



UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS

TAXONOMÍA, SISTEMÁTICA Y
PALEOBIOGEOGRAFÍA DE LOS
CROCODYLIFORMES DE LA FORMACIÓN
OCOZOCOAUTLA (MAASTRICHTIANO,
CRETÁCICO SUPERIOR), CHIAPAS,
MÉXICO

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA

GERARDO FABIO CARBOT CHANONA

DIRECTOR:

Dr. Eduardo E. Espinoza Medinilla
Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

CO-DIRECTOR:

Dra. Ángela Delgado Buscalioni
Universidad Autónoma de Madrid

ASESOR:

Dr. Sergio López Mendoza
Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas





UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

SECRETARÍA ACADÉMICA
COORDINACIÓN DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO



Tuxtla Gutiérrez, Chiapas
31 de marzo de 2014
Oficio No. DIP-188/2014

C. Gerardo Fabio Carbot Chanona
Candidato al Grado de
Maestro en Ciencias Biológicas
P r e s e n t e.


En virtud de que se me ha hecho llegar por escrito la opinión favorable de la Comisión Revisora que analizó su trabajo de tesis denominado **“Taxonomía, sistemática y paleobiogeografía de los Crocodyliformes de la Formación Ocozocoautla (Maastrichtiano, Cretácico Superior), Chiapas, México”**, elaborado y que dicho trabajo cumple con los criterios metodológicos y de contenido, esta Dirección a mi cargo le **autoriza la impresión** del documento mencionado, para la defensa oral del mismo, en el examen que usted sustentará para obtener el Grado de Maestro en Ciencias Biológicas. Se le pide observar las características normativas que debe tener el documento impreso y entregar en esta Dirección un tanto empastado del mismo.

Atentamente

“Por la Cultura de mi Raza”


Dra. María Adelina Schlie Guzmán

Directora.


DIRECCIÓN DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

C.c.p. Expediente

ÍNDICE

Dedicatoria	vi
Agradecimientos	vii
Resumen	vii
I. Introducción	1
1.1 El Mesozoico en Chiapas	1
1.2 Generalidades de Crocodyliformes	2
1.3 Registro de Crocodyliformes mesozoicos en México.....	3
1.4 Justificación	8
1.5 Hipótesis.....	8
1.6 Objetivos	9
1.6.1 Objetivo general.....	9
1.6.2 Objetivos particulares	9
II. Área de estudio	10
2.1 Localización.....	10
2.2 Geología y litología.....	10
2.2.1 Localidad Tortugas.	10
2.2.2 Localidad Tortuga Gigante	11
2.3 Fósiles y edad del depósito	11
III. Material y método	16
3.1 Material	16
3.2 Recolecta.....	16
3.3 Preparación del material.....	18
3.3.1 Método mecánico.....	18
3.3.2 Método químico	18
3.4 Identificación osteológica y toma de datos merísticos.....	19
3.5 Análisis filogenético	20
3.6 Arreglo taxonómico	21
3.7 Análisis de Parsimonia de Endemismos	25
IV. Resultados	27
4.1 Sistemática paleontológica: Gaviaoloidea	27
4.2 Descripción y comparación: Gaviaoloidea	27
4.2.1 Diagnósis.....	27

4.2.2 Material	27
4.2.3 Localidad y horizonte	28
4.2.4 Aspecto general del cráneo	28
4.2.5 Región rostral.....	28
4.2.6 Tabla craneal	30
4.2.7 Región temporal.....	31
4.2.8 Paladar.....	31
4.2.9 Basicráneo.....	32
4.2.10 Mandíbula	32
4.2.11 Esqueleto axial	45
4.2.12 Cintura pectoral y esqueleto apendicular anterior.....	48
4.2.13 Cintura pélvica y esqueleto apendicular posterior	48
4.2.14 Osteodermos dorsales	50
4.3 Sistemática paleontológica: Dyrosauridae	52
4.4 Descripción y comparación: Dyrosauridae	52
4.4.1 Diagnósis.....	52
4.4.2 Material	52
4.4.3. Localidad y horizonte	52
4.4.4 Aspecto general.....	52
4.4.5 Mandíbula	52
4.4.6 Dientes	53
4.4.7 Húmero	53
4.4.8 Fémur	54
4.4.9 Vértebras	54
4.5 Resultados del análisis filogenético	63
V. Discusión.....	66
5.1 Taxonomía y sistemática.....	66
5.2 Paleobiogeografía.....	68
5.3 Paleoambiente y paleoecología	75
5.3.1 Interpretación paleoambiental.....	75
5.3.2 Paleoecología	77
VI. Conclusiones	79
VII. Literatura citada.....	80
VIII. Anexos.....	95

Anexo 1. Generalidades anatómicas del esqueleto de Crocodyliformes.....	95
Anexo 2. Lista de caracteres usados en el análisis filogenético de IHNFG-2915.....	98
Anexo 3. Codificación de los caracteres morfológicos de IHNFG-2915 y taxones usados en su análisis filogenético	110
Anexo 4. Especies válidas de Gavialoidea reportados en la literatura.....	123
Anexo 5. Lista de caracteres usados en el análisis filogenético de IHNFG-2732.....	124
Anexo 6. Codificación de los caracteres morfológicos de IHNFG-2732 y taxones usados en su análisis filogenético	126
Anexo 7. Especies válidas de Dyrosauridae reportados en la literatura.....	128
Anexo 8. Abreviaturas utilizadas	129
Anexo 9. Datos usados para la correlación longitud total-longitud femoral.....	132

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Matriz de localidades vs taxones	26
Cuadro 2. Medidas del cráneo de IHNFG-2915.....	44
Cuadro 3. Relación de las proporciones en el cráneo de IHNFG-2915.....	45
Cuadro 4. Medidas de las vértebras de IHNFG-2915	46
Cuadro 5. Medidas de los elementos postcraneales de IHNFG-2915	50
Cuadro 6. Medidas de las vértebras de IHNFG-2732	61
Cuadro 7. Medidas comparativas de los elementos postcraneales de IHNFG-2732	62
Cuadro 8. Longitud total estimada de especies de Dyrosauridae	62

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Localidades con Crocodyliformes mesozoicos en México.....	7
Figura 2. Localización del área de estudio	13
Figura 3. Columna estratigráfica generalizada de la Formación Ocozocoautla.....	14
Figura 4. Columna estratigráfica de la localidad Tortugas.....	15
Figura 5. Panorámica de la localidad Tortugas	17
Figura 6. Extracción del ejemplar IHNFG-2915	17
Figura 7. Esquema medidas del cráneo (dorsal).....	22
Figura 8. Esquema medidas del cráneo (ventral)	23
Figura 9. Esquema medidas de la mandíbula	24
Figura 10. Esquema medidas de las vértebras.....	24
Figura 11. Esquema medidas para los huesos apendiculares	25

Figura 12. Cráneo de IHNFG-2915. Vista dorsal.....	33
Figura 13. Esquema del cráneo de IHNFG-2915. Vista dorsal.....	34
Figura 14. Cráneo de IHNFG-2915. Vista ventral.....	35
Figura 15. Esquema del cráneo de IHNFG-2915. Vista ventral.....	36
Figura 16. Comparación premaxila-maxilares. Vista ventral.....	37
Figura 17. Detalle de la premaxila de IHNFG-2915.....	37
Figura 18. Detalle de la tabla craneal de IHNFG-2915.....	38
Figura 19. Comparación de la tabla craneal de gavialoides.....	39
Figura 20. Detalle de la región temporal de IHNFG-2915.....	39
Figura 21. Detalle de la región palatal de IHNFG-2915.....	40
Figura 22. Basicráneo de IHNFG-2915.....	41
Figura 23. Mandíbula de IHNFG-2915.....	42
Figura 24. Esquema de la mandíbula de IHNFG-2915.....	42
Figura 25. Comparación de la fenestra mandibular externa.....	43
Figura 26. Vértebras de IHNFG-2915.....	47
Figura 27. Elementos apendiculares de IHNFG-2915.....	49
Figura 28. Osteodermos de IHNFG-2915.....	51
Figura 29. Mandíbula de IHNFG-2732.....	56
Figura 30 Dientes de IHNFG-2732.....	56
Figura 31. Húmero de IHNFG-2732.....	57
Figura 32. Fémur de IHNFG-2732.....	58
Figura 33. Esquema comparativo del fémur de Dyrosauridae.....	59
Figura 34. Vértebras de IHNFG-2732.....	60
Figura 35. Cálculo de la longitud total de IHNFG-2732.....	61
Figura 36. Relación filogenética de IHNFG-2915.....	64
Figura 37. Relación filogenética de IHNFG-2732.....	65
Figura 38. Distribución de Dyrosauridae en el Cretácico tardío.....	73
Figura 39. Distribución de Gavialoidea en el Cretácico tardío.....	74
Figura 40. Dendograma de similitud y cladograma de endemismos.....	74
Figura 41. Propuesta de zonas biogeográficas marinas durante el Maastrichtiano.....	75

DEDICATORIA

Dedico esta tesis a mi mamá, Yolanda Chanona de Carbot (q.e.p.d.) y mi papá, Mardoqueo Carbot Trujillo, quienes con su cariño y apoyo incondicional me formaron como persona y profesionalista. A mis hermanos Sergio y Daniel, con quienes he compartido experiencias de vida, y a toda mi familia, quienes confiaron en mí y me apoyaron en todo momento.

AGRADECIMIENTOS

A los miembros de mi comité tutorial, Dr. Eduardo Espinoza Medinilla, Dr. Sergio López, Dr. Gustavo Rivera Velázquez y muy especialmente a la Dra. Angela Delgado Buscalioni, quienes además de compartirme sus conocimientos, me han brindado su amistad.

Al Dr. Miguel Ángel Farrera y a todos los catedráticos que hicieron posible el desarrollo del programa de la Maestría en Ciencias Biológicas.

A los M. en C. Manuel Javier Avendaño Gil y M. en C. Froilán Esquinca Cano, quienes creyeron en mí y me dieron la oportunidad de ser parte del área de paleontología cuando esta estaba en formación, fortaleciendo así mi desarrollo personal y profesional.

A mis amigos y colegas paleontólogos Marco, Bruno, Luis, Claudia y Jesús por las experiencias y aprendizajes compartidos.

Al Dr. Víctor Hugo Reynoso, Dra. Marisol Montellano Ballesteros y Dr. Ismael Ferrusquía Villafranca, quienes fueron pilar importante en mi formación como paleontólogo de vertebrados.

Al Dr. Christopher A. Brochu, de la Universidad de Iowa, quien compartió conocimientos, bibliografía, fotografías de gaviales y matriz de datos, además de su amistad, indispensables en el desarrollo de este trabajo.

Al Dr. Alexander Hastings, de la Universidad de Florida, por proporcionarme fotografías de ejemplares de Dyrosauridae para propósitos comparativos.

A Francis Pimentel y Roger Pimentel quienes participaron en la recolecta del material descrito en esta tesis.

Al Dr. Francisco Vega Vera y a Dra. Marisol Montellano Ballesteros, del Instituto de Geología de la UNAM; Biol. Rubén Guzmán Gutiérrez, del Museo de Aguascalientes; Dra. Zulma Gasparini, del Museo de La Plata, Argentina; Dr. Carlos Roberto A. Candeiro, de la Universidad Federal de Uberlândia, Brasil y a todos los colegas que forman parte de la comunidad Wikipaleo, por su invaluable ayuda en la recopilación bibliográfica, sin la cual no hubiera sido posible realizar este trabajo.

RESUMEN

Chiapas es uno de los estados con más riqueza fosilífera en México, ya que en su territorio se encuentran gran cantidad de fósiles de animales y plantas que dan testimonio de la gran diversidad biológica que esta región ha tenido desde millones de años atrás. La edad geológica más representada en Chiapas es el Mesozoico. Los afloramientos mejor estudiados son los de la Formación Ocozocoautla, de edad Maastrichtiano (Cretácico Superior), en el municipio de Ocozocoautla de Espinosa. Para esta localidad se han descrito gran cantidad de invertebrados marinos, peces, tiburones y rayas. No obstante, la fauna de vertebrados terrestres ha sido pobremente estudiada a pesar de que incluye algunos restos de tortugas, cocodrilos y dinosaurio. Con este proyecto de investigación se amplió el estudio de los restos de vertebrados encontrados en la Formación Ocozocoautla, siendo el grupo de interés el de los cocodrilos (Crocodyliformes).

Los resultados obtenidos permitieron reconocer la existencia de dos taxones de Crocodyliformes en la Formación Ocozocoautla. El ejemplar con número de catálogo IHNFG-2915 es determinado como un Gavialoidea debido a que el axis tiene hipapófisis bifurcada, reborde en la cara medial del yugal, vértebras procélicas, coanas pterigoidales, dentario lineal, dientes maxilares homodontos y narinas proyectadas dorsalmente. Sin embargo, difiere del resto de los miembros del grupo en la siguiente combinación de caracteres morfológicos: contacto ventral premaxila-maxilar en forma de “V” con el ápice a la altura del segundo diente maxilar (autopomorfía); segundo y tercer alveolos premaxilares casi confluentes; 21 dientes maxilares; separación de los alveolos maxilares del 1 al 10 más amplia que la presente en los alveolos maxilares 11-21; fosa supratemporal con el 40% del ancho total de la tabla craneal; borde medial de la fosa supratemporal casi recta; barra interfenestral delgada; fenestra mandibular externa de mediano tamaño. La combinación de caracteres plesiomórficos y sinapomórficos permite sustentar que IHNFG-2915 es un género y especie nueva dentro del clado Gavialoidea.

El ejemplar con número de catálogo IHNFG-2732 es determinado como un Dyrosauridae principalmente por la forma de reloj de arena de la vértebra dorsal en vista ventral y por la longitud total del húmero, el cual es casi el 90% de la longitud total del fémur. Difiere del resto de los miembros del grupo en la siguiente combinación de caracteres morfológicos: dientes cónicos y robustos con el ápice obtuso; fémur con el

cóndilo articular inclinado 45° con respecto al eje central y cóndilo lateral de menor tamaño y menos prominente (autopomorfía); húmero de forma más sigmoidal que en *Congosaurus*, *Hyposaurus* y *Dyrosaurus* y con una depresión en forma de surco en la cara craneal (autopomorfía). La combinación de caracteres y la presencia de autopomorfias permiten afirmar que IHNFG-2732 es un género y especie nueva dentro de Dyrosauridae.

El análisis filogenético de IHNFG-2915 lo ubicó en una posición intermedia entre los toracosaurios *Eothoracosaurus* y *Thoracosaurus* y los gaviales basales *Argochampsia* y *Eosuchus*. Lo anterior es soportado por la combinación de caracteres plesiomórficos (foramen incisivo grande; 21 dientes maxilares; proceso frontal largo) que comparte con los toracosaurios y caracteres sinapomórficos (fenestra mandibular externa amplia; fosa supratemporal semioval en forma de D; sutura frontoparietal que no separa al postorbital y al laterosfenoides) que comparte con los gaviales modernos, indican que este ejemplar es una forma transicional entre ambos grupos. Por el contrario, el análisis cladístico de IHNFG-2732 no pudo ser resuelto satisfactoriamente, debido a que en las matrices de datos existentes sólo se encuentran codificados caracteres morfológicos del cráneo y mandíbula. Como consecuencia, el ejemplar de dyrosaurido descrito en este trabajo no pudo ser debidamente codificado y por ende sus relaciones filogenéticas no pudieron resolverse.

Ambos taxones, Gavialoidea y Dyrosauridae, se reportan por primera vez para México y amplían el rango geográfico de estos grupos. Es importante mencionar que Dyrosauridae se reporta por segunda vez para toda América del Norte y Gavialoidea representa el registro más sureño para América del Norte durante el Cretácico tardío. Adicionalmente, el análisis de parsimonia de endemismos dio como resultado la existencia de una nueva provincia biogeográfica marina en el sur de México que tiene una estrecha relación con América del Sur. Esta provincia es nombrada informalmente como provincia marina Atlanto-Patagónica.

La existencia de dos taxones de cocodrilos en la misma localidad, sugiere una interacción simpátrica, pero separados ecomorfológicamente. Por otro lado, la presencia de estos cocodrilos evidencia que las condiciones ambientales para la región central de Chiapas al final del Cretácico fueron de tipo estuarinas o litorales con clima tropical.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 El Mesozoico en Chiapas

En México se encuentran un sin número de zonas fosilíferas que datan del Mesozoico. En Chiapas casi el 40% de las rocas que afloran corresponden a ese periodo, con edades que van del Jurásico temprano hasta el Cretácico tardío (Müllerried, 1982). Chiapas es uno de los estados con más riqueza fosilífera en México, ya que en su territorio se encuentran gran cantidad de fósiles de animales y plantas que dan testimonio de la gran diversidad biológica que esta región ha tenido desde millones de años atrás, resultado de la inmensa variedad de ecosistemas que han existido a lo largo de millones de años como consecuencia de la dinámica geológica a la que ha estado expuesta (García-Barrera *et al.*, 2011; Carbot-Chanona, 2013). Esta diversidad de ecosistemas, ha sido factor importante para que Chiapas, desde sus orígenes geológicos, sea una región megadiversa (Carbot-Chanona, 2013).

Existen localidades bien documentadas en Chiapas que datan del Mesozoico. Entre las más importantes se encuentran la localidad llamada El Embalse, en el municipio de La Concordia, que data del Triásico Superior-Jurásico Inferior, de donde se han recolectado astillas de hueso, que presumiblemente podrían pertenecer a dinosaurios (Carbot-Chanona y Avendaño-Gil, 2002). Las localidades El Espinal y El Chango datan del Cenomaniano y se localizan en el municipio de Ocozocoautla. En estas localidades afloran secuencias de calizas margosas estratificadas en láminas delgadas que se depositaron en el fondo de lagunas costeras. De estas localidades han sido rescatados una gran cantidad de fósiles de plantas, crustáceos y peces, algunos de los cuales representan taxones nuevos (Vega *et al.*, 2007; Alvarado-Ortega y Than-Marchese, 2012, 2013; González-Ramírez *et al.*, 2013; Guerrero-Marquez *et al.*, 2013; Hyžný *et al.*, 2013).

Las localidades mejor estudiadas se ubican en la Formación Ocozocoautla, de edad Maastrichtiano, en el municipio de Ocozocoautla de Espinosa. Para esta localidad se han descrito una gran cantidad de invertebrados marinos (foraminíferos, corales, inocerámidos, ostrácodos, cangrejos, rudistas, gasterópodos), así como algunos peces, tiburones y rayas que tienen una estrecha relación con la región sureste de E.U.A., Centroamérica, la zona occidental de Europa, Asia y África (Alencáster, 1971; García-Barrera *et al.*, 1998; González-Barba *et al.*,

2001; Vega *et al.*, 2001; Filkorn *et al.*, 2005; Alencáster y Omaña, 2006; Pucket *et al.*, 2010). Por el contrario, la fauna de vertebrados terrestres ha sido pobremente estudiada a pesar de que incluye algunos restos de tortugas, cocodrilos y un diente de dinosaurio asignado al maniraptoriforme *Richardoestesia isosceles* (Carbot-Chanona y Rivera-Sylva, 2011).

Con este estudio se amplió el conocimiento de los restos de vertebrados encontrados en la Formación Ocozocoautla, siendo el grupo de interés el de los cocodrilos (Crocodyliformes). Se identificaron taxonómicamente, se construyeron sus afinidades filogenéticas mediante el análisis de caracteres y se establecieron sus relaciones paleobiogeográficas.

1.2. Generalidades de Crocodyliformes

Crocodyliformes incluye a las formas vivientes y extintas de cocodrilos. Este taxón antiguamente era nombrado Crocodylia, nombre que actualmente está restringido para el grupo-corona que incluye a las formas vivientes y sus parientes más cercanos (Benton y Clark, 1988). Crocodyliformes fue más diverso en el Mesozoico que en el presente e incluyó formas marinas, anfibias y totalmente terrestres.

Crocodyliformes se define por varias sinapomorfias, incluyendo otoccipitales que contactan la parte ventromedial del cuadrado que encierra la arteria carótida y forma el pasaje para los nervios craneales IX-XI; proceso del basipterigoides pequeño; pterigoides que se extiende dorsalmente para formar el borde ventrolateral del foramen trigeminal; fenestra anteorbital más pequeña que las órbitas; coracoide expandido anteroposteriormente con el margen anterior cóncavo; dos palpebrales grandes; superficie del margen dorsal de la escápula plana (Benton y Clark, 1988).

Tradicionalmente, este grupo incluía a los grupos parafiléticos llamados “Protosuchia” y “Mesosuchia”, y al grupo monofilético Eusuchia (Clark, 1994). Estudios filogenéticos recientes muestran que los “protosuquios” forman un grupo hermano de Mesoeucrocodylia, el cual incluye “mesosuquios” y eusuquios. Los crocodyliformes más

primitivos (“protosuquios”) primero aparecieron en el Triásico tardío e incluyen formas terrestres con largas patas y esqueletos ligeros. Algunos “protosuquios” persistieron hasta el Cretácico, aunque ya habían sido remplazados ampliamente por los mesoeucrocodilios al final del Jurásico Medio (Benton y Clark, 1988; Clark, 2011). El incremento en las últimas décadas de nuevos taxones del Mesozoico de Asia (China y Mongolia), África y América del Sur (Brasil y Argentina) ha arrojado nueva luz en el entendimiento de la interrelación de los Crocodyliformes basales y los mesoeucrocodilios (Pol y Norell, 2004; Fiorelli y Calvo, 2007). No obstante, varios aspectos de la filogenia de los mesoeucrocodilios no son claros. Muchos mesoeucrocodilios parecen pertenecer tanto a Notosuchia como a Neosuchia. Los notosuquios tienen principalmente distribución en Gondwana, y varios parecen haber sido de hábitos más terrestres que los cocodrilos vivientes. Los neosuquios incluyen un amplio rango de formas, que comprenden tanto formas longirostras (Dyrosauridae, Pholidosauridae) y otras que recuerdan a los cocodrilos vivientes, tal como los goniofolíidos. Pocos grupos son filogenéticamente problemáticos, tal como los thalatosuquios marinos y algunas formas terrestres de Gondwana que podrían ser notosuquios o neosuquios basales, tal como los peirosauridos (Serenó y Larsson, 2009; Turner y Sertich, 2010).

Eusuchia incluye a los “cocodrilos modernos”, y se caracterizan por tener vértebras procélicas y coanas encerradas completamente por el pterigoides (Huxley, 1875). En este grupo están incluidos los hylaeocampsidos, aegyptosuquidos, estomatosuquidos, borealosuquidos, pristicampsidos, Gavialoidea, Alligatorioidea y Crocodyloidea. Los eusuquios aparecieron en el Cretácico Temprano y existen hasta el presente, mientras que el grupo-corona Crocodylia apareció en el Cretácico Tardío (Clark y Norell, 1992; Brochu, 2003, 2011; Ösi *et al.*, 2007; Buscalioni *et al.*, 2011; Holliday y Gardner, 2012).

1.3 Registro de Crocodyliformes mesozoicos en México

Los registros de cocodrilianos mesozoicos en México son escasos, y se han reportado ejemplares principalmente de rocas del Jurásico Inferior y Medio, y del Cretácico Inferior y Superior del norte y centro del país (Figura 1). A continuación, se presenta de forma cronológica el registro documental que se tiene hasta ahora de Crocodyliformes mesozoicos en México,

adicionando información a la reciente compilación y revisión realizada por Carbot-Chanona (2014).

El primer registro documentado de un cocodriliforme mesozoico en México fue realizado por Lillegraven (1976), quien mencionó la presencia de un aligátor en la Formación El Gallo, en Baja California.

Ferrusquía-Villafranca y Comas-Rodríguez (1988), describieron un *Thalattosuchia* indeterminado, proveniente del municipio Huajuapán de León, en la Mixteca Oaxaqueña, con una edad atribuible al Cretácico Inferior.

Lucas y González-León (1993) mencionaron restos de cocodriliformes eusuquios provenientes de la Formación Corral de Enmedio y de la Formación Lomas Coloradas, ambas del Grupo Cabullona (Campaniano-Maastrichtiano) al noreste de Sonora.

Clark *et al.* (1998) reportaron dos cocodrilomorfos como parte de la fauna de vertebrados de la Formación La Boca (Jurásico temprano), en el Cañón El Huizachal, Tamaulipas. Estos autores asignaron los ejemplares al clado *Metasuchia*, no obstante, Carbot-Chanona (2014) refiere el material como *Protosuchia* debido a que posee fenestra anterorbital y un escamoso lateralmente expandido, tal como se observa en los protosuquios *Protosuchus haughtoni* (Gow, 2000) y *Gobiosuchus kielanae* (Osmólska *et al.*, 1997).

Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz (1998) describieron los restos de vertebrados fósiles provenientes de la localidad Pelillal, en la Formación Cerro del Pueblo (Campaniano), Coahuila. En dicho reporte se mencionan los restos de dos cocodriliformes, un *Goniopholididae* y un *Eusuchia* indeterminado.

Reynoso *et al.* (2000) mencionaron el hallazgo de dos cocodrilos de la misma especie, conservados casi en su totalidad, en Cantera Tlayúa (Albiano, Cretácico Inferior), Puebla. El estudio preliminar de los ejemplares arrojó similitudes con el género *Crocodyleimus*, del Jurásico Superior de Canjuers, Francia. Sin embargo, la descripción reciente de los ejemplares

dio como resultado que pertenecen a un género y especie nueva dentro de Goniopholididae (Reynoso, com. pers.).

Frey *et al.* (2002) describieron una nueva especie de cocodrilo Thalattosuchia, *Geosaurus vignaudi* (= *Cricosaurus vignaudi*), basados en un cráneo y algunas vértebras cervicales, rescatados de la Formación La Pimienta (Tithoniano Medio), cerca de Mazatepec, en Puebla.

Brown *et al.* (2004) reportaron por primera vez al cocodrilo gigante *Deinosuchus* cf. *riograndensis* proveniente de la Formación San Carlos, al sur de Ojinaga y la Formación Agujas (Campaniano-Maastrichtiano), al este de Manuel Benavides, en Chihuahua.

Buchy *et al.* (2006a) reportaron restos de cocodrilos thalatosuquios asociados a plesiosaurios e ictiosaurios provenientes de la Formación La Caja (Kimmeridgiano), en Aramberri, y de la Formación La Casita (Kimmeridgiano), que aflora en los municipios de Galeana e Iturbide, en el estado de Nuevo León. En ese mismo año, Buchy *et al.* (2006b) describieron una nueva especie de Thalattosuchia, *Geosaurus saltillense* (= *Cricosaurus saltillensis*), para el Jurásico Superior (Tithoniano) de Coahuila, México, basados en parte del cráneo y algunos huesos postcraneales.

Buchy (2008), reportó al cocodrilo thalatosuquio cf. *Dakosaurus*, con base en un fragmento del maxilar con algunos dientes y un fragmento de la porción interorbital provenientes de La Formación La Casita (Kimmeridgiano, Jurásico Superior), en Coahuila.

Monroy Mujica (2009), reportó con base en dientes aislados provenientes de la Formación Aguja, municipio de Ocampo, al noroeste de Coahuila, a *Goniopholis* sp. y a los aligatóridos *Deinosuchus riograndensis* y *Brachychampsia montana*. No obstante, la validez de *Goniopholis* y *Brachychampsia* es puesta en duda por Carbot-Chanona (2014).

Rivera-Sylva *et al.* (2011) describieron material dental y postcraneal de *Deinosuchus riograndensis* procedente de la localidad La Salada, en la Formación Aguja, al oeste de Coahuila.

Barrientos Lara *et al.* (2013) reportaron material de cocodrilos recolectado en la Formación Sabinal, en la Cuenca de Tlaxiaco (Kimmeridgiano-Tithoniano, Jurásico Superior). Este material ha sido preliminarmente determinado como *Metriorhynchinae*.

Cadena Rangel *et al.* (2013) documentaron la presencia de *Cricosaurus vignaudi* en el Grupo Tecoyunca (Jurásico Medio), Guerrero, basados en un cráneo bien conservado. Este ejemplar representa al cocodrilo metriorrínquido más antiguo en México.

Brochu *et al.* (2013) reportaron restos de un aligatrido proveniente de la Formación El Gallo (Campaniano), Baja California. El ejemplar posee caracteres que lo posicionan como un miembro basal dentro de *Alligatoidea*.

Buchy *et al.* (2013) describieron restos craneales, mandibulares y algunas vértebras de un nuevo ejemplar de *Cricosaurus saltillensis* colectado en la Formación La Caja, cerca de Gómez Farías, en el municipio de Saltillo, Coahuila.

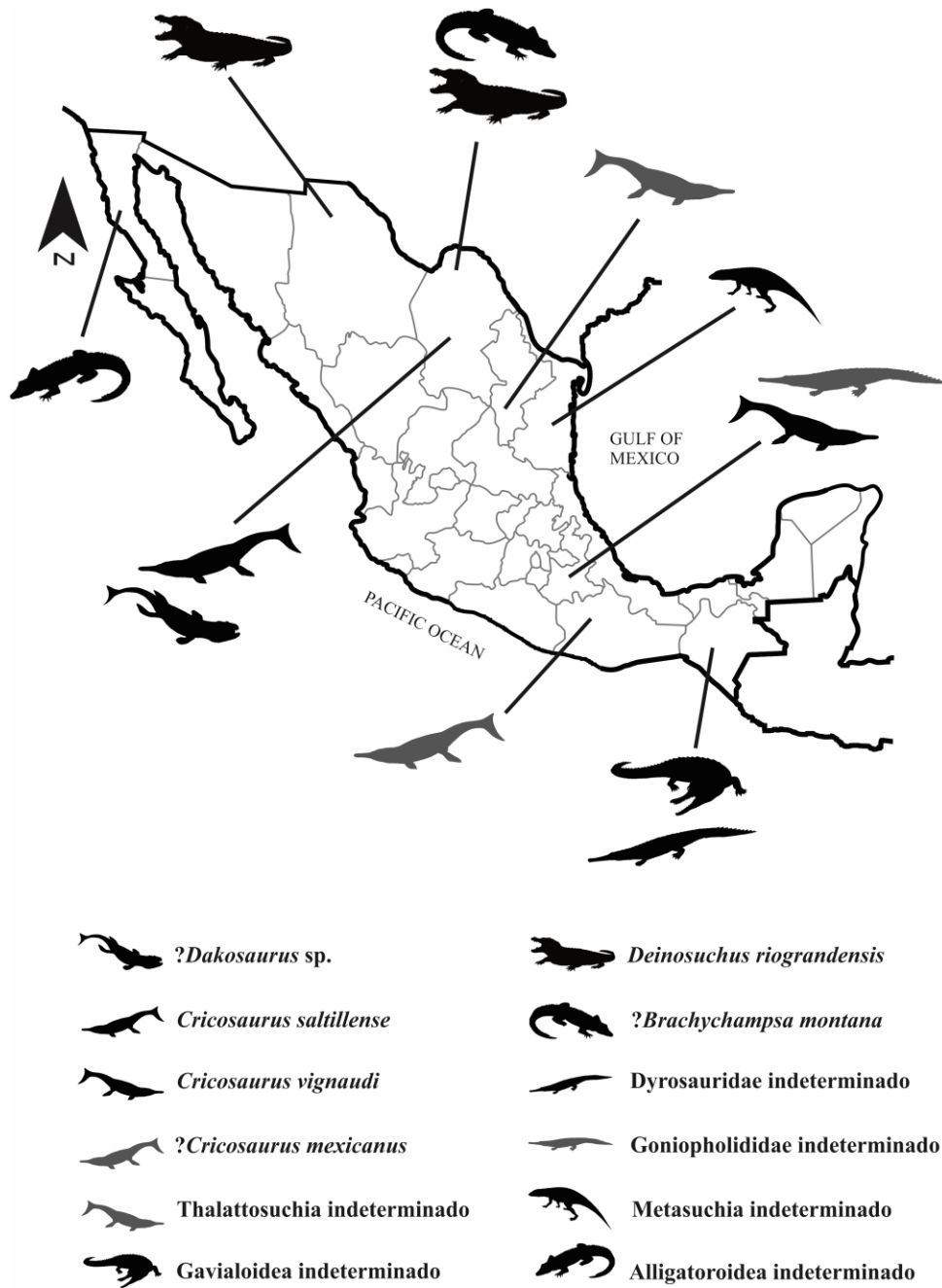


Figura 1. Registro de Crocodyliformes en el Mesozoico de México. Modificado de Carbot-Chanona (2014).

1.4 Justificación

En México los restos fósiles de cocodrilos son escasos. Adicionalmente, la mayoría del material descubierto se restringe a restos óseos aislados y fragmentados, por lo que muchos de los descubrimientos quedan únicamente como reportes informales sin llegar a describirlos adecuadamente. Por ende, las posibilidades de arrojar datos precisos sobre su taxonomía, sistemática o biología son nulos. Como resultado de esta escasez hay pocos trabajos donde se menciona éste grupo para el país.

Los trabajos previos con los Crocodyliformes encontrados en la Formación Ocozocoautla, son meramente reportes informales (*e.g.* Carbot-Chanona y Coutiño-José, 2000; Carbot-Chanona *et al.*, 2000; Carbot-Chanona, 2009; Carbot-Chanona y Buscalioni, 2012), y por tal motivo se tiene la necesidad de describir de manera adecuada el material hasta el momento reportado. Además el trabajo realizado con esta tesis es la primera descripción de Crocodyliformes para el Maastrichtiano (Cretácico tardío) de todo México.

1.5 Hipótesis

Como resultado de los estudios preliminares al que han sido sujetos los ejemplares estudiados en este proyecto de investigación se derivaron tres preguntas centrales ¿Son los ejemplares taxones nuevos? ¿Cuál es su relación filogenética? y ¿Qué importancia biogeográfica poseen?

Como consecuencia se formuló la siguiente hipótesis:

Los Crocodyliformes del Cretácico Superior de Chiapas representan taxones nuevos y por ende poseen especial importancia en las relaciones filogenéticas y biogeográficas de los grupos a los que pertenezcan.

1.6 Objetivos

1.6.1 Objetivo general

- Describir taxonómicamente los Crocodyliformes del Cretácico Superior de Chiapas, así como establecer sus relaciones filogenéticas y paleobiogeográficas.

1.6.2 Objetivos particulares

- Determinar, mediante la comparación morfológica con otros cocodrilos fósiles, si los ejemplares en estudio pertenecen a taxones nuevos.
- Establecer las relaciones filogenéticas de los Crocodyliformes de la Formación Ocozocoautla mediante un análisis cladístico.
- Establecer la importancia paleobiogeográfica de los Crocodyliformes de la Formación Ocozocoautla.
- Interpretar paleoambientalmente la zona de depósito, basándonos en el ejemplar en estudio, sedimentos y fósiles asociados.

II. ÁREA DE ESTUDIO

2.1. Localización

El material estudiado en este trabajo proviene de dos localidades que afloran sobre la carretera federal 175 (Ocozocoautla-Las Choapas), a 13 km de Tuxtla Gutiérrez, en el municipio de Ocozocoautla de Espinosa. Las localidades se denominan “Tortugas” y “Tortuga Gigante”, ubicadas en los 16°48’26” N, 93°21’33” W y 16°52’05” N, 93°24’30” W, respectivamente (Figura 2).

2.2. Geología y litología

La secuencia litológica expuesta en las localidades “Tortugas” y “Tortuga Gigante”, pertenecen a la Formación Ocozocoautla. Gutiérrez-Gil (1956) propuso el nombre de Formación Ocozocoautla para las rocas del Cretácico Superior que afloran en la Depresión Central de Chiapas, cerca del municipio de Ocozocoautla. La Formación Ocozocoautla es una secuencia estratificada de sedimentos carbonatados depositados durante el Cretácico Tardío en el Sureste de México (Feldmann *et al.*, 1996). Por debajo de ésta se encuentran las Calizas de la Sierra Madre, las cuales tienen una edad que va del Cretácico Temprano a Medio (Steele y Waite, 1986), y por encima la Formación Soyaló, del Paleoceno (Frost y Langenheim, 1974; Ferrusquía-Villafranca, 1996).

La Formación Ocozocoautla tiene aproximadamente 630 metros de espesor, está conformada principalmente por areniscas prodeltaicas rojas y cafés, y algunos conglomerados en la base (Figura 3). Hacia la parte superior de la formación la litología cambia a esquisto, marga, y caliza de color beige (Gutiérrez-Gil, 1956; Frost y Langenheim, 1974). La litología lateral varía dentro de la formación indicando cambios en la profundidad, yendo de un ambiente somero de condiciones lagunares, hasta un mar profundo (Vega *et al.*, 2001), aunque una hipótesis reciente plantea la existencia de una amplia zona continental interconectada con la parte norte de Norteamérica (Carbot-Chanona y Rivera-Sylva, 2011).

2.2.1 Localidad Tortugas. La localidad Tortugas muestra un conjunto litológico de 17.5 metros de espesor, y está formada principalmente por arenisca calcárea y caliza. La

base de la sección mide aproximadamente 3.5 metros y está constituida por caliza compacta de color gris claro con alto contenido de cristales de calcita. Entre la caliza se intercalan estratos de lutita gris oscura estratificadas en láminas muy delgadas. La parte subsiguiente tiene un espesor de cinco metros y está formada de arenisca calcárea arcillosa de color café rojizo, con clastos de pedernal que van de 5 a 40 mm. En esta sección se encuentran macroforaminíferos, bivalvos y gasterópodos. Sobre esta sección se haya un estrato conformado por lutita gris claro estratificada laminarmente con alto contenido de materia vegetal; los restos fósiles de un ejemplar de cocodrilo se ubican en esta sección. La parte superior del conjunto tiene un espesor de nueve metros y está formada nuevamente por arenisca calcárea arcillosa café rojiza, pero esta vez con clastos de menor tamaño (1-3 mm), y pequeñas secciones de caliza de color gris claro a oscuro (Figura 4). Entre los sedimentos se encuentran restos de bivalvos, macroforaminíferos, los gasterópodos *Actaeonella*, *Epitonium* y *Turritella* (Coutiño-José, 2007 com pers.) y los corales *Trochosmia hilli*, *Multicolumnastra cyathiformis*, *Actinohelia elegans*, *Mesomorphra catadupensis* y *Paracycloseris elizabethae* (Filkorn *et al.*, 2005).

2.2.2 Localidad Tortuga Gigante. En la localidad Tortuga Gigante aflora una secuencia de estratos de 2.60 m, conformada en la base por calcarenita y en la parte superior por lutita y limolita con alto contenido de materia vegetal. Entre los fósiles asociados se encuentran corales, gasterópodos y bivalvos no identificados. El ejemplar de cocodrilo fue encontrado en la sección superior.

2.3. Fósiles y edad del depósito

La fauna estudiada de la Formación Ocozocoautla es muy semejante a la de varias regiones bien determinadas del Caribe. En Chiapas se encuentran muchas especies comunes a las del Cretácico Superior de Jamaica, Cuba, Guatemala y Saint Croix (Vega *et al.*, 2001), una isla del Caribe perteneciente a Estados Unidos. Se han propuesto diferentes edades tomando en cuenta los foraminíferos, equinoideos y amonites, pero la mayoría de los autores han considerado que la fauna pertenece al Maastrichtiano (Alencáster, 1971).

Ciertas capas de calizas dentro de la Formación Ocozocoautla, de localidades cercanas a “Tortugas” y “Tortuga Gigante”, contienen abundantes rudistas, incluyendo *Antilocaprina trilobata*, *Barretia gigas*, *Birradiolites* sp., *Macgillavria nicholasi* y *Titanosarcolithes giganteus*

(García-Barrera *et al.*, 1998); los rudistas sólo tuvieron alcance hasta el Maastrichtiano temprano (Al-Dulaimi, 2013). Los inocerámidos *Cataceramus?* cf. *C. barabini*, cf. *C. subcircularis*, *Trochoceramus* aff. *T. costaecus*, *T. nahorianensis*, y *T. tricostatus* también corresponden al Maastrichtiano (Alencáster y Omaña, 2006).

Los cangrejos *Megaxantho zoque*, *Parazanthopsis meyapaquensis* y *Carcineretes planetarius* han sido rescatados de la parte superior de la Formación. *C. planetarius* fue descrito anteriormente para rocas del Cretácico Superior de Belice (Vega *et al.*, 1997). Adicionalmente, la presencia de foraminíferos como *Globotruncana aegyptiaca* en capas adyacentes a las localidades de los cangrejos mencionados indican una edad maastrichtiana (Vega *et al.*, 2001). Otros foraminíferos, incluyendo *Chubbina jamaicensis*, también indican una edad Maastrichtiano (Michaud, 1988). La asociación de los foraminíferos planctónicos *Gansserina gansserina*, *Plummerita reicheli*, *Rugoglobigerina hexacamerata* y *R. macrocephala* identificados para la sección inferior de la Formación Ocozocoautla, corresponden a la parte superior de la Zona *Gansserina gansserina* de edad Maastrichtiano temprano (Omaña, 2006).

La edad Maastrichtiano temprano (~68 m.a.) es consistente para la Formación Ocozocoautla, basada principalmente en los rangos estratigráficos de rudistas, inocerámidos y foraminíferos planctónicos ahí encontrados.

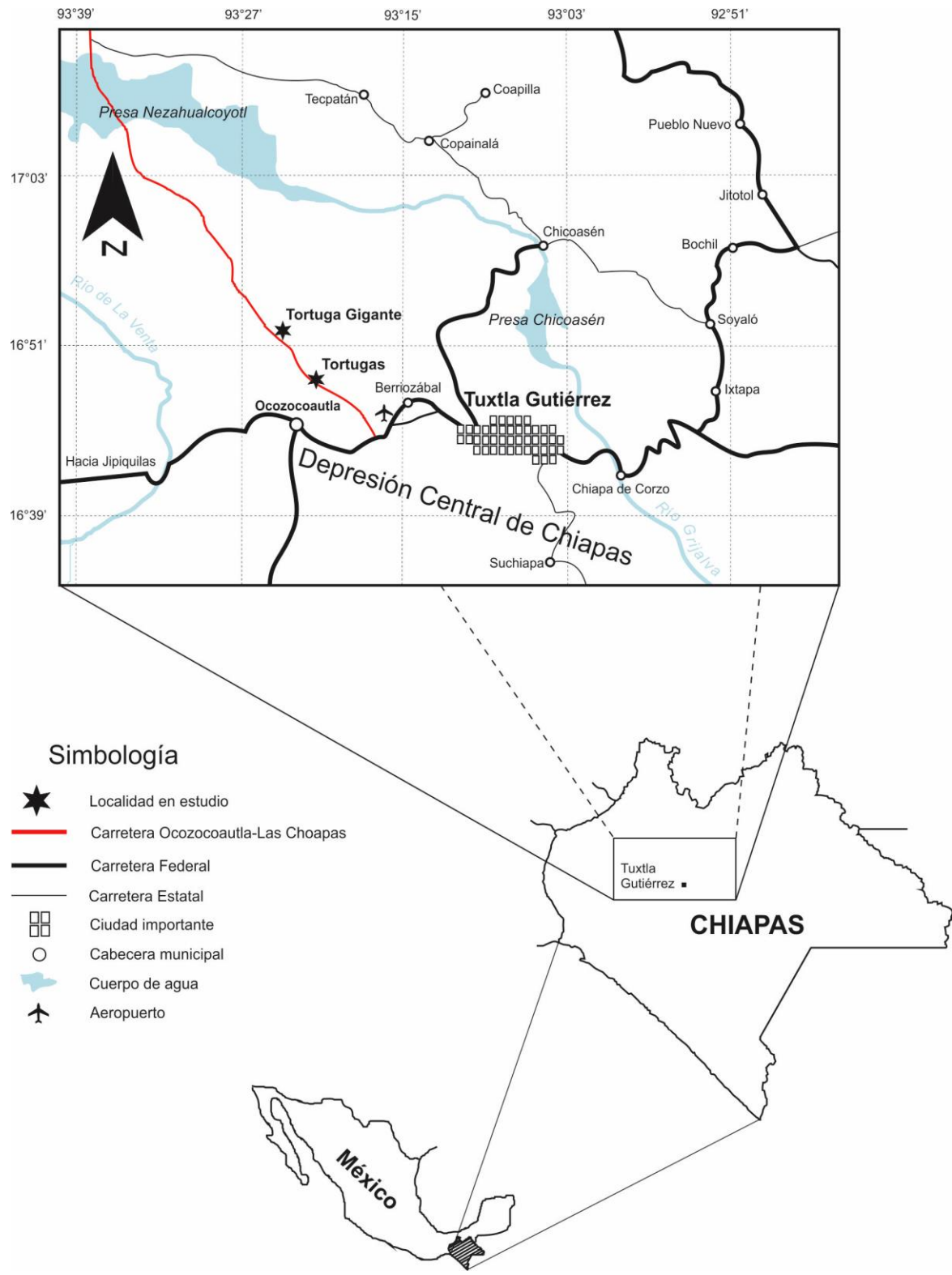


Figura 2. Localización del área de estudio

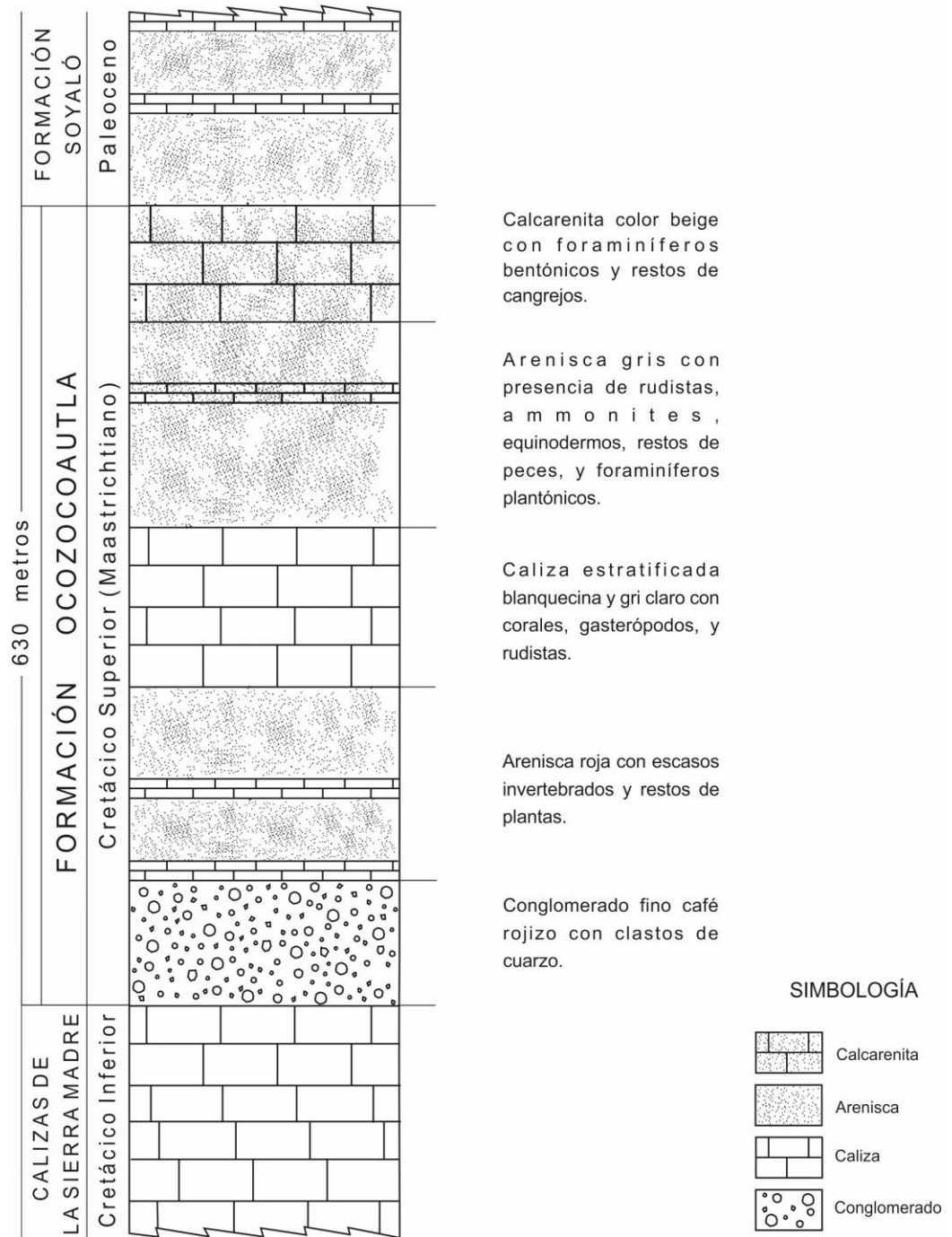


Figura 3. Sección estratigráfica generalizada de la Formación Ocozocoautla, mostrando su litología y espesor. (Modificado de Vega *et al.*, 2001).

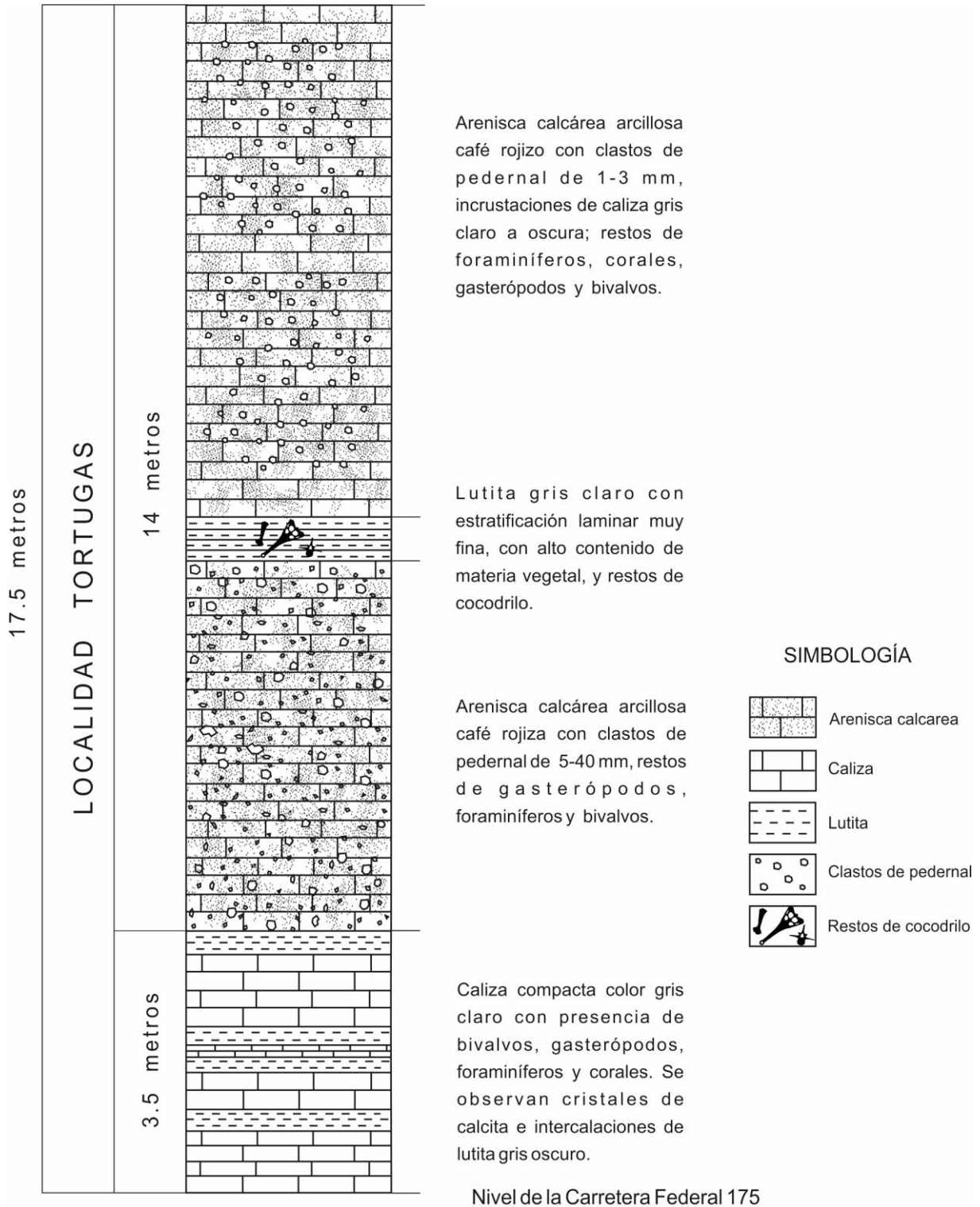


Figura 4. Sección estratigráfica de la localidad Tortugas, mostrando su litología y espesor.

III. MATERIAL Y MÉTODO

3.1. Material

El material estudiado en este trabajo corresponde a dos ejemplares pertenecientes a dos clados dentro de Crocodyliformes.

El ejemplar 1 está catalogado bajo las siglas IHNFG-2915. Este ejemplar comprende el cráneo casi completo y dientes aislados, rama mandibular izquierda (parte anterior adherida al dorso de la premaxila); articulación y parte anterior de la rama derecha, distal de la escápula derecha, coracoides izquierdo, fragmento proximal del coracoides derecho, proximal de la ulna derecha, tibia izquierda, parte proximal del isquion derecho, fémur derecho, proximal del fémur izquierdo, calcáneo; esqueleto axial que incluye axis, tres vértebras cervicales, seis vértebras dorsales, dos vértebras caudales posteriores, costillas y osteodermos.

El ejemplar 2 está catalogado bajo las siglas IHNFG-2732. Comprende fémur y húmero derechos, el cuerpo de una vértebra dorsal, una vértebra sacra, fragmento posterior de la rama mandibular izquierda y siete dientes aislados.

3.2. Recolecta

El material fósil en estudio se rescató de rocas areno-calcareas en dos localidades dentro de la Formación Ocozocoautla. El ejemplar 1 fue recolectado en la localidad “Tortugas”, que corresponde a un corte vertical de aproximadamente 17 metros (Figura 5). El espécimen fue ubicado en un estrato a aproximadamente nueve metros de altura sobre el nivel del piso, por lo que hubo que utilizar equipo de escalada (arnés, ocho, mosquetones y cuerda) para realizar los trabajos de rescate. Primeramente se procedió a quitar el sedimento circundante al fósil utilizando martillos geológicos y palas, tratando de dejar al descubierto todas las partes del ejemplar y evitar así su destrucción durante la extracción de la roca madre (Figura 6). Una vez expuestas las partes se cubrieron con papel aluminio, y posteriormente con vendas empapadas en yeso, formando un *jacket* de protección. Una vez protegido el material fósil se desprendió junto con la roca madre que

lo alojaba, para después bajar la pieza con cuerdas. El proceso completo de rescate duró cuatro días.



Figura 5. Panorámica de la localidad Tortugas. La flecha muestra el estrato de donde fue recuperado el ejemplar IHNFG-2915. La escala humana representa una persona de 1.70 m.



Figura 6. Extracción del ejemplar IHNFG-2915. El sedimento circundante al ejemplar fue retirado usando martillos geológicos y palas.

El ejemplar 2 fue rescatado en la localidad “Tortuga Gigante”. En esta localidad aflora un corte de 2.60 m de altura ubicado sobre un costado de la autopista, por lo que la extracción fue relativamente sencilla. La recuperación de los restos fósiles fue de manera directa utilizando martillos geológicos y palas de jardinería. Las piezas fueron envueltas en papel sanitario y depositadas dentro de bolsas de plástico debidamente etiquetadas. Todo el material fue trasladado y depositado en el Museo de Paleontología de la Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural.

3.3. Preparación del material

Ambos ejemplares pasaron por un proceso curatorial, que consistió en limpieza, restauración, consolidación y pegado. Se utilizaron dos métodos de limpieza: mecánico y químico.

3.3.1 Método mecánico. Para la preparación del ejemplar 1, primeramente se retiró el *jacket* de yeso, se lavaron los fragmentos del fósil con un cepillo de cerdas suaves y agua. La matriz rocosa superficial se desprendió con un lápiz neumático impulsado por una compresora de medio caballo de fuerza (½ hp.) Las piezas delicadas se limpiaron con agujas de dentista.

Los fósiles se consolidaron con Butbar (polivinil butiral) disuelto en acetona a diferentes concentraciones (5%, 10% y 15%). Para reforzar las grietas y unir las partes quebradas se utilizaron pegamentos a base de cianoacrilato insolubles en agua, como los pegamentos comerciales “UHU” y el “Kola-Loca”.

El ejemplar 2 únicamente fue limpiado usando agujas odontológicas. Se consolidó usando Butvar en concentración del 10%. Las partes quebradas se unieron usando pegamentos a base de cianoacrilato insolubles en agua.

3.3.2 Método químico. Debido a la naturaleza carbonatada de la matriz rocosa del ejemplar 1, se utilizó ácido acético en soluciones del 3%, 10% y 15%, con el propósito de disolver el sedimento adherido y develar los detalles anatómicos necesarios para la realización de este trabajo. Los baños de ácido se realizaron en dos etapas. En la primera

etapa se sumergió el material fósil en ácido acético al 10% ó 15% durante periodos de 4 horas, con el fin de disolver la capa más gruesa de sedimento. Posteriormente se lavó el material para quitar el exceso de ácido sumergiéndose en agua pura por un día. Si era necesario se repetía todo el proceso por dos o tres ocasiones más hasta obtener los resultados esperados de observación. Para disolver el sedimento más cercano al fósil, y develar los detalles más finos sin dañar al mismo, el material se sumergió en ácido al 3% durante lapsos de 1 a 3 horas; se lavó en el chorro de agua del grifo, para posteriormente sumergirlo en agua corriente por 24 horas. Al final del tratamiento todo el material se sumergió en agua corriente durante siete días.

El ejemplar 2 no pasó por proceso de limpieza química, debido a que la matriz rocosa pudo desprenderse mecánicamente.

3.4. Identificación osteológica y toma de datos merísticos

La identificación de los restos óseos craneales y postcraneales se llevó a cabo por comparación directa con un esqueleto de *Crocodylus acutus* (GFC-REF-001) y un cráneo de *C. moreletii* (GFC-REF-012), depositados en la colección osteológica de referencia del Museo de Paleontología. La terminología utilizada para nombrar los huesos del cráneo y postcráneo, así como los caracteres morfológicos de cada uno de ellos, se hizo siguiendo a los propuestos por Mook (1921), Romer (1956), Iordansky (1973) y Schwarz *et al.* (2006).

Se tomaron datos merísticos del cráneo y postcráneo (vértebras y apéndices) utilizando un calibrador digital. Las medidas del cráneo y del esqueleto apendicular se tomaron con base en Erickson y Sawyer (1996). Para la toma de medidas de las vértebras se utilizaron los criterios de Buscalioni *et al.* (1986) y Erickson y Sawyer (1996) (Ver las Figuras 7, 8, 9, 10 y 11).

La determinación taxonómica de los ejemplares se obtuvo mediante su descripción detallada y comparación con otros crocodíliformes fósiles similares reportados en la bibliografía y a través de fotografías de los Holotipos, debido a la dificultad para visitar las colecciones en el extranjero donde se encuentran depositados los ejemplares. Para la comparación con el ejemplar 1 se utilizaron taxones dentro de Gavialoidea: *Eothoracosaurus mississippiensis* (Brochu, 2004), *Thoracosaurus neocesariensis* (Laurent *et al.*, 2000), *Thoracosaurus macrorhynchus* (de Blainville, 1835), *Thoracosaurus borissiaki* (Storrs y

Efimov, 2000), *Eosuchus lerichei* (Delfino *et al.*, 2005), *Eosuchus minor* (Brochu, 2006b), *Eogavialis africanum* (Andrews, 1905), *Eogavialis andrewsi* (Storrs, 2003), *Argochampsa krebsi* (Hua y Jouve, 2004), *Gryposuchus croizati* (Riff *et al.*, 2008), *Gryposuchus colombianus* (Langston y Gasparini, 1997), *Ikanogavialis gameroi* (Sill, 1970), *Gavialis bengawanicus* (Martin *et al.*, 2012) y *Gavialis gangeticus*.

El ejemplar 2 fue comparado con *Hyposaurus rogersii* (Troxell, 1925), *Acherontisuchus guajiraensis* (Hastings *et al.*, 2011), *Dyrosaurus maghribensis* (Jouve *et al.*, 2006), *Congosaurus bequaerti* (Jouve y Schwarz, 2004) y *Guarinisuchus munizi* (Barbosa *et al.*, 2008), debido a que son taxones dentro de Dyrosauridae en los que se han descrito restos postcraneales y por lo tanto fue posible su comparación con el ejemplar estudiado en este proyecto de investigación.

3.5. Análisis filogenético

Para establecer la posición filogenética del ejemplar 1 se utilizó la matriz de datos de Brochu y Storrs (2012), la cual incluye 189 caracteres morfológicos discretos de 124 taxones; esta matriz se depuró dejando sólo 73 taxones a la cual se le adicionaron los datos del ejemplar chiapaneco, dando un total de 74 taxones para el análisis. Los datos se polarizaron usando como grupo externo a *Bernissartia fagesii*, ya que es considerado un taxón hermano de Eusuchia (Norell y Clark, 1990), el cual comprende al grupo interno de interés Crocodylia (Gavialoidea+Alligatorioidea+Crocodyloidea).

Para el análisis filogenético del ejemplar 2 se utilizó la matriz de datos de Barbosa *et al.* (2008), que incluye 30 caracteres morfológicos y 14 taxones. A esta matriz se le adicionaron los datos del ejemplar aquí estudiado, dando un total de 15 taxones para el análisis. Para enraizar el cladograma se usó como grupo externo a *Sarcosuchus imperator*, debido a que es un mesoeucrocodilio geológicamente más antiguo, considerado cercano a Dyrosauridae, pero que claramente no pertenece al grupo interno (Serenó *et al.*, 2001).

Los datos se compilaron usando Mesquite versión 2.7 (Maddison y Maddison, 2009). Ambas matrices se corrieron con el programa Tree analysis using New Technology

(TNT, Goloboff *et al.*, 2008). Los análisis se ejecutaron usando intercambio de ramas (Tree Bisection and Reconnection, TBR), con 1,000 réplicas de árboles de Wagner (utilizando secuencias de adición aleatoria) y guardando 10 árboles por repetición. Los caracteres fueron considerados como no-aditivos.

En el análisis del ejemplar 1, el soporte de caracteres de los nodos presentes en el árbol más parsimonioso fue calculado usando un remuestreo estándar Bootstrap de 1,000 réplicas; las topologías obtenidas fueron resumidas usando diferencia de frecuencias (Groups present/Contradicted, GC), siguiendo a Goloboff *et al.* (2003). Al árbol de consenso final se le calculó la Longitud del Árbol (LA), el Índice de Consistencia (IC), el Índice de Retención (IR) y el Índice de Decaimiento (soporte de Bremer) para obtener la robustez de cada rama.

El árbol de consenso resultado del análisis del ejemplar 2 se obtuvo por regla de mayoría (>50). A este árbol se le calculó la Longitud del Árbol (LA), el Índice de Consistencia (IC) y el Índice de Retención (IR).

3.6. Arreglo taxonómico

El arreglo taxonómico en el apartado de Sistemática Paleontológica fue siguiendo el criterio del International Code of Phylogenetic Nomenclature (PhyloCode versión 4C; Cantino y Queiroz, 2010). El PhyloCode se basa en el principio de que el sistema filogenético es independiente del rango taxonómico. Aunque los taxones están jerárquicamente relacionados, la asignación de rangos taxonómicos no es parte del proceso de nombramiento y no tiene relación con la escritura o la aplicación de nombres de taxones. Como consecuencia, el sistema filogenético no requiere rangos taxonómicos (Cantino y Queiroz, 2010).

Se siguieron las recomendaciones generales No. 22 y 23 del apéndice “E” del Código de Nomenclatura Zoológica (Ride *et al.*, 1985) para evitar nombrar un taxón antes de su publicación en una revista arbitrada, por lo que se utilizaron letras para denominar el género y la especie cuando se refiere a cada uno de los ejemplares en estudio, por ejemplo *A a* en el caso del ejemplar 1 y *B b* para referirnos al ejemplar 2.

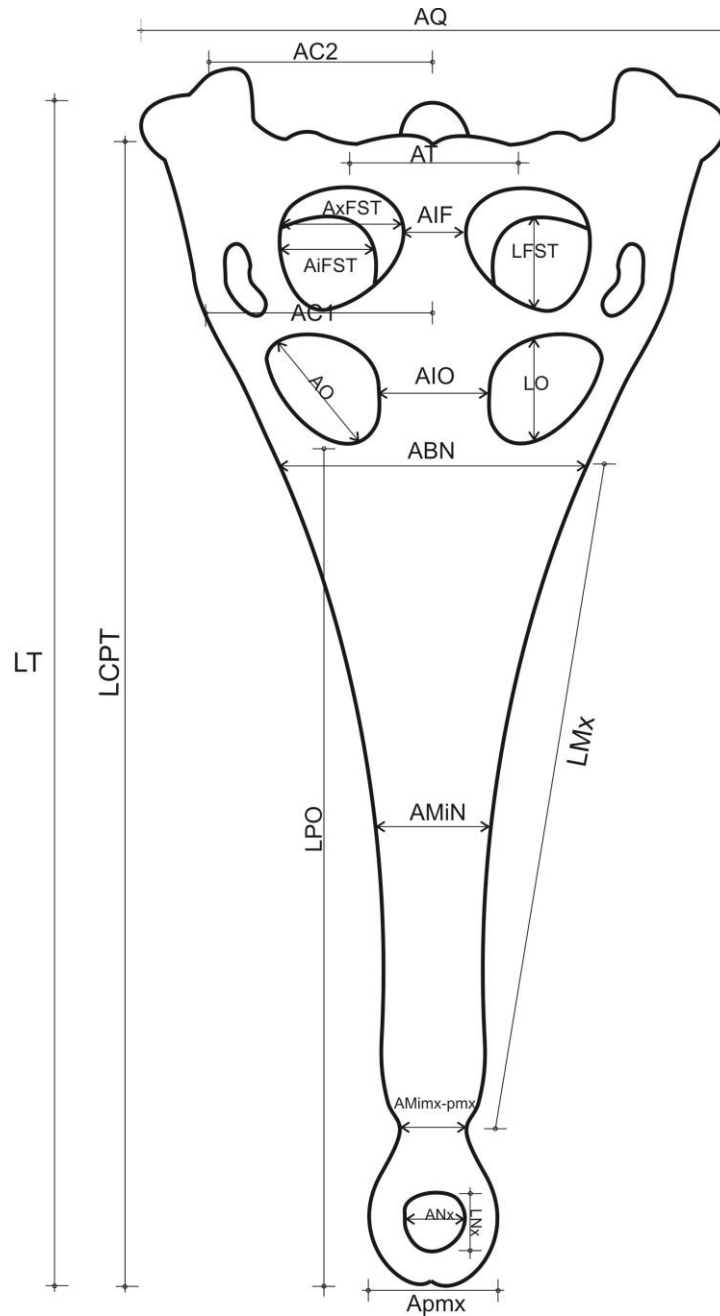


Figura 7. Esquema que muestra las medidas tomadas para el cráneo (aspecto dorsal). Abreviaturas: **ABN**, ancho basal del rostro; **AC1**, ancho del cráneo a la altura de la parte anterior de la fenestra supratemporal, **AC2**, ancho del cráneo desde la mitad de la parte externa del escamoso; **AIF**, ancho interfenestral; **AiFST**, ancho de la fenestra supratemporal; **AIO**, ancho interorbital; **Amimx-pmx**, ancho mínimo del rostro a través de la muesca maxilar-premaxilar; **AmiN**, ancho mínimo del rostro a través de los maxilares; **ANx**, ancho de la narina externa; **AO**, ancho de las órbitas; **Apmx**, ancho del premaxilar; **AQ**, distancia entre los cuadratoyugales; **AT**, ancho de la tabla craneal; **AxFST**, ancho de la fosa supratemporal; **LCPT**, longitud del cráneo al borde posterior de la tabla; **LFST**, largo de la fenestra supratemporal; **LMx**, longitud del maxilar; **LNx**, largo de la narina externa; **LO**, largo de las órbitas; **LPO**, longitud preorbital; **LT**, longitud total del cráneo.

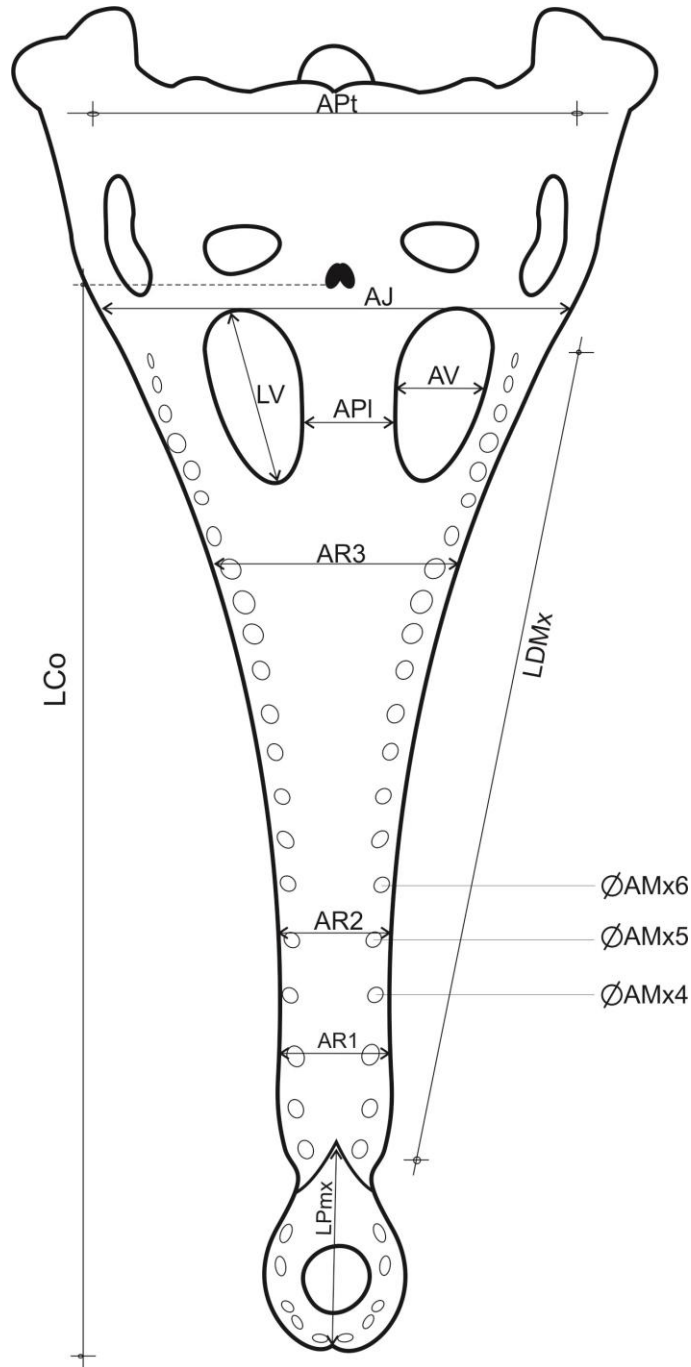


Figura 8. Esquema que muestra las medidas tomadas para el cráneo (aspecto ventral). Abreviaturas: **AJ**, ancho a través del yugal a nivel del borde posterior de la fenestra infratemporal; **API**, ancho del palatino; **Apt**, ancho a través de los pterigoides; **AR1**, ancho del rostro a nivel del 3^{er} alveolo maxilar; **AR2**, ancho del rostro a nivel del 5^o alveolo maxilar; **AR3**, ancho del rostro a nivel del 14^o alveolo maxilar; **AV**, ancho de la fenestra infratemporal; **LCo**, longitud del cráneo desde la punta de la coana a la punta de la nariz; **LDMx**, longitud del borde dentado de la maxila; **LPmx**, longitud del premaxilar en la línea media; **LV**, longitud de la fenestra infratemporal; **øAMx4**, diámetro del 4^o alveolo maxilar; **øAMx5**, diámetro del 5^o alveolo maxilar; **øAMx6**, diámetro del 6^o alveolo maxilar.

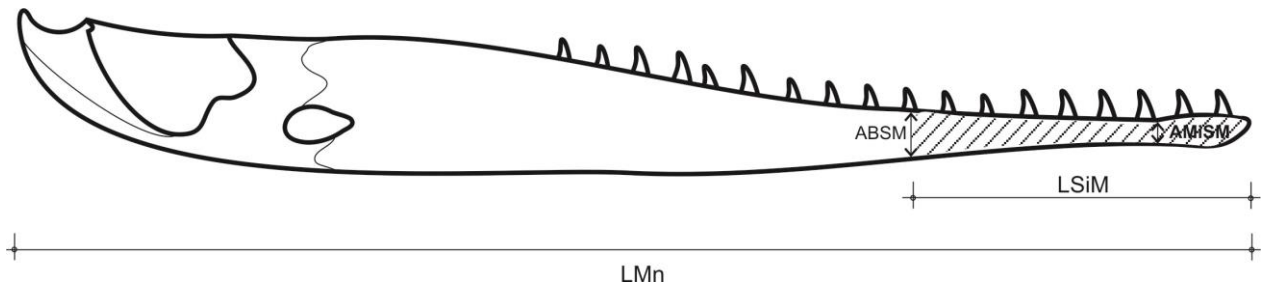


Figura 9. Esquema que muestra las medidas tomadas para la mandíbula (vista lingual). Abreviaturas: **ABSM**, ancho basal de la sínfisis de la mandíbula; **AMiSM**, ancho mínimo de la sínfisis de la mandíbula; **LMn**, longitud de la mandíbula a partir de la parte posterior del cóndilo; **LSiM**, longitud de la sínfisis mandibular.

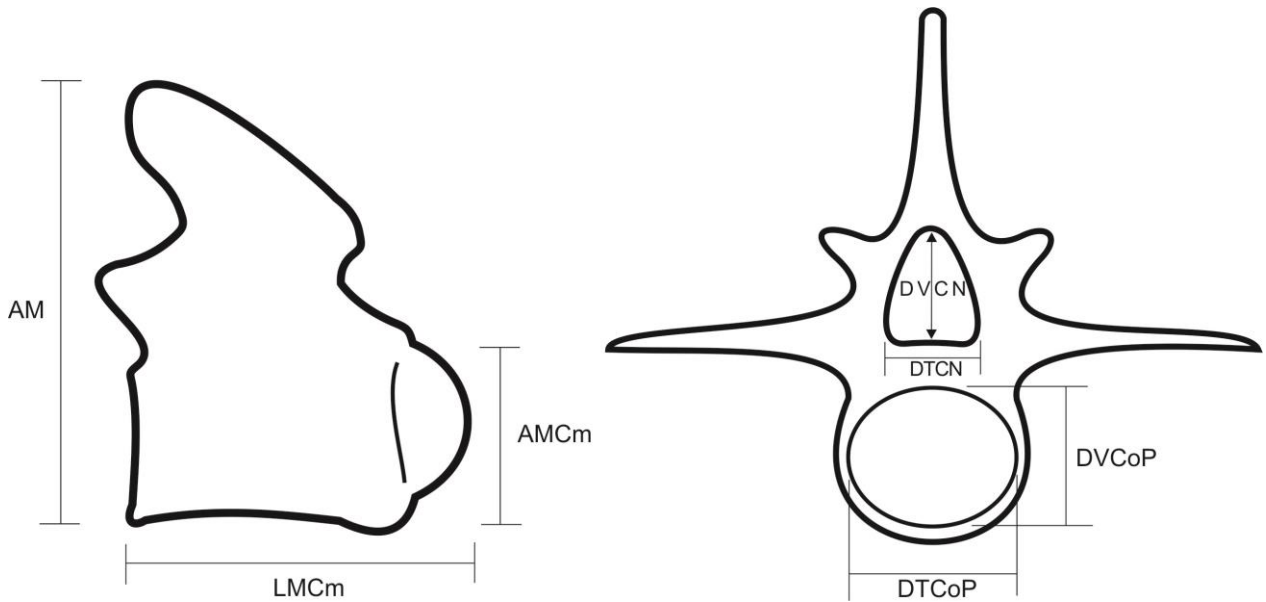


Figura 10. Esquema que muestra las medidas tomadas para las vértebras (vista dorsal y posterior). Abreviaturas: **AM**, altura máxima (de la punta de la espina neural a la cara ventral del centrum); **AMCm**, altura máxima del centrum (excluyendo hipófisis); **LMCm**, longitud máxima del centrum; **DTCN**, diámetro transversal del canal neural; **DVCN**, diámetro vertical del canal neural; **DTCoP**, diámetro transversal del cóndilo posterior; **DVCoP**, diámetro vertical del cóndilo posterior.

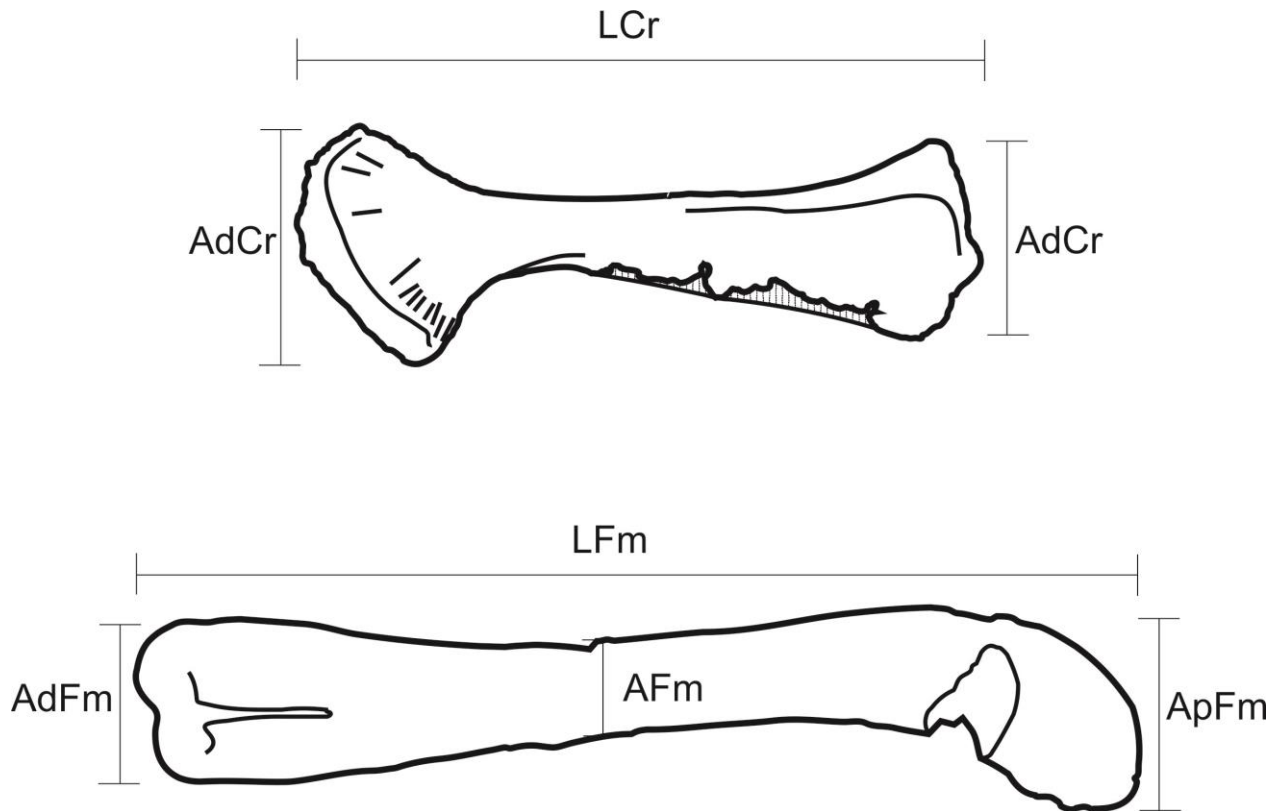


Figura 11. Esquema que muestra las medidas tomadas para los huesos apendiculares, ejemplificadas por el A) coracoides y B) el fémur. Medidas: 1) longitud total, 2) ancho distal, 3) ancho proximal, 4) ancho en la parte media.

3.7. Análisis de Parsimonia de Endemismos

Para el Análisis de Parsimonia de Endemismos (Rosen, 1988; Morrone, 2004) se construyó una matriz de datos de localidades vs taxones, usando sólo vertebrados marinos y se codificaron como 0/1 (ausencia/presencia), según el caso. El nivel al que se midió fue Género para mosasaurios, pliosaurios, peces y tiburones, y nivel Familia para elasmosaurios, tortugas y cocodrilos. Siguiendo a Bardet (2012), para el análisis de parsimonia se usaron sólo las localidades con cinco o más taxones presentes. El cladograma de endemismo fue generado usando TNT, corriendo una búsqueda de Enumeración Implícita (búsqueda exhaustiva). Se creó una localidad hipotética llamada “Localidad Externa” para polarizar los datos, en la cual fue todo codificado como “0”. De los árboles resultantes se obtuvo un árbol de consenso usando la regla de mayoría (>50).

Adicionalmente se realizó un análisis de similitud para ver la correspondencia entre localidades. A la matriz de localidades vs taxones se le adicionaron dos localidades más debido a su relevancia biogeográfica (Francia y España). Se generó un dendograma realizando un análisis cluster en PAST (Hammer *et al.*, 2001), mediante el algoritmo “Paired-Group”, que une usando la distancia media entre todos los miembros en los dos grupos y como índice de asociación a Bray-Curtis. Un total de 15 localidades y 26 taxones fueron usados en el análisis biogeográfico (Cuadro 1).

Cuadro 1. Matriz de datos construida de localidades vs taxones.

	<i>Mosasaurus</i>	<i>Carinodens</i>	<i>Globidens</i>	<i>Prognathodon</i>	<i>Eremiasaurus</i>	<i>Halsisaurus</i>	<i>Platecarpus</i>	<i>Plioplatecarpus</i>	<i>Hainosaurus</i>	<i>Goronyosaurus</i>	<i>Igdamamosaurus</i>	<i>Pachyvaranus</i>	<i>Palaeophis</i>	Elasmosauridae	Bothremididae	Chelonidae	Protostegidae	Dermochelyidae	Thalassemydidae	Toxochelydidae	Dyrosauridae	"Thoracosaurios"	<i>Enchodus</i>	<i>Pachyrizodus</i>	<i>Serratolamna</i>	<i>Squalicorax</i>
Localidad Externa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Siria	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Jordania	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Israel	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Egipto	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Marruecos	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
Niger-Nigeria-Mali	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Angola	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Holanda	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Bélgica	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Francia	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
España	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
New Jersey-Maryland	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
Chiapas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1
Argentina	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
Brasil	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0

IV. RESULTADOS

4.1. Sistemática Paleontológica

SAUROPSIDA Goodrich, 1916

CROCODYLOMORPHA Walker, 1970

CROCODYLIFORMES Clark en Benton y Clark, 1988

MESOEUCROCODYLIA Whetstone y Whybrow, 1983

NEOSUCHIA Benton y Clark, 1988

EUSUCHIA Huxley, 1875

CROCODYLIA Gmelin, 1789

GAVIALOIDEA Hay, 1930

A a gen. et sp. nov.

4.2. Descripción y comparación

4.2.1 Diagnosis. Cocodriliforme gavialoideo longirostro que difiere de taxones relacionados por la siguiente combinación de caracteres: contacto ventral premaxila-maxilar en forma de “V” con el ápice a la altura del segundo diente maxilar (autopomorfía); segundo y tercer alveolos premaxilares casi confluentes; 21 dientes maxilares; separación de los alveolos maxilares del 1 al 10 más amplia que la presente en los alveolos maxilares 11-21; fosa supratemporal con el 40% del ancho total de la tabla craneal; borde medial de la fosa supratemporal casi recta; barra interfenestral delgada; fenestra mandibular externa de mediano tamaño.

4.2.2 Material. IHNFG-2915. Cráneo casi completo y dientes aislados, rama mandibular izquierda (parte anterior adherida al dorso de la premaxila); articulación y parte anterior de la rama derecha, distal de la escápula derecha, coracoides izquierdo, fragmento proximal del coracoides derecho, proximal de la ulna derecha, tibia izquierda sin el extremo distal, parte proximal del isquion derecho, fémur derecho, proximal del fémur izquierdo, calcáneo; esqueleto axial parcialmente completo con axis, tres vértebras cervicales, seis vértebras dorsales, dos vértebras caudales posteriores, costillas y plastrón dérmico dorsal (osteodermos).

4.2.3. *Localidad y horizonte.* Localidad Tortugas, Formación Ocozocoautla. Maastrichtiano, Cretácico Superior.

4.2.4 *Aspecto general del cráneo.* El cráneo presenta un aplastamiento dorsoventral, causado probablemente por la presión de los estratos superiores durante su enterramiento o fosilización. En general se encuentra bien conservado, aunque presenta una ruptura entre el rostro y la región anterior del frontal. Así mismo falta la barra postorbital y el yugal izquierdo y el cuadrado-cuadratoyugal derecho e izquierdo sólo se conservaron parcialmente. La parte ventral del cráneo contiene todos los elementos palatales, aunque la mayor parte del palatino está fracturado. En general el cráneo es grácil, más largo que ancho y tiene una longitud total de 450 mm (ver medidas completas en el Cuadro 2 y la relación de las proporciones en el Cuadro 3) y se asemeja en forma al cráneo de los cocodrilos de hábitos piscívoros. Presenta ornamentación externa muy marcada (Figuras 12 y 14).

4.2.5 *Región rostral.* El rostro es largo, delgado y de sección plana, ensanchándose abruptamente sobre la parte anterior a las órbitas, a la altura del 15^{vo} diente maxilar. Las narinas están orientadas dorsalmente, son confluentes y carecen de una barra internarial. Por su parte anterior el premaxilar es tan ancho como el diámetro de las narinas. El premaxilar es corto y contacta con el nasal. Su contorno es similar al de *Eothoracosaurus mississippiensis* y *T. neocesariensis*, en los cuales no hay un ensanchamiento más allá de la línea media, contrariamente a lo que se observa en formas más derivadas como *Gryposuchus colombianus* o *Gavialis gangeticus*, en donde el premaxilar se ensancha lateralmente a la altura de 3er alveolo.

En vista dorsal el premaxilar y el maxilar contactan, pero la sutura no es visible. Ventralmente el maxilar y el premaxilar se unen mediante una sutura en forma de “V”, en la cual el ápice se prolonga hasta el segundo alveolo maxilar (Figuras 13 y 14). En *E. mississippiensis* y *T. neocesariensis* la sutura también es en forma de “V”, pero el ápice se prolonga hasta el tercer alveolo maxilar. En *Eosuchus minor*, *E. lerichei* y *Argochampsia krebsi* el premaxilar es corto y la sutura pmx-mx está a la altura del segundo alveolo maxilar, sin embargo, esta es en forma de “W” (Figura 16).

El rostro se estrecha en el contacto maxilar-premaxilar formando una constricción. El foramen incisivo está abierto y es de gran tamaño, tal como ocurre en *E. mississippiensis*, a diferencia de las formas más derivadas, como *Eosuchus* o *Gavialis*, en las cuales el foramen incisivo es muy pequeño (Figura 16).

En vista ventral el maxilar es alargado y forma la parte anterior de la fenestra infratemporal. El maxilar por su extremo posterior contacta en vista dorsal con el yugal y el lacrimal. El contorno lateral del maxilar es recto y los alveolos no dejan señal alabeada lateralmente, como en *A. krebsi*. El lacrimal derecho sólo se ha conservado parcialmente, por lo que no puede observarse claramente su forma ni su relación con otros huesos, a excepción del yugal, con el cual se une mediante una sutura más o menos vertical. Al parecer el lacrimal es corto y contribuye ligeramente con el borde anteromedial de la órbita. Los nasales son estrechos dorsalmente; anteriormente contactan con el premaxilar; posteriormente el contacto con el frontal, prefrontales y lacrimales no se aprecia. El proceso anterior del prefrontal y lacrimal no puede diferenciarse (Figuras 12 y 13).

El maxilar alberga 21 alveolos maxilares (Figura 15), al igual que en *E. mississippiensis* que posee 21 (Brochu, 2004); *T. neocesariensis* y *T. macrorhynchus* poseen 23. Por el contrario, formas del Paleoceno, Eoceno y Mioceno poseen un menor número de dientes maxilares, por ejemplo *Eosuchus minor* alberga 17 alveolos (Brochu, 2006b), *E. lerichei* tiene 16/17 (Delfino *et al.*, 2005), *Siquisiquesuchus venezuelensis* 18-20 (Brochu y Rincón, 2004) y *Gryposuchus croitzati* 19 (Riff *et al.*, 2008). Esta condición es reversible en las formas más derivadas del Mioceno-Plioceno y Pleistoceno, en las cuales hay nuevamente un alargamiento en el maxilar y por ende un mayor número de dientes, como *Piscogavialis jugaliperforatus* que posee 28 alveolos maxilares (Kraus, 1998), *Gavialis bengawanicus* con 21 (Martin *et al.*, 2012) y el actual gavial de la India, *G. gangeticus*, que posee 22/23.

El premaxilar alberga cinco alveolos premaxilares, de los cuales los dos más anteriores se proyectan hacia fuera; el segundo y tercer alveolo premaxilar están muy cercanos y son casi confluentes, pero separados a su vez del conjunto que forman el cuarto y quinto alveolo (Figura

17). En general los dientes son largos y angostos, con estriaciones ligeramente marcadas en el esmalte y no se les observa carena.

4.2.6 *Tabla craneal*. El frontal es dorsalmente plano, bien ornamentado y presenta una ligera inclinación hacia el frente. Se observa una suave depresión en la parte media de este, exactamente entre las órbitas. El frontal entre las órbitas es ancho. Lateralmente, el frontal contribuye en la mayor parte del borde interior de la órbita y forma la mitad de la barra entre esta y la fenestra supratemporal. No puede observarse si posteriormente se extiende bien dentro de la fosa supratemporal o sólo ligeramente. La sutura con el frontal-parietal no es muy clara y su relación con los nasales y prefrontales no se observa por la ausencia de esta región. El contacto frontal-postorbital es a través de una sutura lisa a la altura de la parte media de la fenestra supratemporal. La barra postorbital es robusta y sin ornamentar y forma casi 1/3 parte del borde exterior de la fosa supratemporal; su extremo dorsal es angosto, la barra columnar está soportada por el ectopterigoides y puede observarse una abertura vascular en el borde lateral de la parte dorsal de ésta. El postorbital presenta un proceso anterolateral. La barra entre la órbita y la fosa supratemporal es ancha y sólida, con la superficie dorsal ampliamente esculpida. El parietal se observa por su lado dorsal como un hueso amplio y ornamentado que divide las fenestras supratemporales y no presenta porción occipital; se bifurca por su parte posterior, y es ahí cuando alcanza su mayor altura formando un semicírculo cuyas paredes, junto con los correspondientes escamosos, constituyen el borde posterior de las fenestras supratemporales (Figura 18).

Las fosas supratemporales son de forma semioval y asemejan una “D”; son grandes, ligeramente de mayor tamaño que las órbitas. En los toracosaurios *E. mississippiensis*, *T. neocesariensis* y *T. macrorhynchus* las fosas supratemporales son semicirculares, mientras que en las formas derivadas como *Eosuchus minor* y *Piscogavialis jugaliperforatus* son semioval, tal como las de *A a* (Figura 19).

El postparietal no se observa como un elemento distinto y probablemente este fusionado con el parietal. La esquina posterodorsal del escamoso es cuadrada, sin lóbulo extra y su borde posterior es casi plano. Las órbitas son amplias, más largas que anchas, de contorno semioval

y ligeramente más pequeñas que las fenestras supratemporales y se ubican en posición horizontal con respecto a la tabla craneal, a diferencia de otros taxones longirostrinos, como *Thalattosuchia*, en la cual las órbitas están dispuestas ligeramente hacia los lados del cráneo (Figura 18).

4.2.7 Región temporal. La barra postorbital se ubica en la cara interna del yugal. En corte transversal posterior el yugal tiene forma de barra. La parte anterior del yugal es casi el doble de ancho que su parte posterior. El borde medial del yugal posee un reborde pronunciado que es característico en los gaviales. El escamoso se une con el postorbital en el borde lateral de la fenestra supratemporal mediante una sutura oblicua. Posteriormente el escamoso y el parietal se unen a la altura de la mitad del borde posterior de la fosa supratemporal y forman ambos el borde posterior de dicha fenestra. El cuadrado está parcialmente conservado y sólo se observa una pequeña parte unida a la zona ventral del escamoso. Entre la unión de esta pequeña porción del cuadrado y el escamoso al parecer se encuentran indicios de la apertura ótica externa. Por su parte el cuadratoyugal no se conservó y no puede observarse su relación con otras estructuras. La fenestra infratemporal está colapsada y no se aprecia bien su tamaño o forma, no obstante se observa que está delimitada al frente por la barra postorbital y por el postorbital y el escamoso en la parte superior. El ectopterigoides y pterigoides contactan lateralmente (Figura 20).

4.2.8 Paladar. El paladar en general se encuentra bien conservado, faltando sólo parte del palatino y el pterigoides izquierdo. En general la superficie del paladar es lisa. El palatino se encuentra ventralmente con el pasaje narial, formando parte del paladar secundario. La relación del pterigoides con el basiesfenoides o con el lateroesfenoides no se observa por la mala conservación de esa región. Los pterigoides están fusionados y separan posteriormente a las coanas. Las coanas se abren posteriormente en la depresión de la línea media; son moderadas en tamaño. Las coanas están encerradas completamente por la lámina ventral del pterigoides. Ventralmente el laterosfenoides no se observa ya que quedó cubierto por el pterigoides (Figura 20). El ectopterigoides forma el borde lateroposterior de la fenestra infratemporal y contacta con el yugal y el pterigoides. El palatino sólo se conservó parcialmente y no puede observarse su relación con el maxilar, sin embargo se aprecia que forma el borde interno de la fenestra

infratemporal. La parte ventral del frontal está parcialmente expuesta y se observa la cresta *cranii frontalis*, además se aprecia la separación del paladar por el pasaje narial interno.

4.2.9 Basicráneo. En general el basicráneo está mal conservado y sólo pueden apreciarse ciertos detalles. El basiesfenoides y el basioccipital encierran completamente los tubos de Eustaquio. El basiesfenoides es similar en longitud al basioccipital y su superficie es cóncava. El basioccipital forma el cóndilo occipital y a su vez contacta lateralmente a los exoccipitales. No puede observarse si los exoccipitales se unen en la parte media o si están divididos por el supraoccipital. El supraoccipital tiene forma rectangular y su superficie posterior posee prominencias bilaterales. El foramen mágnum se encuentra constreñido debido al aplastamiento del cráneo durante el proceso de fosilización y no se observa claramente (Figura 22).

4.2.10 Mandíbula. La mandíbula no está completa, conservándose casi toda la rama izquierda y parte anterior de la rama derecha (Figuras 23 y 24). La región donde se ubica la fenestra mandibular externa no se conservó del todo, pero puede observarse que ésta es de tamaño medio, ligeramente de menor tamaño que la fenestra mandibular de *Eosuchus* y formas posteriores, mientras que en los “toracosaurios” como *E. mississippiensis* está ausente y en *T. neocesariensis* es muy pequeña (Figura 25). El dentario se extiende posteriormente debajo de la fenestra mandibular externa. El proceso retroarticular no se observa debido a que esa región de la mandíbula está mal conservada. Prearticular ausente. Articular sin proceso medial articulando con el otoccipital y el basiesfenoides. El surangular no está bien conservado. El angular, en vista lateral, está bien ornamentado. La inserción posterior del músculo pterigoideo no se extiende sobre la superficie lateral del angular. Al parecer la sínfisis es larga y el esplenial participa extensivamente formando parte de ella. Se calculan alrededor de 17-19 alveolos dentarios. Los alveolos se observan separados a todo lo largo, mientras que en *E. mississippiensis* el 3er y 4to alveolos dentarios son confluentes (Brochu, 2004) y en *Eosuchus* se agrupan por pares, siendo ésta una característica diagnóstica para el género (Brochu, 2006b).



Figura 12. Cráneo de *A a* gen. et sp. nov. IHNFG-2915. Vista dorsal. Barra de escala igual a 5 cm.

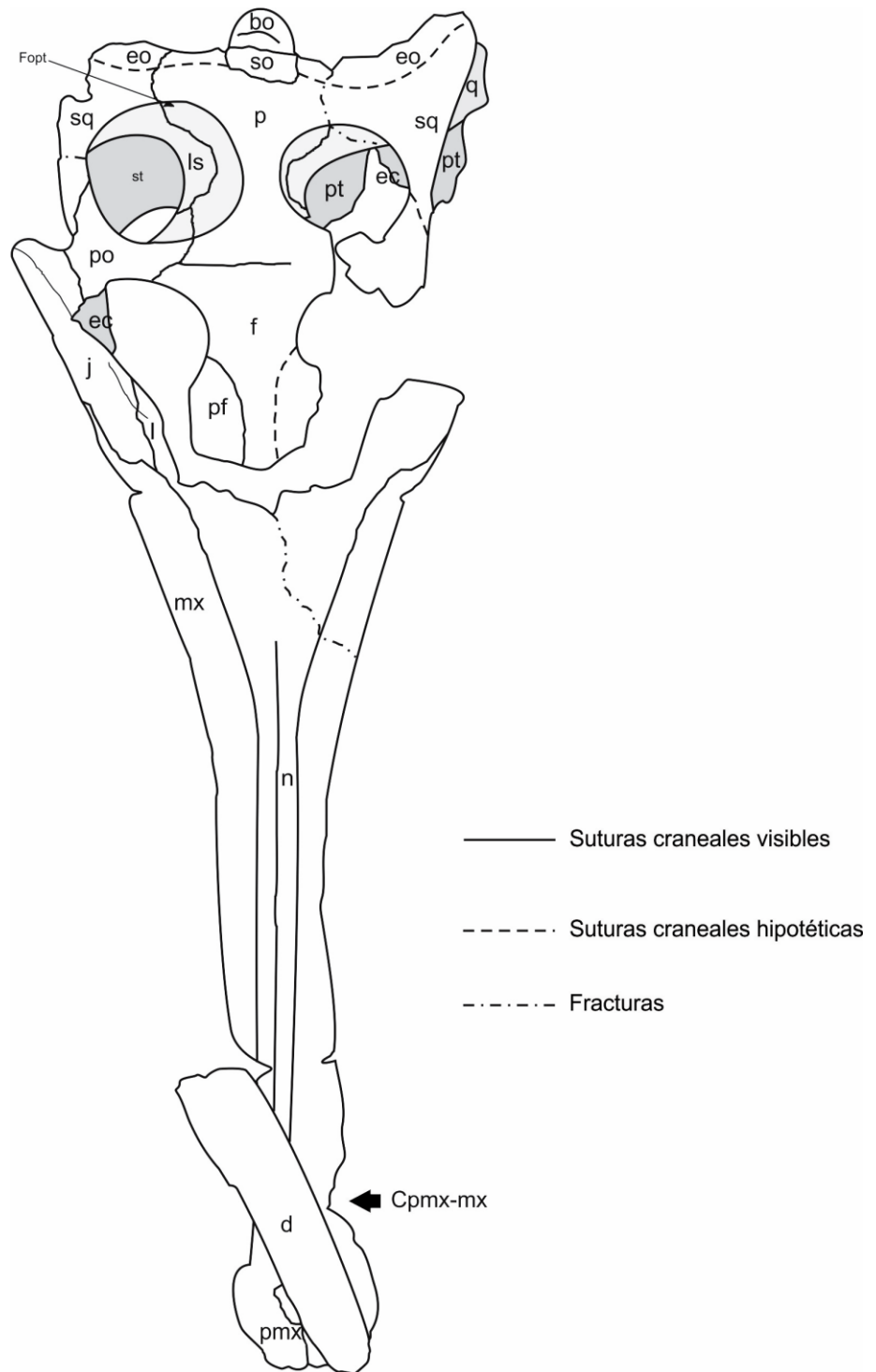


Figura 13. Esquema del cráneo de *Aa* gen. et sp. nov. IHNFG-2915. Vista dorsal. Abreviaturas: **bo**, basioccipital; **Cpmx-mx**, constricción premaxilar-maxilar; **d**, dentario; **ec**, ectopterigoides; **eo**, exoccipital; **f**, frontal; **Fopt**, foramen posttemporal; **fst**, fenestra supratemporal; **j**, yugal; **l**, lacrimal; **ls**, lateroesfenoides; **mx**, maxilar; **n**, nasal; **p**, parietal; **pf**, prefrontal; **pmx**, premaxilar; **po**, posorbital; **pt**, pterigoides; **qj**, cuadratoyugal; **so**, supraoccipital; **sq**, escamoso; **st**, fenestra supratemporal.



Figura 14. Cráneo de *A a* gen. *et* sp. nov. IHNFG-2915. Vista ventral. Barra de escala igual a 5 cm.

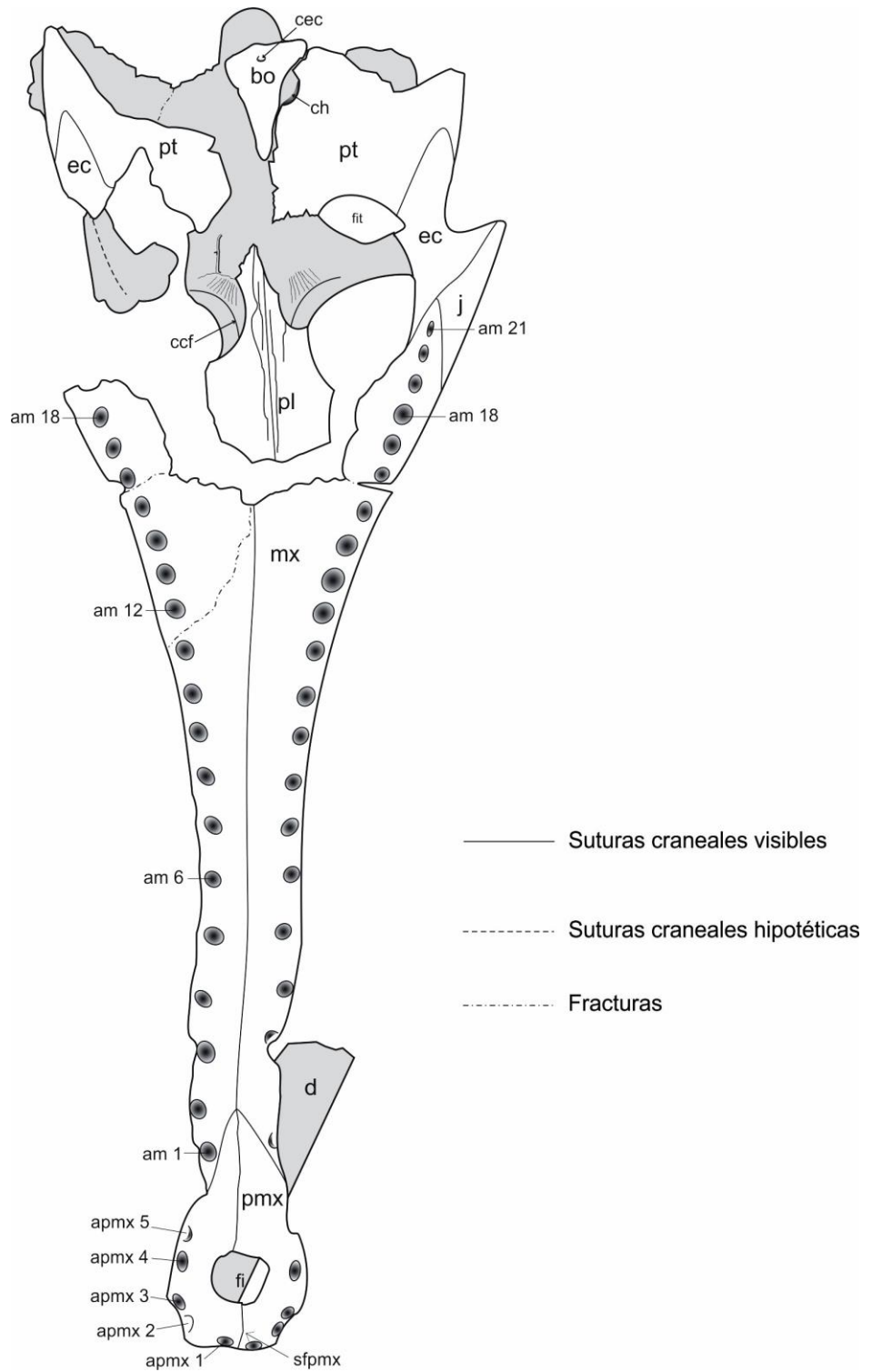


Figura 15. Esquema del cráneo de *Aa* gen. et sp. nov. IHNFG-2915. Vista ventral. Abreviaturas: **am**, alveolo maxilar; **apmx**, alveolo premaxilar; **cec**, canal eustaquiano central; **ccf**, crista *cranii frontalis*; **ch**, coanas; **d**, dentario; **ec**, ectopterigoides; **fi**, foramen incisivo; **fit**, fenestra infratemporal; **j**, yugal; **pl**, palatino; **pmx**, premaxilar; **pt**, pterigoides; **sfpmx**, sínfisis premaxilar.

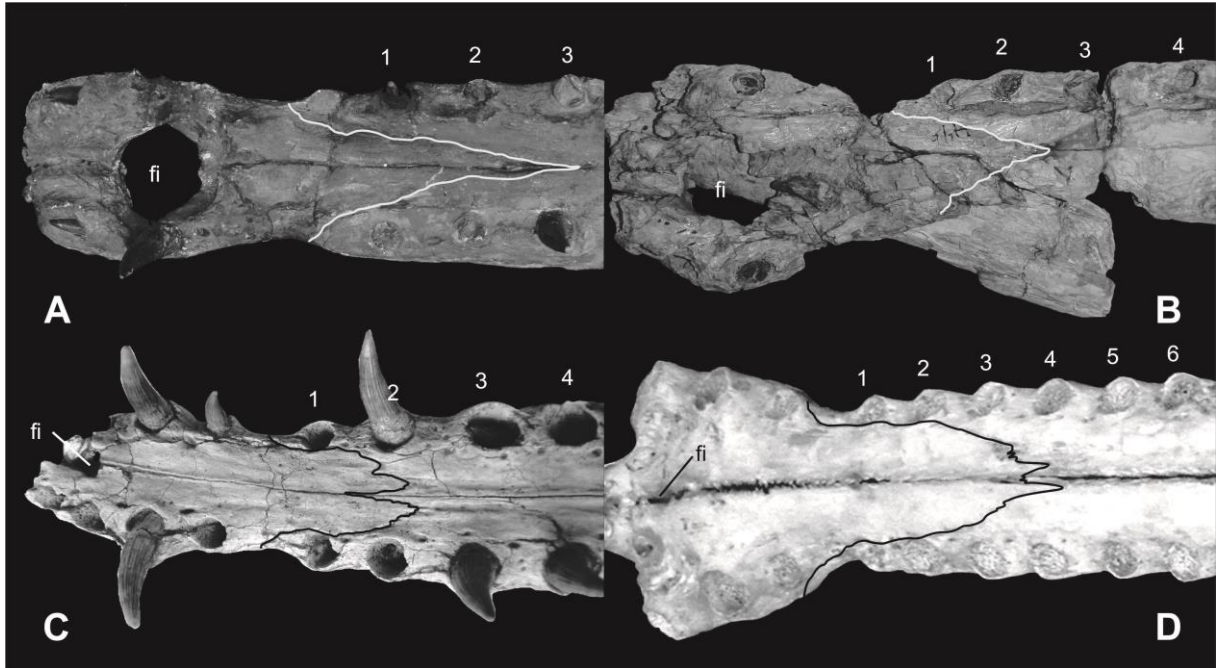


Figura 16. Comparación de la sutura premaxila-maxilar entre especies de Gavialoidea. A) *Eothoracosaurus mississippiensis* (MSU 3293); B) *A a* gen. et sp. nov. IHNFG-2915, C) *Eosuchus lerichei* (IRNSB 1740); D) *Gavialis gangeticus* (YPM 585). La sutura fue remarcada para que se observe mejor. No a escala. Abreviatura: **fi**, foramen incisivo; los números indican la posición de los dientes maxilares.

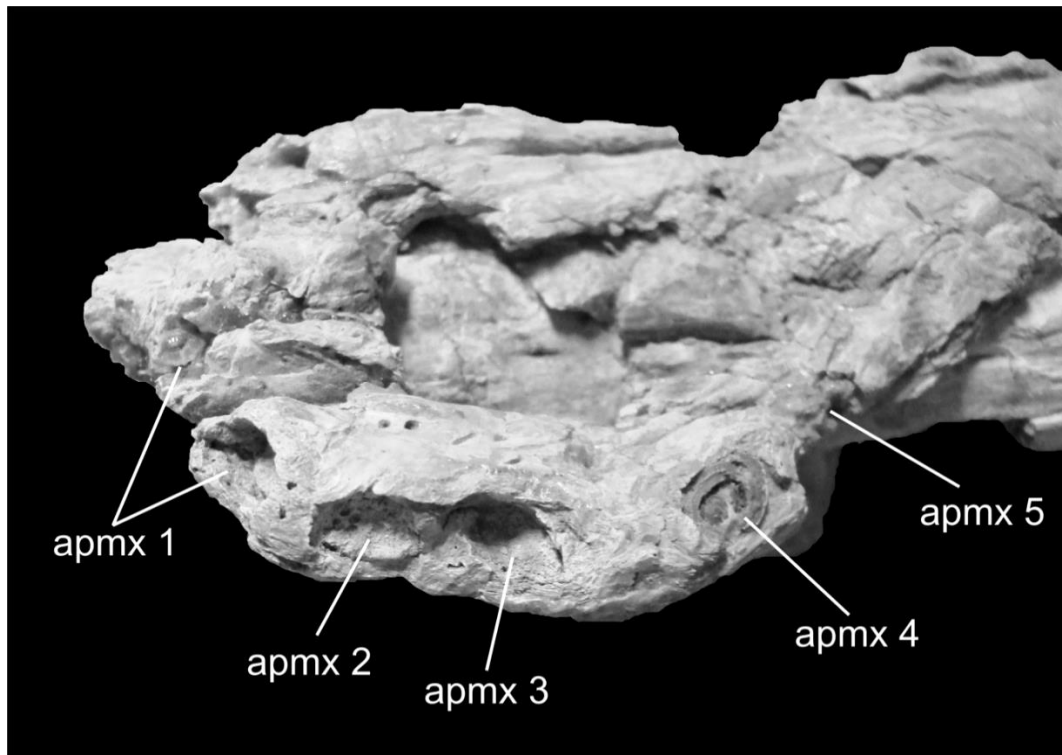


Figura 17. Detalle de la premaxila de *A a* gen. et sp. nov. IHNFG-2915 (vista ventrolateral). Abreviatura: **apmx**, alveolo premaxilar.

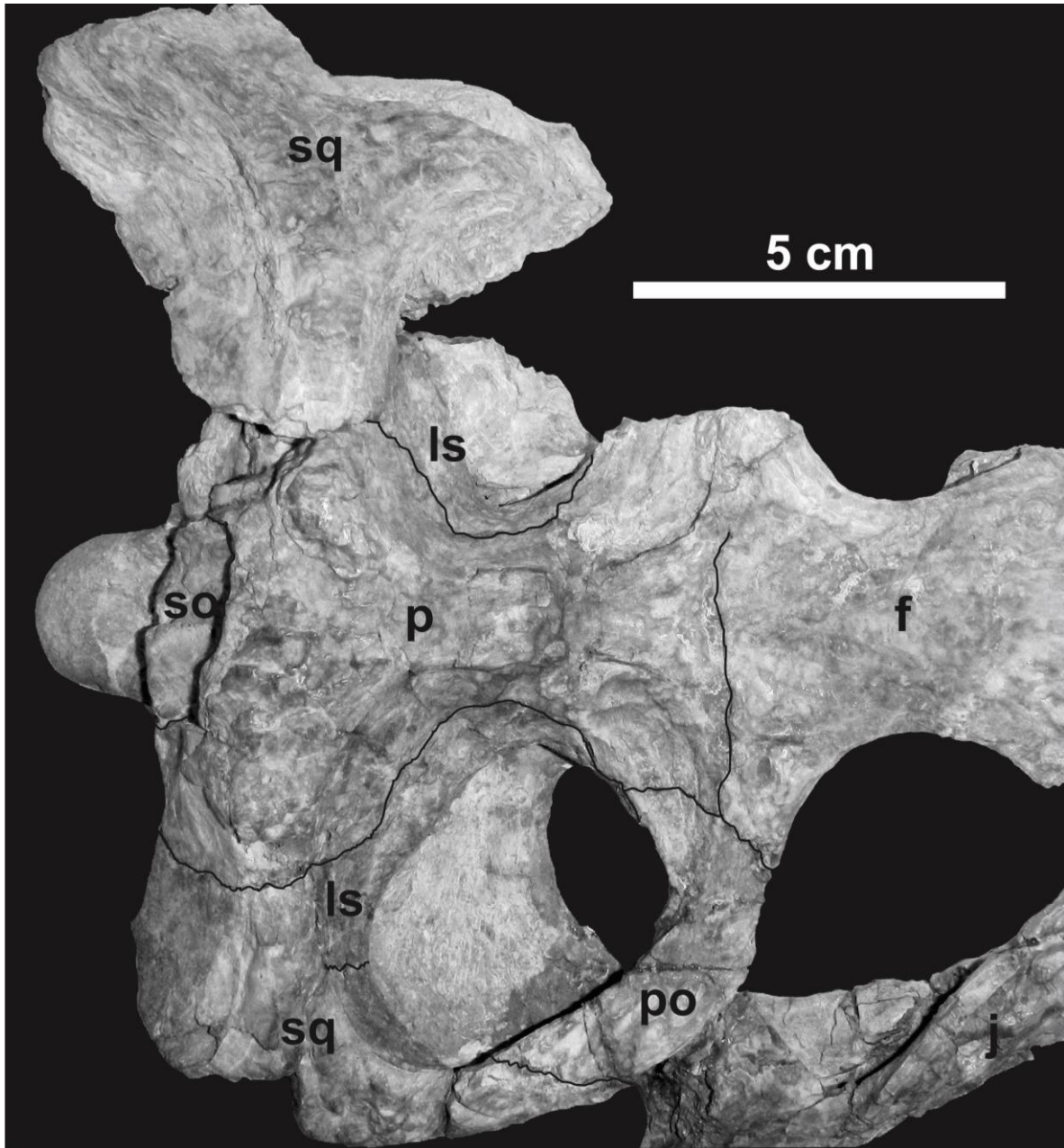


Figura 18. Detalle de la tabla craneal de *A a* gen. et sp. nov. IHNFG-2915. Abreviaturas: **f**, frontal; **j**, yugal; **ls**, lateroesfenoides; **p**, parietal; **po**, posorbital; **so**, supraoccipital; **sq**, escamoso. Las suturas han sido resaltadas.

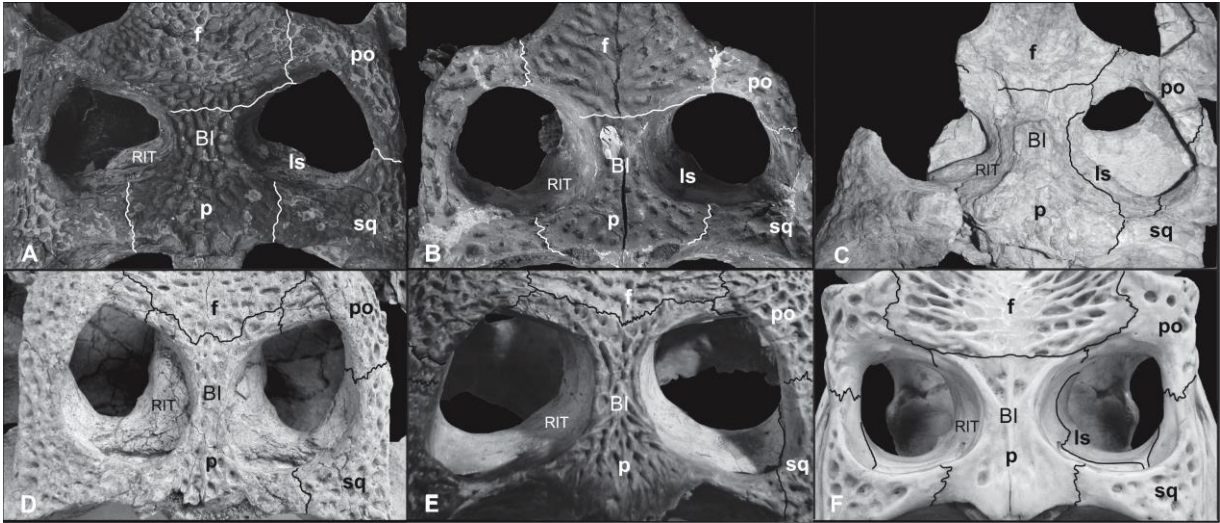


Figura 19. Comparación de la tabla craneal entre toracosaurios y gaviales modernos. A) *Eothoracosaurus mississippiensis* (MSU 3293); B) *Thoracosaurus neocesariensis* (AMNH 2542); C) *A a* sp. nov. IHNFG-2915, D) *Eosuchus minor* (ANSP 10079); E) *Piscogavialis jugaliperforatus* (SMNK 1282 PAL); F) *Gavialis gangeticus* (TMM m-5485). No a escala. Abreviaturas: **BI**, barra interfenestral; **f**, frontal; **ls**, lateroesfenoides; **p**, parietal; **po**, posorbital; **RIT**, reborde intratemporal, **sq**, escamoso. Las suturas han sido resaltadas.

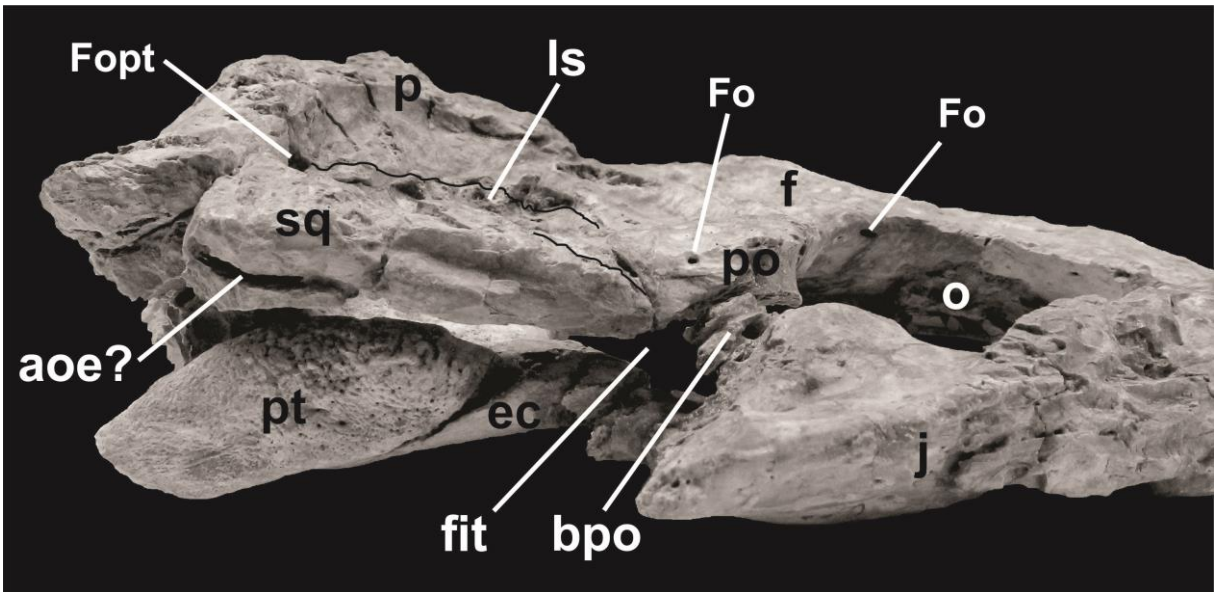


Figura 20. Detalle de la región temporal de *A a* gen. et sp. nov. IHNFG-2915. Abreviaturas: **aoe?**, apertura ótica externa; **bpo**, barra postorbital; **ec**, ectopterigoides; **f**, frontal; **fit**, fenestra infratemporal; **Fo**, foramen; **Fopt**, foramen posttemporal; **j**, yugal; **l**, lacrimal; **ls**, lateroesfenoides; **o**, órbita; **p**, parietal; **po**, posorbital; **pt**, pterigoides; **sq**, escamoso.

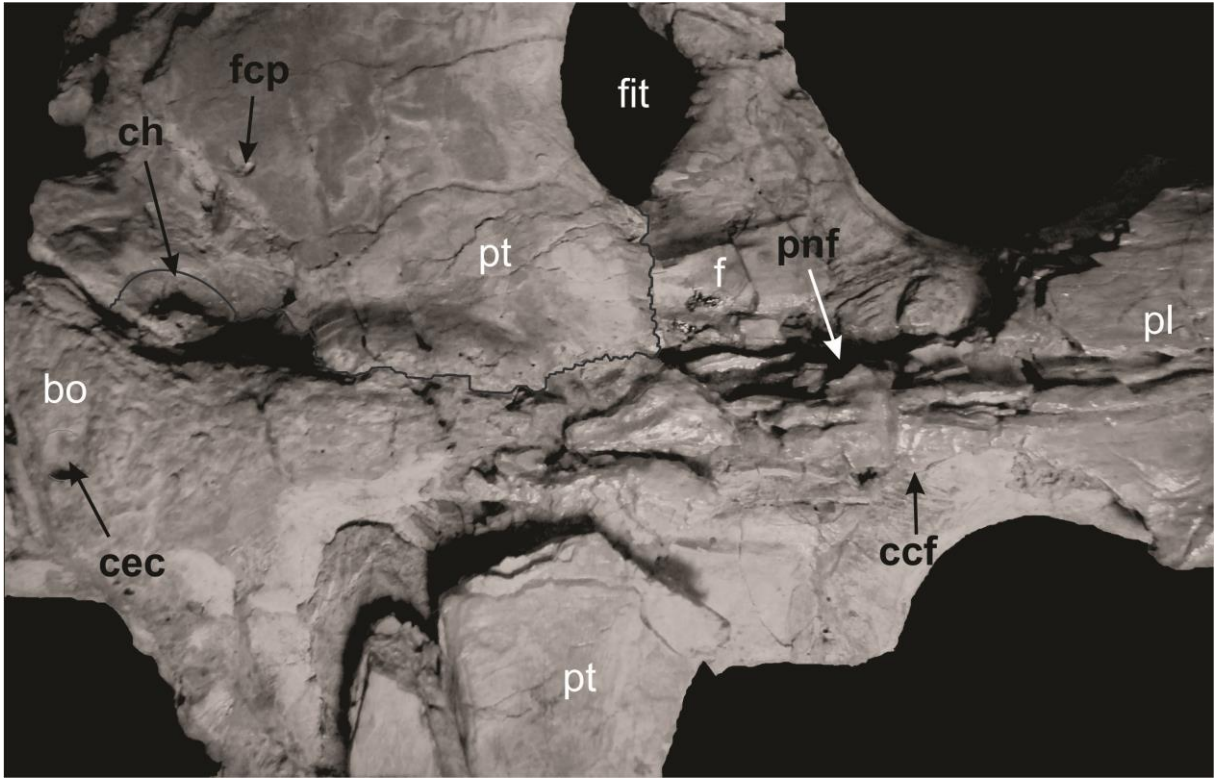
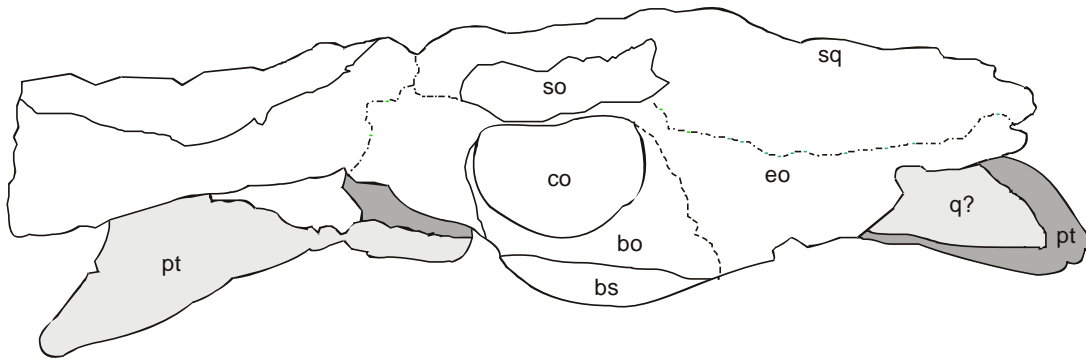
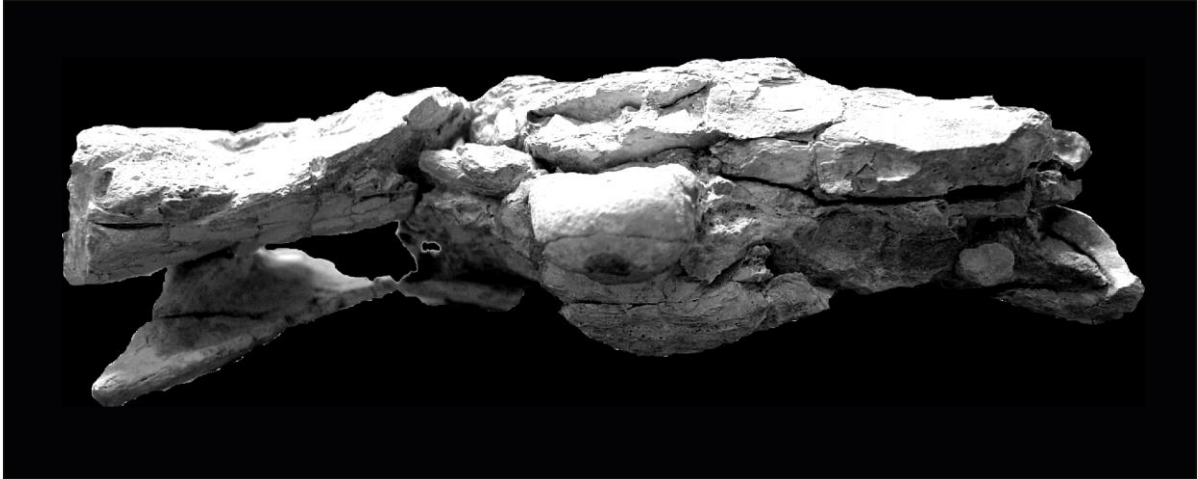


Figura 21. Detalle de la región palatal de *A a* gen. et sp. nov. IHNFG-2915. Abreviaturas: **bo**, basioccipital; **ccf**, cresta *cranii frontalis*; **cec**, canal esutaquiano central; **ch**, coana; **f**, frontal; **fcp**, foramen *caroticum posterium*; **fit**, fenestra infratemporal; **pl**, palatino; **pnf**, pasaje nasofaringeo; **pt**, pterigoides.



———— Suturas craneales visibles

----- Suturas craneales hipotéticas

..... Fracturas

Figura 22. Basicráneo y esquema del basicráneo de *Aa* gen. et sp. nov. IHNFG-2915. Vista posterior. Abreviaturas: **bo**, basioccipital; **bs**, basiesfenoides; **co**, condilo occipital; **eo**, exoccipital; **pt**, pterigoides; **q**, cuadrado; **so**, supraoccipital; **sq**, escamoso. Barra de escala igual a 5 cm.



Figura 23. Mandíbula de *A a* gen. *et* sp. nov. IHNFG-2915. Rama mandibular izquierda en A) Vista lateral y B) lingual; y parte anterior de la rama mandibular derecha en C) vista lateral y D) lingual. En B se eliminó la premaxila, la cual se encuentra adherida a la porción más anterior de la rama mandibular izquierda. Barra de escala igual a 5 cm.

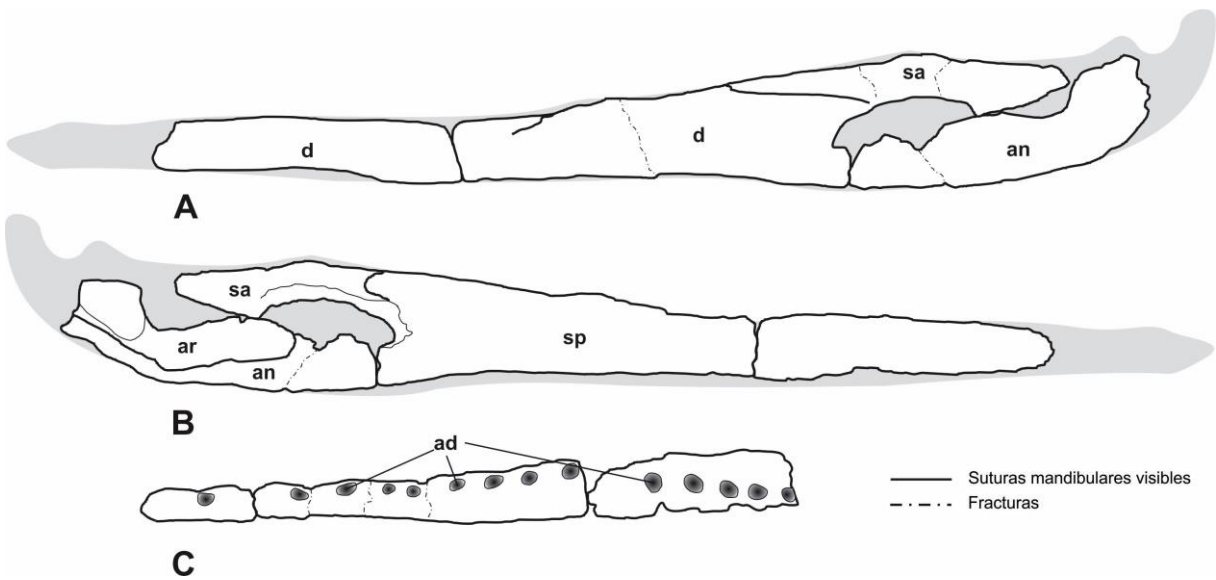


Figura 24. Esquema de la mandíbula de *A a* gen. *et* sp. nov. IHNFG-2915. A) Vista lateral y B) lingual. Abreviaturas: **amn**, alveolo mandibular; **ad**, alveolo dentario; **an**, angular; **ar**, articular; **d**, dentario; **sa**, surangular; **sp**, splenial. Rama mandibular izquierda en A) vista lateral y B) lingual; porción anterior de la rama mandibular derecha en C) vista lingual.

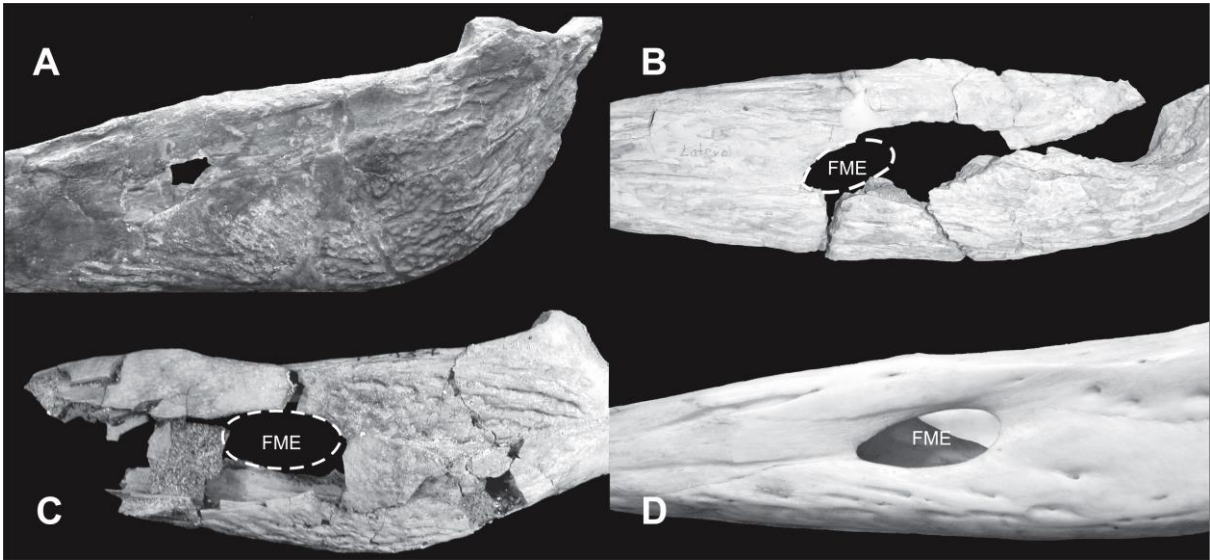


Figura 25. Comparación de la fenestra mandibular externa en Gavialoidea. En A) *Eothoracosaurus mississippiensis* (MSU 3293) el foramen mandibular está ausente, mientras que en B) *A a gen. et sp. nov.* IHNFG-2915 es de tamaño medio; en los gaviales modernos, como C) *Eosuchus minor* (NJSM 15437) y *Gavalis gangeticus* (TMM m-5485) el foramen mandibular es de mayor tamaño. No a escala. Abreviaturas: **FME**, fenestra mandibular externa.

Cuadro 2. Medidas del cráneo de *A a* gen. et sp. nov. IHNFG-2915.

Aspecto dorsal	Medidas en mm
Longitud del cráneo (basioccipital-extremo anterior del rostro) (LT)	450
Ancho del cráneo (mitad al jugal a la altura de la parte anterior de la fenestra supratemporal) (AC1)	161.2
Ancho del cráneo (mitad a parte externa del escamoso) (AC2)	137
Longitud preorbital (LPO)	325
Longitud de la mandíbula a partir de la parte posterior del cóndilo (LMn)	500
Longitud del cráneo al borde posterior de la tabla (LCPT)	423
Longitud de la sínfisis mandibular (LSiM)	226
Ancho interfenestral (AIF)	29.9
Ancho interorbital (AIO)	28.9
Ancho basal del rostro (ABN)	118.4
Ancho mínimo del rostro a través de los maxilares (AMiN)	33.5
Ancho mínimo del rostro a través de la muesca maxilar-premaxilar (AMimx-pmx)	26.1
Ancho del premaxilar (Apmx)	46.3
Ancho del cráneo en los cuadratoyugales (AQ)	?
Ancho de la tabla a través de las fenestras supratemporales (AT)	64.2
Ancho basal de la sínfisis de la mandíbula (ABSM)	29.2
Ancho mínimo de la sínfisis de la mandíbula (AMiSM)	15.2
Ancho de las órbitas (AO)	45.2
Largo de las órbitas (LO)	40.6
Ancho de la fosa supratemporal (AxFST)	49.9
Ancho de la fenestra supratemporal (AiFST)	39.3
Largo fenestra supratemporal (LFST)	44.9
Ancho de la narina externa (ANx)	18.1
Largo de la narina externa (LNx)	15.4
Longitud del jugal	?
Longitud del maxilar (LMx)	327
Aspecto ventral	
Longitud del cráneo de la punta anterior de la coana a la punta de la nariz (LCo)	372
Ancho a través de los pterygoides entre los extremos posteriores (APt)	137.6
Longitud del borde dentado del maxilar (LDMx)	156.4
Ancho del rostro al nivel del 3 ^{er} alveolo premaxilar (AR1)	45.7
Ancho del rostro al nivel del 5 ^o alveolo maxilar (AR2)	33.6
Ancho del rostro al nivel del 14 ^o alveolo maxilar (AR3)	74.9
Diámetro del 4 ^o alveolo maxilar (ØAMx4)	5.5
Diámetro del 5 ^o alveolo maxilar (ØAMx5)	5.5
Diámetro del 6 ^o alveolo maxilar (ØAMx6)	6.4
Longitud del premaxilar en la línea media (LPmx)	84.2
Ancho del palatino (API)	44.4
Longitud de la fenestra infratemporal (LV)	100.7
Ancho de la fenestra infratemporal (AV)	34.1

Cuadro 3. Relación y proporciones en el cráneo de *A a* gen. et sp. nov. IHNFG-2915.

Relación	Proporción
Largo/ancho	0.36
Longitud del rostro/longitud total del cráneo	0.72
Longitud del premaxilar/longitud del rostro	0.26
Longitud del premaxilar/longitud del cráneo	0.19
Longitud de la sínfisis/longitud de la mandíbula	0.45
Ancho de órbita/ancho de fosa supratemporal	0.91
Ancho de la fosa supratemporal/ ancho de la tabla craneal	0.40
Ancho del premaxilar/ancho del rostro a través del maxilar	0.72

4.2.11 *Esqueleto axial*. Se conservaron el axis, tres vértebras cervicales, seis vértebras dorsales y dos vértebras caudales posteriores (Figura 26, Cuadro 4). En los cocodrilos modernos, las primeras nueve vértebras son designadas como cervicales ya que sus costillas no alcanzan el esternón (Carroll, 1988).

El axis está casi completo, la cara posterior del centrum es convexa, lo que indica procelia. El extremo distal de la apófisis neural no es completamente horizontal, como es el caso de *Crocodylus acutus*, sino que presenta un ligero levantamiento en la porción anterior (obs. personal). El canal neural es pequeño. El neurocentro presenta una ligera depresión en su cara frontal, que es donde articula el cóndilo occipital. Los procesos odontoides no están presentes. En la cara ventral del centrum se observa una hipapófisis pequeña.

El resto de las vértebras cervicales son fuertemente procélicas; la sexta vértebra cervical (Figura 26, b) posee una apófisis neural alta y orientada en su porción distal hacia atrás, lo que es característico en las primeras vértebras cervicales. El arco neural es pequeño; la diapófisis y la parapófisis son claramente visibles, pero poco desarrolladas, lo que confirma la posición de la vértebra dentro de la columna vertebral. La novena vértebra cervical está adherida a la cuarta vértebra dorsal, posee una hipapófisis muy desarrollada (Figura 26, c), que es característico en las vértebras de Dyrosauridae (Bufetaut, 1976a) y *Crocodylia* pero no en otros taxones. Las postzigapófisis y las prezigapófisis están incompletas y no se aprecian el tamaño ni la forma.

La posición de las vértebras dorsales no pudo ser determinada. Anteroposteriormente son más largas que anchas y fuertemente procélicas; el arco neural es pequeño y ligeramente constreñido lateralmente. No se observa la presencia de hipapófisis. Las espinas neurales, postzigapófisis y prezigapófisis no se han conservado en estas vértebras. Las suturas neurocentrales no se han cerrado completamente (Figura 26, e y f), lo que sugiere un estado de inmadures en el ejemplar (Brochu, 1996).

Las vértebras caudales son procélicas, mucho más largas que anchas y constreñidas lateralmente, lo que indica que pertenecen al extremo final de la cola (Figura 26, j y k). Las prezigapófisis y postzigapófisis no se han conservado; de la apófisis neural sólo se ha conservado su base. El arco neural es pequeño y de forma semicircular. Los chevrones no están presentes.

Cuadro 4. Medidas (en mm) de las vértebras de *A a* gen. et sp. nov. IHNFG-2915: Cervicales (C), dorsales (D) y caudales (Ca). Para las abreviaturas ver figura 10.

Vértebra	LMCm	AMCm	AM	DTCN	DVCN	DTCoP	DVCoP
Axís	45.1	17.7	42.0	8.7	9.4	14.8	12.8
6ª Cervical	34.4	22.6	52.3	8.1	8.6	14.9	16.6
Cervical #1	40.8	?	?	?	?	15.3	14.6
9ª Cervical	34.8	19.3	?	8.0	8.8	18.3	16.2
4ª Dorsal	34.1	22.8	64.7	7.4	7.8	18.3	17.3
Dorsal #1	36.5	19.6	?	11.3	10.1	15.2	16.2
Dorsal #2	36.2	20.2	?	9.9	10.3	21.6	16.4
Dorsal #3	36.1	22.7	?	9.7	10.7	19.4	16.7
Dorsal #4	37.4	19.7	?	?	?	19.2	17.3
Dorsal #5	?	17.7	?	?	?	19.6	13.4
Caudal #1	38.6	13.8	28.4	4.7	5.4	9.2	9.3
Caudal #2	38.9	14.1	?	5.6	4.3	9.1	7.8

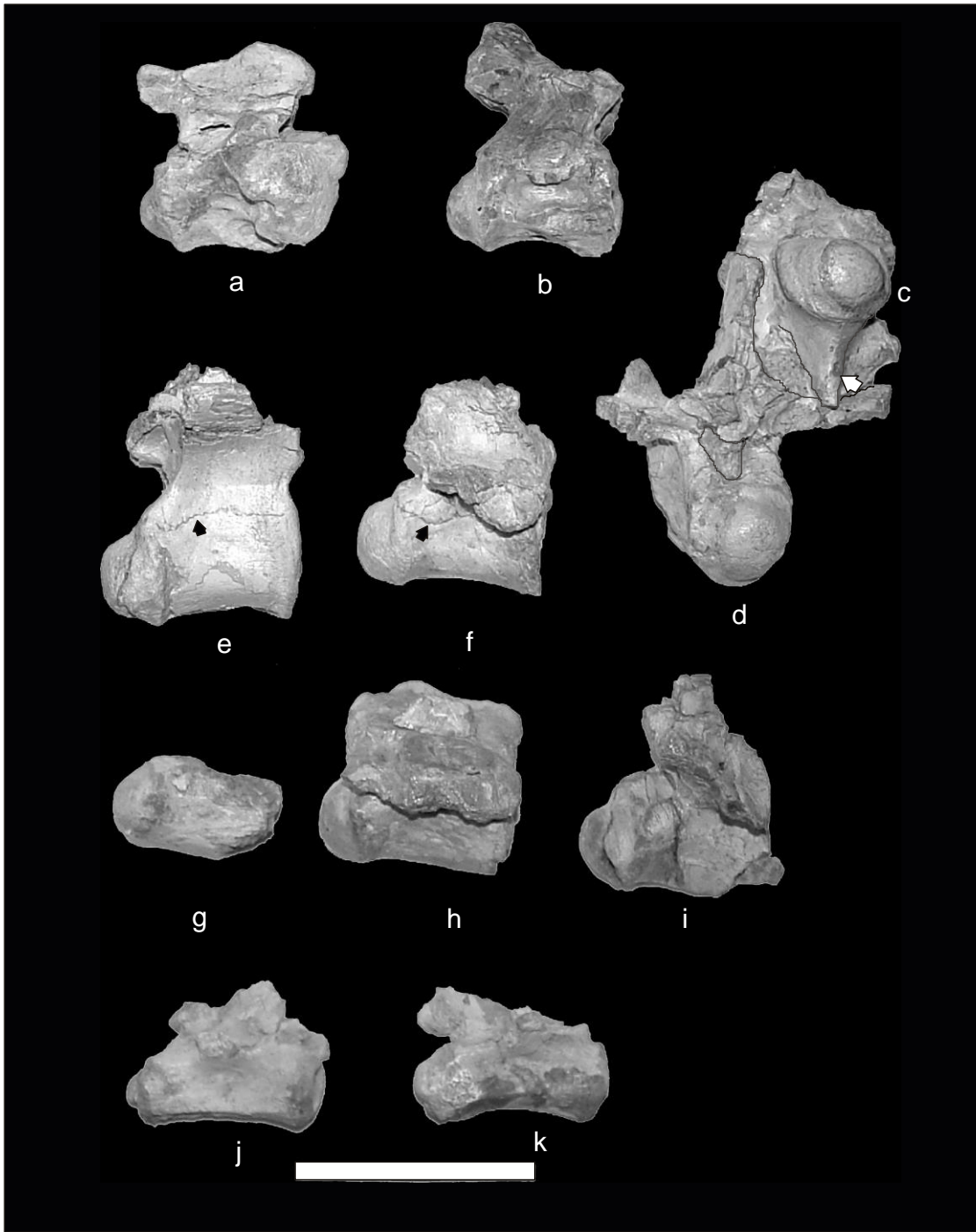


Figura 26. Vértabras de *A a* gen. *et* sp. nov. IHNFG-2915. a) Axis, b) sexta vértebra cervical, c) novena vértebra cervical, d) cuarta vértebra dorsal, e-i) vértebras dorsales, j-k) vértebras caudales. La flecha negra señala la sutura neurocentral, la flecha blanca señala la hipapófisis. Barra de escala igual a 5 cm.

4.2.12 *Cintura pectoral y esqueleto apendicular anterior.* El coracoides izquierdo está completo, es casi 1/3 más largo que la escápula y mucho más largo y angosto en su parte media que en otros taxones longirostros como *Thalattosuchia* (Steel, 1973), *Woodbinesuchus byersmauricei* (Lee, 1997: fig. 4) y *Terminonaris robusta* (Wu *et al.*, 2001: fig. 6) y que en las formas vivientes como *Crocodylus acutus* (obs. personal), pero es muy similar al del gavialoide *Eothenacosaurus mississippiensis* (Brochu, 2004). El extremo distal del coracoides es plano y casi tan ancho como el extremo proximal. La tuberosidad caudomedial de la hoja del coracoides se extiende sobre todo el borde del extremo proximal. La faceta articular con el húmero está muy desarrollada y su superficie se extiende ventroposteriormente (Figura 27d y e). Sólo se conservó la parte proximal de la escápula izquierda, pero puede apreciarse que en general no difiere notablemente de la de otros *Crocodylia*. En vista lateral el borde anterior y posterior de la lámina escapular son simétricos y con márgenes rectos. El proceso coracoideo es prominente y está dirigido posteroventralmente. La faceta articular es semiplana y en vista craneal es ovoide. Por el borde anterolateral se observa la fosa articular (Figura 27f).

La ulna es similar al de las formas actuales. Se conserva su articulación proximal y puede observarse que el borde anterior del proceso oleocranial es cóncavo (Figura 28g).

4.2.13 *Cintura pélvica y esqueleto apendicular posterior.* El isquion es el único elemento conservado de la cintura pélvica y está fragmentado distalmente. Se conserva sólo la rama púbica anterior y su región de contacto acetabular (Figura 27h). El fémur derecho está completo, así como la mitad proximal del izquierdo. Con base en el fémur derecho puede apreciarse que este hueso es recto, con una ligera tendencia sigmoidal, lo que ocasiona que el extremo proximal se curve ligeramente hacia adentro. El fémur es largo y delgado y recuerda al de las formas nadadoras (Buscalioni, 2007 com. pers.). El cóndilo articular es de forma semioval y no está diferenciado del resto del fémur por un cuello, como se observa en los mamíferos y en algunos reptiles. Por la parte posterior se aprecia el cuarto trocánter bien desarrollado que sirve de unión para el músculo *caudifemoralis* (Romer, 1956). Por el extremo distal del fémur se observa la fosa intercondilar para el tendón del tríceps; el epicóndilo lateral y la *troclea patelaris* presentan una superficie plana en vista craneal. La faceta articular para la fíbula es amplia (Figura 27a y b).

Los autopodios son similares a los de *Crocodylus acutus*. El metatarso del dígito III se conservó completo y se aprecia que el extremo proximal es ligeramente más ancho que el distal. Las falanges no difieren de la de otros Crocodylia.



Figura 27. Elementos apendiculares de *A a* gen. et sp. nov. IHNFG-2915. a) Fémur derecho, b) parte distal del fémur izquierdo, c) tibia izquierda, d) coracoides izquierdo, e) parte proximal del coracoides derecho, f) parte proximal de la escápula izquierda, g) articulación proximal de la ulna derecha, h) rama púbrica anterior del isquion, i) metacarpo del dígito I izquierdo, j-l) autopodios no identificados, m) calcáneo, n) primera falange del dígito III derecho. Barra de escala igual a 2 cm.

Cuadro 5. Medidas de los elementos postcraneales (excluyendo vértebras) de *A a* gen. et sp. nov. IHNFG-2915.

Elemento	Medidas en mm
Longitud del fémur	266.2
Ancho del fémur en la parte media	15.3
Ancho de la parte distal del fémur	28.6
Ancho de la parte proximal del fémur	16.6
Longitud de la ulna	?
Ancho de la ulna en la parte media	4.3
Ancho proximal de la ulna	19.5
Ancho distal de la ulna	?
Longitud de la tibia	?
Ancho de la tibia en la parte media	14
Ancho de la parte proximal de la tibia	22.7
Ancho de la parte distal de la tibia	?
Longitud de la escápula	?
Ancho de la lámina de la escápula	30.0
Espesor de la lámina de la escápula en la parte media	5.4
Longitud del coracoides	109.5
Ancho de la parte distal del coracoides	33.0
Ancho de la parte proximal del coracoides	40.6
Espesor del coracoides en la parte media	7.2

4.2.14 *Osteoderms dorsales*. Se conservaron algunos osteoderms nucales y parasagitales. Los osteoderms nucales son grandes, cuadrangulares, con el borde anterolateral sub-redondeado. Los osteoderms parasagitales son cuadrangulares, con ornamentación marcada constituida por pocillos profundos y no poseen crestas. La superficie dorsal de los osteoderms presenta pocillos profundos, mientras que la superficie ventral es lisa. Los osteoderms parasagitales poseen una prominente lámina en la superficie anterolateral, no presente en los tomistomas, pero si en gaviales (Figura 28).

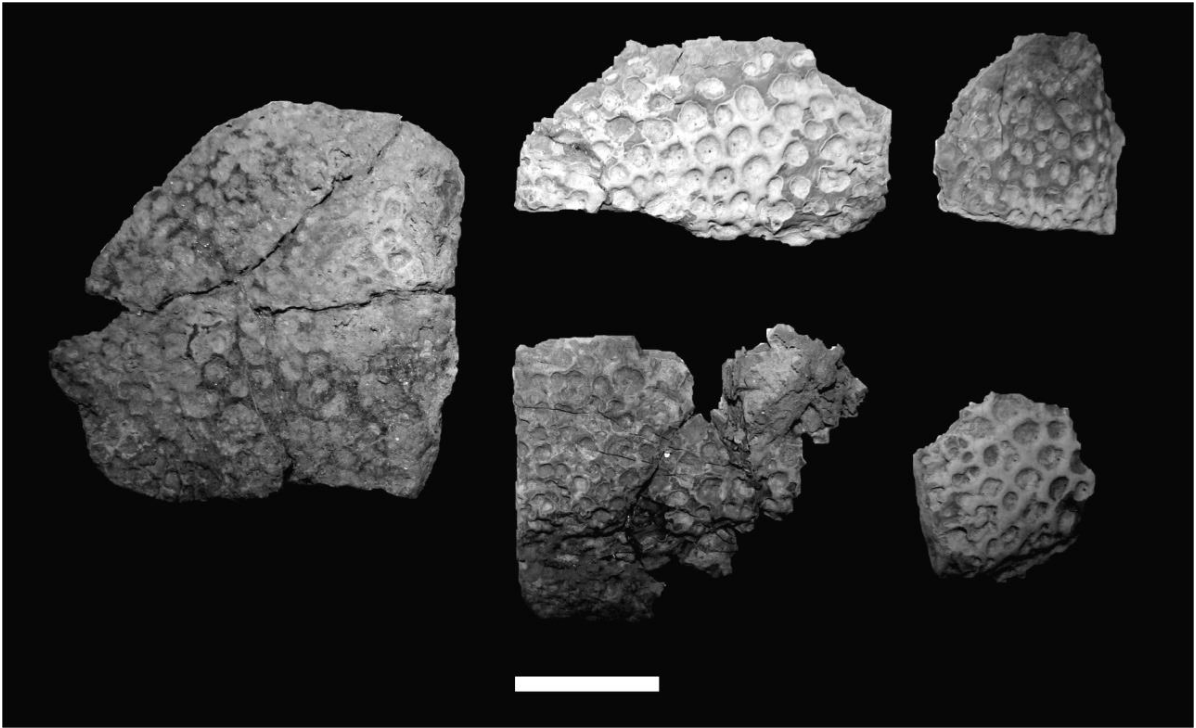


Figura 28. Osteroderms de *A a* gen. *et* sp. nov. IHNFG-2915. Barra de escala igual a 2 cm.

4.3 Sistemática Paleontológica

CROCODYLIFORMES Clark en Benton y Clark, 1988

MESOEUCROCODYLIA Whetstone y Whybrow, 1983

NEOSUCHIA Benton y Clark, 1988

DYROSAURIDAE de Stefano, 1903

B b gen. et sp. nov.

4.4 Descripción y comparación

4.4.1 *Diagnosis.* Dyrosauridae que difiere de los demás miembros del clado en la siguiente combinación de caracteres: dientes cónicos y robustos con el ápice obtuso; fémur con el cóndilo articular inclinado 45° con respecto a al eje central y cóndilo lateral de menor tamaño y menos prominente (autopomorfía); húmero de forma más sigmoidal que en *Congosaurus*, *Hyposaurus* y *Dyrosaurus* y con una depresión en forma de surco en la cara craneal (autopomorfía).

4.4.2 *Material.* IHNFG-2732. Fémur y húmero derecho, dos vértebras dorsales, fragmento posterior de la rama mandibular izquierda, cinco dientes en moderado estado de conservación y dos parcialmente conservados, y parte proximal de una costilla.

4.4.3. *Localidad y horizonte.* Localidad Tortuga Gigante, Formación Ocozocoautla. Maastrichtiano, Cretácico Superior.

4.4.4 *Aspecto general.* Los restos óseos tienen buen estado de conservación, aunque antes de la consolidación con butvar estos tendían a desmoronarse. Son de color oscuro y presentan óxido ferroso y rastros de piritación. No se observan deformaciones notables en los huesos apendiculares largos, aunque en las vértebras hay indicios de aplastamiento.

4.4.5 *Mandíbula.* Sólo se conservó la porción posterior de la rama mandibular derecha. En general su estado de conservación no es muy bueno y las suturas no son del todo claras.

4.4.6 *Dientes*. Los dientes son cónicos a triangulares, con el ápice obtuso. No se observan carenas en ninguna de las caras de los dientes (Figura 30). En forma general se asemejan mucho a los dientes de *Acherontisuchus guajiraensis* del Paleoceno medio-tardío de Colombia (Hastings *et al.*, 2011), pero difieren de los de otros dirosauridos, como *Hyposaurus*, *Congosaurus*, *Rhabdognathus* y *Dyrosaurus*, en los cuales los dientes son más acuminados. Los dientes con número de control 3589, 3792 y 3794 (Figura 30 A-C) son cónicos desde su parte media hasta el ápice, pero la base es ligeramente comprimida lateralmente. Los dientes 4195 y 4196 tienen más apariencia triangular y posiblemente pertenecen a la parte posterior de la mandíbula; de estos, 4196 está comprimido lateralmente, (Figura 30 D y E). El diente 3793 está parcialmente conservado, le falta el ápice; al igual que en 4196, está lateralmente comprimido (Figura 30 F). El diente marcado con el número de colecta 3795 se encuentra en muy mal estado de conservación y sólo pueden observarse detalles en la cara lingual (Figura 30 G). En todos los dientes se presenta una depresión en la cara lingual de la base (Figura 30). La superficie de los dientes presenta surcos profundos que corren en sentido longitudinal, desde la base hasta el ápice. Rivera-Sylva *et al.* (2011), observaron estas marcas en los dientes de un ejemplar de *Deinosuchus riograndensis* proveniente de la Formación Aguja, Coahuila y lo atribuyen a signos de desecación, ocasionada por el intemperismo al que estuvo sometido el organismo antes de ser enterrado completamente por los sedimentos circundantes.

4.4.7 *Húmero*. El húmero es ligeramente sigmoidal, con el extremo proximal orientándose cranealmente y el extremo distal orientado caudalmente, mientras que en *Congosaurus*, *Hyposaurus* y *Dyrosaurus maghribensis* el húmero es casi recto (Jouve y Schwarz, 2004; Jouve *et al.*, 2006; Schwarz *et al.*, 2006). El extremo proximal es casi 1/5 más ancho que el extremo distal. El húmero en su parte media es delgado y en sección transversal es oval. En *Congosaurus* e *Hyposaurus* la cabeza humeral posee una tuberosidad semiesférica sobre la cara medial (Jouve y Schwarz, 2004; Schwarz *et al.*, 2006); en IHNFG-2732 esa tuberosidad es apenas notoria, tal como en el húmero de *Crocodylus acutus*. La cresta deltopectoral es de contorno semioval, se ubica cerca del extremo proximal y corre paralelamente al borde caudomedial del húmero, proyectándose medialmente y remata en la tuberosidad craneomedial. Sobre el borde caudomedial del extremo proximal se ubica la cresta

craneolateral, y adyacente a esta se observa la tuberosidad lateral. En la cara medial se observa un surco más o menos profundo que corre desde la parte media del húmero hasta el extremo distal; este surco no se observa en los húmeros de *Congosaurus*, *Hyposaurus* y *Dyrosaurus*. El extremo distal está menos conservado que el extremo proximal, sin embargo se aprecia que el cóndilo medial es ligeramente más prominente que el cóndilo lateral; ambos están separados por la fosa intercordilar humeral (Figura 31).

4.4.8 Fémur. El fémur es largo y delgado en su parte media, similar al fémur de *Hyposaurus rogersii*, pero el cóndilo articular está perdido. Tiene forma sigmoidal; el extremo proximal se curva orientándose medialmente, mientras que el extremo distal se curva lateralmente. El extremo proximal está lateralmente en ángulo de 45° con relación al eje central-longitudinal, mientras que en *Hyposaurus rogersii* el ángulo es de 51.7°, en *Congosaurus bequaerti* de 55° (ops. pers.) y en *Acherontisuchus guajiraensis* es de 52° (Hastings *et al.*, 2011). La tuberosidad caudal es prominente. La depresión proximal es clara y tiene forma de V, con el ápice dirigido distalmente. El cuarto trocánter es prominente, se proyecta medialmente y es notorio en vista craneal y caudal (Figura 32C y D). La fosa paratrocantérica se localiza sobre el borde craneomedial del cuarto trocánter, pero es apenas visible (Figura 32A). La depresión caudal tiene forma lenticular pero no se observa bien. La depresión medial, se presenta como un ligero surco sobre la cara medial del fémur (Figura 32B). El cóndilo medial y el cóndilo lateral son casi del mismo tamaño y están separados por la fosa intercondilar. El cóndilo medial es menos prominente lateralmente que en *H. rogersii*, *C. bequaerti* y *A. guajiraensis* (Figura 33). La longitud total del fémur de *B b* ha sido estimada en aproximadamente 360 mm a pesar de que falta el cóndilo articular, siendo su tamaño similar al fémur de *Dyrosaurus maghribensis* (Jouve *et al.*, 2006), el cual tiene una longitud total de 390 mm, pero es mucho más largo que el fémur de *C. bequaerti*, *A. guajiraensis* y *H. rogersii* (Cuadro 7).

4.4.9 Vértebras. Sólo se conservaron dos vértebras, las cuales son anficélicas, como en muchos taxones de cocodrilos no-eusuquios (Figura 34). La vértebra con número de colecta 4192 es la primera vértebra sacra; conservó el cuerpo, la base de ambas costillas sacras, la base del arco neural y la base de las pre y postzigapofisis. En vista craneal el contorno del cuerpo

vertebral es semicuadrado y lateralmente sobresalen las costillas sacras, de las cuales no se conservó la superficie articular con el ilion. En el centro de la superficie articular anterior del cuerpo vertebral hay una notoria depresión. El arco neural está constreñido, probablemente por acción del peso de los sedimentos durante el proceso de fosilización. De las prezigapófisis sólo se conservó la base y una parte de la espina neural. En vista caudal el contorno del cuerpo vertebral es semioval; el arco neural se observa mejor que en vista craneal. El pedúnculo del arco neural es robusto. Las postzigapófisis no se conservaron completamente, pero se observa que nacen desde el pedúnculo del arco neural a la altura del borde superior del arco neural. En vista ventral el cuerpo vertebral tiene forma de reloj de arena. Las costillas sacrales nacen en el extremo anterior del cuerpo vertebral. El extremo anterior es ligeramente más ancho que el extremo posterior. En la superficie ventral del extremo posterior se observa la rugosidad mencionada por Schwarz *et al.* (2006).

La vertebra rotulada con el número de colecta 4197 es una vértebra dorsal; conservó sólo el centro, por lo que carece completamente de las apófisis. En vista lateral el contorno ventral del cuerpo de la vértebra se curva hacia arriba, dando la apariencia de una silla de montar invertida. Lateralmente es ligeramente más larga que alta. En vista ventral tiene forma de reloj de arena, con el centro casi $2/3$ más estrecho que el margen craneal y caudal, condición que es diagnóstica de la familia Dyrosauridae (Schwarz *et al.*, 2006).

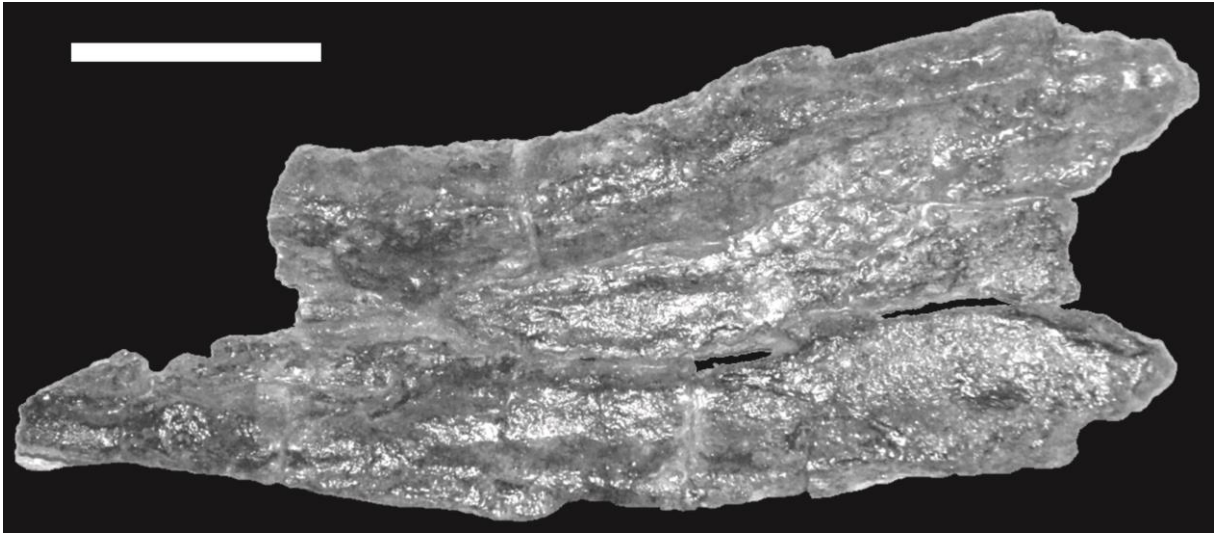


Figura 29. Mandíbula de *B b* gen *et* sp. nov. IHNFG-2732, vista lingual. Barra de escala igual a 5 cm

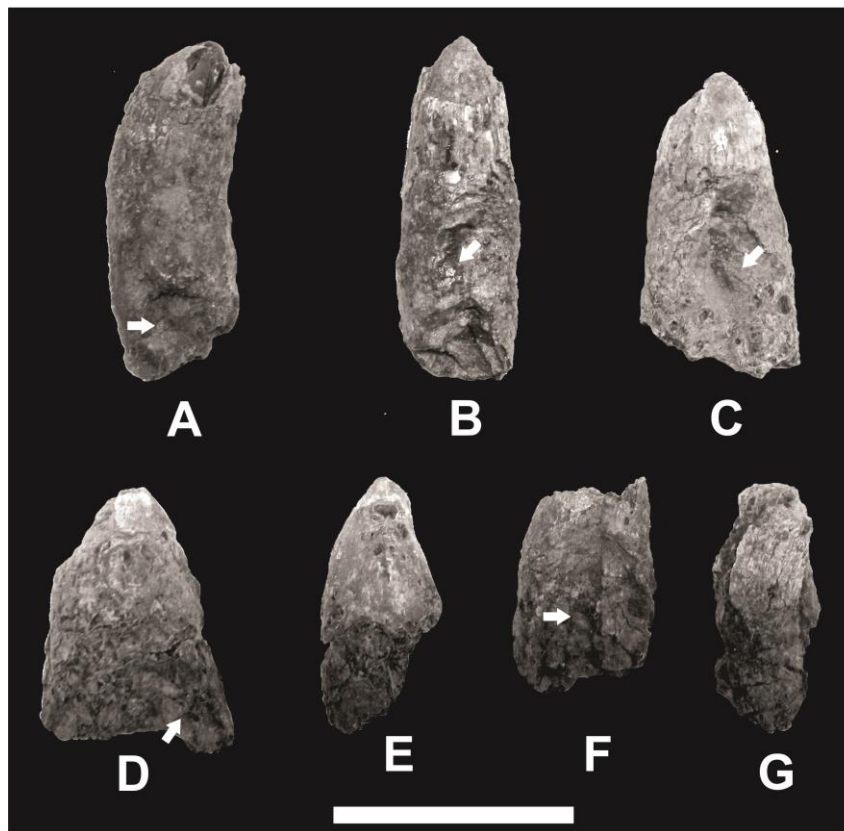


Figura 30. Dientes aislados de *B b* gen *et* sp. nov. IHNFG-2732. Dientes con número de colecta A) 3589, B) 3792, C) 3794, D) 4195, E) 4196, F) 3793 y G) 3795. La flecha señala la depresión en la base del diente. Barra de escala igual a 5 cm.

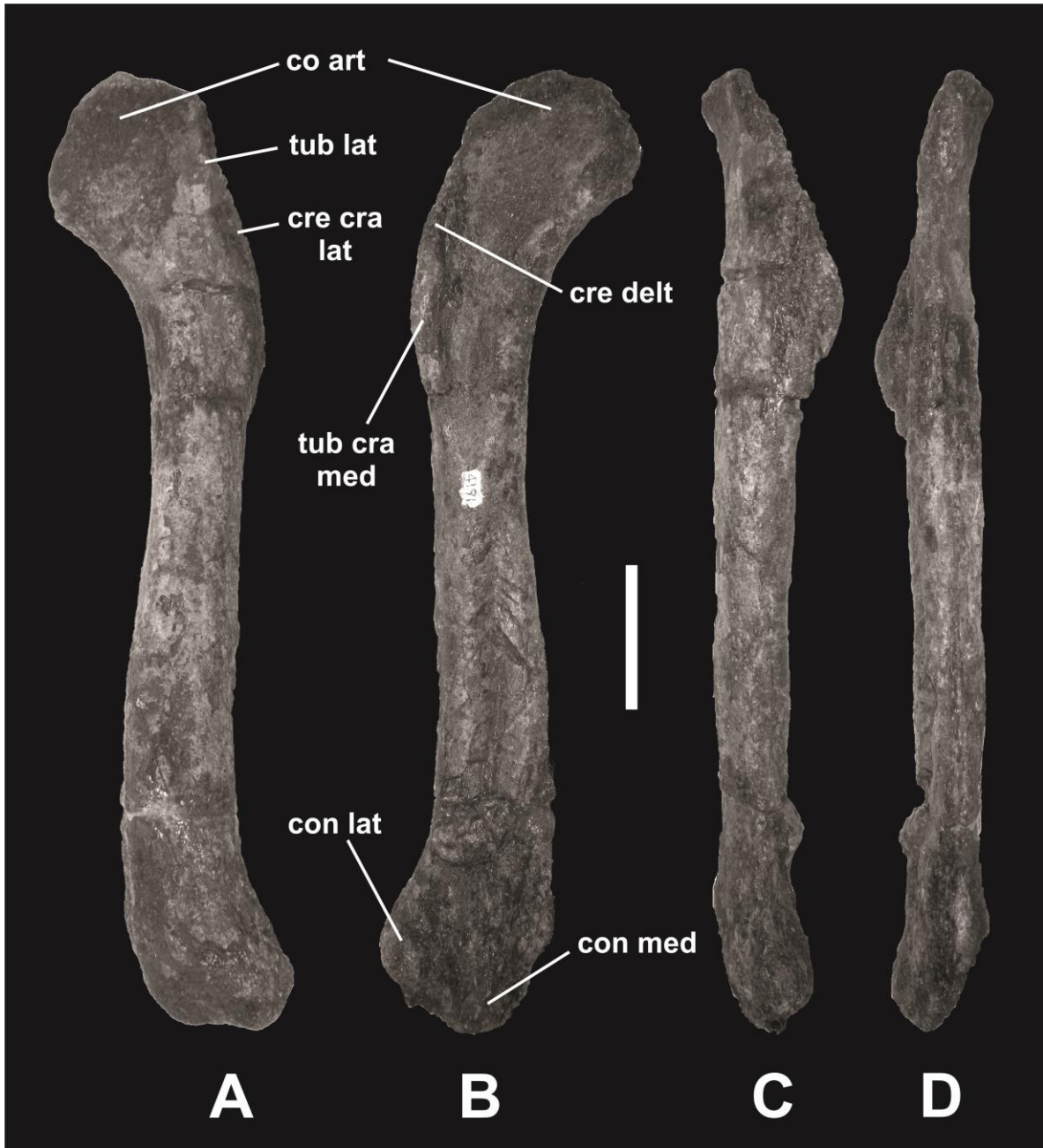


Figura 31. Húmero de *B b* gen *et* sp. nov. IHNFG-2732. Vista A) lateral, B) medial, C) craneal y D) caudal. Abreviaturas: **co art**, cóndilo articular; **con lat**, cóndilo lateral; **con med**, cóndilo medial; **cre cra lat**, cresta craneolateral; **cre delt**, cresta deltopectoral; **tub cra med**, tuberosidad craneomedial; **tub lat**, tuberosidad lateral. Barra de escala = 5 cm.

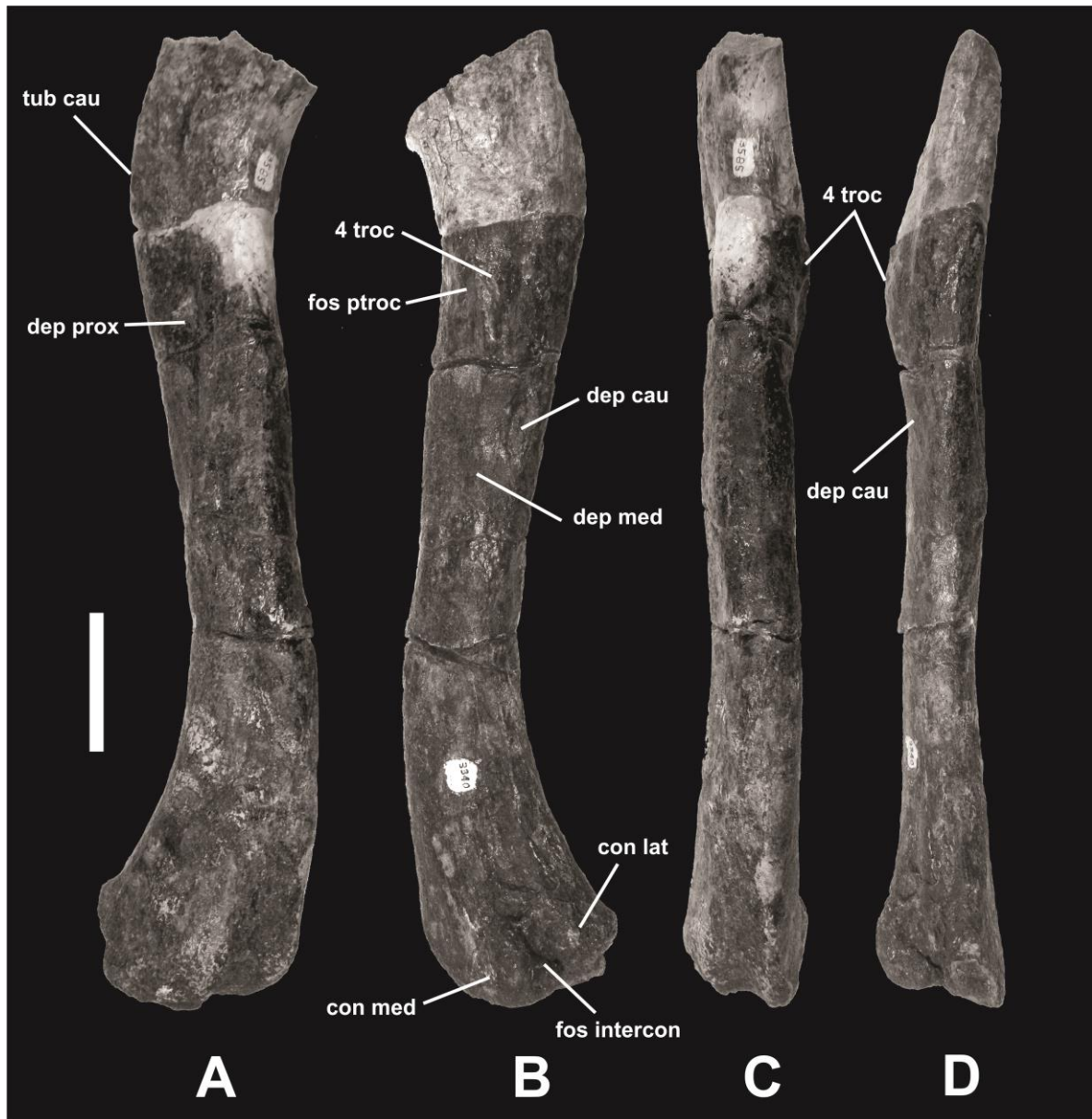


Figura 32. Fémur de *B b* gen *et* sp. nov. IHNFG-2732. Vista A) craneolateral, B) caudomedial, C) craneal y D) caudal. Abreviaturas: **4 troc**, cuarto trocánter; **con lat**, cóndilo lateral; **con med**, cóndilo medial; **dep cau**, depresión caudal; **dep med**, depresión medial; **dep prox**, depresión proximal; **fos intercon**, fosa intercondilar; **fos ptroc**, fosa paratrocantérica; **tub cau**, tuberosidad caudal. Barra de escala = 5 cm.

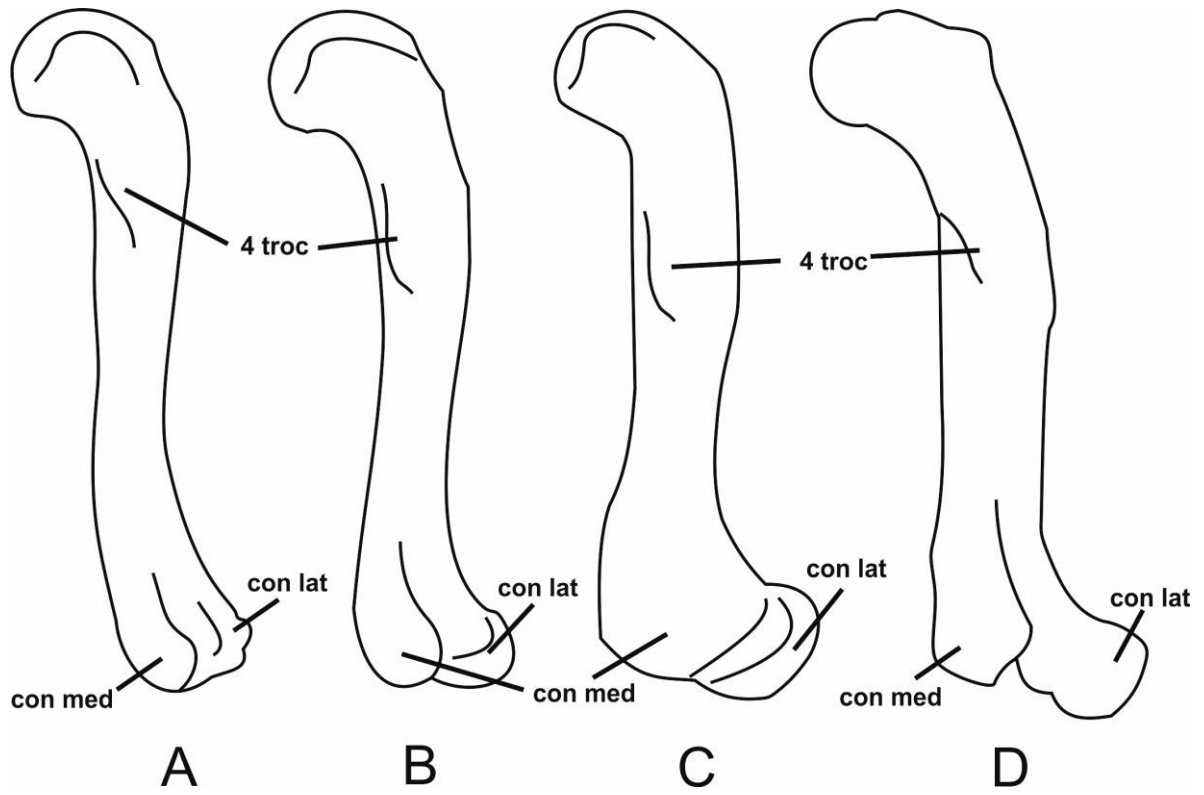


Figura 33. Esquema comparativo en vista craneomedial del fémur de A) *B b* gen et sp. nov. IHNFG-2732, B) *Hyposaurus rogersii* (YPM 753), C) *Congosaurus bequaerti* (MRAC 1815), D) *Acherontisuchus guajiraensis* (UF/IGM 39). Abreviaturas como en la figura 32. No a escala.

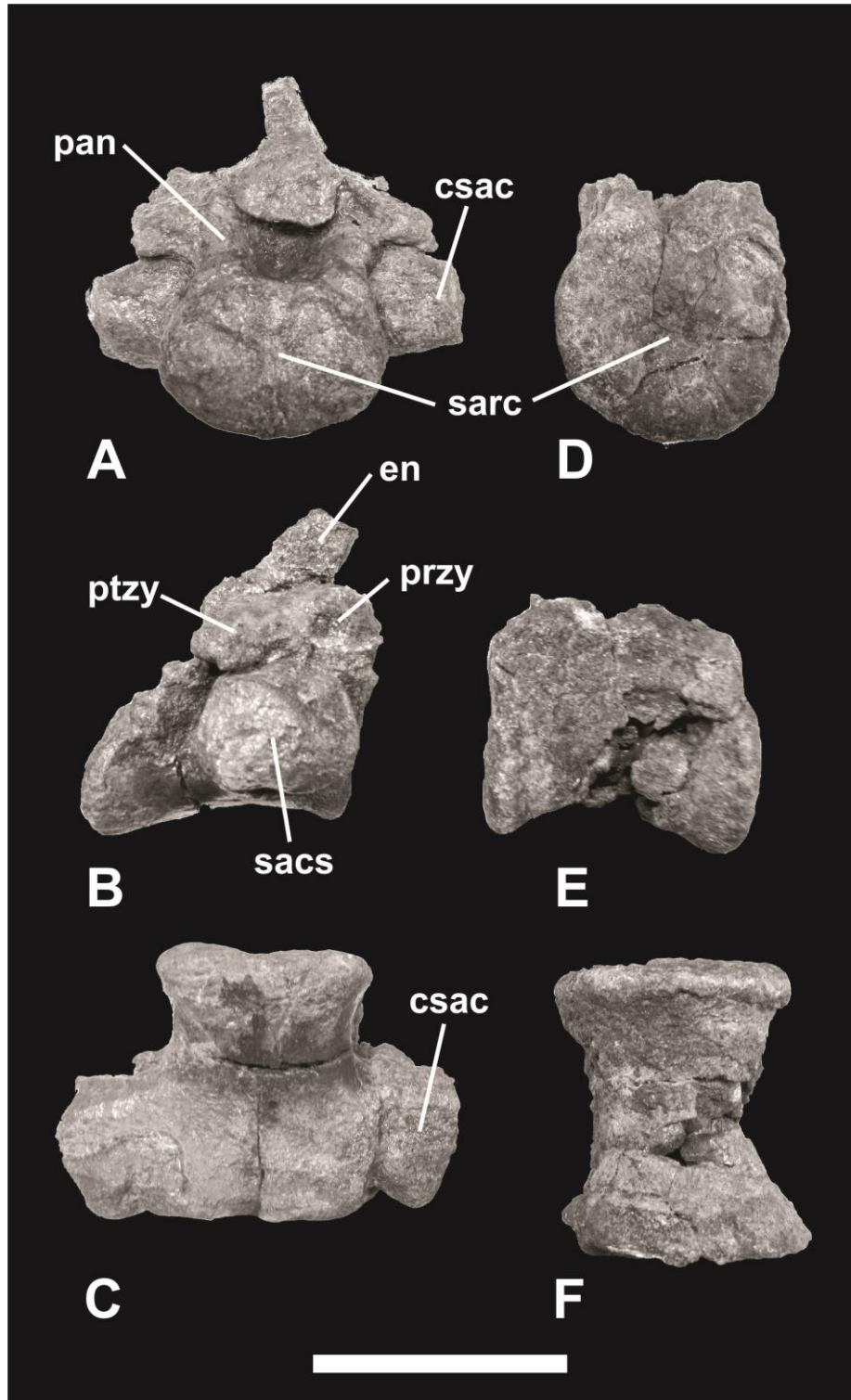


Figura 34. Vértebras de *B b* gen *et* sp. nov. IHNFG-2732. A-C) Primera vértebra sacra, D-F) vértebra dorsal. A y D) Vista caudal, B y E) vista lateral, C y F) vista ventral. Abreviaturas: **csac**, costilla sacra; **en**, espina neural; **pan**, pedúnculo del arco neural; **przy**, prezigapófisis; **ptzy**, postzigapófisis; **sarc**, superficie articular del centro de la vértebra; **sacs**, superficie articular de la costilla sacra. Barra de escala igual a 5 cm.

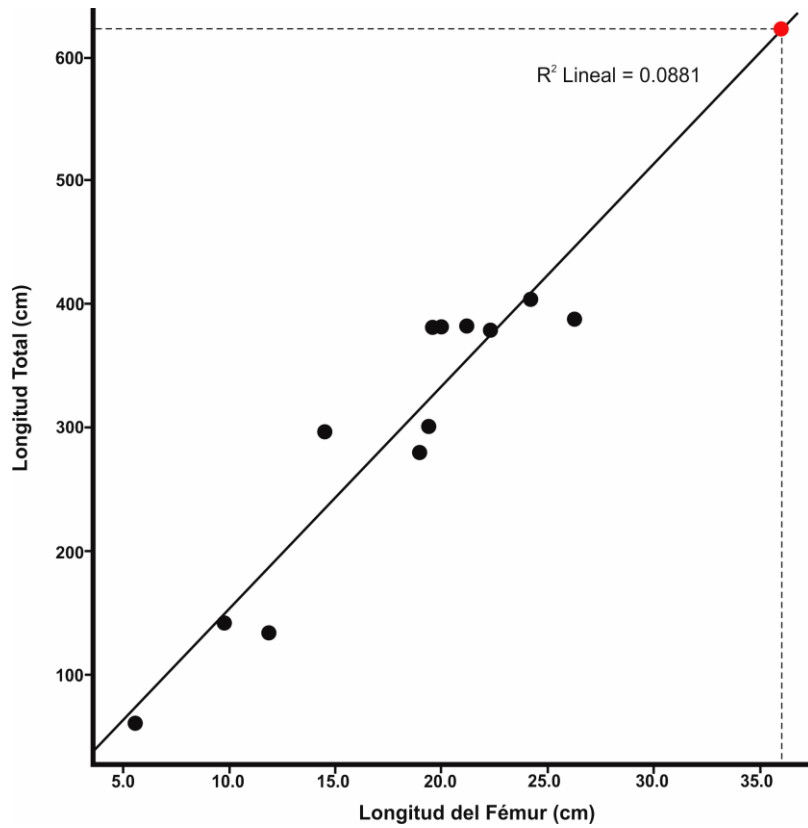


Figura 35. Cálculo de la longitud total de *B b* mediante correlación de Pearson ($P=0.001$) y regresión lineal ($R^2 = 0.0881$) a partir de la longitud del fémur, siguiendo a Farlow *et al.* (2005). El punto rojo muestra la longitud total estimada de IHNFG-2732. Para el cuadro completo de datos utilizados ver el Anexo 9.

Cuadro 6. Medidas de las vértebras de *B b* IHNFG-2732 (en mm). Para las abreviaturas ver figura 10.

Vértebra	LMCm	AMCm	AM	DTCN	DVCN	DTCoP	DVCoP
Dorsal	60.2	56.25	?	?	?	-	-
Sacral 1	62.4	29	?	17.52	6.67	-	-

Cuadro 7. Medidas comparativas de los elementos postcraneales (excluyendo vértebras) de *B b* gen. et sp. nov. IHNFG-2732 y otros Dyrosauridae (en mm). Tomado de este trabajo¹; Jouve y Schwarz (2004)²; medidas calculadas a partir de la Figura 11 en Hastings *et al.* (2011)³; Jouve *et al.* (2006)⁴; medidas estimadas a partir de fotografías del material⁵. Datos marcados con asterico son medidas supuestas.

	Húmero				Fémur			
	Largo total	Ancho proximal	Ancho parte media	Ancho distal	Largo total	Ancho proximal	Ancho parte media	Ancho distal
IHNFG-2732 ¹	322	60	31	52	360*	70*	40	70
<i>Congosaurus bequaerti</i> ²	289	85	33	81	298	74	38	69
<i>Acherontisuchus guajiraensis</i> ³	-	-	-	-	230	50	34	70
<i>Dyrosaurus maghribensis</i> ⁴	390	-	-	-	390	-	-	-
<i>Hyposaurus rogersii</i> (YPM 753) ⁵	-	-	-	-	212	52	28	60
<i>Hyposaurus rogersii</i> (YPM 985) ⁵	167	43	20	38	-	-	-	-

Cuadro 8. Longitud total estimada de especies dentro de Dyrosauridae. Datos tomados de Hastings *et al.* (2011). En todas las especies la longitud total fue calculada con base a las dimensiones del cráneo y/o mandíbula, pero en IHNFG-2732 la longitud total se calculó con base a la longitud del fémur siguiendo a Farlow *et al.* (2005).

Taxón	Longitud total estimada
IHNFG-2732	6.20 – 6.50
<i>Cerrejonisuchus improcerus</i>	1.22 – 2.22
<i>Chenaniusuchus lateroculi</i>	3.57 – 4.24
<i>Acherontisuchus guajiraensis</i>	4.66 – 6.46
<i>Congosaurus bequaerti</i>	3.97 – 4.66
<i>Guarinisuchus munizi</i>	2.79 – 3.43
<i>Hyposaurus rogersii</i>	2.48 – 3.11
<i>Sokotosuchus ianwilsoni</i>	3.75 – 4.44
<i>Phosphatosaurus gavialoides</i>	7.22 – 8.05
<i>Arambourgisuchus khouribgaensis</i>	6.71 – 7.51
<i>Dyrosaurus phosphaticus</i>	7.00 – 7.82
<i>Dyrosaurus maghribensis</i>	5.89 – 7.28
<i>Rhabdognathus keiniensis</i>	4.72 – 5.44
<i>Atlantosuchus coupatezi</i>	7.04 – 7.86

4.5 Resultados del análisis filogenético

El análisis derivado de la matriz de caracteres que contempla al ejemplar *A a*, dio como resultado un total de 4,060 árboles igualmente parsimoniosos. El árbol de consenso estricto de estos 4,060 árboles tiene una longitud de 567 pasos, un IC de 0.406 y un IR de 0.816 (Figura 36). Estos valores muestran que el árbol de consenso es robusto y por lo tanto la posición filogenética de *A a* dentro de Gavialoidea está bien soportada.

En la topología del árbol de consenso *Eothoracosaurus mississippiensis* se ubica como el Gavialoidea más basal, siendo el grupo hermano *Thoracosaurus neocesariensis* + *T. macrorhynchus*; este arreglo no difiere del presentado en trabajos anteriores (e.g. Brochu, 2004). Por su parte, *A a* se anida en una posición intermedia entre *Eothoracosaurus* + *Thoracosaurus* y *Argochampsia krepsi* + *Eosuchus*. El nodo de gaviales más derivados (*Eogavialis* + *Gryposuchus* + *Ikanogavialis* + *Piscogavialis* + *Gavialis*) aparece bien resuelto.

El análisis realizado a la matriz de caracteres en la cual se incluyó al ejemplar *B b* arrojó un total de 20 árboles más parsimoniosos. El árbol de consenso obtenido por la regla de mayoría de estos 20 árboles dio como resultado un árbol con una longitud de 55 pasos, un IC de 0.691 y un IR de 0.811 (Figura 38). En general la topología del árbol final es similar al de Barbosa *et al.* (2008). *Chenanisuchus lateroculi* se ubica como el dyrosaurido más basal, tal como en otros análisis (e.g. Jouve, 2005; Jouve *et al.*, 2008a; Hastings *et al.*, 2010, 2011). *Sokotosuchus* y *Phosphatosaurus* forman un grupo hermano anidado en una posición basal dentro del clado Dyrosauridae. *Congosaurus* y *Dyrosaurus* forman una politomia. *Guarinisuchus* se ubica en una posición más basal con respecto a *Rhabdognathus*, siendo estos los taxones más derivados dentro de Dyrosauridae. El ejemplar *B b* se anida en la base del árbol, fuera del clado Dyrosauridae, en una politomia junto con *Elosuchus* y el goniofolídido *Eutretauranosuchus*.

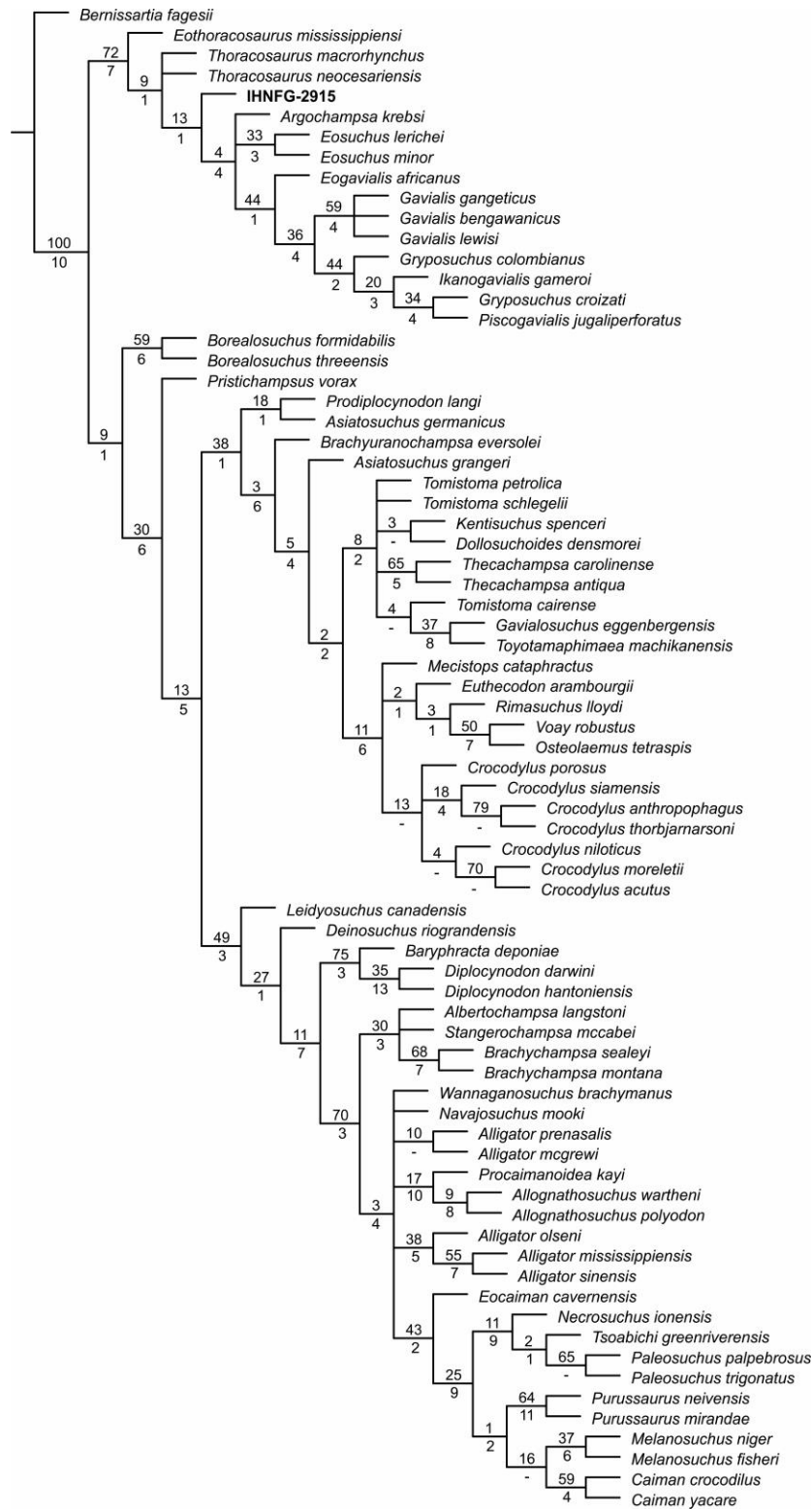


Figura 36. Árbol de consenso estricto obtenido de 4,060 árboles más parsimoniosos (LA= 567, IC = 0.406, IR= 0.816), generados de una matriz de 74 taxones y 189 caracteres. Se muestra la posición filogenética del Gavialoidea de Chiapas IHNFG-2915 (en negritas). Los números sobre la línea indican los valores GC bootstrap; los números bajo la línea indican el soporte de Bremen.



Figura 37. Cladograma que muestra la relación filogenética de Dyrosauridae. A) Árbol de consenso por regla de mayoría (>50) obtenido de 20 árboles más parsimoniosos (LA= 55, IC = 0.691, IR= 0.811), generados de una matriz de 16 taxones y 30 caracteres. Se muestra la posición filogenética del Dyrosauridae de Chiapas IHNFG-2732. B) Árbol de consenso por regla de mayoría obtenido de 20 árboles más parsimoniosos en el cual *B b* fue excluido, para mostrar que el arreglo del grupo interno Dyrosauridae no es afectado por la inclusión o exclusión de *B b*. Los números bajo la línea indican el porcentaje de árboles en los cuales cada clado está presente.

V. DISCUSIÓN

5.1. Taxonomía y sistemática

El ejemplar *A a* IHNFG 2915 comparte con los gavialoides vivos y extintos (clado Gavialoidea) una hypapofisis axial bifurcada, reborde en la cara medial del yugal, vértebras procélicas, coanas pterigoidales, dentario lineal, dientes maxilares homodontos y narinas proyectadas dorsalmente. También conserva estados plesiomórficos, como una barra postorbital masiva y una lámina prominente en la superficie anterolateral de los osteodermos dorsales parasagittales, rasgos que no se encuentran en tomistomíinos. La forma de Chiapas es semejante a *Eosuchus* en varios aspectos, por ejemplo el parietal entre las ventanas supratemporales es estrecho y posee márgenes lineales y la forma de la fosa supratemporal es en forma de “D”; la sutura frontoparietal no separa al postorbital y al laterosfenoides en la pared fenestral, condición derivada no presente en los toracosaurios (Figura 19); el premaxilar es corto en la superficie palatal, no alcanzando el nivel del tercer alveolo maxilar (Figura 16). Sin embargo, hay diferencias entre *A a* y *Eosuchus*. Principalmente, *A a* carece de la disposición en pares de los alveolos dentarios, característica diagnóstica de *Eosuchus* (Brochu, 2006b). El proceso frontal anterior de *A a* no está completamente preservado, pero parece haber sido más largo, con márgenes laterales más paralelos, mientras que en *Eosuchus* el proceso frontal es corto y de forma triangular. *Eosuchus* también carece de la barra postorbital masiva vista en otros gavialoides (Delfino *et al.*, 2005; Brochu, 2006b).

La topología del árbol de consenso resultante del análisis de parsimonia es consistente con los presentados en trabajos previos (Brochu, 2004, 2006b). En el análisis filogenético *A a* se ubica en una posición intermedia entre los toracosaurios y los gavialoides paleocenos *Eosuchus* y *Argochampsa* (Figuras 36). Esto es consistente ya que *A a* posee una combinación de caracteres plesiomórficos (foramen incisivo grande; 21 dientes maxilares; proceso frontal largo) que comparte con los toracosaurios y caracteres sinapomórficos (fenestra mandibular externa amplia; fosa supratemporal semioval en forma de D; sutura frontoparietal que no separa al postorbital y al laterosfenoides) que comparte con los gaviales modernos, que indican que este ejemplar es una forma transicional entre ambos grupos.

A pesar de que se había propuesto que *A a* era un gaviaoloide toracosaurino (Carbot-Chanona, 2009), la combinación de caracteres morfológicos y los resultados del análisis filogenético, soportan la propuesta de que *A a* es un género y especie nueva más cercano a los gavialoides modernos *Eosuchus* y *Argochampsa*, que a los toracosaurios y viene a llenar el hueco evolutivo existente entre ambos grupos.

Por su parte, el ejemplar *B b* IHNFG-2732 ha sido determinando como un miembro del clado Dyrosauridae, asignación soportada por la forma de reloj de arena de la vértebra dorsal y la longitud del húmero de casi el 90% con respecto a la longitud del fémur (Schwartz *et al.*, 2006). Desafortunadamente, la gran mayoría de los taxones dentro de Dyrosauridae han sido descritos con restos craneomandibulares y muchos de ellos carecen de elementos postcraneales, por lo que la comparación no pudo hacerse con todos los miembros del clado. No obstante, pudieron notarse diferencias en los elementos apendiculares entre *B b* y los taxones con los que fue comparado (ver metodología). Por ejemplo, *B b* posee un húmero de forma sigmoidal, mientras que en otros taxones como *Dyrosaurus*, *Congosaurus* y *Acherontisuchus* el húmero es más recto. Adicionalmente en el húmero se observa sobre la cara medial un surco que no está presente en los otros taxones. El fémur también presenta diferencias notables con respecto al fémur de *Hyposaurus*, *Congosaurus* y *Acherontisuchus*, principalmente en la inclinación del extremo proximal con respecto a la línea media, el cual es menor con respecto al ángulo de los taxones antes mencionados. Igualmente, el cóndilo medial se extiende mucho más lateralmente en *Hyposaurus*, *Congosaurus* y *Acherontisuchus* que en *B b*.

El análisis filogenético no pudo esclarecer la posición de *B b* dentro de Dyrosauridae, debido a que casi todos los caracteres codificados dentro de la matriz hacen referencia a caracteres morfológicos del cráneo y mandíbula. Como consecuencia, *B b* se ubica en el cladograma de consenso en una posición basal y fuera del clado Dyrosauridae (Figura 37A), no obstante, el carácter diagnóstico de la forma de reloj de arena de las vértebras soportan la inclusión en este grupo. Un segundo análisis fue ejecutado sin incluir a *B b* para observar como se comportaba el cladograma, dando como resultado que el arreglo del grupo interno Dyrosauridae no fue modificado, por lo que la inclusión o exclusión de *B b* no afecta la topología del árbol (Figura 37B). Está claro entonces que es necesario codificar caracteres

morfológicos del postcraneo en todos los miembros del clado Dyrosauridae que lo conserven, o en su defecto, encontrar material craneal adicional de *B b*, para así poder incluirlo en un nuevo análisis y ver si de esta manera su posición filogenética se resuelve de mejor manera.

5.2. Paleobiogeografía

Según Douglas (1972) la provincia del Tethys comprende el Caribe, América Central, norte de Sudamérica, México, la costa del Atlántico y la mitad sureña de California. Por su ubicación geográfica, Chiapas también puede considerarse como parte de esta provincia. Esto es apoyado por varios autores que han demostrado que las faunas de invertebrados y vertebrados marinos del Cretácico Temprano y Tardío de Chiapas tienen gran similitud con las de otras regiones del Tethys (*e.g.* Alencáster, 1971; Feldman *et al.*, 1996; Vega *et al.*, 1997; García-Barrera *et al.*, 1998; González-Barba *et al.*, 2001; Vega *et al.*, 2001; Filkorn *et al.*, 2005; Alvarado-Ortega *et al.*, 2009; Omaña, 2006).

Los clados de Crocodyliformes Dyrosauridae y Gavialoidea estuvieron ampliamente distribuidos durante el Mesozoico en las zonas litorales del Tethys. Dyrosauridae es un clado longirostro que sobrevivió a la extinción del final del Cretácico y llegó a tener una amplia distribución, pues hay registros de este grupo en Asia, Sudamérica, Norteamérica y África, siendo este último el continente con los registros más numerosos (Piveteau, 1976; Buffetaut, 1976; Jouve, 2007). *Hyposaurus rogersii* se conoce para el Maastrichtiano de New Jersey (Piveteau, 1976). Otra especie, *H. derbianus*, fue documentada por Cope (1886) para el Maastrichtiano de la Formación Gramame, Pernambuco, Brasil, pero actualmente su validez es cuestionada. El género *Hyposaurus* también se conoce para el Paleoceno de Niger, Nigeria y Mali (Jouve *et al.*, 2005b; Jouve, 2007). *Rhabdognathus* está reportado para el Maastrichtiano-Thanetiano de Mali y Nigeria (Brochu *et al.*, 2002; Jouve, 2007; Hill *et al.*, 2008) y Cretácico tardío de Egipto (Langston, 1995). *Chenanisuchus lateroculi*, un dyrosaurído brevirostro proviene de rocas del Maastrichtiano de Mali y Paleoceno de Marruecos (Jouve *et al.*, 2005a; Hill *et al.*, 2008). *Sokotosuchus ianwilsoni* proviene de sedimentos del Cretácico tardío de Nigeria (Halstead, 1975; Buffetaut, 1979a) (Figura 38); *Arambourgisuchus khouribgaensis* se conoce para el Paleoceno de Marruecos (Jouve *et al.*, 2005b); *Atlantosuchus coupatezi* del Paleoceno de Marruecos (Jouve *et al.*, 2008a); *Phosphatosaurus gavialoides* del Eoceno de

Túnez, Mali y Niger (Bergounioux, 1955; Buffetaut, 1979b) y *Dyrosaurus* para el Eoceno de Argelia, Marruecos y Túnez (Jouve, 2005; Jouve *et al.*, 2006). Otros dyrosaurídeos son *Guarinisuchus munizi*, del Paleoceno Inferior de Brasil (Barbosa *et al.*, 2008); *Congosaurus* del Paleoceno de Mali y Angola (Jouve y Schwarz, 2004; Jouve, 2007); *Cerrejonisuchus improcerus* y *Acherontisuchus guajiraensis* del Paleoceno del noreste de Colombia (Hastings *et al.*, 2010; 2011). También hay reportes de dyrosaurídeos indeterminados del Cretácico Tardío de Egipto (Lamanna *et al.*, 2004) y la India (Rana, 1987; Khosla *et al.*, 2009) y del Paleoceno de Pakistán (Storrs, 1986) y Bolivia (Argollo *et al.*, 1987).

El origen geográfico de los dyrosauridos y su dispersión histórica ha sido interpretado adecuadamente con base en las filogenias propuestas para el clado. El origen de Dyrosauridae ha sido emplazado en el Campaniano del norte de África (Jouve *et al.*, 2008a; Khosla *et al.*, 2009). En el Maastrichtiano Dyrosauridae se encuentra sólo en África, América del Norte y Asia y es durante el Paleoceno temprano que alcanza su mayor radiación y se distribuye ampliamente, alcanzando América del Sur (Barbosa *et al.*, 2008). Esta radiación y dispersión se da justo después de la crisis K-T y seguramente obedece a que ocuparon los nichos que varios de sus competidores, como los mosasaurios, dejaron después de la extinción masiva (Jouve *et al.*, 2008a). No obstante, la ruta de llegada desde África hasta América no es clara. Barbosa *et al.* (2008) plantean dos hipótesis. En la primera, los dyrosauridos se dispersan desde el norte de África hasta el este de América del Sur (Pernambuco, Brasil) a través del mar epicontinental existente en la parte centro-occidental de África, para después subir por la costa Atlántica hasta América del Norte. En la segunda hipótesis sugieren que los dyrosauridos se movieron en dirección sur por el margen litoral oeste, para después cruzar el proto-Atlántico hasta el este de América del Sur antes del final del Cretácico, para después alcanzar América del Norte y otras áreas de América del Sur. Hastings *et al.* (2010), basados en un nuevo análisis cladístico, proponen una dispersión múltiple desde África hacia América a través de las paleocorrientes del proto-Atlántico. Posteriormente, Hastings *et al.* (2011) incorporaron nuevos taxones de dyrosauridos sudamericanos en su análisis filogenético, con lo cual plantean la hipótesis de que ocurrieron al menos tres eventos aislados de dispersión desde África hacia América. En el primer evento, el linaje de *Hyposaurus rogersii* pudo haberse dispersado desde el noroeste de África hasta la costa este de América del Norte durante el final del Cretácico. Durante el

segundo evento de dispersión, el linaje de *Acherontisuchus* llegó al este de Brasil desde el centro-oeste de África durante el Paleoceno temprano, y en el tercer evento el linaje de *Cerrejonisuchus* llegó a América del Sur (Colombia) desde el oeste de África antes del Paleoceno medio-tardío.

Desafortunadamente, la posición filogenética de IHNFG-2732 no pudo ser esclarecida debido a lo escaso del material, por lo que es imposible saber por ahora si pertenece al linaje de *Hyposaurus rogersii*, y deja de aportar evidencia que soporte la hipótesis de la ruta de dispersión desde el noroeste de África hasta América del Norte durante el final del Cretácico. Sin embargo, IHNFG-2732 documenta la presencia más sureña de Dyrosauridae en América del Norte durante el Cretácico tardío, al mismo tiempo de que se convierte en el único registro de dicho clado en México, dando evidencia de que Dyrosauridae estuvo más ampliamente distribuido en América de lo que se conocía.

Gavialoidea apareció en el Cretácico Tardío y es el único grupo longirostro existente en nuestros días (Brochu, 2004). *Eothoracosaurus mississippiensis* está reportado para el Campaniano y Maastrichtiano de la Formación Ripley en Mississippi y Georgia, Estados Unidos (Brochu, 2004). *Thoracosaurus neocesariensis* ha sido hallado en el Maastrichtiano de Norteamérica, Holanda y suroeste de Francia (Laurent *et al.*, 2000; 2002; Brochu, 2004). *Thoracosaurus borissiaki* está reportado para el Maastrichtiano de Rusia (Storrs y Efimov, 2000). *Ocepesuchus eoaffricanus* proviene del Maastrichtiano de la Cuenca Orlad Abdoum en Marruecos (Jouve *et al.*, 2008b). *Thoracosaurus macrorhynchus* se conoce del Paleoceno Temprano de Suiza y este de Francia (Troedson, 1924; Carpenter, 1983; Brochu, 2004). *Argochampsa krebsi* sólo ha sido reportado para el Paleoceno de Orlad Abdoum en Marruecos (Hua y Jouve, 2004). *Eosuchus* es un género encontrado en rocas del Paleoceno de la frontera entre Francia y Bélgica (Delfino *et al.*, 2005), del Paleoceno de New Jersey, Maryland y Virginia, Estados Unidos (Brochu, 2006b) y del Eoceno de la Isla de Sheppey, Inglaterra (Brochu, 2006a). El género *Gavialis*, al cual pertenece el actual gavial de la India, se conoce desde el Plioceno en Asia (Mook, 1932).

Eothoracosaurus mississippiensis es el gavialoidea conocido más primitivo. *E. mississippiensis* al igual que *Thoracosaurus neocesariensis* y *A a.*, existieron durante el

Maastrichtiano (Cretácico Tardío) en América del Norte (Figura 39). Lo anterior sugiere que los Gavialoidea tuvieron su origen en este subcontinente al final del Cretácico, desde donde se dispersaron hacia la parte oeste de Europa durante el Maastrichtiano-Daniano, para luego alcanzar la región central de ese viejo continente. En ese tiempo Europa estaba conformada por islas distribuidas una cerca de la otra que pudieron favorecer su distribución. Es probable que los gavialoides se desplazaran hacia África durante el Paleoceno, en donde aparecieron formas más derivadas, como *Argochampsa krebsi*. Por el contrario, la historia biogeográfica de los gavialoides modernos es un tanto oscura. Hua y Jouve (2004) proponen que este grupo radió de África hacia Sudamérica y Asia durante el Oligoceno, aunque Langston y Gasparini (1997), sugieren que los gaviales arribaron a América del Sur desde África cruzando el Atlántico Sur durante el Eoceno medio o antes. Sin embargo, Jouve *et al.* (2008b) proponen una nueva hipótesis para el poblamiento de los gaviales en Asia y Sudamérica basada en el análisis cladístico realizado con varios taxones de gavialoides. Los resultados de ese estudio muestran que los gaviales asiáticos están más estrechamente emparentados con los gaviales sudamericanos que con los africanos, sugiriendo de esta forma una compleja historia biogeográfica. Con base en lo anterior, Jouve *et al.* (2008b) plantean que los gaviales sudamericanos descienden de un inmigrante africano, mientras que los gaviales asiáticos a su vez derivan de los gaviales sudamericanos. Esto podría explicar la presencia de un gavialoide en las islas de Nueva Guinea, el cual parece estar emparentado con el gavial de Sudamérica *Ikanogavialis gameroi*. Otras hipótesis propuestas sugieren modelos vicariánticos para la colonización de los Crocodylia en diferentes continentes (Oaks, 2007), pues se supone que el mar presenta una barrera natural para este grupo. Sin embargo, Taplin y Grigg (1989) describieron glándulas excretoras de sal en la lengua del actual gavial de la India, por lo que se cree que los antiguos representantes del grupo también las poseían (Hua y Jouve, 2004). Esta adaptación favoreció la amplia dispersión intercontinental de los gavialoides en el pasado, sugiriendo que las condiciones marinas no fueron una barrera para la dispersión de este grupo.

Es importante hacer notar que los gavialoides toracosaurinos de finales del Cretácico tienen una distribución restringida entre los 30° y 60° grados de latitud norte, mientras que los gavialoides más derivados, como *Eosuchus* y *Argochampsa*, se sitúan en latitudes más ecuatoriales. El Gavialoidea de Chiapas *A a* se sale de la distribución conocida para los

miembros de este clado presentes al final del Cretácico (Figura 39). Lo anterior debe ser consecuencia de las adaptaciones evolutivas reflejadas en su morfología que lo relacionan con los gaviales modernos más primitivos *Eosuchus* y *Argochampsa*. Derivado de esta distribución “anormal”, se especuló que al final del Cretácico en la parte sur de lo que hoy es México, debieron estar ocurriendo importantes eventos de cladogénesis de manera independiente del resto de América del Norte. Partiendo de la premisa de que *A a* posee más similitudes con las formas modernas dentro de Gavialoidea (ver discusión en taxonomía y sistemática), las cuales se distribuyen en latitudes más sureñas, se planteó la hipótesis de que la región litoral-marina del sur de México debería tener más semejanza con la región litoral-marina de América del Sur que con el resto de América del Norte. Lo anterior fue probado con los resultados obtenidos del análisis de similitud, el cual primeramente muestra una clara agrupación entre las localidades gondwanicas (Figura 40A), donde sin embargo Argentina queda excluida de este grupo, resultando con una similitud más alta para con la región del sur de México (Chiapas). Esta semejanza entre la región marina del sur de México y el mar epicontinental de América del Sur también fue planteada por Carbot-Chanona y Than-Marchese (2013), quienes basados en la correlación de taxones de peces y tiburones en diferentes localidades de Norte y Sudamérica, propusieron que la región cálida del Mar Interior de América del Norte se extendía hasta América del Sur, contradiciendo lo planteado por otros autores, quienes argumentaban que dicha región cálida solamente se extendía hasta la parte central de México (*e.g.* Sohl, 1971; Scott y Taylor, 1977; Kauffman, 1973, 1977; Nicholls y Russell, 1990).

El análisis de parsimonia de endemismos da como resultado que el sur de México y el mar epicontinental de América del Sur compartieron una zona de endemismo durante el Maastrichtiano que estaba estrechamente relacionada con la zona litoral del Atlántico en América del Norte. Esta región a su vez se relacionaba con Bélgica y Holanda formando un corredor litoral; este planteamiento es apoyado por la distribución de *T. neocesariensis*. Por su parte las localidades ubicadas en África y Medio Oriente se agrupan en una politomía y por ende no puede delimitarse claramente una zona de endemismo (Figura 40B). Estos resultados son diferentes a los presentados por Bardet (2012), quien en su trabajo solamente propone dos zonas biogeográficas marinas: la costa norte del mar de Tethys de distribución Lausarica, y la costa sur del mar de Tethys de distribución Gondwanica. Esta discrepancia puede deberse a que

los taxones de vertebrados marinos del sureste de México, en este caso Chiapas, no habían sido considerados en análisis previos.

La identificación de una zona de endemismo compartida entre la zona litoral oeste del Atlántico norte y la costa interior del mar epicontinental de América del Sur, que a su vez es soportada por el análisis de similitud, permite proponer la delimitación de una nueva zona biogeográfica marina, nombrada informalmente en este trabajo zona Atlanto-Patagónica (Figura 41).

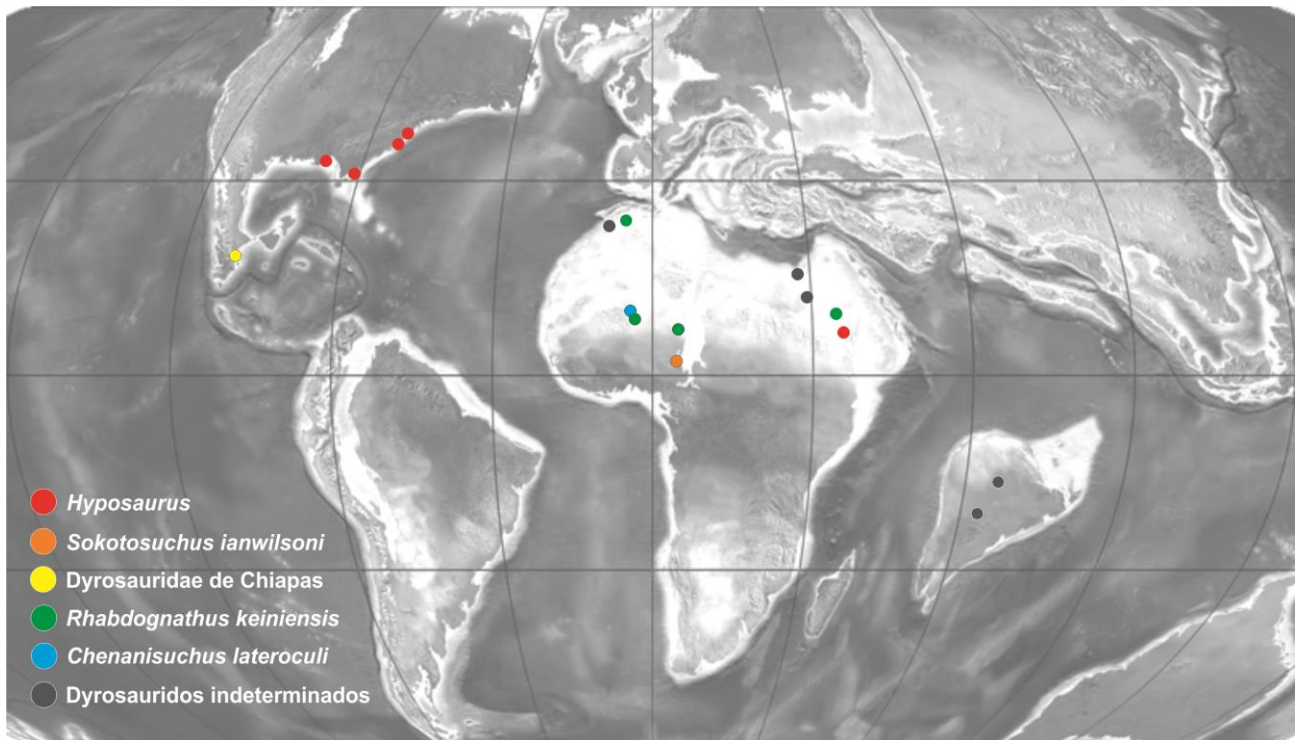


Figura 38. Distribución de Dyrosauridae durante el Cretácico tardío (Campanino-Maastrichtiano).

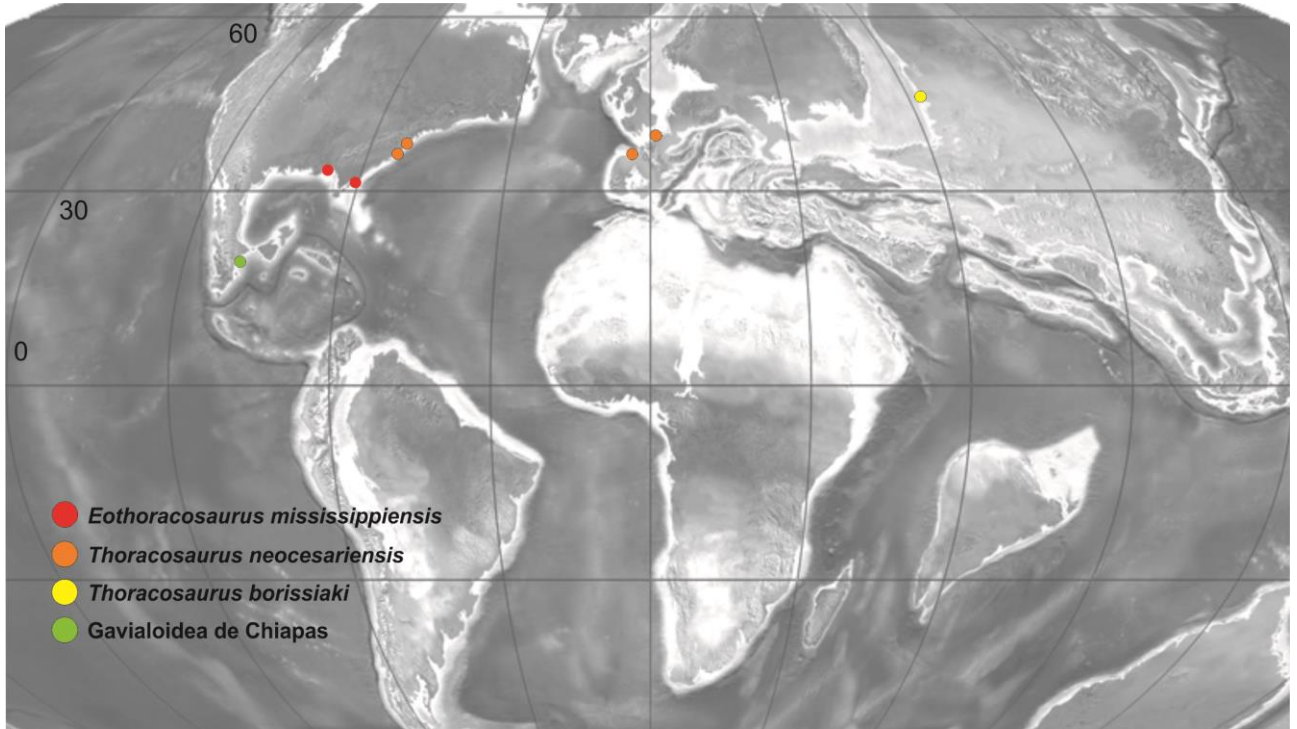


Figura 39. Distribución de Gaviaoidea durante el Cretácico tardío (Campanino-Maastrichtiano).

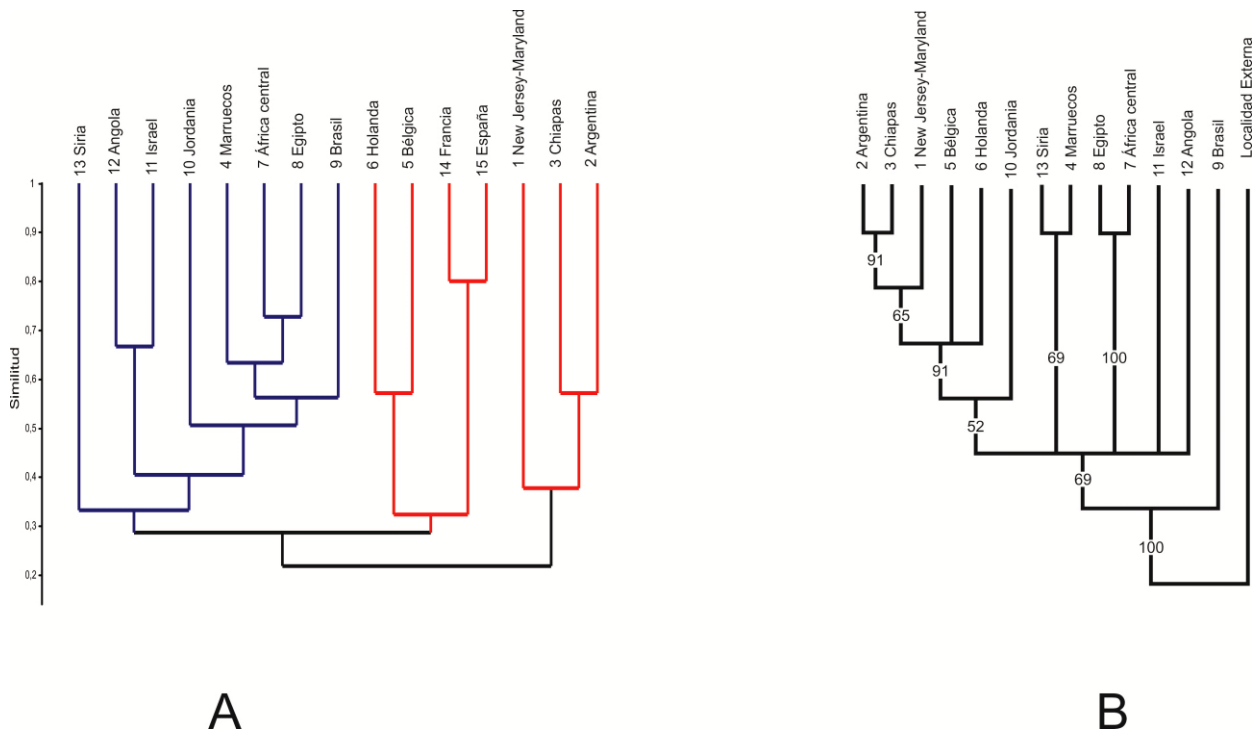


Figura 40. A) Dendrograma de similitud y B) cladograma de endemismos (árbol de consenso obtenido de 23 árboles más parsimoniosos, TL= 54, CI= 0.464, RI= 0.483) a partir de la matriz construida de localidades vs taxones.

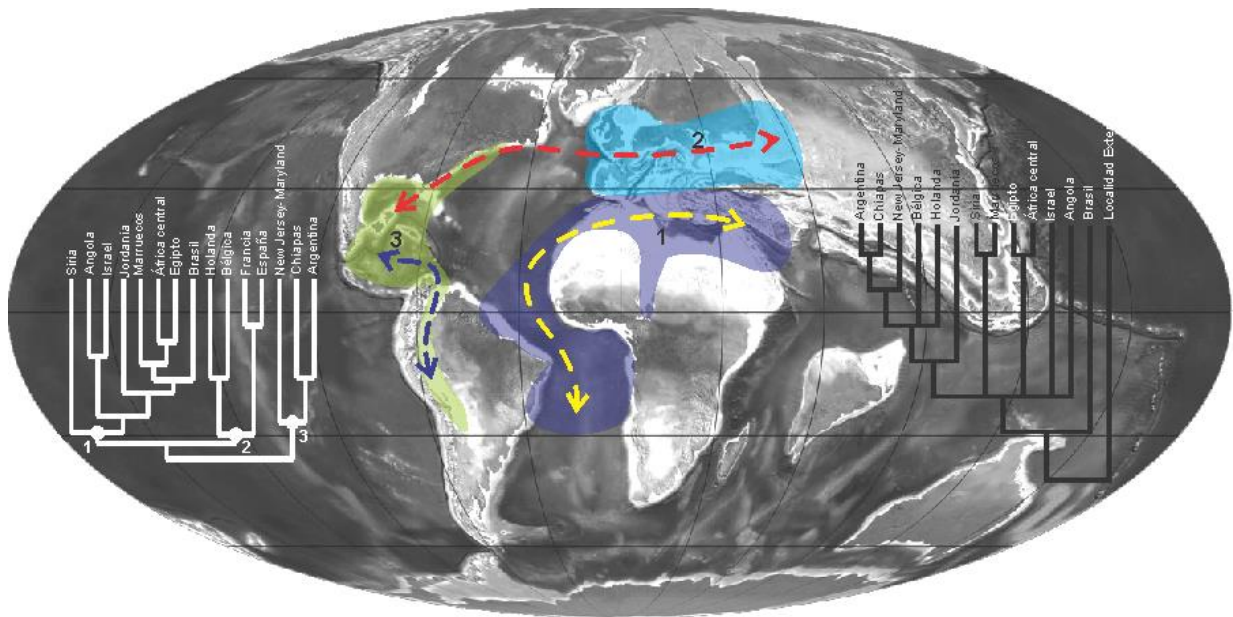


Figura 41. Propuesta de zonas biogeográficas marinas durante el Maastrichtiano. Las flechas muestran los posibles patrones de dispersión de los vertebrados marinos. Observe que la costa Atlántica de América del Norte, el sureste de México y la costa interior del mar epicontinental de América del Sur forman una misma provincia biogeográfica.

5.3 Paleoambiente y paleoecología

Hoy en día existen 23 especies de cocodrilos, agrupadas en tres familias (Crocodylidae, Alligatoridae y Gavialidae), las cuales habitan principalmente en cuerpos de agua (zonas litorales, ríos, ciénagas, pantanos) de las zonas tropicales y subtropicales del planeta que se ubican entre las latitudes 30° Norte y 30° Sur (Martin, 2008; Brochu, 2009). Debido a que todas las especies de cocodrilos actuales tienen requerimientos ecológicos similares, se cree que las formas extintas también estaban sujetas a estas condiciones, por lo que se consideran buenos indicadores paleoambientales (Markwick, 1998).

5.3.1 Interpretación paleoambiental. La Formación Ocozocoautla está conformada principalmente por calizas, calcarenitas y en menor proporción, margas, esquistos y lutitas, sedimentos que se encuentran en estratos intercalados. En general, las rocas más abundantes son las calcarenitas (conformadas de caliza y arena), en las que se encuentran muchas veces cantos rodados. Lo anterior evidencia un alto aporte terrígeno, por lo que es probable la existencia de lagunas costeras poco profundas de baja energía y de sustrato móvil, las cuales probablemente se interconectaban con uno o varios afluentes de agua provenientes de la zona

continental. Por otra parte, la presencia de lutita con alto contenido de materia orgánica en la Formación Ocozocoautla indica la existencia de zonas costeras con áreas de estero que seguramente sustituían a los sistemas lagunares marinos cada determinado tiempo; este entorno debió ser propicio para el desarrollo de vertebrados de vida anfibia, como es el caso de los cocodrilos. La existencia de zonas de estero es soportada por la presencia del dinosaurio maniraptoriforme *Richardoestesia isosceles* (Carbot-Chanona y Rivera-Sylva, 2011), el cual probablemente prefirió este tipo de hábitas, tal como lo ha sugerido Baszio (1997).

Varias interpretaciones paleoambientales han sido propuestas para la Formación Ocozocoautla. Omaña (2006) con base en la interpretación de los foraminíferos planctónicos *Pseudouvierina*, *Gyroidinoides* y *Gavelinella* encontrados en la base de la Formación, concluye que los sedimentos de esta sección se depositaron en episodios alternados de ambientes profundos y de plataforma exterior. Por su parte, Vega *et al.* (2001) interpretan la parte superior de la Formación Ocozocoautla como un mar somero de baja energía, de condiciones lagunares, que en ocasiones daba paso a un mar profundo. Filrkorn *et al.* (2005) plantean que los sedimentos de dicha formación se depositaron en un mar poco profundo, cercano a la costa, que continuamente era afectado por sedimentos terrígenos.

Los fósiles de la Formación Ocozocoautla son principalmente de invertebrados, entre los que se incluyen corales, como *Multicolumnastraea cyathiformis*, especie formadora de arrecifes (Filkorn *et al.*, 2005). Además ocurren gran cantidad de gasterópodos de los géneros *Epitonium*, *Actaeonella* y *Turritella* (Coutiño-José, 2007 com. pers.), y cangrejos como *Megaxantho zoque*, *Paleoxanthopsis meyapaquensis* y *Carcineretes planetarius* (Vega *et al.*, 2001). Estos organismos son típicos habitantes de los arrecifes coralinos de los trópicos.

La temperatura del agua puede ser estimada con base en los corales coloniales ahí encontrados, ya que actualmente estos habitan principalmente zonas tropicales de los océanos Atlántico, Índico y Pacífico, prosperando sólo donde las temperaturas oscilan entre los 20°-27°C (Hand y Williams, 1985). Los cocodrilos por su parte indican que las condiciones ambientales debieron ser de tipo tropical o sub-tropical, suposición basada en los hábitas actuales en el que viven dichos organismos. Lo anterior es apoyado por el trabajo de Upchurch

et al. (1998), quienes argumentan que en el Cretácico Tardío (Maastrichtiano), la temperatura atmosférica durante esa época para la latitud -90, longitud 15, oscilaba alrededor de los 25° C.

5.3.2 *Paleoecología.* Se ha sugerido que los gavialoides primitivos y los dyrosauridos vivían principalmente en las zonas litorales de los mares epicontinentales (Buffetaut, 1976; Erickson y Sawyer, 1996; Langston y Gasparini, 1997; Laurent *et al.*, 2000). Estos ambientes de tipo litoral concuerdan con los propuestos con base en los estudios sedimentológicos y fósiles de la Formación Ocozocoautla (*e.g.* Vega *et al.*, 2001; Filkorn *et al.*, 2005; Carbot-Chanona y Rivera-Sylva, 2011).

La presencia de dos especies de los grupos Gavialoidea y Dyrosauridae en la Formación Ocozocoautla, plantea la ocurrencia simpátrica de dos taxones diferentes separados ecológicamente. El Gavialoidea tiene una longitud estimada de 2 m, su constitución es ligera, posee un rostro largo y delgado con dientes puntiagudos. Por su parte, el Dyrosauridae, tiene una longitud estimada con base al tamaño del fémur en unos 6 m de longitud, posee una mandíbula ancha y dientes grandes y romos. Claramente ambos especímenes poseen diferencias morfológicas que los separan ecológicamente.

En los Crocodyliformes la forma del rostro (porción del cráneo anterior a las órbitas) y dimensiones corporales está estrechamente vinculada con su biología y ecología, pues se relacionan con funciones tróficas (Busbey, 1995). McHenry *et al.* (2006) realizaron una clasificación basada en ecomorfotipos, separando: 1) especies con rostro largo (longirostros) especializados para dieta piscívora, 2) especies con rostro grande pero no tanto como un longirostro (mesorostros) especializados para comer desde peces hasta presas grandes, y 3) especies con rostro corto (brevirostros), adaptados para presas pequeñas. Entre las especies longirostras actuales se encuentra el Gavialoidea *Gavialis gangeticus*, el cual es un especializado depredador de peces, los cuales captura con su hocico largo armado con dientes puntiagudos (Reese, 2000). Por el otro lado, las formas mesorostrales actuales son depredadores generalistas. Por ejemplo, las especies dentro del género *Crocodylus* consumen desde peces hasta grandes mamíferos (Pooley, 1989).

La paleobiología de los especímenes puede ser inferida con base en su morfología. La configuración morfológica del Gavialoidea indica que era un cocodrilo piscívoro de hábitos anfibios, tal como ocurre con sus parientes actuales. Las proporciones del fémur y el coracoides sugieren que era un buen nadador, lo que sin duda fue fundamental para seguir bajo el agua a sus presas. Por otro lado, las interpretaciones de los miembros de Dyrosauridae los ubican en hábitats poco profundos, cercanos a la costa, siendo nadadores axiales, los cuales usaban la cola para generar un mayor impulso hacia adelante que el de los cocodrilos actuales, propiciado por músculos más grandes en la cola (Schwarz-Wings *et al.*, 2009). El tamaño del individuo y la morfología de la mandíbula y dientes sugieren que era capaz de capturar presas de gran tamaño, que posiblemente acechaba sumergido a la orilla de los cuerpos de agua, saltando sobre ellos ayudado por la fuerte cola que caracteriza a este grupo.

Hoy en día la ocurrencia simpátrica de dos o más especies de cocodrilos, como la que se encuentra en la Formación Ocozocoautla, se puede observar en el oeste de África, donde convergen *Osteolamius tetraspis*, *Crocodylus niloticus* y *Mecistops cataphractus* (Martin, 2008). Sin embargo, las tres especies están separadas ecológicamente. *O. tetraspis* es un cocodrilo que alcanza de adulto 2 m de longitud, con rostro chato y dientes posteriores romos, que se alimenta principalmente de invertebrados y pequeños vertebrados (Eaton, 2010); *M. cataphractus* es un cocodrilo de 3 m, rostro largo y delgado, que tiene como dieta primaria peces, aunque ocasionalmente consume pequeños mamíferos (Shirley, 2010), y *C. niloticus* es el típico cocodrilo, alcanza hasta los 6 metros y es un depredador generalista que se alimenta desde peces hasta mamíferos de gran talla (Fergusson, 2010). Las divergencias morfológicas en los especímenes de la Formación Ocozocoautla reflejan una separación ecológica, tal como la que se ve en la actualidad en el oeste de África. Esta asociación de un dyrosaurido y un gavial también se presenta en la Formación Hornerstown (Maastrichtiano), New Jersey, donde ocurren simpátricamente *Hyposaurus rogersii* y *Thoracosaurus neocesariensis*. Lo anterior sugiere que ambas regiones poseían condiciones ambientales similares.

VI. CONCLUSIONES

La comparación morfológica detallada de los dos ejemplares descritos en este trabajo, permite reconocer dos especies nuevas de Crocodyliformes. IHNFG-2915 es un nuevo género y especie dentro del clado Gavialoidea e IHNFG-2732 es un nuevo género y especie dentro del clado Dyrosauridae.

IHNFG-2915 posee caracteres morfológicos presentes en los primitivos “toracosaurios” del Cretácico tardío y caracteres morfológicos hallados en los gaviales modernos, como *Eosuchus* y *Argochampsa* del Paleoceno temprano, lo que sugiere que se trata una forma transicional.

La importancia biogeografía de los ejemplares chiapanecos es notoria, ya que Gavialoidea y Dyrosauridae se reportan por primera vez para México y amplían el rango geográfico de ambos grupos. Es importante mencionar que Dyrosauridae se reporta por segunda vez para toda América del Norte.

Las novedades evolutivas y la distribución “anormal” del Gavialoidea de Chiapas sugieren la existencia de una zona de endemismos independiente de las del resto de América del Norte, donde ocurrían eventos de cladogénesis de manera aislada.

La existencia de dos taxones de cocodrilos en la misma localidad, sugiere una interacción simpátrica, pero separados ecomorfológicamente. Por otro lado, la presencia de estos cocodrilos evidencia que existieron condiciones ambientales tipo estuarinas o litorales con clima tropical para la región central de Chiapas durante el Maastrichtiano.

VII. LITERATURA CITADA

- Al-Dulaimi, S.I., 2013. Radiations and extinctions of Maastrichtian rudist bivalve and benthic foraminifera of Aqra Formation Kurdistan Region Northern Iraq. *Iraqi Journal of Scienc*, 54(1): 145-156.
- Alencáster, G., 1971. Rudistas del Cretácico Superior de Chiapas, Parte I. Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. *Paleontología Mexicana*, 34:1-91.
- Alencáster, G., y Omaña, L., 2006. Maastrichtian inoceramid bivalves from central Chiapas, southeastern México. *Journal of Paleontology*, 80(5): 946-957.
- Alvarado-Ortega, J., Ovalles-Damián, E. y Blanco-Piñón, A., 2009. The fossil fishes from the Sierra Madre Formation, Ocozocoautla, Chiapas, southern Mexico. *Paleontologia Electronica*, 12(2): 1-22.
- Alvarado-Ortega, J. y Than-Marchese, B.A, 2012. A Cenomanian aipichthyoid fish (Teleostei, Acanthomorpha) from America, *Zoqueichthys carolinae* gen. and sp. nov. from El Chango quarry (Cintalapa Member, Sierra Madre Formation), Chiapas, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 29(3): 735-748.
- Alvarado-Ortega, J. y Than-Marchese, B.A, 2013. The first record of a North American Cenomanian Trachichthyidae fish (acanthomorpha, acanthopterygii), *Pepemkay maya*, gen. et sp. nov., from El Chango quarry (Sierra Madre Formation), Chiapas, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(1): 48-57.
- Andrews, C.W., 1905. Notes on some new Crocodylia from the Eocene of Egypt. *Geological Magazine*, 2:481-484.
- Argollo, J., Buffetaut, E., Cappetta, H., Fornari, M., Herail, G., Laubacher, G., Sigé, B. y Vizcarra, G., 1987. Découverte de vertébrés aquatiques présumés paléocènes dans les Andes Septentrionales de Bolivie (rio Suches, synclitorium de Putina). *Geobios*, 20 (1): 123-127.
- Barbosa, J.A., Armin-Kellner, A.W. y Sales-Viana, M.S., 2008. New dyrosaurid crocodylimorph and evidences for faunal turnover at the K-P transition in Brazil. *Proceeding of the Royal Society B*, published online: 1-7.
- Bardet, N., 2012. Maastrichtian marine reptiles of the Mediterranean Tethys: a palaeobiogeographical approach. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 183(6): 573-596.

- Barrientos Lara, J.I., Fernández, M.S. y Alvarado Ortega, J., 2013. Los reptiles marinos de la Formación Sabinal (Jurásico Superior Kimmeridgiano-Tithoniano) Tlaxiaco, Oxaca. *En*: Reynoso, V.H., Oseguera-Montiel, B. y Flores-Mejía, P. (eds.). Programa y resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Paleontología y XIII Congreso Mexicano de Paleontología. Programa y resúmenes, Sociedad Mexicana de Paleontología, A.C. — Museo Duges, Universidad de Guanajuato, Guanajuato, México. Pp. 36-37.
- Baszio, S., 1997. Systematic paleontology of isolated dinosaur teeth from the Latest Cretaceous of south Alberta, Canada. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 196: 33-77.
- Benton, M.J. y Clark, J.M., 1988. Archosaur phylogeny and the Crocodylia. *En*: Benton, M.J. (ed.). *The phylogeny and classification of the tetrapods*. Clarendon Press, Oxford, pp. 295-338.
- Bergounioux, F.-M., 1955. Les Crocodiliens fossiles des dépôts phosphatés du Sud-Tunisien. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences de Paris*, 240(19): 1917-1918.
- Brochu, C.A., 1996. Closure of neurocentral sutures during crocodylian ontogeny: implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *Journal Vertebrate Paleontology*, 16(1): 49-62.
- Brochu, C.A., 2003. Phylogenetic approaches toward crocodylian history. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 31: 357-397.
- Brochu, C.A., 2004. A new Late Cretaceous gavialoid crocodylian from eastern North America and the phylogenetic relationships of Thoracosaurus. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(3): 610-633.
- Brochu, C.A., 2006a. *Eosuchus* (Crocodylia, Gavialoidea) from the Lower Eocene of the Isle de Sheppey, England. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(2): 466-470.
- Brochu, C.A., 2006b. Osteology and phylogenetic significance of *Eosuchus minor* (Marsh, 1870) new combination, a longirostrine crocodylian from the Late Paleocene of North America. *Journal of Paleontology*, 80(1): 162-186.
- Brochu, C.A., 2009. Crocodylians (Crocodylia). *En*: Hedges, S.B y Kumar, S. (eds.). *The Timetree of Life*. Oxford University Press, pp. 402-406.
- Brochu, C.A., 2011. Phylogenetic relationships of *Necrosuchus ionensis* Simpson 1937 and the early history of caimanines. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163: S228-S256.

- Brochu, C.A., y Rincon, A.D., 2004. A gavialoid crocodylian from the Lower Miocene of Venezuela. *Special Papers in Palaeontology*, 71: 61–78.
- Brochu, C.A. y Storrs, G.W., 2012. A giant crocodile from the Plio-Pleistocene of Kenya, the phylogenetic relationships of Neogene African crocodylines, and the antiquity of *Crocodylus* in Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(3):587–602.
- Brochu, C.A., Bouaré, M.L., Sissoko, F., Roberts, E.M. y O’Leary, M.A., 2002. A dyrosaurid crocodyliform braincase from Mali. *Journal of Paleontology*, 76(6): 1060-1071.
- Brochu, C.A., Langston, W. y Rowe, T., 2013. A new, phylogenetically significant alligatoroid from the Late Cretaceous (Campanian) of México. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 94A.
- Brown, R.B., Westgate, J.W. y Cope, D.A., 2004. Primer registro del cocodrilo gigante *Deinosuchus* cf. *riograndensis* en México. Memorias del IX Congreso Nacional de Paleontología, Chiapas, México, p. 25.
- Buchy, M.-C., 2008. New occurrence of the genus *Dakosaurus* (Reptilia, Thatattosuchia) in the Upper Jurassic of north-eastern Mexico, with comments upon skull architecture of *Dakosaurus* and *Geosaurus*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 249: 1-8.
- Buchy, M.-C., Frey, E., Stinnesbeck, W. y López-Oliva, J.G., 2006a. An annotated catalogue of the Upper Jurassic (Kimmeridgian and Tithonian) marine reptiles in the collections of the Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias de la Tierra, Linares, Mexico. *Oryctos*, 6:1-18.
- Buchy, M.-C., Vignaud, P., Frey, E., Stinnesbeck, W., y González, A.H., 2006b. A new thalattosuchian crocodyliform from the Tithonian (Upper Jurassic) of northeastern Mexico. *Comptes Rendus Palevol*, 5(6): 785-794.
- Buchy, M.-C., Young, M.T., Andrade, M.B., 2013. A new specimen of *Cricosaurus saltillensis* (Crocodylomorpha: Metriorhynchidae) from the Upper Jurassic of Mexico: evidence for craniofacial convergence within Metriorhynchidae. *Oryctos*, 10: 9-21.
- Buffetaut, E., 1976. Sur la répartition géographique hors d’Afrique des Dyrosauridae, Crocodiliens méso-suchiens du Crétacé terminal et du Paléogène. *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences de Paris*, 283: 487-490.

- Buffetaut, E., 1979a. *Sokotosuchus ianwilsoni* and the evolution of the dyrosaurid crocodylians. *The Nigerian Fields Monograph*, 1 : 31-41.
- Buffetaut, E., 1979b. Présence du Crocodylien *Phosphatosaurus* (Mesosuchia, Dyrosauridae) dans le Paléocène du Niger et du Mali. *Paläontologische Zeitschrift*, 53(3/4): 323–333.
- Busbey, A.B., 1995. The structural consequences of skull flattening in crocodylians. *En*: Thomason, J.J. (eds.). *Functional morphology in vertebrate paleontology*. Cambridge University Press. pp. 173-192.
- Buscalioni, A.D, Piras, P., Vullo, R., Signore, M. y Barbera, C., 2011. Early Eusuchia Crocodylomorpha from the vertebrate-rich Plattenkalk of Pietrarroia (Lower Albian, southern Appenines, Italy). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163: S199-S227.
- Buscalioni, A.D., Sanz, J.L., Casanovas, M.L. y Santafe, J.V., 1986. An eusuchian crocodile from the Upper Cretaceous of Spain (Vilamitjana, Province of Lerida). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 6(3): 209-214.
- Cadena Rangel, J., Baños Santiago, A., Ramales Reyes, M. y Montellano Ballesteros, M., 2013. *En*: Reynoso, V.H., Oseguera-Montiel, B. y Flores-Mejía, P. (eds.), Programa y resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Paleontología y XIII Congreso Mexicano de Paleontología. Programa y resúmenes, Sociedad Mexicana de Paleontología, A.C. — Museo Duges, Universidad de Guanajuato, Guanajuato, México. Pp. 41.
- Cantino, P.D. y de Queiroz, K., 2010. International Code of Phylogenetic Nomenclature, version 4c. Committee on Phylogenetic Nomenclature, 102 p.
- Carbot-Chanona, G., 2009. Una nueva especie de gavial primitivo del Maastrichtiano de Chiapas y su significación paleobiogeográfica. *XI Congreso Nacional de Paleontología*, Juriquilla, Querétaro, Sociedad Mexicana de Paleontología, pp. 12.
- Carbot-Chanona, G., 2013. Aspectos geológicos y su influencia en la biodiversidad. *En*: La Biodiversidad en Chiapas: Estudio de estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Gobierno del Estado de Chiapas, Vol. I, pp. 53-58.
- Carbot-Chanona, G., 2014. Overview of Mesozoic Crocodyliforms from Mexico. *En*: Rivera-Sylva, H.E., Carpenter, K. y Frey, E. (eds.), *Dinosaurs and other Reptiles from the Mesozoic of Mexico*. Indiana University Press, pp. 110-125.
- Carbot-Chanona, G. y Avendaño-Gil, M.J., 2002. Dinosaurios en Chiapas. *Cuarta Época, Revista de la Universidad Autónoma de Chiapas*: 99-107.

- Carbot-Chanona, G. y Buscalioni, A.D., 2012. Un cocodrilo gigante del Cretácico Superior (Maastrichtiano) de Chiapas. *Memorias de las VI Jornadas Paleontológicas y 1er Simposio de Paleontología en el Sureste de México: 100 años de paleontología en Chiapas*, Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México, pp. 7.
- Carbot-Chanona, G. y Coutiño-José, M.A., 2000. Cocodrilos fósiles del Cretácico Superior (Maastrichtiano), provenientes de la Formación Ocozocoautla, Chiapas. *VII Congreso Nacional de Paleontología y I Simposio Geológico en el Noroeste de México*, Linares, Nuevo León.
- Carbot-Chanona, G., Coutiño-José, M.A. y Pimentel-Zepeda, F., 2000. Nuevo registro de cocodrilos fósiles para el Estado de Chiapas. *Memorias del VI Congreso Nacional de Herpetología, México*.
- Carbot-Chanona, G. y Rivera-Sylva, H.E., 2011. Presence of a maniraptoriform dinosaur in the Late Cretaceous (Maastrichtian) of Chiapas, southern México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 63(3): 393-398.
- Carbot-Chanona, G. y Than-Marchese, B.A., 2013. Presencia de *Enchodus* (Osteichthyes: Aulopiformes: Enchodontidae) en el Maastrichtiano (Cretácico tardío) de Chiapas, México. *Paleontología Mexicana*, 63(1): 8-16.
- Carpenter, K., 1983. *Thoracosaurus neocesariensis* (De Kay, 1842) (Crocodylia: Crocodylidae) from the Late Cretaceous Ripley Formation of Mississippi. *Mississippi Geology*, 4(1): 1-10.
- Carroll, R.L., 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W.H. Freeman Company, 698 p.
- Clark, J.M., 1994. Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. *En: Fraser, N.C. y Sues, H.D. (eds.). In the Shadow of the Dinosaurs. Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge University Press, p.84-97.
- Clark, J. M., 2011. A new shartegosuchid crocodyliform from the Upper Jurassic Morrison Formation of western Colorado. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163: S152-S172.
- Clark, J.M. y Norrell, M.A., 1992. The early Cretaceous crocodylomorph *Hylaeochampsia vectiana* from the Wealden of the Isle of Wight. *American Museum Novitates*, 3032: 1-19.

- Clark, J.M., Montellano M., Hopson, J.A, Hernández, R. y Reynoso, V.H., 1998. The Jurassic vertebrates of Huizachal Canyon, Tamaulipas. *Avances en Investigación, paleontología de vertebrados, publicación especial 1. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo*: 1-3.
- Cope, E.D., 1886. A contribution to the vertebrate paleontology of Brazil. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 23(121): 1-21.
- de Blainville, H. M. 1835. *Système d'Herpetologie*. Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Delfino, M., Piras, P. y Smith, T., 2005. Anatomy and phylogeny of the gavialoid crocodylian *Eosuchus lerichei* from the Paleocene of Europa. *Acta Paleontologica Polonica*, 50(3): 565-580.
- Douglas, R.G., 1972. Paleozoogeography of late Cretaceous planktonic foraminifera in North America. *Journal of Foraminiferal Research*, 2(1): 14-34.
- Eaton, M.J., 2010. Dwarf crocodile *Osteolaemus tetraspis*. En: Manolis, S.C. y Stevenson, C. (eds.), *Crocodyles. Status Survey and Conservation Action Plan. Tercera Edición. Crocodile Specialist Group, Darwin*. Pp. 127-132.
- Erickson, B.R. y Sawyer, G.T., 1996. The estuarine crocodile *Gavialosuchus carolinensis* n.sp. (Crocodylia: Eusuchia) from the late Oligocene of South Carolina, North America. *Monograph of the Science Museum of Minesota*, 3: 1- 47.
- Farlow, J.O., Hurlburt, G.R., Elsey, R.M., Britton, A.R.C. y Langston, Jr., W., 2005. Femoral dimensions and body size of Alligator mississippiensis: estimating the size of extinct mesoeucrocodylians. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(2):354-369.
- Feldmann, R.M., Vega, F., Tucker, A.B., García-Barrera, P. y Avendaño, J., 1996. The oldest record of *Lophoranina* (Decapada: Raninidae) from the Late Cretaceous of Chiapas, Southeastern Mexico. *Journal of Paleontology*, 70(2): 303-311.
- Fergusson, R.A., 2010. Nile Crocodile *Crocodylus niloticus*. En: Manolis, S.C. y Stevenson, C. (eds.), *Crocodyles. Status Survey and Conservation Action Plan. Tercera Edición. Crocodile Specialist Group, Darwin*. Pp. 84-89.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1996. Contribución al conocimiento geológico de Chiapas — el área Ixtapa-Soyaló. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. *Boletín* 109: 1-130.

- Ferrusquía-Villafranca, I. y Comas-Rodríguez, O. 1988. Reptiles marinos mesozoicos en el sureste de México y su significación geológico-paleontológica. Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, 7(2): 168-181.
- Filkorn, H.F., Avendaño-Gil, J., Coutiño-José, M.A. y Vega-Vera, F.J., 2005. Corals from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) Ocozocoautla Formation, Chiapas, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 22(1): 115-128.
- Fiorelli, L.E y Calvo, J.O., 2007. The first “protosuchian” (Archosauria: Crocodyliformes) from the Cretaceous (Santonian) of Gondwana. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 65(4): 417-459.
- Frey, E., Buchy, M.C., Stinnesbeck, W. y López-Oliva, J.G., 2002. *Geosaurus vignaudi*, sp. nov. (Crocodyliformes: Thalattosuchia), first evidence of metriorhynchid crocodylians in the Late Jurassic (Tithonian) of central-east Mexico (state of Puebla). *Canadian Journal of the Earth Science*, 39: 1467-1483.
- Frost, S.H. y Langenheim, R.L., 1974. Cenozoic Reef Biofacies; Tertiary Larger Foraminifera and Scleractinians Corals from Chiapas, Mexico. Northern Illinois University Press. De Kalb, 388 p.
- García-Barrera, P., Avendaño, J., Omaña, L. y Alencaster, G. 1998. *Antillocaprina trilobata* nov. sp. and associated fauna from Chiapas, Southeast Mexico. *Geobios*, Supplement, 22:125-135.
- García-Barrera, P., Vega, F.J., Carbot-Chanona, G. y Coutiño, M.A., 2011. El registro fósil en Chiapas: 250 millones de años de biodiversidad. En: Álvarez Noguera, F. (ed.). *Chiapas: Estudios sobre su riqueza biológica*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 35-53.
- Gmelin, J., 1789. *Linnei Sistema Naturae*. G.E. Beer, Leipzig, 1057 pp.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S., Källersjö, M., Oxelman, B., Ramírez, M.J. y Szumik, C.A., 2003. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics*, 19:324–332.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S. y Nixon, K.C., 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24:774–786.
- González-Barba, G., Coutiño-José, M.A., Ovalles-Damián, E., y Vega-Vera, F.J., 2001. New Maastrichtian elasmobranch faunas from Baja California Peninsula, Nuevo León and

- Chiapas States, Mexico. III Internacional Meeting on Mesozoic Fishes, Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity. Abstracts book, p. 33.
- González-Ramírez, I., Calvillo-Canadell, L. y Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2013. Coníferas cupresáceas fósiles de “El Chango”, Chiapas (Aptiano). *Paleontología Mexicana*, 63: 24-31.
- Goodrich, E.S., 1916. On the classification of the Reptilia. *Proceedings of the Royal Society of London*, 89: 261-276.
- Gow, C.E., 2000. The skull of *Protosuchus haughtoni*, an Early Jurassic crocodyliform from southern Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(1): 49–56.
- Guerrero-Márquez, G., Calvillo-Canadell, L., Cevallos-Ferriz, S.R.S. y Avendaño Gil, J., 2013. Angiospermas cretácicas de la localidad “El Chango”, Chiapas, México. *Paleontología Mexicana*, 63: 32-39.
- Gutiérrez-Gil, R. 1956. Geología del Mesozoico y estratigrafía pérmica del estado de Chiapas. Excursión C-15 del Congreso Geológico Internacional, México, 20:15-23.
- Halstead, L.B., 1975. *Sokotosuchus ianwilsoni* n. g., n. sp., a new teleosaur crocodile from the Upper Cretaceous of Nigeria. *Journal of Mining and Geology*, 11: 101-103.
- Hammer, Ø, David A.T. Harper, D.A.T. y Ryan, P.D., 2001. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1): 1- 9
- Hand, C. y Williams, W.D., 1985. Tipo Cnidarios. En: Marshall, A.J. (ed.). *Zoología Invertebrados*. Ed. Reverte, pp. 117-188.
- Hastings, A.K., Bloch, J.I., Cadena, E.A., y Jaramillo, C.A., 2010. A new small short-snouted dyrosaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Paleocene of northeastern Colombia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(1):139–162.
- Hastings, A.K., Bloch, J.I y Jaramillo, C.A., 2011. A new longirostrine dyrosaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Paleocene of north-eastern Colombia: biogeographic and behavioural implications for new-world dyrosauridae. *Palaeontology*, 54(5): 1095-1116.
- Hay, O.P., 1930. Second bibliography and catalogue of the fossil vertebrata of North America. *Carnegie Institute of Washington Publication*, 390(2): 1-1074.
- Hill, R.V., McCartney, J.A., Roberts, E., Bouaré, M., Sissoko, F. y Maureen A. O’Leary, M.A., 2008. Dyrosaurid (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) fossils from the Upper Cretaceous

- and Paleogene of Mali: Implications for phylogeny and survivorship across the K/T boundary. *American Museum Novitates*, 3631: 1-19.
- Holliday, C.M. y Gardner, N.M., 2012. A new eusuchian crocodyliform with novel cranial integument and its significance for the origin and evolution of Crocodylia. *PLoS ONE*, 7(1): 1-13.
- Hua, S. y Jouve, S., 2004. A new marine gavialoid from the Paleocene of Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(2): 341-350.
- Huxley, T.H., 1875. On *Stagonolepis robertsoni*, and on the evolution of the Crocodilia. *Quaternary Journal of the Geological Society*, 31: 423-438.
- Hyžný, M., F.J. Vega y M.A. Coutiño, 2013. Ghost shrimps (Decapoda: Axiidea: Callianassidae) of the Maastrichtian (Late Cretaceous) Ocozocoautla Formation, Chiapas (Mexico). *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 65(2): 255-264.
- Iordansky, N.N., 1973. The skull of the Crocodilia. En: Gans, C. y Parson, T.S. (eds.). *Biology of the Reptilia*. Academic Press, London, 4: 201-262.
- Jouve, S., 2005. A new description of the skull of *Dyrosaurus phosphaticus* (Thomas, 1893) (Mesoeucrocodylia: Dyrosauridae) from the Lower Eocene of North Africa. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 42:323-337.
- Jouve, S., 2007. Taxonomic revision of the dyrosaurid assemblage (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Paleocene of the Iullemeden Basin, West Africa. *Journal of Paleontology*, 81(1): 163-175.
- Jouve, S. y Schwarz, D. 2004. *Congosaurus bequaerti*, a Paleocene dyrosaurid (Crocodyliformes; Mesoeucrocodylia) from Landana (Angola). *Bulletin de l'Institut Royale des Sciences Naturelles de Belgique*, 74: 129-146.
- Jouve, S., Bouya, B. y Amaghaz, M., 2005a. A short-snouted dyrosaurid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Paleocene of Morocco. *Paleontology*, 48(2): 359-369.
- Jouve, S., Iarochène, M.; Bouya, B. y Amaghaz, M., 2005b. A new dyrosaurid crocodyliform from the Paleocene of Morocco and phylogenetic analysis of Dyrosauridae. *Acta Paleontologica Polonica*, 50(3): 581-594.
- Jouve, S., Iarochène, M., Bouya, B. y Amaghaz, M., 2006. A new species of *Dyrosaurus* (Crocodylomorpha, Dyrosauridae) from the early Eocene of Morocco: phylogenetic implications. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 148: 603-656.

- Jouve, S., Bouya, B. y Amaghazaz, M., 2008a. A long-snouted dyrosaurid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Paleocene of Morocco: Phylogenetic and palaeobiogeographic implications. *Palaeontology*, 51(2): 281-294.
- Jouve, S., Bardet, N., Jalil, N.-E., Pereda Suberbiola, X., Bouya, B. y Amaghazaz, M., 2008b. The oldest African crocodylian: phylogeny, paleobiogeography, and differential survivorship of marine reptiles through the Cretaceous-Tertiary boundary. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(2): 409-421.
- Kauffman, E.G., 1973. Cretaceous Bivalvia. *En*: Hallan, A. (ed.). *Atlas of Paleobiogeography*. Elsevier, Amsterdam, pp. 353-384.
- Kauffman, E.G., 1977. Second day. Upper Cretaceous cyclothems, biotas and environments, Rock Canyon Anticline, Pueblo, Colorado. *The Mountain Geologist*, 14: 129- 152.
- Khosla, A., Sertich, J.J.W., Prasad, G.V.R. y Verma, O., 2009. Dyrosaurid remains from the intertrappean beds of India and the Late Cretaceous distribution of Dyrosauridae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(4): 1321–1326.
- Kraus, R.M., 1998. The cranium of *Piscogavialis jugaliperforatus* n. gen., n.sp. (Gavialidae, Crocodylia) from the Miocene of Peru. *Paläontologische Zeitschrift*. 72(3): 389-406.
- Langston, W.L., 1995. Dyrosaurs (Crocodylia, Mesosuchia) from the Paleocene Umm Himar Formation, Kingdom of Saudi Arabia. *U.S. Geological Survey Bulletin*, 2093-F, F1–F36.
- Langston W. Jr., y Gasparini, Z., 1997. Crocodylians, *Gryposuchus*, and the South American gavials. *En*: Kay, R.F., Madden, R.H., Cifelli, R.L. y Flynn, J. (eds.). *Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Whashington, 113-154 p.
- Lamanna, M.C., Smith, J.B., Attia, Y.S. y Dodson, P., 2004. From dinosaurs to dyrosaurids (Crocodyliformes): removal of the post-Cenomanian (Late Cretaceous) record of Ornithischia from Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(3): 764-768.
- Laurent, Y., Buffetaut, E. y Le Loeuff, J., 2000. Un crâne de thoracosauriné (Crocodylia, Crocodylidae) dans le Maastrichtien Supérieur du Sud de la France. *Oryctos*, 3:19-27.
- Laurent, Y., Bilotte, M y Le Loeuff, J., 2002. Late Maastrichtian continental vertebrates from southwestern France: correlation with marine fauna. *Paleogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology*, 187:121-135.

- Lee, Y.-N., 1997. The Archosauria from the Woodbine Formation (Cenomanian) in Texas. *Journal of Paleontology*, 71(6): 1147-1156.
- Lillegraven, J.A., 1976. A new genus of Therian mammal from the Late Cretaceous "El Gallo Formation", Baja California, México. *Journal of Paleontology*, 50: 437-443.
- Lucas, S.G. y González-León, C., 1993. Fossil vertebrates from the Upper Cretaceous Cabullona Group, northeastern Sonora, México. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13(3): 47A.
- Maddison, W.P. y Maddison, D.R., 2009. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75. Disponible en: <http://mesquiteproject.org>.
- Martin, S., 2008. Global diversity of crocodiles (Crocodylia, Reptilia) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 587-591.
- Martin, J.E., Buffetaut, E., Naksri, W., Lauprasert, K., Claude, J., 2012. *Gavialis* from the Pleistocene of Thailand and its relevance for drainage connections from India to Java. *PLoS ONE*, 7(9): e44541. doi:10.1371/journal.pone.0044541
- Markwick, P.J., 1998. Crocodylian diversity in space and time: the role of climate in paleoecology and its implication for understanding K/T extinctions. *Paleobiology*, 24(4): 470-497.
- McHenry, C.R., Clausen, P.D., Daniel, W.J.T., Meers, M.B., y Pendharkar, A. 2006. Biomechanics of the rostrum in crocodylians: A comparative analysis using finite element modeling. *The Anatomical Record Part A*, 288: 827-849.
- Michaud, F., 1988. *Neogyroporella? servais* n. sp. nouvelle dasycladacée du Maastrichtien du Chiapas, sud-est du Mexique. *Cretaceous Research*, 9:369-378.
- Monroy Mújica, I.H., 2009. Microvertebrados fósiles cretácicos tardíos (Campaniano Tardío) de la Formación Aguja en el noroeste de Coahuila, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 111 p.
- Mook, C.C., 1921. Notes on the postcranial skeleton in the crocodylia. *Bulletin American Museum of Natural History*, 44: 67-100.
- Mook, C.C., 1932. A new species of fossil gavial from the Siwalik Beds. *American Museum Novitates*, 514: 1-5.
- Morrone, J.J., 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomología*, 48(2): 149-162.

- Müllerried, F.K., 1982. *Geología de Chiapas*, 2a ed. Colección Libros de Chiapas, Serie Básica. México. 180 p.
- Nicholls, E.L. y Rusell, A.P., 1990. Paleobiogeography of the Cretaceous Western Interior Seaway of North America: the vertebrate evidence: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 79: 149-169.
- Norell, M.A. y Clark, J.M., 1990. A reanalysis of *Bernissartia fagesii*, with comments on its phylogenetic position and its bearing on the origin and diagnosis of the Eusuchia. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 60: 115-128.
- Oaks, J.R., 2007. Phylogenetic systematics, biogeography, and evolutionary ecology of the true crocodiles (Eusuchia: Crocodylidae: *Crocodylus*). Master thesis dissertation. Louisiana State University and Agricultural and Mechanical College. 185 p.
- Omaña, L., 2006. Late Cretaceous (Maastrichtian) foraminiferal assemblage from the inoceramid beds, Ocozocoautla Formation, central Chiapas, SE Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 23(2): 125-132.
- Ösi, A., Clark, J.M., y Weishampel, D.B., 2007. First report on a new basal eusuchian crocodyliform with multicusped teeth from the Upper Cretaceous (Santonian) of Hungary. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie Abhandlungen*, 243: 169-177.
- Osmólska, H., Hua, S. y Buffetaut, E., 1997. *Gobiosuchus kielanae* (Protosuchia) from the Late Cretaceous of Mongolia: anatomy and relationships. *Acta Palaeontologica Polonica* 42(2): 257-289.
- Piveteau, J., 1976. Sur le répartition géographique hors d'Afrique des Dyrosauridae, crocodiliens méso-suchiens du Crétacé terminal et du Paléogène. *Comptes Rendus de l'Académie des sciences de Paris, Série D*, 283: 487-490.
- Pol, D. y Norell, M.A., 2004. A New gobiosuchid crocodyliform taxon from the Cretaceous of Mongolia. *American Museum Novitates*, 3458: 1- 31.
- Pooley, A.C., 1989. Food and feeding habits. *En: Ross, C.A. (ed.). Crocodiles and Alligators. Facts on File, New York*, p. 79-91.
- Puckett, T. M., Arnett, B. y Carbot-Chanona, G., 2010. Paleobiogeographical and plate tectonic significance of Late Cretaceous ostracodes (Crustaceans) from Chiapas, Mexico. Libro de resúmenes del 87th Annual Meeting of the Alabama Academy of Science. Alabama, Alabama AyM University Normal.

- Rana, R.S., 1987. Dyrosaurid crocodile (Mesosuchia) from the infratrappean beds of Vikarabad, Hyderabad District, Andhra-Pradesh. *Current Science*, 56: 532–534.
- Reese, A.M., 2000. *The alligator and its allies*. Arment Biological Press, 229 p. (electronic reprint).
- Reynoso, V.H., Cabral-Perdomo, M.A., y Clark, J., 2000. The reptiles of the Tlayúa Formation. Avances en Investigación, Guide Book of the Field Trips. Publicación especial. Universidad Nacional Autónoma de México, p.106-113.
- Riff, D., da Conquista, V. y Aguilera, O.A., 2008. The world's largest gharials *Gryposuchus*: description of *G. croizati* n. sp. (Crocodylia, Gavialidae) from the Upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela. *Paläontologische Zeitschrift*, 82(2): 178-195.
- Ride, D.L., Sabrosky, W., Bernardi, G., y Melvilla, V., 1985. International code of zoological nomenclature: International trust for zoological nomenclatura. London, 468 p.
- Rivera-Sylva, H.E., Frey, E., Guzmán-Gutiérrez, J.R., Palomino-Sánchez, F., y Stinnesbeck, W., 2011. A *Deinosuchus riograndensis* (Eusuchia: Alligatoroidea) from Coahuila, north Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 28(2): 267-274.
- Rodríguez-de la Rosa, R.A. y Cevallos-Ferriz, S.R.S., 1998. Vertebrates of the Pelillial locality (Campanean, Cerro del Pueblo Formation), Southeastern Coahuila, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18(4): 751-764.
- Romer, A.S., 1956. *Osteology of the Reptiles*. The University of Chicago Press, 772 p.
- Rosen, B.R., 1988. From fossils to earth history: Applied historical biogeography. *En*: Myers A.A. y Giller, P.S. (eds.), *Analytical Biogeography*. Chapman and Hill, London, pp. 437-481.
- Schwarz, D.; Frey, E. y Martin, T., 2006. The postcranial skeleton of the Hyposaurinae (Dyrosauridae; Crocodyliformes). *Paleontology*, 49(4): 695-718.
- Schwarz-Wings, D., Frey, F. y Martin, T., 2009. Reconstruction of the bracing system of the trunk and tail in Hyposaurine dyrosaurids (Crocodylomorpha; Mesoeucrocodylia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(2):453-472.
- Scott, R.W., Taylor, A.M., 1977. Early Cretaceous environments and paleocommunities in the Southern Western Interior. *En*: Kauffman, E.G. (ed.). Cretaceous facies, faunas and paleoenvironments across the Western Interior Basin. *The Mountain Geologist*: 14(3-4): 155-168.

- Sereno, P.C. y Larsson, H.C.E., 2009. Cretaceous Crocodyliforms from the Sahara. *ZooKeys*, 28: 1-143.
- Sereno, P.C., Larsson, H.C.E., Sidor, C.A. y Gado, B. 2001. The giant Crocodyliform *Sarcosuchus* from the Cretaceous of Africa. *Science*, 24: 1516-1519.
- Shirley, M.H., 2010. Slender-snouted Crocodile *Crocodylus cataphractus*. En: Manolis, S.C. y Stevenson, C. (Eds.), Crocodiles. Status Survey and Conservation Action Plan. Tercera Edición. Crocodile Specialist Group: Darwin. Pp. 54-58.
- Sill, W.D., 1970. Nota preliminar sobre un nuevo gavial del Plioceno de Venezuela y una discusion de los gaviales sudamericanos. *Ameghiniana*, 7:151–159.
- Sohl, N.F., 1971. North American Cretaceous biotic provinces delineated by gastropods. En: Proceedings of North America Paleontology Convince, Chicago, Illinois: Allen Press, Lawrence, Kansas, 1610-1637.
- Steel, R. 1973. *Crocodylia*. In: O. Kuhn (ed.). Encyclopedia of Paleoherpertology, Part. 16. Gustav Fisher Verlag, Stuttgart. 116 p.
- Steele, D.R. y Waite, L.E., 1986. Contributions to the stratigraphy of the Sierra Madre Limestone (Cretaceous) of Chiapas, México. Universidad Nacional Autónoma. Boletín 102: 1-175.
- Stefano, G. de, 1903. Nuovi rettili degli strati a fosfato della Tunisia. *Bollettino delle Societa Geologica Italiana*, 22: 51-80.
- Storrs, G.W., 1986. A dyrosaurid crocodile (Crocodylia: Mesosuchia) from the Paleocene of Pakistan. *Postilla*, 197: 1-16.
- Storrs, G.W., 2003. Late Miocene–Early Pliocene crocodylian fauna of Lothagam, southwest Turkana Basin, Kenya. En: Leakey M. G. y Harris J. M. (eds.). *Lothagam: the Dawn of Humanity in Eastern Africa*. Columbia University Press, New York. pp. 137-159.
- Storrs, G.W. y Efimov, M.B., 2000. Mesozoic crocodyliforms of north-central Eurasia. In: M.J. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin y E.N. Kurochkin (eds.). *The age of dinosaurs in Russia and Mongolia*. Cambridge University Press, Cambridge: 402-419.
- Taplin, L.E., y Grigg, G.C., 1989. Historical zoogeographie of the eusuchian Crocodylians: a phylosophical perspective. *American Zoologist*, 29: 885-901.
- Troedson, G.T., 1924. On crocodylian remains from the Danian of Sweden. *Lunds Universitets Årsskrift N. F.*, 20:1–75.

- Troxell, E.L., 1925. *Thoracosaurus*, a Cretaceous crocodile. *American Journal of Science*, 5th Ser. 10:219–233.
- Turner, A.H. y Sertich, J.J.W., 2010. Phylogenetic history of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Neosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30, suplemento del número 6: 177-236.
- Upchurch Jr, G.R., Otto-Bliesner, B.L. y Scotese, C., 1998. Vegetation-atmosphere interactions and their role in global warming during the latest Cretaceous. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 353: 97-112.
- Vega, F. J., Feldmann, R.M., Ocampo, A. y Pope, K., 1997. A new species of Late Cretaceous crab (Brachyura: Carcineretidae) from Albion Island, Belize. *Journal of Paleontology*, 71: 615-620.
- Vega, F.J., Feldmann, R.M., García-Barrera, P., Filkorn, H., Pimentel, F. y Avendaño, J., 2001. Maastrichtian crustacean (Brachyura: Decapoda) from the Ocozocoautla Formation in Chiapas, Southeast Mexico. *Journal of Paleontology*, 75 (2): 319-329.
- Vega, J.F., Álvarez, F. y Carbot-Chanona, G., 2007. Albian Penaeoidea (Decapoda: Dendrobranchiata) from Chiapas, Southern Mexico. *En: Garassino, A., Feldmann, R.M. y Teruzzi, G. (eds). 3ed Symposium on Mesozoic and Cenozoic Decapod Crustaceans. Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, 35(2): 97-100.
- Walker, A.D., 1970. A revision of the Jurassic reptile *Halloposuchus victor* (Marsh), with remarks on the classification of the crocodiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, serie B*, 257: 323-372.
- Whetstone, K.N. y Whybrow, P.J. 1983. A “cursorial” crocodylian from the Triassic of Lesotho (Busotoland), Southern Africa. *Occasional Papers of the Museum of Natural History. The University of Kansas*, 106: 1-37.
- Wu, X.-C., Russell, A.P. y Cumbaa, S.L., 2001. *Terminonaris* (Archosauria: Crocodyliformes): New material from Saskatchewan, Canada, and comments on its phylogenetic relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21(3): 492-514.

VIII. ANEXOS

Anexo 1. Generalidades anatómicas del esqueleto de Crocodyliformes

Desde su aparición en el Triásico Tardío, los cocodrilos han sido distinguidos por conservar sus características esqueléticas. Aunque algunos detalles estructurales han ido cambiando en los últimos 180-200 millones de años, las características cocodrilianas básicas fueron establecidas en los Protosuchia del Triásico Tardío y Jurásico Temprano (Carroll, 1988).

El cráneo es sólido y fuerte a todo lo largo, en contraste al de los demás tecodontos, grupo que les dio origen. Las fenestras anterorbitales están completamente cerradas en todas las formas modernas, no obstante, en algunos grupos primitivos están presentes pero son de reducido tamaño. Las fenestras temporales son usualmente (pero no siempre) pequeñas y la configuración de las aberturas laterales está muy alterada por la extensión anterior del cuadrado. El largo rostro está reforzado ventralmente por un paladar secundario que está más desarrollado en los cocodrilos avanzados. La presencia de un paladar secundario es habitualmente asociado con la separación de los pasajes nasales de la boca, lo cual pudo ser especialmente importante en las formas acuáticas (Iordansky, 1973; Lagston, 1973).

La parte posterior de la cabeza aparece como una placa continua de hueso con pocas y pequeñas fosas posttemporales. El prefrontal se extiende ventralmente en ambos lados de la línea media para sostener el paladar. Posteriormente, el paladar y la caja craneana están fuertemente unidos evitando así el kineísmo. El cráneo está extremadamente bien reforzado, al parecer para resistir las fuerzas generadas por la fuerte y rápida mordida (Iordansky, 1973).

La función de los músculos mandibulares en las especies modernas, puede ser aplicada a muchos de los cocodrilos fósiles ya que fundamentalmente tienen el cráneo en forma similar. Los músculos más grandes son en el pterygoideo anterior y posterior. Las fibras de estos son cercanos a la horizontal, y su fuerza es más grande cuando las mandíbulas están completamente abiertas (Schumacher, 1973).

La compleja neumatización de casi todos los huesos del cráneo es otra característica distintiva de los cocodrilos. Tienen dos grandes sistemas de ductos neumáticos; uno está formado de los tubos de Eustaquio y el segundo está asociado con los pasajes nasales (Iordansky, 1973). Wever (1978) menciona el complejo sistema neumático que los cocodrilos

poseen, que facilita a su vez que su oído posea mayor sensibilidad a los sonidos en el aire que otros reptiles, y puede ser comparado con las aves y mamíferos.

Otras características que diferencian el cráneo de los cocodrilos de muchos arcosaurios primitivos incluyen la baja y plana tabla craneal y la pérdida del postfrontal, postparietal y huesos epipterygoides. El frontal y el parietal están unidos usualmente en la parte media de la tabla craneal (Langston, 1973).

Excepto por algunos géneros marinos, todos los cocodrilos tienen 24 vértebras presacrales, dos sacrales y una cola con 30 a 40 vértebras. En los cocodrilos modernos las primeras nueve vértebras son designadas como cervicales ya que sus costillas no alcanzan el esternón. Las costillas asociadas con el atlas y el axis son simples barras con cóndilos ligeramente expandidos (Carroll, 1988).

Entre los primeros cocodrilos, la clavícula es pequeña y la interclavícula está reducida a una barra longitudinal. No hay evidencia de esternón en tecodontes, pero los cocodrilos modernos tienen una compleja estructura cartilaginosa que integra los extremos de las costillas, la base del coracoides y la interclavícula. La porción posteromedial de esta estructura es calcificada en los cocodrilos primitivos y parece una extensión de la interclavícula (Carroll, 1988).

El coracoides se extiende posterior y ventralmente. Ello tiende a alargarlo y se parece un poco al coracoides de los primitivos notosaurios, pero está separado en su parte media por el esternón. En cocodrilos modernos, el coracoides es aproximadamente tan largo como la escápula y de forma similar (Carroll, 1988). Los cambios en la cintura escapular en cocodrilos sugiere que las extremidades delanteras eran más importantes en el soporte del cuerpo que en los tecodontes avanzados, los cuales pudieron haber sido bípedos facultativos. La extensión ventral y posterior del coracoides habría proporcionado un ángulo más efectivo para los músculos que retractan el miembro y elevan el cuerpo. La pérdida de la clavícula en cocodrilos, como en mamíferos cursoriales, permite al glenoideo moverse anterior y posteriormente, lo cual amplía la longitud de la zancada (Charig, 1972).

La cintura pélvica y las extremidades posteriores en cocodrilos no son muy diferentes de la de los tecodontes del Triásico Medio. Las dos vértebras sacras nunca se fusionan para formar un sacro sólido y el ilio no se extiende considerablemente sobre el acetábulo. Este último está perforado en algunas formas primitivas pero no en los géneros modernos. La característica más

distintiva es la exclusión del pubis del acetábulo en todos los géneros desde comienzos del Jurásico. El pubis permanece como un elemento grande que se extiende hacia adelante y se une horizontalmente formando una placa (Carroll, 1988).

El fémur tiene forma ligeramente sigmoideal, con sólo un moderado encorvamiento del cóndilo y un pequeño desarrollo de los trocánteres. La tibia soporta mucho del peso del cuerpo y la fíbula es pequeña. Ambas, la tibia y la fíbula son soportadas principalmente por el astrágalo. El calcáneo contribuye fuertemente para ventrocurvar el pie (Carroll, 1988).

La larga y delgada gastralia está suspendida detrás de la extensa superficie del esternon. Muchos cocodrilos tienen dos líneas de escudos dérmicos (osteodermos) que se extienden dorsalmente a lo largo de la columna vertebral y algunos también tienen placas ventrales entre las cinturas pélvica y escapular (Romer, 1956).

Con excepciones menores, esta descripción no sólo se aplica para todos los géneros vivientes de cocodrilos, sino para casi todos los grupos fósiles del Mesozoico. Muchas de estas especializaciones ocurrieron en las etapas tempranas de la evolución de los cocodrilos y los últimos 200 millones de años han visto únicamente pequeñas variaciones del modelo básico (Carroll, 1988).

Literatura citada

- Carroll, R.L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W.H. Freeman Company, 698 p.
- Charig, A.J., 1972. The evolution of the archosaur pelvis and hindlimb: An explanation in functional terms. *En: Joysey, K.A. y Kemp, T.S. (eds.). Studies in Vertebrate Evolution*. Oliver and Boyd, Edinburgh: 121-155.
- Iordansky, N.N., 1973. The skull of the Crocodylia. *En: Gans, C. y Parson, T.S. (eds.). Biology of the Reptilia*. Academic Press, London, 4: 201-262.
- Langston, W., 1973. The crocodylian skull in historical perspective. *En: Gans, C. y Parsons, T.S. (eds.). Biology of the Reptilia*. Academic Press, London, 4: 263-284.
- Schumacher, G.H., 1973. The head muscles and hyolaryngeal skeleton of turtles and crocodylians. *En: Gans, C. y Parsons, T.S. (eds.). Biology of the Reptilia*. Academic Press, London, 4: 101-199.
- Romer, A.S., 1956. *Osteology of the Reptiles*. The University of Chicago Press, 772 p.
- Wever, E.G., 1978. *The Reptile Ear*. Princenton University Press, New Jersey.

Anexo 2. Lista de caracteres usados en el análisis filogenético de *A a* gen. et sp. nov. IHNFG-2915 (Brochu y Storrs, 2012)

1. Ventral tubercle of proatlas more than one-half (0) or no more than one-half (1) the width of the dorsal crest.
2. Fused proatlas boomerang-shaped (0), strap-shaped (1), or massive and block-shaped (2).
3. Proatlas with prominent anterior process (0) or lacks anterior process (1).
4. Proatlas has tall dorsal keel (0) or lacks tall dorsal keel; dorsal side smooth (1).
5. Atlas intercentrum wedge-shaped in lateral view, with insignificant parapophyseal processes (0), or plate-shaped in lateral view, with prominent parapophyseal processes at maturity (1).
6. Dorsal margin of atlantal rib generally smooth with modest dorsal process (0) or with prominent process (1).
7. Atlantal ribs without (0) or with (1) very thin medial laminae at anterior end.
8. Atlantal ribs lack (0) or possess (1) large articular facets at anterior ends for each other.
9. Axial rib tuberculum wide, with broad dorsal tip (0) or narrow, with acute dorsal tip (1).
10. Axial rib tuberculum contacts diapophysis late in ontogeny, if at all (0) or early in ontogeny (1).
11. Anterior half of axis neural spine oriented horizontally (0) or slopes anteriorly (1).
12. Axis neural spine crested (0) or not crested (1).
13. Posterior half of axis neural spine wide (0) or narrow (1).
14. Axis neural arch lacks (0) or possesses (1) a lateral process (diapophysis).
15. Axial hypapophysis located toward the center of centrum (0) or toward the anterior end of centrum (1).
16. Axial hypapophysis without (0) or with (1) deep fork.
17. Hypapophyseal keels present on eleventh vertebra behind atlas (0), twelfth vertebra behind atlas (1), or tenth vertebra behind atlas (2).
18. Third cervical vertebra (first postaxial) with prominent hypapophysis (0) or lacks prominent hypapophysis (1).
19. Neural spine on third cervical long, dorsal tip at least half the length of the centrum without the cotyle (0) or short, dorsal tip acute and less than half the length of the centrum without the cotyle (1).

20. Cervical and anterior dorsal centra lack (0) or bear (1) deep pits on the ventral surface of the centrum.
21. Presacral centra amphicoelous (0) or procoelous (1).
22. Anterior sacral rib capitulum projects far anteriorly of tuberculum and is broadly visible in dorsal view (0), or anterior margins of tuberculum and capitulum nearly in same plane, and capitulum largely obscured dorsally (1).
23. Scapular blade flares dorsally at maturity (0) or sides of scapular blade subparallel; minimal dorsal flare at maturity (1). (Adapted from Benton and Clark [1988])
24. Deltoid crest of scapula very thin at maturity, with sharp margin (0) or very wide at maturity, with broad margin (1).
25. Scapulocoracoid synchondrosis closes very late in ontogeny (0) or relatively early in ontogeny (1).
26. Scapulocoracoid facet anterior to glenoid fossa uniformly narrow (0) or broad immediately anterior to glenoid fossa, and tapering anteriorly (1).
27. Proximal edge of deltopectoral crest emerges smoothly from proximal end of humerus and is not obviously concave (0) or emerges abruptly from proximal end of humerus and is obviously concave (1).
28. *M. teres major* and *M. dorsalis scapulae* insert separately on humerus; scars can be distinguished dorsal to deltopectoral crest (0) or insert with common tendon; single insertion scar (1).
29. Olecranon process of ulna narrow and sub-angular (0) or wide and rounded (1).
30. Distal extremity of ulna expanded transversely with respect to long axis of bone; maximum width equivalent to that of proximal extremity (0) or proximal extremity considerably wider than distal extremity (1).
31. Interclavicle flat along length, without dorsoventral flexure (0) or with moderate dorsoventral flexure (1) or with severe dorsoventral flexure (2).
32. Anterior end of interclavicle flat (0) or rod-like (1).
33. Iliac anterior process prominent (0) or virtually absent (1).
34. Dorsal margin of iliac blade rounded with smooth border (0) or rounded, with modest dorsal indentation (1) or rounded, with strong dorsal indentation (wasp-waisted; (2) or narrow, with dorsal indentation (3) or rounded with smooth border; posterior tip of blade very deep (4).

35. Supraacetabular crest narrow (0) or broad (1).
36. Limb bones relatively robust, and hind limb much longer than forelimb at maturity (0) or limb bones very long and slender (1).
37. *M. caudofemoralis* with single head (0) or with double head (1).
38. Dorsal osteoderms not keeled (0) or keeled (1).
39. Dorsal midline osteoderms rectangular (0) or nearly square (1).
40. Four (0), six (1), eight (2), or ten (3) contiguous dorsal osteoderms per row at maturity.
41. Nuchal shield grades continuously into dorsal shield (0) or differentiated from dorsal shield; four nuchal osteoderms (1) or differentiated from dorsal shield; six nuchal osteoderms with four central and two lateral (2) or differentiated from dorsal shield; eight nuchal osteoderms in two parallel rows (3).
42. Ventral armor absent (0) or single ventral osteoderms (1) or paired ventral ossifications that suture together (2).
43. Anterior margin of dorsal midline osteoderms with anterior process (0) or smooth, without process (1).
44. Ventral scales have (0) or lack (1) follicle gland pores.
45. Ventral collar scales not enlarged relative to other ventral scales (0) or in a single enlarged row (1) or in two parallel enlarged rows (2).
46. Median pelvic keel scales form two parallel rows along most of tail length (0) or form single row along tail (1) or merge with lateral keel scales (2).
47. Alveoli for dentary teeth 3 and 4 nearly same size and confluent (0) or fourth alveolus larger than third, and alveoli are separated (1).
48. Anterior dentary teeth strongly procumbent (0) or project anterodorsally (1).
49. Dentary symphysis extends to fourth or fifth alveolus (0) or sixth through eighth alveolus (1) or behind eighth alveolus (2).
50. Dentary gently curved (0), deeply curved (1), or linear (2) between fourth and tenth alveoli.
51. Largest dentary alveolus immediately caudal to fourth is (0) 13 or 14, (1) 13 or 14 and a series behind it, (2) 11 or 12, or (3) no differentiation, or (4) behind 14.
52. Splenial with anterior perforation for mandibular ramus of cranial nerve V (0) or lacks anterior perforation for mandibular ramus of cranial nerve V (1).

53. Mandibular ramus of cranial nerve V exits splenial anteriorly only (0) or splenial has singular perforation for mandibular ramus of cranial nerve V posteriorly (1) or splenial has double perforation for mandibular ramus of cranial nerve V posteriorly (2).
54. Splenial participates in mandibular symphysis; splenial symphysis adjacent to no more than five dentary alveoli (0) or splenial excluded from mandibular symphysis; anterior tip of splenial passes ventral to Meckelian groove (1) or splenial excluded from mandibular symphysis; anterior tip of splenial passes dorsal to Meckelian groove (2) or deep splenial symphysis, longer than five dentary alveoli; splenial forms wide 'V' within symphysis (3) or deep splenial symphysis, longer than five dentary alveoli; splenial constricted within symphysis and forms narrow 'V' (4).
55. Coronoid bounds posterior half of foramen intermandibularis medius (0) or completely surrounds foramen intermandibularis medius at maturity (1) or obliterates foramen intermandibularis medius at maturity (2).
56. Superior edge of coronoid slopes strongly anteriorly (0) or almost horizontal (1).
57. Inferior process of coronoid laps strongly over inner surface of Meckelian fossa (0) or remains largely on medial surface of mandible (1).
58. Coronoid imperforate (0) or with perforation posterior to foramen intermandibularis medius (1).
59. Process of splenial separates angular and coronoid (0) or no splenial process between angular and coronoid (1).
60. Angular-surangular suture contacts external mandibular fenestra at posterior angle at maturity (0) or passes broadly along ventral margin of external mandibular fenestra late in ontogeny (1).
61. Anterior processes of surangular unequal (0) or sub-equal to equal (1).
62. Surangular with spur bordering the dentary toothrow lingually for at least one alveolus length (0) or lacking such spur (1).
63. External mandibular fenestra absent (0) or present as narrow slit, no discrete fenestral concavity on angular dorsal margin (1) or present with discrete concavity on angular dorsal margin (2) or present and very large; most of foramen intermandibularis caudalis visible in lateral view (3).

64. Surangular-dentary suture intersects external mandibular fenestra anterior to posterodorsal corner (0) or at posterodorsal corner (1).
65. Angular extends dorsally toward or beyond anterior end of foramen intermandibularis caudalis; anterior tip acute (0) or does not extend dorsally beyond anterior end of foramen intermandibularis caudalis; anterior tip very blunt (1).
66. Surangular-angular suture lingually meets articular at ventral tip (0) or dorsal to tip (1).
67. Surangular continues to dorsal tip of lateral wall of glenoid fossa (0) or truncated and not continuing dorsally (1).
68. Articular-surangular suture simple (0) or articular bears anterior lamina dorsal to lingual foramen (1) or articular bears anterior lamina ventral to lingual foramen (2) or bears laminae above and below foramen (3).
69. Lingual foramen for articular artery and alveolar nerve perforates surangular entirely (0) or perforates surangular/angular suture (1).
70. Foramen aerum at extreme lingual margin of retroarticular process (0) or set in from margin of retroarticular process (1).
71. Retroarticular process projects posteriorly (0) or projects posterodorsally (1).
72. Surangular extends to posterior end of retroarticular process (0) or pinched off anterior to tip of retroarticular process (1). (Adapted from Norell [1988], character 42.)
73. Surangular-articular suture oriented anteroposteriorly (0) or bowed strongly laterally (1) within glenoid fossa.
74. Sulcus between articular and surangular (0) or articular flush against surangular (1).
75. Dorsal projection of hyoid cornu flat (0) or rod-like (1).
76. Dorsal projection of hyoid cornu narrow, with parallel sides (0) or flared (1).
77. Lingual osmoregulatory pores small (0) or large (1).
78. Tongue with (0) or without (1) keratinized surface.
79. Teeth and alveoli of maxilla and/or dentary circular in cross-section (0), or posterior teeth laterally compressed (1), or all teeth compressed (2).
80. Maxillary and dentary teeth with smooth carinae (0) or serrated (1).
81. Naris projects anterodorsally (0) or dorsally (1).

82. External naris bisected by nasals (0) or nasals contact external naris, but do not bisect it (1) or nasals excluded, at least externally, from naris; nasals and premaxillae still in contact (2) or nasals and premaxillae not in contact (3).
83. Naris circular or keyhole-shaped (0) or wider than long (1) or anteroposteriorly long and prominently teardrop-shaped (2).
84. External naris of reproductively mature males (0) remains similar to that of females or (1) develops bony excrescence (ghara).
85. External naris (0) opens flush with dorsal surface of premaxillae or (1) circumscribed by thin crest.
86. Premaxillary surface lateral to naris smooth (0) or with deep notch lateral to naris (1).
87. Premaxilla has five teeth (0) or four teeth (1) early in posthatching ontogeny.
88. Incisive foramen small, less than half the greatest width of premaxillae (0) or large, more than half the greatest width of premaxillae (1) or large, and intersects premaxillary-maxillary suture (2).
89. Incisive foramen completely situated far from premaxillary tooth row, at the level of the second or third alveolus (0) or abuts premaxillary tooth row (1) or projects between first premaxillary teeth (2).
90. Dorsal premaxillary processes short, not extending beyond third maxillary alveolus (0) or long, extending beyond third maxillary alveolus (1).
91. Dentary tooth 4 occludes in notch between premaxilla and maxilla early in ontogeny (0) or occludes in a pit between premaxilla and maxilla; no notch early in ontogeny (1).
92. All dentary teeth occlude lingual to maxillary teeth (0) or occlusion pit between seventh and eighth maxillary teeth; all other dentary teeth occlude lingually (1) or dentary teeth occlude in line with maxillary toothrow (2).
93. Largest maxillary alveolus is 3 (0), 5 (1), 4 (2), 4 and 5 are same size (3), 6 (4), or maxillary teeth homodont (5), or maxillary alveoli gradually increase in diameter posteriorly toward penultimate alveolus (6).
94. Maxillary tooth row curved medially or linear (0) or curves laterally broadly (1) posterior to first six maxillary alveoli.
95. Dorsal surface of rostrum curves smoothly (0) or bears medial dorsal boss (1).
96. *Canthi rostralii* absent or very modest (0) or very prominent (1) at maturity.

97. Preorbital ridges absent or very modest (0) or very prominent (1) at maturity.
98. Antorbital fenestra present (0) or absent (1).
99. Vomer entirely obscured by premaxilla and maxilla (0) or exposed on palate at premaxillarymaxillary suture (1).
100. Vomer entirely obscured by maxillae and palatines (0) or exposed on palate between palatines (1).
101. Surface of maxilla within narial canal imperforate (0) or with a linear array of pits (1).
102. Medial jugal foramen small (0) or very large (1).
103. Maxillary foramen for palatine ramus of cranial nerve V small or not present (0) or very large (1).
104. Ectopterygoid abuts maxillary tooth row (0) or maxilla broadly separates ectopterygoid from maxillary tooth row (1).
105. Maxilla terminates in palatal view anterior to lower temporal bar (0) or comprises part of the lower temporal bar (1).
106. Penultimate maxillary alveolus less than (0) or more than (1) twice the diameter of the last maxillary alveolus.
107. Prefrontal dorsal surface smooth adjacent to orbital rim (0) or bearing discrete knob-like processes (1).
108. Dorsal half of prefrontal pillar narrow (0) or expanded anteroposteriorly (1).
109. Medial process of prefrontal pillar expanded dorsoventrally (0) or anteroposteriorly (1).
110. Prefrontal pillar solid (0) or with large pneumatic recess (1).
111. Medial process of prefrontal pillar wide (0) or constricted (1) at base.
112. Maxilla has linear medial margin adjacent to suborbital fenestra (0) or bears broad shelf extending into fenestra, making lateral margin concave (1).
113. Anterior face of palatine process rounded or pointed anteriorly (0) or notched anteriorly (1).
114. Anterior ectopterygoid process tapers to a point (0) or forked (1).
115. Palatine process extends (0) or does not extend (1) significantly beyond anterior end of suborbital fenestra.
116. Palatine process generally broad anteriorly (0) or in form of thin wedge (1).

117. Lateral edges of palatines smooth anteriorly (0) or with lateral process projecting from palatines into suborbital fenestrae (1).
118. Palatine-ptyergoid suture nearly at (0) or far from (1) posterior angle of suborbital fenestra.
119. Pterygoid ramus of ectopterygoid straight, posterolateral margin of suborbital fenestra linear (0) or ramus bowed, posterolateral margin of fenestra concave (1).
120. Lateral edges of palatines parallel posteriorly (0) or flare posteriorly, producing shelf (1).
121. Anterior border of the choana is comprised of the palatines (0) or choana entirely surrounded by pterygoids (1).
122. Choana projects posteroventrally (0) or anteroventrally (1) at maturity.
123. Pterygoid surface lateral and anterior to internal choana flush with choanal margin (0) or pushed inward anterolateral to choanal aperture (1) or pushed inward around choana to form neck surrounding aperture (2) or everted from flat surface to form neck surrounding aperture (3).
124. Posterior rim of internal choana not deeply notched (0) or deeply notched (1).
125. Internal choana not septate (0) or with septum that remains recessed within choana (1) or with septum that projects out of choana (2).
126. Ectopterygoid-ptyergoid flexure disappears during ontogeny (0) or remains throughout ontogeny (1).
127. Ectopterygoid extends (0) or does not extend (1) to posterior tip of lateral pterygoid flange at maturity.
128. Lacrimal makes broad contact with nasal; no posterior process of maxilla (0) or maxilla with posterior process within lacrimal (1) or maxilla with posterior process between lacrimal and prefrontal (2).
129. Prefrontals separated by frontals and nasals (0) or prefrontals meet medially (1).
130. Lacrimal longer than prefrontal (0), or prefrontal longer than lacrimal (1), or lacrimal and prefrontal both elongate and nearly the same length (2).
131. Anterior tip of frontal (0) forms simple acute point or (1) forms broad, complex sutural contact with the nasals.
132. Ectopterygoid extends along medial face of postorbital bar (0) or stops abruptly ventral to postorbital bar (1).
133. Postorbital bar massive (0) or slender (1).

134. Postorbital bar bears process that is prominent, dorsoventrally broad, and divisible into two spines (0) or bears process that is short and generally not prominent (1).
135. Ventral margin of postorbital bar flush with lateral jugal surface (0) or inset from lateral jugal surface (1).
136. Postorbital bar continuous with anterolateral edge of skull table (0) or inset (1).
137. Margin of orbit flush with skull surface (0) or dorsal edges of orbits upturned (1) or orbital margin telescoped (2).
138. Ventral margin of orbit circular (0) or with prominent notch (1).
139. Palpebral forms from single ossification (0) or from multiple ossifications (1).
140. Quadratojugal spine prominent at maturity (0) or greatly reduced or absent at maturity (1).
141. Quadratojugal spine low, near posterior angle of infratemporal fenestra (0) or high, between posterior and superior angles of infratemporal fenestra (1).
142. Quadratojugal forms posterior angle of infratemporal fenestra (0) or jugal forms posterior angle of infratemporal fenestra (1) or quadratojugal-jugal suture lies at posterior angle of infratemporal fenestra (2).
143. Postorbital neither contacts quadrate nor quadratojugal medially (0) or contacts quadratojugal, but not quadrate, medially (1) or contacts quadrate and quadratojugal at dorsal angle of infratemporal fenestra (2) or contacts quadratojugal with significant descending process (3).
144. Quadratojugal bears long anterior process along lower temporal bar (0) or bears modest process, or none at all, along lower temporal bar (1).
145. Quadratojugal extends to superior angle of infratemporal fenestra (0) or does not extend to superior angle of infratemporal fenestra; quadrate participates in fenestra (1).
146. Postorbital-squamosal suture oriented ventrally (0) or passes medially (1) ventral to skull table.
147. Dorsal and ventral rims of squamosal groove for external ear valve musculature parallel (0) or squamosal groove flares anteriorly (1).
148. Squamosal-quadrate suture extends dorsally along posterior margin of external auditory meatus (0) or extends only to posteroventral corner of external auditory meatus (1).
149. Posterior margin of otic aperture smooth (0) or bowed (1).

150. Frontoparietal suture deeply within supratemporal fenestra; frontal prevents broad contact between postorbital and parietal (0) or suture makes modest entry into supratemporal fenestra at maturity; postorbital and parietal in broad contact (1) or suture on skull table entirely (2).
151. Frontoparietal suture concavoconvex (0) or linear (1) between supratemporal fenestrae.
152. Supratemporal fenestra with fossa; dermal bones of skull roof do not overhang rim at maturity (0) or dermal bones of skull roof overhang rim of supratemporal fenestra near maturity (1) or supratemporal fenestra closes during ontogeny (2).
153. Shallow fossa at anteromedial corner of supratemporal fenestra (0) or no such fossa; anteromedial corner of supratemporal fenestra smooth (1).
154. Medial parietal wall of supratemporal fenestra imperforate (0) or bearing foramina (1).
155. Parietal and squamosal widely separated by quadrate on posterior wall of supratemporal fenestra (0) or parietal and squamosal approach each other on posterior wall of supratemporal fenestra without actually making contact (1) or parietal and squamosal meet along posterior wall of supratemporal fenestra (2).
156. Skull table surface slopes ventrally from sagittal axis (0) or planar (1) at maturity.
157. Posterolateral margin of squamosal horizontal or nearly so (0) or upturned to form a discrete horn (1).
158. Mature skull table with broad curvature; short posterolateral squamosal rami along paroccipital process (0) or with nearly horizontal sides; significant posterolateral squamosal rami along paroccipital process (1).
159. Squamosal does not extend (0) or extends (1) ventrolaterally to lateral extent of paraoccipital process.
160. Supraoccipital exposure on dorsal skull table small (0), absent (1), large (2), or large such that parietal is excluded from posterior edge of table (3).
161. Anterior foramen for palatine ramus of cranial nerve VII ventrolateral (0) or ventral (1) to basisphenoid rostrum.
162. Sulcus on anterior braincase wall lateral to basisphenoid rostrum (0) or braincase wall lateral to basisphenoid rostrum smooth; no sulcus (1).
163. Basisphenoid not exposed extensively (0) or exposed extensively (1) on braincase wall anterior to trigeminal foramen.

164. Extensive exposure of prootic on external braincase wall (0) or prootic largely obscured by quadrate and laterosphenoid externally (1).
165. Laterosphenoid bridge comprised entirely of laterosphenoid (0) or with ascending process or palatine (1).
166. Capitate process of laterosphenoid oriented laterally (0) or anteroposteriorly (1) toward midline.
167. Parietal with recess communicating with pneumatic system (0) or solid, without recess (1).
168. Significant ventral quadrate process on lateral braincase wall (0) or quadrate-pterygoid suture linear from basisphenoid exposure to trigeminal foramen (1).
169. Lateral carotid foramen opens lateral (0) or dorsal (1) to basisphenoid at maturity.
170. External surface of basioccipital ventral to occipital condyle oriented posteroventrally (0) or posteriorly (1) at maturity.
171. Posterior pterygoid processes tall and prominent (0) or small and project posteroventrally (1) or small and project posteriorly (2).
172. Basisphenoid thin (0) or anteroposteriorly wide (1) ventral to basioccipital.
173. Basisphenoid not broadly exposed ventral to basioccipital at maturity; pterygoid short ventral to median eustachian opening (0) or basisphenoid exposed as broad sheet ventral to basioccipital at maturity; pterygoid tall ventral to median eustachian opening (1).
174. Exoccipital with very prominent boss on paroccipital process; process lateral to cranioquadrate opening short (0) or exoccipital with small or no boss on paroccipital process; process lateral to cranioquadrate opening long (1).
175. Lateral eustachian canals open dorsal (0) or lateral (1) to medial eustachian canal.
176. Exoccipitals terminate dorsal to basioccipital tubera (0) or send robust process ventrally and participate in basioccipital tubera (1) or send slender process ventrally to basioccipital tubera (2).
177. Quadrate foramen aerum on mediodorsal angle (0) or on dorsal surface (1) of quadrate.
178. Quadrate foramen aereum is small (0), comparatively large (1), or absent (2) at maturity.
179. Quadrate lacks (0) or bears (1) prominent, mediolaterally thin crest on dorsal surface of ramus.
180. Attachment scar for posterior mandibular adductor muscle on ventral surface of quadrate ramus forms modest crests (0) or prominent knob (1).

181. Quadrate with small, ventrally-reflected medial hemicondyle (0) or with small medial hemicondyle; dorsal notch for foramen aerum (1) or with prominent dorsal projection between hemicondyles (2) or with expanded medial hemicondyle (3).
182. Iris (0) greenish/yellowish or (1) brown.
183. Two or more (0) or one (1) row of postoccipital osteoderms.
184. Fewer than eight (0) or eight to 14 (1) or more than 14 (2) paired midline scale rows (there is considerable variation in this character within species, and further work is needed to clarify the situation)
185. Ectopterygoid maxillary ramus forms less than (0) or more than (1) two-thirds of lateral margin of suborbital fenestra.
- 186 Ectopterygoid maxillary ramus terminates at lateral margin of suborbital fenestra (0) or lateral to it, with maxilla separating the ectopterygoid from fenestra for short distance.
187. Palatine-maxillary suture intersects suborbital fenestra at its anteromedial margin (0) or nearly at its anteriormost limit (1).
188. Frontal lacks (0) or bears (1) prominent midsagittal crest between orbits.
189. All cervical neural spines anteroposteriorly broad (0) or posterior neural spines thin and rod-like (1).

Anexo 3. Codificación de los caracteres morfológicos de *A a* gen. *et sp. nov.* IHNFG-2915 y taxones usados en su análisis filogenético.

A a

????0???0???11???01???0?????????000???0???12???3????????20??????00?????12
0???00?102?000010???0000????0?00?010?1?0??11?????0?0?10??????????1?010??01?0??
??????????1?????????0000?

Bernissartia fagesii

?????0???0111102100000?0?000??0000?100010???0010?000??????10?0?00?001?1????0
00?0?0000?00030?001????1000????1?0000?000?0100?0???000100?0?0?0?0?0010?0??0
0??0????????000?0000?000??00000

Hylaeochampsia vectiana

??0????0?????
?????0?0?10001?00??0110?0?00000001001000?0?21110000120????1?0?000010100000000
????1?001001000?0110?????10?

Borealosuchus threeensis

????0?????????????01??????0??????1?00??20???01002??1?????10?11?000001000??????
??
????????????????????????1

Borealosuchus formidabilis

000?000?0?11001001001000000101000001?000?20???0110200000?000?120000000100001
??00020?0000?00231000100?00000010000000101001000101002001?11000000?00?000010
100101000?????00100110000000??00001

Eothoracosaurus mississippiensis

?????0????????????01??000????????00?00??0????122???3??????0?0??00?011?0????001
20?000??1025000010??000000????00001010010000????000?000100????01???10000010?001?
00????????100010000000???00001

Thoracosaurus neocesariensis

?????0??????111?1?010????0011??0?0?00????0??1122???3????????10?000?01?0?????00
120?0000?10250000100??000000?0?00001010010000?000000000110?00010??1?00001000
0100000000?00100?10000000???00001

Thoracosaurus macrorhynchus

?????0??0?1111?1?01????00????0????00????0??1?22???3??????0?100000001100?????00
120?00?0?10250000100??000000?0?000010100100001100000000110?000100?10001010?0
010000??0??01000100000000???0000?

Eosuchus minor

?????0??0??111????01?00?0?01???0000?000?0?0??1122??0300?0000?20?000001100????0
0120?0000?1025?000100?000000?00000001010010000?100000000110????0100?10?100100
001?0100??1???101010101003???00001

Eosuchus lerichei

?????0??????01????01??????1????????0????????1122???3??????????????????0?????0012
0?0000?10250000100?0000000???0000101001000001000000?0110?000?0??10?200100001
0?1????????10?01?101003???00001

Eogavialis africanus

???????1?????11??010??????????0?????????0??1122??03?????10?200000??1101????001
20?000?01025?000100?0000000000000010100100000100000000121?000100?10010010000
10100?000??0101010100000???00?01

Argochampsa krebsi

?????0??0111????01????0?1?????0?????????112???3?????????????????0?????0012
??0000?10250000100?00?00????00?010?0?10000?100000100110??0?????0011010000100
010??0??01???1?1??000?????0?

Piscogavialis jugaliperforatus

????????????????????????????????1?????????????11?2???3?????0002???????10?????00120
?0010010250000100?000000????0000101001000000?0000000111?1?000101002001000020
0?0?1?0?0?12??1?10?000????010?

Gryposuchus colombianus

????0?0??001?????01??000?????????????????0???11223?030100?000200000001100??00
12010000?1025?000100?0?0000?0?000010100100000110000000121?000100?1001101000
0200000100?00121010100000???00101

Gryposuchus croizati

??11223??3?????????????????????00121
?0010010250000100????0000????0??0??1111000??1?0?000?0121???0100????0101??00200?
????????1210101??004?????0?

Ikanogavialis gameroi

??11223??3?????0?20?0?0?0??0????0002
0?0000?1025?0001?????0000?????0?01??010?????1000?000121?????0?????210?00002000
???????012101010?000?????10?

Gavialis lewisi

????????????????????010????????????????????????????????22???3?????0?200000??1?0?????00?3
0?0?????2??0??1?0?0?0000?0?0000?0?00100?0?1??00000121?000100?100??0?0000100
00?????00121010100000???00101

Gavialis bengawanicus

????????????111????1????????????????1????????11?2?003?0???000200000101100????0?1
3??0???10250000100?0000000???01?010???10?00??10000000121?0001000100110100101
00???0?0?001?101010?000???0010?

Gavialis gangeticus

020000000?001111011010000000111000000?0000000011223003000000002000000011000
100001301000001025?0001000000000000000010100100000110000000121000010001001
1010000100000000000012101010000000100101

Pristichampsus vorax

????0?0???01001001?01?00000111??0100?10???1???1110?000????0??2000001?1?0?????2
1010?0000?00030001100?000000?0?000000100100010100000111110???0100?010000100
101000???01??1100110000002???00001

Leidyosuchus anadensis

????0?0???????1????010000011?1??10?0?11??11???0110?00000?0?01?200000011101????0
0010?000000003000010000010001000100001110100010100010111100?010100100100010
010100000001?00100110010001???00001

Diplocynodon hantoniensis

100???1?1?01000010001000011111??1400?101?21???011021010????011200000111101???
?00120?0?000?11300?0100?1010001?0?000000101100010100010111100?110100?0010101
01101000??0?1??010011?010001???00001

Diplocynodon darwini

100001001?010000?00010000?1111??1400?101121???011020010???0?01?20000011110100?
?00020?0000?01030000100?0?000?0?0000001111?001010001?111100?110100?01101010
1101000???????0100110010001???00001

Baryphracta deponiae

100?0?0?????0???01?0???1????14?0?10??21????1?02??0????01?20?0??1110?????00
1???000??010300001?0????000?????0?0001?11000?010001?111100?110100?0?011?0?101
?00????????1???1??10001????0001

Stangerochampsia mccabei

????110??010010?0001000001111001000?01??11??111010100????0112110000?110?????
00110?0002?11020000100?001000????000000011110010120011111100?110200?0?110010
2101000??1?1??0100110010001??00001

Albertochampsia langstoni

??001?0?
0?0??110200001?0?01?00????00?00011110010?2001?111100??0?0?0?110010210100??
??????010011001?000?????00?

Brachychampsia montana

101011001?1100??0001?000111100?000?103111??11101101?????01120?00001110100?
?00110?0002?11010000100?0010001?0?010000011110010120011111100?110200?0111001
0110102000101?00100110010001??00001

Brachychampsia sealeyi

??10??1??11101??0??????12??0000111?1???001?
0?0002?1101000010??010?????????00????????10?200?1101?00??????????100??????????
????????????1??10??1?????0?

Alligator sinensis

101011101?110010100010110111110011000112111110110000120?001011300000111101??
11001000010000102000010000010001100100000011110010110111111100110200101120
01021010100011110010011001000111100001

Alligator mississippiensis

101011001?{01}1001000001011011111001100011210110011000112010010113000101111
010011001000010000102000010000010001110000000011110010110111111110011020010
112101021010100011110010011001000100100001

Alligator olseni

?????0?1?????10??01?10011111???100?11???????11010010?????011300000011101????0
0100?01000?10200??100??1000??0?0001011111010110111111110?110200?0112001021
01010?????00100?1?010001???00001

Alligator mcgrewi

100010001?010010?00010000111?1101??0?11???1???11110010?100?011200000111101???
?00000?0100?01020000100?0010001?001000000111100101101111111000110200?0112001
02101010?01???00100110010001???00001

Alligator prenasalis

10001?0?1?????10?0?01000011111??1000?112111???11101010?????01120000011110100??
00000?0100?01020000100?0010001100100000011110010110111111100?110200?01120010
2101000001?1?00100110010001???00001

Allognathosuchus polyodon

??11111010?????01?21??00?111?1????0001
0?000??010200001?0?????00??0?00?00?0?111001?1?011?111100?????????0??20010?101??
?????????1???1??1???1?????0?

Allognathosuchus wartheni

????1?0?????????????0?0000?1111??1000?11???1???11111010?100?011210000011101????0
0010?0000?0102000010000010001?0?000000?0111001?110111111100?110200?011200102
1010000?1?1?0010011001?001???00001

Navajosuchus mooki

?????0?1?????0??0?00??1111??1??0?111111??11111010?????01?20??00??110?????00
010?0001?010200001??0?1000??0??00?00?111001011001111100??020??0112?010210
1000????1??010??10010001???00001

Wannaganosuchus brachymanus

????1?0??1?00?0??010000?1111001000?11??1??111110?0?????0??200?00?11?0?????0
0110?0000??10200??100??1000??0?100000??1??01?11011?111100??????0?12001??10
1000??????10011?010001???00001

Procaimanoidea kayi

????110?1?????0??010?00?1111??10?0?112121?????010?1??100?01?21000001110?????1
0?????0??010?00001??0?1000??0?0000000011100?0110111111000??0200?0112001021
01010??????0100110010001??????01

Deinosuchus riograndensis

?????0??????????01??????????????00??1??0110??001?0?11?10??0??11?0?????00??
1?0?????0?00001??0?00011?00?0??????????????00?011120?012210?1110001001?1000
??000?0?????1??100?1??0000?

Necrosuchus ionensis

?????0??????????0??01?111??1300?11??1??1100??2??????2??0??0??0????00??
??
????0??1?0?1??????1

Tsoabichi greenriverensis

??????????????01?????????????10??20??1100??2??????2?????11??01??0001
0?10????10??0001??????0????????????????????0001?1111?0?1?0??0??211??101?2??
????????????100??????0?

Purussaurus mirandae

????????????????1?11001????11?0?1????????1100?0?2??1?11?1301100?11?01????0?1
10?0001101020010100???1000???0000000111101?11111??111110?1102001011201???101
02?????????0011?2?00?1?????0?

Purussaurus neivensis

101?100?1?000010?0?1????011??????0?11???1???1?00??1?1010?111301100011001????0
0110?0001?01020000100?0010001?0?0?00000111101211111?1111110?110201?0112011?2
10102000101??010??10210001???00?0?

Mourasuchus atopus

10??100?1?00?010?00?1?10?011????1300?11???1???1102?112?????01120?100011000????0
0121?0000?11050001100?0010001?0?01000001111012?1011??111110?110?00????2111??1
11?30????1???100110?10001???00?0?

Eocaiman cavernensis

??1110???2????11?2????????????????00??
?0?????0?????1?????100??0?1??0000??????0?????1??1?0?????0??????0?????1?3????
?????0??1?2??????????0?

Caiman yacare

101111001?10001000001010111111001100011122111011002112101011102011020110010
11100110000000011200001000001000110010000001111012111101111110011020110112
011121010300010110010011021000100200001

Caiman crocodilus

101111001?10001000001010111111001100011122111011002112101011102011020110010
11100110000000011200001000001000110010000001111012111(01)0111111100110201101
12011121010300010110010011021000100200001

Melanosuchus fisheri

?????0??????0????????????????????????????????02????????1?12011????10?1????001?0
?0000??1020010110???1000?0??0??11????2?11????111110??????0????11??1010????
?????010??1?2?0001??0000?

Melanosuchus niger

101111001?1?00100000101011111100110001112212101100211210101111201102011001??
110011000000001020010110000100011001000000111101211100111111100110201101121
11121010300010110010011021000100200001

Paleosuchus trigonatus

100111111?01001010001000111111211300011132112011002122211111112011000110010
111101100001000102000010000010001100010001011110111100011111110111020110112
111?21010200010110010011021000110100001

Paleosuchus palpebrosus

100111111?010010101010001111112113000111321120110021222111?11?20110001100?01
111011000010001020000100000100011000100010111101111000111111101110201101121
11?21010200010110010011021000111100001

Mecistops cataphractus

10?001001?000010000011100111112012000111101101111041010100010020001110101?1
001001200000010021000010001000001101000010110100010100000111110000101110012
001001010001110101111001000000300?11101

Crocodylus niloticus

101000001?10101000101110011111201200011120110111002101010001012000111010111
0010011000000100210000100110000(0
1)110100(01)0001101000101100001111100001011100120010010100011101011110011000
00301100001

Crocodylus acutus

001000001?10101100101110011111201200011020110111002101010001012000111010111
00100110000001002101001001100000110100(01)0001101000101100001111100001011100
12001001010001110101111001100000301200001

Crocodylus moreletii

001000001?10101000101110011111201200011120110111002101010001012000111010111
00100110000001002101001001100000110100(0
1)0001101000101100001111100001011100120010010100011101011110011000003012000
01

Crocodylus siamensis

111000001?11101000001110010111201200011120110111002101010001012000111010111
00100110000001002100011001100000110100(0
1)0001101000101000001111100001011100120010011100011101011110011000003011000
11

Crocodylus porosus

111000001?00101010101110001111201200011120110111002101010001012000111010111
00100110000001002100011001100000110100(0
1)0001101000101000001111100001011100120010010100011101011110011000003011000
01

Crocodylus thorbjarnarsoni

??11?0210101000101200011101011???000
10?0000100210000100?000011??0000001101000001?0000111110?001?10100120010011
10??111?1??110011000003??0000?

Anexo 4. Especies válidas de Gavialoidea reportados en la literatura.

TAXÓN	LOCALIDAD	EDAD
AMÉRICA DEL NORTE		
<i>Eothoracosaurus mississippiensis</i>	Formación Ripley, Mississippi y Georgia	Maastrichtiano, Cretácico Superior
<i>Thoracosaurus neocesariensis</i>	Formación Hornestown, New Jersey	Maastrichtiano, Cretácico Superior
<i>Eosuchus minor</i>	Formación Vincentown, New Jersey	Thanetiano, Paleoceno
	Formación Aquia, Maryland y Virginia	Thanetiano, Paleoceno
<i>Aktiogavialis puertoricensis</i>	Formación San Sebastián, Puerto Rico	Oligoceno
AMÉRICA DEL SUR		
<i>Gryposuchus colombianus</i>	Formación La Victoria, Colombia	Oligoceno-Mioceno
<i>Gryposuchus croitzati</i>	Formación Urumaco, Venezuela	Mioceno Superior
<i>Siquisiquesuchus venezuelensis</i>	Venezuela	Mioceno Inferior
<i>Piscogavialis jugaliperforatus</i>	Formación Pisco, Perú	Mioceno Medio
<i>Ikanogavialis gameroi</i>	Urumaco, Venezuela	Plioceno
EUROPA		
<i>Thoracosaurus borissiaki</i>	Inkerman, Región de Crimea, Rusia	Maastrichtiano, Cretácico Superior
<i>Thoracosaurus macrorhynchus</i>	Francia y Suecia	Paleoceno inferior
<i>Eosuchus lerichei</i>	Frontera entre Francia y Bélgica	Paleoceno
ASIA		
<i>Gavialis bengawanicus</i>		Mioceno-Plioceno
<i>Gavialis lewisi</i>	Formación Dhok Pathan, Siwalik, India	Plioceno medio
<i>Gavialis gangeticus</i>	India, Nepal, Pakistán e Indochina	Plioceno-Reciente
ÁFRICA		
<i>Ocepesuchus eoaffricanus</i>	Cuenca Orlad Abdoum, Marruecos	Maastrichtiano, Cretácico Superior
<i>Argochampsia krebsi</i>	Cuenca Orlad Abdoum, Marruecos	Daniano-Thanetiano, Paleoceno
<i>Eogavialis africanun</i>	Formación Qasr el-Sagha, Egipto	Priaboniano, Eoceno Superior
<i>Eogavialis gavialoides</i>	Formación Gebel Qatrani, Egipto	Rupeliano, Oligoceno Inferior

Anexo 5. Lista de caracteres usados en el análisis filogenético de *B b* gen. et sp. nov. IHNFG-2732 (Barbosa *et al.*, 2008)

1. Supratemporal fenestra anteroposteriorly short (0) or strongly elongated with width/length equal or greater (1) or smaller (2) than 0.4.
2. Posterior wall of supratemporal fenestra almost vertical, and almost not visible in dorsal view (0) or dorsally inclined, largely exposed in dorsal view (1).
3. Lateral margin of the supratemporal fenestra well ornamented (0) or not (1).
4. Bony bar separating upper temporal fenestrae wide (0), narrow (1) or forming a sagittal crest (2).
5. Bony bar separating upper temporal fenestrae ornamented (0) or not (1).
6. Premaxillae strongly differentiated from lateral margin of maxilla (0) or slightly or not differentiated (1).
7. Lacrimal–nasal contact twice longer (0) or about equal (1) to the prefrontal–nasal contact.
8. Anterolateral postorbital process absent or small (0) or contact the dorsal margin of jugal (1).
9. Quadratojugal does not participate (0) or participates largely (1) to the cranial condyle for articulation with the jaw.
10. Interorbital space wide (0) or narrow (1).
11. Parietal strongly dorsally ornamented with deep pits (0), or smooth (1), or slightly ornamented (2).
12. Posterior margin of skull roof formed by the parietal straight (0), tapering posteriorly (1), concave (2), "V" shaped (3) or displaying a strong concavity (4).
13. Posterior margin of squamosal lateral to occipital tuberosity straight (0) or anteriorly concave (1).
14. Occipital tuberosities absent (0), small (1) or strongly developed (2).
15. Occipital processes (tuberosities) absent (0), rounded (1) or dorsoventrally flat (2).
16. Exoccipital participates slightly (0) or largely (1) to the occipital condyle.
17. Ventral part of basioccipital vertical, largely visible in occipital view (0) or strongly inclined, weakly visible in occipital view (1).
18. Palatine participates to the anterior margin or not (0) or only to the anteromedial margin (1) of the choanae.

19. Antermost point of the posterior margin of the pterygoid wing about at the level (0) or far anterior (1) to the medial eustachian foramen.
20. Basisphenoid rostrum short (0) or extremely long anteriorly (1).
21. Symphysis wider than high (0) or about as wide as high (1).
22. External mandibular fenestra wide (0), absent or reduced to a thin slot (1).
23. Coronoid present (0) or absent (1).
24. Retroarticular process short (0) or extremely long and posterodorsally curved (1).
25. Posteromedial wing of the retroarticular process dorsally situated or at mid height (0) or ventral (1) on the retroarticular process.
26. Robust teeth with very wide alveoli (0) or thin and long teeth (1).
27. Variation in maxillary tooth size (0) or homodonty in size (1).
28. 5 (0) or 4 (1) premaxillary teeth.
29. Seventh mandibular tooth about as large as the other dentary teeth (0) or smaller (1).
30. Anterior carina of tooth dorsoventrally straight (0) or strongly medially “twisted” (1).

Anexo 6. Codificación de los caracteres morfológicos de *B b* gen. *et sp. nov.* IHNFG-2732 y taxones usados en su análisis filogenético.

B b

????? ?????? ?????? ?????? ?????? 00???

Eutretauranosuchus

00000 ?1001 00000 0000? 00000 00?00

Elosuchus

00000 0?000 00000 00110 00?0? 00000

Sarcosuchus imperator

00000 00000 00000 00000 01000 00000

Terminonaris robusta

00000 11000 00000 0001? 01??0 11000

Chenanisuchus lateroculi

10000 10010 00011 10??? 1??11 111?0

Sokotosuchus ianwilsoni

10011 0?0?1 00011 ?0??? ?????? 001??

Phosphatosaurus gavialoides

1??11 0???1 000?? ?01?? ?????? 001?0

Dyrosaurus phosphaticus

10010 10111 00021 10101 11?1? 11110

Hyposaurus rogersii

11011 1?111 24022 1110? 00111 11111

Arambourgisuchus khouribgaensis

11021 11111 11122 1011? 0???? 11110

Rhabdognathus aslerensis

21121 ?0111 20121 11111 1???? 1???0

Rhabdognathus keiniensis

21121 ??111 23121 11??? 1???? 11???

Guarinisuchus munizi

21021 11111 22121 111?? 0???? 11110

Congosaurus bequaerti

????? 11??1 ????? ????? 11111 11110

Anexo 7. Especies válidas de Dyrosauridae reportados en la literatura.

TAXÓN	LOCALIDAD	EDAD
AMÉRICA DEL NORTE		
<i>Hyposaurus rogersii</i>	Formación Hornerstown, New Jersey	Maastrichtiano, Cretácico Superior
AMÉRICA DEL SUR		
<i>Acherontisuchus guajiraensis</i>	Formación Cerrejón, Península Guajira, Colombia	Paleoceno medio-tardío
<i>Cerrejonisuchus improcerus</i>	Formación Cerrejón, Península Guajira, Colombia	Paleoceno medio-tardío
<i>Guarinisuchus munizi</i>	Formación Maria Farinha, Cuenca Paraíba, Brasil	Daniano, Paleoceno inferior
ÁFRICA		
<i>Atlantosuchus coupatezi</i>	Cuenca Oulad Abdoun, Marruecos	Daniano, Paleoceno inferior
<i>Arambourgisuchus khouribgaensis</i>	Cuenca Oulad Abdoun, Marruecos	Thanetiano, Paleoceno tardío
<i>Chenanisuchus lateroculi</i>	Cuenca Iullemeden, Mali	Maastrichtiano, Cretácico Superior
<i>Congosaurus bequarti</i>	Cabinda, Angola	Paleoceno
<i>Congosaurus compressus</i>	Valle Tilemsi, Mali	Paleoceno
<i>Dyrosaurus maghribensis</i>	Cuenca Oulad Abdoun, Marruecos	Ypresiano, Eoceno Inferior
<i>Dyrosaurus phosphaticus</i>	Tebessa, Algeria y Djebel Teldja, Túnez	Ypresiano, Eoceno Inferior
<i>Phosphatosaurus gavialoides</i>	Niger, Mali, Túnez	Eoceno
<i>Rhabdognathus aslerensis</i>	Adra Des Iforas, Mali	Paleoceno tardío-Eoceno temprano
<i>Rhabdognathus keiniensis</i>	Tilemsi Valley, Mali	Maastrichtiano-Daniano
<i>Sokotosuchus ianwilsoni</i>	Formación Dukamaje, Nigeria	Maastrichtiano, Cretácico Superior

Anexo 8. Abreviaturas utilizadas.

Abreviaturas institucionales

AMNH.- American Museum of Natural History

ANSP.- Academy of Natural Sciences, Philadelphia.

IHNFG.- Instituto de Historia Natural, Fósil Geográfico.

MRAC.- Musée Royal d' Afrique Centrale, Tervuren, Belgica.

MSU.- Dunn-Seiler Museum, Mississippi State University, Starkville

NJSM.- New Jersey State Museum.

SMNK.- Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe

TMM.- Texas Memorial Museum, Universidad de Texas.

UF/IGM.- Florida Museum of Natural History, Universidad de Florida/ Museo Geológico, Instituto Nacional de Investigaciones en Geociencias, Minería y Química, Bogotá, Colombia.

YPM.- Yale Peabody Museum of Natural History.

Abreviaturas morfológicas

4 troc, cuarto trocánter

ad, alveolo dentario

aoe, apertura ótica externa

am, alveolo maxilar

amn, alveolo mandibular

an, angular

apmx, alveolo premaxilar

ar, articular

BI, barra interfenestral

bo, basioccipital

bpo; barra postorbital

bs, basiesfenoides

ccf, cresta *cranii frontalis*

cec, canal eustaquiano central

ch, coana
co, cóndilo occipital
co art, cóndilo articular
con lat, cóndilo lateral
con med, cóndilo medial
Cpmx-mx, constricción premaxilar-maxilar
cre cra lat, cresta craneolateral
cre delt, cresta deltopectoral
csac, costilla sacra
d, dentario
dep cau, depresión caudal
dep med, depresión medial
dep prox, depresión proximal
ec, ectopterigoides
en, espina neural
eo, exoccipital
f, frontal
fcp, foramen *caroticum posterium*
fi, foramen incisivo
fit, fenestra infratemporal
FME, fenestra mandibular externa
Fo, foramen
Fopt, foramen posttemporal
fos intercon, fosa intercondilar
fos ptroc; fosa paratrocantérica
fr, foramen
fst, fenestra supratemporal
j, yugal
l, lacrimal
ls, lateroesfenoides
mx, maxilar

n, nasal
o, órbita
p, parietal
pan, pedúnculo del arco neural
pf, prefrontal
pl, palatino
pmx, premaxilar
pnf, pasaje nasofaríngeo
po, posorbital
przy, prezigapófisis
pt, pterigoides
ptzy, postzigapófisis
q, cuadrado
qj, cuadratoyugal
RIT, reborde intratemporal
sa, surangular
sarc, superficie articular del centro de la vértebra
scas, superficie articular de la costilla sacra
sfpmx, sínfisis premaxilar.
so, supraoccipital
sp, splenial
sq, escamoso
st, fenestra supratemporal.
tub cau; tuberosidad caudal
tub cra med; tuberosidad craneomedial
tub lat; tuberosidad lateral

Anexo 9. Datos usados para la correlación longitud total-longitud femoral

Espece	Longitud total (cm)	Longitud femoral (cm)	Sexo
IHNFG-2732	?	35.0	?
<i>C. acutus</i>	≈300	19.4	ND
<i>C. acutus</i>	134.5	11.9	ND
<i>A. mississippiensis</i> *	61	5.6	Macho
<i>A. mississippiensis</i> *	142	9.8	Hembra
<i>A. mississippiensis</i> *	403.0	24.2	Macho
<i>A. mississippiensis</i> *	382.3	21.2	Macho
<i>A. mississippiensis</i> *	378.5	22.3	Macho
<i>A. mississippiensis</i> *	296.2	19.0	Hembra
<i>A. mississippiensis</i> *	279.4	20.0	Macho
<i>A. mississippiensis</i> *	381.0	19.6.	Macho
<i>A. mississippiensis</i> *	387.3	22.0	Macho

Nota: Datos marcados con asterisco son tomados de Farlow *et al.* (2005).