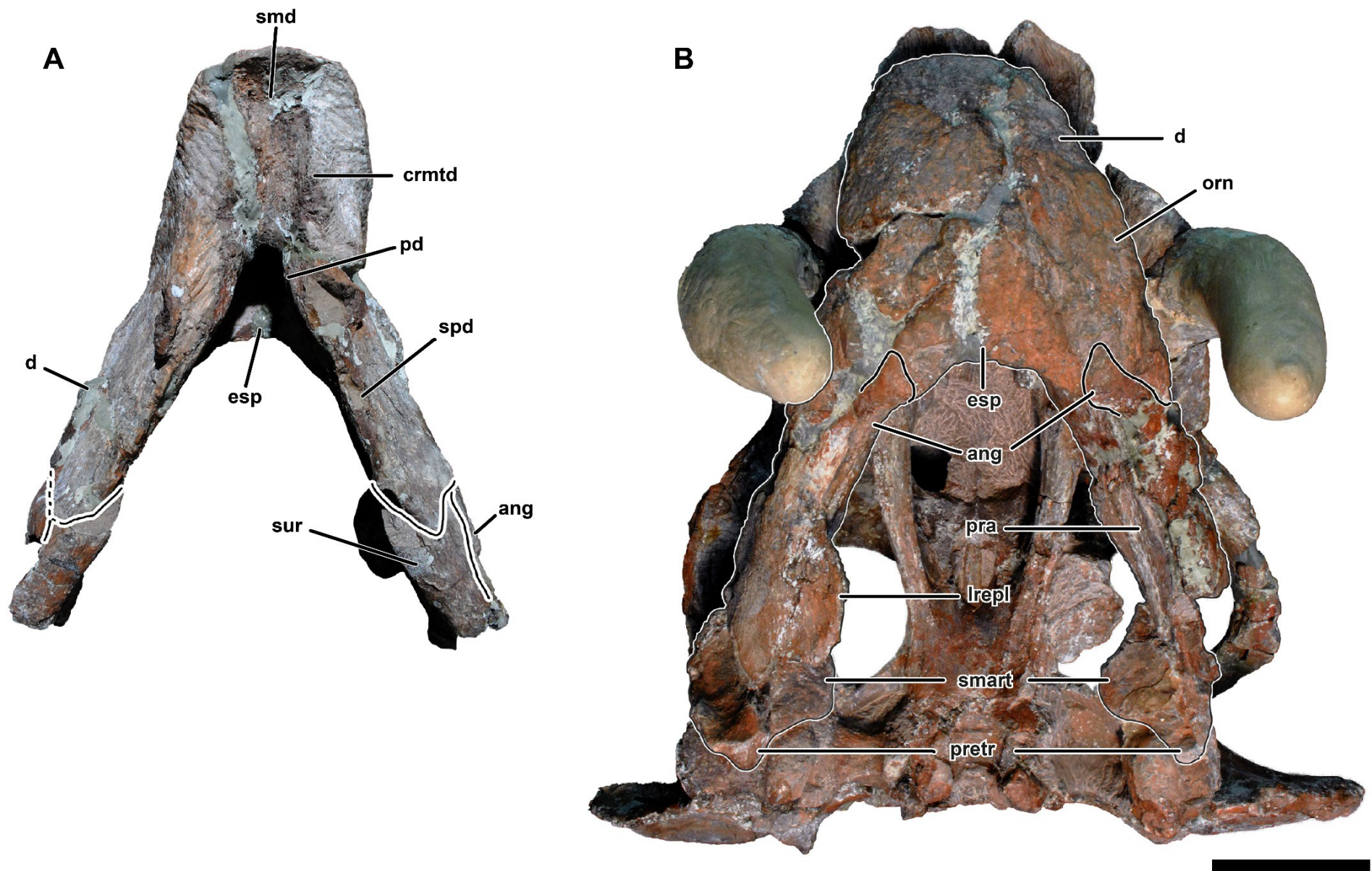


Fig. 52. PULR-V 144 (*Stahleckeriidae* gen. et sp. indet.), mandíbula en vista dorsal (A) y ventral (articulada con el cráneo) (B). **Abreviaturas:** ang, angular; art, articular; **crmtd**, cresta medial de la tabla dentaria; **d**, dentario; **esp**, esplenial; **lrepl**, lamina replegada de angular; **orn**, ornamentación; **pra**, prearticular; **spd**, sulco posterior del dentario; **pd**, *pad* dentario; **pra**, prearticular; **pretr**, proceso retroarticular; **smart**, superficie medial del articular; **smd**, surco medio del dentario; **sur**, surangular. La escala equivale a 5 cm.

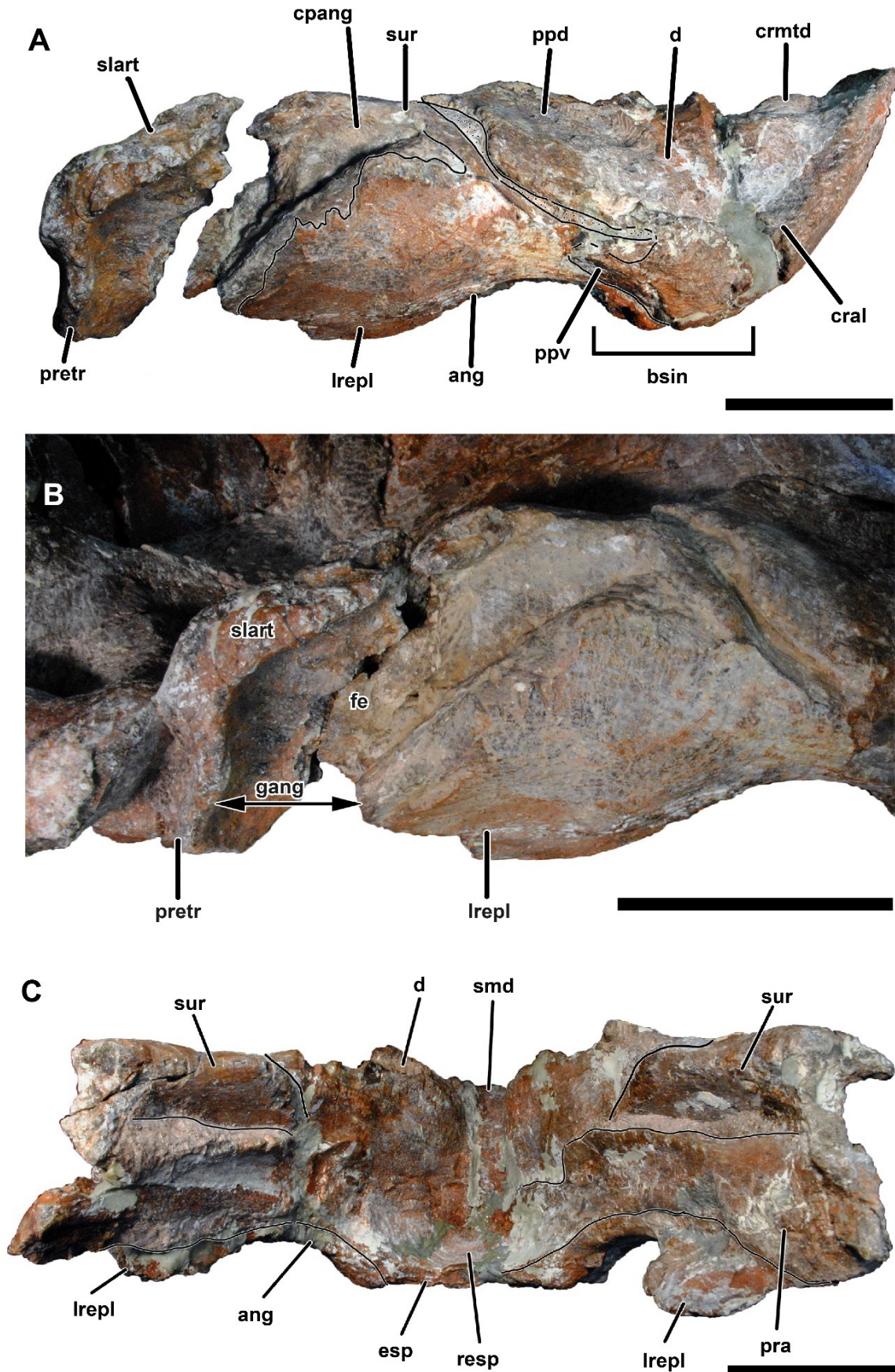


Fig. 53. PULR-V 144 (Stahleckeriidae gen. et sp. indet.), mandíbula en vista lateral derecha (A), con la vista en detalle del complejo angular derecho (B); y vista posterior (C). **Abreviaturas:** ang, angular; bsin, barbilla o “chin” sinfisaria; cral, cresta anterolateral de dentario; cpang, cuerpo principal de angular; crmtd, cresta medial de tabla dentaria; d, dentario; esp, esplenial; fe, fosa externa; lrepl, lamina replegada de angular; ppd, proceso posterior dorsal del dentario; ppv, proceso posterior ventral de dentario; pra, prearticular; pretr, proceso retroarticular; slart, superficie lateral de articular; smd, surco medio del dentario; sur, surangular. Las escalas equivalen a 5 cm.

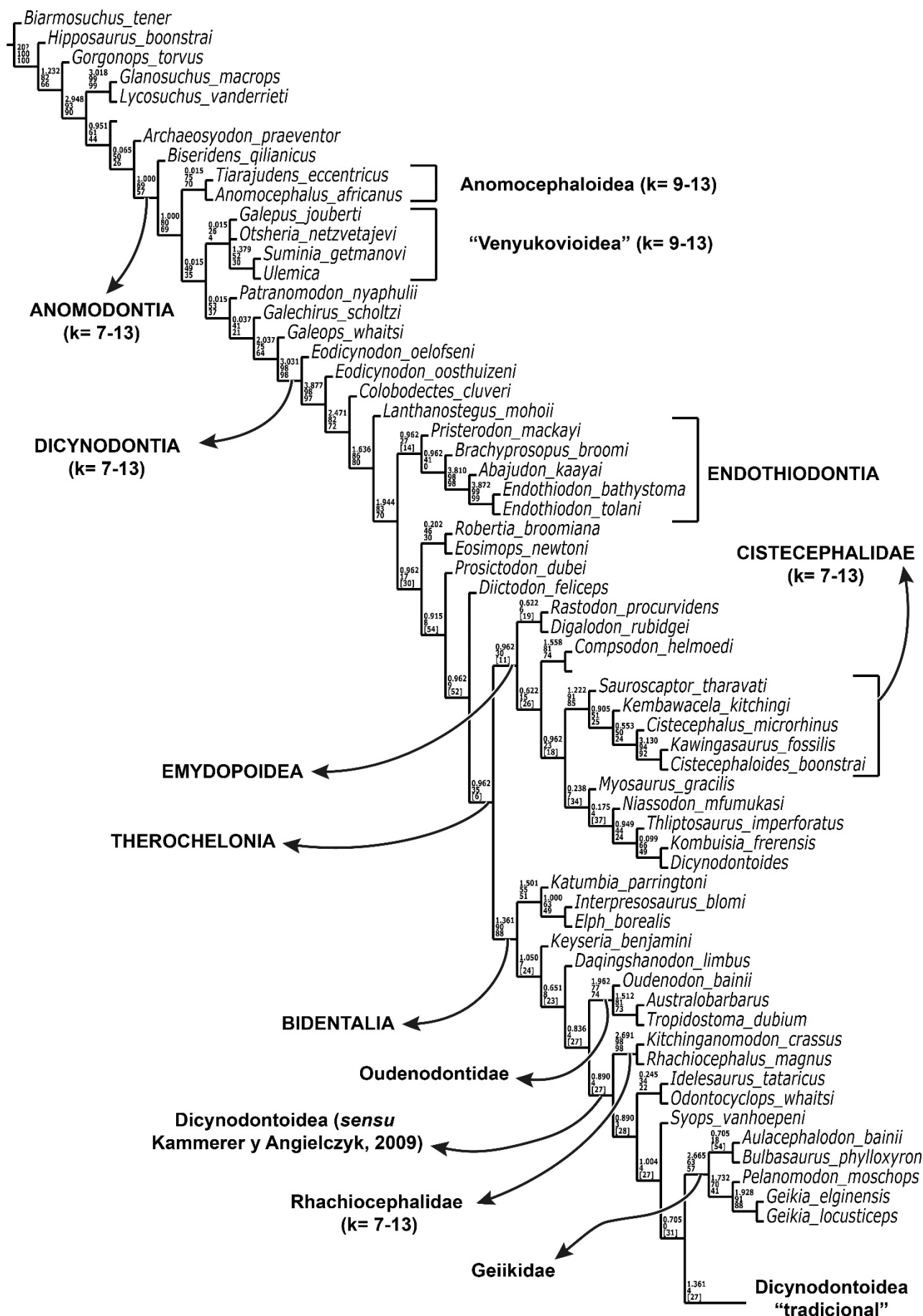


Fig. 54. Consenso estricto de los 6 AMP recuperados bajo pesos iguales (longitud = 1195.862 pasos; índice de consistencia = 0.22642; índice de retención = 0.73824), enfocado en el *outgroup* y los Anomodontia por fuera de los dicynodontoides “tradicionales”. Nótese que Dicynodontoidae *sensu stricto* (Kammerer y Angielczyk, 2009) incorpora a Rhachiocephalidae y Geiikidae. Los números en los nodos representan, de arriba hacia abajo, el soporte de Bremer, las frecuencias de remuestreo simétrico absoluto y de GC. En los clados que corresponde, se indican los rangos de la constante de concavidad (k) en los que fueron recuperados, bajo el análisis de pesos implicados. Para más detalles ver Fig. 56 y las Figs. A1-A7 del Anexo.

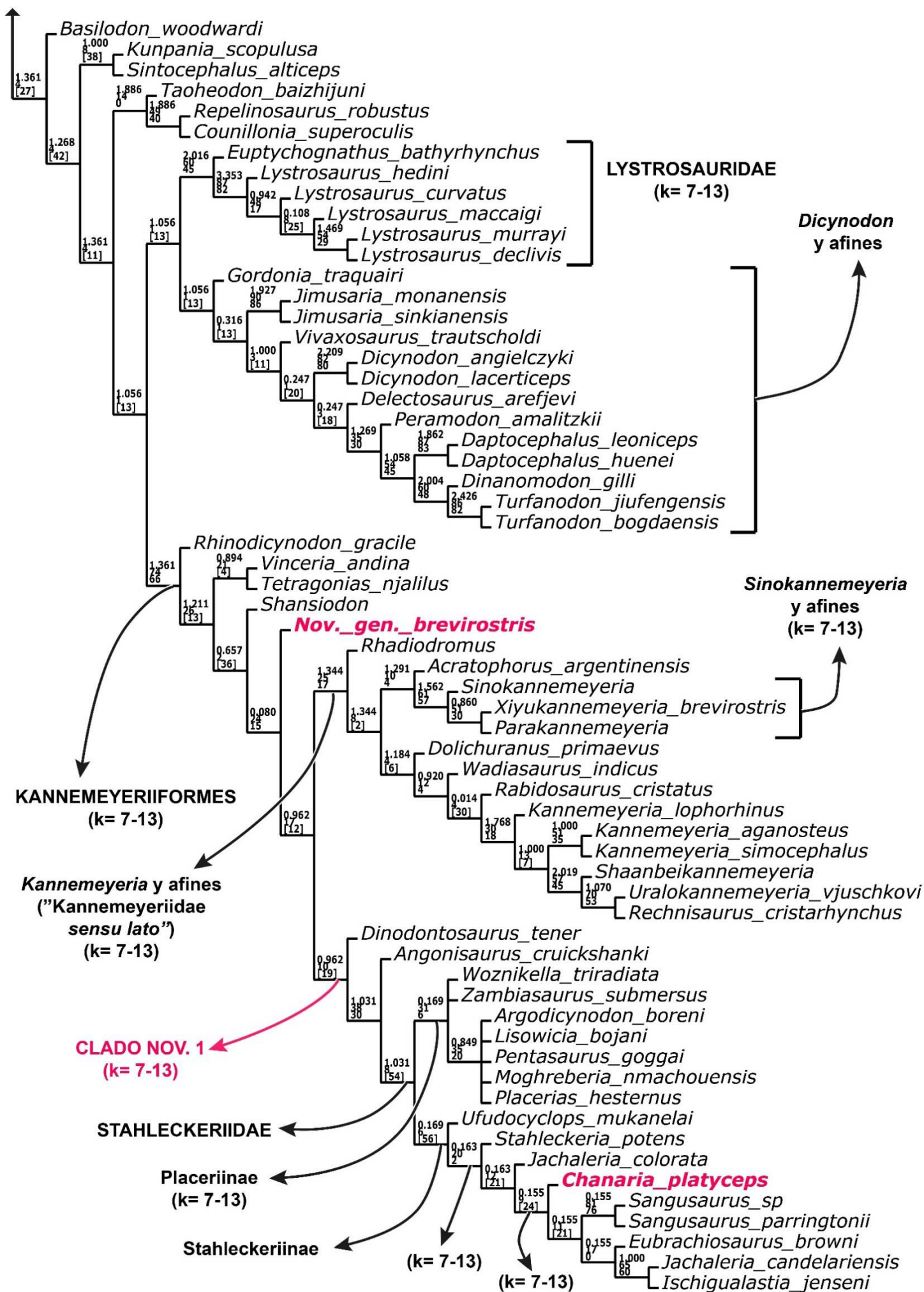


Fig. 55. Consenso estricto de los 6 AMP recuperados bajo pesos iguales, enfocado en el clado formado por los dicynodontóideos “tradicionales”. Para referencias, ver Fig. 54.

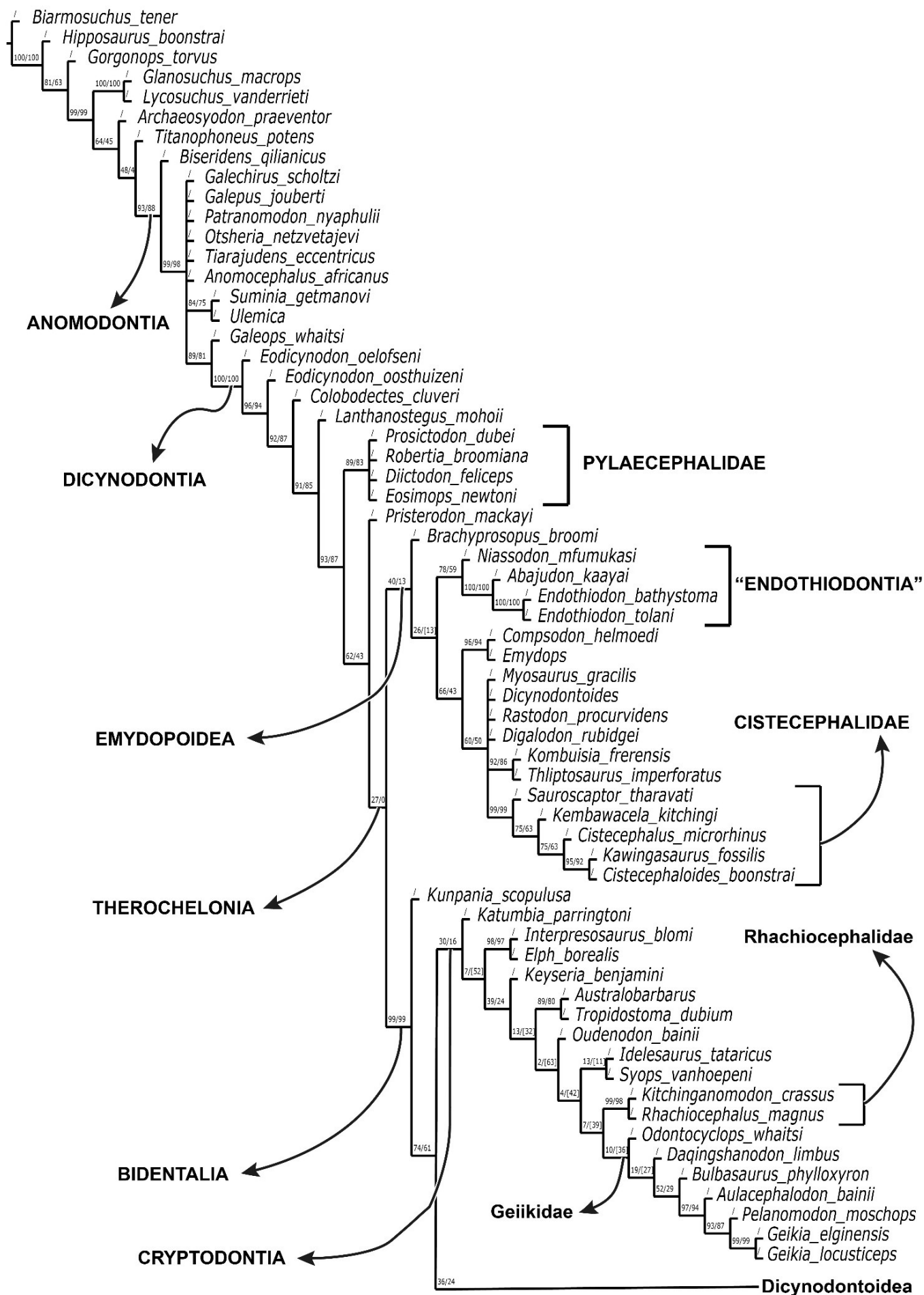


Fig. 56. Consenso estricto global de todos los 81 AMP recuperados en los diferentes análisis bajo pesos implicados (bajo constantes de concavidad (k) entre 7 y 13), enfocado en el *outgroup* y los Anomodontia no-Dicynodontoidea. Los números en los nodos representan, de derecha a izquierda, las frecuencias de remuestreo simétrico absoluto y de GC. Para ver los consensos estrictos de los AMP recuperados en cada uno de los 7 análisis, ver Figs. A1-A7 del Anexo.

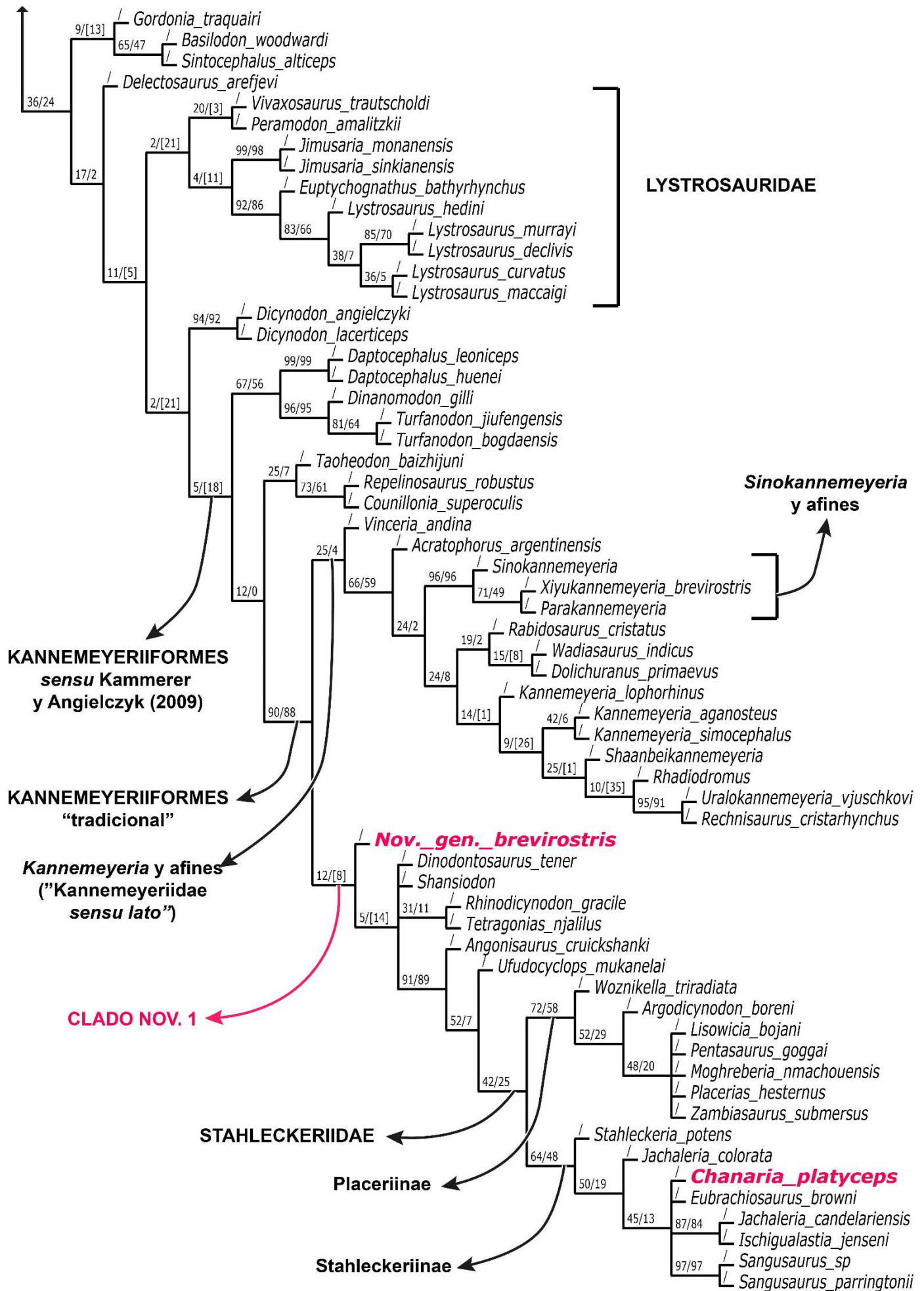


Fig. 57. Consenso estricto global de todos los 81 AMP recuperados en los diferentes análisis bajo pesos implicados (k 7-k13), enfocado en los Dicynodontoides. Para referencias, ver Fig. 55. Para ver los consensos estrictos de los AMP recuperados en cada uno de los 7 análisis, ver Figs. A1-A7 del Anexo.

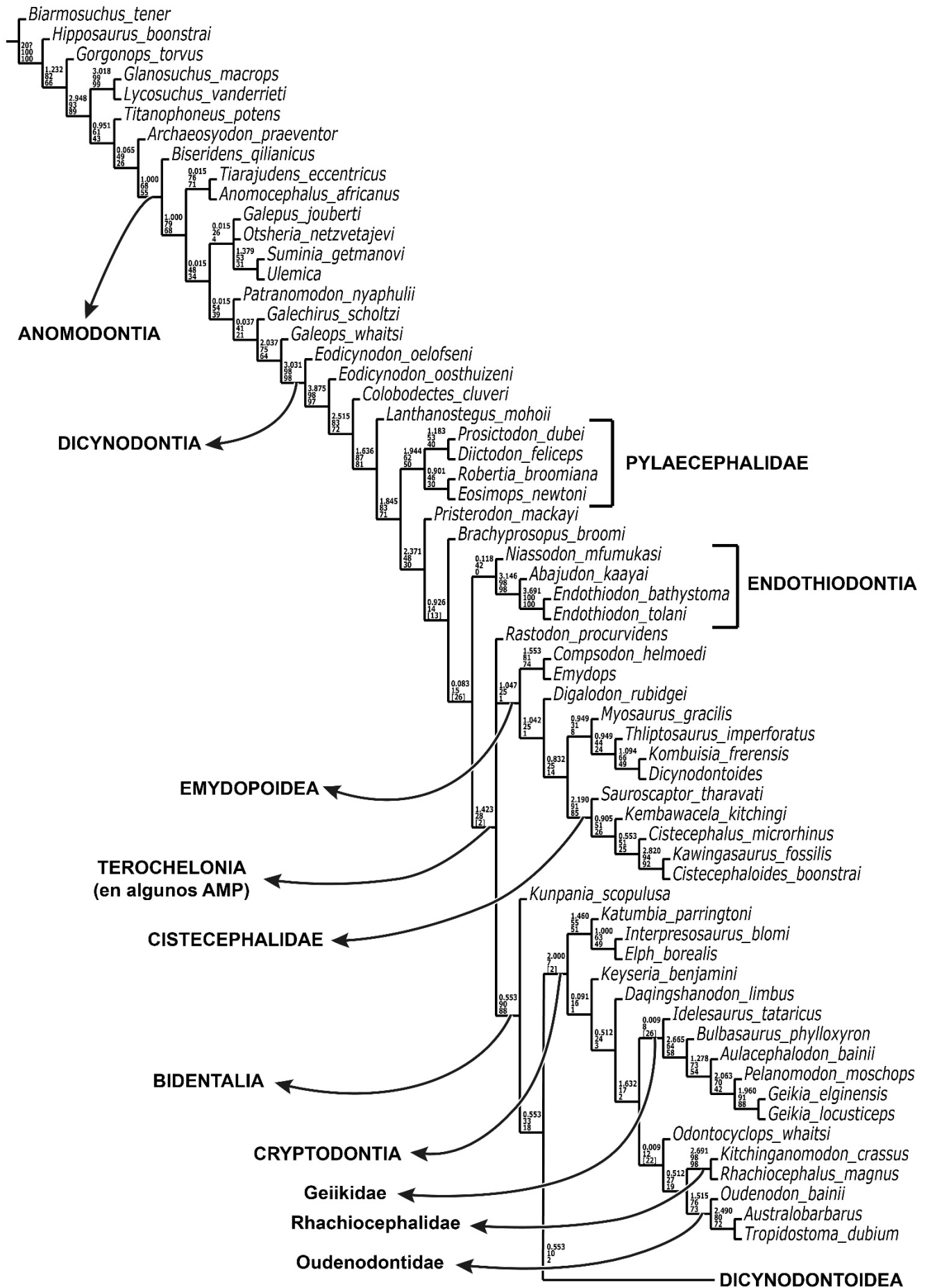


Fig. 58. Resultados del análisis exploratorio bajo pesos iguales, con PULR-V 144 (gen. et sp. nov) como OTU adicional. Consenso estricto de los 6 AMP recuperados (longitud = 1205.265 pasos; índice de consistencia = 0.225; índice de retención = 0.738), enfocado en el *outgroup* y los Anomodontia no- Dicynodontoides. Sólo tres AMP incluyen a *Rastodon procurvidens* dentro de Terochelonia, mientras que en los otros AMP se recupera por fuera del clado (ver detalles en Sección 6.3) Los números en los nodos representan, de arriba hacia abajo, el soporte de Bremer, las frecuencias de remuestreo simétrico absoluto y de GC.

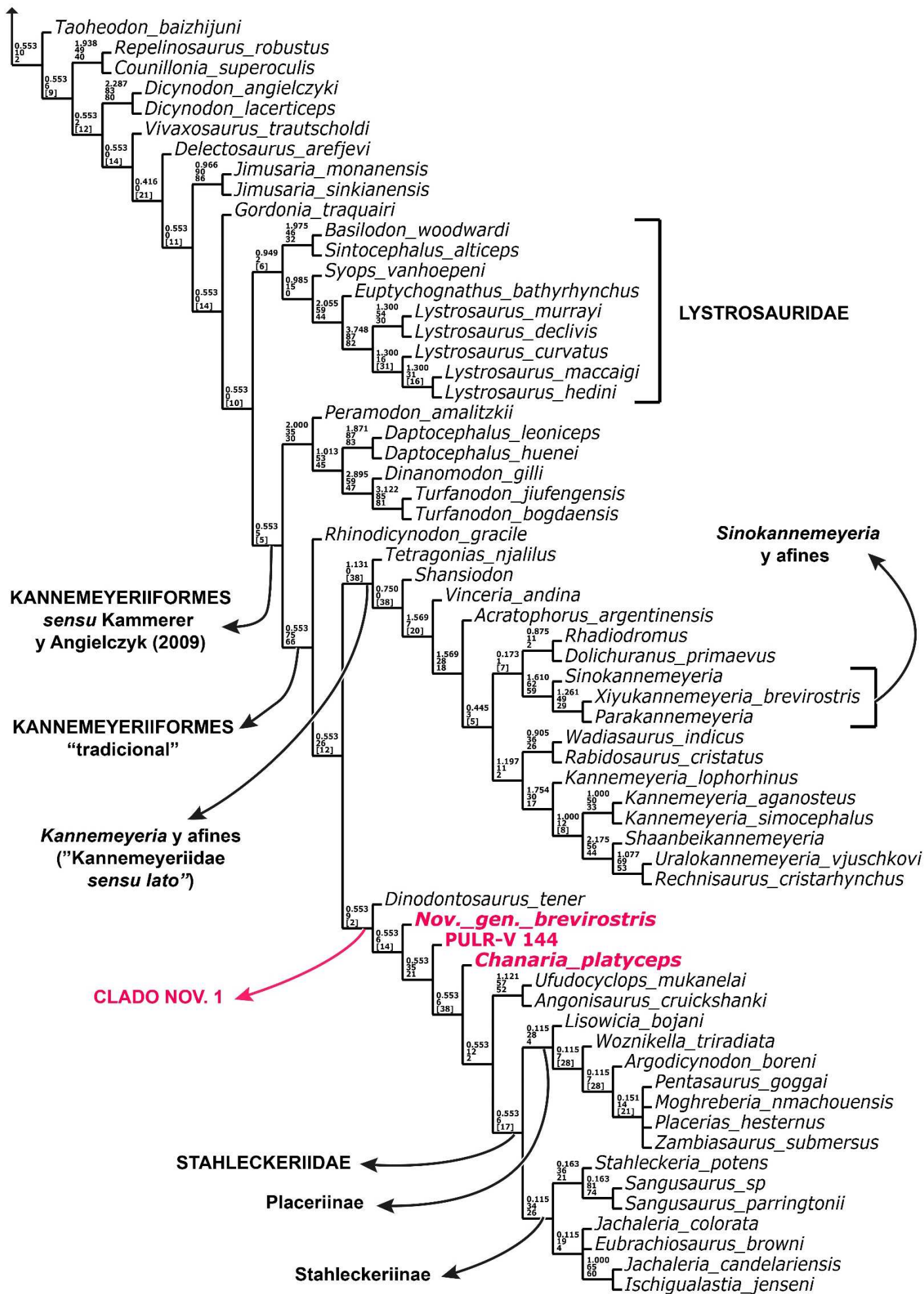


Fig. 59. Resultados del análisis exploratorio bajo pesos iguales, con PULR-V 144 (gen. et sp. nov) como OTU adicional. Consenso estricto de los 6 AMP recuperados bajo pesos iguales, enfocado en los Dicynodontoidae. Para referencias, ver Fig. 57.

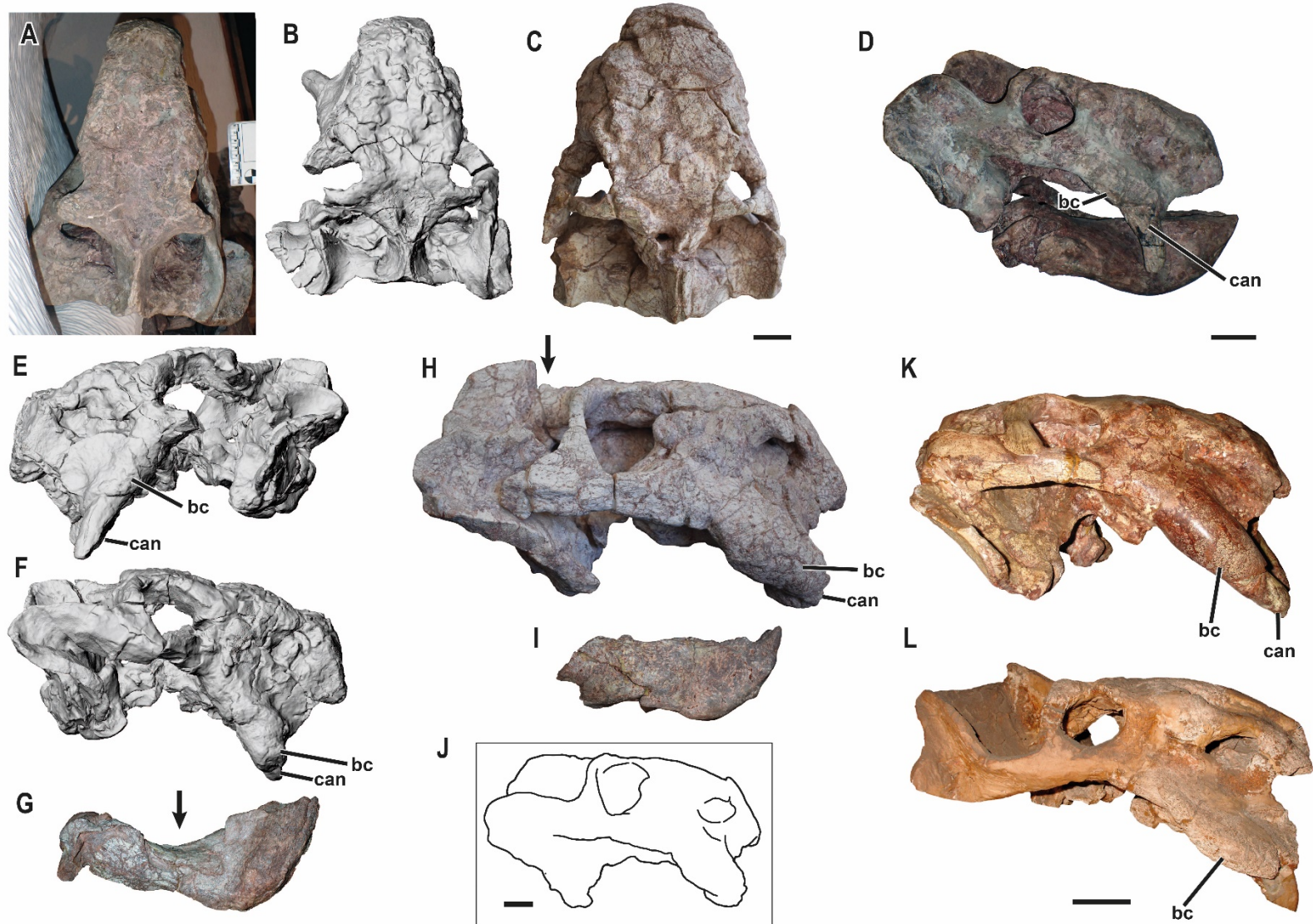


Fig. 60. *Dinodontosaurus tener*, Morfotipo “A” y comparación con kannemeyeriidos: MCZ-VPRA 1670, cráneo en vista dorsal (A) y vista lateral derecha con mandíbula (D); MCZ-VPRA 1687, cráneo en vista dorsal (B), lateral izquierda (E), lateral derecha (F) y mandíbula en vista lateral izquierda invertida para comparación (G); MPDC 308-70 (o MPDC 294-59), cráneo en vista dorsal (C), lateral derecha (H), mandíbula en vista lateral derecha (I), y perfil esquemático del ejemplar corrigiendo el desplazamiento ventral de la parte anterior del cráneo (J); MCP 737, cráneo en vista lateral izquierda, invertido para comparación (K); ISI R37, holotipo de *Rechnisaurus cristarhynchus*, cráneo en vista lateral izquierda, invertido para comparación (tomado de Kammerer y Ordoñez, 2021). (L). **Abreviatura:** bc, butress o refuerzo caniniforme; can, colmillo. La flecha en H indica el desplazamiento ventral de la parte anterior del cráneo, y en G indica el aplastamiento dorsoventral sufrido por la mandíbula. B, E y F son imágenes generadas a partir de un modelo 3D obtenido por fotogrametría (autor: Peter Bishop). Todas las escalas equivalen a 5 cm (A y B tiene la misma escala que C; E-I, K y L tienen la misma escala que D).

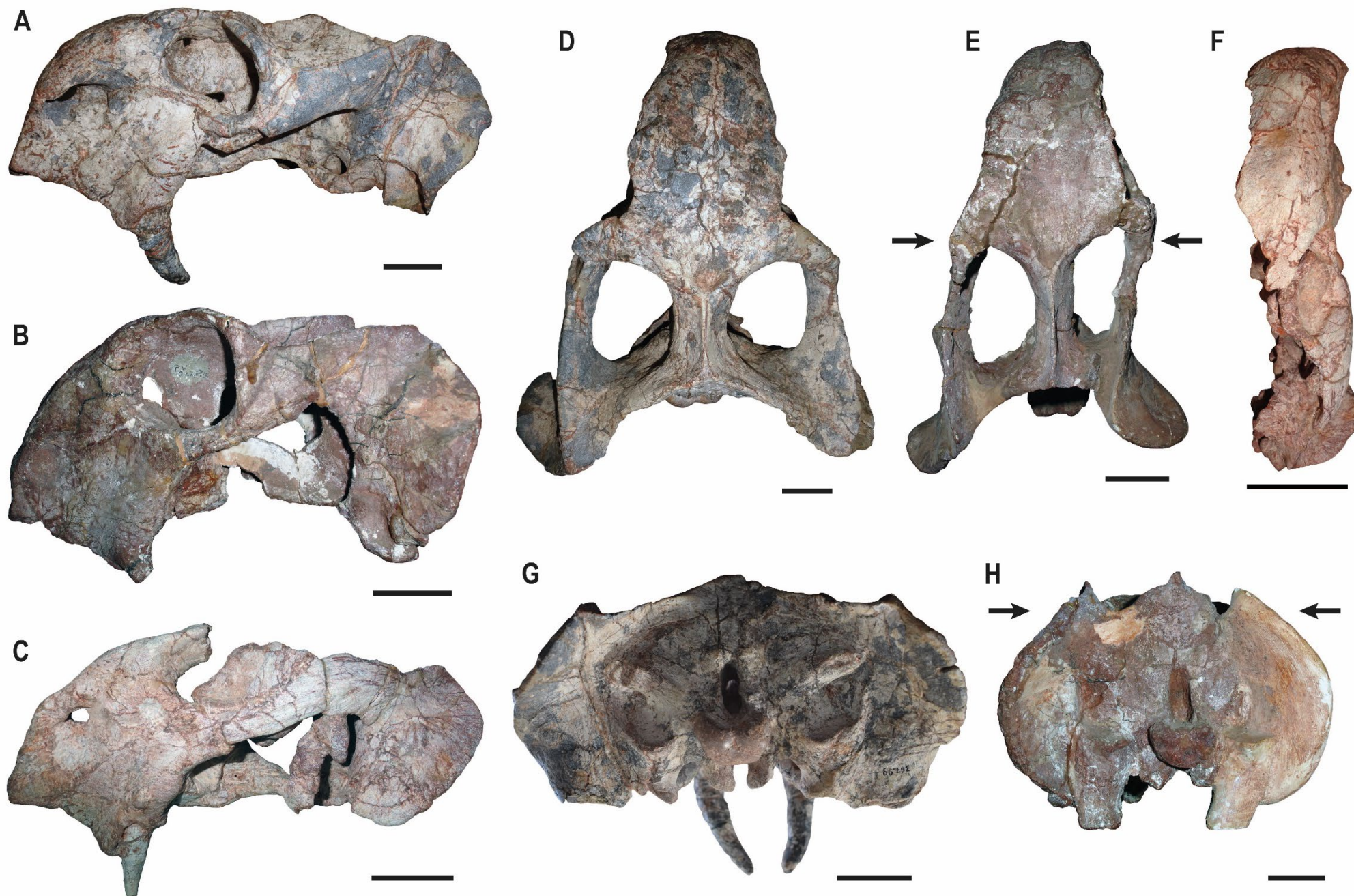


Fig. 61. *Dinodontosaurus tener*, Morfotipo “B”: MPDC 592-126 (o 367-99), cráneo en vista lateral izquierda (A), dorsal (D) y occipital (G); UFRGS-PV-0227-T, cráneo en vista lateral izquierda (B), dorsal (E) y occipital (H); MPDC 154-37, cráneo en vista lateral derecha, invertido para comparación (C) y en vista dorsal (F). Las flechas en E y H indican el sentido de la deformación mediolateral interpretada para UFRGS-PV-0227-T. Las escalas equivalen a 5 cm.

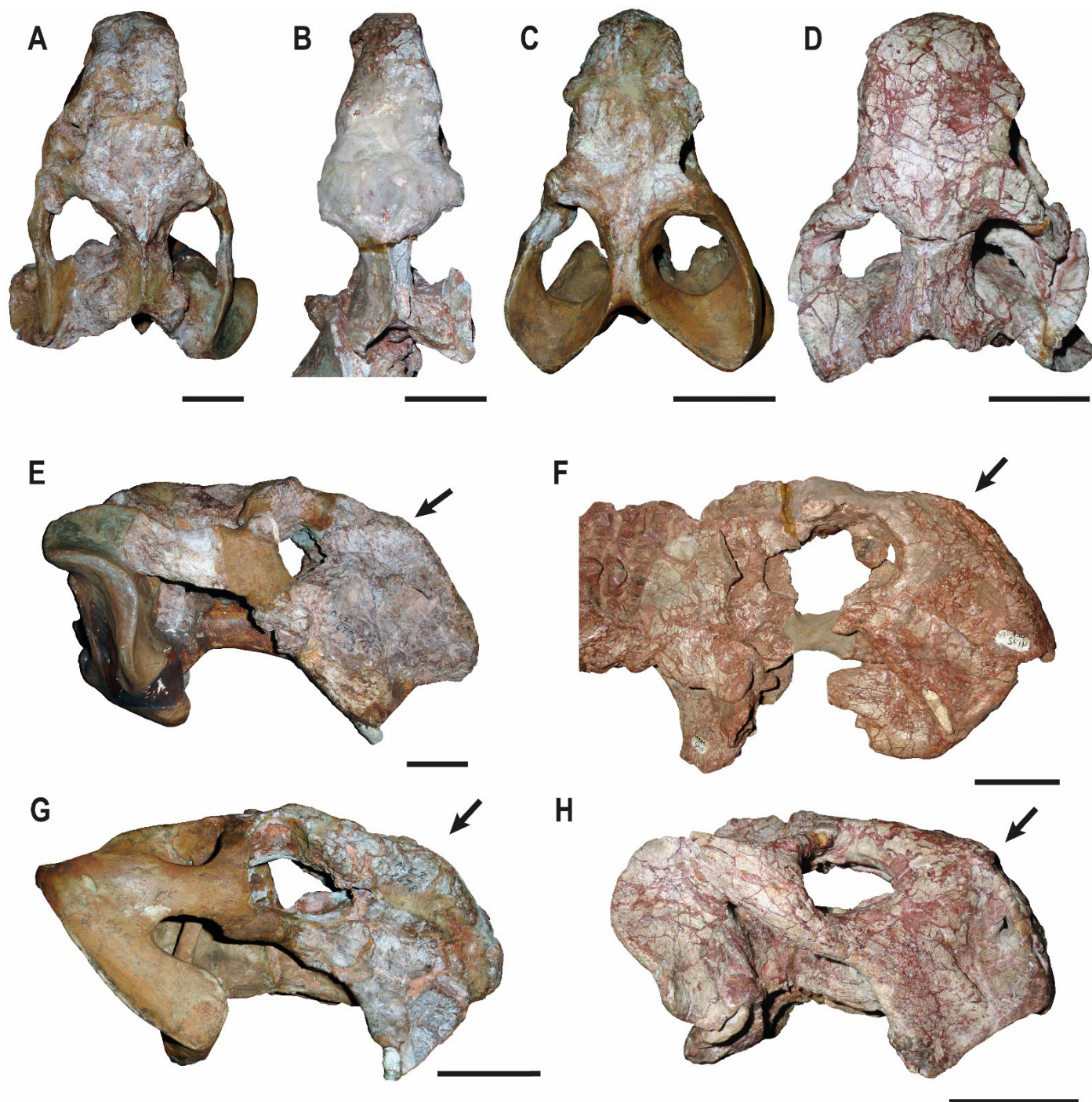


Fig. 62. *Dinodontosaurus tener*, Morfotipo “C”: MCZ-VPRA 1679, cráneo en vistas dorsal (A) y lateral derecha (E); MCP 4172, cráneo en vistas dorsal (B) y lateral izquierda invertida para comparación (F); MCZ-VPRA 1678, cráneo en vistas dorsal (C) y lateral derecha (G); UFRGS-PV-0114-T, cráneo en vistas dorsal (D) y lateral izquierda, invertido para comparación (H). Las flechas en E-H indican el quiebre de pendiente del perfil del rostro. Las escalas equivalen a 5 cm (nótese que las series A-D y E-H están ordenados de menor a mayor tamaño)

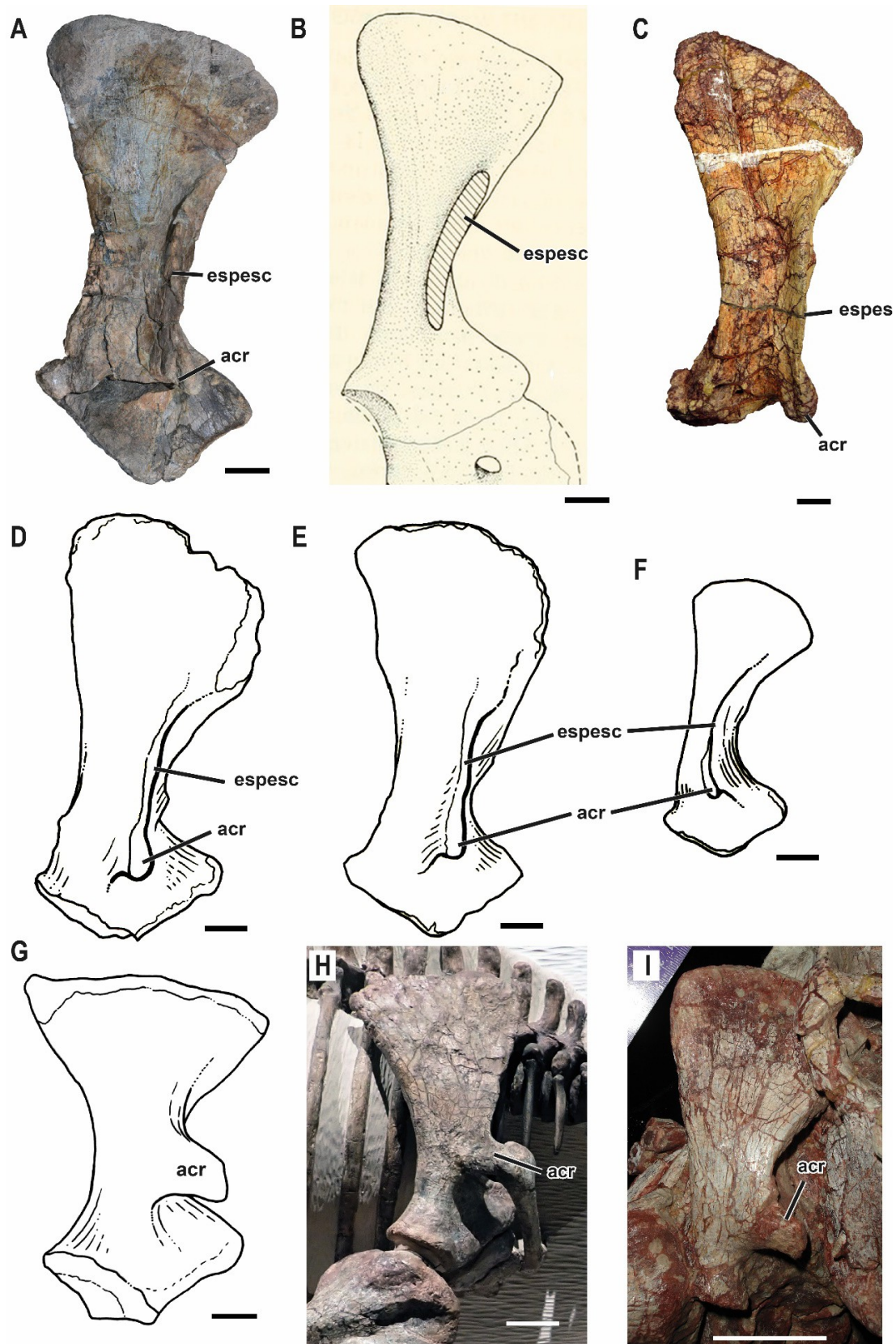


Fig. 63. Escápulas de Kannemeyeriiformes de la Formación Chañares y la Secuencia Pinheiros-Chiniquá, en vista lateral: **A**, CRILAR-Pv 82 (*Stahleckeriinae* indet.); **B**, MCZ-VPRA 3459, *Sahleckeriinae* indet.; **C**, MCZ-VPRA 1688, *Stahleckeria potens* (holotipo de *S. "lenzii"*); **D**, GPIT-PV-30792 (ex GPIT/RE/8001), *Stahleckeria potens*; **E**, "escápula n°2" de von Huene, *Stahleckeria potens*; **F**, "escápula n°3" de von Huene, presunto juvenil de *Stahleckeria potens*; **G**, MPDC 232-48, *Dinodontosaurus tener*; **H**, MCZ-VPRA 1670, *Dinodontosaurus tener* (holotipo de *D. oliveirai*); **I**, UFRGS-PV-0116-T, presunto juvenil de *Dinodontosaurus tener*. A, C-I son escápulas derechas, B es una escápula izquierda invertida con fines comparativos. B tomado de Cox (1968); D-G dibujos de von Huene (1935), redibujados por Escobar et al. (2023). **Abreviaturas:** **acr**, proceso acromial; **espesc**, espina escapular. Las escalas equivalen a 5 cm.

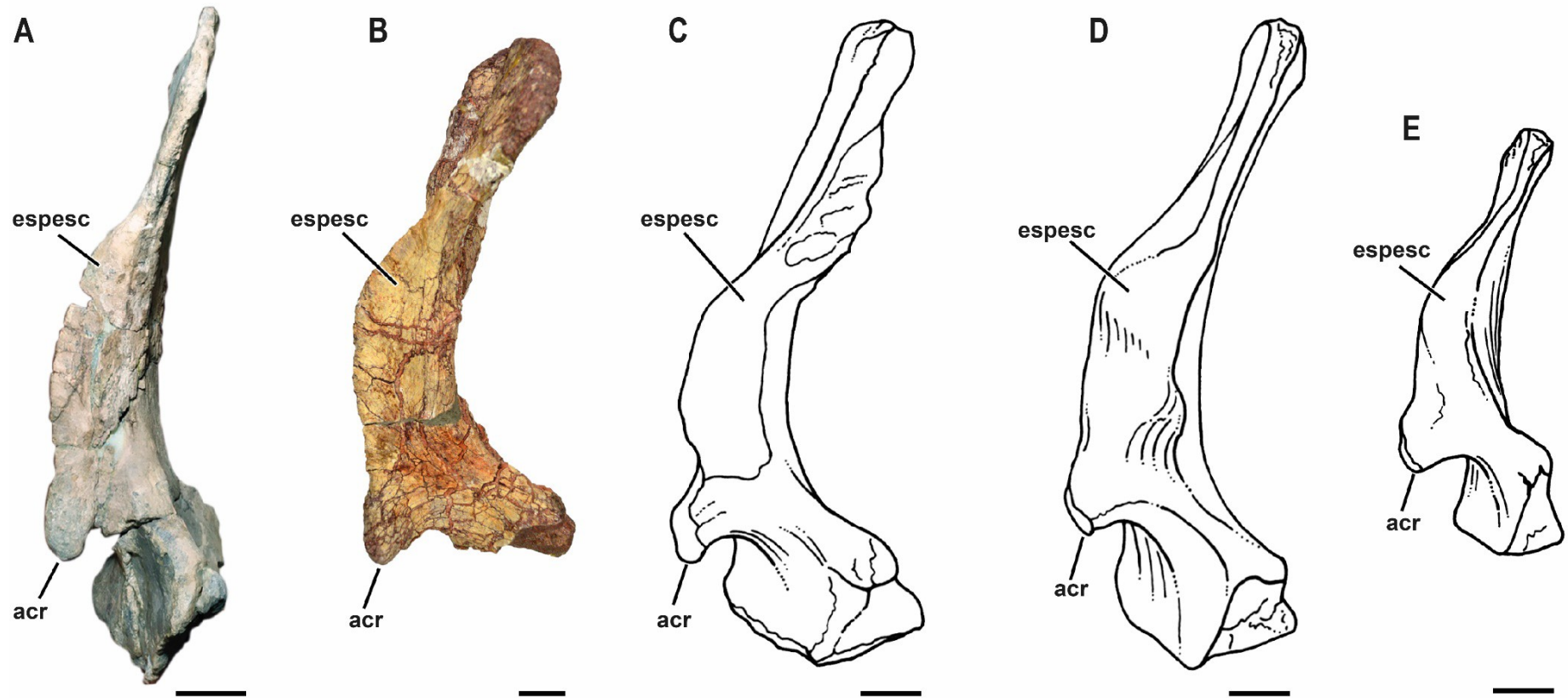


Fig. 64. Escápulas de los stahleckeriinos de la Formación Chañares y la Secuencia Pinheiros-Chiniquá, en vista anterior: **A**, CRILAR-Pv 82, *Stahleckeriinae* indet. **B**, MCZ-VPRA 1688, *Stahleckeria potens* (holotipo de *S. "lenzii"*); **C**, GPIT-PV-30792 (ex GPIT/RE/8001), *Stahleckeria potens*; **D**, "escápula n°2" de von Huene, *Stahleckeria potens*; **E**, "escápula n°3" de von Huene, presunto juvenil de *Stahleckeria potens*. Obsérvese la espina afilada y lateralmente convexa que comparten todos los ejemplares. Todas las escápulas corresponden al lado derecho. C, D y E dibujos de von Huene (1935), redibujados por Escobar et al. (2023). **Abreviaturas:** acr, proceso acromial; **espesc**, espina escapular. Las escalas equivalen a 5 cm.

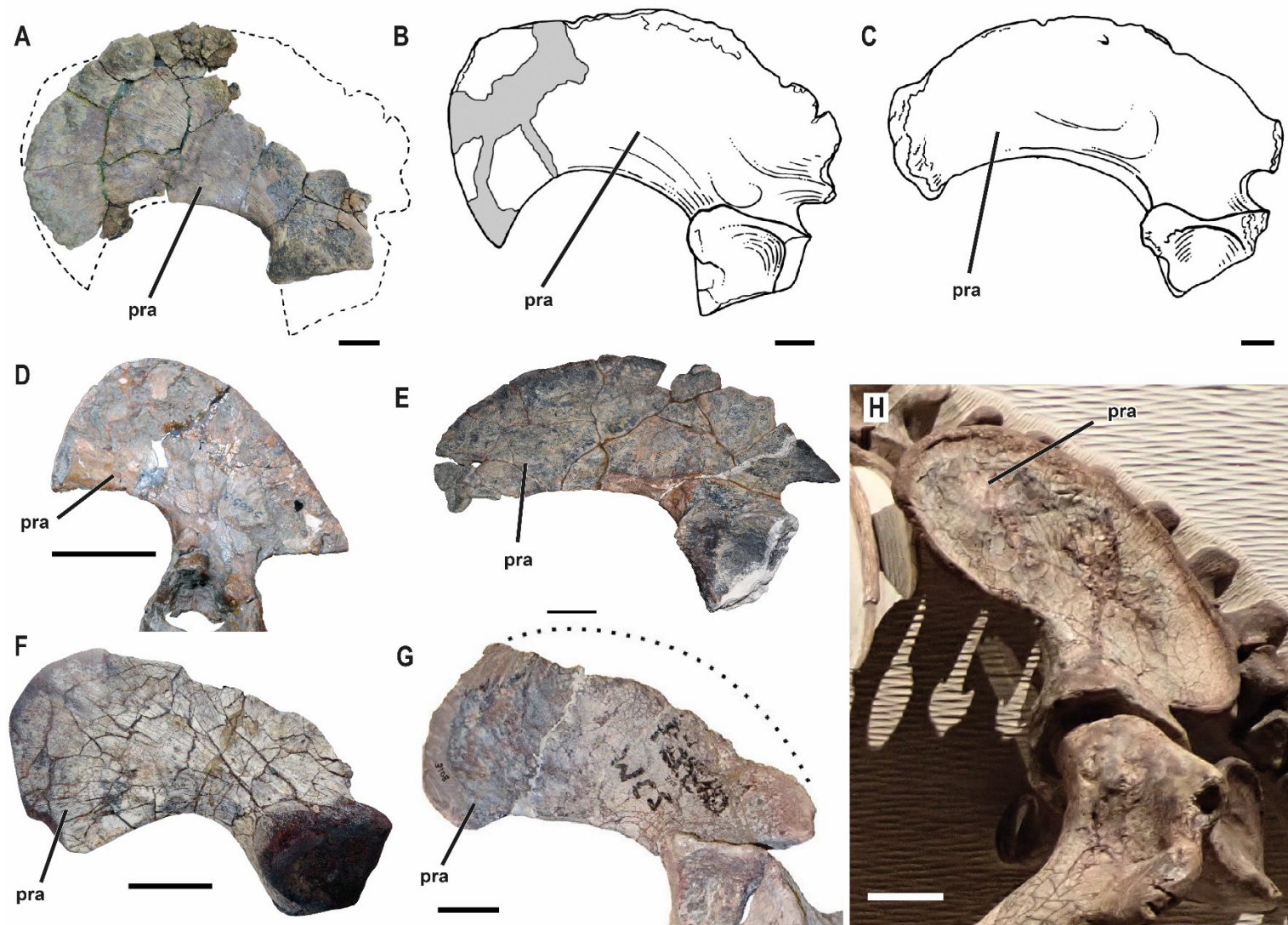


Fig. 65. Iliones de Kannemeyeriiformes en vista lateral: **A**, CRILAR-Pv 82 *Stahleckeriinae* indet. (la línea punteada indica una hipotética restauración basada en *Stahleckeria potens*); **B**, GPIT-PV- 30792 (ex GPIT/RE/8001), *Stahleckeria potens*; **C**, "ilion n°2" de von Huene, *Stahleckeria potens*; **D**, PVL 3465, *Acratophorus argentinensis* (Kannemeyeriidae); **E**, NHMUK PV R9732, holotipo de *Angonisaurus cruickshanki* (Nov. Clado 1); **F**, MPDC 504-120, *Dinodontosaurus tener*; **G**, MCZ-VPRA 3108, *Dinodontosaurus tener*; **H**, MCZ-VPRA 1670, *Dinodontosaurus tener* (holotipo de *D. oliveirai*). Obsérvese el proceso preacetabular fuertemente curvado y con forma de "hoz" en A, B y C. **Abreviaturas:** pra, proceso preacetabular. A, C y D, E y F representan el ilion izquierdo, B, G y H son iliones derechos invertidos con fines comparativos. B y C son dibujos de von Huene (1935), redibujados por Escobar et al. (2023); G tomado de Bishop y Pierce (2023). Las escalas equivalen a 5 cm.



Fig. 66. Cráneos de Kannemeyeriiformes en vista dorsal: **A**, CRILAR-Pv 94, *Chanaria platyceps*; **B**, PULR-V 144, Nov. Clado 1, gen et sp. indet; **C**, PULR-V 15, holotipo de nov. gen. *brevirostris*; **D**, GPIT-PV-31574, holotipo de *Tetragonias njalilus*; **E**, UCMP 42916, *Kannemeyeria simocephalus* (holotipo de *Kannemeyeria vanhoepeni*); **F**, GPIT-PV-31384, lectotipo de *Stahleckeria potens*. F tomado de Kammerer y Ordoñez (2021). Las escalas equivalen a 5 cm.

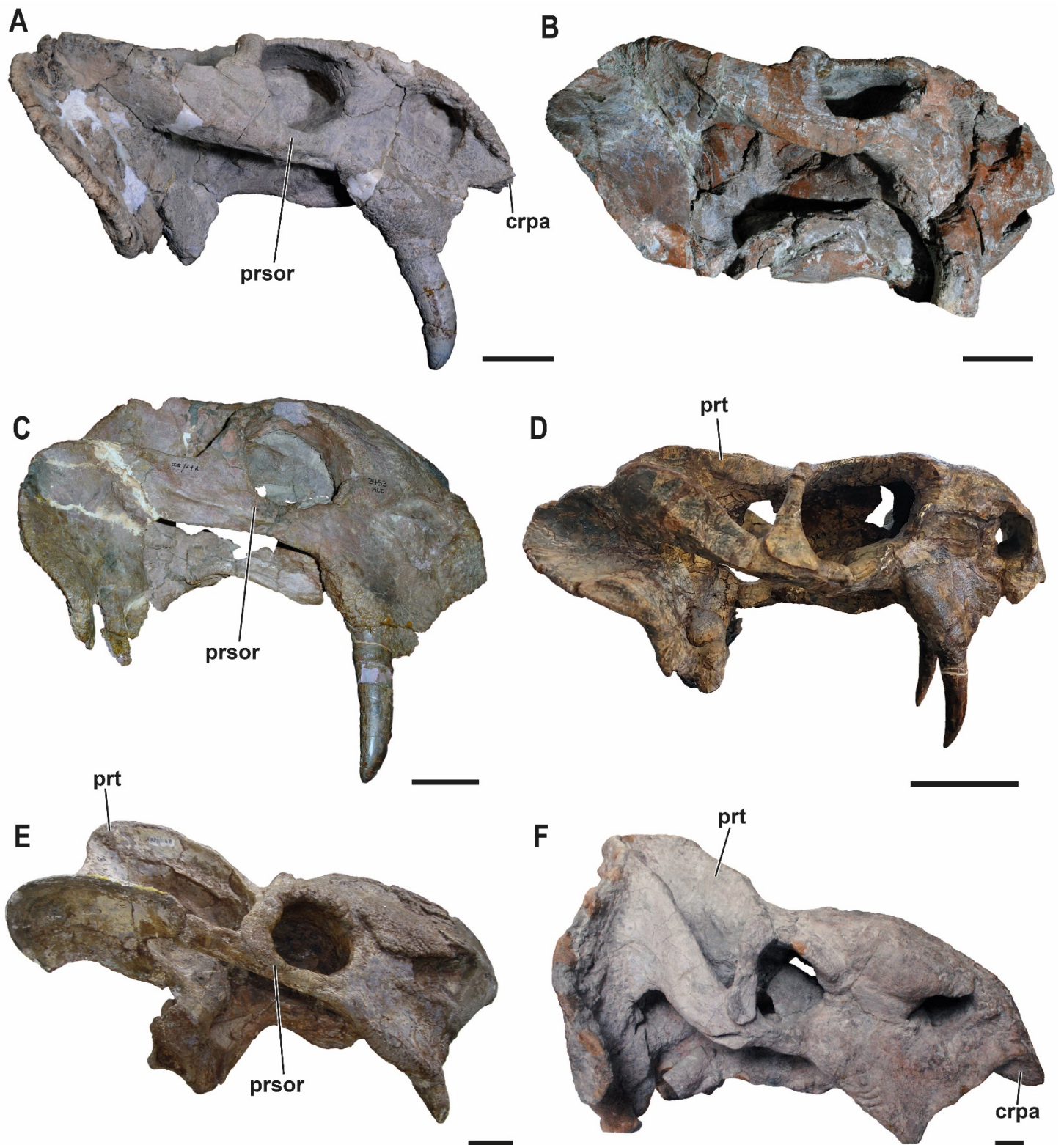


Fig. 67. Cráneos de Kannemeyeriiformes en vista lateral: **A**, CRILAR-Pv 94, *Chanaria platyceps*; **B**, PULR-V 144, Nov. Clado 1, gen et sp. indet; **C**, MCZ-VPRA 3453, nov. gen. *brevirostris*; **D**, GPIT-PV-31574, holotipo de *Tetragonias njalilus*; **E**, BP/1/1168, *Kannemeyeria simocephalus*; **F**, PVSJ 545, *Ischigualastia jenseni*. F tomado de Kammerer y Ordoñez (2021). **Abreviaturas:** **prsor**, proceso suborbital del postorbital; **prt**, proceso temporal del postorbital. Todas en vista lateral derecha, a excepción de F (vista lateral izquierda invertida a fines comparativos). Las escalas equivalen a 5 cm.

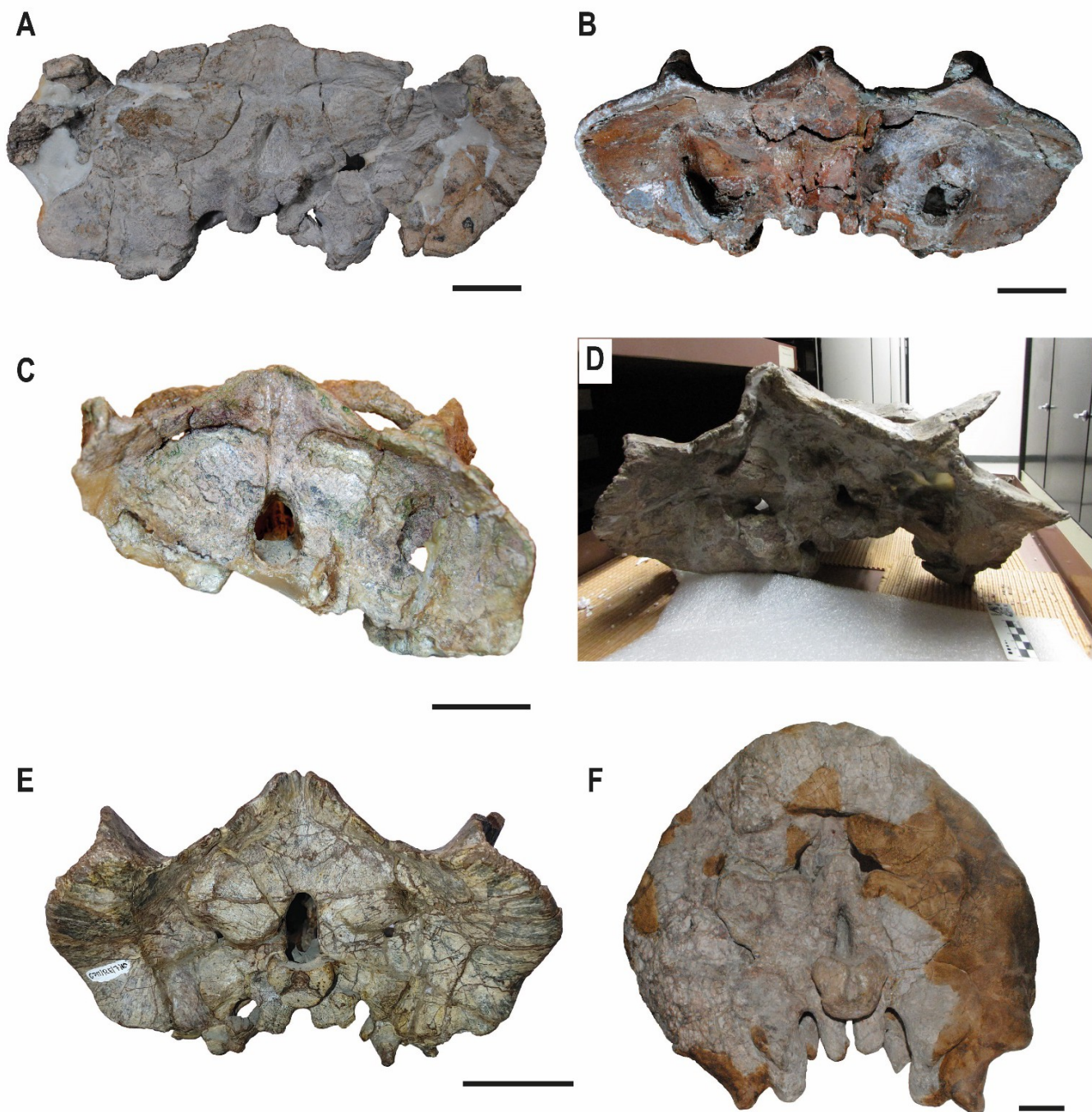


Fig. 68. Cráneos de Kannemeyeriiformes en vista occipital: **A**, CRILAR-Pv 94, *Chanaria platyceps*; **B**, PULR-V 144, Nov. Clado 1, gen et sp. indet; **C**, PULR-V 15, holotipo de nov. gen. *brevirostris*; **D**, UCMP 42916, *Kannemeyeria simocephalus* (holotipo de *Kannemeyeria vanhoepeni*); **E**, GPIT-PV-31574, holotipo de *Tetragonias njalilus*; **F**, PVSJ 545, *Ischigualastia jenseni*. Las escalas equivalen a 5 cm.

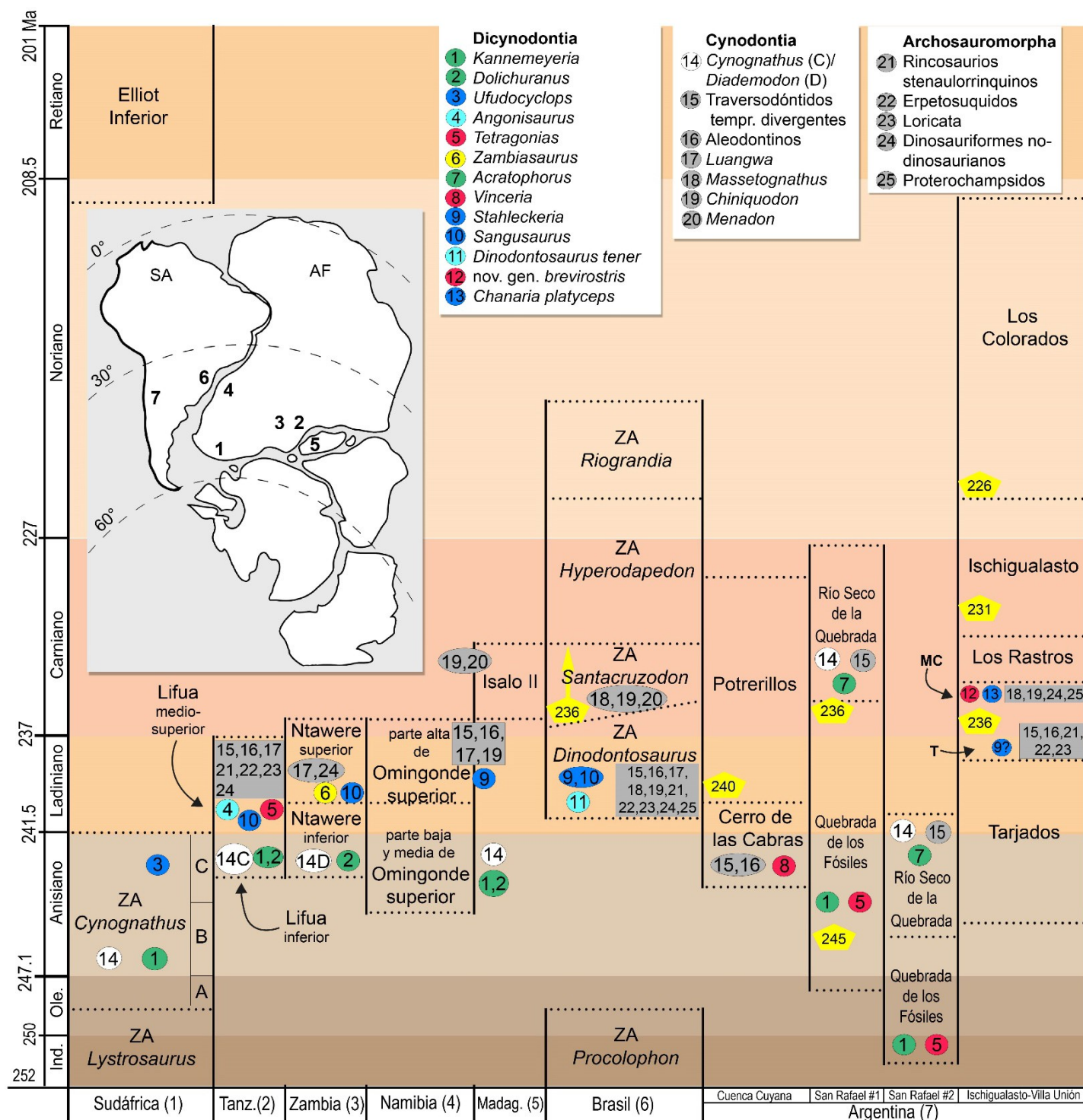


Fig. 69. Esquema bioestratigráfico para el Triásico Medio-Superior bajo de Gondwana Sudoccidental, modificado de Martinelli et al. (2017). En Dicynodontia, los colores representan los principales clados y grados dentro de Kannemeyeriiformes recuperados en el análisis filogenético) (Capítulo 6): Kannemeyeriiformes tempranamente divergentes (rojo), Kannemeyeriidae (verde), Nov. Clado 1 no-Stahleckeriidae (celeste), Placeriinae (amarillo) y Stahleckeriinae (azul). Abreviaturas: AF, Africa; Ind., Induano; Madag., Madagascar; MC, Formación Chañares, ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus*; Ole, Olenekiano; SA, Sudamérica; T, Formación Chañares, ZA de *Tarjadia*; Tanz., Tanzania.

ANEXO II. TABLAS

Tabla 1. Material colectado por Friedrich von Huene en la localidad de Chiniquá, durante 1928-1929. El contenido fósil de cada yacimiento está basado en el texto principal de von Huene (1935). Se mencionan incongruencias en los datos de algunos elementos del

Nº yacimiento	Clasificación original (von Huene, 1935)	Material/es	Procedencia geográfica
Excavación o <i>Grabung</i> 38 (von Huene, 1935: p. 76-78)	<i>Dicynodon turpior</i>	● mucho material fragmentario ● un basiesfenoides y parte de basioccipital con dos túberas basioccipitales ● parte de escamoso derecho (con inicio de prolongamiento de yugal?) ● maxilar derecho con colmillo ● espina neural y postzigoapófisis de pequeña vértebra caudal posterior ● fragmento de clavícula derecha ● fragmento medio de húmero ● parte proximal de tibia izquierda	“en la parte sur de la Wegsanga de Abel Luiz Silva” (von Huene, 1935)

Excavación o <i>Grabung</i> 39 (von Huene, 1935: p. 67- 72, 87)	<i>Dicynodon tener</i>	● GPIT-PV-47004 (ex GPIT-RE-9642): techo craneano parcial (preparietal y los dos frontales) ● yugal derecho ● postorbital izquierdo ● maxilar izquierdo ● medio supraoccipital ● vomer ● dentario ● fragmentos indet. craneales ● vértebras ● costillas ● las dos escápulas ● húmero izquierdo	“sanga de Theotonio Béles Xavier” (von Huene, 1935)
	<i>Dicynodon turpior</i>	● Medio cuerpo vertebral de 29 mm de largo ● Cuerpo vertebral de 25 mm de largo ● varios fragmentos pobremente preservados de húmeros ● ulna derecha sin extremo proximal (la pieza más grande de este conjunto)	

Excavación o <i>Grabung</i> 42	<i>Dicynodon turpior</i>	● 10 cuerpos vertebrales no muy bien preservados ● 1 arco neural ● varias costillas y costillas sacras ● partes de ambas escápulas (principalmente la izquierda, con toda la cresta escapular) ● clavícula derecha completa ● clavícula izquierda sin extremo lateral ● húmero derecho sin ambos extremos ● GPIT-PV-47000: húmero derecho (Fig. XX, I). Posibles errores de von Huene (1935): en el texto lo identifica como un elemento izquierdo; según la fig. 8 de la lámina 10, procede de <i>Fundstelle</i> 1055 (ver controversias sobre su identidad y procedencia en el texto principal de la tesis) ● radio derecho casi completo (Fig. XX, J) ● ulna izquierda parcialmente preservada (Fig. XX, K) ● mitad proximal lateral de fémur derecho ● mitad distal de fémur izquierdo ● tibia izquierda completa (Fig. XX, L) ● mitad distal de tibia derecha ● fibula izquierda (Fig. XX, M, N) ● mitad distal de fibula derecha	“Baum-Sanga de Abel Luís Silva“ (von Huene, 1935)
---	---------------------------------	---	--

Excavación o <i>Grabung</i> 43	<i>Stahleckeria potens</i>	• Elementos postcraneanos	“Baum-Sanga de Abel Luís Silva“ (von Huene, 1935)
Excavación o <i>Grabung</i> 44 (von Huene, 1935: p. 73-74, 83)	<i>Stahleckeria potens</i>	• Cráneos (por ej., GPIT-PV-31384, lectotipo de <i>Stahleckeria potens</i>) • Mandíbula • Elementos postcraneanos	“Baum-Sanga de Abel Luís Silva“ (von Huene, 1935)
	<i>Dicynodon tener</i>	• escamoso izquierdo (algo mayor que el del hallazgo 1045) • cuerpo vertebral pequeño • ilion derecho	
	<i>Dicynodon turpior</i>	• húmero derecho bastante fragmentado	
Excavación o <i>Grabung</i> 45	<i>Stahleckeria potens</i>	• Elementos postcraneanos	“Baum-Sanga de Abel Luís Silva“ (von Huene, 1935)
Hallazgo o <i>Fundstelle</i> 1040 (von Huene, 1935: p. 79)	<i>Dicynodon turpior</i>	• fragmentos • una pieza de húmero izquierdo • varias piezas mayores de dos tusks	“sanga de Theotonio Béles Xavier“ (von Huene, 1935)
Hallazgo o <i>Fundstelle</i> 1043 (von Huene, 1935: p. 75)	<i>Dicynodon tener</i>	• dos vértebras pequeñas	“sanga de Theotonio Béles Xavier“ (von Huene, 1935)
	<i>Dicynodon tener</i>	• un arco neural	

Hallazgo o <i>Fundstelle</i> 1044 (von Huene, 1935: p. 74-75, 83-86)	<i>Dicynodon turpior</i>	● fragmentos varios ● fragmento de escápula de 17 cm de largo ● isquion izquierdo sin borde distal ● falange de 3 cm de ancho y 2,5 cm de largo ● parte de costilla proximal con faceta articular parcialmente preservada ● hueso entero de extremidades de 7 cm de largo (sin epífisis) ● medio hueso semejante al anterior	“sanga de Theotonio Béles Xavier“ (von Huene, 1935)
Hallazgo o <i>Fundstelle</i> 1045 (von Huene, 1935: p. 72, 79)	<i>Dicynodon tener</i>	● parte de escamoso izquierdo aislada, “de un pequeño animal joven“	“sanga de Theotonio Béles Xavier“ (von Huene, 1935)
	<i>Dicynodon turpior</i>	● varios fragmentos que von Huene considera también <i>D. turpior</i> por el tamaño, como dos partes de escamosos considerablemente grandes y un colmillo. ● von Huene (1935: lámina 10, fig 6) figura una escápula derecha, asignándola a este yacimiento, pero en el texto no hay mención alguna de la misma. Probablemente corresponda a la escápula derecha excepcionalmente preservada, descrita para el <i>Fundstelle</i> 1063 (ver más abajo). ● Von Huene (1935) también refiere erróneamente un fragmento de ilion y un fémur (lámina 10, fig 9 y 10)	

		respectivamente) a este yacimiento, pero en realidad provienen del <i>Fundstelle</i> 1063	
Hallazgo o <i>Fundstelle</i> 1050 (von Huene, 1935: p. 75-76)	<i>Dicynodon tener</i>	● fragmentos indeterminados ● gran parte de escamoso izquierdo ● parte de maxilar, con colmillo incompleto	“sanga de Theotonio Béles Xavier“ (von Huene, 1935)
Hallazgo o <i>Fundstelle</i> 1055 (von Huene, 1935: p. 82-83)	<i>Dicynodon turpior</i>	● fragmentos ● articular izquierdo muy bien preservado (con proceso retroarticular) ● femur derecho bastante grande ● von Huene (1935: lámina 10, fig 8) figura un húmero derecho, asignándolo al <i>Fundstelle</i> 1055, pero en la descripción de ese yacimiento no hay mención alguna de un húmero. Probablemente corresponda al húmero “izquierdo” descrito para el <i>Grabung</i> 42, es decir, GPIT-PV-47000 (ver más arriba)	“sanga de Theotonio Béles Xavier“ (von Huene, 1935)

Hallazgo o <i>Fundstelle</i> 1063 (von Huene, 1935: p. 79-82)	<i>Dicynodon turpior</i>	● fragmento de escamoso izquierdo ● fragmento de escamoso derecho ● cuadrado izquierdo (Fig. XX, G, H) ● parte posterior de rama mandibular derecha (Fig. XX, E, F) ● mitad proximal sin capítulo de 1ª o 2ª costilla dorsal derecha (no sé si las dos o la posible identidad de una sola) ● cabeza de costilla dorsal izquierda ● cuerpo vertebral dorsal bastante grande ● arco neural de una vértebra caudal anterior ● arco neural de una vértebra caudal intermedia ● extremo lateral de clavícula derecha ● escápula derecha bien preservada (Fig. XX, A, B). Posible error de von Huene (1935): según la fig. 6 de la lámina 10, procede de <i>Fundstelle</i> 1045, pero en la descripción de dicho hallazgo no se menciona escápula alguna. En cambio, la ilustración coincide con la descripción de la escápula derecha del <i>Fundstelle</i> 1063. ● fémur izquierdo completo (Fig. XX, C): erróneamente asignado al <i>Fundstelle</i> 1045 en la figura de von Huene (1935: lám. 10, fig. 9) ● punta anterior de ilion derecho (Fig. XX, D): erróneamente asignado al	“sanga de Theotonio Béles Xavier“ (von Huene, 1935)
--	--	---	--

		<i>Fundstelle</i> 1045 en la figura de von Huene (1935: lám. 10, fig. 10) ● mitad proximal de pequeño húmero izquierdo (según von Huene de un individuo muy joven)	
Hallazgo o <i>Fundstelle</i> 1065 (von Huene, 1935: p. 78-79)	<i>Dicynodon turpior</i>	● fragmento de escamoso izquierdo ● fragmento de frontal izquierdo ● fragmento de maxilar izquierdo con raíz de tusk ● cuerpo vertebral dorsal	“sanga de Theotonio Béles Xavier“ (von Huene, 1935)
Hallazgo o <i>Fundstelle</i> 1069 (von Huene, 1935: p. 83)	<i>Dicynodon turpior</i>	● húmero derecho, según von Huene de forma y tamaño similar al de la excavación 42.	“sanga de Theotonio Béles Xavier“ (von Huene, 1935)

Hallazgo o <i>Fundstelle</i> indet.	<i>Dicynodon tener</i>	● varios fragmentos de costillas ● fragmento distal de húmero izquierdo (según von Huene similar a la excavación 39) ● tusk cónico (raíz)	al sur de la “Wegsanga”
--	------------------------	--	-------------------------

Tabla 2. Material colectado por Romer y White en las localidades de Pinheiros y Bom Retiro, durante 1936-1937.

N° colección	Material	Procedencia geográfica	Taxonomía original	Referencia
MCZ-VPRA 1628		10 km al sur de la ciudad de Candelaria (cerca del municipio de Chico Morais), Sanga 1, nivel n°5 (Cox, 1965). Región de Pinheiros (Martinelli et al., 2017)	<i>Dinodontosaurus turpior</i> (von Huene, 1935)	Cox, 1965
MCZ-VPRA 1670		10 km al sur de la ciudad de Candelaria (cerca del municipio de Chico Morais), Sanga 2, nivel n°1 (Cox, 1965). Región de Pinheiros (Martinelli et al., 2017)	holotipo <i>Dinodontosaurus oliveirai</i>	Romer, 1943
MCZ-VPRA 1677		10 km al sur de la ciudad de Candelaria (cerca del municipio de Chico Morais), Sanga 3 (Cox, 1965). Región de Pinheiros (Martinelli et al., 2017)	<i>Dinodontosaurus turpior</i> (von Huene, 1935)	Cox, 1965
MCZ-VPRA 1678		10 km al sur de la ciudad de Candelaria (cerca del municipio de Chico Morais), Sanga 1, nivel n°4 (Cox, 1965). Región de Pinheiros (Martinelli et al., 2017)	<i>Dinodontosaurus turpior</i> (von Huene, 1935)	Cox, 1965
MCZ-VPRA 1679		10 km al sur de la ciudad de Candelaria (cerca del municipio de Chico Morais), Sanga 1, nivel n°4 (Cox, 1965). Región de Pinheiros (Martinelli et al., 2017)	<i>Dinodontosaurus turpior</i> (von Huene, 1935)	Cox, 1965
MCZ-VPRA 1687		10 km al sur de la ciudad de Candelaria (cerca del municipio de Chico Morais), Sanga do Janguta	<i>Dinodontosaurus turpior</i> (von Huene, 1935)	Cox, 1965

		(Cox, 1965). Región de Pinheiros (Martinelli et al., 2017)		
MCZ-VPRA 1688		10 km al sur de la ciudad de Candelaria (cerca del municipio de Chico Morais), Sanga 3 (Cox, 1965). Región de Pinheiros (Martinelli et al., 2017)	holotipo <i>Stahleckeria lenzii</i>	Romer y Price (1944)
MCZ-VPRA 1692		alrededor de 18 km al sudoeste de la ciudad de Candelaria, Sanga do Ribeiro (Cox, 1965). Región de Bom Retiro (Martinelli et al., 2017)	<i>Dinodontosaurus turpior</i> (von Huene, 1935)	Cox, 1965
MCZ-VPRA 1757		10 km al sur de la ciudad de Candelaria (cerca del municipio de Chico Morais), Sanga 1 (Cox, 1965). Región de Pinheiros (Martinelli et al., 2017)	<i>Dinodontosaurus turpior</i> (von Huene, 1935)	Cox, 1965
MCZ-VPRA 1758		alrededor de 18 km al sudoeste de la ciudad de Candelaria, Sanga do Ribeiro (Cox, 1965). Región de Bom Retiro (Martinelli et al., 2017)	<i>Dinodontosaurus turpior</i> (von Huene, 1935)	Cox, 1965
MCZ-VPRA 1759		alrededor de 18 km al sudoeste de la ciudad de Candelaria, Sanga do Ribeiro (Cox, 1965). Región de Bom Retiro (Martinelli et al., 2017)	<i>Dinodontosaurus turpior</i> (von Huene, 1935)	Cox, 1965
MCZ-VPRA 3105		Sin datos	<i>Dinodontosaurus turpior</i> (von Huene, 1935)	Cox, 1965
MCZ-VPRA 3106		Sin datos	<i>Dinodontosaurus turpior</i> (von Huene, 1935)	Cox, 1965
MCZ-VPRA 3107		Sin datos	<i>Dinodontosaurus turpior</i> (von Huene, 1935)	Cox, 1965
MCZ-VPRA 3108		Sin datos	<i>Dinodontosaurus turpior</i> (von Huene, 1935)	Cox, 1965
MCZ-VPRA 3109		Sin datos	<i>Dinodontosaurus turpior</i> (von Huene, 1935)	Cox, 1965

MCZ-VPRA 3112		Sin datos	<i>Dinodontosaurus turpior</i> (von Huene, 1935)	Cox, 1965
MCZ-VPRA 3114		Sin datos	<i>Dinodontosaurus turpior</i> (von Huene, 1935)	Cox, 1965

Tabla 3. Historia taxonómica sumariada de las especies nominales asignadas a *Dinodontosaurus*.

von Huene (1935)	Tupí-Caldas (1936)	Romer (1943)	Cox (1965)	Cox (1968)
<i>Dicynodon turpior</i> nv. sp.	No discutido	No discutido	<i>Dinodontosaurus turpior</i> (lectotipo no válido: materiales de “Grabung 42” de von Huene, 1935)	<i>Dinodontosaurus turpior</i>
<i>Dicynodon tener</i> nv. sp.	No discutido	No discutido	<i>Dinodontosaurus tener</i> (lectotipo no válido: materiales de “Grabung 39” de von Huene, 1935)	No discutido
	<i>Diodontosaurus pedroanum</i> nv. gen. nv. sp. (holotipo: MCT.R.530)	No discutido	No discutido	<i>Nomen nudum</i>
		<i>Dinodontosaurus oliveirai</i> nv. gen. nv. sp. (holotipo: MCZ VPRA-1670)	<i>Dinodontosaurus turpior</i>	<i>Dinodontosaurus turpior</i>
				<i>Chanaria platyceps</i> nv. gen. nv. sp. (holotipo: PULR-V 14)
				<i>Dinodontosaurus brevirostris</i> nv. sp. (holotipo: PULR-V 15)
				<i>Dinodontosaurus platygnathus</i> nov. sp. (holotipo: PULR-V 03)

Keyser y Cruickshank (1979)	Lucas y Harris (1996)	Langer et al. (2007)	Domnanovich (2010)	Kammerer y Ordoñez (2021)
<i>Dinodontosaurus turpior</i>	<i>Nomen dubium</i> (lectotipo válido: GPIT-PV-47000)	<i>Nomen dubium</i>	<i>Nomen dubium</i>	<i>Nomen dubium</i>
<i>Dinodontosaurus tener</i>	<i>Nomen dubium</i> (lectotipo válido: GPIT-PV-47004)	<i>Nomen dubium</i>	<i>Nomen dubium</i>	<i>Dinodontosaurus tener</i>
No discutido	Suprimido por ICZN (1995), por petición de Lucas (1992); interpretan a nivel gén. y sp.	<i>Dinodontosaurus pedroanum</i> (interpretan que fue suprimido sólo a nivel gén.)	<i>Dinodontosaurus pedroanum</i>	<i>Dinodontosaurus tener</i>
<i>Dinodontosaurus turpior</i>	<i>Dinodontosaurus oliveirai</i>	<i>Dinodontosaurus pedroanum</i>	<i>Dinodontosaurus pedroanum</i>	<i>Dinodontosaurus tener</i>
<i>Dinodontosaurus platyceps</i>	<i>Dinodontosaurus oliveirai</i>	<i>Dinodontosaurus pedroanum</i>	<i>Dinodontosaurus platyceps</i>	<i>Dinodontosaurus brevirostris</i>
<i>Dinodontosaurus brevirostris</i>	<i>Dinodontosaurus oliveirai</i>	<i>Dinodontosaurus pedroanum</i>	<i>Dinodontosaurus brevirostris</i>	<i>Dinodontosaurus brevirostris</i>
<i>Jachaleria platygnathus</i>	No mencionado	No mencionado	<i>Dinodontosaurus platygnathus</i>	<i>Dinodontosaurus brevirostris</i>

TABLA 4. Medidas lineales (en cm) de los elementos postcraneanos de CRILAR-Pv 82

Escápula derecha	
Longitud máxima	51.50
Ancho máximo en el margen dorsal de la hoja escapular	26.82
Ancho mínimo (a nivel del proceso acromial)	10.93
Esternón	
Longitud preservada máxima	33.00
Ancho máximo	30.00
Ilion izquierdo	
Longitud preservada máxima	41.70
Longitud preacetabular	31.00

TABLA 5. Medidas lineales (en mm) de CRILAR-Pv 554

* Medidas aproximadas debido al estado fragmentario del material

Ancho mínimo del techo craneano interorbital	85.3
Ancho anterior de la barra intertemporal (a nivel de la barra postorbitaria)	62.9
Ancho posterior de la barra intertemporal (a nivel de la unión con el occipucio)	29.9*
Longitud de la fenestra temporal	82.2*
Largo craneano dorsal, por detrás de foramen pineal	59.9*
Angulo entre el proceso cuadrado (=ascendente) y el proceso zigomático del escamoso	-
Diámetro de canino	20.9 (mediolateral) 30.6 (anteroposterior)

TABLA 6. Medidas lineales (en mm) y angulares (en grados sexagesimales) del cráneo y mandíbula de los ejemplares de la ZA de *Massetognathus-Chanaresuchus* examinados en esta tesis. Las medidas utilizadas para los caracteres morfométricos del análisis filogenético están sombreadas en gris.

* Medidas aproximadas debido al estado fragmentario del material

** Medidas tomadas en base a fotografías

*** Corrección de medidas de Escobar et al. (2023)

		PULR-V 03	PULR-V 14	CRILAR- Pv 94	PVL 6241	PULR-V 144	PULR-V 15	MCZ- VPRA 3453**	MCZ-VPRA 3457**
1	Largo basal del cráneo	-	~290*	291	242	289	275*	-	287*
2	Largo de cráneo en línea media dorsal	-	309.1	339.45	271.1	298	259.1*	268.3	282.6*
3	Largo preorbital	-	124.4 (izq) 131.6 (der.)	166	124.8 (izq) 112.9 (der.)	139.4 (der)	88.5 (der.)	110.6 (der.)	110.5 (der.)
4	Ancho mínimo del techo craneano interorbital	-	-	114.6	-	100*	90.8*	103.2	102.4
5	Ancho anterior de la barra intertemporal (a nivel de la barra postorbitaria)	-	-	104	45.8*	87	102**	82	85
6	Ancho posterior de la barra intertemporal (a nivel de la unión con el occipucio)	-	-	61	-	36.4	45**	35*	-
7	Longitud de la fenestra temporal	-	89.7 (der)	96.6 (der.) 96.9 (izq)	-	76.8 (der.) 74.8 (izq)	76 (der.) 80.7 (izq)	106.1 (der.)	108.9 (der.)
8	Ancho máximo del occipucio	-	-	350*	-	300	241.6* (escamoso izq. dañado)	-	-

9	Largo craneano dorsal, por delante de foramen pineal	-	231.16	262.1	215.6	220	183*	184.3	192
10	Largo craneano dorsal, por detrás de foramen pineal	-	57.6	73	55.3	74.6	56	59.6	-
11	Angulo entre el proceso ascendente y el proceso zigomático del escamoso	-	-	-	-	135.5° (der.) 129.5° (izq.)**	117.4° (der.) 100° (izq.)**	-	-
12	Largo de paladar secundario (desde margen anterior de premaxilar hasta borde anterior de coanas)	111.2	107	98.5	74.1	96.5	85.7*	99.5	105
13	Diámetro de colmillo (mediolateral)	33.1 (der.)	-	32.1 (der.) ~ 32 (izq.)*	33.2 (der.):**	33.4 (der.) 33.8 (izq.)	22.6*	28	30 (anteroposterior)
14	Ancho de lámina mediana de pterigoides	36.3	-	42	37.1	47	-	-	46.1
15	Ángulo entre ambas ramas cuadradas del pterigoides	102 ° *	-	122°	-	119°	-	-	60°
16	Largo de vacuidad interpterigoidea	-	-	-	-	26	-	-	-
17	Ancho de escamoso	-	-	100 mm (der)	~60 (der.)*	61 (der)	54.43 (der.)	-	-

18	Largo total de la mandíbula (desde el borde anterior de la sínfisis hasta el borde posterior del proceso retroarticular)	~255*	-	250	-	226	-	-	-
19	Ancho máximo del borde anterior de la sínfisis	48	-	57.5	-	49.5	-	-	-
20	Ancho máximo de la parte posterior de la sínfisis (a nivel del extremo posterior del surco medio del dentario)	65	-	77.2 (ventral)	-	84.4 (ventral)	-	-	-
21	Altura de la sínfisis dentaria	77.12 (der.) 86.02 (izq.)	-	75.8 (der) 80.5 (izq)	-	78.8 (der) 82.8 (izq)	-	-	-
22	Altura de la rama del dentario	54.65 (der.) 60.73 (izq.)	-	69.2 (der) 65.4 (izq)*	-	52.2 (der) 51.7 (izq)*	-	-	-
23	Altura de fenestra mandibular	3.49 (der.) 8.62 (izq)	-	7.4 (der)	-	9.1 (der) 6.8 (izq)	-	-	-
24	Longitud de fenestra mandibular	44.93 (der.)	-	50.4 (der)	-	39.9 (der) 43.3 (izq)	-	-	-
25	Distancia entre el borde posterior de la lámina replegada del angular y el	-	-	-	-	25.6 (der.)	-	-	-

	proceso retroarticular del articular								
26	Altura máxima de los huesos postdentarios (excluyendo la lámina replegada del angular)	40.8 (der..)	-	(***) 48.9 (der.) 47.4 (izq.)	-	46.6 (der) 42.5 (izq.)			

ANEXO III. LISTA DE CARACTERES

A continuación, se presentan los caracteres morfológicos tomados de Liu (2022), indicando en rojo aquellos caracteres que fueron adicionados o cuyos estados fueron modificados. Con el fin de mejorar la claridad de los enunciados y explicitar mejor la variación morfológica representada, la sintaxis de varios caracteres fue modificada basándose en las recomendaciones de Sereno et al. (2007), sin que esto implique una alteración en su concepto original. No obstante, se incluyen las referencias de los trabajos en los que cada carácter fue formulado, así como sus principales menciones y modificaciones posteriores. En los casos que corresponda, se adjuntan notas en donde se discuten aspectos pertinentes a cada carácter.

Caracteres continuos

1. Longitud de la región preorbital del cráneo en relación con la longitud basal del cráneo. (Modesto et al., 1999: car. 6; modificado por Kammerer et al., 2011: car. continuo 1)
2. Longitud de la contribución del premaxilar al paladar secundario en relación con la longitud basal del cráneo. (Angielczyk, 2007: car. 63; Kammerer et al., 2011, car. continuo 2; Angielczyk et al, 2016, car. 156).

NOTA: Para detalles sobre los cambios en la codificación de este carácter ver Capítulo 3. “Materiales y Métodos”

3. Ancho mínimo del techo interorbital del cráneo en relación con la longitud basal del cráneo. (Kammerer et al., 2011: car. continuo 3)
4. Ancho relativo de la barra intertemporal en la unión con la placa occipital en comparación con el ancho relativo de la barra intertemporal al nivel de la barra postorbitaria. (Kammerer et al., 2011: car. continuo 4)
5. Longitud de la fenestra temporal en relación con la longitud basal del cráneo. (Kammerer et al., 2011: car. continuo 5)
6. Posición relativa del foramen pineal, medida como la relación entre la longitud dorsal del cráneo posterior al foramen y la longitud dorsal del cráneo anterior al foramen. (Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. continuo 6)
7. Altura de la quilla pterigoidea anterior en vista lateral en relación con la altura de la rama no quillada. (Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. continuo 7)
8. Ancho de la lámina mediana del pterigoides en relación con la longitud basal del cráneo. (Kammerer et al., 2011: car. continuo 6)

9. Ángulo formado por las ramas posteriores de los pterigoides. (Kammerer et al., 2011: car. continuo 7)
10. Longitud de la vacuidad interpterigoidea en relación con la longitud basal del cráneo. (Angielczyk, 2001: car. discreto 33; Angielczyk and Kurkin, 2003: car. discreto 33; modificado por Kammerer et al., 2011: car. continuo 8)
11. Area relativa de las narinas internas o coanas (Angielczyk, 2007: car. 64; Kammerer et al., 2011, car. continuo 9; Angielczyk et al, 2016, car. 163).

NOTA: Angielczyk et al. (2016) obtuvieron los valores de este carácter con el mismo protocolo que en el carácter continuo 2, calculando en este caso el logaritmo natural del área en píxeles de las coanas (ver también Capítulo 3. “Materiales y Métodos”).

12. Ángulo entre los procesos ascendente y zigomático del escamoso. (Fröbisch y Reisz 2008: car. 75; modificado por Kammerer et al., 2011: car. continuo 10)

NOTA: Kammerer et al. (2011) mencionan a Fröbisch y Reisz (2008) como los autores originales de este carácter. Sin embargo, Fröbisch y Reisz (2008) describen el carácter 75 como un carácter discreto relacionado al perfil del occipucio en vista posterior, no haciendo referencia al ángulo entre las ramas del escamoso.

En esta tesis, los valores angulares de este carácter fueron convertidos a radianes para aminorar los efectos del escalado (ver también Capítulo 3. “Materiales y Métodos”).

13. Angulación del occipucio relativa al paladar, expresada como la relación entre el largo dorsal y basal del cráneo. (Cox y Li, 1983; modificado por Kammerer et al., 2011: car. continuo 11)
14. Relación entre altura y longitud de la fenestra mandibular en vista lateral (Kammerer et al., 2011: car. continuo 12).

NOTA: Kammerer et al. (2011) citan como fuente original de este carácter a Rubidge y Hopson (1996) y Modesto et al. (1999). No obstante, Rubidge y Hopson (1996) no designan ningún carácter relacionado con las proporciones de la fenestra mandibular, mientras que el carácter 36 de Modesto et al. (1999) sólo hace referencia a la presencia/ausencia de la fenestra (algo más acorde al carácter discreto 114, ver más abajo). Por lo tanto, en esta tesis se considera como autores de este carácter a Kammerer et al. (2011).

15. Relación entre la altura de la rama del dentario y la altura de la sínfisis dentaria. (Kammerer et al., 2011: car. continuo 13)
16. Relación entre la altura máxima de los huesos postdentarios (excluyendo la lámina replegada del angular) y la altura de la rama del dentario. (Kammerer et al., 2011: car. continuo 14)
17. Relación entre el ancho mínimo de la escápula y el ancho máximo del extremo dorsal de la escápula. (Angielczyk, 2007: car. 72; Kammerer et al., 2011, car. continuo 15)

18. Longitud de la cresta deltopectoral en relación con la longitud total del húmero. (Angielczyk, 2007: car. 68; Kammerer et al., 2011, car. continuo 16)
19. Ancho máximo del extremo distal del radio en relación con la longitud máxima del radio. (Angielczyk, 2007: car. 69; Kammerer et al., 2011, car. continuo 17)
20. Relación entre la longitud del proceso ilíaco posterior y el diámetro del acetábulo. (Sidor y Hopson, 1998: car. 157; Kammerer et al., 2011, car. continuo 18)
21. Relación entre la longitud del proceso ilíaco anterior y el diámetro del acetábulo. (Sidor y Hopson, 1998: car. 158; Kammerer et al., 2011, car. continuo 19)
22. Longitud de la cresta trocantérica en el fémur en relación con la longitud del fémur. (Kammerer et al., 2011, car. continuo 20)
23. Ancho de la escápula, medido como la relación entre el ancho proximal máximo de la escápula y la longitud de la escápula (medida desde el borde dorsal de la fosa glenoidea hasta el extremo proximal). (Kammerer et al., 2013: car. 21).

Caracteres discretos

1. Premaxilares: separados (0); fusionados (1). (Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 3; Kammerer et al., 2011: car. 21)
2. Premaxilar, superficie palatal, crestas pares anteriores: ausentes (0); presentes (1). (Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 7; Kammerer et al., 2011: car. 22). **MODIFICADO en esta tesis, subdividido en este carácter y el car. 178 (ver más abajo)**
3. Premaxilar, superficie palatal, crestas anteriores laterales: ausentes (0); presentes (1) (Angielczyk, 2007: car. 60; Kammerer et al., 2011: car. 23)
4. Premaxilar, superficie palatal, depresión anterior redondeada: ausente (0); presente (1). (Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 4)
5. Premaxilar, superficie palatal, cresta mediana posterior: ausente (0); presente (1). (Angielczyk, 2001: car. 8; Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 8; Kammerer et al., 2011: car. 24). **MODIFICADO en esta tesis, subdividido en este carácter y el car. 179 (ver más abajo)**
6. Premaxilar, superficie palatal, estructuras laterales a cresta mediana (depresiones o crestas accesorias): pobremente definidas o ausentes (superficie relativamente plana) (0); presentes (1); inaplicable (-) (Angielczyk, 2001: car. 9; Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 9; Kammerer et al., 2011: car. 25; modificado por Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 6). **MODIFICADO en esta tesis, subdividido en este carácter y el car. 180 (ver más abajo)**

NOTA: Este carácter fue formulado originalmente por Angielczyk (2001) para dar cuenta de una serie de estructuras (depresiones y crestas) en el paladar de los dicinodontes no-bidentalios, lateralmente a la cresta mediana palatal del premaxilar. En dicha publicación, se excluyeron explícitamente los anomodontes no-dicinodontes, los que al carecer de una cresta mediana fueron codificados como inaplicables (“?”). La modificación del enunciado hecha por Kammerer et al. (2011), sin embargo, es más ambigua, sugiriendo que las depresiones podrían estar presentes aún si la cresta mediana no está presente, es decir, en los anomodontes basales, *Placerias* y

Moghreberia (“Palatal surface of premaxilla with well-defined depressions with curved sides lateral to median ridge (if present)”). En versiones subsiguientes de la matriz de Anomodontia, dichos terminales también fueron considerados para este carácter. Sin embargo, en ninguno de los taxones que carecen de la cresta mediana palatal se registran estas estructuras, resultando en una codificación redundante en el que todos tienen el estado “ausente”.

En esta tesis, además de subdividir el carácter 6 en un carácter neomórfico y otro carácter transformacional (carácter 180), se simplificó el enunciado para explicitar la asociación de las depresiones y crestas con la cresta mediana del paladar. A su vez, para evitar la redundancia en la codificación, se restituyó la condición inaplicable (“?”) para los anomodontes no-dicinodontes, *Placerias* y *Moghreberia*, siguiendo el criterio de Angielczyk (2001).

7. Premaxilar, superficie palatal, surco vascular anteroposterior lateral a la cresta mediana (si está presente): ausente (0); presente (1). (Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 7)
8. Premaxilar, dientes: presentes (0); ausentes (1). (Angielczyk, 2001: car. 2; Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 2; Kammerer et al., 2011: car. 26). **MODIFICADO en esta tesis, subdividido en este carácter y el car. 181 (ver más abajo)**
9. Premaxilar, exposición posterior en el paladar: ausente (0); presente (1) (Hopson y Barghusen, 1986: car. 6.8; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 27)
10. Premaxilar, proceso posterior (=proceso ascendente, =proceso dorsal), forma del extremo posterior: no bifurcado (0); bifurcado (1) (Kammerer et al., 2011: car. 153)
11. Palatino, plataforma ventral a narina interna: ausente (0), presente (1). (Hopson y Barghusen, 1986: car. 20.3 y 21.4; Kammerer et al., 2011: car. 28)
12. Rostro, forma del extremo anterior: redondeado (0); cuadrangular (1); con una invaginación central profunda, dándole una apariencia de “labio leporino” en vista anterior (2) (Maisch y Gebauer, 2005: car. 11; modificado por Cox y Angielczyk, 2015: car. 10).
13. Región preorbital, expansión **transversal** marcada: ausente (0); presente (1). (Maisch y Gebauer, 2005: car. 2; Kammerer et al., 2011: car. 30). **MODIFICADO en esta tesis**

NOTA: el estado presente de este carácter sólo está codificado en el clado de criptodóntidos Geiikidae, además de las especies de *Lystrosaurus*. La versión modificada por Kammerer et al. (2011) de este carácter sólo hacía mención a una vaga “expansión anterior marcada de la región preorbital”, la cual al no precisar la dirección de la expansión puede confundirse como un duplicado del car. continuo 1 (que hace referencia al largo relativo de la región preorbital). Por lo tanto, en esta tesis se remarca que la expansión es en dirección transversal, acorde a la formulación original de Maisch y Gebauer (2005).

14. Rostro, orientación respecto al eje mayor del cráneo: aproximadamente paralelo (0); fuertemente inclinado ventralmente (1). (Kammerer et al., 2011: car. 31)
15. Maxilar, altura de la porción del maxilar portadora de los caninos (=proceso caniniforme):

relativamente corta (0); extremadamente larga, al igual que el premaxilar, dando en conjunto un rostro alto (1); extremadamente larga, pero demarcada respecto al resto del rostro (2). (Kammerer et al., 2011: car. 156; modificado por Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 15)

16. Abertura orbitonasal, desarrollo relativo: amplia, rostro abierto a la parte posterior de cráneo (0); parcialmente cerrada por extension posteromedial del margen anterior de la órbita (1). (Angielczyk, 2001: car. 25; Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 25; Kammerer et al., 2011: car. 32). **MODIFICADO en esta tesis**
17. Espolón posterodorsal del septomaxilar: presente, separando ampliamente el nasal del maxilar (0); presente, pero no separa el maxilar y el nasal (i.e., sutura nasal-maxilar presente y bien definida en esta región) (1); ausente (2). (Modesto et al., 1999: car. 8; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 33). **ORDENADO en esta tesis**
18. Abertura nasal, muesca en borde dorsal: ausente (0); presente (1). (Kammerer et al., 2011: car. 34)
19. Rostro, superficie lateral, excavación postnarial: ausente (0); presente (1). (Vega-Dias et al, 2004: car. 8; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 35). **MODIFICADO en esta tesis, subdividido en este carácter y el car. 182 (ver más abajo)**
20. Maxilar, región dentígera, extensión en relación a la longitud ventral del hueso: corta, ocupando menos del 53 % (0); larga, ocupando 72% o más (1). (Modesto et al., 1999: car. 9; Kammerer et al., 2011: car. 36)
21. Premaxilar, superficie palatal, exposición en vista lateral: ausente (0); presente (1). (Kammerer et al., 2011: car. 37)
22. Maxilar, canino: presente (0); ausente (1). (Modesto et al., 2003: car. 6; Kammerer et al., 2011: car. 38). **MODIFICADO en esta tesis, subdividido en este carácter y el car. 183 (ver más abajo)**
23. Maxilar, dientes no-caniniformes: presentes (0); ausentes (1). (Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 4; Kammerer et al., 2011: car. 39). **MODIFICADO en esta tesis, subdividido en este carácter y el car. 184 (ver más abajo)**
24. Maxilar, área en forma de plataforma lateralmente a dientes no caniniformes: ausente (0); presente (1); inaplicable (-). (Angielczyk, 2001: car. 5; Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 5; Kammerer et al., 2011: car. 40)
25. Maxilar, dientes no-caniniformes, serraciones: ausentes (0); presentes (1). (Modesto et al., 1999: car. 3; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 41). **MODIFICADO en esta tesis, subdividido en este carácter y el car. 185 (ver más abajo)**
26. Sutura maxilar-prefrontal: presente (0), ausente (1). (Modesto et al., 2003: car. 10; Kammerer et al., 2011: car. 42)
27. Maxilar, proceso caniniforme: ausente (0); presente (1). (Angielczyk, 2001: car. 6; Angielczyk and Kurkin, 2003: car. 6; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 43)
28. Maxilar, depresión caniniforme (anterior a proceso caniniforme o colmillo): ausente (0); presente (1). (Angielczyk, 2001 y Angielczyk and Kurkin, 2003: cars. 6 y 14; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 44). **MODIFICADO en esta tesis, subdividido en este carácter y el car. 186 (ver más abajo)**

29. Maxilar, proceso caniniforme, refuerzo o *buttress* caniniforme distintivo: ausente (0); presente (1); presente con surco posteroventral (2). (Damiani et al., 2007: car. 25; Kammerer et al., 2011: car. 152). **ORDENADO en esta tesis**
30. Maxilar, borde palatal posterior al proceso caniniforme, extensión en forma de quilla: ausente (0); presente (1). (Angielczyk, 2001 y Angielczyk and Kurkin, 2003: car. 1; Kammerer et al., 2011: car. 45)
31. Maxilar, cresta postcaniniforme: ausente (0); presente (1). (Angielczyk, 2001 y Angielczyk and Kurkin, 2003: car. 28; Kammerer et al., 2011: car. 46)
32. Maxilar, borde ventral del proceso caniniforme o borde dorsal de porción erupcionada del colmillo, posición relativa (con pterigoides horizontales): anterior al margen anterior de la órbita, pero posterior al margen anterior de la narina (0); al mismo nivel o ligeramente posterior al margen anterior de la órbita (1); anterior al margen anterior de la narina (2). (Angielczyk and Kurkin, 2003: car. 44; Kammerer et al., 2011: car. 47; modificado por Liu, 2022: car. 55)
33. Nasales con una sutura mediana larga, separando premaxilar de frontales (0); con una sutura mediana corta, frontales y premaxilar estrechamente cercanos (1); sin una sutura mediana, frontales y premaxilar contactando (2). **ORDENADO**. (Vega-Dias et al., 2004: car. 4; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 155; Liu, 2022: car. 33 ; y Shi y Liu, 2023: car. 33)
34. Nasales, protuberancias (=bosses): ausentes (0); presentes (1). (Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 23; Kammerer et al., 2011: car. 48). **MODIFICADO en esta tesis, subdividido en este carácter y el car. 187 (ver más abajo)**
35. Sutura naso-frontal, forma: relativamente recta, interdigitada, o suavemente curvada (0); con un proceso anterior distintivo **en el frontal** (1); con un proceso posterior distintivo **en el nasal** (2). (Vega-Dias et al., 2004: car. 7; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 154)

NOTA: Renault (2000) mencionó la presencia de un proceso o *lingua* posteromedial de los nasales, proyectado posteriormente entre los frontales, identificado consistentemente en los ejemplares de *Kannemeyeria simocephalus* por este autor. En la formulación original de este carácter (Vega-Dias et al., 2004) esta condición no estaba contemplada, pero Kammerer et al. (2011) la incluyeron bajo el estado 2, al igual que las primeras versiones de esta base de datos.

Kammerer y Ordoñez (2021: inf. suplementaria) cambiaron la codificación de este carácter al estado 1. No obstante, en la misma publicación, estos autores mencionan la presencia de un “margen posterior convexo de los nasales en el techo craneano” (“*convex posterior margin of the nasals on the skull roof*”), incluyéndolo en la diagnosis revisada del género *Kannemeyeria*, y en las figuras del mismo trabajo reconstruyen el patrón sutural de *K. simocephalus* y *K. aganosteus* con un proceso posteromedial de los nasales acuñado entre los frontales (Kammerer y Ordoñez, 2021: figs. 5C y 9E,F). De acuerdo a los cambios en la matriz de Kammerer y Ordoñez (2021), sólo quedarían con el estado 2 unos tres géneros puntuales del Pérmico, esto es, *Myosaurus gracilis*, *Kawingasaurus fossilis* y *Counillonia superoculis*.

La examinación de los especímenes BP/1/1168 y BP/1/2092 de *K. simocephalus*, permite corroborar el esquema original de Renault (2000) y de la diagnosis del género de Kammerer y Ordoñez (2021). En base a esto se restituye a *K. simocephalus* al estado 2.

En el caso de *K. lophorhinus* y *K. aganosteus*, se les asigna provisoriamente un dato faltante (?) a cada uno. En el caso de *K. lophorhinus*, no ha sido posible acceder a imágenes del holotipo BP/1/3638, y en las fotos disponibles de GSN OM-313 no ha sido posible reconocer la sutura frontonasal. En el caso

de *K. aganosteus*, el holotipo PVL 3963 está muy dañado en la zona donde Kammerer y Ordoñez (2021) interpretan que estaría la sutura frontonasal.

36. Frontal-nasal, cresta transversal entre ambos elementos: ausente (0); presente (1). (Maisch, 2002: car. 18; Kammerer et al., 2011: car. 49; modificado por Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 36). **MODIFICADO en esta tesis, subdividido en este carácter y el car. 188 (ver más abajo)**
37. Lagrimal-septomaxilar, contacto: ausente (0); presente (1). (Vega-Dias et al., 2004: car. 9; Kammerer et al., 2011: car. 151)
38. Prefrontales, protuberancias (bosses): ausentes (0), presentes (1). (Kammerer et al., 2011: car. 50). **MODIFICADO en esta tesis, subdividido en este carácter y el car. 189 (ver más abajo)**
39. Borde circumorbitario elevado, a veces rugoso: ausente (0); presente (1). (Kammerer et al., 2011: car. 51)
40. Frontal, contribución al borde dorsal de la órbita: ancha (el frontal forma la mayor parte del borde orbitario) (0); delgada o ausente (si está presente, un proceso delgado del frontal se extiende lateralmente entre el prefrontal y el postorbital hasta alcanzar el margen orbitario) (1) (Kammerer et al., 2013: car. 38).
41. Postfrontal: presente (0); ausente (1). (Maisch, 2002: car. 8; Kammerer et al., 2011: car. 52)
42. Barra postorbitaria, engrosamientos y rugosidades: ausentes (0); presentes (1). (Maisch y Gebauer, 2005: car. 5; Kammerer et al., 2011: car. 53)
43. Barra postorbitaria, aplanamiento mediolateral y expansión anteroposteior en la mayor parte o la totalidad de su longitud: ausente (0); presente (1). (Kammerer et al., 2011: car. 143)
44. Techo craneano temporal, orientación en vista lateral: relativamente recto, sin un cambio abrupto de pendiente (0); inclinado dorsalmente, con un cambio abrupto de pendiente cerca de su extremo anterior (1). (Vega-Dias et al. 2004: car. 16; Kammerer et al., 2011: car. 54)
45. Parietal: ausente (0), presente (1). (Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 45; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 55; y Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 45). **MODIFICADO en esta tesis, subdividido en este carácter y el car. 190 (ver más abajo)**
46. Parietal, crestas laterales limitándolo: ausentes (0); presentes (1). (formulado por Kammerer et al., 2011, como un estado adicional para su carácter 55; desdoblado como un carácter independiente por Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 46)
47. Parietal, contribución al techo craneano: transversalmente tan ancho como largo (0); más largo anteroposteriormente que ancho (1); más corto anteroposteriormente que ancho (2). (Modesto y Rybczynski, 2000: car. 16; Kammerer et al., 2011: car. 56)
48. Parietal, proceso posterolateral: delgado y alargado (0); corto (1). (Modesto y Rybczynski, 2000: car. 17; Kammerer et al., 2011: car. 57)
49. Parietales, exposición sobre el techo craneano: bien expuestos y relativamente planos (0); expuestos en surco o canal en la línea media (1), exposición dorsal angosta y en forma de cresta (2). (Kammerer et al., 2011: car. 58; modificado por Kammerer et al., 2013: car. 46)
50. Postparietal, abultamientos ovalados sobresaliendo hacia afuera en el extremo posterior de la cresta

sagital: ausentes (0); presentes (1) (Kammerer et al., 2013: car. 47; modificado por Kammerer et al., 2019: car. 50).0

51. Postorbital, orientación de la porción temporal: relativamente plana, de modo que la mayor parte de la superficie externa del hueso apunta dorsalmente (0); cercana a vertical, de modo que la mayor parte de la superficie externa del hueso apunta lateralmente (1); bi-plana, con superficies dorsales y laterales de aproximadamente igual tamaño, que son casi perpendiculares entre sí (2). (Kammerer et al., 2011: car. 59)
52. Postorbital, extensión a lo largo de la barra intertemporal: total (0); parcial, de modo que la porción posterior de la barra está formada solo por los parietales (1); **extremadamente corta o ausente, de modo que toda la barra intertemporal está casi exclusivamente formada por el parietal (2)**. (Maisch, 2001: car. 1; Vega-Dias et al., 2004: car. 13; Kammerer et al., 2011: car. 146). **ORDENADO y MODIFICADO en esta tesis**

NOTA: se adicionó el estado 2 para reflejar la condición observada en *Chanaria platyceps*.

53. Postorbital-parietal, fosa en la superficie ventral de la barra intertemporal, formada por ambos elementos: grande (0), reducida (1), o ausente (2). (Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 53; Kammerer et al., 2011: car. 60). **ORDENADO en esta tesis**
54. Foramen pineal: presente (0); ausente (1). (formulado por Kammerer et al., 2011, como un estado adicional para su carácter 61; desdoblado como carácter independiente por Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 54)
55. Foramen pineal, ornamentación circumpineal: presente (0); ausente, foramen al mismo nivel que la superficie del cráneo (1). (Angielczyk, 2001: car. 26; modificado sucesivamente por Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 26; Kammerer et al., 2011: car. 61; Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 55). **MODIFICADO en esta tesis, subdividido en este carácter y el car. 191 (ver más abajo)**
56. Foramen pineal, orientación de apertura respecto al eje mayor de la barra intertemporal: perpendicular (0); anterior a perpendicular (1). (formulado por Kammerer et al., 2011, como un estado adicional para su carácter 61; desdoblado como carácter independiente por Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 56)
57. Interparietal, contribución a techo craneano intertemporal: ausente (0); pequeña contribución (1); gran contribución (2). (Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 48 y Maisch 2001:car. 2; Vega-Dias et al., 2004: 15 ; Kammerer et al., 2011: car. 62). **ORDENADO en esta tesis**
58. Escamoso, fosa lateral para el origen de la rama lateral del M. *adductor mandibulae externus*: ausente (0); presente y de pequeño tamaño (1); presente y de gran tamaño (2). **ORDENADO** (Angielczyk, 2001: car. 21; Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 21; Kammerer et al., 2011: car. 63; modificado por Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 58)
59. Escamoso, vista posterior, muesca dorsolateral distintiva debajo de arco zigomático: ausente (0); presente (1). (Angielczyk, 2001 y Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 32; Kammerer et al., 2011: car. 64)

NOTA: Angielczyk (2001) formuló el enunciado original de este carácter para dar cuenta de una morfología particular del escamoso en vista occipital, observada en varios dicinodontes. Según Angielczyk (2001): “*the lateral edge of the occipital portion of the squamosal ventral to the zygomatic portion bows laterally before curving medially to meet the zygomatic portion. This*

lateral convexity gives the lateral margin of the skull a distinctly notched appearance just below the zygomatic branch of the squamosal in posterior view” [el margen lateral de la porción occipital del escamoso, ventral a la porción zigomática, se arquea lateralmente antes de curvarse medialmente para encontrarse con la porción zigomática. Esta convexidad lateral da al margen lateral del cráneo una apariencia distintiva, en forma de muesca, justo por debajo de la rama zigomática del escamoso en vista posterior]

En otras palabras, se forma una muesca entre los procesos cuadrado y zigomático del escamoso en vista occipital.

La presencia de esta muesca o *notch* puede interpretarse en función de la morfología de la fosa para el *M. adductor mandibulae externus lateralis*, la cual está conformada por la superficie lateral de la rama zigomática del escamoso y la superficie anterior de la rama cuadrada de este hueso. La presencia de una muesca entre ambas ramas implica que esta fosa está expandida posterodorsalmente, y por ende está expuesta en vista occipital.

60. Escamoso, proceso posteroventral (=proceso cuadrado, =proceso descendente): corto, de modo que en vista posterior hay una exposición relativamente extensa del cuadrado y del cuadradoyugal, y el foramen cuadrado (si está presente) es visible (0); largo, de modo que en vista posterior casi todo el cuadrado y el cuadradoyugal están cubiertos por el escamoso, y el foramen cuadrado (si está presente) no es visible (1). (Modesto et al., 1999: car. 15; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 65)
61. Escamoso, proceso zigomático: sin bordes plegados (0); vuelta hacia afuera o hacia abajo (*Oudenodon*, *Odontocylops*, etc.) (1); plegada sobre sí misma (*Pelanomodon*, *Geikia*) (2). ORDENADO. (Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 51; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 66; desdoblado como un carácter independiente por Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 61)
62. Escamoso, proceso zigomático, expansión dorsoventral posterior a barra postorbital: (0) ausente; (1) presente. (Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 51; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 66; desdoblado como un carácter independiente por Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 62)
63. Escamoso, proceso zigomático: parasagitalmente profundo (0); angosto y en forma de varilla (1); expandido transversalmente (2). (Modesto et al., 1999: car. 12; Kammerer et al., 2011: car. 67)
64. Escamoso, proceso zigomático, cresta oblicua en la superficie lateral dándole una sección transversal triangular, y sobresaliendo sobre un surco débil: ausente (0) o presente (1). (Kammerer et al., 2011: car. 157)
65. Escamoso, proceso zigomático: con base estrecha y alineado con el cóndilo occipital (0); con base amplia y ensanchado posteriormente, más allá del cóndilo occipital (1) (Modesto et al., 2003: car. 15; Kammerer et al., 2011: car. 68)
66. Contacto escamoso-maxilar: ausente (0); presente (1). (Angielczyk, 2001 y Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 34; Kammerer et al., 2011: car. 69)
67. Contacto escamoso-supraoccipital: ausente, separados por el tabular (0); presente (1). (Modesto et al., 1999: car. 20; Kammerer et al., 2011: car. 70)
68. Yugal, protuberancia (*boss*) suborbital: ausente (0); presente (1) (Cox y Angielczyk, 2015: car. 62).

69. Cuadradoyugal, forma en porción distal: angosto y en forma de varilla (0); laminar (1). (Modesto et al., 1999: car. 17; Kammerer et al., 2011: car. 71)
70. Cuadrado, forma del lóbulo dorsal: con borde anterior redondeado y convexo, que se apoya contra la rama cuadrada del pterigoides (0); desarrollado en un proceso distintivo que se extiende anteriormente, a lo largo de la rama cuadrada del pterigoides, y tiene forma triangular a subtriangular (1). (Kammerer et al., 2011: car. 72)
71. Vómeres: separados (0); fusionados (1). (Angielczyk, 2001 y Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 11; Kammerer et al., 2011: car. 73)
72. Vómeres, lámina medioventral, área ovalada y expandida posteriormente a la union con el premaxilar: presente (0); ausente (1) (Angielczyk, 2001 y Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 12; Kammerer et al., 2011: car. 74)
73. Vómeres, lámina medioventral en vista ventral: relativamente ancha (0); más angosta y en forma de hoja (1). (Angielczyk, 2001 y Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 13; Kammerer et al., 2011: car. 75)
74. Vómeres, canal en lámina medioventral (i.e., superficie ventral cóncava ventralmente, con bordes elevados): presente (0); ausente (1). (Kammerer et al., 2011: car. 76)
75. Palatino, dentición: presente (0); ausente (1) (Modesto et al., 1999: car. 25; Kammerer et al., 2011: car. 77).
76. Palatino, textura ósea: principalmente lisa, sin evidencia de recubrimiento queratinizado (0); relativamente lisa, pero con un fino *pitting* y texturas que sugieren una cubierta queratinizada (1); rugosa y texturada (2) (Angielczyk, 2001: car. 22; Angielczyk y Kurkin, 2003, car. 22; Kammerer et al. 2011: car. 78; Cox y Angielczyk, 2015: car. 70; diferenciado como un carácter separado por Angielczyk y Kammerer, 2017: car. 76 y Angielczyk et al., 2017: car. 76).

NOTA: Originalmente, Angielczyk (2001) codificó a los caracteres 76 y 77 de dicha contribución como un único atributo, aunque Angielczyk y Kammerer (2017) y Angielczyk et al. (2017) lo desdoblaron en dos entidades separadas. En la codificación original, Angielczyk (2001) recuperó la condición presente en la mayor parte de los Dicynodontia y algunos Anomodontia no-dicynodontes, en los que la superficie ventral del palatino presenta una serie de *pits*, interpretados como forámenes nutritivos que indican recubrimiento queratinizado. De acuerdo con Angielczyk (2001) estos *pits* son diferenciables de alvéolos para denticulos palatinos debido a su pequeño tamaño, y su intersección con la superficie del hueso en ángulo bajo. En adición a la presencia de *pitting*, Angielczyk (2001) también destacó la presencia de zonas con rugosidades marcadas en los Bidentalia: en los Cryptodontia (por ej., *Rhachiocaphalus*, *Oudenodon*) las mismas se concentrarían en el sector posterior elevado del palatino (ver carácter 77, estado 2 más abajo). En los Dicynodontioidea, las rugosidades son menos marcadas que en los criptodóntidos y distribuidas uniformemente en toda la superficie ventral del palatino.

77. Palatino, posición: elevado, presencia de protuberancia (*boss*) central palatina (0); totalidad del palatino al mismo nivel que los elementos palatinos circundantes (1); sección posterior elevada, con sección anterior al mismo nivel que el paladar secundario (2) (Angielczyk, 2001: car. 22; Angielczyk y Kurkin, 2003, car. 22; Kammerer et al. 2011: car. 78; Cox y Angielczyk, 2015: car. 70; diferenciado como un carácter separado por Angielczyk y Kammerer, 2017: car. 76 y Angielczyk et al., 2017: car. 76).

NOTA: Ver comentario de carácter 76. Al formular el carácter, Angielczyk (2001) caracterizó al estado 1 como típico de dicynodontoideos y al estado 2 como típico de los criptodóntidos.

78. Palatino, fosas pares en su superficie ventral: ausentes (0); presentes (1) (Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 78).

79. Palatino, sector más ancho: aproximadamente en el punto medio de su longitud (0); posteriormente (1); ancho relativamente constante para toda su longitud (2); anteriormente, formando un *pad* palatino (3). ORDENADO (Rybczynski, 2000: car. 23; Angielczyk, 2004: car. 30; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 79)

80. Palatino, foramen en la superficie palatal: ausente (0); presente (1) (Angielczyk, 2001 y Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 24; Kammerer et al., 2011: car. 80).

NOTA: La mayor parte de los Anomodontia carecen de un foramen palatino (estado 0), a excepción de algunos dicinodontes basales, en su mayoría emydopoideos (Angielczyk, 2001; Angielczyk y Kurkin, 2003; Angielczyk y Kammerer, 2017). Según Angielczyk, (2001) es posible diferenciarlo de los forámenes nutritivos típicos de varios dicinodontes (relacionados con el carácter 76.1, ver más arriba) en que estos últimos son más pequeños y no atraviesan completamente al palatino.

81. Palatino, foramen palatal lateral: ausente (0), presente (1). (Angielczyk, 2001: car. 35; Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 35; Kammerer et al., 2011: car. 81). **MODIFICADO en esta tesis, subdividido en este carácter y el car. 192 (ver más abajo)**

NOTA: Al formular este carácter, Angielczyk, (2001) definió al foramen palatal lateral (*lateral palatal foramen*) como un foramen de pequeño tamaño, ubicado entre el palatino y el proceso o rama anterior del pterigoides. Este foramen está presente en casi todos los dicinodontes, y Angielczyk, (2001) reconoció dos ubicaciones alternativas para el mismo: al mismo nivel que el sector anterior y expandido del palatino, en contacto con el maxilar o premaxilar (que corresponde al estado 1); y en una ubicación posterior y dorsal al sector expandido del palatino, en la pared dorsolateral de la coana (que corresponde al estado 2). En las bases de datos previas, el estado 1 está codificado en la gran mayoría de los dicinodontes, a excepción de *Pristerodon*, y los endothiodóntidos, que presentan el estado 2. Sin embargo, una excepción notable es el stahleckeriino *Ufudocyclops mukanelai* (codificado como 2) y *Dinodontosaurus tener* (codificado como 0). *Dinodontosaurus brevirostris* es codificado en este trabajo de tesis como dudoso (“?”). Es interesante notar que Angielczyk (2001) sugirió que el foramen palatal lateral podría ser susceptible a la deformación, y que una “mínima compresión lateral” podría afectar la preservación de esta estructura.

82. Contacto palatino-premaxilar: ausente (0); presente (1). (Angielczyk, 2001 y Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 27; Kammerer et al., 2011: car. 82)

83. Fosa labial rodeada por maxilar, yugal y palatino: ausente (0); presente (1). (Angielczyk, 2001: car. 19; Angielczyk y Kurkin 2003: car. 19; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 163)

84. Ectopterigoides: presente (0); ausente (1). (Modesto et al., 1999: car. 24; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 83). **MODIFICADO en esta tesis, subdividido en este carácter y el car. 193 (ver más abajo)**

85. Ectopterigoides, dentición: ausente (0); presente (1) (Kammerer et al., 2013: car. 76).

NOTA: Kammerer et al. (2013) formularon este carácter para reflejar la condición presente en los anomodontes basales *Anomocephalus* and *Tiarajudens*.

- 86. Pterigoides: contactan anteriormente (0); separados por los vómeres (1). (Modesto et al., 1999: car. 29; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 84)
- 87. Pterigoides, ala transversal: proyectada lateralmente, libre de la rama posterior (0); proyectada lateralmente, limitada por la rama posterior (1); no proyectada lateralmente (2). (Modesto et al., 2003: car. 31; Rybczynski, 2000: car. 27; modificado por Kammerer et al., 2011, car. 85).
- 88. Pterigoides, quilla pterigoidea anterior (*anterior pterygoid keel*): ausente (0); presente (1) (Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 88).
- 89. Pterigoides, quilla pterigoidea anterior (*anterior pterygoid keel*), extensión a lo largo de la rama anterior del pterigoides: en la mayor parte de su longitud (0); restringida al extremo anterior (1); inaplicable (-) (Angielczyk y Kammerer, 2017: car. 89; Angielczyk et al., 2017: car. 89).
- 90. Contacto pterigoides-maxilar: ausente (0); presente (1) (Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 46; Kammerer et al 2011, car. 86.)
- 91. Pterigoides, ramas pterigoideas anteriores, crestas ventrales convergentes en su porción posterior: ausente (0); presente (1).
- 92. Pterigoides, lámina mediana, superficie ventral: deprimida (0); lisa y plana (1); con una cresta mediana delgada (2); con una cresta mediana ancha y en forma de protuberancia (*boss*) (3); con un abultamiento (*swelling*) mediano, bajo y rugoso (4); con una proyección ventral cónica (5); con delgadas crestas pareadas que son contiguas con los bordes de la vacuidad interpterigoidea (6) (Angielczyk and Kurkin, 2003: car. 43; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 87; Angielczyk y Kammerer, 2017: car. 92; y Angielczyk et al., 2017: car. 92)

NOTA: Tal como lo plantearon Angielczyk y Kurkin (2003) en la formulación original de este carácter, la lámina mediana del pterigoides en los anomodontes no-dicynodontes rodea por completo a la vacuidad interpterigoidea, y se ubica dorsalmente a las ramas cuadradas de los pterigoides, por lo que en vista ventral tiene un aspecto “deprimido” en relación a las ramas posteriores de este hueso (estado 0).

En los dicynodontes, por su parte, la lámina mediana es continua con la rama cuadrada, y Angielczyk y Kurkin (2003) reconocieron 3 estados adicionales: con una cresta “prominente, gruesa y con forma de protuberancia (*boss*)” (estado 3), que asoció a los géneros *Eodicynodon* y a *Endothiodon*, pero que luego fue reconocido en una amplia gama de taxones Pérmicos como *Colobodectes cluveri*, *Lanthanostegus mohoi*, el pylaecephalido *Eosimops newtoni*, los cistecefálicos *Kembawacela kitchingi* y *Saurosaptor tharavati*, el criptodóntido *Kitchinganomodon crassus* y *Kunpania scopulosa* (Maisch, 2002; Modesto et al., 2002; Angielczyk y Rubidge, 2009; Angielczyk y Rubidge, 2013; Kammerer et al., 2016; Angielczyk et al., 2019; Rubidge et al., 2021; Araújo et al., 2022); con una cresta más delgada y en forma de hoja (*blade-like*) (estado 2) que asignó a la gran mayoría de los restantes dicynodontes; y otros en los cuales esta cresta está ausente, siendo la superficie ventral del pterigoides lisa (estado 1), condición que reconoció en *Elph* y en *Kannemeyeria*. En la versión actual de la base de datos de Kammerer y Ordoñez (2011), el estado 1 es reconocido también en el cistecefálico *Kawingasaurus fossilis*, y dentro de Dicynodontoidea se reconoce en el género basal

Daptocephalus (lo que permite diferenciarlo del género *Dicynodon*; Kammerer, 2019) y está ampliamente difundido en Kannemeyeriiformes además de *Kannemeyeria* (otros kannemeyeriidos como *Parakannemeyeria* y *Rabidosaurus cristatus*, *Dinodontosaurus*, y stahleckeriinos con la excepción de *Ischigualastia jenseni*). La cresta mediana del pterigoides representada por los estados 2 y 3 es denominada por algunos autores como *cresta oesophagea* (por ej., Angielczyk y Rubidge, 2013; Kammerer, 2019). Angielczyk y Rubidge (2013) hipotetizaron que la *cresta oesophagea* podría haber estado asociada con la inserción del *M. pterygoideus posterior*, y que los estados 3 al 1 representarían una progresiva reducción del tamaño de este músculo. Asimismo, se ha sugerido una posible variación ontogenética en el desarrollo de esta cresta, al menos en la especie *Dicynodon lacerticeps*, que está presente en los ejemplares de mayor tamaño pero no en los más pequeños (Kammerer, 2019).

Kammerer et al. (2011) agregaron más estados para dar cuenta de algunas variaciones dentro de Dicynodontoides: el estado 4, asociado a la cresta poco pronunciada de algunas especies de *Lystrosaurus* (ya comentada por Angielczyk y Kurkin, 2003), y el estado 5 para capturar la condición puntual de los stahleckeriidos *Placerias hesternus* e *Ischigualastia jenseni*.

Finalmente, Angielczyk y Kammerer (2017) y Angielczyk et al. (2017) adicionaron el estado 6 para reflejar la condición en *Dolichuranus primaevus*.

93. Pterigoides, dentición: presente (0); ausente (1). (Modesto et al., 1999: car. 26; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 88; y Kammerer et al., 2013: car. 82 [incorporando car. 75 de Cisneros et al., 2011]). **MODIFICADO en esta tesis, subdividido en este carácter y el car. 194 (ver más abajo)**
94. Vacuidad interpterigoidea, posición de su margen posterior con respecto a la lámina mediana del pterigoides: dorsal a la misma (0); extendido ventralmente, de modo que está al mismo nivel que la lámina mediana (1). (Kammerer et al., 2011: car. 89)
95. Periótico, desarrollo de pila antótica (proceso en forma de varilla en margen anterior del hueso) y correspondiente muesca del trigémino (V) por detrás: bien pronunciada, muesca del trigémino profunda (0); poco desarrollada, muesca del trigémino es una cavidad horizontal en el borde anterior del hueso (1). (Surkov y Benton 2004: car. 12; Kammerer et al., 2011: car. 90). **Reformulado en esta tesis, en base a la definición original de Surkov y Benton (2004).**
96. Contacto periótico-parietal: ausente (0); presente (1). (Surkov y Benton 2004: car. 15; Kammerer et al., 2011: car. 91)
97. Parabasiesfenoides: excluido de vacuidad interpterigoidea (0); alcanza vacuidad interpterigoidea (1). (Modesto et al., 1999: car. 32; Kammerer et al., 2011: car. 92)
98. Túbera basal (=túbera fenestra ovalis, =túbera basiesfenoides-basioccipital, =túbera basioccipital), contribución del parabasiesfenoides a la misma: inclina anterodorsalmente en ángulo bajo, formando crestas alargadas en el basicráneo con altura similar las túberas en la mayor parte de su longitud (0); inclina anterodorsalmente en un ángulo más pronunciado, de modo que la contribución del parabasiesfenoides sigue siendo algo similar a una cresta, pero la porción de esta cresta en la superficie anterior de la túbera está orientada más verticalmente (1); casi vertical, formando crestas muy débiles (si es que hay alguna) (2). (Angielczyk y Rubidge, 2013: car. 77)

NOTA: En las túberas basales de dicinodontes basales (por ej, Pylaecephalidae) el parabasisfenoides y el basioccipital tienen suelen tener contribuciones equivalentes en la *fenestra ovalis* y faceta estapedial, por lo que algunos autores emplean el término “túbera basiesfenoides-basioccipital” (Angielczyk y Rubidge, 2013). La porción correspondiente al parabasisfenoides se inclina anterodorsalmente, formando un par de crestas alargadas que pueden disponerse en ángulo bajo (estado 0; por ej. *Eosimops newtoni*; Angielczyk y Rubidge, 2013) o alto (estado 1; por ej. la mayoría de los Cryptodontia y algunos Dicynodontoides Pérmicos como *Daptocephalus*, *Turfanodon* y *Jimusaria*). Finalmente, en los Kannemeyeriiformes y Lystrosauridae la contribución del parabasisfenoides está verticalizada, y las crestas están reducidas o ausentes (estado 2).

- 99.** Túbera basal (=túbera *fenestra ovalis*, =túbera basiesfenoides-basioccipital, =túbera basioccipital), faceta estapedial: expuesta lateralmente (0); expuesta ventrolateralmente (1); expuesta ventrolateralmente y abre distalmente (2) (Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 42; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 94)

NOTA: Angielczyk y Kurkin (2003) formularon originalmente este carácter para dar cuenta de dos morfologías de la faceta estapedial de la túbera basal para articulación del estribo: una típica de los anomodontes no-dicinodontes y dicinodontes tempranos, en donde la faceta estapedial se ubica en la superficie lateral de la túbera basal, orientada hacia los lados (estado 0); y otra típica de los teroquelonios (emydopoideos, criptodóntidos, y dicynodontoides), en los cuales la faceta estapedial está orientada ventrolateralmente (estado 1). A su vez, Angielczyk y Kurkin (2003) reconocieron dos variantes en esta última morfología: por un lado, una faceta directamente orientada ventrolateralmente, es decir, con una superficie inclinada en una dirección dorsolateral-ventromedial (Angielczyk y Kurkin mencionan en forma confusa una superficie “inclinada ventrolateralmente”), típico de emydopoideos; y por otro lado, una faceta que en su sector dorsal tiene una orientación vertical (es decir, mirando hacia los laterales) pero distalmente tiene una orientación marcadamente ventrolateral, típico de bidentalios (criptodóntidos y dicynodontoides). Kammerer et al. (2011) incorporaron estas variantes como los estados 1 y 2, respectivamente.

- 100.** Parabasisfenoides, exposición de carótidas internas cerca de lámina mediana de pterigoides: dirigida lateralmente (0); dirigida medialmente (1). (Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 100)
- 101.** Túberas basales, forma: bifurcadas y dirigidas posteriormente (0); dirigidas lateralmente, anteroposteriormente alargadas, y con bordes relativamente estrechos (1); fuertemente redondeadas, de manera que los extremos anterior y posterior de las túberas se curvan uno hacia el otro, casi cerrando la faceta estapedial (túberas infladas) (2); alargadas, casi cuadrangulares, y extremadamente cercanas entre sí (3). (Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 101)
- 102.** Túbera basal, margen de la *fenestra ovalis*, contribución relativa de parabasisfenoides y basioccipital: predominantemente parabasisfenoides, poca o nula contribución del basioccipital (0); porciones aproximadamente equivalentes del parabasisfenoides y basioccipital (1); predominantemente basioccipital, poca o nula contribución del parabasisfenoides (2). (Angielczyk, 2007: car. 54; Kammerer et al., 2011: car. 95)
- 103.** Basioccipital, cresta intertuberal: ausente (0); presente (1). (Angielczyk y Kurkin, 2003: car.

49; Kammerer et al., 2011 : car. 96)

104. Epipterigoides, proceso dorsal en el extremo anterior de su base: ausente (0); presente (1). (Angielczyk y Rubidge, 2010: car. 73; Kammerer et al., 2011: car. 97)
105. Estribo, foramen estapedial: presente (0); ausente (1). (Angielczyk, 2001: car. 29; Angielczyk and Kurkin, 2003: car. 29; Kammerer et al., 2011: car. 98)
106. Estribo, proceso dorsal: presente (0); ausente (1). (Fröbisch, 2007: car. 72; Kammerer et al., 2011: car. 99)
107. Contacto tabular-opistótico: presente (0); ausente, ambos elementos separados por el escamoso (1). (Modesto et al., 1999: car. 21; Kammerer et al., 2011: car. 100)
108. Periótico, porción proótica, proceso alar rectangular formando una lámina elevada por encima de la superficie de la pared de la fenestra temporal, en frente de la fosa: ausente (0); presente (1). (Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 108)
109. Cóndilo occipital, contribuciones de exoccipitales y basioccipital: diferenciadas (0); co-ossificadas en una misma unidad (1). (Kammerer et al., 2011: car. 101)
110. Cóndilo occipital, forma en vista posterior: redondeado a subesférico (0); claramente trirradiado (1). (Kammerer et al., 2011: car. 144)
111. Cóndilo occipital, depresión o fosa circular en el centro, entre los exoccipitales y el basioccipital: presente (0); ausente (1). (Kammerer et al., 2011: car. 147)
112. Periótico, porción opistótica, borde lateral del proceso paroccipital extendido en un proceso agudo y dirigido posteriormente, que está distintivamente desplazado de la superficie de la placa occipital (=proceso timpánico *sensu* Cox, 1959): ausente (0) presente (1). (Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 112)
113. Fosa flocular: presente (0); ausente (1). (Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 41; Kammerer et al., 2011 : car. 102)
114. Fenestra mandibular: ausente (0); presente (1); presente pero ocluida por una delgada lámina del dentario (2). (Modesto et al., 1999: car. 36; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 103). **ORDENADO en esta tesis**
115. Rama mandibular, vista dorsal: recta, sin un curvamiento lateral marcado (0); fuerte curvatura lateral, posteriormente a la sínfisis (1). (Kammerer et al., 2011: car. 104)
116. Dentarios, sínfisis: suturados (0); fusionados (1). (Modesto et al., 1999: car. 33; Kammerer et al., 2011: car. 105)
117. Dentario, dientes: presentes (0); ausentes (1). (Angielczyk, 2001 y Angielczyk and Kurkin, 2003: car. 10; Kammerer et al., 2011: car. 106). **MODIFICADO en esta tesis, subdividido en este carácter y el car. 195 (ver más abajo)**
118. Dentario, dientes, serraciones: presentes, (0); ausentes (1). (Modesto et al., 1999: car. 3; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 107). **MODIFICADO en esta tesis, subdividido en este carácter y el car. 196 (ver más abajo)**
119. Dentario, dientes, cíngulo denticulado: ausente (0); presente (1). (Modesto et al., 1999: car. 4;

modificado por Kammerer et al., 2011: car. 108)

120. Dentario, diente más anterior: no diferenciado del resto de hilera dentaria (0); masivamente agrandado e incisiforme (1). (Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 120)
121. Dentario, forma de la sínfisis mandibular: termina en una plataforma dorsal con los incisivos y canino, elevada por encima del nivel de la rama dentaria posterior (0); suavemente redondeada, y al mismo nivel que el resto de la rama dentaria (en vista lateral) (1); con un pico dirigido hacia arriba, elevado por encima del nivel de la superficie dorsal de la rama mandibular, y tiene una depresión excavada en su superficie posterior (2); terminando en un pico afilado y puntiagudo (3); pico en forma de pala, con un borde redondeado o cuadrangular, y una depresión leve en su superficie posterior (4). (Angielczyk, 2001 y Angielczyk and Kurkin, 2003: car. 121; Kammerer et al., 2011: car. 109)
122. Dentario, cresta curva siguiendo el perfil de la sínfisis, en el borde entre las superficies anterior y lateral del hueso: ausente (0); presente (1). (Kammerer et al., 2011: car. 142)
123. Dentario, superficie ventral de rama anterior, protuberancia o *boss*: ausente (0); presente (1). (Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 123)
124. Dentario, tabla dentaria: ausente (0); presente (1). (Angielczyk y Rubidge, 2013: car. 15; Kammerer et al., 2011: car. 110)
125. Dentario, sulco posterior del dentario: ausente (0); presente pero no sobrepasa los dientes del dentario (si están presentes) (1); presente y sobrepasa los dientes del dentario (si están presentes), pero es relativamente ancho y poco profundo (2); presente y sobrepasa los dientes del dentario (si están presentes), y es más angosto y profundo (3). (Angielczyk y Rubidge, 2013: car. 16; Kammerer et al., 2011: car. 111). **ORDENADO en esta tesis**
126. Dentario, sulco posterior del dentario, borde medial formando una hoja cortante alta y dorsalmente convexa: ausente (0); presente (1); inaplicable (-). (Angielczyk y Rubidge, 2013: car. 78; Kammerer et al., 2013: car. 86). **MODIFICADO en esta tesis, subdividido en este carácter y el car. 177 (ver más abajo)**

NOTA: El carácter discreto 78 de Angielczyk y Rubidge (2013) fue formulado para registrar una condición particular presente en los Pylaecephalidae (i.e., *Diictodon*, *Eosimops*, *Prosiactodon*, y *Robertia*), esto es, la presencia de una hoja medial cortante en la superficie dorsal del dentario. La definición original del mismo es genérica, haciendo referencia sólo a la presencia o ausencia de esta estructura: “*tall, dorsally convex cutting blade on the medial edge of the dorsal surface of the dentary*” [hoja cortante alta y dorsalmente convexa en el borde medial de la superficie dorsal del dentario]. Sin embargo, Angielczyk y Rubidge (2013) explicitaron que esta estructura está asociada al sulco posterior del dentario, cuya cresta medial es la que se desarrolla verticalmente para formar la hoja cortante. En los sucesivos análisis filogenéticos, la presencia de esta estructura fue recuperada consistentemente como sinapomorfia de Pylaecephalidae. Liu (2022) también identificó una hoja cortante medial dentro de Kannemeyeriiformes, específicamente en el kannemeyeriido *Shaanbeikannemeyeria xilogouensis*, considerándola una característica diagnóstica y codificando a este carácter como “presente” para este taxón. De este modo, dejó implícita la interpretación de que la cresta medial en Kannemeyeriiformes sería homóloga a la de los pylaecefálicos.

En la presente tesis, al igual que en una publicación preliminar previa desprendida de la misma (Escobar et al., 2023), también se reconoce una hoja medial en la superficie dorsal de los dentarios de los ejemplares de la Formación Chañares PULR-V 03, PULR-V 144 y CRILAR-Pv 94. Escobar et al., (2023) refirieron todos estos ejemplares a *D. brevirostris* pero, bajo el marco taxonómico de esta tesis, son reasignados a *Chanaria platyceps* (CRILAR-Pv 94), cf. *C. platyceps* (PULR-V 03) y un gen. et sp. indet (PULR-V 144) por lo que la condición en *D. brevirostris*, al igual que sucede con todos los caracteres mandibulares, se torna un dato faltante (ver cambios en codificaciones más abajo y la sección “Paleontología Sistemática” para más detalles).

Asimismo, Escobar et al. (2023) cuestionaron las homologías de la hoja medial del dentario en pylaecefálicos y Kannemeyeriiformes. A continuación, se reiteran y amplían los argumentos esgrimidos en esa publicación:

En los ejemplares de estudio de la Formación Chañares (PULR-V 03, PULR-V 144 y CRILAR-Pv 94), la hoja medial del dentario está localizada en una posición más anterior, a la altura de la sínfisis, mientras que en los pylaecefálicos se ubica en una posición más posterior, asociada a la rama del dentario (ver Fig. A). En este sector anterior, el margen labial está ensanchado y con un surco longitudinal, una descripción que se ajusta a la definición de tabla dentaria provista por Angielczyk y Rubidge (2023); la hoja del dentario se forma por el mayor desarrollo vertical del borde medial de dicho surco (ver descripción de *C. platyceps*; sección “Paleontología Sistemática”). El criterio para diferenciar en el margen labial los sectores correspondientes a la tabla dentaria y al sulco posterior del dentario es consistente con los patrones descritos en otros Bidentalia no-kannemeyeriiformes (i.e., *Tropidostoma* y *Lystrosaurus*) por Angielczyk y Rubidge (2013: fig. 11 L, M).

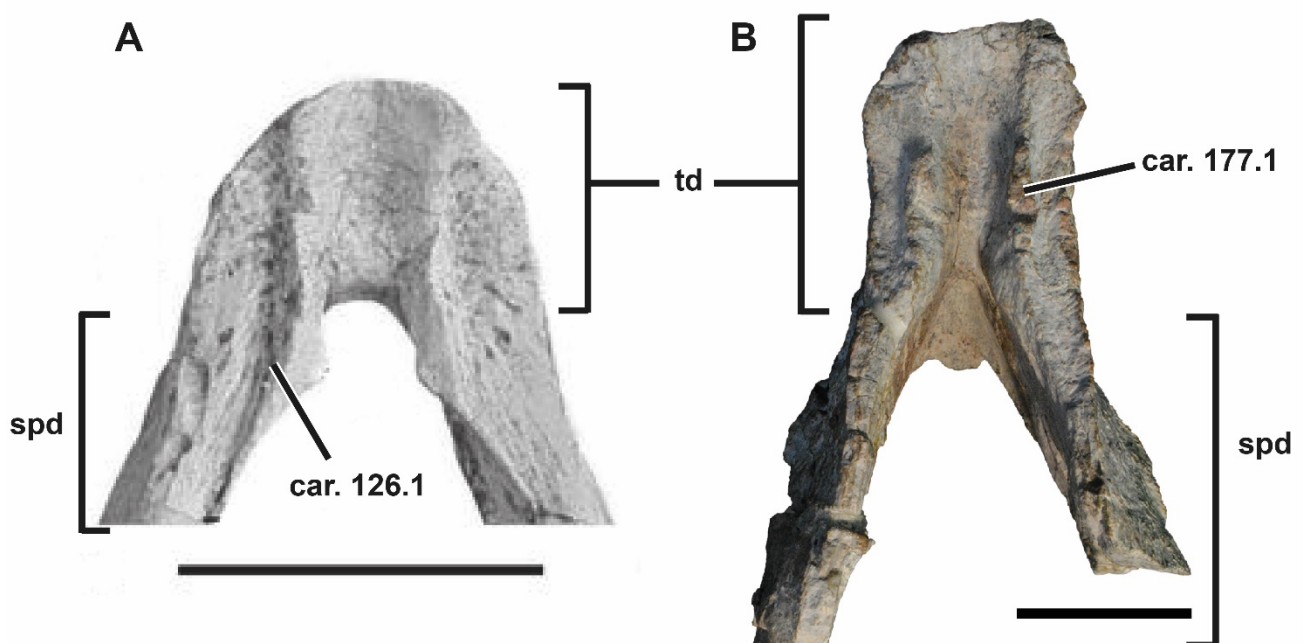


Fig. A. Comparación de la superficie dorsal de la sínfisis dentaria en (A) Pylaecephalidae (*Diictodon feliceps*, SAM-PK-10078) y (B) Kannemeyeriiformes (*Chanaria platyceps*, CRILAR-Pv 94), diferenciando la hoja cortante medial formada por el sulco medio del dentario (car. 126.1) y por la tabla dentaria (car. 177.1). **Abreviaturas:** **spd**, sulco posterior del dentario; **td**, tabla dentaria. Las escalas equivalen a 2 cm (A) y 5 cm (B).

Trasladando esta interpretación a otros Kannemeyeriiformes, es probable que esta condición esté más ampliamente distribuida en este clado que lo previamente asumido. Considerando la localización de la hoja medial del dentario en *S. xilogouensis* (ver Liu, 2022: figs. 5A, B), es posible que al menos parte de ella también estuviera formada por la tabla dentaria. Otros Kannemeyeriiformes, como *Angoniasaurus cruickshanki* (NHMUK PV R9732) e incluso un ejemplar histórico de *Dinodontosaurus tener* (MCZ-VPRA 1687), también tienen un desarrollo vertical marcado en el borde medial de la tabla dentaria. Indicios adicionales de una condición similar se han observado en al menos un ejemplar de *Ischigualastia jenseni* (MACN-Pv 19756) y se ha sugerido para *Kannemeyeria simocephalus* (Renaut, 2000). En el caso de *A. cruickshanki*, la cresta es muy prominente e incluso se la ha considerado como un rasgo diagnóstico (Hancox et al., 2013).

Una hoja medial formada por la tabla dentaria, en lugar del sulco posterior de dentario, aparta a los Kannemeyeriiformes del patrón típico de los pylaecefálicos. La falta de correspondencia topográfica entre las "láminas dentarias mediales" de ambos grupos es congruente con las relaciones filogenéticas distantes entre ambos clados e indica que ambas estructuras no son homólogas sino producto de evolución paralela.

127. Dentario, repisa lateral del dentario: ausente (0); presente pero relativamente pequeña (1); presente y bien desarrollada (2). (Fröbisch y Reisz 2008: car. 82; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 113). **ORDENADO en esta tesis**
128. Dentario, repisa lateral del dentario, borde anterodorsal: relativamente plano (0); con un surco (1); desarrollado en un abultamiento redondeado (2). (Kammerer et al., 2011: car. 114)
129. Dentario, repisa lateral del dentario: relativamente gruesa, con superficies dorsal y ventral diferenciadas, por encima de la fenestra mandibular (0); lámina delgada, dirigida ventrolateralmente, que forma el margen dorsal de la fenestra mandibular (1). (Kammerer et al., 2011: car. 148)
130. Sínfisis esplenial: no fusionada (0); fusionada (1). (Sidor, 2001: car. 26 ; Kammerer et al., 2011: car. 115)
131. Esplenial, vista ventral, proceso anterior contribuyendo a la sínfisis mandibular: presente (0); ausente (1). (Kammerer et al., 2011: car. 116)
132. Angular, contribución expuesta a la sínfisis mandibular: ausente (0); presente (1). (Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 132)
133. Coronoides: presente (0); ausente (1). (Modesto et al., 1999: car. 38; Kammerer et al., 2011: car. 117)
134. Angular, surco anterolateral para articulación del proceso posterior ventral (= lámina ventral) del dentario: ausente (0); presente (1). (Kammerer et al., 2011: car. 118)
135. Angular, lámina replegada, forma: grande, redondeada, sin ornamentación (0); con crestas

perpendiculares (1); con crestas reticuladas (2); trirradiada, con una morfología distintiva surco-cresta-surco, dispuesta dorsoventralmente a lo largo de la lámina (3); pequeña, tabular (i.e., más alargada que redondeada), sin ornamentación (4); grande, redondeada, pero con sólo un surco central bisectando la lámina (5). (Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 135).

NOTA: el estado 0 caracteriza a *Dinocephalia*, *Biarmosuchus*, *Biseridens*, *Stahleckeriidae*; el estado 1 es típico de *Gorgonopsia*; el estado 2 caracteriza a *Therocephalia*; el estado 3 caracteriza a anomodontes basales (por ej., *Patranomodon*, *Eodicynodon*, *Pristerodon*, *Eosimops*, *Brachyprosopus*, *Diictodon*, cistecefálicos); el estado 4 caracteriza a *Endothiodon* y a los criptodóntidos; el estado 5 caracteriza a varios dicynodontoideos (por ej., *Dicynodon*, *Jimusaria*, *Lystrosaurus*, *Tetragonias*, *Kannemeyeria*) (ver por ej., Liu et al., 2010; Olroyd y Sidor, 2022).

- 136.** Angular, lámina replegada: estrechamente cercana o contactando con el articular (=gap angular muy reducido o ausente) (0); ampliamente separada del articular (=gap angular muy extenso) (1). (Maisch, 2001: car. 28; Kammerer et al., 2011: car. 158). **MODIFICADO en esta tesis**
- 137.** Prearticular, exposición lateral posterior: presente (0) o ausente (1). (Modesto et al., 1999: car. 39; Kammerer et al., 2011: car. 119)
- 138.** Articular: diferenciado (0); fusionado al menos parcialmente al prearticular (1). (Sidor, 2003: car. 48; Kammerer et al., 2011: car. 120)
- 139.** Lámina vertical del surangular: presente y lateral al articular (0) o ausente (1). (Modesto et al., 1999: car. 37; Kammerer et al., 2011: car. 121)
- 140.** Articulación cráneo-mandibular: permite estrictamente un movimiento ortal (0); permite movimiento parasagital, con superficies articulares del cuadrado y articular aproximadamente iguales (1); permite movimientos parasagitales, con superficies articulares del hueso articular más grandes que las del cuadrado (2). (Rybczynski, 2000: car. 37; Angielczyk, 2004: car. 41; Kammerer et al., 2011: car. 122 ; modificado por Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 140) **ORDENADO**
- 141.** Dentario, diente caniniforme agrandado: presente (0); ausente (1). (Kammerer et al., 2011: car. 123)
- 142.** Número de vértebras sacras: tres (0); cuatro (1); cinco (2); seis o más (3) (Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 36; Kammerer et al., 2011: car. 124; modificado por Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 124)

NOTA: El estado 3 de este carácter, tal como fue formulado originalmente por Angielczyk y Kurkin (2003), sólo hacía referencia a la presencia de 6 vértebras sacras. Angielczyk y Kammerer (2017) y Angielczyk et al., (2017) lo modificaron a “6 o más” vértebras para dar cuenta de la condición extrema en algunos stahleckeriinos, como *Sangusaurus parringtonii* y *Stahleckeria potens* (Angielczyk et al., 2017; von Huene, 1935)

- 143.** Esternón, número de protuberancias o *bosses*: dos (0); cuatro (1). (Vega-Dias et al., 2004: car. 32; Kammerer et al., 2011: car. 161)
- 144.** Cleitro: ausente (0); presente (1) (Angielczyk, 2001 y Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 39;

Kammerer et al., 2011: car. 125)

145. Escápula, borde anterior extendido lateralmente, formando una cresta pronunciada: ausente (0); presente (1). (Vega-Dias et al., 2004: car. 28; Kammerer et al., 2011: car. 159)
146. Escápula, superficie posterior, origen de *M. triceps*: relativamente bajo (0); desarrollado en una proyección posterior prominente (1). (Vega-Dias et al., 2004: car. 26; Kammerer et al., 2011: car. 160)
147. Escápula, proceso acromial: ausente o muy pequeño (0); presente y bien desarrollado (1). (Sidor y Hopson, 1998: car. 134; Vega-Dias et al., 2004: car. 27; modificados por Kammerer et al., 2011: car. 126).
148. Foramen o muesca precoracoidea, conformación en vista lateral: formado enteramente por el precoracoides (0); formado tanto por el precoracoides como por la escápula (1) (Angielczyk, 2007: car. 66; Kammerer et al., 2011: car. 127).
149. Precoracoides, participación en la fosa glenoidea: ausente (0); presente (1) (Angielczyk, 2007: car. 67; Kammerer et al., 2011: car. 128).
150. Húmero, superficie articular proximal: formada por un área ligeramente convexa en la superficie proximal del hueso, sin mucha expansión sobre la superficie dorsal (0); algo expandida, con cierta ocupación sobre la superficie dorsal (1); fuertemente desarrollada, y desplazada del resto del húmero por un cuello débil (2) (Angielczyk, 2001: car. 30; Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 30; Kammerer et al., 2011: car. 129). ORDENADO
151. Húmero, inserción de *M. subcoracoscapularis*, forma: área rugosa y redondeada en el extremo proximal del hueso (0); proceso corto, en forma de “pinna” (1); proceso grande y alargado (2). (Angielczyk, 2007: car. 58; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 130; modificado por Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 151). ORDENADO

NOTA: En la lista de caracteres de Angielczyk y Kammerer (2017) y la de Angielczyk et al. (2017) se realizan 2 cambios respecto a la formulación original de este carácter. Por un lado, se lo considera como un carácter ordenado, y por el otro se intercambian los estados 1 y 2 de la serie de transformación: la presencia del “proceso corto en forma de pinna” pasa de ser el estado 2 al estado 1; y la presencia de un “proceso alargado y grande” pasa del estado 1 al estado más derivado (2).

152. Húmero, inserción de *M. latissimus dorsi* (*sensu* Angielczyk y Kurkin, 2003) o *M. teres major* (*sensu* Bishop y Pierce, 2023): en tuberosidad rugosa en la superficie posteroventral del húmero (0); extendida en un proceso dorsoventralmente aplanado, en forma de “pinna” (1). (Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 50). **Reformulado en esta tesis**

NOTA: Siguiendo las interpretaciones de King (1981a) y DeFauw (1986), Angielczyk y Kurkin (2003) ubicaron el correlato óseo de la inserción del *M. latissimus dorsi* en dicinodontes, sobre la superficie posteroventral del húmero, algo proximalmente a la mitad de la diáfisis. Estos autores establecieron dos morfologías posibles para esta inserción: un “tubérculo rugoso”, (estado 0) o un proceso aplanado en forma de “pinna” (estado 1). Al estado 0 lo asociaron con formas basales de dicinodontes (por ej., *Eodicynodon*, *Robertia*, *Diictodon*, *Endothiodon*, *Pristerodon*, *Emydops*) mientras que el proceso en forma de “pinna” fue reconocido en *Myosaurus*, *Cistecephalus* y en representantes de los clados más derivados Cryptodontia (por ej. *Oudenodon*, *Rhachiocephalus*,

Aulacephalodon, *Tropidostoma*, *Odontocyclops*) y Dicynodontoidea (por ej., *Lystrosaurus*, *Dicynodon*, *Kannemeyeria*).

Recientemente, Bishop y Pierce (2023) cuestionaron la presencia inequívoca de correlatos del *M. latissimus dorsi* en húmeros de terápsidos, remarcando la dificultad de reconocer marcas de su inserción incluso en tetrápodos actuales. Estos autores reinterpretaron las estructuras en la parte posteroproximal del húmero como correspondientes a la “tuberosidad o tubérculo de *teres*”, es decir, como correlato óseo de la zona de inserción del *M. teres major*, observando una morfología análoga entre epicinodontes (incluidos mamíferos modernos) y dicinodontes. Según Bishop y Pierce (2023), en los dicinodontes esta tuberosidad de *teres* está más desarrollada y con cicatrices más marcadas. A su vez, entre las pautas que plantearon para reconocer la presencia de un correlato óseo del *M. teres major*, se encuentra la asociación osteológica (por ej. a través de una cresta uniendo ambas estructuras) que suele darse entre la tuberosidad *teres* y la tuberosidad menor (correlato de *M. subscapularis* del grupo Subcoracoscapularis), reflejando el origen embrionario común entre los *Mm. teres major* y *subscapularis*.

Bishop y Pierce (2023) no profundizaron sobre la variabilidad de la tuberosidad dentro de los dicinodontes, meramente describiendo que forma un “labio evertido dorsalmente”, al que asocia al proceso en forma de “pinna” (estado 1). No obstante, dentro de la muestra de dicinodontes que utilizan de ejemplo, aparecen taxones que en las matrices filogenéticas vigentes están codificados tanto con la presencia de una tuberosidad rugosa simple (estado 0) o un proceso en forma de “pinna” (estado 1) (Bishop y Pierce, 2023: fig. 8 p-w). Sumado a esto, en estas matrices también se observa una variación importante dentro de los Kannemeyeriiformes, ya que varios grupos están codificados con el estado 0, incluyendo *Angonisaurus*, *Dinodontosaurus tener*, el kannemeyeriido *Dolichuranus*, los placeriinos *Zambiasaurus* y *Placerias*, los stahleckeriinos *Ischigualastia* y *Eubrachiosaurus*, *Lisowicia* y *Woznikella*.

Por este motivo, se reformula el carácter 152, para dar cuenta de las interpretaciones alternativas de Bishop y Pierce (2023) sobre los correlatos musculares en sinápsidos.

153. Húmero, cresta deltopectoral, angulo entre el borde anterior y distal: casi perpendiculares (0); muy obtusos (1). (Govender y Yates, 2009: car. 78; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 149)
154. Húmero, foramen ectepicondilar: presente (0); ausente (1) (Angielczyk, 2001 y Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 38).
155. Húmero, superficie ventral, cóndilo radial y ulnar: continuos (0); bien osificados y separados (1). (Surkov et al., 2005: car. 12).
156. Ulna, tamaño del proceso olecraneano: pequeño, no sobrepasando mucho la superficie articular para el húmero (0); grande, sobrepasando la superficie articular para el húmero (1). (Angielczyk, 2007: car. 61; Kammerer et al., 2011: car. 135)
157. Carpal distal 5: presente como un elemento distinto (0), no presente como un elemento distinto (1). (Sidor y Hopson, 1998: car. 151; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 140)
158. Dígito III de mano, segunda falange: presente (corta, en forma de disco) (0); ausente (1). (Sidor

y Hopson, 1998: car. 152; Kammerer et al., 2013: car. 139; modificado por Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 158).

159. Dígito IV de mano, número falángico: 5 (0); 3 (1) (Sidor y Hopson, 1998: car. 153; Kammerer et al., 2013: car. 140; modificado por Angielczyk y Kammerer, 2017, y Angielczyk et al., 2017: car. 159).
160. Ilion, margen dorsal: continuo (0); con muescas (1). (Kammerer et al., 2011: car. 134)
161. Placa púbica, grado de expansión anteroposterior: significativamente expandida, de modo que su longitud es comparable con la del isquion (0); corta, de modo que es mucho más corta que el isquion (1). (Kammerer et al., 2011: car. 136)
162. Placa púbica, grado de expansión ventral: significativamente expandida, de modo que su altura es casi igual a la del isquion (0); reducida, de modo que es más corta que el isquion (1). (Surkov et al., 2005: car. 14; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 145) 1
163. Pubis, proceso craneal distintivo en su extremo anterior: ausente (0); presente (1). (Kammerer et al., 2011: car. 137) 1
164. Cabeza femoral: continua con el margen dorsal del fémur (0); desplazada dorsalmente respecto al margen dorsal (1) (Govender y Yates, 2009: car. 84; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 162)
165. Fémur, forma de la superficie articular proximal: abultamiento débil, mayormente limitado a la superficie proximal del hueso (0); abultamiento más redondeado y hemisférico, que invade parcialmente la superficie anterior del fémur (1). (Angielczyk, 2001: car. 31 ; Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 31; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 138)
166. Fémur, inserción del M. *iliofemoralis*: rugosidad leve en la porción dorsolateral del fémur (0); desarrollada en una cresta distintiva que se extiende hacia abajo en parte de la superficie lateral del fémur (1); una cresta lateral que se divide en un primer trocánter y un tercer trocánter (2). ORDENADO (Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 52; Govender y Yates, 2009: car. 85; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 139)
167. Dígito III del pie, segunda falange: presente (corta, en forma de disco) (0); ausente (1). (Sidor y Hopson, 1998: car. 178; Kammerer et al., 2013: car. 149; modificado por Angielczyk y Kammerer, 2017, y Angielczyk et al., 2017: car. 167).
168. Dígito IV del pie, número falángico: 5 (0); 4 (1); 3 (2) (Sidor y Hopson, 1998: car. 179; Kammerer et al., 2013: car. 150).
169. Dígito IV del pie, forma de la segunda y tercera falange: larga (0); corta (1). (Sidor y Hopson, 1998: car. 180; Kammerer et al., 2013: car. 151)
170. Dígito V del pie, segunda falange: corta (0), ausente (1). (Sidor y Hopson, 1998: car. 181; Kammerer et al., 2013: car. 152; modificado por Angielczyk y Kammerer, 2017, y Angielczyk et al., 2017: car. 170).
171. Canales vasculares muy agrandados: presentes (1); ausentes (0). (Angielczyk, 2007: car. 74; Kammerer et al., 2011: car. 141).
172. Sínfisis dentaria, superficie anterior: sin ornamentación (0); con cresta mediana (1). (Kammerer, 2018: car. 172).

173. Húmero, proceso supinador (sensu Romer, 1956) o braquioradial (sensu Bishop y Pierce, 2023), por encima del ectepicóndilo: ausente (0); presente (1). (Kammerer, 2018: car. 173). **Reformulado en esta tesis**

NOTA: De acuerdo con Romer (1956) el proceso supinador consiste en una proyección en el borde proximal del ectepicóndilo, interpretado como el punto de origen del músculo supinador. Por su parte, Bishop y Pierce (2023) sostienen que el músculo supinador es probablemente una apomorfía mamaliana, y que el proceso en el ectepicóndilo corresponde al punto de origen del M. *brachioradialis*. Por lo tanto, proponen el término “proceso braquioradial” (*brachioradialis process*).

El proceso supinador (o braquioradial) es una estructura típica de amniotas tempranos, incluyendo varios grupos de dicinodontes como los cistecefálicos, criptodóntidos y Kannemeyeriiformes (Kammerer, 2018). De acuerdo con Kammerer (2018) el único kannemeyeriiforme que carece de este proceso es *Dinodontosaurus*. Sin embargo, reexaminación del holotipo de MCZ-VPRA 1670 (*D. tener*) sugiere que también tendría presente un proceso supinador/braquioradial bien desarrollado.

174. Húmero, morfología del proceso supinador (Romer, 1956) o braquioradial (Bishop y Pierce, 2023): bajo, ampliamente separado de la diáfisis (0); alto y subvertical, con el margen dorsal cercano a la base de la diáfisis (1); proceso discreto, tabular, ocupando una porción restringida de la cara anterior del húmero distal (2). (Kammerer, 2018: car. 174). **Reformulado en esta tesis**

NOTA: ver carácter 173.

175. Escamoso, proceso zigomático, ángulo de inclinación en vista lateral: horizontal o en ángulo bajo, de modo que el margen dorsal del escamoso es ventral al techo craneano en vista lateral (0); ángulo empujado, de modo que el margen dorsal del escamoso está al mismo nivel o más dorsal que el techo craneano (1). (Kammerer y Ordoñez, 2021: car. 175)
176. Rostro, cresta mediana en techo craneano: ausente (0); restringida al premaxilar (1); presente en premaxilar y nasal (2); presente en premaxilar, nasal, y terminando en una protuberancia o *boss* en el frontal, expandida transversalmente. ORDENADO. (Kammerer y Ordoñez, 2021: car. 176)
177. Dentario, tabla dentaria, borde medial desarrollado verticalmente en forma de hoja cortante: ausente (0); presente (1); inaplicable (-). (Angielczyk y Rubidge, 2013: car. 78; Kammerer et al., 2013: car. 86) **NUEVO**

NOTA: para fundamentación, detalles de los cambios en la matriz, e ilustración de este carácter, ver nota de carácter 126 y “Capítulo 3. Materiales y métodos” de esta tesis.

178. Premaxilar, superficie palatal, crestas pares anteriores, disposición: convergentes posteriormente (0); paralelas (1); no aplica (-). (Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 7; Kammerer et al., 2011: car. 22). **NUEVO (desdoblado de car. 2)**
179. Premaxilar, superficie palatal, cresta mediana posterior, forma del área anterior: aplanada y expandida (0); angosta y laminar (1); no aplica (-). (Angielczyk, 2001: car. 8; Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 8; Kammerer et al., 2011: car. 24). **NUEVO (desdoblado de car. 5)**

NOTA: Como señala Angielczyk (2001), los dicinodontes más tempranamente divergentes (por ej., Pylaecephalidae, Endothiodontia; Angielczyk y Rubidge, 2013; Angielczyk y Kammerer,

2017) presentan una morfología expandida en la parte anterior de la cresta mediana posterior. Esto no sucede en los restantes dicinodontes, donde la cresta posterior tiene la típica forma de lámina.

180. Premaxilar, superficie palatal, tipo de estructuras laterales a cresta mediana: depresiones bien definidas con lados curvos (0); crestas accesorias distintivas (1); inaplicable (-). (Angielczyk, 2001: car. 9; Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 9; Kammerer et al., 2011: car. 25 ; modificado por Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 6). **NUEVO (desdoblado de car. 6)**
181. Premaxilar, dientes, posición: lateral (0); medial (1); no aplica (-). (Angielczyk, 2001: car. 2; Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 2; Kammerer et al., 2011: car. 26). **NUEVO (desdoblado de car. 8)**
182. Rostro, superficie lateral, forma de excavación postnarial,: relativamente pequeña y redondeada posteriormente (0); muy grande y alargada (1); inaplicable (-). (Vega-Dias et al, 2004: car. 8; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 35). **NUEVO (desdoblado de car. 19)**
183. Maxilar, canino, grado de desarrollo: como miembro de gran tamaño de la serie dentaria (0); formando un colmillo (1); inaplicable (-). (Modesto et al., 2003: car. 6; Kammerer et al., 2011: car. 38). **NUEVO (desdoblado de car. 22)**
184. Maxilar, dientes no-caniniformes, posición: cerca del margen lateral del maxilar (0); más medialmente, (1); inaplicable (-). (Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 4; Kammerer et al., 2011: car. 39). **NUEVO (desdoblado de car. 23)**
185. Maxilar, dientes no-caniniformes, grado de desarrollo de serraciones: finas (0); gruesas (1); inaplicable (-). (Modesto et al., 1999: car. 3; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 41). **NUEVO (desdoblado de car. 25)**
186. Maxilar, depresión caniniforme, forma: entrante limitado por una cresta, medialmente al borde palatal (1); muesca sobre el borde palatal (2); inaplicable (-). (Angielczyk, 2001 y Angielczyk and Kurkin, 2003: cars. 6 y 14; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 44). **NUEVO (desdoblado de car. 28)**
187. Nasaes, protuberancias (= bosses), configuración: protuberancia mediana con un margen posterior continuo (0); protuberancias pares, cerca del margen dorsal o posterodorsal de las narinas externas (1); protuberancias pares que se unen en la línea media, formando una superficie anterodorsal engrosada en el rostro (2); inaplicable (-). (Angielczyk and Kurkin, 2003: car. 23; Kammerer et al., 2011: car. 48). **NUEVO (desdoblado de car. 34)**
188. Frontal-nasal, cresta transversal entre ambos elementos, forma: recta a curvada con convexidad posterior (0); fuertemente curvada con concavidad posterior (1); inaplicable (-). (Maisch, 2002: car. 18; Kammerer et al., 2011: car. 49; modificado por Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017 : car. 36). **NUEVO (desdoblado de car. 36)**
189. Prefrontales, protuberancias (bosses), relación con las protuberancias nasaes: separadas (1); confluentes (2); inaplicable (-). (Kammerer et al., 2011: car. 50). **NUEVO (desdoblado de car. 38)**
190. Parietal, superficie dorsal: nivelada con el techo craneano (0), deprimida (1); inaplicable (-). (Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 45; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 55; y Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 45). **NUEVO (desdoblado de car. 45)**
191. Foramen pineal, ornamentación circumpineal, forma de protuberancia (boss): en forma de “chimenea” (0); en forma de “cúpula” o “collar”, rugosidad presente (1); con borde incompleto, más desarrollada en los bordes laterales del foramen pineal (2); inaplicable (-). (Angielczyk, 2001: car. 26; modificado sucesivamente por Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 26; Kammerer et al., 2011: car. 61; Angielczyk y Kammerer, 2017 y Angielczyk et al., 2017: car. 55). **NUEVO (desdoblado de car. 55)**
192. Palatino, foramen palatal lateral, posición: a nivel de la exposición palatal anterior, expandida de los palatinos (0); posterior y dorsal a la exposición palatal anterior, expandida de los palatinos (1); inaplicable (-). (Angielczyk, 2001: car. 35; Angielczyk y Kurkin, 2003: car. 35; Kammerer et

al., 2011: car. 81). **NUEVO (desdoblado de car. 81)**

- 193.** Ectopterigoides, vista palatal, extensión en relación al palatino: lo sobrepasa posteriormente (0); no lo sobrepasa posteriormente (1); inaplicable (-). (Modesto et al., 1999: car. 24; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 83). **NUEVO (desdoblado de car. 84)**
- 194.** Pterigoides, dentición, forma de la corona: cónica (0); expandida bucolingualmente (1); inaplicable (-). (Modesto et al., 1999: car. 26; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 88; y Kammerer et al., 2013: car. 82 [incorporando car. 75 de Cisneros et al., 2011]). **NUEVO (desdoblado de car. 93)**
- 195.** Dentario, dientes, posición: sobre superficie dorsal de dentario (0); desplazados medialmente, a veces sobre un abultamiento o plataforma (1); inaplicable (-). (Angielczyk, 2001 y Angielczyk and Kurkin, 2003: car. 10; Kammerer et al., 2011: car. 106). **NUEVO (desdoblado de car. 117)**
- 196.** Dentario, dientes, grado de desarrollo de serraciones: finas (0); gruesas (2); inaplicable (-). (Modesto et al., 1999: car. 3; modificado por Kammerer et al., 2011: car. 107). **NUEVO (desdoblado de car. 118)**

Caracteres contínuos

0.693 ? 0.261 ? 0.148 0.029 ? ? 1.012 ? ? ? 1.06 ? 0.502 1.87 ? 0.446 ? 0.553 0.426 0.0 ?

0.606 ? 0.263 0.842 0.19 0.046 ? ? 0.611 ? ? ? 1.07 ? 0.539 2.63 0.667 0.367 0.125 ? ? 0.0 0.222

0.104 0.977 0.92

0.758 ? 0.244 0.7 0.227 0.051 ? ? 1.082 ? ? ? 1.16 ? 0.855 1.62 0.5 0.292 0.274 0.5 ? 0.0 0.343

0.504 ? 0.29 1.15 0.305 0.072 ? ? 1.484 ? ? ? 0.977 ? ? ? ? 0.329 ? ? ? ? ?

0.509 ? 0.261 0.333 0.352 0.303 ? ? 1.344 0.094 ? ? 1.06 ? 0.595 1.71 0.5 0.333 0.294 ? ? 0.0 0.4

0.547 ? 0.145 0.25 0.367 0.218 ? ? 0.925 0.05 ? ? 1.02 ? 0.718 2.12 0.545 0.309 0.2 0.833 ? 0.0 0.342

1.032 0.094 1.92 0.956

????????????????????

0.396 0.164

0.381 0.189 0.231 ? 0.512 0.108 ? 0.181 0.925 0.108 10.95 2.705 0.86 ? ? ? ? ? ? ? ?

0.47 0.178 0.125 1.06 0.407 0.102 ? 0.216 0.855 ? 10.905 2.688 1.098 0.294 0.964 1.135 ? ? ? ? ? ?

0.336 0.11 0.205 ? 0.23 0.105 ? 0.198 0.873 0.09 10.455 2.025 0.902 0.395 0.899 1.136 0.558 0.299 0.133 0.709
0.966 0.0 0.186

0.29 ? 0.228 0.914 0.272 0.076 ? 0.202 1.047 0.043 11.029 2.391 0.744 0.476 1.25 1.059 ? ? ? ? ? 0.0 ?

0.339 0.171 0.18 ? 0.327 ? ? 0.136 0.716 ? 10.385 ? ? 0.489 0.831 0.968 0.646 0.356 0.181 ? ? ? 0.257

0.855 0.351 0.149 0.0 ?

0.355 0.865 0.7 ? 0.401 0.206 ? ? 0.0 ?

Eodicynodon_oelofseni

0.351 ? ? 0.968 0.435 ? 2.47 ? ? ? 2.094 ? 0.259 0.708 ? ? ? ? ? ? ?

Eodicynodon_oosthuizeni

0.322 0.215 0.234 0.908 0.518 0.111 2.501 0.14 1.431 0.182 10.457 1.571 0.847 0.253 0.698 1.061 0.446 0.509 0.244
0.3 0.5 0.0 0.475

Colobodectes_cluveri

0.203 0.253 0.195 ? 0.52 0.269 2.07 0.142 1.152 0.206 10.177 ? 0.948 ? ? ? ? ? ? ? ?

Lanthanostegus_mohoi

? ? ? 0.661 ? ? 2.434 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?

Eosimops_newtoni

0.186 0.301 0.243 0.795 0.541 0.257 2.013 0.126 1.414 0.172 9.402 1.972 0.831 0.402 0.803 0.904 0.633 0.466 0.26 ?
? 0.0 0.444

Diictodon_feliceps

0.247 0.312 0.223 0.64 0.534 0.273 1.702 0.135 1.396 0.214 9.418 2.077 0.881 0.257 0.742 0.901 0.443 0.486 0.297
0.67 1.388 0.0 0.366

Robertia_broomiana

0.237 0.293 0.197 0.721 0.555 0.259 1.681 0.108 1.501 0.199 9.417 1.71 0.85 0.132 0.711 0.868 0.487 0.502 0.227 ?
? 0.0 0.309

Prosictodon_dubei

0.238 0.277 0.171 0.864 0.548 0.228 2.469 0.098 1.414 0.131 9.78 1.623 0.881 ? 0.834 0.637 ? ? ? ? ? ?

Abajudon_kaayai

0.279 0.184 0.277 1.03 0.412 0.126 2.844 0.146 1.641 0.173 ? 1.396 0.907 0.302 0.898 1.016 ? ? ? ? ? ?

Niassodon_mfumukasi

? ? ? 0.867 ? ? 1.548 ? 1.466 ? ? 1.658 0.697 0.29 0.859 0.938 ? ? ? 0.214 1.145 ? ?

Brachyprosopus_broomi

0.231 0.278 0.19 0.998 0.515 0.338 1.847 0.129 1.187 0.15 9.687 1.85 0.898 0.132 0.715 0.824 0.612 0.437 ? ? ? 0.0
0.315

Endothiodon_tolani

0.328 ? ? 0.396 ? 0.025 1.505 0.109 1.85 ? ? ? 0.902 0.319 0.723 0.825 ? ? ? ? ? ?

Endothiodon_bathystoma

0.335 0.184 0.378 0.268 0.599 0.4 1.457 0.111 1.414 0.147 9.694 1.239 0.988 0.373 0.798 0.73 0.554 0.491 0.406
0.301 0.964 0.0 0.414

Pristerodon_mackayi

0.225 0.297 0.184 1.026 0.582 0.222 1.751 0.123 1.745 0.206 9.578 1.955 0.813 0.208 0.723 0.928 0.594 0.43 0.277
0.275 0.5 0.0 0.275

Emydops

0.22 0.296 0.204 0.906 0.537 0.166 1.646 0.118 1.71 0.176 9.667 1.623 0.84 0.398 0.692 0.955 0.668 0.428 0.23
0.454 1.283 0.0 0.353

Compsodon_helmoedi

0.196 0.297 0.207 1.066 0.431 0.187 1.71 0.082 1.798 0.22 9.858 1.92 0.817 ? ? ? ? ? ? ? ?

Digalodon_rubidgei 0.354 0.393 0.294 0.899 0.473 0.139 1.565 0.134 ? 0.173 ? ? 0.871 0.293 ? ? ? ? ? ? ?

Thliptosaurus_imperforatus
0.279 ? 0.198 0.84 0.407 ? 1.5 0.116 ? ? ? ? ? 0.75 0.667 ? ? ? ? ? ?

Rastodon_procurvidens
0.197 ? 0.199 0.742 0.558 0.298 ? 0.123 1.152 0.105 ? 2.094 0.798 0.1 0.623 0.667 ? ? ? ? ? ?

Dicynodontoides
0.269 0.32 0.24 0.764 0.539 0.211 1.492 0.085 1.54 0.181 9.814 2.077 0.887 ? 0.726 0.924 0.304 0.497 ? 0.167 2.5
0.406 0.359

Kombuisia_freerensis
0.193 0.328 0.202 0.4 0.555 ? 1.589 0.195 ? ? 9.645 ? 0.746 ? 0.684 ? ? ? ? ? ? ?

Myosaurus_gracilis
0.26 0.305 0.275 1.032 0.483 0.108 1.59 0.085 1.676 0.208 9.775 1.676 0.853 0.348 0.958 0.942 0.586 ? ? ? ? ? 0.208

Kembawacela_kitchingi 0.372 0.319 0.383 1.487 0.357 0.042 1.455 0.132 1.841 ? 10.173 2.033 0.969 0.415 0.726
0.99 ? ? ? 0.818 1.48 ? ?

Cistecephalus_microrhinus
0.279 0.356 0.289 1.139 0.509 0.088 1.49 0.117 1.667 ? 9.965 1.78 0.872 0.38 0.687 0.789 0.485 0.403 0.317 0.754
1.857 0.0 0.324

Sauroscaptor_tharavati
0.281 ? 0.298 1.339 0.421 0.048 ? ? ? ? ? 0.912 0.564 0.73 0.714 ? ? ? ? ? ? ?

Cistecephaloides_boonstrei
0.311 0.353 0.425 1.319 0.372 0.04 ? 0.194 ? ? 10.305 2.182 0.632 0.346 0.796 0.914 ? ? ? ? ? ? ?

Kawingasaurus_fossilis
0.308 0.314 0.33 1.404 0.34 ? 1.5 0.135 1.868 ? 10.119 1.745 0.836 0.286 ? 0.964 0.298 0.419 ? ? ? ? 0.446

Daqingshanodon_limbus
0.282 0.376 0.26 0.619 0.442 0.18 1.528 0.08 ? 0.189 9.34 1.798 0.808 0.212 0.677 0.819 ? ? ? ? ? ? ?

Keyseria_benjamini
0.244 0.393 0.159 1.034 0.605 0.203 1.6 0.083 1.1 ? ? 1.571 0.831 ? ? ? ? ? ? ? ? ?

Rhachiocephalus_magnus
0.329 0.369 0.271 0.738 0.598 0.606 1.48 0.094 1.536 0.143 9.17 2.234 1.01 0.167 0.838 0.777 0.501 0.506 ? ? ? ?
0.372

Kitchinganomodon_crassus
0.32 0.386 0.318 0.708 0.566 0.752 1.556 0.108 1.292 0.07 9.747 1.937 0.936 0.165 0.843 0.752 ? 0.466 ? ? ? ? ?

Oudenodon_bainii
0.281 0.355 0.173 0.844 0.609 0.271 1.458 0.092 1.414 0.141 9.219 1.972 0.864 0.264 0.798 0.745 0.57 0.491 0.366
0.514 0.765 0.353 0.411

Tropidostoma_dubium
0.284 0.332 0.197 0.899 0.565 0.277 1.436 0.098 1.536 0.14 9.106 2.164 0.875 0.237 0.758 0.766 0.531 0.503 ? 0.474
1.368 0.345 0.378

Australobarbarus

0.333 0.356 0.183 0.697 0.561 0.298 1.324 0.101 1.065 0.16 9.822 2.33 0.882 0.193 0.624 0.694 0.466 0.485 ? 0.848
1.033 0.333 0.391

Syops_vanhoepeni

? ? ? 0.484 ? 0.343 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?

Odontocyclops_whaitsi

0.376 0.359 0.232 0.988 0.551 0.232 1.448 0.092 1.763 0.131 9.74 2.147 0.929 0.213 0.787 0.731 0.551 0.518 0.427
0.435 1.13 0.426 0.491

Idelesaurus_tataricus

0.367 0.325 0.175 1.022 0.5 0.174 1.497 0.107 1.44 0.173 10.118 2.356 0.969 0.204 0.693 0.764 ? ? ? ? ? ?

Bulbasaurus_phylloxyron

0.284 0.337 0.25 0.562 0.534 0.233 1.362 0.112 1.803 0.052 9.851 2.58 0.887 ? 0.643 ? ? ? ? ? ? ?

Aulacephalodon_bainii

0.3 0.368 0.323 0.892 0.583 0.204 1.425 0.117 1.187 0.122 9.48 2.356 0.822 0.172 0.76 0.785 0.55 0.532 0.348 0.714
1.067 0.395 0.491

Pelanomodon_moschops

0.289 0.369 0.305 0.912 0.584 0.213 1.468 0.104 1.641 0.155 9.414 2.147 0.801 ? 0.856 0.742 ? ? ? ? ? ?

Geikia_locusticeps

0.256 0.353 0.278 0.908 0.514 0.251 1.627 0.104 1.522 0.141 9.392 2.426 0.756 0.205 0.818 0.848 ? ? ? ? ? ?

Geikia_elginensis

0.366 ? 0.521 0.846 0.529 ? 1.429 ? ? ? ? 2.286 0.829 0.212 0.9 0.987 ? ? ? ? ? ?

Elph_borealis

0.279 0.313 0.186 0.64 0.544 0.29 1.515 0.157 1.553 ? ? 2.269 0.914 ? 0.781 ? ? ? ? ? ? ?

Interpresosaurus_blomi

? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?

Katumbia_parringtoni

0.196 0.295 0.22 0.527 0.541 0.347 1.489 0.112 1.623 0.132 9.928 2.513 ? ? 0.833 0.822 ? ? ? ? ? ?

Delectosaurus_arefjevi

0.369 0.293 0.258 0.702 0.546 0.334 1.618 0.119 1.361 0.13 9.798 2.566 0.985 ? ? ? ? ? ? ? ?

Dicynodon_lacerticeps

0.324 0.33 0.253 0.607 0.546 0.359 1.485 0.117 1.344 0.121 9.869 2.077 0.926 0.241 0.749 0.766 ? ? ? ? ? ?

Dicynodon_angielczyki

0.308 0.321 0.253 0.524 0.569 0.359 1.351 0.105 1.319 0.114 9.95 2.094 0.965 0.219 0.808 ? 0.476 ? ? ? ? ? ?

Daptocephalus_huenei

0.292 0.368 0.23 0.564 0.569 0.414 1.25 0.123 ? 0.117 9.68 ? 1.024 ? ? ? ? 0.543 ? ? ? ? ?

Daptocephalus_leoniceps

0.268 0.368 0.237 0.539 0.567 0.437 1.5 0.118 1.117 0.111 9.378 ? 0.858 0.238 0.763 0.75 ? 0.545 ? ? 1.667 ? ?

Dinanomodon_gilli

0.337 0.399 0.205 0.48 0.577 0.522 1.347 0.116 1.361 0.107 9.751 1.728 1.047 0.186 ? 0.724 ? ? ? ? ? ?

Peramodon_amalitzkii

0.272 ? 0.224 0.563 0.553 0.369 ? ? ? ? 1.658 0.839 0.167 0.676 0.68 0.463 ? ? ? ? 0.494

Taoheodon_baizhijuni

0.24 0.372 0.237 ? ? 0.26 1.18 0.11 ? 0.105 9.64 ? 0.91 0.285 ? ? ? ? ? ? ?

Counillonia_superoculis

0.297 0.132 ? ? 0.276 0.134 ? 0.131 1.454 0.14 ? 1.678 0.876 ? ? ? ? ? ? ? ?

Repelinosaurus_robustus

0.2 ? 0.295 ? 0.408 0.281 ? ? ? ? 2.565 0.829 ? ? ? ? ? ? ? ?

Vivaxosaurus_trautscholdi

0.38 0.343 0.23 0.685 0.481 0.285 1.824 0.116 1.379 0.121 10.203 2.426 1.041 0.203 0.702 0.731 0.317 0.544 ? ? ? ?
0.641

Jimusaria_sinkianensis

0.307 0.345 0.278 0.672 0.767 0.464 1.443 0.094 1.222 0.109 9.24 1.553 0.992 0.251 ? 0.699 ? ? ? ? ? ?

Jimusaria_monanensis

0.261 0.326 0.218 0.44 0.392 0.285 1.325 0.113 1.222 0.104 9.319 1.1 0.944 0.392 0.88 0.729 ? ? ? ? ? ? ?

Sintocephalus_alticeps

0.354 0.326 0.244 0.516 0.522 0.294 1.338 0.124 1.134 0.132 9.399 1.676 1.022 ? ? ? ? ? ? ? ?

Kunpania_scopulosa

? ? ? ? ? 1.373 ? ? ? ? ? 0.21 0.854 ? ? 0.526 ? ? ? ? ?

Basilodon_woodwardi

0.315 0.334 0.212 0.722 0.497 0.225 1.305 0.128 0.995 0.139 9.599 2.199 0.814 ? ? ? ? ? ? ? ?

Turfanodon_bogdaensis

0.283 0.198 0.285 0.681 0.567 0.416 1.236 0.121 ? 0.078 9.47 1.798 0.914 ? ? ? ? ? ? ? ?

Turfanodon_jiufengensis

0.293 0.41 0.322 0.944 0.51 0.418 1.26 0.112 1.047 ? 9.16 ? 0.91 0.243 ? 0.81 ? ? ? ? ? ?

Gordonia_traquairi

0.252 ? 0.139 0.65 0.604 0.309 ? ? ? ? ? 0.924 0.188 ? 0.773 0.543 0.49 0.144 ? ? ? 0.476

Euptychognathus_bathyrhynchus

0.336 0.346 0.13 0.562 0.56 0.238 1.559 0.091 1.134 0.084 9.663 1.789 0.792 ? 0.79 0.815 ? ? ? ? ? ?

Lystrosaurus_hedini

0.32 0.376 0.414 0.705 0.413 0.146 1.471 0.174 1.606 0.079 10.203 1.99 0.673 0.294 0.691 0.781 ? ? ? ? ? ?

Lystrosaurus_maccaigi

0.274 0.361 0.347 0.656 0.325 0.108 1.764 0.165 1.466 0.123 10.022 1.902 0.805 0.354 0.711 0.706 ? 0.526 0.54 ? ?
0.389 ?

Lystrosaurus_curvatus

0.315 0.338 0.383 0.689 0.417 0.119 1.664 0.162 1.292 0.086 10.145 1.501 0.906 0.289 0.767 0.643 0.473 0.485
0.465 0.787 1.484 0.313 0.489

Lystrosaurus_declivis

0.347 0.321 0.424 0.705 0.415 0.112 2.141 0.157 1.536 0.097 10.309 1.693 0.874 0.315 0.757 0.711 0.418 0.458
0.478 0.75 1.3 0.347 0.545

Lystrosaurus_murrayi

0.288 0.332 0.427 0.726 0.466 0.143 2.001 0.175 1.466 0.101 10.358 2.042 0.816 0.316 0.793 0.754 0.478 0.46 0.441
0.843 1.455 0.392 0.605

Shansiodon

0.265 0.358 0.327 0.163 0.538 0.633 1.314 0.13 1.257 0.1 9.78 1.955 1.129 0.286 0.821 0.84 0.575 0.479 ? 0.758
1.363 0.363 0.675

Tetragonias_njalilus

0.378 0.308 0.354 0.201 0.574 0.446 ? 0.125 1.187 0.088 10.009 1.815 1.004 0.205 0.858 0.796 0.447 0.481 0.3 0.675
1.852 0.304 0.596

Vinceria_andina

0.267 0.371 0.352 0.201 0.49 0.466 ? 0.137 1.222 0.153 10.552 1.972 0.983 ? ? ? ? ? ? ? ?

Rhinodicynodon_gracile

0.304 0.416 0.253 0.5 0.523 0.435 1.568 0.1 ? ? 9.174 1.763 0.879 0.24 0.875 0.734 0.49 0.354 0.361 ? ? 0.352 0.383

Acratophorus_argentinensis

0.329 ? 0.445 0.205 0.666 0.476 1.872 0.12 1.162 0.094 ? 1.406 1.031 ? 0.716 0.705 0.345 0.468 0.292 0.706 1.206
0.424 0.574

Kannemeyeria_simocephalus

0.421 0.379 0.409 0.289 0.531 0.479 1.461 0.147 1.71 0.074 10.478 2.112 1.147 0.179 0.8 0.686 0.551 0.558 0.338 ?
1.381 0.372 0.411

Kannemeyeria_aganosteus

? ?

Kannemeyeria_lophorhinus

0.361 0.448 ? 0.663 ? 0.318 2.051 0.149 1.885 0.086 10.432 ? ? 0.077 0.786 0.542 ? ? ? ? ? ?

Dolichuranus_primaevus

0.356 0.364 0.392 0.293 0.484 0.4 1.339 0.143 1.518 0.085 10.672 1.693 1.018 0.192 0.756 0.542 ? 0.519 ? ? ? 0.425
?

Sinokannemeyeria

0.42 0.387 0.478 0.543 0.382 0.175 1.505 0.161 1.03 0.109 10.469 ? 0.918 0.243 0.549 0.385 0.494 0.489 0.556 0.458
1.187 0.408 0.405

Parakannemeyeria

0.455 0.445 0.377 0.359 0.354 0.195 1.468 0.122 1.309 0.102 9.688 2.147 0.92 0.166 0.79 0.515 0.467 0.52 0.478
0.443 1.465 0.411 0.294

Xiyukannemeyeria_brevirostris 0.286 0.412 0.413 0.46 0.433 0.23 ? 0.169 1.484 0.086 10.027 1.553 0.795 0.32 ?
0.668 ? ? ? ? ? ?

Rabidosaurus_cristatus

0.464 ? ? 0.268 0.607 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?

Rhadiodromus

0.509 0.388 0.403 0.285 0.574 0.254 ? 0.122 1.204 0.088 10.023 1.885 1.085 ? ? ? ? ? 0.604 ? ? ? ?

Wadiasaurus_indicus

0.423 0.373 0.337 0.539 0.506 0.523 ? 0.218 ? ? ? 1.85 1.052 0.344 0.9 0.81 0.607 0.563 0.45 0.562 1.239 0.417 0.355

Shaanbeikannemeyeria

0.566 0.413 0.458 0.39 0.613 0.407 ? 0.152 2.053 0.046 10.112 2.059 1.347 0.21 0.717 0.788 0.532 0.55 0.474 0.778
1.074 0.416 0.456

Rechnisaurus_cristarhynchus

0.51 0.327 0.436 0.154 ? 0.211 ? 0.14 1.728 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?

Uralokannemeyeria_vjuschkovi

0.49 ? 0.407 0.526 0.454 0.233 ? 0.147 ? 0.091 ? 2.077 1.154 ? ? ? ? ? 0.819 1.193 ? ?

Angonisaurus_cruickshanki

0.454 0.454 0.514 0.667 0.572 0.6 1.491 0.19 1.03 0.06 10.206 1.745 1.012 0.143 0.785 0.722 ? 0.524 ? 0.647 2.541 ?
?

Ufudocyclops_mukanelai

0.376 ? 0.468 0.45 0.515 0.332 1.409 0.156 1.625 ? ? 1.902 0.983 ? ? ? ? ? ? ? ? ?

Zambiasaurus_submersus

? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? 0.498 ? ? ? 0.401 ?

Placerias_hesternus

? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? 0.49 0.499 ? ? ? ?

Moghreberia_nmachouensis

? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?

Pentasaurus_goggai

? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?

Stahleckeria_potens

0.438 0.333 0.445 0.726 0.491 0.288 ? 0.183 1.937 0.052 10.284 1.518 0.953 0.237 0.856 0.897 0.442 0.53 ? 0.391
2.217 0.434 0.565

Sangusaurus_parringtonii

0.411 0.401 0.461 0.618 ? 0.368 1.129 0.144 ? 0.091 ? 1.606 1.061 ? 0.832 ? ? ? 0.592 1.944 0.433 ?

Sangusaurus_sp

? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?

Eubrachiosaurus_browni

? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? 0.538 ? ? 1.789 ? ?

Ischigualastia_jenseni

0.482 0.386 0.423 0.331 0.479 0.528 1.39 0.151 0.995 0.064 10.023 ? 1.032 ? 0.912 0.841 0.419 0.577 0.561 ? 0.818
0.412 0.526

Jachaleria_candelariensis

0.392 0.363 0.393 0.199 0.379 0.499 1.431 0.161 0.698 0.084 10.269 ? 0.766 ? ? ? 0.427 ? 0.529 ? 0.808 0.434 0.667

Jachaleria_colorata

? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?

Chanaria_platyceph

0.435-0.570 0.306-0.369 0.394 0.587 0.309-0.332 0.249-0.279 ? 0.144-0.153 2.129 ? ? ? 0.857-0.938 0.147 0.863
0.716 ? ? ? ? ? ? ?

Nov. _gen._brevirostris

0.322-0.403 0.312-0.378 0.330-0.344 0.250-0.441 0.285-0.465 0.306-0.383 1.4 0.154 1.047-1.274 ? ? 1.606-1.897
0.836-1.118 ? ? ? ? ? ? ? ?

Dinodontosaurus_tener

0.398 0.389 0.347 0.24 0.461 0.328 1.414 0.135 0.057 0.074 10.155 1.274 0.926 0.202 0.814 0.653 0.398 0.507 0.423
0.652 1.896 0.31 0.752

Lisowicia_bojani

? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? 0.517 0.576 0.522 0.764 0.963 0.438 0.457

Woznikella_triradiata

? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? 0.93 0.362 ? ? ? ? ? 0.371

Argodicynodon_boreni

? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? 0.206 0.95 0.912 0.302 ? ? 0.86 2.3 ? 0.33

Caracteres discretos

Biarmosuchus_tener

00000?0000000000000010000100????00000000000000?200020000000000000100000100100000000000000?
01201??0??00?0??0000??000000?0000000?0??0000000000000?0000?100001101?000110000110?00?00????0?000?
????0?0000

Hipposaurus_boonstrai

00000?0000000000000010000100????000000000000001020000000000000000100000101100000000000000?
01001??0?000?0??000000?0000?0000000?0??0000010000000?10000100011101????0?000010?00?0?0??0?000??
??00?0000

Archaeosyodon_praeventor

00000?0000000000000010000000????00000001000000?20001000000000000001000??010000001000000000?
01201??0???0????????????000011000000?0??000?0??????0????????????????????????????0?00?0??0?00????0?
000?

Titanophoneus_potens

00000?0000000000010000000100????00000001001000?100000000000000000100000010000001000000000?
012010000000?001000010000000?0000000?0??0001000000000?00000?0000000011001100012?1?00?00????0?000
?????[0 1]?0000

Gorgonops_torvus

00000?0000000000000000000100????00000000100001020002000000000000010000010000000000000000?
012010000000?0000000000000000?0000000?0??0000011000000?00000100010001101110011?00?00????0?000
????01?0000

Lycosuchus_vanderrieti

00000?00000000000000000001100????00020000000000?1020110010000000000100000010010001100000000?
0120100100001001?00000000000?0000000?0??0100020100000?00000100010001110??000?0??00?00?0??0?000?
?????0000

Glanosuchus_macrops

00000?0000000000000010000100????00000000000010?102011001000000000100000010010001100000000?
01201000000010010000000000000?0000000?0??0100020100000?000001000100011100100001211?00?00????0?000
???????0000

Biseridens_gilianicus

00000?1000000000010010000000????00000001000100?20001000000000000001001??000000001000000000?
00?01?????0?0??000100?001010110000?0??000000?1??0?0????????????????????????????00?0??0?00????0?
?000?

Anomocephalus_africanus

???????0????00?0?0?100??0?????0??0?0??00?0????????????0?0000?0?01????????????1??????0???
????????????????1??010?????0????????????????????????????????????00?0??0?0?0??????10?

Tiarajudens_eccentricus

0?????0?0??0000100000000000????000?000?0000????????????00?0000?0?01????????????001????0??0?
??00?0?0001010????????12?1?0?00?0??0?00?0?????11??

Otsheria_netzvetajevi

00000?101000000?1001?100?00????0000000000000?2?0010?000000000101010??11??10100001000000?0
0011????00?000??1?1?20????????????????????????????????????00?0??0?0?0?????0?1?
??

Ulemica

00000?101010000?1001?000000????00000001000000?200010?0000100001010?000110011102001000010?
00011??1000010?10??1?00010101110100?100[01]00000010011????????????????????????0?00?0??0?00???
???0?1?0?

```
00000??0101000001001?100100?????0010000000000?210010?00002000010?010001100?1102011000010?0
10110?100?0000101001?0?1000?1110000?1000000000100210?000000000000010000000000010?00?00???0?01??
???011?01
```

000?0?10101?00002000?100000?0000000000000100100000010000000100000000000100010?0100000?
01011??0001100?10100100?10?010010000?0?000031000010????????????0110??000?0000?0?000?0?0?0?0?
0??1?0?

00000?10101000002000?100000?????1?000000000???1000?00?0?200001010?00100001?0010?0?00000?0
?0110?1?1?1???????????1000??010000?100?10113100011??0010000000100?????????????00??00????0?0?0?0??
??1?0?

200?0??1???00?0?0?????0????????????00????????????????0????0?????????????????????????
 ?????????????0?01001?000????????????1?????1?00010?0?11?00?000?2?1????0????????????????0?

00?0?010?0?00?000?1000?0?????1?00????????????????????????0?0?????????????????????????
????????????????10?0100100?????????031????1??0000?0?1000011?00?0001211???00???0?0?0?0?????0?

??????01?100000200001000?0???????0?000000010??0010001002010?200??0??0000111030????012???13
10??000???0???0?10?0101010020000?1001?01??1??121????????????????????????????0?00???0??0????0???
1?

```
0000111110100000200000000010000001100000000010010010001002110020101010000011103010000121
0013100100001000011011000101010020010?200100113111210?0001000000110?1101000001???100?000?00?10
??0??0?01?0?
```

[illegible][illegible]

111011111110000020000000011100010100001000101011001000000211002011101010[01][01]111030100
001210013100?000011001?1?1100?1010???4000111000001131?11210?10011?0000010?1101000001????00?00?000
??11?10??0101?1?

11101111111000002000001??1110001[01]1[01]0001000001011200000[01]00211002011101011111110301
000012100121000000112001110110001011???2001111001001131111211?1001100000000?1101000001211000?00
0000??1??10??0101???

11101111111000002000000001110001010000100000101100100000021100201110101000111030100001210012100?000111001?1011000101010?200111100?001131111210?1001?00000000?11??00001211?00?000000??11?10??0101?1?

1110111111000002000000001110001011000100000101120000010?2110020111010100011103010000121
001210??00011100111?1100?1010???20?111100?0?1??1??121????????????????????????????000000??11?10?
?0?01?1?

Abajudon_kaayai

10010?001?1000012000000101000??0010000001000101000100010021100201010101000111130100001210
012101?00001100??11???0?1010?00301020210100?????2????????????????????????????????0?00????1?11???0?
?11?11

Niassodon_mfumukasi

1???10?01?1?0001???0?10001100101010000000000112100200010020100201010101000111131110?01211
0121000000111001111110001010?0400?20200100114?111211????????????????01???1?????0?0???1?1??1?0?
?1?0??1?

Brachyprosopus_broomi

1011101110110001200000010110010001000010000010110010000002110020101010000011103010000121
00121101000112001?11110001010?00200120100100113111121?0001?000010????????01?????0?000?0???11?
0??0111?11

Endothiodon_tolani

10010?101012000120100001100????00[01]0000001??010111010100002?1??2??0?11011001111301100012
100131000000?1200??11110001010?00301120200100114111121????????????????????????????????0?020???1011?
0??0111?11

Endothiodon_bathystoma

1001[01]0101012000020100101100????01?00100[01]1011111101010000211002010111010001111301100
0120?0131000000112001?1?110001010?003011202001001141111212?00010?0000100?11011?0001211000?020?0?
10?11?[0 1]?00111?11

Pristerodon_mackayi

110010111010000020000000011001000100001000?010110010001012110020111010100011103011000121
00121001000112001110110001010?002?01202001001131111212?1101000000100?1101?00001211?00?00000???11
??0??0?11?11

Emydops

101111111010000020000000011101010100000000001011001000100201002011101011111103011000121
10021000001112001011110101010[01]004000202101001131111210?1?010?00000001110??0001211?00?00??00??
10?00??0?01?11

Compsodon_helmoedi

101111111010000120100000011101010100001000001110100000000211002011?010111011103111000121
1002000?0111120011110101?1??00?00?010?00??1
2010??

Digalodon_rubidgei

11101111101000012000001??01101000100000010001011002000001211002011101011111103011000121
0012100000111?001?111100?1011???40002???100????????????????????????????????????0?00?110??1??00??
0201???

Thliptosaurus_imperforatus

1???????0?0000?00001???11??1?00100?0001000101?0?20?1???2?10020???01????????????????1211?????
??001?1?0?????110??211????410?????100?1?1112????????????????????????????????00?????????0?0?????

Rastodon_procurvidens

1???1??1101000012000001??1110100010000000000101100000010021100201110101110???????0??1210?
12100?00??1?00??111100?201???400??0200100?1?1???1????????????????????????????0?00??1???1?00??0??
???

Dicynodontoides

10111111101000012000001??111010001000000100010112000001002110020101010100011103011000121
10021000001112001011110002011???41000?21010011311112110010110110001?1??01100111211001100??10??1?
?00??1?01???

Kombuisia_freerensis

10101111101000012?00011??011010101000000100010102011?1?02?10020?0101?1???11103011000?2110

0?1??10011120010110100?2011???41010?2001?011?110121?????????????????????????????0?000?10????00??1
?01???

Myosaurus_gracilis

10001111101000012000011??111010101200000100010200020001002010020101010111110103111000121
10121001001112001111110001011???41000?210??01131??1210?11011010110????0??????????00??00??11????0
0??0?01???

Kembawacela_kitchingi

101010111?1000012010001??11101010100000010000?2100200010120100200110101100111031110001211
0131?0??01111000??1110101111???4000202101001131011210?????????????1??01??100????0??00??1??01??00?
??01???

Cistecephalus_microrhinus

10101111101000012010011??111010101000[01]101[01]000?21002000101201002001101011011110311100
012110021?00?011120001?11100?1111???4000202101011131111210?110001221001111101001101211001100??10
?0??00?0??01???

Saurosaptor_tharavati

1??1?1?11?100001?000011??1110100?1?0?00?10000??0020?0100201002001101011??11103??10?01211?1
31????01?1?00????1100?111???4000?021010??1?1???1?????????????????????????????0??00??1?????00??????
??

Cistecephaloides_boonstrei

10001111101000012010011??01101000100000110000?210020001012010020001010110111103?11000120?
?0?1???011110?1??11100?1111???4000202101?111?111121?????????????????????????????0??00??10?0??00??
?01???

Kawingasaurus_fossilis

10001111101000012010011??01101000020000010000?21002001???201002001?010110111103111000120?
0011???011110?0??0110001011?????000?1001111???11121??11000?2200011?11??????1211?01100??10?0???0?
??01???

Daqingshanodon_limbus

11001011101000002000001??11010100100?00010001011100000000211?02011101011??122030110001210
01210?00??11?????1011?0?1111???2101301211?0114111121?????????????????????????????0??00011???1???1??0
201???

Keyseria_benjamini

110010?11010000?2000001??110101101000000000010110000?0100211002011101011??122030?1?001210
00210?01?11210111?1100?????????????????????????????2?????????????????????????????00?11???1???1??0?
1???

Rhachiocephalus_magnus

11001011101100002000011??110001001001100010010112000000102110020111011111112203011000121
00121000012112001110110001111???200130100100114111121??0011[01]11010100??????011????101001011????
???1?00101???

Kitchinganomodon_crassus

11001011101100002000011??110001001001100010010112000000112111020111011110112203011000121
00131?0?012112011?101100?1111???2001?0121??0?1411?121???00???10?010?????????????????0??01011???????1?
00101???

Oudenodon_bainii

11001011101100002000011??11010100110[01]0100000101110000010121110201110101111122030110001
2100121000012112001110110001111???200130121100114111121200001001010100?1101110111211011001011??
?????1??0?01???

Tropidostoma_dubium

1100101110110000200000000110101001101010000010111000001012111020111010110012203011000121

0012100?012112001110110001110???2001301211?01141111212?0001001010100???0???0111???000?01011???111
?1??0?01?1?

Australobarbarus

110010111011000020000000?110101001?0?010000010111000001012111020111010111112203010000121
011210??0121120111101100?1110?0?2001301211?01141??121????????????????????????????00?01011???11??1?
?0?01?12

Syops_vanhoepeni

1??010?11011000?2000001??1101011010011?00??01011201010100??1?????11??011111220301110?121?1
??1?????2???0??1?010??1?1????200???????0??11?12????????????????????????????1??02??0???1???1?01?01
???

Odontocyclops_whaiti

11001011101100002000001??110101001001100000011111000000012111020111010111112203011000121
0012100?012112011?101100?1111???200130121?011411?121200001??1010100??0111011?????01000011???1??
?1?11101???

Idelesaurus_tataricus

11001011101100002000001??110101001101100000011111000001002111020111010110012203011100121
0012100000211201??100100?1111???2101301211?0114111121????????????????????????????0?00011???1???1?
01?01???

Bulbasaurus_phylloxyron

11001011101100002000001??1101000[01]1[01]1000011001011[12]01000[01]002111020111010110112203
011000121001210000121120???101100?111???2101?01211?????????1?????????0?????????????????1?00011
???1???10?1101???

Aulacephalodon_bainii

11001011101110002000001??11010[01]001011100[01]1001001001000[01]00211102011101011011220301
110012100121000012112[01]01110110001111???200130121110114111121210001001010100?11010101112111110
00011???1???101[0 1]101???

Pelanomodon_moschops

11001011101110002000011??110101001011100110011010010000002112020111010111112203011100121
0[01]12100?0121121011101100????????????????????2????????????????????????????1??00?11??????10
11101???

Geikia_locusticeps

11001011101110002000011??110101001011110110011111000000?02012020111010111112203011100121
011210000221121011101100?1111???210130101100114111121?00?10????????????????????1?00011??????1
011101???

Geikia_elginensis

110010?1101110002000011??1101011110?11?100???10000??021120201??01?11111?2030?1??01210??
210?10?????????????0?1011???210130121????41??121???????0101????????????????00011??????1?1???
???

Elph_borealis

1??01??1101000002010001??110100100000010000010112000001002110020111010????12203011000?210
0?11?000121120???101100?1111???20?130121110??????21????????????????????0?000?1??01?????0
?01???

Interpresosaurus_blomi

1100??11101000002010001??1101001?0?000100???10??2?1????????????????1???1???30??0?????????
??0?1???01?????0?????

Katumbia_parringtoni

11001011101?0000??10001??11000010100001000001111200000100211?02011?0101111122030110001210
10210??0121121111?00100?1111???210130121110??????21????????????????????0?00011?01???0??0
?01???

Delectosaurus_arefjevi

11001011101000002100001??1101000011000100000101120101010021100201110101111121030111[01]01
210112110?0121121??1001000??00?11??1??0??
1?01???

Dicynodon_lacerticeps

11001011101000002000001??110100001[01]001100000101120001010021100201110101111121030111001
210012100002211211110110011111??21013022111115111121????????????????????????????00?00011??1??
?0?01?01???

Dicynodon_angielczyki

11001011101000002000001??110100001000110000010112000101002110020111010111112103011100121
0112100002211211110110011111??21013020111115111121????????????????????????????00011??1???
?01?01???

Daptocephalus_huenei

110010?1101000002110001??110100101100110000010112010101002110020111010111112103011100121
010111010121121111011101??00?11?01???0?01
?01???

Daptocephalus_leoniceps

11001011101000002110001??110100101100110000010112010101002110020111010111112103011100121
0101110101211211110111011111??21013022111115111121????????101110????0111???????10?00011?01???
0?01?01???

Dinanomodon_gilli

11001011101000002110101??110100021100110000010112010101002110020111010111112103011100121
110211?0121121111011?011?1????10?3?121??1?1511?12?????????????????????????????1?00?11?01???0?0
1?01???

Peramodon_amalitzkii

1??0?????0?00000201000??11?100101100010000010112010?0100211002011?010????????????????12????2
1?0?0?2?121?11?0?1??111???210???22111?1511?12?3?100101????????????????????1?00????01???0?1??
???

Taoheodon_baizhijuni

110010?1101?00002?10001??110100011000100100010?1100000100211????111?101???12103011100120?0
121100002??2????01010?1111???101?02211?1115????1????????????????????????????0?011?01???0?00?
01???

Counillonina_superoculis

110010111010000??00001??1101000??2??????0??????0?0100211002011?0??1111210301??00121010
2110?022?120????01011??00?11??1???????01??
?

Repelinosaurus_robustus

1100101110?10000?100?01??1101001?100?10??100101110000010021100201??0?????1???????0012??10
?11?022?120????01??1??00?11??1???0?01??1??
?

Vivaxosaurus_trautscholdi

110010?1101000002010001??1101000111000000000101110101010021100201110101100121030111[01]01
210112110?022112[01]?1?10110011111??210130221??115110121??000??1101110??????????????0?00011??0
1???0??1?01???

Jimusaria_sinkianensis

110010?1101100002000001??1102000010000100000101120101010?2110020110010111?1210301?1001210
1021100012112101?00???0?1111??210130221101115110121????????????????????????0?00011??1???0??
0?01???

Jimusaria_monanensis

11001011101100002000001??1101000011000?000001011?0?01010021100201100101111121030111001210
11211000121121?1100110011111???210130221101115110121????0????????????????????????0?00011???1???0?
?0?01???

Sintocephalus_alticeps

110010?11010000?2000001??110000000101100000010111010?010121?0020?1?0?????12103011?0012101
?210??0????????????????????????????????????2????????????????????????????00?11???1????00?01??
?

Kunpania_scopulosa

100010?11010?0??2010001??1101000????????????????????????????????1?0??111111103011?00121?1131
0??0????????????????1111???2101302201?0???????1?00010?101010????????????????1100?0?1?01????????01??
?

Basilodon_woodwardi

110010?1101100002000001??110000001001110000010111010001012110020111010111112203011100121
01?210??0121121?1?1?1101?1?1????1???221?????1???2????????????????????????????????00?11???1???1?01
?01???

Turfanodon_bogdaensis

110010?1101100002110001??1101001211001000000101120101010121100201110??11111210301111?1211
11211?101211210??1011001??00?11?01???0?01?0
???

Turfanodon_jiufengensis

11001011101100002110101??0101001211011001000101120101010?21100201110101111121030?11001211
1121?0101211??0??10?10011111???2101302211111151?11213????11?1??0?0????????001??1??0?01011??01???1?
01??1???

Gordonia_traquairi

110010?11?10000??000001??1101001?1?0?010?00010112010?010?211002011?010?1??1?103?????12101?
?1???0???12??11??1?0?1111???2?0?30221???1?1??121???001??10?0100??0??????????00?00?11???1???1??0??
???

Euptychognathus_bathyrhynchus

110010?1101101102000001??1101001?0?1?1000000101120101010?21100201110101111121030?1???1210
?1210??02211?11??101100?1111???2101302211?1???1???21????????????????????????????1?01011???1???000
?????

Lystrosaurus_hedini

11001011101111102000001??11010000100110001001011001010100211002011101011111210301111?121
010411??02211210??10110011111???210130221101115110121?????1?????1????????????????????1?00011???1???1?
00?0????

Lystrosaurus_maccaigi

110010?11011111?2000001??110100110101110?10010?10010?0100211002011101?11111210301011?1210
10411?02211210??1?1100?1111???210130221??11151??1213???????010100?11?11?0011211110?00011???1???
?01?0????

Lystrosaurus_curvatus

110010?11011111102000001??11010010110111001001011001010100211002011101011111210301011?1210
11211000221121???10010011111????10???221101?1511?12???0001??10101?0???1???001????110?00?11???1???1?
01?0????

Lystrosaurus_declivis

11001011101111102000001??11010010111111001001011001010100211002011101011111210301011?121
01121100022112101110010011111???2101302211011151101213?0??1??1011100?1111110111211110?01011???1?
??1101?0????

Lystrosaurus_murrayi

1100101110111102000001??1101001010110001001011001010100211002011101011111210301011?121
011211?002211211110110001111??210130221101115110121?0001111011100?111??10111211110?01011??1?
??1101?0???

Shansiodon

11001011101100002000001??1101001?1?0011010001011201120101201002111101????1210301?11?1210
1??1?0?0221120?111?110011111??20013022110?0?1??1212?0001??110111?110??1111211?11000011??1??1
?01?0???

Tetragonias_njalilus

11001011101100002000001??110[12]0010100010010001011201120101211002111101011111210301011?1
21010211010?2112111110110011111??210130121101105111121200001001110100?1101111121211?11000011??
1??1?00?0???

Vinceria_andina

110010?11010000?2100001??11020000100?1001100101120111010121100211110??11111??30??11?12101
0211?022?1?0?111?11??1??1????????????????????121????????????????????????????????00?11??1??1?00??
???

Rhinodicynodon_gracile

110010?1101100002000001??110100101100110100010112011201002010021111010????121030?111?1210
1??1?0?022?1????1?0100?1111??210130221??11?1??121?000100101?100??011112????11000011??1??1?
00?????

Acratophorus_argentinensis

11001011101100002110001??110200011100110110110112010?010?21100211110101111121030?111?1211
10211010221220?110100111111??2101?01?1??1?50?112120?0010011101?0??011101?????01000011?01???2
?01?????

Kannemeyeria_simocephalus

110010?1101000002110001??11020000120011011011011211020101211002011101011111210301111?1210
101111102212201??10100111111??210130221101115111121300011001010100?1101110111211111002011?01??
??01?0???

Kannemeyeria_aganosteus

110010?1101000002110101??110200001?00110????????????????????????????11????????1?????????
??02?11?01???2?0?????

Kannemeyeria_lophorhinus

110010?1101000202110101??110200001?00100110110112110201012110?2011101?11111210301?11?1210
1111101022??201??1?000??1111??210130121??110?010121??00??11?110????0????????????02011?01???2?1
0?0???

Dolichuranus_primaevus

110010?1101100002110001??110200001000100110010112110201012010020111010111112103010100121
0106110?02212200??1?1001?1111??2101301211?110?11?121?0000??1100101?????012????11000011?01??
2?00?01??

Sinokannemeyeria

110010?1101000202110001??11020000110?1001101101120101010120100211110111111210301??1?1210
1?211??0221?20?1110100111111??2101301211??0?11?1212000010?1110101?110??0111211?11000011??11??
2?01?0???

Parakannemeyeria

110010?1101100202010101??110200001?0110011011011201010101201002111101011111210301?11?1210
101110?022??2011110100111111??2101?0121??1??11?1213?0001001010100?110111[01]11211??1000011??11?
??2?01?0???

Xiyukannemeyeria_brevirostris

110????11011002?2010001??110200101?011001101101120101010?2010021111010111112??301?11?12??1

0211??022??20?111?000??1111??210???1211??1??11?121???0?1??1110?00?110???0111211?11000?1???11???2?0
1?0????

Rabidosaurus_cristatus

110?10?1101000002110001??110?000?1?0010011?1101?0?1??010?211??2?1110??????12??30101??121?1?
11???0?2????1??1?00?1????????????????????????????????????1????????????????????????00?11?01???2?01?0???
?

Rhadiodromus

110010?1101100002010001??11020000110[01]1001101111120102010?20100201110??1111121030?1?0012
??1??1?11022?220???10110??00?11?01???2?00?
?1???

Wadisasaurus_indicus

110010?11010000?21100[01]1??1102000??0010?001??11011??0??120100201?1010???1???30??11?1210
1??1???022??20???1?10?1?1111??2??130????????11?121200101?01111101???0111111?????1100?011?01?????0
???????

Shaanbeikannemeyeria

110010?1101100002010101??110200[02][01]11001001101101110112010121100211110101111121030111[
01]0121010211?10221220111101001?1111???200130121??111511121?0001??1011100??011101112???1100211
1??01???2?01?01???

Rechnisaurus_cristarhynchus

110010?11011002?2010101??1102002010001001001??1?10102010?2??0?2????????????121030?010012101?
?1???0221220??????0??02?11?01???2?0???1??
?

Uralokannemeyeria_vjuschkovi

110010?11?11002?2??0101???102002???01?0110110111010?010?201?02011101011111???30????12???1
211?022?220???1?100????????????????????????????????22????????????????0????????????0?11???1????01?????
?

Angonisaurus_cruickshanki

110010?11?1100002?00111??1101001???001001100001101111010120100201110??11111???30?1???12101
??110?0221120???1?110?11111???21013012110110011?1213?00100?10?10???0111???????11110111????????0
???????

Ufudocyclops_mukanelai

110?10?1101?00002010?11??1101000?1?0010011000?11011110102201002011101011111210301111?1211
10111?10?211?0???1?1100?1111????1013?12110?????1?21????????????????????????????????10?11?0???1?0??
1????

Zambiasaurus_submersus

110010?11??1??????0011??1?0??????00???10?1100??010220???2?1???0?????????????????????
????????????110????11???2??1?????0????????1?0?111001?01100???011111?????111??11???????????????

Placerias_hesternus

11000??11?000202000001??11100000110?100110110100011101022010120111010??????????????1????0
51110022??20?111?101?11111???200130???10??1?1??121?00111001?0010???011111????1111101????1?02?0
0?????

Moghreberia_nmachouensis

1?000??11010002??010001??102000?1?0??0011?1101000111010220?01201??0?0111112103011???210??
?1??0?221?20????101??1111???2?013012110????0??121????????????????????????????1???00????11???2??1?0?
???

Pentasaurus_goggai

????????????????????????????????10?????1010?????????????????????????????????????
????????????????11???200???10?101????????????00???101????????????111????????????1?????

Stahleckeria_potens

110011?1101100002110111??11010000110010111010?1100101010220100201110101111121030111001211
1011111022112111?10100011111???210130121101110011121310101001110101?1101111111211?010100110?1???
?2?0??01???

Sangusaurus_parringtonii

110010?1101100000010111??01010020110010111001011101020102201002001101?1???1210301111?1210
10111110221121??11100011111???10130121111?100111213????????????????011111????0??13011?0????2?
10?0???

Sangusaurus_sp

110010?110110000?010011???10100001?0?101110?10??????010??????0?1?0??1???121030?111?12101??
1??3?11?0???2?10??????

Eubrachiosaurus_browni

??
??101??1?0010????0????????????10????????????????????

Ischigualastia_jenseni

110010?1101100002110111??110100001100101110110112011201022010020011011111121030??11?1210
10511?10221320?11101000?1111???2101301????1??001?121210100101100101?1101111111211?01011011??1???
2?00??????

Jachaleria_candelariensis

11001011101100002110011??1101001011011011100101120112010220100200110111111210301001?121
010111?102213200??101000??11????????????????????????210010???1???1???011111????????10?11?0????2?0
1?0???

Jachaleria_colorata

??????????????0????????????00??0??0111001011201120102201002011?011?1111??????11?120?1011
1?0?????????0100???111???2?01?0??????????121????????????????????????????0??1?0?????????0?????

Chanaria_platyceps

11001??11011000020?0101??11?2000011001??1100101?2012201022010??10110111???1??030??1??12111
0211??02??12011?1?11??1111???21013?1?110111??11121????????????????????????????????1??10111???1???2?00?
?????

Nov._gen._brevirostris

110010?11011000021?0001??110100101?001001000101120112010?211002111101?1111121030??1??1211
10111?022??2011??00?11???1???2?01??
???

Dinodontosaurus_tener

110010?1101100002010001??110100[01]0110010010001011201120101201002[01]11101011111210300010
0121010111?102211211??10100011111???21013012110[01]1[01]?11?121300001001100101?1101110121211?10?0
0[0 1]11?01???2?01??1???

Lisowicia_bojani

????????????2???0??1???1?0?0????????1111101?0??12010??1??????1????????????????????
?1?120?10??101??1????????????????1101112?10?010001000101???0001111?????1????????????????1?????

Woznikella_triradiata

110010?11??1?0?0????????????????1??00??10??????01????????????????????????????????
????????????1111???210130????0?1101?11?1?000100100?1??????11?????110?0001????????????

Argodicynodon_boreni

??????????0020???0?1??11?0000?????0111011011[02]01110102201012011?0????????????????
?????0221220????0010?1111???2001301211011101?11?1?000100100?1??????11?????110?00?0???1?????1?
?????

ANEXO V. FIGURAS SUPLEMENTARIAS (CONSENSO ESTRICTO DE CADA VALOR DE K)

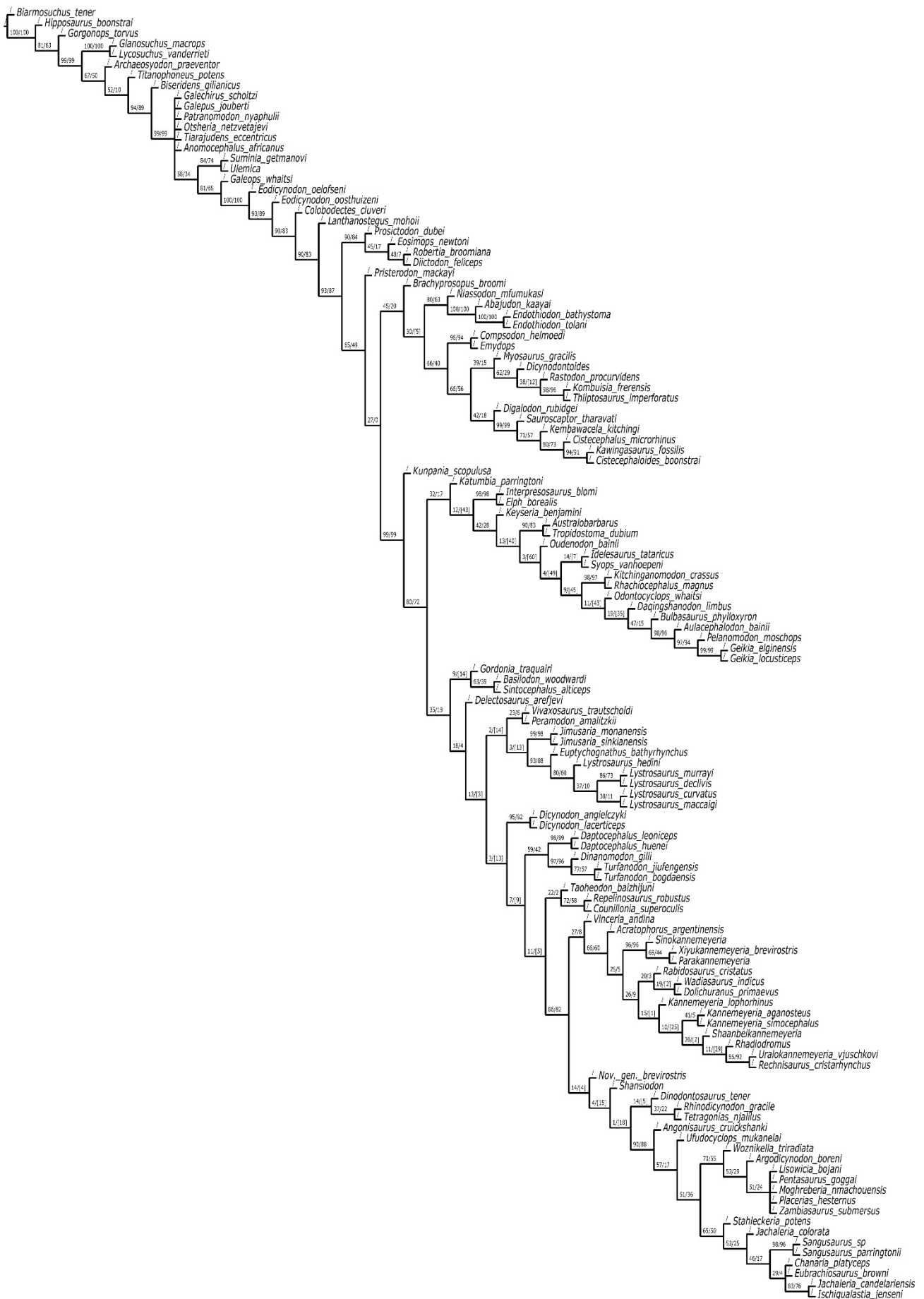


Fig. A1. Consenso estricto de los 28 AMP recuperados en el análisis bajo constante de concavidad ($k = 7$). Los números en los nodos representan, de arriba hacia abajo, las frecuencias de remuestreo simétrico absoluto y de GC.

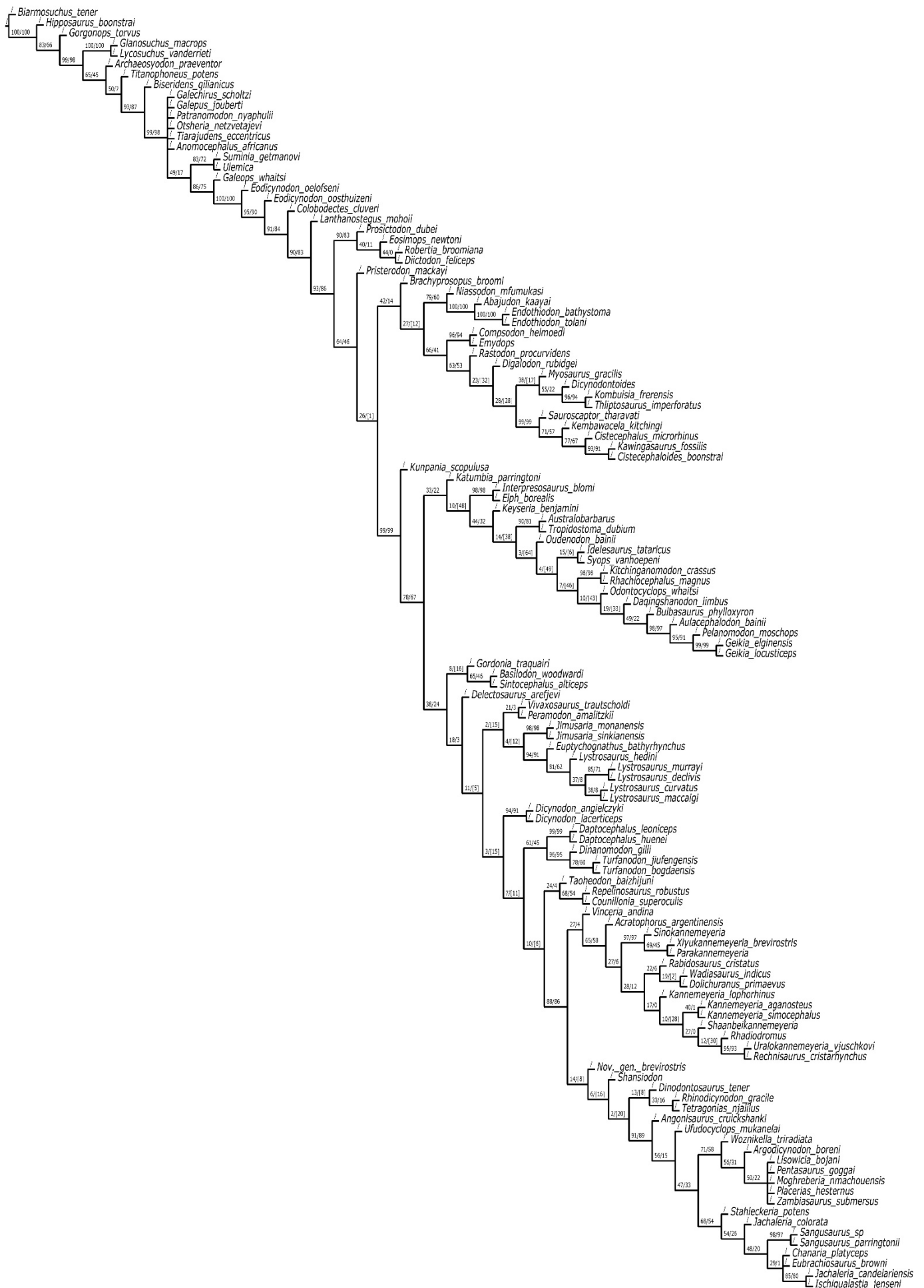


Fig. A2. Consenso estricto de los 28 AMP recuperados en el análisis bajo constante de concavidad (k) = 8. Para referencias, ver Fig. A1.



Fig. A3. Consenso estricto de los 5 AMP recuperados en el análisis bajo constante de concavidad ($k = 9$). Para referencias, ver Fig. A1.



Fig. A4. Consenso estricto de los 5 AMP recuperados en el análisis bajo constante de concavidad ($k = 10$). Para referencias, ver Fig. A1.

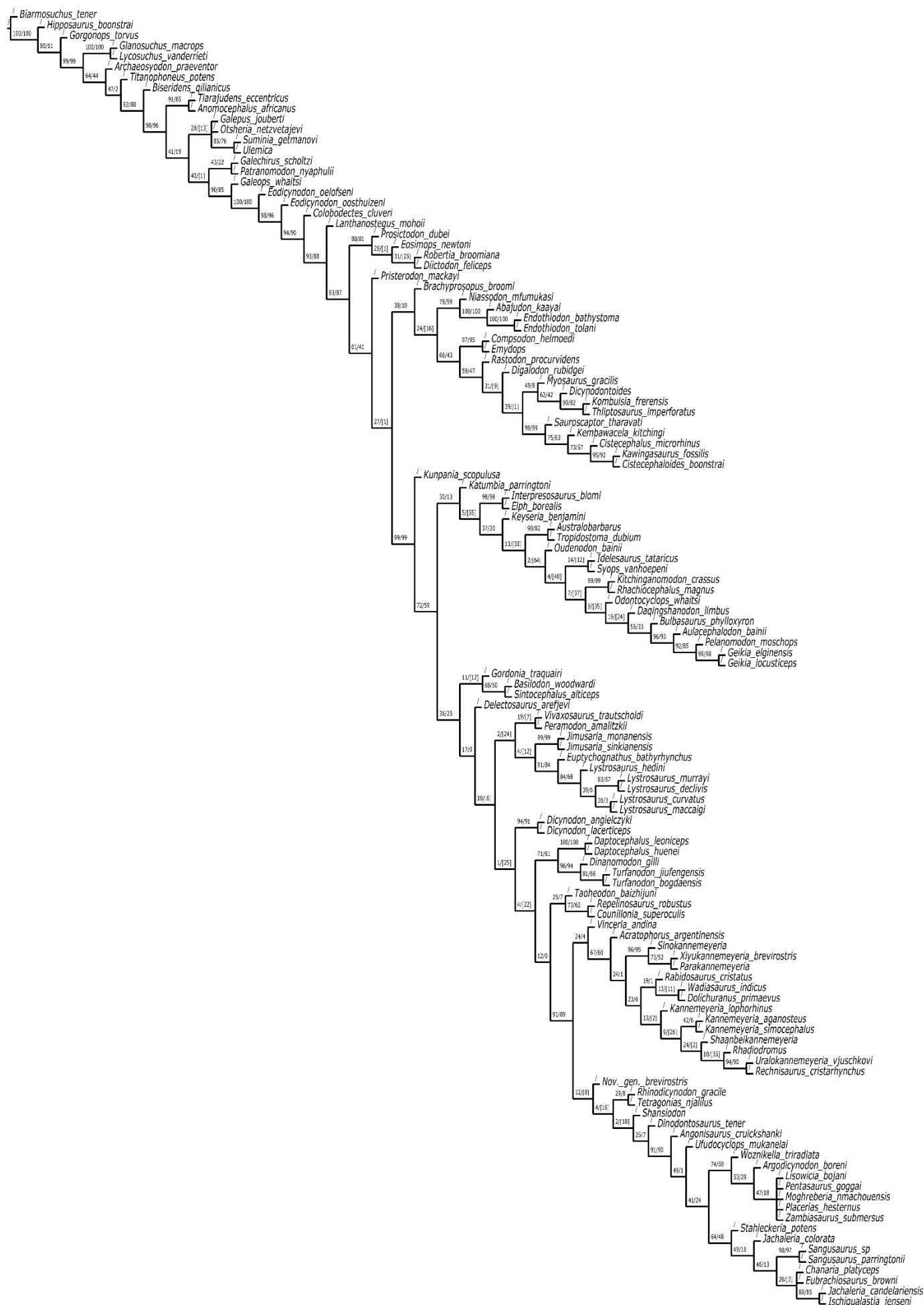


Fig. A5. Consenso estricto de los 5 AMP recuperados en el análisis bajo constante de concavidad ($k = 11$). Para referencias, ver Fig. A1.

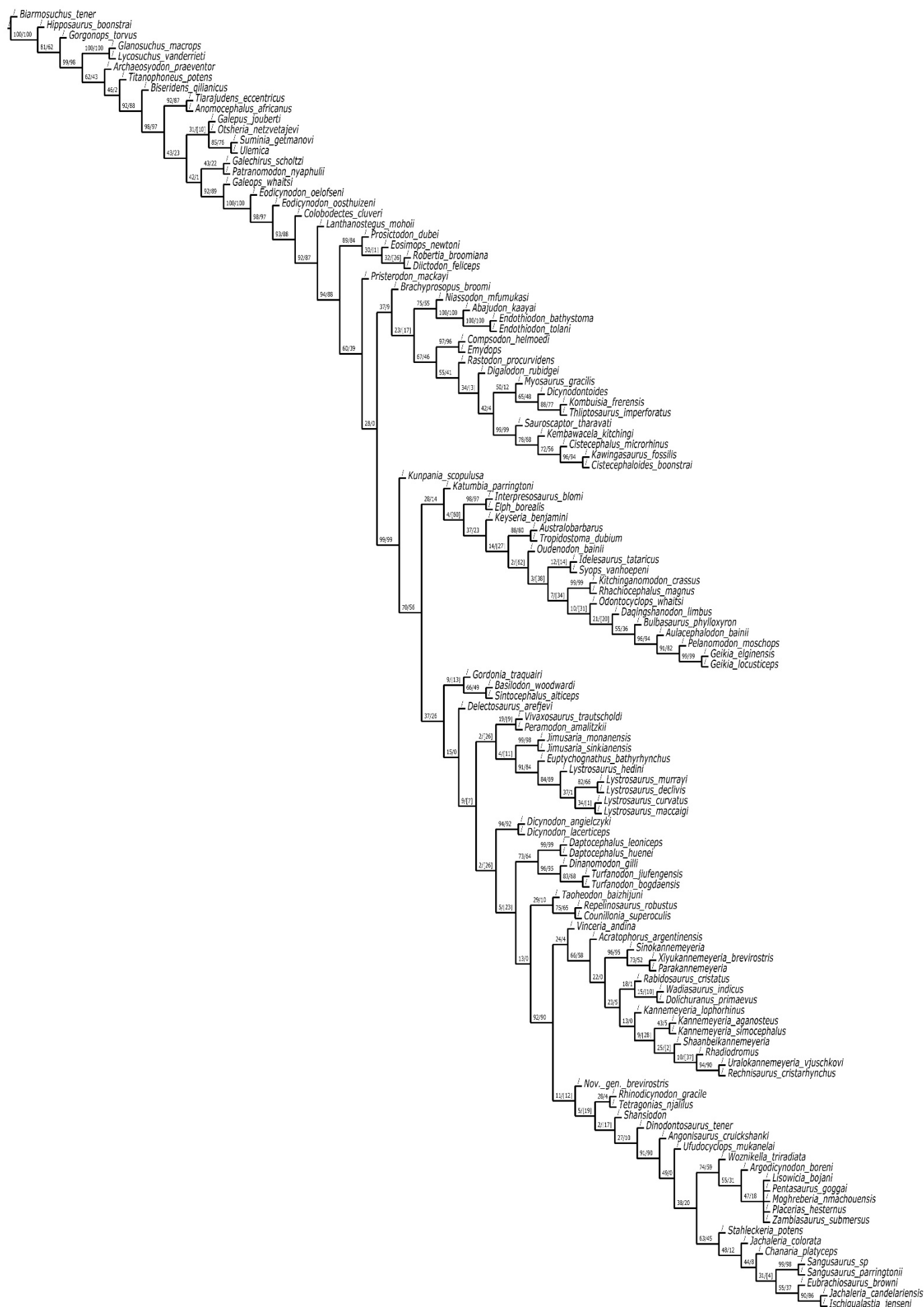


Fig. A6. Consenso estricto de los 5 AMP recuperados en el análisis bajo constante de concavidad (k) = 12. Para referencias, ver Fig. A1.

