

PALEOBIOLOGIA NEOTROPICAL

CONTRIBUCIONES OCASIONALES
EDITADA POR EL LABORATORIO DE PALEOBIOLOGÍA
Universidad Simón Bolívar, Apdo. 89.000 Caracas 1080 - Venezuela

Número 03

5 Junio 2007

NUEVOS COCODRILOS SEBECOSUCHIA DEL CENOZOICO SURAMERICANO (MESOSUCHIA : CROCODYLIA)

Alfredo PAOLILLO y Omar J. LINARES ⁽¹⁾

Resumen

Barinasuchus arveloi, gen. nov. et sp. nov. es el primer cocodrilo del Infraorden Sebecosuchia registrado en Venezuela y la especie más grande entre todos los sebecosuchios conocidos hasta el presente. El material tipo (cráneo y mandíbula articulados e incompletos) procede de la Formación Parángula, de edad Mioceno medio, del estado Barinas. Se explica que el ejemplar de Perú identificado como *Sebecus* cf. *huilensis* es coespecífico con *Barinasuchus arveloi*, gen. nov. et sp. nov.. Se ofrece evidencia de que *Barinasuchus*, gen. nov. (especie indeterminada) estuvo presente también en el Eoceno medio de Argentina. La Familia Baurusuchidae se mantiene con los géneros *Cynodontosuchus*, *Baurusuchus*, *Stratiosuchus* y *Pehuenchesuchus* (Cretácico tardío). La Familia Sebecidae queda conformada por los géneros *Sebecus* (Eoceno temprano), ahora monotípico, *Ayllusuchus* (Eoceno temprano), *Ilchunaia* (Eoceno tardío), *Barinasuchus*, gen. nov. (Mioceno medio) y *Langstonia*, gen. nov., taxón creado para *Sebecus huilensis* (Mioceno medio). La Familia Bretesuchidae (Paleoceno y Eoceno medio) ahora incluye a *Zulmasuchus*, gen. nov., creado para el taxón *Sebecus querejazui* que es separado de Sebecidae, y la familia mantiene su género tipo. Se discute la importancia que pudieran tener varios caracteres de las regiones maxilo-palatino-pterigoidea y maxilo-nasal en este grupo de cocodrilos, sobre otras estructuras que probablemente han confundido las interpretaciones que se han hecho sobre ellos. Se concluye que los baurusúquidos no parecen haber dado origen a los bretesúquidos ni a los sebécidos, que los bretesúquidos y sebécidos estarían más relacionados entre sí que los baurusúquidos con cualquiera de estas familias y que *Barinasuchus*, gen. nov. parece ser un taxón especializado de Sebecidae, cuyo origen podría estar en la misma línea filética de *Sebecus* (*sensu stricto*) o muy cercano a ella.

Abstract

Barinasuchus arveloi, gen. nov. et sp. nov. is the first crocodile of the Infraorder Sebecosuchia recorded from Venezuela, and the biggest species among all known sebecosuchians. Type material (incomplete and articulated skull and mandible) comes from the Parángula Formation, of middle Miocene age, Barinas State. The Peruvian specimen formerly identified as *Sebecus* cf. *huilensis* is considered as co-specific to *Barinasuchus arveloi*, gen. nov. et sp. nov.. *Barinasuchus*, gen. nov. (undetermined species) is also identified in the middle Eocene of Argentina. The Family Baurusuchidae is maintained with the genera *Cynodontosuchus*, *Baurusuchus*, *Stratiosuchus* and *Pehuenchesuchus* (late Cretaceous). The Family Sebecidae is now structured by the genera *Sebecus* (early Eocene), now monotypic, *Ayllusuchus* (early Eocene), *Ilchunaia* (late Eocene), *Barinasuchus*, gen. nov. (middle Miocene) and *Langstonia*, gen. nov., a new taxon for the former *Sebecus huilensis* (middle Miocene). The Family Bretesuchidae (Paleocene and middle Eocene) now includes *Zulmasuchus*, gen. nov., created for the taxon *Sebecus querejazui* which is separated from Family Sebecidae, but the family retains its type genus. It is discussed the apparent relevance that several characters of the maxilo-palatine-pterigoid and maxilo-nasal regions should have in the interpretation of this crocodile group, when compared with others structures that probably had confused the relationships among them. It is concluded that baurusuchids do not seem to have originated bretesuchids nor sebecids, that bretesuchids and sebecids would be more related between them than baurusuchids with any other of these families, and that *Barinasuchus*, gen. nov. seems to be a specialized taxon of Sebecidae, whose origin could have been the same phyletic line of *Sebecus* (*sensu stricto*) or other closely related to it.

¹ Laboratorio de Paleobiología, Departamento de Estudios Ambientales, Universidad Simón Bolívar, Apdo. 89.000, Caracas 1080-A, Venezuela.
E-mail: linares@usb.ve

Introducción

Sebecosuchia es un grupo de cocodrilos fósiles creado originalmente por Simpson (1937) como un suborden del Orden Crocodylia y transferido luego al nivel de infraorden por Gasparini (1972). Aplicando técnicas cladistas, Benton y Clark (citados por Gasparini *et al.*, 1993) propusieron una organización sistemática diferente para los cocodrilos en 1988, según la cual los taxa del Infraorden Sebecosuchia estarían repartidos dentro del nuevo grupo Metasuchia, pero en el marco del presente trabajo se ha preferido mantener la estructura sistemática usada previamente al cladismo. Los restos fósiles de algunos reptiles con dentición zifodonte registrados desde el Jurásico hasta el Mioceno en América del Sur, América del Norte, Europa, Asia y África motivó que autores como Langston (1956, 1965) y Kuhn (1968) plantearan una distribución cosmopolita para los sebecosuchios. Sin embargo, para Gasparini *et al.* (1993) y Gasparini (1984) el Infraorden Sebecosuchia conformó un grupo natural de distribución exclusivamente suramericana, argumentando que la zifodoncia está presente también en otros cocodrilos como los mesosuchios Hsisosuchidae y Peirosauridae y algunos esusuchios como los Pristichampsinae (Crocodylidae).

Aceptando como válida que la distribución de los sebecosuchios estuvo restringida a América del Sur, este grupo estaría constituido por las familias Baurusuchidae (Argentina y Brasil), Bretesuchidae (Argentina y Bolivia) y Sebecidae (Argentina, Colombia y Perú), registradas desde el Cretácico tardío hasta el Mioceno medio, según cada caso. Las especies formalmente descritas hasta el presente son *Cynodontosuchus rothi* Smith, 1896; *Sebecus icaeorhinus* Simpson, 1937; *Baurusuchus pacheoi* Price, 1945; *Ichunaia parca* Rusconi, 1946; *Sebecus huilensis* Langston, 1965; *Ayllusuchus fernandezi* Gasparini, 1984; *Sebecus querejazus* Buffetaut y Marshall, 1991; *Bretesuchus bonapartei* Gasparini *et al.*, 1993, *Stratiotosuchus maxhechti* Campos, Suárez, Riff y Kellner, 2001, *Baurusuchus salgadoensis* Carvalho, Campos y Nobre, 2005 y *Pehuenchesuchus enderi* Turner y Calvo, 2005. A estos taxa se incorpora un cocodrilo nuevo del Mioceno medio de Venezuela, cuyos cráneo y mandíbula exhiben caracteres diferentes o incompletamente observados en las demás especies, de modo que aporta importantes elementos interpretativos para plantear algunos arreglos sistemáticos dentro del Infraorden Sebecosuchia.

Abreviaturas – **AMNH**: American Museum of Natural History, New York, Estados Unidos. **MAAT**: Museo Alberto Arvelo Torrealba, Barinas, estado Barinas, Venezuela; **MCN-USB**: Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Simón Bolívar, Caracas, Venezuela. **MCT**: Museo de Ciências da Terra do Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro, Brasil. **MHNC**: Museo de Historia Natural de Cochabamba, Bolivia.

Sistemática

Infraorden Sebecosuchia Simpson, 1937

Familia Sebecidae Simpson, 1937

***Barinasuchus*, gen. nov.**

Sebecus cf. *huilensis* Buffetaut y Hoffstetter, 1977; figura 1; p. 1664

“Sebecosuchia Indet.” Gasparini, 1984; figura 3.2-5; p. 90

Especie tipo - *Barinasuchus arveloi*, sp. nov.

Etimología – El nombre genérico deriva del término “Barinas”, denominación del estado de Venezuela a la cual pertenece la localidad típica, y de la latinización (masculino) del término griego “*souchos*”, cocodrilo.

Distribución y edad – El género se conoce de la Formación Divisadero Largo (Divisaderense) de Argentina (Gasparini, 1984) del Eoceno medio, la Formación Ipururo (Friasense) de Perú (Buffetaut y Hoffstetter, 1977) del Mioceno medio y de la Formación Parángula (Friasense) del Mioceno medio de Venezuela. La geocronología sudamericana indicada sigue a Flynn y Swisher (1995) y Flynn *et al.* (2002).

Diagnosis - *Barinasuchus*, gen. nov. puede ser distinguido de los demás géneros de Sebecosuchia por la siguiente combinación de caracteres: alcanza al menos hasta 700 mm y 410 mm de longitud y altura cefálica, respectivamente; premaxilar, maxilar y nasal profusamente vermiculados; mandíbula con oquedades dispersas, profundas y alargadas distalmente en el área sinfisial; premaxilar corto y alto; nasal visible dorsolateralmente,

estrecho y con cresta dorsal pronunciada; narinas externas grandes, dorsolaterales y altas; base anteroventral de las narinas externas corresponde a los premaxilares y dorsalmente constituidas principalmente por los nasales; sutura premaxilar-maxilar en el borde posterior de la cavidad profunda que aloja el cuarto diente mandibular; maxilar muy alto posteriormente, elevado distalmente en 45 grados al nivel del decimoprimer diente maxilar; maxilar relativamente corto, notoriamente cóncavo en su plano medio lateral a partir de la raíz del tercer diente maxilar; palatinos laminares y relativamente cortos, con el arco posterior marcadamente cóncavo y sin llegar a acercarse a los bordes labiales; cavidad pterigoidea muy grande, abovedada, profunda y más ancha posteriormente; reborde posterior muy desarrollado en la cavidad pterigoidea, conformado además por el basisfenoides; pterigoides laminares lateralmente, muy cortos y anchos, con una depresión lateral; fenestra palatina formada adicionalmente por el maxilar y pterigoides, casi tan larga como la cavidad pterigoidea; basioccipital con una depresión medial; basisfenoides y basioccipital comprimidos; mandíbula muy robusta, subredondeada anteriormente, ensanchada y elevada al nivel del cuarto diente mandibular; extremos anteriores de los espleniales participan en la sínfisis mandibular ventralmente y alcanzan la constricción sinfisial al nivel del sexto diente mandibular; constricción del área sinfisial a nivel del tercer o cuarto diente maxilar; superficie dorsal sinfisial con un canal medial bien definido.

Dentición heterodonta, los dientes premaxilares y maxilares anteriores más cónico-penetrantes y los maxilares posteriores más cortos y cónico-triturantes, con compresión lateral, especialmente en los maxilares posteriores; diferentes grados de curvatura en la dentición; tres o cuatro dientes premaxilares; segundo diente premaxilar pequeño y tercero hipertrofiado y el más largo de la serie premaxilar-maxilar en caso de haber tres dientes premaxilares, o cuarto hipertrofiado en caso de haber cuatro dientes premaxilares; once dientes maxilares, el primero mediano y más alargado que el segundo y el tercero, estos dos últimos los más fuertes, largos y anchos en la serie maxilar, y el tercero equivalente en tamaño al cuarto diente premaxilar; quinto, sexto y séptimo dientes maxilares relativamente pequeños y subiguales; octavo, noveno y décimo dientes maxilares más pequeños aún y decimoprimer diente maxilar diminuto; primer diente mandibular hipertrofiado; segundo y tercer dientes mandibulares diminutos; cuarto diente mandibular hipertrofiado y probablemente el más largo de su serie y de la serie premaxilar-maxilar, curvado y alojado en oclusión en una depresión profunda del premaxilar entre el tercer diente premaxilar y el primer diente maxilar. Los demás huesos no mencionados en esta diagnosis son desconocidos por el momento.

Diagnosis - *Barinasuchus*, gen. nov. can be distinguished among other genera of *Sebecosuchia* by the following combination of characters: the genus reaches at least up to 700 mm y 410 mm of cephalic length and high, respectively; premaxillae, maxillae and nasal strongly vermiculated; mandible with disperse, deep and elongated pits distally located in the symphyseal area; short and high premaxillae; nasal dorsolaterally visible and narrow with a pronounced dorsal crest; external nares big, high and dorsolaterally; anteroventral base of external nares corresponds to premaxillae and dorsally mainly constituted by nasals; premaxillae-maxillae notch located at the posterior border of a deep cavity which has the fourth mandibular tooth; maxillae very high posteriorly, distally elevated in 45 degrees at the level of the 11th maxillae tooth; maxillae relatively short, deeply concave on its medial lateral plane from the root of the third maxillae tooth; laminated and relatively short palatines with the posterior arch deeply concave and without arriving to the labial borders; pterygoid cavity very big, concave, deep and posteriorly broader; posterior margin of the pterygoid cavity developed, composed also by basisphenoids; laminar pterygoids laterally, very short and wide with a lateral concavity; palatine fenestra formed additionally by maxillae and pterygoid, almost as long as the pterygoid cavity; basioccipital with a medial concavity; compressed basisphenoids and basioccipital; mandible very strong, anteriorly subrounded, wide and high at the level of the fourth mandible tooth; anterior borders of splenials are present in the mandibular symphysis ventrally and reach the symphyseal constriction at the level of the six mandible tooth; symphyseal constriction located at the level of third or fourth maxillae tooth; dorsal symphyseal surface with a median groove well defined.

Heterodont dentition, anterior premaxillae and maxillae teeth more conical-pointed and posterior maxillae teeth shorter and conical-triturated shaped, with lateral compression, especially at the posterior maxillae teeth; dentition with different degrees of curvature; three or four premaxillae teeth; small second premaxillae tooth and third premaxillae tooth hypertrophied and biggest among the premaxillae-maxillae series when three premaxillae tooth are present, or the fourth hypertrophied when four premaxillae teeth are present; eleven maxillae tooth, the first medium-sized and longer than second and third, these two last teeth are the strongest, large and wide in the maxillae series, and the third tooth equivalent in size to the fourth premaxillae tooth; fifth, sixth and seventh maxillae tooth relatively small and subequal; eighth, ninth and tenth maxillae teeth much smaller and eleventh maxillae tooth diminute; first mandible tooth hypertrophied; second and third mandible teeth diminute; fourth mandible tooth

hypertrophiated and probably the largest of its series and the premaxillae-maxillae series, curved and of in a deep concavity of the premaxillae between the third premaxillae tooth and the first mandible teeth. Other bones not mentioned in this diagnosis are unknown at this time.

Comentarios – Buffetaut y Hoffstetter (1977) identificaron un cráneo incompleto y sin dientes del Mioceno medio de Perú como *Sebecus* cf. *huilensis*. La descripción de ese material y sus ilustraciones permiten concluir que no se trata de un *Sebecus*, que sus afinidades con *S. huilensis* en realidad son muy pocas y que pertenece al género *Barinasuchus*, *gen. nov.*. Gasparini (1984) registró un material de Argentina procedente de la Formación Divisadero Largo (Eoceno medio) (ejemplar M.L.P. 73-III-15-1, Figura 3. 2-5, p. 90), identificándolo sólo como “Sebecosuchia Indet.”, pero suministrando evidencia fotográfica y describiendo los restos articulados de la parte anterior de premaxilares, dentarios y espleniales incompletos, incluyendo algunos alvéolos y fragmentos de dientes. Aunque ese material es bastante más incompleto que el de Perú y Venezuela, permite establecer que comparte con *Barinasuchus*, *gen. nov.* las siguientes características: dientes premaxilares anteriores pequeños y posteriores grandes; último diente premaxilar hipertrofiado, ligeramente comprimido y algo curvado; depresión premaxilar-maxilar marcada, receptora del último diente mandibular; mandíbula subredondeada en el área sínfisial, engrosada al nivel del cuarto diente mandibular y más estrecha al nivel del cuarto diente maxilar; borde posterior de la sínfisis mandibular alcanzando probablemente el octavo diente mandibular; espleniales participando de la sínfisis mandibular, probablemente al nivel del octavo diente mandibular; extremo anterior de los espleniales alcanzando la constricción de la sínfisis mandibular a nivel del sexto diente mandibular; canal subcilíndrico en el plano dorsal de la sínfisis mandibular; dentarios esculpidos con surcos relativamente cortos pero marcados. Por otro lado, el ejemplar argentino es bastante más pequeño que los de Venezuela y Perú; y aparentemente tiene cuatro dientes premaxilares, aunque las fotografías no permiten observar este último carácter. En vista de lo previamente señalado, se asigna tentativamente este material a *Barinasuchus*, *gen. nov.*

Reconociendo que predominan las marcadas semejanzas y concediendo un margen razonable de duda por las pocas diferencias reales o aparentes observadas, se considera al material de Argentina previamente señalado como una especie indeterminada de *Barinasuchus*, *gen. nov.* Como resultado de lo anterior, este género no habría sido exclusivo del Mioceno medio sino que se remontaría al Eoceno medio, mostrando además una amplia distribución desde el norte hasta el sur de América del Sur. Durante el Mioceno medio este género se distribuyó en el incipiente corredor del piedemonte andino oriental de Venezuela y Perú, en ambientes tropicales asociados a la formación de los proto-ríos Orinoco y Amazonas (Linares, 1988 y 1990; Díaz de Gamero, 1995; Hoorn, 2006; Hoorn y Vonhof, 2006).

***Barinasuchus arveloi*, sp. nov.**

Sebecus cf. *huilensis* Buffetaut y Hoffstetter, 1977; figura 1; p. 1664

Figs. 2; 3; 4; 5D y 6

Holotipo - Parte anterior incompleta del cráneo y mandíbula articulados (**MAAT-0260**) colectado por lugareños en 1982 y un calco del holotipo (**MCN-USB: 01-94 PB**). Longitud del fragmento 700 mm.

Hipodigma – Sin registro en ninguna colección científica pues está en manos de un coleccionista privado de Perú. Ningún otro tipo de número o código fue indicado por Buffetaut y Hoffstetter (1977) en su descripción.

Localidad típica – Quebrada Socó (afluente del Río Masparro) al noroeste de Barrancas, a unos 20 km. al norte de la ciudad de Barinas, estado Barinas, Venezuela (Figura 1). Esta localidad se ubica muy cerca de la cuenca del río La Yuca en el piedemonte oriental de la cordillera de Los Andes.

Procedencia estratigráfica – Parte superior de la Formación Parángula, de edad Mioceno medio inferior (posible edad mamífero continental sudamericana Friasense). El holotipo de *Barinasuchus arveloi*, *sp. nov.* aparece recubierto por una arenisca de grano fino y color gris claro, sin restos de microfósiles asociados. La localidad con vertebrados fósiles (en general restos de tortugas y cocodrilos en sedimentos fluviales) más próxima a la localidad del holotipo se encuentra a unos 45 km. al NE, en las márgenes del río Tucupido (estado Portuguesa), donde Collins (1934) registró restos un mamífero perezoso terrestre (*Pseudopreotherium venezuelanum*, ver Hoffstetter, 1961; Hirschfeld, 1985). La litológica de ambas localidades es similar y se corresponden con aquella descrita para la parte superior de la Formación Parángula. No obstante, la localidad con vertebrados fósiles del río Tucupido ha sido

generalmente interpretada en la geología venezolana como perteneciente a la Formación Río Yuca, suprayacente a la Formación Parángula (Léxico Estratigráfico de Venezuela, 1997). Sin embargo, y de acuerdo a exploraciones a la localidad de Collins por F. Rondón (citado por Stephan, 1977) y de uno de nosotros (OJL, junio 1976) se aclara nuevamente que el nivel portador corresponde al tope de la Formación Parángula. El contenido de microfósiles presente en la Formación Parángula ha sugerido una edad Mioceno temprano-medio (Léxico Estratigráfico de Venezuela, 1997), sin embargo, estudios bioestratigráficos recientes indican que esta formación en su sección tipo no es más vieja que Mioceno medio (Pierce, 1960; Constanzo *et al*, 2001), basado en la presencia del polen *Echitricolporites spinosus*.

El nivel portador de “*Sebecus cf. huilensis*” (Buffetaut y Hoffstetter, 1977) es la Formación Ipururo de Perú oriental, que es considerada como de edad Mioceno medio en base al conjunto faunal de mamíferos que contiene. De acuerdo a estos autores esta fauna la asignan al “Friasense”, la cual se estima tiene una duración aproximada entre 9 a 10 Ma (Flynn y Swisher, 1995). Más recientemente Campbell *et al.* (2006) establecen en la carta estratigráfica del Neógeno de la Amazonía una edad Mioceno medio para la Formación Ipururo de Perú.

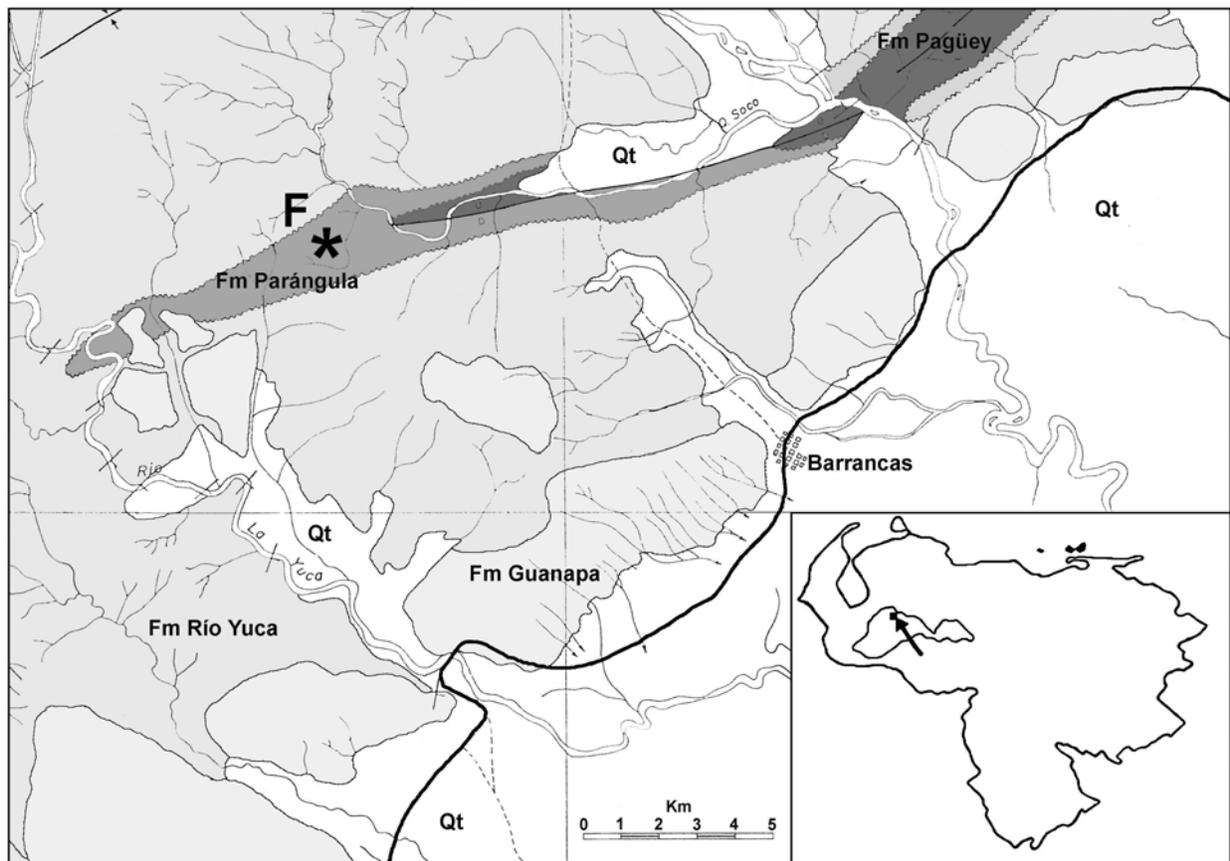


Figura 1. Mapa geológico del frente de montaña de la región de Barinas mostrando las diferentes formaciones geológicas de la zona. La localidad típica de *Barinasuchus arveloi*, gen. nov. et sp. nov. es indicada con una F (mapa modificado de Creole Petroleum Corporation, 1951: Mapa F-4, escala 1:100.000).

Etimología – La nomenclatura de la especie se deriva de “Arvelo”, un nombre propio, apellido del señor Alberto Arvelo Torrealba, educador y poeta y oriundo de Barinas cuyo nombre lleva el museo al cual pertenece el material tipo.

Distribución y edad – La especie se conoce de la localidad típica y de Grasa, Río Mapuya, cuenca alta del río Ucayali, Perú (Buffetaut y Hoffstetter, 1977). En ambos casos los restos corresponden al Mioceno medio.

Diagnosis- La misma detallada para el género *Barinasuchus*, *gen. nov.*, excepto los detalles relacionados con el nivel que alcanzan los extremos anteriores de los espleniales en la constricción sinfisial respecto a los dientes mandibulares y la orientación oblicua del primer diente premaxilar, desconocidos ambos en *Barinasuchus arveloi*, *gen. nov. et sp. nov.*; y que la constricción del área sinfisial es al nivel del tercer diente maxilar.

Diagnosis- Same as the previously indicated for *Barinasuchus*, *gen. nov.*, except for details related to the level reached by the anterior borders of splenials in the symphyseal constriction regarding to mandible teeth and the oblique orientation of the first premaxillae tooth, both unknown in *Barinasuchus arveloi*, *gen. nov. et sp. nov.*; and the fact that the constricción of the symphyseal area is at the level of the thirds maxillae tooth.

Descripción del holotipo – El ejemplar tipo consiste de un cráneo bastante bien preservado desde el nivel del aparentemente tercer diente premaxilar hasta cerca del borde anterior de la órbita ocular (Figura 2A, B y C). Ambos lados del cráneo y una parte de ambas ramas mandibulares son visibles. El lacrimal, jugal, prefrontal y todos los huesos del techo craneal no están conservadas en el material tipo. Las características óseas son mucho mejor observables en el lado izquierdo del cráneo y la mandíbula, incluyendo la dentición (Figura 3). La parte anterior del rostro tiene una fractura transversal total al nivel de la posición que debe haber ocupado el segundo diente premaxilar (Figura 4). La porción ventral visible del cráneo corresponde al área posterior de los palatinos, la mayor parte de los pterigoides y el basisfenoides. La región ventral de los premaxilares y maxilares está conservada, pero no son visibles debido a la articulación del cráneo con la mandíbula. Las ramas mandibulares están articuladas completamente al cráneo en posición de oclusión total, siendo visibles todos los dientes premaxilares conservados, todos los dientes maxilares menos uno aparentemente y los cuatro primeros dientes mandibulares. Del primer diente mandibular sólo se conserva su raíz, visible en la matriz interna del dentario por la fractura transversal del rostro. La porción conservada de la rama mandibular izquierda es más larga que la derecha, el angular y suprangular no se conservaron, pero sí ambos extremos de los espleniales y la porción posterior del izquierdo. La parte de la mandíbula visible ventralmente corresponde a los dentarios y a la parte anterior de los espleniales. Para fines meramente referenciales, y cuando sea pertinente, en la descripción se harán algunas comparaciones con las características de *Sebecus icaeorhinus* Simpson informadas por Colbert (1946).

Superficie externa del premaxilar, maxilar y nasal profusamente vermiculada. Mandíbula con oquedades dispersas en el área de la sínfisis, profundas y alargadas distalmente. Sutura premaxilar-maxilar poco observable, pero parece ser similar a la de *Sebecus icaeorhinus*. Premaxilar corto y alto. Nasal visible en los planos dorsal y lateral, relativamente estrecho y formando una cresta dorsal pronunciada. Narinas grandes, abiertas dorsolateralmente y más altas que en *Sebecus icaeorhinus*. La base anteroventral de las narinas corresponde a los premaxilares, mientras que dorsalmente las mismas parecen estar constituidas casi en su totalidad por los nasales. La sutura maxilo-premaxilar parece estar en el borde posterior de la cavidad profunda que aloja el cuarto diente mandibular. Maxilar muy alto posteriormente, elevado hacia su extremo distal en un ángulo cercano a 45 grados al nivel del decimoprimer diente maxilar. Maxilar proporcionalmente más corto que el de *Sebecus icaeorhinus*, mostrándose notoriamente cóncavo en su plano medio lateral a partir de una protuberancia marcada, generada por la raíz del tercer diente maxilar.

Palatinos laminares, relativamente cortos, con el arco posterior cerradamente cóncavo y sin llegar a acercarse a los bordes labiales del cráneo. Más de las tres cuartas partes del área basicraneal visible está ocupada por una cavidad pterigoidea muy grande, abovedada, profunda y de forma acampanada, siendo más ancha posteriormente (Figura 5D). Esta cavidad tiene un reborde posterior muy desarrollado, conformado además por el basisfenoides. La lámina pterigoidea lateral es muy corta, ancha y tiene una depresión lateral. Fenestra palatina formada adicionalmente por el maxilar y pterigoides, su longitud es poco menos de la mitad que la de la cavidad pterigoidea y equivalente a cerca de un tercio de la longitud de la fenestra palatina de *Sebecus icaeorhinus*. El basioccipital tiene una depresión medial justo posteriormente al pterigoides. Basisfenoides y basioccipital comprimidos. Mandíbula muy robusta, siendo su desarrollo opuesto al de *Sebecus icaeorhinus*; mandíbula elevada marcadamente al nivel del cuarto diente mandibular. El extremo anterior de ambos espleniales forman parte de la sínfisis mandibular en su base ventral. Superficie dorsal sinfisial con un canal subcilíndrico medial, poco profundo. Las medidas del holotipo se indican en la Figura 6 y el Anexo 1.

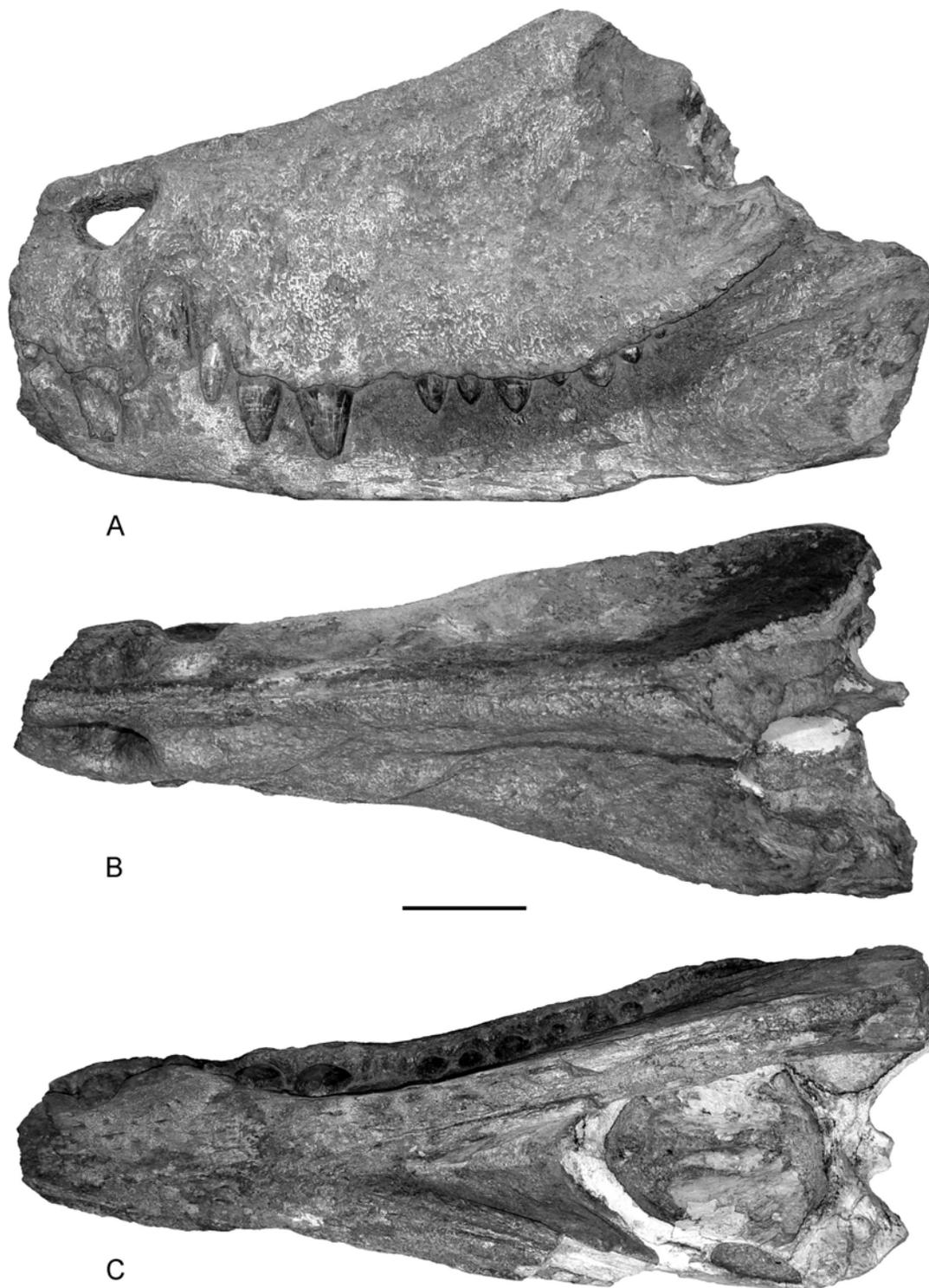


Figura 2. MAAT-0260, Holotipo de *Barinasuchus arveloi*, *gen. et sp. nov.* **A**, plano lateral izquierdo. **B**, plano dorsal. **C**, plano ventral. Escala = 10 cm.

En general, la dentición está muy bien preservada en el lado izquierdo del material tipo, contrariamente a la del lado derecho. Dientes comprimidos lateralmente, particularmente los maxilares posteriores, heterodontos, siendo los anteriores cónico-penetrantes y los posteriores más cortos y cónico-triturantes, además de presentar diferencias en cuanto a su grado de curvatura. Tres dientes premaxilares; primer diente premaxilar conocido sólo por su raíz, mientras que el segundo y el tercero están casi intactos. Segundo diente premaxilar pequeño, mientras que el tercero es hipertrofiado y el más largo entre los dientes premaxilares y maxilares. Maxilar dotado de once dientes, siendo el primero mediano y más alargado que el segundo y tercero de esta misma serie. Estos dos últimos son los más fuertes, largos y anchos en sus bases entre los dientes de la serie maxilar, mientras que el tercero es equivalente en tamaño al cuarto diente premaxilar. Cuarto diente maxilar no conservado en el ejemplar tipo, pero su alvéolo es nítidamente observable. Quinto, sexto y séptimo dientes maxilares relativamente pequeños y casi homogéneos en tamaño. Octavo, noveno y décimo dientes maxilares más pequeños aún, decimoprimer diente maxilar diminuto. En la mandíbula se puede apreciar que el primer diente es hipertrofiado, pues aunque no se conservó completo su raíz se observa nítidamente, muy desarrollada. Segundo y tercer dientes mandibulares pequeños. Cuarto diente mandibular hipertrofiado, siendo el más largo entre todos los dientes premaxilares maxilares y mandibulares, curvado y alojado en una depresión profunda del premaxilar entre el cuarto diente premaxilar y el primer diente maxilar. Las medidas de los dientes craneanos y mandibulares previamente descritos se indican en el Anexo 1.



Figura 3. MAAT-0260, Holotipo de *Barinasuchus arveloi*, gen. et sp. nov. Detalle del plano lateral izquierdo anterior. Escala = 10 cm.

Variación – El cráneo del cocodrilo de Perú registrado por Buffetaut y Hoffstetter (1977), aunque no conserva la mandíbula a diferencia del cráneo venezolano, la región palatino-pterigoidea ni los dientes, es prácticamente idéntico al de la especie tipo en la casi totalidad de los caracteres observables en ambos: tamaño del cráneo; forma general y proporciones craneanas; dentición comprimida lateralmente, más fuertemente en los dientes maxilares que en los premaxilares; tres dientes en cada premaxilar; once dientes en cada maxilar; los dientes maxilares más grandes son el

segundo y tercero, hipertrofiados; tercer diente premaxilar hipertrofiado, alineado con la mitad anterior de la narina a cada lado y separado anteriormente por un diastema del segundo diente premaxilar muy reducido; depresión profunda en el borde labial de la sutura premaxilar-maxilar; el cuarto diente mandibular es hipertrofiado y se aloja en la depresión premaxilar-maxilar; área premaxilar y mandibular anterior subredondeada lateral y ventralmente; narinas situadas principalmente en plano lateral, pero visibles dorsalmente también; superficies óseas externas vermiculadas en el rostro. La única diferencia apreciable entre ambos cráneos es que la protuberancia observada en el lado labial del maxilar del tipo de *Barinasuchus arveloi*, *gen. nov. et sp. nov.*, causada por la raíz del tercer diente maxilar, aparentemente no es observable en el cráneo peruano y no aparece incluida en el dibujo respectivo. Buffetaut y Hoffstetter (1977) indicaron que no se conservaron los dientes en el material de Perú y que tiene cuatro alvéolos premaxilares a cada lado. Como la mandíbula de *Barinasuchus arveloi*, *gen. nov. et sp. nov.* se conservó articulada en oclusión con el cráneo, se puede notar con claridad que el cuarto alvéolo premaxilar no corresponde a un alvéolo dental sino a una oquedad del premaxilar en la cual se aloja uno de los dientes mandibulares (Figura 2), de modo que los tres alvéolos más anteriores del cráneo peruano contenían dientes premaxilares mientras que el posterior no.



Figura 4. MAAT-0260, Holotipo de *Barinasuchus arveloi*, *gen. et sp. nov.* Plano sagital de la dentición premaxilar y maxilar. Escala = 10 cm.

Comentarios – Buffetaut y Hoffstetter (1977) identificaron un cráneo incompleto sin mandíbula procedente del Mioceno medio de Perú (Formación Ipururo) como *Sebecus* cf. *huilensis*, basados en que el tamaño que debió tener el cráneo de *Sebecus huilensis* (desconocido) sería un poco más próximo al del ejemplar peruano que al de *Sebecus icaeorhinus*; que el tamaño del cuarto diente mandibular del ejemplar tipo colombiano implicaría que tendría un surco profundo en el maxilar (desconocido) para su recepción; y por la similitud de las edades geológicas del material tipo de Colombia y de los restos del cráneo peruano. La identificación del sebecosuquio de Perú hecha por Buffetaut y Hoffstetter (1977) ha sido cuestionada previamente, pues Busbey (1986) afirmó que no es un *Sebecus*

afín a *S. huilensis*, aunque no precisó su identidad, argumentando que el ejemplar peruano tiene un tamaño mucho mayor, sus dientes están menos espaciados, sus alvéolos reflejan dientes menos comprimidos lateralmente y su escultura osteodérmica es más pronunciada. Un rostro de *Sebecus huilensis* encontrado en La Venta (Colombia) persuadió a Gasparini *et al.* (1993) de que la especie de Colombia no corresponde al cráneo de Perú, si bien no detallaron sus argumentos.

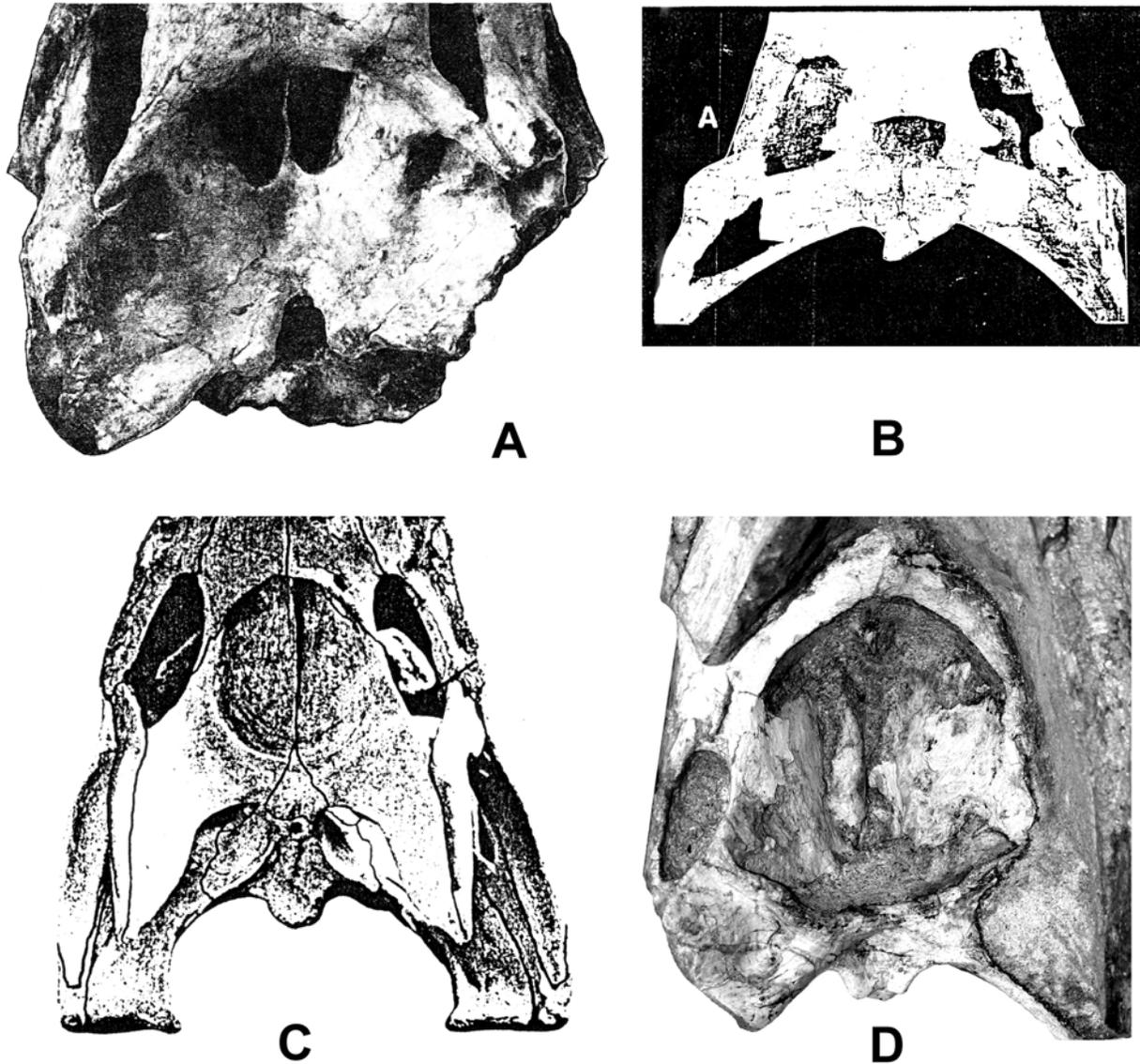


Figura 5. Basicráneos de las familias Bretesuchidae (A-B) y Sebecidae (C-D). A, *Zulmasuchus querejazui* (Figure 4; Buffetant y Marshall, 1991). B, *Bretesuchus bonapartei* (Figure 3A; Gasparini *et al.*, 1993). C, *Sebecus icaeorhinus* (Plate 12B; Colbert, 1946). D, *Barinasuchus arveloi*, *gen. nov. et sp. nov.* (holotipo). Sin escala.

En el presente trabajo se aportan tres motivos adicionales para negar que el cráneo peruano pertenezca a *Sebecus huilensis*: el cuarto diente mandibular de *Sebecus huilensis* es demasiado pequeño como para que proporcionalmente le pueda corresponder la depresión profunda premaxilar-maxilar del ejemplar de Perú; la parte anterior de la mandíbula de *Sebecus huilensis* es subrectangular, casi recta, contrariamente a la forma que se deduce en el cráneo

peruano, siendo que, en una oclusión imaginaria a escala entre este último y la mandíbula de *Sebecus huilensis* quedarían fuera del plano de oclusión al menos los dos primeros dientes mandibulares de esta última especie; y el cuarto diente mandibular de *Sebecus huilensis* está colocado demasiado labialmente como para que parezca posible una adecuada oclusión imaginaria a escala con la depresión de la sutura premaxilar-maxilar del ejemplar peruano.

Considerando que los cráneos de Venezuela y Perú son prácticamente indistinguibles y que además ambos son del Mioceno medio, se concluye que el ejemplar de Perú identificado por Buffetaut y Hoffstetter (1977) como *Sebecus cf huilensis* es sinónimo de *Barinasuchus arveloi*, *gen. nov. et sp. nov.*

Comparación con los demás Sebecosuchia – A continuación se comparan las demás especies formalmente descritas de cocodrilos sebecosuchios con *Barinasuchus arveloi*, *gen. nov. et sp. nov.*. Las características de esta última especie se resaltan entre comillas y paréntesis por contraposición al taxón con el cual se le este comparando.

La Familia Sebecidae fue creada por Simpson (1937) cuando describió a *Sebecus icaeorhinus*, de la parte inferior de la Formación Sarmiento de Argentina (Eoceno temprano), especie que además sirvió de base para el establecimiento de Sebecosuchia como un nuevo suborden en la misma oportunidad. Colbert (1946) ofreció una descripción más detallada de esta especie, resultando que *Sebecus icaeorhinus* es una de las muy pocas especies de Sebecosuchia que es bastante bien conocida, al menos en cuanto a sus características cefálicas. La mención de *Sebecosuchus icaeorhinus* hecha por Langston y Gasparini (1997, p.152) es una grafía errónea subsiguiente a la grafía original de *Sebecus icaeorhinus*.

Sebecus huilensis fue descrito por Langston (1965) del Mioceno medio de Colombia (Formación Villavieja), a partir de la parte anterior de una rama mandibular. Busbey (1986) describió fragmentos de premaxilares y algunos huesos de la parte posterior del cráneo, correspondientes a material complementario de la misma formación. Material craneal adicional, dos vértebras (sacra y caudal) y una costilla fueron descritos de la Formación Villavieja (Mioceno medio) de Colombia por Langston y Gasparini (1997). Esta especie tiene premaxilares sustancialmente más estrechos y comprimidos; dientes premaxilares más separados entre sí y más comprimidos; cuatro dientes premaxilares (“tres”); primer y segundo dientes premaxilares largos y curvados, cuarto hipertrofiado (“primero no conservado, segundo muy pequeño y tercero hipertrofiado”); dentario estrecho entre la sínfisis y el borde labial del cuarto diente mandibular, subrectangular a todo lo largo del área sinfisial (“considerablemente abultado entre la base labial del cuarto diente mandibular y la sínfisis, subredondeado”); altura del dentario al nivel de la base de la corona del primer diente mandibular considerable inferior a la presente a la altura del cuarto (“subigual”); dientes mandibulares más fuertemente comprimidos; primer y segundo dientes mandibulares hipertrofiados (“primero hipertrofiado y segundo reducido, hipertrofia del primer diente proporcionalmente mayor”); diastema muy amplio entre segundo y tercer dientes mandibulares (“sumamente reducido”); tercer diente mandibular separado del cuarto por un diastema mayor que el existente entre el primero y segundo (“contiguo al cuarto diente mandibular, sin diastema”); cuarto diente mandibular menos hipertrofiado; osteodermos menos esculpidos.

Las diferencias craneanas de esta especie son suficientemente importantes como para continuar manteniéndola en el género *Sebecus*, así que se define un género nuevo, como sigue.

Sistemática

Infraorden Sebecosuchia Simpson, 1937

Familia Sebecidae Simpson, 1937

Langstonia, *gen. nov.*

Sebecus huilensis Langston, 1965

Especie tipo – *Langstonia huilensis* (Langston, 1965).

Etimología – La nomenclatura de este género nuevo está basada en el apellido del paleontólogo Wann Langston, descriptor original de la especie tipo y responsable de los avances en el conocimiento de los cocodrilos del Terciario de Colombia en particular y de América del Sur en general.

Distribución y edad – Miembro Baraya (unidad “Monkey Beds”), Formación Villavieja del Grupo Honda (Laventense), Mioceno medio, Colombia. De acuerdo a Langston y Gasparini (1997), es posible que *Langstonia huilensis* fuera un elemento alóctono en la fauna de La Venta.

Diagnosis – Con base en la descripción original de Langston (1965) y las realizadas por Busbey (1986) y Langston y Gasparini (1997) para material asignado a esta especie, su diagnosis es la siguiente: premaxilar muy estrecho y fuertemente comprimido; narinas externas dispuestas anterolateralmente; cuatro dientes premaxilares con diastemas; primer y segundo dientes premaxilares largos y en forma de daga; cuarto diente premaxilar hipertrofiado; primeros tres dientes mandibulares más comprimidos lateralmente, largos, delgados y recurvados que en *Sebecus icaeorhinus*; dientes mandibulares espaciados ampliamente por diastemas; diastema entre segundo y tercer diente mandibular mucho más grande que el resto en la parte anterior de la mandíbula; borde dental de la región sinfisial ampliamente festoneada; proceso articular dirigido posteromedialmente, sin curvatura dorsal; borde medial de la parte saliente del articular desviado centralmente a lo largo del lado medial del articular; jugal más robusto y profundo que en *Sebecus icaeorhinus*, con la base postorbital más comprimida lateralmente y el borde ventral del jugal menos arqueado que en esa especie; cuadrado más vertical que en *Sebecus icaeorhinus*; vértebras caudales anfiplanas (anfiplatanas) o ligeramente anficélicas; osteodermos pequeños y sencillos, poco esculpidos.

Diagnosis – Based on the of Langston’s (1965) original description and those made by Busbey (1986) and Langston and Gasparini (1997) for material assigned to this species, its diagnosis is as follows: premaxilla very narrow and strongly compressed; external nares anterior-laterally located; four premaxillae teeth with diastem; first and second premaxillae teeth large and daga-shaped; fourth premaxillae tooth hypertrophied; anteriormost first three mandible teeth more laterally compressed, large, narrow and curved than in *Sebecus icaeorhinus*; mandible teeth broadly separated by diastems; diastems between second and third mandible tooth much bigger than the rest at the anterior part of mandible; dental border of the symphyseal region broadly festooned; articular process posterior-medially directed, without dorsal curvature; medial border of the prominent part of the articular centrally deviated along of the medial side of this bone; jugal thicker and deeper than in *Sebecus icaeorhinus*, with the postorbital basis more compressed laterally and the ventral border of the jugal less arched than in that species; quadrate more vertical than in *Sebecus icaeorhinus*; caudal vertebrae anfiplatyan or slightly amphicoelous; small and simple osteodermal scutes, poorly sculptured.

Comentarios - Un diente procedente en Almagre, New Mexico, Estados Unidos, de la Formación San José (Wasatchense, Eoceno temprano) aparece clasificado como *Sebecus huilensis* en la base de datos sin ilustraciones de la University of California Museum of Paleontology (Berkeley, California, Estados Unidos). Aunque este diente no fue examinado en el marco del presente trabajo, su identificación se considera errada y es posible que pertenezca a un grupo de cocodrilos zifodontes diferente a Sebecosuchia. La mención de *Sebecosuchus huilensis* hecha por Langston y Gasparini (1997, p.152) es una grafía errónea subsiguiente a la grafía original de *Sebecus huilensis*.

El género monotípico *Ayllusuchus* Gasparini, 1984 fue establecido para un sebécido del Eoceno temprano de Argentina (Formación Lumbreira), del cual se conoce la porción anterior del cráneo hasta el maxilar y separadamente el área occipital. *Ayllusuchus fernandesi* Gasparini, 1984 tiene las narinas externas en el extremo anterior del rostro (“más posteriormente situadas”); maxilar mucho menos comprimido y bastante menos elevado; nasal más desarrollado, con su superficie dorsal convexa y dispuesta paralelamente al borde ventral conformado por el premaxilar y maxilar, sin cresta nasal (“superficie dorsal del nasal aguda formando una cresta, sin superficie paralela al borde ventral conformado por el premaxilar y maxilar”). Sin embargo, Gasparini (com. pers., 9/2/2007) indica que la superficie del nasal es plana para esta especie

Ilchunaia parca Rusconi, 1946 es una especie de Argentina procedente de la Formación Divisadero Largo (Eoceno medio) y sólo se conoce por un pequeño fragmento de la parte anterior del rostro, aunque el material tipo está perdido (Gasparini *et al.*, 1993). Con base en las ilustraciones y la muy escasa información suministrada por Rusconi (1946), y en la descripción de material adicional hecha por Gasparini (1972), esta especie tiene los dientes mandibulares anteriores comparativamente menos comprimidos y bastante más reducidos; dientes premaxilares ligeramente curvados (“sin curvatura”); tercer diente premaxilar el mayor de su serie, casi contiguo al cuarto (“segundo muy reducido, tercero hipertrofiado y separado del segundo por un amplio diastema, sin cuarto diente premaxilar”). Langston (1956) estimó que esta especie parece ser más bien un *Sebecus (sensu lato)*, sin dar argumentos. Luego de revisar el material tipo, Gasparini (1972, 1984) concluyó con duda que esta especie es un Sebecidae. Busbey (1986) cuestionó que *Ilchunaia parca* sea un miembro de Sebecosuchia y, si bien Gasparini *et al.*

(1993) también afirmaron que parece estar clasificado erróneamente, no se ha propuesto una identificación diferente hasta el presente. y ante lo fragmentario de los restos reportados y la ausencia de información adicional a la previamente comentada este taxón se continuará manteniendo con duda entre los Sebecidae a los propósitos del presente trabajo.

La Familia Bretesuchidae fue establecida por Gasparini *et al.* (1993) cuando describieron a *Bretesuchus bonapartei* como nuevo género y especie, de la Formación Maíz Gordo del Paleoceno tardío y la Formación Divisadero Largo del Eoceno medio de Argentina, y la Formación Itaboraí del Paleoceno medio-tardío de Brasil. Su cráneo es notablemente más ancho posteriormente, con los premaxilares fuertemente encorvados y dirigidos hacia atrás así como los nasales desde el plano dorsal de la depresión premaxilar-maxilar (“premaxilares y nasales sin curvaturas hacia atrás”); las narinas forman parte del extremo anterior del rostro (“más posteriormente situadas”); nasales anchos, sin estrecharse al nivel de las narinas y sin formar cresta (“delgados, más estrechos al nivel de las narinas y formando una cresta marcada”); maxilares con la misma altura en toda su longitud (“mucho más elevados hacia su extremo posterior”); maxilares con dos áreas festoneadas y cinco alvéolos en cada una, para un total de diez dientes (“sin áreas festoneadas, once dientes relativamente contiguos); dentición homodonta (“heterodonta”); todos los dientes tienen sección subcircular (“comprimidos, especialmente los posteriores”); los dientes premaxilares cubren completamente los dientes mandibulares anteriores en oclusión (“tercer diente mandibular y probablemente el primero parcialmente visibles en oclusión”); tercer diente maxilar curvado hacia atrás y alcanzando el borde ventral del dentario (“más recto y llega hasta el tercio inferior del dentario en oclusión”); octavo diente maxilar mediano (“diminuto”); maxilar llega al nivel del último tercio de la fenestra palatina, pero hay cierta duda de que forme parte de su borde (“forma parte de la fenestra palatina anterior y lateralmente”); palatinos más anchos bordeando medialmente la fenestra palatina (“bordean sólo el extremo anterior”); pterigoides forma una placa estrecha y profunda por detrás de las narinas internas expandida hacia ambos lados (“forma una cavidad muy grande y abovedada, proyectada hacia delante”); láminas pterigoideas laterales más separadas entre sí; ectopterigoides forma parte de la fenestra palatina (“ectopterigoides no visible claramente”); ectopterigoides y pterigoides forman un estrecho puente que separa la fenestra palatina de una fenestra pterigoidea (“fenestra pterigoidea aparentemente ausente”); narinas internas divididas parcialmente por el rostro del basisfenoides (“basisfenoides localizado mucho más posteriormente, a partir del reborde de la cavidad pterigoidea”) y las ramas mandibulares se separan abruptamente a partir de la constricción sinfisial (“se separan más gradualmente”).

Sebecus querejazus Buffetaut y Marshall, 1991 fue descrito de la Formación Santa Lucía de Bolivia (Paleoceno temprano). En el presente trabajo se hace una enmienda justificada de la nomenclatura de esta especie, *Sebecus querejazui* en lugar de *Sebecus querejazus*, debido a la grafía original incorrecta dada por Buffetaut y Marshall (1991), quienes señalaron explícitamente que la dedicaban a una persona de género masculino pero no usaron la terminación debida en la latinización del apellido. El material conservado excluye premaxilares, mandíbula, techo craneano y región occipital, pero incluye parte de la región trasera del cráneo incluyendo el área palato-pterigoidea, los dientes maxilares y un par de dientes mandibulares. Esta especie tiene espacios entre dientes maxilares más amplios y decrecientes hacia los posteriores (“subiguales en toda la serie, más bien contiguos”); los últimos tres dientes maxilares alcanzan la parte anterior de la fenestra palatina (“ningún diente maxilar alcanza la fenestra palatina”); cresta nasal aparentemente ausente (“presente y muy marcada”); ectpterigoides en contacto con pterigoides y formando el borde posterolateral de la fenestra palatina (“no claramente visible debido a la calidad de la conservación”); fenestra palatina muy larga y estrecha, pareciendo una cortada (“pequeña y ovalada”); láminas pterigoideas bien desarrolladas, con una emarginación posterior en forma de “V” entre ellas (más pequeñas, sin emarginación”); proceso pterigoideo contactando ectopterigoides (“ausente”); hay una fenestra pterigoidea reducida y orientada más medialmente que la fenestra palatina (“ausente”); y palatinos mucho más anchos, cada uno formando dos terceras partes del borde medial de la fenestra palatina (“ausente del borde medial, sólo contacta su extremo anterior”).

Gasparini *et al.* (1993) mencionaron a *Sebecus carajazus* queriendo referirse a *Sebecus querejazui*, de manera que incurrieron en una grafía errónea subsiguiente a la grafía original de *Sebecus querejazui*. Estos autores plantearon la posibilidad de que *Sebecus querejazui* sea un taxón hermano de *Bretesuchus bonapartei*, debido a que comparten caracteres importantes como jugal alto, fenestra pterigoidea adicional a fenestra palatina, postorbital con base plana; área preorbitaria deprimida, palatinos anchos y posición y tamaño de las narina internas. En este mismo sentido, Buffetaut y Marshall (1991) resaltaron que un proceso pterigoideo separando dos fenestras (palatina y pterigoidea) es una condición extremadamente inusual en cocodrilos. A pesar de haber resaltado las peculiares

características morfológicas de *Sebecus querejazui*, sus descriptores originales decidieron que este taxón pertenece al género *Sebecus* Simpson, opinión que no es compartida en el presente trabajo. Por las comparaciones que se han efectuado en el marco del presente trabajo entre las áreas palatino-pterigoidea de *Sebecus querejazui* y de los dos Sebecidae en los cuales se conserva esta región del cráneo (las especies tipo de los géneros *Sebecus* y *Barinasuchus*, *gen. nov.*), resulta evidente que las sustanciales diferencias entre la primera especie y las otras dos no justifican que *Sebecus icaeorhinus* y *Sebecus querejazui* sean cogenéricos, y más aún, tampoco justifican que esta última especie sea un Sebecidae. Por otra parte, debe ser reconocido que si caracteres como la región palatina muy desarrollada posteriormente, un puente pterigoideo-ectopterigoideo y una fenestra pterigoidea en adición a la fenestra palatina fueron válidos para justificar la diagnosis de la Familia Bretesuchidae, al estar presentes igualmente en *Sebecus querejazui* indican la necesidad de transferir este último taxón a Bretesuchidae. Con base a las similitudes destacadas en el presente trabajo y las previamente anotadas por Buffetaut y Marshall (1991) y Gasparini *et al.* (1993) se plantea la exclusión de *Sebecus querejazui* del género *Sebecus* y de la Familia Sebecidae, su inclusión en la Familia Bretesuchidae y el establecimiento de un género nuevo para dicho taxón, el cual se describe seguidamente.

Sistemática

Infraorden Sebecosuchia Simpson, 1937

Familia Bretesuchidae Gasparini, Fernández y Powell, 1993

Zulmasuchus, *gen. nov.*

Sebecus querejazus Buffetaut y Marshall, 1991

Sebecus carajazus Gasparini, Fernández y Powell, 1993

Especie tipo - *Zulmasuchus querejazui* Buffetaut y Marshall, 1991.

Etimología – La nomenclatura de este género nuevo resulta de la latinización (masculino) del nombre propio “Zulma” y del término griego “souchos” (cocodrilo), en reconocimiento a la paleontóloga Zulma Gasparini, quien creó la Familia Bretesuchidae y ha contribuido sustancialmente al conocimiento de los cocodrilos fósiles de Argentina en particular y de América del Sur en general.

Distribución y edad- Vila Vila, a unos 90 km al sureste de Cochabamba, Bolivia. El material tipo procede de la Formación Santa Lucía (Paleoceno temprano).

Diagnosis – Rostro considerablemente ancho posteriormente, con sus bordes posteriores divergiendo aproximadamente 25° respecto a la línea media rostral. Borde rostral elevado a nivel de la escotadura premaxilar-maxilar. Premaxilares dirigidos hacia abajo, con una fuerte constricción entre premaxilar y maxilar.

Diagnosis – Rostrum considerably wide posteriorly, with posterior borders divergent some 25° regarding the medial rostral line. Rostral border elevated at the premaxillae-maxillae notch. Premaxillae downwards projected, with a strong constriction between premaxillae and maxillae.

Comentarios - La Familia Baurusuchidae fue establecida por Price (1945) cuando describió a *Baurusuchus pachecoi* (Cretácico tardío de Brasil). Colbert (1946) la incluyó en el para entonces nuevo Suborden Sebecosuchia. La opinión de que *Cynodontosuchus* y *Baurusuchus* pertenecen a la misma familia ha sido respaldada por Gasparini (1972, 1981) y aceptada hasta tal punto de que Gasparini *et al.* (1993) sugirieron que ambos géneros serían sinónimos. Sin embargo, esta posibilidad fue descartada por Riff (2003), argumentando diferencias en la fórmula dentaria. Recientemente, Campos *et al.* (2001) describieron otro género de esta familia, *Stratiotosuchus*, y Turner y Calvo (2005) describieron al género *Pehuenchesuchus* sin asignarlo claramente a esta familia.

Cynodontosuchus rothi Smith, 1896 es uno de los tres miembros conocidos de esta familia y procede de la parte superior del Grupo Neuquén de Argentina, Cretáceo tardío (Gasparini, 1981, 1984). De esta especie sólo se conoce el área anterior articulada del cráneo y la mandíbula, unas vértebras caudales y restos de una pata trasera. Su descripción original es algo confusa para los estándares actuales, pero Gasparini (1972) redescubrió el tipo y único material encontrado hasta el presente. Por la interpretación que se puede hacer de la descripción e ilustraciones

originales de Smith (1896), así como por otros datos aportados por Gasparini (1972), este taxón tiene nasales sin cresta (“con cresta dorsal muy marcada”); palatinos de forma tubular o de barras cilíndricas en la línea media del paladar (“laminares”); dientes premaxilares pequeños, homodontos, de sección circular (“heterodontos, el tercero hipertrofiado, comprimidos”); cinco dientes maxilares, el primero es el menor de la serie, y el segundo considerablemente hipertrofiado, curvado, llegando hasta el borde ventral del dentario (“once, al menos los tres primeros con cierto grado de hipertrofia, el decimoprimer el menor de la serie, y el segundo, proporcionalmente menos hipertrofiado, no alcanza el borde”); diastemas amplios (“dientes contiguos”); mandíbula muy angosta (“robusta”); parte anterior de la mandíbula fuertemente elevada (“subigual”); y mandíbula muy elevada al nivel del diente mandibular externamente más largo (“elevación presente pero menos marcada”); dientes mandibulares anteriores más pequeños que el resto (“al menos uno de ellos considerablemente hipertrofiado”); y primer diente mandibular pequeño (“hipertrofiado”).

De *Baurusuchus pachecoi* Price, 1945 se conocen cráneo y mandíbula casi completos, así como fémur, tibia y fíbula articulados, procedentes de la Formación Adamantina de Brasil (Cretácico tardío). En su descripción original, Price (1945) indicó que sus narinas son terminales (“más posteriormente situadas”); dientes premaxilares grandes, el último el más largo (“diferentes en tamaño, el segundo diminuto y el tercero hipertrofiado”); la descripción original es confusa en cuanto a los dientes maxilares, sin embargo, parece tener cinco dientes, dos de ellos grandes, el más anterior es el mayor, sólo un diente pequeño por delante del más grande (“once, de diferentes tamaños”); palatinos tubulares (“laminares”). Price (1945) consideró que la fórmula dental reducida de *Baurusuchus pachecoi* indica una especialización extrema y un taxón terminal en la evolución de una de las ramas de los Crocodylia; y Gasparini (1984) también mencionó la condición especializada de este taxón. Sin embargo, debe ser advertido que en el caso de *Baurusuchus pachecoi*, supuestamente el Sebecosuchia con la fórmula dentaria más reducida, hay algunas contradicciones aparentemente inadvertidas por autores previos en lo referido a la cantidad de dientes que realmente tiene esta especie. En la descripción original de *Baurusuchus pachecoi*, Price (1945) indicó la existencia de tres dientes premaxilares y dos dientes maxilares, para un total de sólo cinco dientes craneales. Romer (1956, p. 452-453) mantuvo estas cantidades en su texto, pero en el mismo trabajo ilustró nítidamente nueve dientes superiores (cuatro dientes premaxilares y cinco dientes maxilares), citando como fuente de su ilustración a Price (1945, p. 140). Gasparini (1972) señaló que *Baurusuchus* tiene tres dientes premaxilares y siete dientes maxilares (para un total de diez dientes craneales) y la misma Gasparini (1984) alertó que Price le había informado que esta especie en realidad tiene cuatro dientes premaxilares en vez de los tres que él originalmente describió, como resultado de haber analizado nuevamente el mismo material tipo, implicando que tendría 6 dientes craneales en total. Riff y Kellner (2001) examinaron más detalladamente el tipo de esta especie, demostrando que tuvo 9 dientes craneales (4 premaxilares y 5 maxilares) y 10 dientes en el dentario.

Stratiotosuchus maxhechti Campos, Suarez, Riff y Kellner, 2001 se conoce por un cráneo y esqueleto casi completos de la Formación Adamantina, Cretácico tardío de Brasil. En *Stratiotosuchus maxhechti* la superficie dorsal del rostro está casi del todo alineada con la superficie supraoccipital (“forma un amplio ángulo, desnivel muy marcado”); superficie lateral del rostro bastante menos comprimida; rostro relativamente plano dorsalmente, sin cresta nasal (“aquillado, con cresta nasal muy pronunciada”); maxilar lateralmente abultado (“cóncavo, especialmente hacia atrás”); depresión premaxilar-maxilar con pequeños rebordes en premaxilar y maxilar (“rebordes ausentes”); nasales arqueados sobre las narinas externas (“rectos”); palatinos tubulares, pequeños, estrechos posteriormente y no forman parte del borde anterior de las fenestras palatinas (“planos, amplios, abiertos posteriormente y forman parte del borde anterior de las fenestras palatinas”); una fenestra palatina a cada lado, estrecha y larga, bordeada anteriormente por el maxilar, medialmente por el palatino y supuestamente el vómer, lateralmente por el maxilar y el ectopterigodes (“muy grandes, bordeadas posteriormente por el ectopterigoides, abren en el fondo de una gran depresión”); borde anterior de la fenestra palatina formado exclusivamente por el maxilar (“no visible”); ocho dientes craneales (“quince”); casi todos los dientes craneales claramente aserrados (“sierras no observables”); cinco dientes maxilares (“once”) y primer diente maxilar el más corto de su serie (“duodécimo”).

Baurusuchus salgadoensis Carvalho, Campos y Nobre, 2005 se conoce por un cráneo y mandíbulas completos de la Grupo Baurú (Cretácico tardío). Las diferencias respecto a *Barinasuchus arveloi*, *gen. nov. et sp. nov.* básicamente son similares a las previamente señaladas para *Baurusuchus pachecoi* Price, 1945.

Manzini *et al.* (2000) anunciaron el hallazgo de una supuesta segunda especie del género *Baurusuchus*, procedente la Formación Adamantina (Grupo Baurú) de Brasil (Cretácico tardío), de la cual se contaría con la parte

anterior del cráneo y sínfisis de mandibular. Aunque, a decir de estos autores, aparentemente esta especie es más grande que *Baurusuchus pachecoi* y diferente en otros aspectos no mencionados, hasta la presente fecha no parece haber sido publicada la descripción original de esta supuesta especie de *Baurusuchus*. Por este motivo, en el presente trabajo sólo se admiten como descritas las tres especies de Bauruscuchidae cuyas comparaciones con *Barinasuchus arveloi*, *gen. nov. et sp. nov.* se han hecho en párrafos precedentes.

Pehuenchesuchus enderi Turner y Calvo, 2005 se conoce por un dentario aislado con algunos dientes, procedente de la Formación Río Neuquén de Argentina (Cretácico tardío). El único carácter que permitiría hacer una comparación entre este género y *Zulmasuchus* es la forma de los dientes, dicha ser en ambos casos comprimida y sin sierras en los bordes. Sin embargo, este carácter es compartido con otros taxa de Sebecosuchia, de manera que no es posible llegar a una conclusión sólida basada únicamente en este criterio.

De todos los análisis anteriores hechos resulta el siguiente resumen sistemático de los cocodrilos sebecosuchios conocidos:

- Familia Baurusuchidae Price, 1945
- Género *Cynodontosuchus* Smith, 1896
- Cynodontosuchus rothi* Smith, 1896
- Género *Baurusuchus* Price, 1945
- Baurusuchus pachecoi* Price, 1945
- Baurusuchus salgadoensis* Carvalho, Campos y Nobre, 2005
- Género *Stratiosuchus* Campos, Suarez, Riff y Kellner, 2001
- Stratiosuchus maxhechti* Campos, Suarez, Riff y Kellner, 2001
- Género *Pehuenchesuchus* Turner y Calvo 2005
- Pehuenchesuchus enderi* Turner y Calvo 2005
- Familia Bretesuchidae Gasparini, Fernández y Powell, 1993
- Género *Bretesuchus* Gasparini, Fernández y Powell, 1993
- Bretesuchus bonapartei* Gasparini, Fernández y Powell, 1993
- Género *Zulmasuchus*, *gen. nov.*
- Zulmasuchus querejazui* (Buffetaut y Marshall, 1991) Paolillo y Linares
- Familia Sebecidae Simpson, 1937
- Género *Sebecus* Simpson, 1937
- Sebecus icaeorhinus* Simpson, 1937
- ? Género *Ilchunaia* Rusconi, 1946
- ? *Ilchunaia parca* Rusconi, 1946
- Género *Langstonia*, *gen. nov.*
- Langstonia huilensis* (Langston, 1965) Paolillo y Linares
- Género *Ayllusuchus* Gasparini, 1984
- Ayllusuchus fernandezi* Gasparini, 1984
- Género *Barinasuchus*, *gen. nov.*
- Barinasuchus arveloi*, *sp. nov.*

Discusión y conclusiones

El origen del Infraorden Sebecosuchia es un tema aún sin resolver, hasta el punto que se ha afirmado que el grupo tiene cierta debilidad sistemática (Benton y Clark, citados por Gasparini *et al.*, 1993). En reiteradas ocasiones se ha considerado que los Sebecosuchia habrían tenido distribución cosmopolita y se ha enfatizado en la importancia que tendría la zifodancia y la forma alta y comprimida del cráneo en el reconocimiento de cocodrilos sebecosuquios (Langston, 1956, 1965; Kuhn, 1968 y Sill, 1968). Según Sill (1968), Sebecosuchia habría tenido un origen monofilético en el Cretácico de América del Sur a partir de un “sebecosuquio ancestral” como propuesto inicialmente por Langston (1956), relacionado con *Hsisosuchus chungkingensis*, un mesosuquio brevirostro del Jurásico de China, conduciendo esto a que Sebecidae habría evolucionado a partir de Baurusuchidae. Colbert (1946) y Gasparini (1984) apoyaron el enfoque de la evolución de Sebecidae (*sensu stricto*) a partir de Baurusuchidae, pero previamente Kuhn (1968) consideró que el “sebecosuquio ancestral” de Langston (1956) no habría originado primero a Baurusuchidae y esta familia luego a Sebecidae, sino que ambas habrían evolucionado separadamente a partir de la aludida forma ancestral. hacia el Cretácico tardío.

Por otra parte, Buffetaut (1991) afirmó que un sebécido (*sensu lato* para 1991), sin otra identificación adicional a la del nivel familia, procedente del Paleoceno temprano de Bolivia parece ser intermedio entre algunos mesosuquios del Cretácico (Peirosauridae y Trematochampsidae) y los sebécidos modernos (*sensu lato* para 1991), y además se refirió a la posibilidad de que los Baurusuchidae no estén relacionados con los Bretesuchidae y Sebecidae, aunque no ofreció argumentación sobre este último aspecto. Buffetaut y Marshall (1991) sugirieron que el origen de los Sebecidae (*sensu lato* para 1991) puede ser buscado entre los Trematochampsidae suramericanos del Cretácico tardío, argumentando la similitud existente en el tipo de dientes. Sin embargo, debe ser aclarado que Gasparini *et al.* (1993) sugirieron que esa mandíbula de Bolivia es similar a la de *Bretesuchus bonapartei*, opinión que es ratificada en el presente trabajo. De ser este el caso, las supuestas relaciones filogenéticas establecidas por Buffetaut y Marshall (1991) entonces no aludirían directamente al origen de la Familia Sebecidae (*sensu stricto*), sino en tal caso al de la Familia Bretesuchidae. Más recientemente, Gasparini *et al.* (1993) concluyeron mediante un análisis cladístico que Sebecosuchia es un grupo monofilético restringido a América del Sur, pero Wilson, Malkani y Gingerich (2001) replantearon la supuesta distribución cosmopolita de estos cocodrilos asignando un nuevo taxón de Pakistán a la Familia Baurusuchidae (*Pabweshi pakistanensis*). Análogamente, Turner y Calvo (2005) realizaron otro análisis cladístico, apoyando el origen monofilético de Sebecosuchia pero planteando falta de consistencia en cuanto a la separación de las familias Baurusuchidae (incluyendo Bretesuchidae, según estos autores) y Sebecidae.

Gasparini (1984) mencionó que *Baurusuchus pachecoi* fué muy especializado y que el origen de Baurusuchidae debió ser anterior al Cretácico, como previamente planteó Buffetaut (citado en Gasparini, 1984). Según Gasparini (1996), el virtual aislamiento que experimentó América del Sur durante el Cretácico Tardío condujo a endemismos marcados entre los cocodrilos, entre ellos los Baurusuchidae, mientras que en el Paleogeno surgieron nuevas familias autóctonas de Sebecosuchia (Sebecidae y Bretesuchidae), las cuales coexistieron con grupos alóctonos como los Crocodylidae y Alligatoridae.

Aunque el propósito del presente trabajo no es el esclarecimiento del origen de Sebecosuchia, esta investigación puede contribuir a seguir dilucidando las relaciones evolutivas entre las familias Baurusuchidae, Bretesuchidae y Sebecidae, y es en este último sentido que resulta útil tener presentes las propuestas previamente resumidas sobre el posible origen de estos cocodrilos en América del Sur. Algunos caracteres morfológicos, entre ellos el tipo, la cantidad, forma y longitud de los dientes, se manifestaron durante la evolución de este grupo de cocodrilos sin un patrón claramente definido, y aunque resulta probable que tales caracteres no necesariamente impliquen relaciones filogenéticas, han sido usados con cierta frecuencia o rigidez como argumentos claves para tal propósito. La zifodancia existente en familias de distintos subórdenes de cocodrilos fue atribuida por Gasparini (1981) a la convergencia evolutiva. Legasa *et al.* (1993) encontraron poca afinidad entre un cocodrilo zifodonte de España y *Sebecus icaeorhinus* y *Langstonia huilensis*, también zifodontes, en cuanto a la ultraestructura dentaria se refiere, lo cual sugiere que la similitud entre los dientes de cocodrilos zifodontes en varios continentes no pasa de ser una mera apariencia a simple vista. Esto podría respaldar, al menos parcialmente, el planteamiento de la distribución exclusivamente suramericana de Sebecosuchia.

La separación relativamente escasa que hay entre los dientes de *Sebecus icaeorhinus* fue considerada como un rasgo primitivo del género por Busbey (1986), mientras que los dientes menos comprimidos, menos aserrados y con cúspides menos agudas de *Zulmasuchus querejazui* fueron considerados menos especializados que los de *Sebecus*

icaeorhinus e incluso fueron usados como argumento para afirmar que la especie boliviana “es el más antiguo y primitivo miembro conocido de la familia suramericana endémica Sebecidae” (*sensu lato*) (Buffetaut y Marshall, 1991). Estos últimos autores afirmaron que *Zulmasuchus querajazui* tiene una dentición “pre-zifodonte”, caracterizada por una clara compresión lateral y cúspides algo romas, especialmente en los dientes maxilares posteriores, y sin sierras bien desarrolladas en los bordes, considerando además estos autores que esta condición es semejante a la de los cocodrilos Trematochampsidae no-zifodontes y primitiva con respecto a *Sebecus* (*sensu lato*). Langston y Gasparini (1997) apuntaron que los dientes serrados difiriendo en el grado de compresión lateral están presentes no sólo en diferentes sectores del maxilar y de la mandíbula de los Sebecosuchia, sino también en taxa que no guardan relación entre sí, como los Sebecidae y los Pristichampsinae. Riff (2003) afirmó que la fórmula dentaria reducida combinada con la zifodancia es una sinapomorfía de Baurusuchidae.

La cantidad de dientes ha sido otro carácter que se ha usado como criterio para distinguir entre las familias de Sebecosuchia. Como hasta el presente se ha venido aceptando que parte de la diagnosis de Baurusuchidae por una parte, y Bretesuchidae y Sebecidae por la otra, es la posesión de tres o cuatro dientes premaxilares, respectivamente, la existencia de tres dientes premaxilares en *Barinasuchus*, *gen. nov.* conduce a revisar la relevancia de este carácter al nivel de familia. Salvo por algunos otros caracteres compartidos con el resto de los Sebecosuchia, como dentición zifodonte, cráneo lateralmente comprimidos en algún grado y narinas externas sin posición estrictamente dorsal, *Barinasuchus*, *gen. nov.* no tiene las características de la Familia Baurusuchidae, como la forma del rostro, de la parte anterior de la mandíbula y la estructura de la región maxilar-palatino-pterigoidea. Por el contrario, ese género comparte una buena parte de los caracteres presentes en los miembros de la Familia Sebecidae, salvo detalles justificadamente atribuibles a diferencias genéricas. Aunque las semejanzas entre *Barinasuchus*, *gen. nov.* y la Familia Bretesuchidae son mucho menores que con Sebecidae, son mayores que las existentes con Baurusuchidae. Esto conduce a proponer que la reducción en la cantidad de dientes premaxilares existente en *Barinasuchus*, *gen. nov.* respecto a Bretesuchidae y Sebecidae refleja más un cierto grado de especialización en el tipo de dentición que una afinidad con Baurusuchidae. Adicionalmente, debe tomarse en cuenta que este género no satisface tampoco la condición exclusivamente atribuida a Baurusuchidae de reducción importante en la fórmula dentaria, pues de hecho es la especie conocida de Sebecosuchia con la mayor cantidad de dientes craneanos. Como resultado de lo anterior, resultaría más natural modificar la diagnosis de Sebecidae para incluir taxa con no sólo cuatro sino también tres dientes premaxilares, en vez de considerar que *Barinasuchus*, *gen. nov.* sería un miembro más reciente de Baurusuchidae por compartir tres dientes premaxilares con esta última familia. De manera análoga, se propone en el presente trabajo que la reducción en la fórmula de dientes premaxilares en un evento infrecuente en la Familia Sebecidae, estando posiblemente relacionada con taxa más especializados en su dentición y hábitos.

Como se ha puesto en evidencia en líneas precedente, la fórmula dentaria (larga/corta), la compresión de los dientes (presente/ausente, marcada/ligera), las sierras finas en los bordes de los dientes (marcadas/sutiles), la heterodoncia (presente/ausente) y la hipertrofia, incluyendo los llamados dientes “caniniformes” por varios autores (presentes/ausentes), son caracteres cuya importancia sistemática ha sido objeto de múltiples opiniones, a veces usados para justificar la distinción entre familias, géneros y especies. En realidad, tales caracteres revisten utilidad para propósitos sistemáticos en cuanto sean interpretados combinadamente con otros caracteres, siendo que su relevancia en las categorías sistemáticas más altas (nivel familia) es muy baja comparativamente con la que tienen en los niveles más inferiores (niveles género y especie).

Langston (1956) se refirió a que el rasgo elevado y vertical lateralmente de los maxilares, considerado característico de Sebecosuchia, por sí sólo no reviste mayor valor sistemático a menos que se analice combinadamente con el tipo de dentición. Gasparini (1972) señaló que el cráneo alto y comprimido es un carácter anatómico que refleja un tipo de especialización, pero no necesariamente una exclusividad de Sebecosuchia, usando como ejemplo la existencia este tipo de cráneo en *Pristichampsus rollinatti* (un Crocodylidae) combinado con dientes aserrados y comprimidos, carácter este último también empleado, hasta hace relativamente poco tiempo, para distinguir a los Sebecosuchia de los demás cocodrilos.

Gasparini (1981) explicó que algunos caracteres como longitud rostral, tamaño de fenestras supratemporales y forma de extremidades suelen reflejar convergencia evolutiva cuando son comparables entre taxa, y se refirió a la dificultad que reviste seleccionar caracteres morfológicos diagnósticos para el establecimiento de líneas filéticas en cocodrilos. Busbey (1986) consideró que el premaxilar ancho presente en *Sebecus icaeorhinus* es un carácter primitivo para este género.

Zulmasuchus querejazui (Buffetaut y Marshall, 1991) fue propuesto como el Sebecidae más antiguo y primitivo de todos los conocidos hasta 1991. Gasparini *et al.* (1989) consideraron que Sebecosuchia tienen caracteres sinapomórficos como rostro muy alto, 4 dientes premaxilares, últimos dientes del maxilar sin llegar a sobrepasar el borde anterior de la fenestra palatina, dientes aserrados y ausencia de fenestra preorbitaria.

Uno de los caracteres aceptados usualmente para distinguir a los baurusúquidos de las otras familias de Sebecosuchia es la reducción marcada en la fórmula dentaria. Gasparini *et al.* (1993) consideraron posible que *Baurusuchus* y *Cynodontosuchus* sean cogenéricos. La mandíbula muy elevada al nivel del cuarto diente mandibular y considerable hipertrofia de este diente existentes en Baurusuchidae, el grupo más antiguo de cocodrilos Sebecosuchia, reaparecen en sebecidos del Eoceno (*Sebecus icaeorhinus*) y del Mioceno (*Langstonia huilensis*). La marcada depresión del borde posterior del premaxilar que aloja un diente mandibular hipertrofiado fue considerado por Buffetaut y Hoffstetter (1977) como un carácter que demuestra evolución paralela entre *Baurusuchus pachecoi* y la especie que resultaría luego siendo *Barinasuchus arveloi*, *gen. nov. et sp. nov.*. Como se puede apreciar, con estos caracteres ha venido sucediendo lo mismo que con la dentición y la forma del rostro, en el sentido de que su ocurrencia no guarda un cierto patrón y que el mismo carácter que fue usado para distinguir entre familias, por ejemplo, se ha considerado clave en otros casos para distinguir entre especies. Dicho en otras palabras, la comprensión de Sebecosuchia se ha visto afectada porque con cierta frecuencia se ha confundido la convergencia evolutiva con la filiación en casos de similitud morfológica.

Como resultado de las comparaciones morfológicas hechas en el marco del presente trabajo, así como de los aportes previamente realizados por varios autores, resulta evidente que el género *Sebecus* desde hace bastantes años se ha venido convertido en receptor de una mezcla de taxa heterogéneos, las cuales han venido siendo consideradas miembros de dicho género básicamente por ser zifodontes y tener una cierta compresión lateral del rostro. A juzgar por las explicaciones dadas por algunos autores, este par de criterios han terminado prevaleciendo incluso por encima de otros que justificarían plenamente la exclusión de tales taxa de *Sebecus*. Esta situación ha conducido a que en el presente trabajo se excluyan taxa actualmente en dicho género, por diferir marcadamente de él en caracteres importantes, por una parte, y por la otra por ser muy semejantes a miembros de otros género y familias reconocidos como válidos.

La simplificación del género *Sebecus*, propuesta y argumentada en las páginas precedentes del presente trabajo, permite presentar una interpretación alternativa de los ensayos emprendidos por los Sebecosuchia en su aparente intento de aprovechar ambientes más terrestres que la mayoría de los cocodrilos. Por lo que se puede analizar hasta el momento de los restos conservados, los cocodrilos del Infraorden Sebecosuchia parecen haber evolucionado hacia una especialización creciente del área palatino-pterigoidea. Los miembros más antiguos de este grupo (baurusúquidos, Cretácico tardío) muestran una región pterigoidea extremadamente simple, con unos palatinos subcilíndricos y las narinas abriendo internamente al nivel medio de estos últimos, careciendo de cavidad pterigoidea propiamente dicha (Figura 5). Esta condición de los Baurusuchidae no se ha encontrado en ningún miembro de Sebecosuchia posteriormente al Cretácico. Por su parte, los dos miembros de la Familia Bretesuchidae tienen unos palatinos laminares, ampliamente ensanchados y alargados que llegan muy atrás y casi a ambos bordes de la parte posterior del cráneo; sus narinas no abren en los palatinos sino en los pterigoides, todo ello generando un área palatino-pterigoidea ancha pero corta, sin cavidad alguna en los pterigoides propiamente dichos. Esta condición está presente en los dos miembros de la familia, *Bretesuchus* (Paleoceno medio al Eoceno tardío) y *Zulmasuchus*, *gen. nov.* (Paleoceno temprano) y no se ha registrado en ningún otro Sebecosuchia previamente al Paleoceno temprano ni posteriormente al Eoceno tardío. Los Sebecidae (*sensu stricto* del presente trabajo) muestran unos palatinos laminares como los bretesúquidos, pero proporcionalmente más cortos; el arco palatino cóncavo posterior es más cerrado y no llega cercanamente a los bordes labiales del cráneo posteriormente; y las narinas abren en el techo de una cavidad subredondeada y muy profunda localizada en la parte anterior pterigoidea. Esta condición está presente en los dos géneros cuya región palatino-pterigoidea es conocida, *Sebecus* del Eoceno temprano y *Barinasuchus*, *gen. nov.* (Eoceno medio al Mioceno medio), y la misma es más desarrollada y compleja en este último género más reciente.

En lo que al área pterigoidea se refiere, la tendencia evolutiva de los Sebecosuchia parece haber consistido en el agrandamiento y la especialización progresivos de la cavidad pterigoidea, partiendo de formas en las cuales esta estructura era muy incipiente y reducida. Los morfotipos para esta condición primitiva son los Bretesuchidae *Zulmasuchus*, *gen. nov.* y *Bretesuchus*, conocidos del Paleoceno, y en los cuales los palatinos eran fuertemente desarrollados, tenían una fenestra palatina y otra pterigoidea a cada lado separadas por un proceso pterigoideo en

contacto con el ectopterigoides. Hacia el Eoceno, los restos disponibles sugieren que ya había una cavidad pterigoidea bien desarrollada y un arreglo sustancialmente diferente de los huesos relacionados con ella y sus fenestras; la única fenestra presente es la palatina y el borde posterior de los palatinos se localiza más anteriormente; y el pterigoides no tiene proceso lateral formando un puente con el pterigoides. El morfotipo correspondiente a esta condición es *Sebecus icaeorhinus*. La condición más especializada conocida corresponde al Mioceno y tiene como morfotipo a *Barinasuchus*, *gen. nov.*, en la cual la cavidad pterigoidea es sumamente desarrollada y se encuentra ocupando la mayor parte de la región posteroventral del cráneo hacia los planos laterales, anterior y posterior; sin fenestra pterigoidea; mostrando una reducción de la longitud de los palatinos y una posición más adelantada de sus bordes laterales en relación con la fenestra palatina.

Parece muy poco probable que la condición palatino-pterigoidea extremadamente simple de los Baurusuchidae haya podido dar origen a la condición presente en los Bretesuchidae entre el Cretácico tardío y el Paleoceno temprano, pareciendo más factible que la línea evolutiva de los bretesúquidos no se inició en un baurusúquido sino en otro linaje, posiblemente aún desconocido. Contrariamente a lo anterior, podría pensarse en una mayor afinidad evolutiva entre los Bretesuchidae y los Sebecidae, pues ya en el Paleoceno medio estaban presentes los palatinos laminares expandidos en la primera de estas familias, caracter existente también en Sebecidae desde el Eoceno temprano menos marcado. La relación filética que podría establecerse con mayor claridad es la que parece haber existido entre los sebécidos *Sebecus* y *Barinasuchus*, *gen. nov.*, debido a la similitud de sus cavidades pterigoideas y a la aparentemente mayor especialización reflejada por *Barinasuchus*, *gen. nov.* en el Eoceno medio partir de una condición previa más generalizada del Eoceno temprano (*Sebecus* o alguna taxón afín a este género, ún desconocido). Este posible parentesco está apoyado también por otros caracteres de *Barinasuchus*, *gen. nov.* que parecen reflejar un mayor grado de especialización que el de *Sebecus*, como la marcada elevación en ángulo del rostro entre el extremo anterior y el área preorbital; la compresión notable de la región maxilar-nasal, la dentición heterodonta y con hipertrofia, y un tamaño corporal mucho mas grande que cualquier otro Sebecosuchia.

Langston (1965) señaló que *Sebecus* es el cocodrilo fósil que no habitó en el mar que cuenta con el mayor grado de osificación palpebral, rasgo que podría reflejar hábitos más terrestres por analogía con el género viviente *Paleosuchus*, en el cual coinciden la máxima osificación palpebral conocida y hábitos más tolerantes a condiciones terrestres que otros cocodrilos actuales. La mayoría de los cocodrilos zifodontes parece haber habitado en ambientes lacustrinos o fluviales, según mencionó Molnar (citado por Busbey, 1986). La posible correspondencia entre un morfotipo craneal comprimido lateralmente y zifodonte con hábitos más terrestres que otros cocodrilos fue planteada por Busbey (1986), específicamente por el valor adaptativo que implicaría el modo de capturar y aprovechar las presas de modo diferente al método clásico usado por los cocodrilos más vinculados a medios acuáticos. De acuerdo a este autor, la morfología craneana fuertemente comprimida presente en cocodrilos zifodontes implica que estos animales capturaban y sometían a sus presas en la tierra y no en el agua.

De acuerdo con Gasparini (1981, 1984), los sebecosúquidos fueron más terrestres que los cocodrilos actuales a juzgar por el desarrollo del fémur y el cuarto trocánter; habrían habitado bosques tropicales y subtropicales, algunos de ellos asociados a ecosistemas acuáticos; la morfología peculiar de sus cráneos, mandíbulas y dentición sugieren hábitos depredadores de otros vertebrados. El hallazgo de una pelvis con tres vértebras sacras aparentemente asociables a *Baurusuchus pachecoi* condujo a Manzini *et al.* (2000) a interpretar que esta especie tuvo hábitos marcadamente terrestres. A una conclusión similar llegó Riff (2003) luego de analizar la ornamentación occipital, la morfología del sistema de Eustaquio, la dentición y las líneas de crecimiento del fémur del baurusúquido *Stratiosuchus maxhechti*. Gasparini *et al.* (1993) se refirieron al valor adaptativo de los pterigoides curvos y una mayor inserción muscular en esta región del cráneo en relación a la captura y mordida de las presas. La forma horizontal del rostro y la posición anterodorsal de las narinas de *Ayllusuchus fernandesi* refleja un hábito mucho más acuático que el resto de los Sebecidae.

Riff (2003) afirmó que la litoestratigrafía de la Formación Adamantina (Cretácico tardío de Brasil) permite deducir que los baurusúquidos *Stratiosuchus maxhechti* y *Baurusuchus pachecoi* habitaron en un sistema fluvial con meandros, lagos efímeros y períodos de sequías prolongadas o tal vez semi-áridos.

Entre los once Sebecosuchia descritos con nomenclatura genérica y específica completa y formal sólo cinco cuentan con material que dispone de al menos una parte de la zona posterior del cráneo (*Cynodontosuchus rothi*, *Baurusuchus pachecoi*, *Stratiosuchus maxhechti*, *Bretesuchus bonapartei* y *Sebecus icaeorhinus*). En la parte posterior del cráneo podrían radicar las diferencias que realmente permitirían identificar y relacionar adecuadamente

a los miembros del grupo. Por otra parte, la dentición no es tomada en cuenta para tal propósito excepto por la cantidad de dientes, a pesar de ser razonablemente conocida en casi todos los taxa. Por ejemplo, Bretesuchidae, Sebecidae y Baurusuchidae tienen dientes curvos; estas mismas tres familias tienen dientes hipertrofiados y curvos a la vez; los dientes anteriores de *Cynodontosuchus rothi* tienen sección circular; y todos los dientes de *Baurusuchus pachecoi* son comprimidos lateralmente.

Agradecimientos

Deseamos agradecer a Patricia Morales (información presencia del material tipo en el MAAT); al extinto Profesor José Manuel Alfonso, antiguo Director del Museo Alberto Arvelo Torrealba, por haber prestado el material tipo para su preparación y estudio; al Profesor Alberto Pérez Larrarte, actual Director del Museo Alberto Arvelo Torrealba, por permitir su estudio; a los Drs. Andrés Pilloud y Oliver Macsotay, por suministrar información sobre las formaciones Parángula y Río Yuca de Barinas; a los tres árbitros por su contribución a la calidad del presente manuscrito: Dra. Zulma Brandoni Gasparini (Museo de Paleontología y Universidad de La Plata, Argentina), Dr. Ismar S. Carvalho (Departamento de Geología de la Universidade Federal de Rio de Janeiro, Brasil) y Dra. María L. Díaz de Gamero (Departamento de Geología, Minas y Geofísica de la Universidad Central de Venezuela, Caracas); a Pedro Moretti, por la preparación del holotipo; a Douglas Riff, por suministrar artículos de interés.

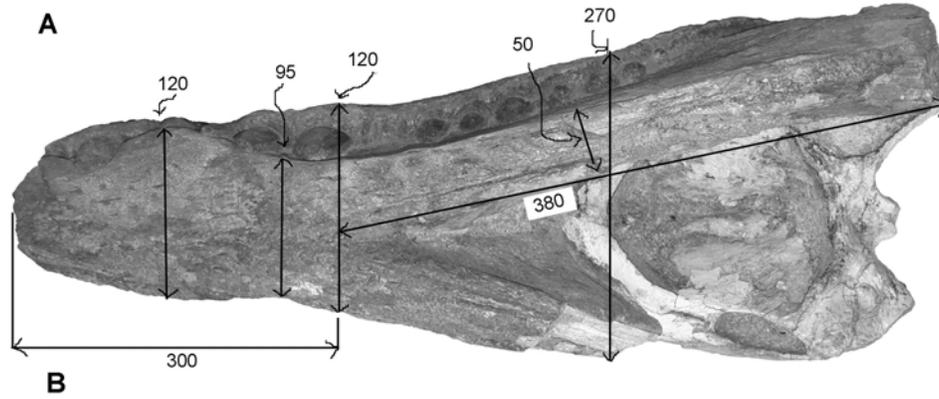
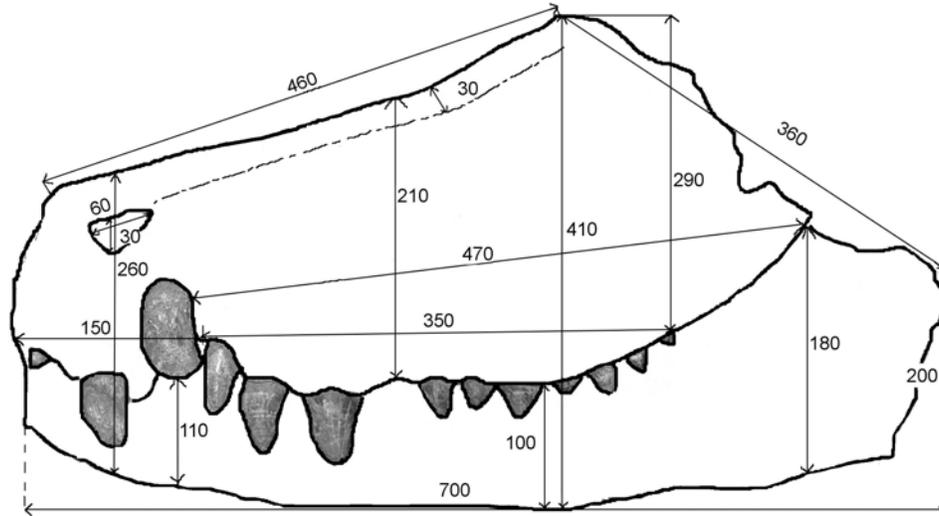
Editor Jefe: Dr. Andrés Pilloud.

Literatura citada

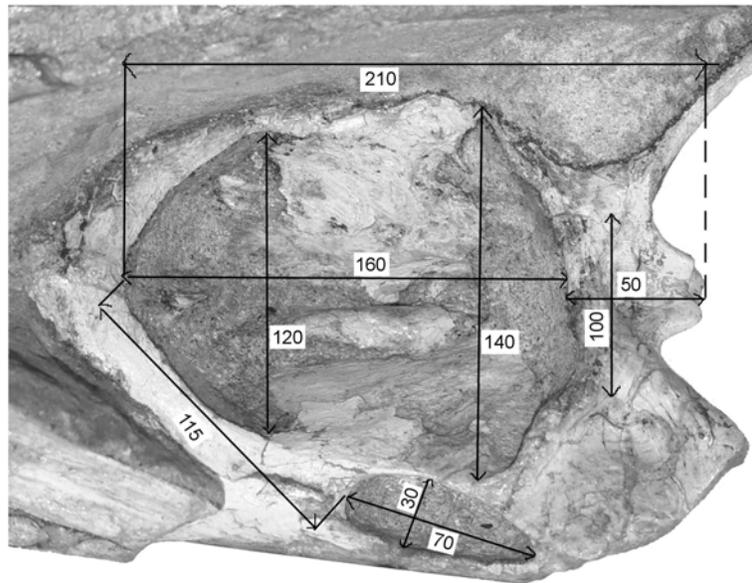
- Buffetaut, E.. 1991. Fossil crocodylians from Tiupampa, (Santa Lucía Formation, Early Paleocene) Bolivia: A preliminary report. *In*: Suárez-Soruco, R. (Ed.). "Fósiles y Facies de Bolivia". Vol. I Vertebrados. *Revista Técnica de YPF* 12 (3-4): 541-544.
- Buffetaut, E. y R. Hoffstetter. 1977. Découverte du Crocodylien *Sebecus* dans le Miocene du Pérou oriental. *C. R. Acad. Sc. Paris* 284, Serie D: 1663-1666.
- Buffetaut, E. y L. Marshall. 1991. A new crocodylian, *Sebecus querejazus*, nov. sp. (Mesosuchia, Sebecidae) from the Santa Lucía Formation (Early Paleocene) at Vila Vila, Southcentral Bolivia. *In*: Suárez-Soruco, R. (Ed.). "Fósiles y Facies de Bolivia". Vol. I Vertebrados. *Revista Técnica de YPF* 12 (3-4): 545-557.
- Busbey, A.. 1986. New material of *Sebecus* cf. *huilensis* (Crocodylia:Sebecosuchidae) from the Miocene La Venta Formation of Colombia. *Journal Vertebrate Paleontology* 6 (1): 20-27.
- Campbell, K. E., Frailey, C. D. y L. Romero-Pittman. 2006. The Pan-Amazonian Ucayali Peneplain, late Neogene sedimentation in Amazonia, and the birth of the modern Amazon River system. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 239: 166-219.
- Campos, D.A.; Suarez, J.M.; Riff, D. y A.W. Kellner. 2001. Short Note on a New Baurusuchidae (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Geologia* 57:1-7.
- Carvalho, I. S., Campos, A. C. y P. Nobre. 2005. *Baurusuchus salgadoensis*, a New Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Cretaceous), Brazil. *Gondwana Research* 8 (1): 11-30.
- Colbert, E.. 1946. *Sebecus*, representative of a peculiar suborder of fossil Crocodylia from Patagonia. *Bulletin American Museum Natural History* 87 (4): 221-270.
- Collins, R. Lee. 1934 Venezuelan Tertiary Mammals. *John Hopkins University, Studies in Geology*, Nº 11, p. 235-244
- Constanzo, V., Paredes, I., Cabrera, D., Alfonso, S y A. Pilloud. 2001. Estudio magnetoestratigráfico y bioestratigráfico de la sección de la quebrada Parángula; Formación Parángula. *PDVSA-INTEVEP Informe Técnico INT-8701*, 1-17 (Inédito)
- Creole Petroleum Corporation. 1951. Mapa de Geología de Superficie F-4, Escala 1:100.000.
- Díaz de Gamero, M. L.. 1995. The changing course of the Orinoco River during the Neogene: a review. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 123: 385-402
- Flynn, J. J. y C. C. Swisher. 1995. Cenozoic South American Land Mammal Ages: correlation to global geochronologies. *Geochronology Time and Global Stratigraphic Correlation. Society for Sedimentary Geology Special Publication* Nº 54: 317-333

- Flynn, J. J., D. A. Croft, R. Charrier, G. Hérail y A. R. Wyss. 2002. The first Cenozoic mammal fauna from the Chilean Altiplano. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(1): 200-206
- Gasparini, Z.. 1972. Los Sebecosuchia (Crocodylia) del territorio argentino. Consideraciones sobre su “status” taxonómico. *Ameghiniana* IX (1): 23-34.
- Gasparini, Z.. 1981. Los Crocodylia fósiles de la Argentina. *Ameghiniana* XVIII (3-4): 177-205.
- Gasparini, Z.. 1984. New Tertiary Sececosuchia (Crocodylia: Mesosuchia) from Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 4 (1): 85-95.
- Gasparini, Z.. 1996. Biogeographic Evolution of the South American Crocodylians. In: Arratia, G. (Ed.). “Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology”. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen Reihe A: Geologie und Paläontologie*. Volume 30, p. 159-184 (Abstracts).
- Gasparini, Z., Fernández, M. y J. Powell. 1989. Una nueva familia de cocodrilos Sebecosuchia. VII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. *Ameghiniana* 26 (3-4).
- Gasparini, Z., Fernández, M. y J. Powell. 1993. New Tertiary Sebecosuchians (Crocodylomorpha) from South America: Phylogenetic Implications. *Histological Biology* 7: 1-19.
- Hirschfeld, S. E. 1985. Ground Sloths from the Friasian La Venta Fauna, with additions to the Pre-Friasian Coyaima Fauna of Colombia, South America. *University of California Publications in Geological Sciences*, Vol. 128: 1-91
- Hoffstetter, R. 1961. Description d'un squelette de *Planops* (gravigrade du Miocene de Patagonia). *Mammalia* 25 (1) : 57-96
- Hoorn, C. 2006. The birth of the mighty Amazon. *Scientific American*, p. 66-73
- Hoorn, C. y H. B. Vonhof (eds.). 2006. New contributions on Neogene Geography and Depositional Environments in Amazonia. *Journal of South American Earth Sciences* 21(1-2); 172 pp.
- Kuhn, O.. 1968. Die Vorzeitlichen Krokodile. Verlag Oeben. München. 124 pp + 68 Abb.
- Langston, W.. 1956. The Sebecosuchia: Cosmopolitan crocodylians?. *American Journal Science* 254: 605-614.
- Langston, W.. 1965. Fossil crocodylians from Colombia and the Cenozoic history of the Crocodylia in South America. *University of California Publication Geological Sciences* 52: 1-157 + 5 plates.
- Langston, W. y Z. Gasparini. 1997. Crocodylians, *Gryposuchus*, and the South American gavials. In: Kay, R.; Madden, R., Cifelli, R. y J. Flynn (eds.). In: “Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia”. *Smithsonian Institution Press*, Washington. pp. 113-154.
- Legasa, O., Buscalioni, A. y Z. Gasparini. 1993. The serrated teeth of *Sebecus* and the iberocceanian crocodile: A morphological and ultrastructural comparison. *Studia Geologica Salmanticensia* (29): 127-144.
- Léxico Estratigráfico de Venezuela. 1997. Ministerio de Energía y Minas, Dirección General Sectorial de ServiGeoMin, Dirección de Geología. *Boletín de Geología*, 3ra edic. Publicación Especial Nº 12 (Tomo II M-Z)
- Linares, O. J.. 1988b. *Los Vertebrados terrestres del Mioceno Medio-Tardío de Falcón Norcentral y la evolución del curso del antiguo río Orinoco*. Jornadas 50 Aniversario Escuela de Geología, Minas y Geofísica, UCV (Caracas) *GEOS* 29
- Linares, O. J.. 1990. Mamíferos fósiles del Mioceno medio-tardío de Urumaco, Venezuela: Implicaciones paleobiogeográficas. *Joint Meeting of the Argentine and American Mammal Societies* (ASM-SAREM), Buenos Aires, p. 42
- Manzini, F., Brandt, M. y R. Bertini. 2000. A new species of *Baurusuchus* (Crocodylomorpha, Sebecosuchia) from Upper Cretaceous of Southeastern Brazil. In: Abstracts of Papers 60th Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology (México, October 25-28, 2000). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20 Supplement to (3): 56A.
- Manzini, F., Brandt, M. y R. Bertini. 2001. Coprólitos asociáveis a elementos esqueléticos de Baurusuchidae (Mesosuchia-Crocodylomorpha) em depósitos da Formação Adamantina em General Salgado, região noroeste do Estado de São Paulo. In: Paleo 2001, 2001, Rio Claro. Boletim de Resumos da Paleo 2001. , 2001. v.1. p.23 – 23.
- Pierce, G. R.. 1960. Geología de la cuenca de Barinas. *III Congreso Geológico Venezolano*, Caracas, 1959, Mem., 1: 214-276.
- Price, L.. 1945. A new reptile from the Cretaceous of Brazil. *Notas Preliminares e Estudos Ministerio da Agricultura* (25): 1-9.
- Riff, D.. 2003. Descrição morfológica do crânio e mandíbula de *Stratiotosuchus maxhechti* (Crocodylomorpha, Cretáceo superior do Brasil) e seu posicionamento filogenético. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio de Janeiro. 133 pp. + 67 figs.

-
- Riff, D. y A., Kellner. 2001. On the dentition of *Baurusuchus pachecoi* Price (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil. *Boletim do Museu Nacional* 59: 1-15.
- Romer, A.. 1956. *Osteology of the Reptiles*. The University of Chicago Press, Chicago y London. 772 pp.
- Rusconi, C.. 1946. Ave y reptil oligocenos de Mendoza. *Boletin Paleontologia Buenos Aires* (21): 1-3.
- Sill, W.. 1968. The zoogeography of the Crocodylia. *Copeia* (1): 76-88.
- Simpson, G.. 1937. New reptiles from the Eocene of South America. *American Museum Novitates* (927): 1-3.
- Smith, A.. 1896. On two Mesozoic Crocodylians *Notosuchus* (genus novum) and *Cynodontosuchus* (genus novum) from the red sandstones of the territory of Neuquen (Argentine Republic). *Anales del Museo de La Plata. Paleontología Argentina* IV: 1-19 + 2 plates.
- Stephan, J. F.. 1977. El contacto cadena Caribe-Andes merideños entre Carora y El Tocuyo (Edo. Lara): observaciones sobre el estilo y la edad de las deformaciones cenozoicas en el occidente venezolano. *V Congreso Geológico Venezolano*, Caracas, 2: 789-816.
- Turner, A. y J. Calvo. 2005. A New Sebecosuchian Crocodyliform from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journal Vertebrate Paleontology* 25 (1): 87-98.
- Wilson, J., Malkani, M. y P. Gingerich. 2001. New crocodyliform (Reptilia, Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous Pab Formation of Vitakri, Balochistan (Pakistan). *Contribution Museum Paleontology University Michigan* 30 (12): 321-336.



A



B

Figura 6. Medidas del holotipo de *Barinasuchus arveloi*, gen. et sp. nov. Las medidas son en mm.**Anexo 1.** Medidas de los dientes del ejemplar tipo de *Barinasuchus arveloi*, gen. et sp. nov.

SERIE ÓSEA	NÚMERO DEL DIENTE	LONGITUD (mm)		ANCHO BASAL (mm)
		Diente conservado	Estimación longitud total	
Premaxilar	1	Sólo raíz	-	-
	2	Sólo raíz	-	-
	3	15	23	17
	4	60	70	37
Maxilar	1	46	-	25
	2	55	-	37
	3	62	-	44
	4	No	-	-
	5	32	-	27
	6	29	-	23
	7	29	-	29
	8	14	-	19
	9	23	-	25
	10	17	-	17
	11	10	-	14
Mandibular	1	Sólo raíz	-	-
	2	Sólo cúspide	Sólo cúspide	Sólo cúspide
	3	22	28	13
	4	66	92	33
	Posteriores al 4	No observables por oclusión total	No observables por oclusión total	No observables por oclusión total