# *FÓSILES DE CUERPO DE VERTEBRADOS DE LA FORMACIÓN TACUAREMBÓ (JURÁSICO TARDÍO-CRETÁCICO TEMPRANO), URUGUAY: IMPLICANCIAS BIOESTRATIGRÁFICAS, BIOGEOGRÁFICAS Y PALEOAMBIENTALES*

**M.Sc. MATÍAS SOTO**

**TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**ORIENTADOR**

**Dr. Daniel Perea**

**TRIBUNAL**

**Dr. Martín Ubilla**

**Dr. Sergio Martínez**

**Dr. Diego Pol**

**PEDECIBA, DICIEMBRE DE 2016**

***"Welcome to Jurassic Park"***

John Hammond (sir Richard Attenborough)

en el film *Jurassic Park*

# AGRADECIMIENTOS

Vaya mi más sincero agradecimiento y reconocimiento:

- a Noe, mi compañera de esta y otras vidas, mi compinche, mi refugio y madre de nuestra adorada Lu, con las que me disculpo por tantos momentos robados frente a la computadora; sin su sostén emocional no habría podido finalizar esta tesis.

- a mi querida familia, por su cariño y apoyo incondicional, y por haber cuidado a Lu posibilitando que me dedicara de lleno a la tesis;

- a Daniel Perea, por ser permanente fuente de inspiración y aliento; junto con Daniel y Valeria Mesa, Pablo Toriño, Andrés Batista (Checho), Guillermo Roland, Aldo Manzuetti y Andrea Corona compartimos inolvidables momentos en congresos y salidas de campo;

- a Jorge da Silva, quien conoce Tacuarembó como la palma de su mano y sin cuyos descubrimientos (y los de su esposa Selva Kuster) esta tesis no habría sido posible;

- a Valeria Mesa, Gerardo Veroslavsky, César Goso y Claiton Scherer, por fructíferas discusiones sobre la Formación Tacuarembó;

- a Gloria Arratia, David Bermúdez-Rocha, Sergio Bogan, Paulo M. Brito, Marise S. S. de Carvalho, Lionel Cavin, Gilles Cuny, Daniel Fortier, Valéria Gallo, Rubén Juárez-Valieri, Jacques LeBlanc, Jean Le Loeuff, Adriana López-Arbarello, Agustín Martinelli, John G. Maisey, Xabier Murelaga, Jan Rees y Juliana Sterli por compartir conocimientos y/o bibliografía sobre diversos grupos de vertebrados mesozoicos; también el Mesozoico Forum fue de gran ayuda en el período en que estuvo activo, y por supuesto Research Gate

- Juliana Sterli me ayudó amablemente a despejar incógnitas relacionadas con el manejo del software TNT.

- a los miembros del Tribunal, Martín Ubilla, Sergio Martínez y Diego Pol, por su paciencia y sus valiosos comentarios que contribuyeron a mejorar en gran medida la primera versión de la tesis.

- a todos mis compañeros y colegas del actual Departamento de Paleontología del Instituto de Ciencias Geológicas (Facultad de Ciencias): además de quienes ya mencioné, Alejandra, Aldo, Andrea, Fernanda, Mariano, Martín.

- a Vale, Fabián, Juan, Mariana, Natalia, Verito, Ana Laura, Maca, Quique, Álvaro, Adrián, William, Yayne… amigos de fierro;

- a todos los habitantes de este pequeño gran país como el que no hay otro, que al fin y al cabo solventaron mi educación terciaria; espero poder devolverles parte de su esfuerzo en forma de cursos y libros de divulgación.

# CONTENIDO

LISTA DE FIGURAS ..... 8

LISTA DE TABLAS ..... 15

RESUMEN ..... 16

CAPÍTULO I – ANTECEDENTES ..... 18

1. CONTEXTO GEOLÓGICO REGIONAL ..... 18
2. EL PALEODESIERTO DE BOTUCATÚ ..... 21
3. LA TECTOSECUENCIA JURO-EOCRETÁCICA ..... 24
4. LA FORMACIÓN TACUAREMBÓ ..... 25
5. MARCO PALEONTOLÓGICO ..... 28
6. FUNDAMENTACIÓN ..... 31
7. ÁREA DE ESTUDIO ..... 33
8. ESTRUCTURA DE ESTA TESIS ..... 34

CAPÍTULO II – OBJETIVOS ..... 37

1. OBJETIVOS GENERALES ..... 37
2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS ..... 37

CAPÍTULO III – MATERIALES Y MÉTODOS ..... 40

1. MATERIALES ..... 40
2. MÉTODOS ..... 44

CAPÍTULO IV – DESCRIPCIÓN DE LOCALIDADES ..... 51

CAPÍTULO V - HYBODONTIFORMES ..... 81

1. INTRODUCCIÓN ..... 81
2. DENTICIÓN ..... 86
3. RELACIONES FILOGENÉTICAS ..... 87
4. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA ..... 89
4. ANÁLISIS FILOGENÉTICO ..... 101
5. DISCUSIÓN ..... 104

CAPÍTULO VI – GINGLYMODI ..... 111

1. INTRODUCCIÓN ..... 111
2. TERMINOLOGÍA ANATÓMICA ..... 117
3. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA ..... 122
4. ANÁLISIS FILOGENÉTICOS ..... 151
5. DISCUSIÓN ..... 156

CAPÍTULO VII – ACTINISTIA ..... 166

1. INTRODUCCIÓN ..... 166
2. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA ..... 171
3. DISCUSIÓN ..... 187

CAPÍTULO VIII – DIPNOI ..... 197

1. INTRODUCCIÓN ..... 197
2. LAS PLACAS DENTARIAS DE LOS DIPNOOS ..... 200
3. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA ..... 205
4. DISCUSIÓN ..... 213

CAPÍTULO IX – TESTUDINATA ..... 227

1. INTRODUCCIÓN ..... 227
2. MATERIALES Y MÉTODOS ..... 231
3. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA ..... 231
4. ANÁLISIS FILOGENÉTICO ..... 240
5. DISCUSIÓN ..... 240

CAPÍTULO X - CROCODYLIFORMES ..... -253

1. INTRODUCCIÓN ..... 253
2. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA ..... 258
3. ANÁLISIS FILOGENÉTICO ..... 272
4. DISCUSIÓN ..... 275

CAPÍTULO XI – THEROPODA ..... - 281

1. INTRODUCCIÓN ..... 281
2. MATERIALES Y MÉTODOS ..... 295
3. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA ..... 300
4. DISCUSIÓN ..... 317

CAPÍTULO XII - DISCUSIÓN ..... 334

1. MODOS TAFONÓMICOS: EL CASO DE LOS BONEBEDS ..... 334
2. PALEOFAUNA DE LA FORMACIÓN TACUAREMBÓ ..... 346
3. INTERPRETACIÓN PALEOAMBIENTAL ..... 359
4. COMPARACIÓN CON OTRAS FAUNAS ..... 368
5. EDAD DEL MIEMBRO BATOVÍ ..... 388
6. LITOESTRATIGRAFÍA ..... 391
7. CONCLUSIONES ..... 403

ANEXO I ..... 437

ANEXO II ..... 438

# LISTA DE FIGURAS


Fig. I-1 Supersecuencias de la Cuenca Paraná.
Fig. I-2 Mapa geológico de la Cuenca Norte.
Fig. I-3 Columna litoestratigráfica de la Cuenca Norte.
Fig. I-4 Distribución del paleodesierto de Botucatú.
Fig. I-5 Correlación entre unidades litoestratigráficas.
Fig. I-6 Distribución en superficie de la Fm. Tacuarembó.
Fig. I-7 Mapa de isópacas de la Fm. Tacuarembó.
Fig. I-8 Perfil esquemático de la Fm. Tacuarembó.
Fig. I-9 Selección de fósiles representativos de la Fm. Tacuarembó.
Fig. I-10 Ubicación del área de estudio.
Fig. I-11 Geología de superficie del área de estudio.
Fig. I-12 Localidades del área de estudio.

Fig. III-1 Trabajo en areniscas tenaces.
Fig. III-2 Tamices empleados.
Fig. III-3 Representación de un *node-stem triplet*.

Fig. IV-1 Imagen de la localidad de Los Rosanos.
Fig. IV-2 Fósiles representativos de Los Rosanos.
Fig. IV-3 Imagen de la localidad de La Pedrera.
Fig. IV-4 Fósiles representativos de La Pedrera.
Fig. IV-5 Imagen de la localidad '*Tacuaremboia'*.
Fig. IV-6 Fósiles representativos de '*Tacuaremboia'*.
Fig. IV-7 Imagen de la localidad de Martinote.
Fig. IV-8 Perfil Selley de Martinote.
Fig. IV-9 Fotos de detalle de Martinote.
Fig. IV-10 *Bonebed* de Martinote.
Fig. IV-11 Fósiles representativos de Martinote.
Fig. IV-12 Imagen de la localidad de Cantera Bidegain.
Fig. IV-13 Panorámica y perfil Selley de Cantera Bidegain.
Fig. IV-14 Fotos de detalle de Cantera Bidegain.
Fig. IV-15 Fotos de detalle de Cantera Bidegain.
Fig. IV-16 Fotos de detalle de Cantera Bidegain.
Fig. IV-17 Fotos de detalle de Cantera Bidegain.
Fig. IV-18 Fósiles representativos de Cantera Bidegain.
Fig. IV-19 Imagen de la localidad de Cerro de la Aldea.
Fig. IV-20 Fósiles representativos de Cerro de la Aldea.
Fig. IV-21 Imagen de la localidad de Camino a Cantera Batoví.
Fig. IV-22 Fósiles representativos de Camino a Cantera Batoví.
Fig. IV-23 Imagen de la localidad de Camino a Rincón de Giloca.
Fig. IV-24 Fósiles representativos de la localidad de Camino a Rincón de Giloca.
Fig. IV-25 Foto de detalle de Camino a Rincón de Giloca.
Fig. IV-26 Fragmento de exoesqueleto de ginglimodio.
Fig. IV-27 Fragmento de exoesqueleto de ginglimodio.

Fig. IV-28 Fósiles hallados en *cutting*.
Fig. IV-29 Fósiles en testigos de pozo.

Fig. V-1 Reconstrucción de *Hamiltonichthys*.
Fig. V-2 Espina cefálica.
Fig. V-3 Espinas de aleta dorsal.
Fig. V-4 Diente hibodonte.
Fig. V-5 Histoestructura comparada.
Fig. V-6 Filogenia de los hibodontiformes.
Fig. V-7 Dientes de *Priohybodus*.
Fig. V-8 Dientes de *Priohybodus*.
Fig. V-9 Imágenes SEM de *Priohybodus*.
Fig. V-10 Histograma de CH.
Fig. V-11 Histograma de CBL.
Fig. V-12 CH vs CBL.
Fig. V-13 Número de cúspides laterales vs simetría.
Fig. V-14 Diente de *Secarodus*.
Fig. V-15 Dientes de *Priohybodus* de Túnez.
Fig. V-16 Diente de *Priohybodus* de Libia.
Fig. V-17 Fragmento de diente de *Priohybodus* de Etiopía.
Fig. V-18 Diente de *Planohybodus*.
Fig. V-19 Filogenia de los hibodontiformes.
Fig. V-20 Definiciones filogenéticas.
Fig. V-21 Hibodontiformes de dentición cortadora.
Fig. V-22 Distribución de los hibodontiformes.
Fig. V-23 Filogenia temporalmente calibrada de los hibodontiformes.

Fig. VI-1 Hipótesis de relaciones de actinopterigios.
Fig. VI-2 Filogenia de Ginglymodi.
Fig. VI-3 Ejemplos de la diversidad de Ginglymodi.
Fig. VI-4 Cortes esquemáticos de escamas ganoides.
Fig. VI-5 Fulcros y radios
Fig. VI-6 *Dorsal-ridge scales*.
Fig. VI-7 Escamas del flanco.
Fig. VI-8 Escama del flanco.
Fig. VI-9 Escama del pedúnculo caudal.
Fig. VI-10 *Dorsal-ridge scale*.
Fig. VI-11 Escamas de morfología variada.
Fig. VI-12 Escama de la línea lateral.
Fig. VI-13 Escama con borde aserrado.
Fig. VI-14 Escamas ornamentadas.
Fig. VI-15 Tubérculos.
Fig. VI-16 Fragmentos de exoesqueleto.
Fig. VI-17 Radios.
Fig. VI-18 Diente.
Fig. VI-19 Dientes.

Fig. VI-20 Ornamentación.
Fig. VI-21 Premaxilar.
Fig. VI-22 Vómeres.
Fig. VI-23 Espinas posteriores en escamas.
Fig. VI-24 Escamas de ginglimodios.
Fig. VI-25 Dentición.
Fig. VI-26 Premaxilar.
Fig. VI-27 Vómer.
Fig. VI-28 Dentición trituradora.
Fig. VI-29 “Pez de Walther”.
Fig. VI-30 “Pez de Walther”. Vista anterior.
Fig. VI-31 “Pez de Walther”. Aleta dorsal.
Fig. VI-32 “Pez de Walther”. Aleta pélvica.
Fig. VI-33 “Pez de Walther”. Aleta anal.
Fig. VI-34 “Pez de Walther”. Aleta caudal.
Fig. VI-35 Calco.
Fig. VI-36 Combinación de calco y “pez de Walther”.
Fig. VI-37 Suborbital.
Fig. VI-38 Suborbital pentagonal en ginglimodios.
Fig. VI-39 Exoesqueleto anterior.
Fig. VI-40 Exoesqueleto anterior. Detalles.
Fig. VI-41 Exoesqueleto anterior. Dibujo interpretado.
Fig. VI-42 Resultado del análisis filogenético.
Fig. VI-43 Resultado del análisis filogenético.
Fig. VI-44 Definiciones filogenéticas.
Fig. VI-45 Reconstrucciones.
Fig. VI-46 Filogenia temporalmente calibrada.
Fig. VI-47 Variación ontogenética.
Fig. VI-48 Variación alométrica.
Fig. VI-49 Localidades del Jurásico Tardío.
Fig. VI-50 Ginglimodios del Jurásico Tardío de Sudamérica.
Fig. VI-51 Ginglimodios del Cretácico Temprano de Sudamérica.

-

Fig. VII-1 *Diplurus*.
Fig. VII-2 Órgano rostral.
Fig. VII-3 Gran basiesfenoides.
Fig. VII-4 Mawsónidos selectos.
Fig. VII-5 Filogenia de Actinistia.
Fig. VII-6 Representación esquemática de huesos.
Fig. VII-7 Restos óseos.
Fig. VII-8 Placa gular.
Fig. VII-9 Opérculo.
Fig. VII-10 Basiesfenoides.
Fig. VII-11 Basiesfenoides.
Fig. VII-12 Ejemplo de ornamentación.
Fig. VII-13 Coronoides.

Fig. VII-14 Metapterigoides.
Fig. VII-15 Pterigoides.
Fig. VII-16 Placas gulares.
Fig. VII-17 Regresión.
Fig. VII-18 Opérculos.
Fig. VII-19 Opérculos.
Fig. VII-20 Comparación de basiesfenoides.
Fig. VII-21 Comparación de basiesfenoides.
Fig. VII-22 Comparación de basiesfenoides.
Fig. VII-23 Distribución de *Mawsonia* en Sudamérica.
Fig. VII-24 Ocurrencias de *Mawsonia* y deriva continental.
Fig. VII-25 Filogenia temporalmente calibrada de Mawsoniidae.
Fig. VII-26 Mares epicontinentales.
Fig. VII-27 Definiciones filogenéticas.

Fig. VIII-1 Galerías de dipnoos.
Fig. VIII-2 Filogenia de Dipnoi.
Fig. VIII-3 Filogenia de Dipnoi.
Fig. VIII-4 Placas dentarias.
Fig. VIII-5 Terminología.
Fig. VIII-6 Perfiles oclusales.
Fig. VIII-7 Dipnoos de Uruguay.
Fig. VIII-8 Nuevos materiales.
Fig. VIII-9 Nuevos materiales.
Fig. VIII-10 *Arganodus*.
Fig. VIII-11 Comparación con placa de Túnez.
Fig. VIII-12 Ancho vs. largo de placas dentarias.
Fig. VIII-13 Reconstrucción de la mandíbula.
Fig. VIII-14 Hipótesis de homologías.
Fig. VIII-15 Dipnoos del Triásico de Europa.
Fig. VIII-16 Dipnoos del Cretácico de Australia.
Fig. VIII-17 Dipnoos del Cretácico de Brasil.
Fig. VIII-18 Dipnoos del Cretácico de África.
Fig. VIII-19 Ocurrencias de *Arganodus* y "*Ceratodus*" *africanus*.
Fig. VIII-20 Dipnoos del Cretácico de Argentina.
Fig. VIII-21 Distribución de *Metaceratodus*.
Fig. VIII-22 Largo corporal vs. largo de placa.

Fig. IX-1 Carapacho de tortuga.
Fig. IX-2 Posiciones filogenéticas de las tortugas.
Fig. IX-3 Filogenia de Testudinata.
Fig. IX-4 Molde de carapacho.
Fig. IX-5 Esquema interpretativo.
Fig. IX-6 Placa costal y neural.
Fig. IX-7 Ornamentación y estructura interna.
Fig. IX-8 Placa costal.

Fig. IX-9 Ornamentación.
Fig. IX-10 Placa suprapigal, escápula e hipo/hioplastrón.
Fig. IX-11 Escapulocoracoides.
Fig. IX-12 Resultados del análisis filogenético.
Fig. IX-13 Carapachos con escotadura nucal.
Fig. IX-14 Variación en escotadura nucal.
Fig. IX-15 Ornamentación típica de Solemydidae.
Fig. IX-16 Caracteres selectos en Testudinata.
Fig. IX-17 Escudos supramarginales.
Fig. IX-18 Estilos de vida.
Fig. IX-19 Distribución de tortugas mesozoicas.

Fig. X-1 Filogenia de crocodiliformes.
Fig. X-2 Holotipo de *Meridiosaurus*.
Fig. X-3 Imagen MEB.
Fig. X-4 Dientes de crocodiliformes.
Fig. X-5 Morfotipo 1.
Fig. X-6 Morfotipo 2.
Fig. X-7 CH vs CBL.
Fig. X-8 Osteodermos.
Fig. X-9 Diente de Goniopholididae.
Fig. X-10 Diente de *Machimosaurus*.
Fig. X-11 Dientes zifodontos.
Fig. X-12 Dientes de Bernissartidae y *Theriosuchus*.
Fig. X-13 Dientes de Uruguaysuchidae y Ziphosuchia.
Fig. X-14 Dientes de folidosáuridos.
Fig. X-15 Diente de *Meridiosaurus*.
Fig. X-16 Osteodermos.
Fig. X-17 Frontal y prefrontal.
Fig. X-18 Reconstrucción hipotética del cráneo de *Meridiosaurus*.
Fig. X-19 Fragmento de frontal y nasal.
Fig. X-20 Combinación de ambos restos.
Fig. X-21 Cráneos de crocodiiliformes.
Fig. X-22 Cráneos de folidosáuridos.
Fig. X-23 Filogenias de crocodiiformes.
Fig. X-24 Definiciones filogenéticas.
Fig. X-25 Largo del cráneo vs distancia interorbital.
Fig. X-26 Tamaño corporal vs largo del cráneo.
Fig. X-27 Filogenia temporalmente calibrada de Pholidosauridae.

Fig. XI-1 Nomenclatura.
Fig. XI-2 Terminología anatómica.
Fig. XI-3 Tipos de dientes.
Fig. XI-4 Secciones basales de dientes.
Fig. XI-5 Rasgos de dentículos y esmalte.
Fig. XI-6 Tipos de textura.

Fig. XI-7 Filogenia de Tetanurae basales.
Fig. XI-8 Filogenia temporalmente calibrada de Tetanurae.
Fig. XI-9 Diente de "*Megalosaurus*" *ingens*.
Fig. XI-10 Diente de *Ostafrikasaurus*.
Fig. XI-11 Dientes de posibles espinosáuridos.
Fig. XI-12 Diente esquemático y variables.
Fig. XI-13 Diente FC-DPV 2972.
Fig. XI-14 Detalle de los dentículos.
Fig. XI-15 Textura del esmalte.
Fig. XI-16 Diente MGT-1184.
Fig. XI-17 Diente FC-DPV 1139.
Fig. XI-18 Diente MGT-142.
Fig. XI-19 Diente FC-DPV 1951.
Fig. XI-20 Reconstrucción de *Torvosaurus*.
Fig. XI-21 Diente de *Torvosaurus*.
Fig. XI-22 Diente de *Torvosaurus*.
Fig. XI-23 Diente FC-DPV 2975.
Fig. XI-24 Detalle de ornamentación.
Fig. XI-25 Reconstrucción de *Spinosaurus*.
Fig. XI-26 Dientes de Spinosauridae.
Fig. XI-27 Variación morfológica en Spinosauridae.
Fig. XI-28 Resultados del análisis de agrupamiento.
Fig. XI-29 Resultados del análisis de agrupamiento (detalle).
Fig. XI-30 Resultados del análisis de agrupamiento.
Fig. XI-31 Resultados del análisis de agrupamiento (detalle).
Fig. XI-32 Resultados del análisis discriminante.
Fig. XI-33 Resultados del análisis discriminante (variables).
Fig. XI-34 Resultados del análisis discriminante.
Fig. XI-35 Resultados del análisis discriminante (variables).
Fig. XI-36 Resultados del análisis discriminante.
Fig. XI-37 Resultados del análisis discriminante (variables).
Fig. XI-38 Filogenia temporalmente calibrada de Theropoda.

Fig. XII-1 Modos tafonómicos.
Fig. XII-2 Modos tafonómicos.
Fig. XII-3 Fósiles representativos de Cantera Bidegain.
Fig. XII-4 Diagrama de enterramiento súbito.
Fig. XII-5 Evidencias de enterramiento súbito.
Fig. XII-6 Comparación de abundancias.
Fig. XII-7 Abundancia de taxones.
Fig. XII-8 Dendrograma (localidades).
Fig. XII-9 Distribución de *Priohybodus* y Ginglymodi.
Fig. XII-10 Distribución de *Mawsonia* y *Arganodus.*
Fig. XII-11 Distribución de Testudines y Crocodyliformes.
Fig. XII-12 Distribución de Theropoda.
Fig. XII-13 Corte geológico de subsuelo.
Fig. XII-14 Relaciones tróficas.

Fig. XII-15 Relaciones tróficas.
Fig. XII-16 Nivel trófico vs tamaño corporal.
Fig. XII-17 Relaciones tróficas.
Fig. XII-18 Paleovientos.
Fig. XII-19 Reconstrucción paleoambiental.
Fig. XII-20 Tronco de conífera.
Fig. XII-21 Mapa con localidades.
Fig. XII-22 Dendrograma (tiburones).
Fig. XII-23 Dendrograma (sarcopterigios).
Fig. XII-24 Dengrograma (actinopterigios).
Fig. XII-25 Dendrograma (peces).
Fig. XII-26 Dendograma (dinosaurios).
Fig. XII-27 Biocrones.
Fig. XII-28 Paleoduna eólica.
Fig. XII-29 Mapas geológicos simplificados.
Fig. XII-30 Depósitos eólicos.
Fig. XII-31 Cerro de los Dos Hermanos.
Fig. XII-32 Paleoduna eólica.
Fig. XII-33 Cerro Batoví Dorado.
Fig. XII-34 Distribución de la Fm. Tacuarembó.
Fig. XII-35 Distribución de la Fm. Tacuarembó.
Fig. XII-36 Comparación entre pozos.
Fig. XII-37 Contacto irregular.

# LISTA DE TABLAS


Tabla I-1 Coordenadas del área de estudio.

Tabla III-A Datos de las matrices empleadas.

Tabla IV-A Ubicación de las principales localidades fosilíferas estudiadas.

Tabla V-A Distribución temporal de géneros de hibodontiformes.
Tabla V-B Materiales de *Priohybodus arambourgi*.
Tabla V-C Distribución temporal de especies de hibodontiformes cortadores.

Tabla VIII-A Caracteres selectos de seis géneros de dipnoos mesozoicos.
Tabla VIII-B Medidas de los materiales de dipnoos de la Formación Tacuarembó.
Tabla VIII-C Datos de placas dentarias de *Arganodus tiguidiensis*.
Tabla VIII-D Caracteres de especies de dipnoos presentes en Sudamérica y África.
Tabla VIII-E Distribución de géneros de dipnoos del Jurásico-Cretácico de Gondwana.
Tabla VIII-F Estimación del largo corporal para algunos ejemplares uruguayos.

Tabla X-A Medidas de dientes selectos de crocodiliformes.
Tabla X-B Distancia interorbital y largo del cráneo en algunos folidosáuridos.

Tabla XI-A Dientes de terópodos de Tacuarembó.
Tabla XI-B Variables de tamaño y forma de dientes de terópodos.
Tabla XI-C Medidas de los dientes de terópodos analizados.
Tabla XI-D Grupos de terópodos de la base de datos.
Tabla XI-E Comparación del material uruguayo con otros taxones de terópodos.
Tabla XI-F Comparación del material uruguayo con megalosáuridos.

Tabla XII-A Número de elementos de vertebrados recobrados en los *bonebeds*.
Tabla XII-B Número teórico de elementos que podrían provenir de un individuo.
Tabla XII-C Matriz de presencia-ausencia de taxones.
Tabla XII-D Estimaciones de largo y nivel trófico.
Tabla XII-E Comparación entre faunas de dinosaurios del Jurásico Tardío.
Tabla XII-F Unidades con restos de dinosaurios empleadas en el análisis de agrupamiento.
Tabla XII-G Unidades con restos de dinosaurios empleadas en el análisis de agrupamiento.
Tabla XII-H Propuestas litoestratigráficas para la Fm. Tacuarembó.
Tabla XII-I Lista paleofaunística actualizada (vertebrados) para la Fm. Tacuarembó.

# RESUMEN

En el presente trabajo se realiza una revisión actualizada de los fósiles de cuerpo de vertebrados recobrados en las areniscas de la Formación Tacuarembó, en la Cuenca Norte de Uruguay.

Se describen nuevos materiales del tiburón *Priohybodus arambourgi* (Hybodontidae) y el dipnoo *Arganodus tiguidiensis* (Arganodontidae), contribuyendo a comprender la variabilidad morfológica de ambas especies. En el primer caso se realiza además un análisis filogenético que recobra a *P. arambourgi* como miembro de un subclado especializado de hibodóntidos con dentición cortadora.

Se demuestra que la diversidad de los ginglimodios de la Formación Tacuarembó es mayor a la inicialmente sospechada, incluyendo tanto semionotiformes (el "pez de Walther", incluido aquí por primera vez en un análisis filogenético) como lepisosteiformes (tanto Lepisosteoidei como posibles Lepidotidae).

Se describen materiales de celacantos, inéditos hasta el momento, demostrándose la presencia del género *Mawsonia* en Uruguay, expandiendo de forma importante su distribución geográfica. Algunos restos aislados sugieron que ciertos ejemplares pudieron alcanzar grandes dimensiones.

Se describen restos inéditos de tortugas, el más completo de los cuales se recobra como un Testudines *incertae sedis* en un análisis filogenético debido a la información faltante. No obstante, la combinación de caracteres presente sugiere que se trata de un nuevo género y especie.

Se confirma la pertenencia del crocodiliforme *Meridiosaurus vallisparadisi* a Pholidosauridae, sobre la base de nuevos restos que corresponden al holotipo de la especie.

Se describen algunos dientes de terópodos, cuyos caracteres permiten proponer por primera vez la presencia de Megalosaurinae y Spinosaurinae para la unidad, lo que se confirma por medio de análisis multivariados.

Análisis de agrupamiento sobre dos bases de datos indican que la asociación de vertebrados de la Formación Tacuarembó es similar a la de unidades del Jurásico Tardío de Tanzania, Portugal y EE.UU. (sobre la base de dientes de terópodos), así como a unidades del Jurásico Tardío-Cretácico Temprano de Brasil y norte de África (sobre la base de peces).

La importancia de los hallazgos de la Formación Tacuarembó es que representan los únicos fósiles de cuerpo conocidos para el Jurásico Tardío-Cretácico Temprano de la Cuenca Paraná y correlatos africanos. Asimismo, documentan una de las escasas asociaciones de vertebrados continentales del Jurásico Tardío de Sudamérica. Algunos de los taxones representan el límite meridional de su distribución a nivel mundial, caso de *Priohybodus*, *Arganodus*, *Mawsonia*, Pholidosauridae, Megalosaurinae y Spinosaurinae. La presencia de Ceratosauridae,

Megalosaurinae y Allosauridae permite descartar una edad Cretácico Temprano para el horizonte fosilífero.

# CAPÍTULO I
# ANTECEDENTES

## 1. CONTEXTO GEOLÓGICO REGIONAL

La Cuenca Paraná (Fig. I-1) constituyó un extenso ámbito de sedimentación gondwánico (presente en Brasil, Paraguay, Argentina y Uruguay, con correlatos en el SO africano), de naturaleza intracratónica y policíclica, donde se superpusieron a lo largo del tiempo varias cuencas sedimentarias con geometrías y límites variables (Milani 1997; de Santa Ana y Veroslavsky, 2004).

Su superficie total supera 1.700.000 km$^2$ y su relleno ígneo y sedimentario, que comprende casi todo el Fanerozoico, alcanza localmente los 7.000 m de potencia total. Milani (1997) reconoce seis supersecuencias dentro de dicha cuenca (Fig. I-1):

i) Supersecuencia Río Ivaí (Ordovícico Medio-Silúrico Inferior),

ii) Supersecuencia Paraná (Devónico Inferior-Devónico Superior),

iii) Supersecuencia Gondwana I (Carbonífero Superior-Triásico Inferior bajo),

iv) Supersecuencia Gondwana II (Triásico Medio-Triásico Superior),

v) Supersecuencia Gondwana III (Jurásico Superior-Cretácico Inferior) y

vi) Supersecuencia Baurú (Cretácico Superior).

La porción uruguaya de la Cuenca Paraná se denomina localmente Cuenca Norte (Fig. I-2), y cubre una superficie de unos 100.000 km$^2$ en los departamentos de Artigas, Salto, Paysandú, Rivera, Tacuarembó, Cerro Largo, Durazno y Río Negro. Su relleno volcanosedimentario comprende edades que van desde el Devónico Temprano al Cretácico Tardío, alcanzando casi 2.400 metros de espesor en pozos profundos del NO (e.g. pozo Yacaré).

Globalmente la cuenca se profundiza hacia el NO, como permiten constatar perforaciones profundas realizadas por ANCAP (Administración Nacional de Combustibles, Alcohol y Portland) en las décadas de 1950 y 1980.

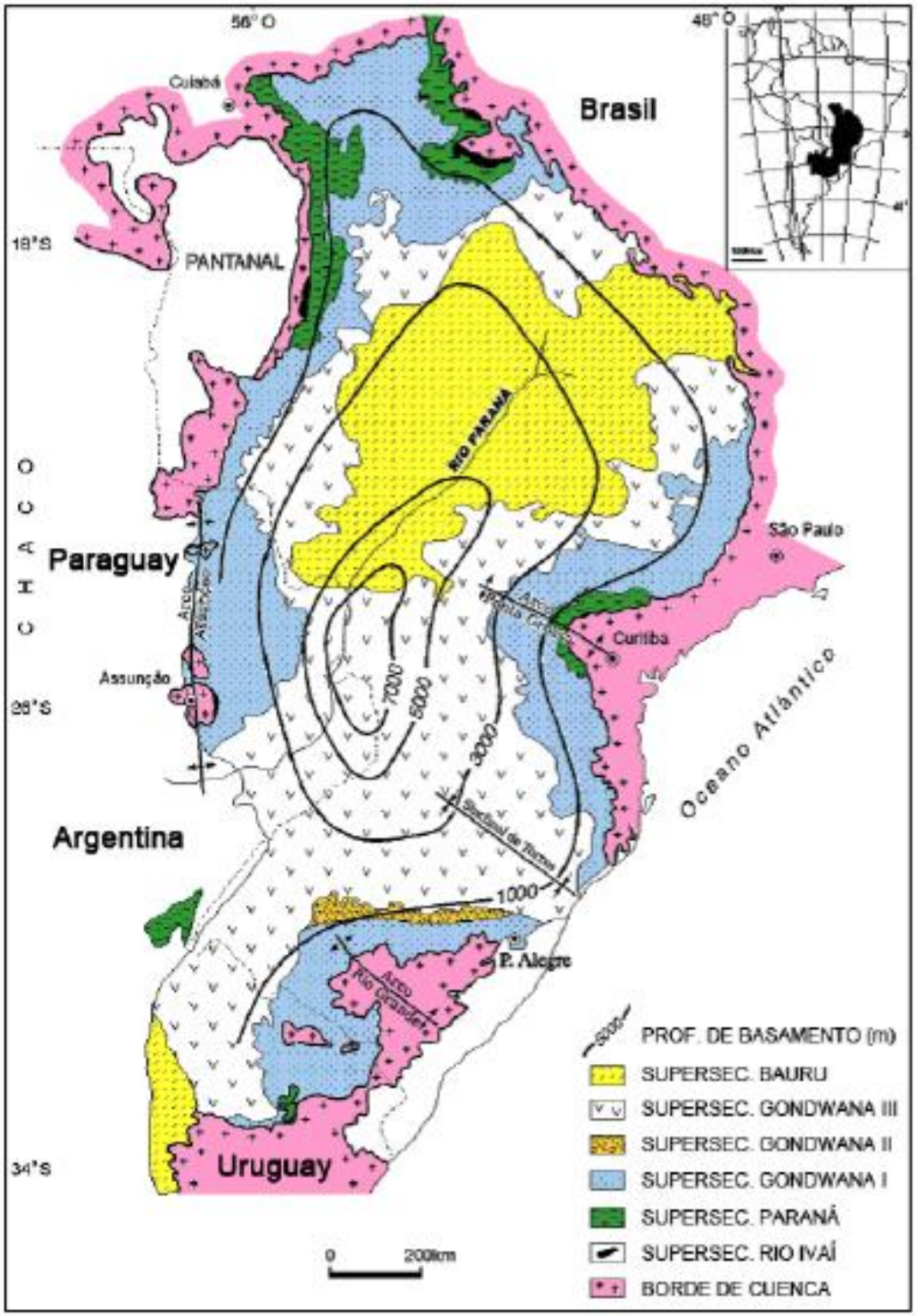



**Figura I-1**. Supersecuencias reconocidas en la Cuenca Paraná. Modificado de Milani (2007).

En Uruguay, las supersecuencias Rio Ivaí y Gondwana II no fueron depositadas o bien fueron erosionadas, o al menos no han sido reconocidas hasta el momento. El

resto de las supersecuencias sí se encuentran presentes (Fig. I-3), encontrándose una clara correlación con la Cuenca Paraná.

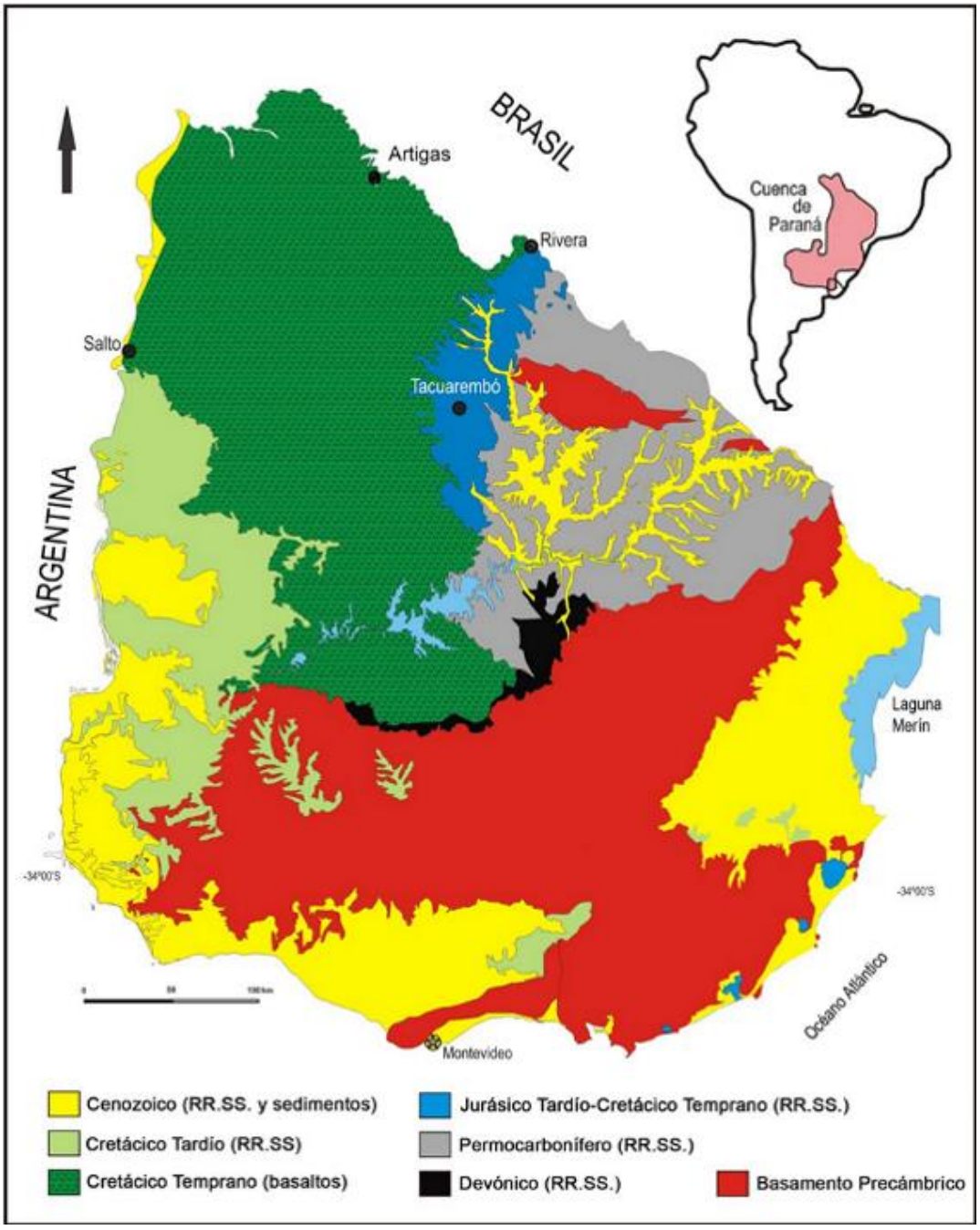



**Figura I-2**. Mapa geológico simplificado de Uruguay, con énfasis en la Cuenca Norte. Modificado de Perea *et al*. (2009).

En dicha cuenca se reconocen cuatro tectosecuencias (Fig. I-3), separadas por discordancias regionales. De base a tope se tiene:

i) la *tectosecuencia Eodevónica*, integrada por las formaciones Cerrezuelo, Cordobés y La Paloma (Bossi, 1966; Veroslavsky, 1994; Veroslavsky *et al*., 2006), reunidas en el Grupo Durazno; con una potencia máxima combinada de 300 m, aflora en el sector Sur de la Cuenca Norte;

ii) la *tectosecuencia Permocarbonífera*, incluyendo las formaciones San Gregorio, Cerro Pelado, Tres Islas, Frayle Muerto, Mangrullo, Paso Aguiar, Yaguarí y Buena Vista (Bossi, 1966; Goso, 1995; de Santa Ana *et al*., 2006a), reunidas en el Grupo Cerro Largo; con una potencia máxima combinada de más de 1300 m; aflora en el sector este de la Cuenca Norte (habiéndose reconocido relictos neopaleozoicos en la plataforma continental; Veroslavsky *et al*., 2003);

iii) la *tectosecuencia Jurásico-Eocretácica*, integrada por las formaciones Gaspar, Itacumbú, Tacuarembó, Arapey y Cuaró (Bossi, 1966; Preciozzi *et al*., 1985; de Santa Ana y Veroslavsky, 2004); con una potencia máxima combinada superior a 1.400 m; aflora en el sector central y noroeste de la Cuenca Norte;

iv) la *tectosecuencia Neocretácica*, que comprende de base a techo las formaciones Guichón, Mercedes y Asencio (Bossi, 1966), reunidas en el Grupo Paysandú, con una potencia total en torno a los 200 metros. Goso (1999) y Goso & Perea (2004) prefieren considerar estos depósitos como formados en una cuenca con identidad propia, la Cuenca Litoral, e incluir totalmente a la Formación Asencio dentro de la Formación Mercedes.

## 2. EL PALEODESIERTO DE BOTUCATÚ

La estabilidad tectónica de la Cuenca Paraná durante el Jurásico Tardío, sumada a una subsidencia casi nula o nula y al proceso de aridificación, propició el desarrollo del Paleodesierto de Botucatu (Almeida, 1953; ver Fig. I-4), aflorante principalmente en el centro-sur de Brasil y norte de Uruguay. A inicios del Cretácico, esta estabilidad se vio interrumpida por la fragmentación del Gondwana Occidental y la apertura del Océano Atlántico (e.g. Conceição *et al*., 1988), iniciándose paulatinamente los procesos de

enfriamiento que llevarían posteriormente al deterioro climático del Cenozoico (Frakes, 1979).

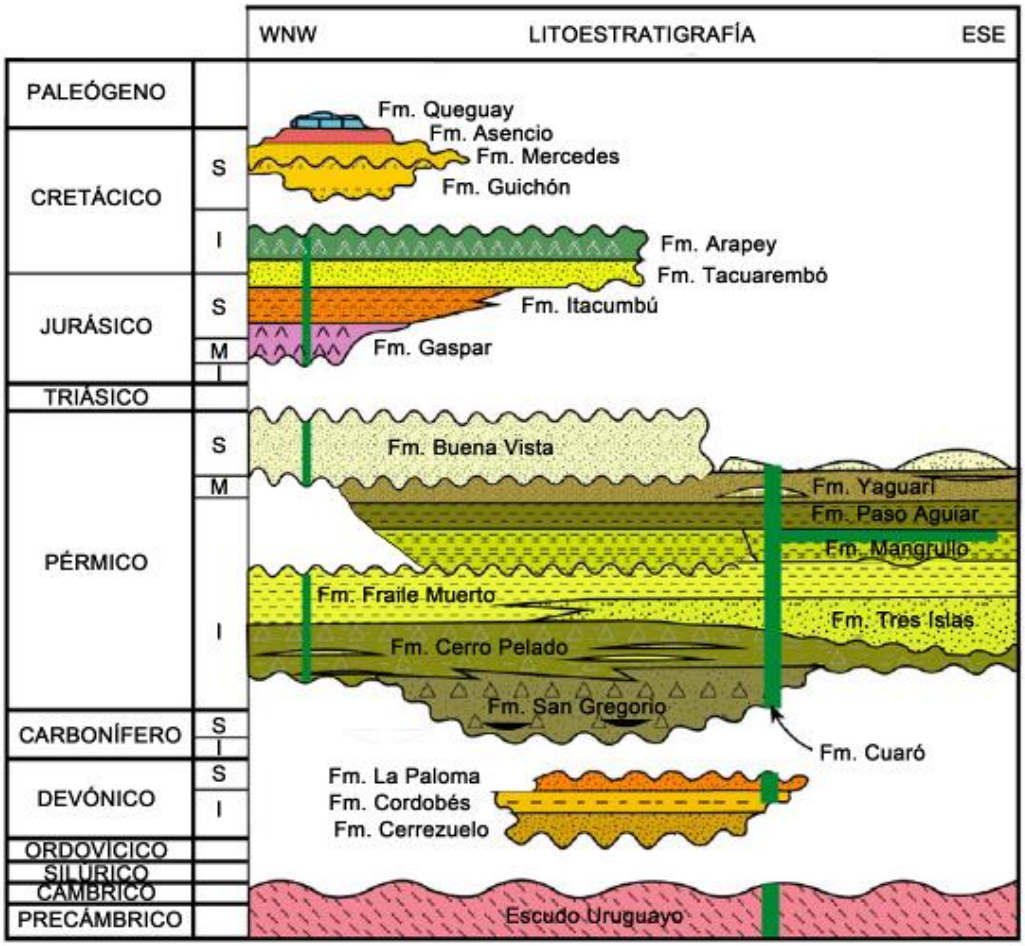



**Figura I-3**. Columna litoestratigráfica de la Cuenca Norte. Modificado de de Santa Ana *et al*. (2006b).

Litoestratigráficamente (Fig. I-5), los depósitos de este gran paleoerg incluyen a las formaciones Guará y Botucatu, en Brasil; Solari, en Argentina; Misiones, en Paraguay; y Twyfelfontein, en Namibia (e.g. Sprechmann *et al*., 1981; Lavina *et al*., 1985; França *et al*., 1995; Scherer *et al*., 2006; Perea *et al*., 2009; Soto, 2014). Recientemente, se ha reconocido que las Lomadas de Otumpa, en Santiago del Estero y el Chaco, representarían el límite SO del paleoerg (Peri *et al*., 2016; Fig. I-4).

En todos los casos, estas areniscas fueron cubiertas por derrames de lavas que conformaron potentes coladas basálticas denominadas como formaciones Serra Geral (Brasil), Curuzú Cuatiá (Argentina), Alto Paraná (Paraguay) y Awahab (Namibia).

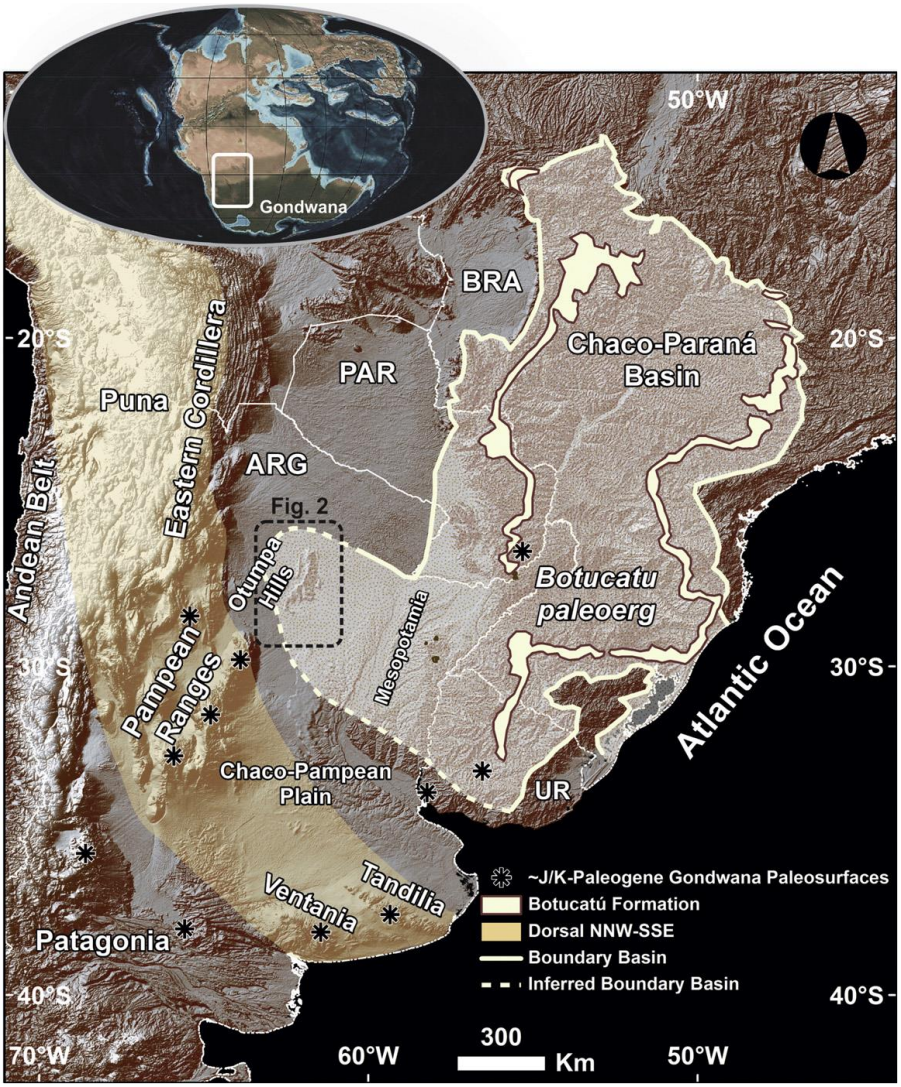



**Figura I-4.** Distribución del paleodesierto de Botucatú. Tomado de Peri *et al*. (2016).

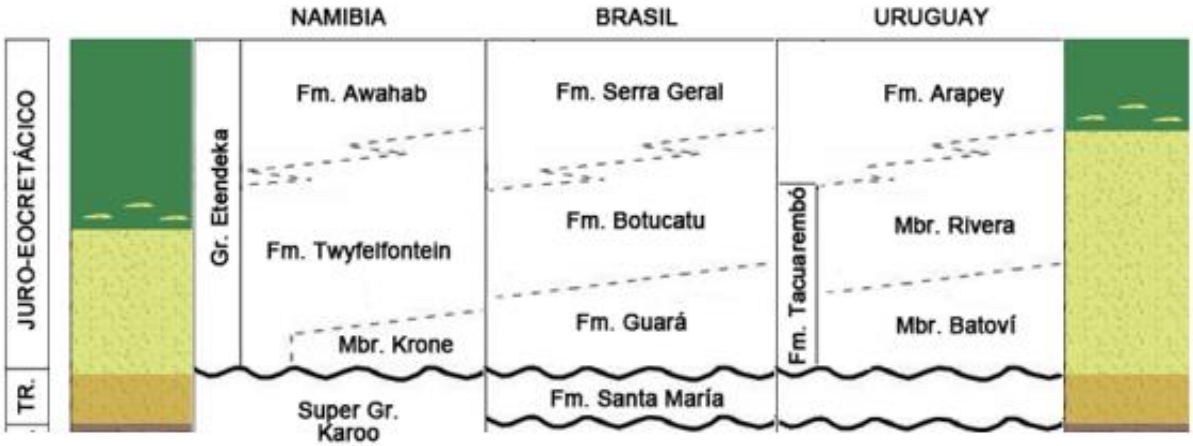



**Figura I-5**. Correlación entre unidades litoestratigráficas mesozoicas en Namibia, Brasil y Uruguay.

# 3. LA TECTOSECUENCIA JURO-EOCRETÁCICA

## 3.1. Formación Gaspar

La tecto-secuencia Juro-Eocretácica se inicia con los derrames basálticos de la Formación Gaspar, definida por de Santa Ana & Veroslavsky (2004). Estos basaltos, inicialmente considerados como diabasas (Ucha & de Santa Ana, 1990), se restringen a la porción NO de la Cuenca Norte, y se desarrollan exclusivamente en subsuelo (pozo Gaspar), donde alcanzan una potencia de 147 metros. La unidad fue datada en 165±8 Ma (Bathoniense) por el método K/Ar (de Santa Ana, 2004), por lo que corresponderían a los primeros esfuerzos extensionales que operaron en la cuenca.

## 3.2. Formación Itacumbú

Suprayaciendo a la Formación Gaspar, y en discordancia sobre la Formación Buena Vista, se desarrollan las areniscas de la Formación Itacumbú, también definida por de Santa Ana & Veroslavsky (2004), originalmente incluidas en la Formación Tacuarembó (Padula & Mingramm, 1968). Sólo fue reconocida en subsuelo, pero su distribución está más extendida que la unidad anterior, ya que fue atravesada por los pozos Gaspar, Belén, Itacumbú, Yacaré, Pelado y Artigas.

Según de Santa Ana & Veroslavsky 2004), se trata de una sucesión de estratos de areniscas sublíticas y arcósicas, muy micáceas, grises, naranjas y marrones, a las que se intercalan estratos pelíticos y, ocasionales niveles arcillosos, margosos y carbonáticos. Su potencia máxima es de 248 metros (pozo Gaspar). Estos constituyen los primeros depósitos de la tectosecuencia, que comenzaron a rellenar los espacios de acomodación generados por la tectónica extensional. Son interpretados como de origen fluvial y localmente eólico.

## 3.3. Formación Tacuarembó

En concordancia sobre la Formación Itacumbú se apoyan las areniscas de la Formación Tacuarembó (Bossi, 1966; Fig. I-6), que constituyen los registros uruguayos

del extenso Paleodesierto de Botucatú. Esta unidad se describe en detalle en la siguiente sección.

### 3.4. Formaciones Arapey y Cuaró

La tectosecuencia culmina con los derrames basálticos de la Formación Arapey, producto de la fragmentación de Gondwana. Se trata de basaltos toleíticos, que se disponen en coladas superpuestas, y que hacen parte de la extensa Provincia Magmática Paraná-Etendeka (Peate, 1997). Su mayor espesor, cercano a 1.000 metros, se registra en la ciudad de Salto. La unidad incluye localmente niveles de areniscas de intertrap de escasa potencia, que se observan tanto en pozo como en afloramientos (e.g. región de Pepe Núñez-Quintana; Soto, 2014).

La Formación Arapey ha sido datada por Féraud *et al*. (1999) en 132 Ma (Hauteriviense) por el método Ar/Ar, dataciones que coinciden con las de Renne *et al*. (1992) y Thiede & Vasconcelhos (2010) para Brasil.

Preciozzi *et al*. (1985) separaron, tal vez innecesariamente, el magmatismo hipoabisal (diques y diques capa) bajo la denominación de Formación Cuaró. Estos diques recortan todas las unidades paleozoicas y juro-eocretácicas.

## 4. LA FORMACIÓN TACUAREMBÓ

La Formación Tacuarembó aflora en los departamentos de Tacuarembó y Rivera, mayormente en una estrecha franja de unos 120 km de largo, con una dirección N-S (Fig. I-6), y localmente en altos estructurales (Artigas, Paguero, Pepe Núñez). En subsuelo se extiende hacia el O por debajo de los derrames basálticos de la Formación Arapey, aumentando de espesor (Fig. I-7) hasta alcanzar una potencia de 450 metros (pozo Pelado), aunque cabe la posibilidad de que la misma esté sobreestimada.

Bossi *et al*. (1975) dividieron la unidad en dos miembros, inferior y superior, que fueron denominados formalmente por Perea *et al*. (2009) como Miembro Batoví y

Miembro Rivera, respectivamente (ver Capítulo XII para una discusión de otras propuestas litoestratigráficas).

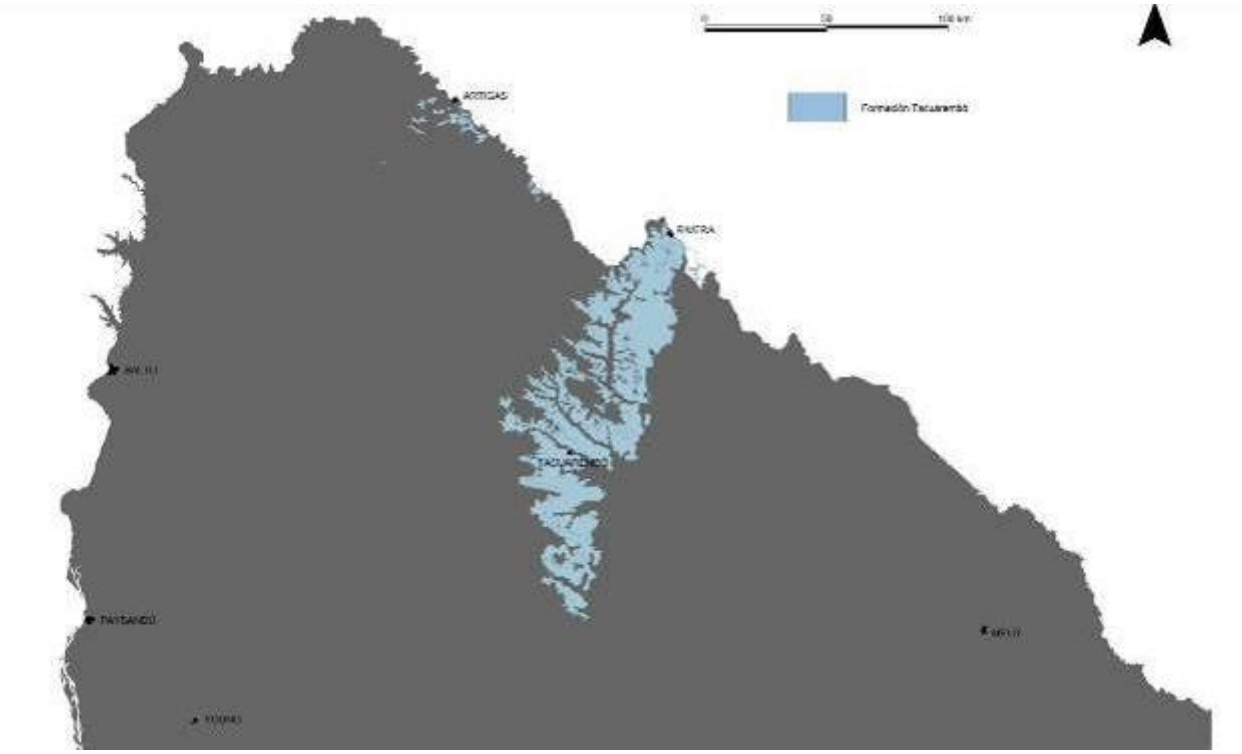



**Figura I-6**. Distribución en superficie de la Formación Tacuarembó en el sentido de Bossi (1966).

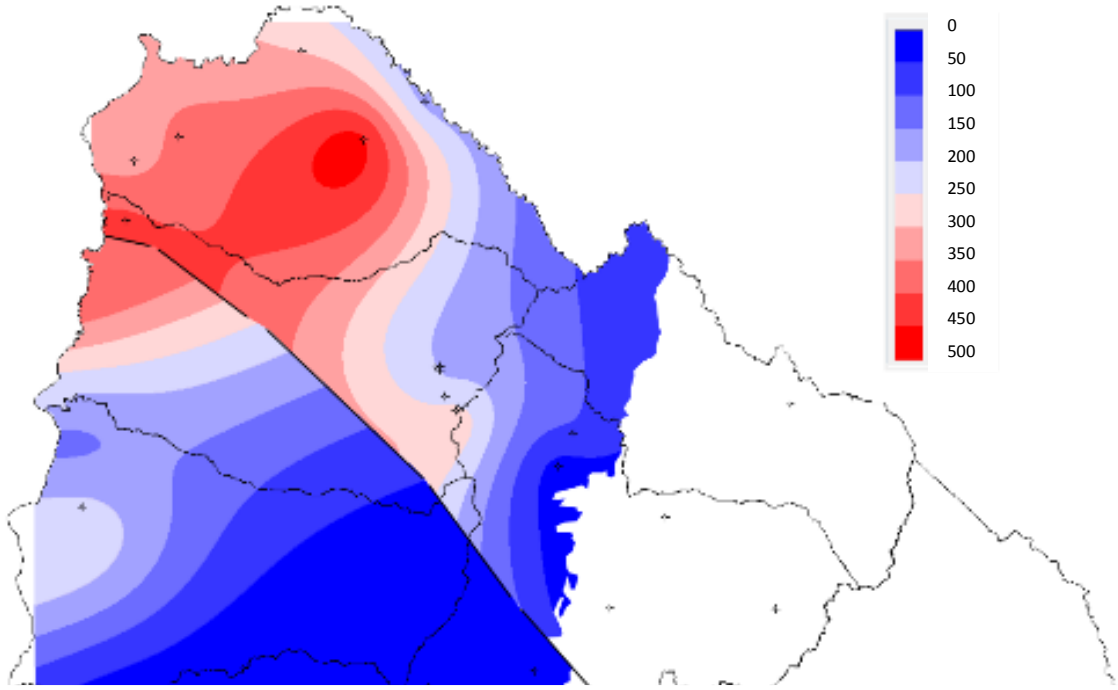



**Figura I-7**. Mapa de isópacas de la Formación Tacuarembó. Espesores en m. Tomado de Soto (2014).

La mayor parte de la unidad, en extensión y espesor, corresponde al Miembro Batoví. Dicho miembro comprende, según varios autores (de Santa Ana & Veroslavsky, 2004; Perea *et al*., 2009), areniscas finas a medias (localmente muy finas o gruesas), cuarzosas (localmente subarcósicas), de tonalidades blanquecinas, bermejas y verdosas, apareciendo puntualmente algunas coloraciones violáceas. Los granos son subangulosos a muy redondeados, con selección regular a muy buena. De haber matriz, no supera el 15% (se trataría pues de arenitas), siendo su composición esmectítica.

Estas areniscas presentan estructuras sedimentarias cruzadas y horizontales de variados tipos: tabular planar, tabular tangencial y en artesas, de pequeño a gran porte, con láminas con ángulos de inclinación pequeños a alto; laminación y estratificación horizontal plano paralela a suavemente ondulada, a veces con láminas que muestran una ordenación granocreciente y granodecreciente y estructuras de canal con intraclastos. Las pelitas presentan, en general, tonalidades más vivas (rojizas, violáceas y verdosas), macizas y laminadas, en ocasiones con estratificación deformada y grietas.

En cambio, hacia el tope de la unidad (Miembro Rivera) aparecen areniscas finas a medias, cuarzo-feldespáticas, de color rojizo a rojo-amarronado, con buena a muy buena selección, con estratificación cruzada de gran porte y de alto ángulo, principalmente de tipo tabular planar a tangencial en la base (internamente mostrando estructuras de flujo y caída de granos), en *sets* que lateralmente se asocian a areniscas con estratificación horizontal plano-paralela y cruzadas de menor ángulo (de Santa Ana & Veroslavsky, 2004; Perea *et al*., 2009).

De un modo general, las asociaciones de facies descritas para la Formación Tacuarembó han sido descritas como pertenecientes a tres grandes conjuntos genéticos: facies fluviales, facies fluvio-lacustres y facies eólicas (Perea *et al*., 2009; Fig. I-8).

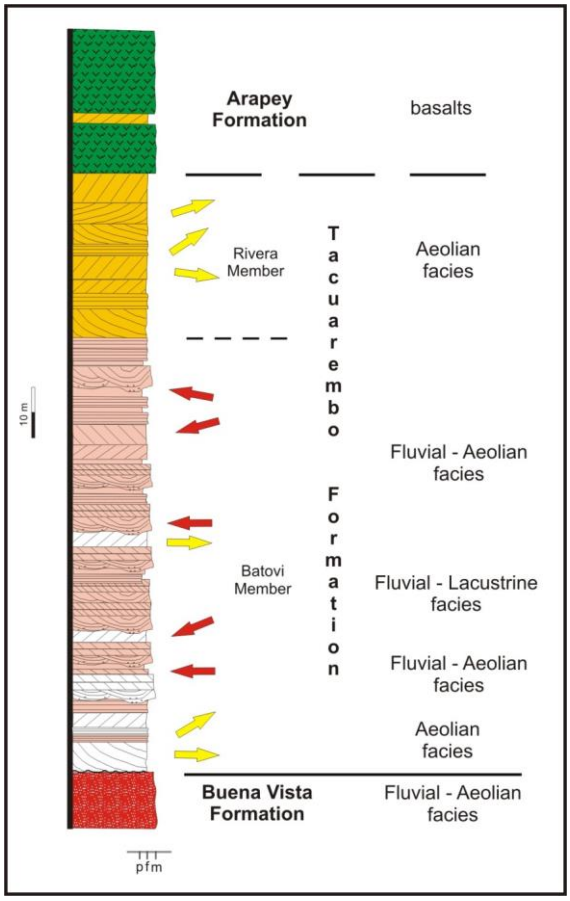



**Figura I-8.** Perfil esquemático de la Formación Tacuarembó. Tomado de Perea *et al*. (2009).

## 5. MARCO PALEONTOLÓGICO

La percepción sobre el contenido fosilífero de la Formación Tacuarembó varía según los autores. En efecto, Bossi *et al*. (1975: p. 15) consideran, quizás algo exageradamente, que "este miembro es extremadamente rico en fósiles"; Bossi & Navarro (1991: p. 651) expresan que "los fósiles hasta el presente reconocidos son muy abundantes"; según Da Silva (1990: p. 27) la unidad "es muy rica en fósiles". Para Perea & Martínez (2004: p. 105), en cambio, "la Formación Tacuarembó no se caracteriza por la abundancia de fósiles, pero los que aporta siempre resultan particulares y llamativos".

Hasta el momento, los fósiles de cuerpo se conocen esencialmente para la base del Miembro Batoví, e incluyen tanto invertebrados como vertebrados (Fig. I-9). Entre los primeros, se encuentran ostrácodos, gasterópodos, concostráceos y tres especies de

bivalvos (Falconer, 1937; Sprechmann *et al*., 1981; Herbst *et al*., 1985; Da Silva, 1990; Martínez & Figueiras, 1991; Martínez *et al*., 1993; Shen *et al*., 2004).

Entre los segundos, cuyo conocimiento ha avanzado de manera sustancial en los últimos años a raíz de investigaciones del grupo de trabajo integrado por el autor de esta tesis, se incluyen fósiles de cuerpo de tiburones, holósteos, dipnoos, celacantos, tortugas, crocodiliformes y dinosaurios terópodos (Walther, 1933; Mones, 1980; Perea *et al*., 2001, 2003; Perea & Martínez, 2004; Soto & Perea, 2008; Perea *et al*., 2008, 2009; Soto & Perea, 2010; Fortier *et al*., 2011; Soto *et al*., 2012a, 2012b; Perea *et al*., 2014), así como icnitas de dinosaurios ornitópodos, terópodos y, fundamentalmente, saurópodos (Mesa & Perea, 2015).

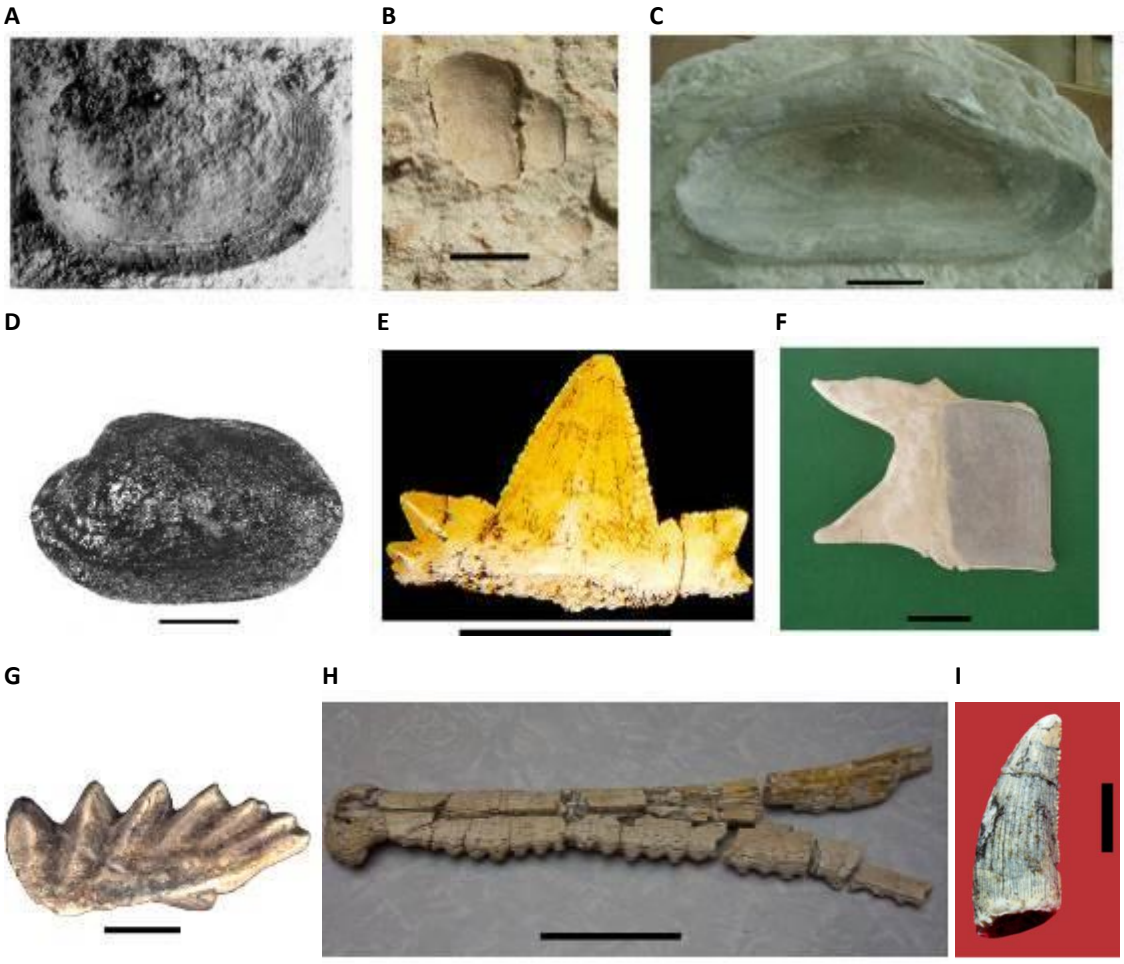



**Figura I-9**. Selección de fósiles representativos de la Formación Tacuarembó. **A-D**, invertebrados. **A**, valva del concostráceo *Orthestheria* (*Migransia*) *ferrandoi*. **B**, molde de gasterópodo indeterminado. **C**, valva del bivalvo *Tacuaremboia caorsii*. **D**, valva del bivalvo *Diplodon dasilvai*. **E-I**, vertebrados. **E**, corona dentaria del tiburón *Priohybodus arambourgi*. **F**, escama ganoide. **G**, placa dentaria del dipnoo *Arganodus tiguidiensis*. **H**, porción rostral craneana del crocodiliforme *Meridiosaurus vallisparadisi*. **I**, corona dentaria de terópodo ceratosáurido. Escala = 1 cm (B, D-G, I) y 5 cm (C, H). Tomado de Shen *et al*. (2004), Martínez & Figueiras (1991) y fotografías de D. Perea y el autor.

Se realizará una breve síntesis histórica de los hallazgos de restos de vertebrados. El primer vertebrado conocido para la unidad (de hecho el primer fósil) fue reportado por Walther (1932, 1933); se trata de un pez ganoide que el autor dudó en referir a *Lepidotes*[1] o *Semionotus*, conocido en la comunidad paleontológica uruguaya como el "pez de Walther". Tras un intervalo de casi cincuenta años sin que se reportaran nuevos hallazgos, Mones (1980) describió una nueva especie de crocodiliforme: *Meridiosaurus vallisparadisi*. Sprechmann *et al*. (1981) y Da Silva (1990) amplían la lista de taxones registrados, efectuando además consideraciones sedimentológicas y tafonómicas.

Nuevamente hay un intervalo sin novedades hasta los importantes descubrimientos de principios del siglo XXI (Perea *et al*., 2001, 2003), incluyendo el reconocimiento de la presencia del género *Priohybodus*, tiburón dulceacuícuola de distribución intercontinental que permitió ajustar la edad de la Formación Tacuarembó por primera vez en base a argumentos bioestratigráficos. Soto (2004) efectuó una revisión de gran parte de los materiales conocidos, dando a conocer algunos taxones por primera vez, como el pez pulmonado *Asiatoceratodus tiguidiensis*.

En los años siguientes se asiste al reconocimiento de varios taxones, destacando terópodos ceratosáuridos y dipnoos, estos últimos a nivel específico (Soto & Perea, 2008, 2010). Un importante trabajo de síntesis fue publicado por Perea *et al*. (2009), incluyendo no sólo fotografías de material hasta el momento inédito sino también la formalización de las subdivisiones litoestratigráficas de la Formación Tacuarembó. Dichos autores, al igual que Perea (2007), reconocieron además diferentes modos tafonómicos.

Soto (2010) realizó un estudio exhaustivo de los dientes de terópodos, reconociendo diferentes morfotipos y aplicando diversas herramientas de análisis multivariado. Mesa & Perea (2015) describieron huellas de saurópodos, terópodos y ornitópodos para la unidad, siendo las primeras y hasta el momento las únicas huellas de dinosaurios conocidas para Uruguay.

[1]En ese entonces, *Lepidotus*. La grafía fue enmendada por Wenz (1967).

## 6. FUNDAMENTACIÓN

Llegados a este punto, cabe hacerse la siguiente pregunta: ¿es necesaria otra revisión de los fósiles de cuerpo de vertebrados de la Formación Tacuarembó. La respuesta es que sí es necesaria, debido a las siguientes razones:

- materiales recientemente hallados en trabajos de campo, o bien descubiertos en colecciones (Colección de Vertebrados Fósiles de Facultad de Ciencias, Museo de Geociencias de Tacuarembó) ameritan su estudio en profundidad; algunos de estos restos están articulados y/o muy bien preservados.

- algunas asignaciones previas deben ser revisadas, caso del "pez de Walther", identificado como un semionótido (e.g. Wenz *in* Goñi & Hoffstetter, 1964) o semionotiforme (Arratia & Cione, 1996

- en lo que refiere de dientes de terópodos recientes trabajos indican que la textura submilimétrica del esmalte tiene significado filogenético (Hendrickx & Araújo, 2014; Hendrickx *et al*., 2015a).

- los últimos hallazgos publicados (Soto & Perea, 2008, 2010) deben ser considerados junto a los aún inéditos y puestos en un contexto regional.

Pero además debe tenerse en cuenta que existen numerosos puntos controversiales o pendientes de mayor precisión, que deben ser abordados de manera integral, entre ellos:

- correlación con otras unidades de Gondwana: existen propuestas de correlación con unidades del Jurásico y Cretácico de Brasil y África (e.g. formaciones Mugher Mudstone y Tendaguru; Soto & Perea, 2005; Perea *et al*., 2009; Soto, 2010), pero esta correlación debe someterse a prueba en el marco de un estudio exhaustivo de localidades de Gondwana y Laurasia;

- edad: si bien se ha avanzado desde la época en que no había elementos que permitieran precisar la edad de la Formación Tacuarembó dentro del intervalo Triásico

Tardío-Cretácico Temprano (e.g. Walther, 1932, 1933; Bossi *et al*., 1998)[2], considerándose actualmente como comprendida entre el Kimmeridgiense-Hauteriviense (Perea *et al*., 2001, 2009 y publicaciones posteriores), debe efectuarse un esfuerzo adicional para procurar acotar aún más la edad del Miembro Batoví;

- condiciones paleoambientales: según el autor de que se trate, existen diversas propuestas para el Miembro Batoví, considerándose cuerpos y cursos de agua efímeros en un ambiente desértico (e.g. Bossi, 1996) o bien grandes cuerpos y cursos de agua en un ambiente semi-árido (e.g. de Santa Ana & Veroslavsky, 2004; Perea *et al*., 2009);

- relaciones tróficas entre los diversos taxones: tema que nunca ha sido explorado con anterioridad;

- subdivisión litoestratigráfica: existen claramente dos posiciones, una que reconoce una única unidad de rango formacional (Formación Tacuarembó) dividida en dos miembros (Bossi *et al*., 1975; de Santa Ana & Veroslavsky, 2004; Perea *et al*., 2009; Fig. I-8), y otra que propone la división tripartita de la anterior, reconociéndose las formaciones Cuchilla Ombú, Tacuarembó *s. str*. y Rivera (e.g. Ferrando *et al*., 1987; Bossi & Navarro, 1991; Bossi *et al*., 1998). Se pretende contribuir con esta discusión.

Intentar responder al menos parte de estas interrogantes (aunque siempre habrá lugar para interpretaciones alternativas) es el ambicioso objetivo de esta tesis. Es importante destacar que parte de los resultados de esta tesis han sido recientemente publicados, en lo concerniente a hibodóntidos (Soto *et al*., 2012a; ver Anexo I-A), celacantos (Soto *et al*., 2012b; ver Anexo I-B), el "pez de Walther" (Soto, 2013; ver Anexo I-C) y tortugas (Perea *et al*., 2014; ver Anexo I-D). Asimismo, se encuentran en preparación sendos manuscritos sobre holósteos, dipnoos, crocodiliformes y terópodos.

[2]Aunque cabe destacar que ciertos autores (e.g. Mones & Figueiras, 1981) reconocieron tempranamente la importancia de las dataciones absolutas de la suprayacente Formación Arapey, que imponen una edad mínima Cretácico Temprano para la Formación Tacuarembó.

## 7. ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio (Fig. I-10) se ubica al norte del departamento de Tacuarembó. Es un rectángulo de 50 km de largo (E-O) por 30 km de ancho (N-S), por lo que cubre un área de 1.500 km$^2$. Las coordenadas de los vértices se listan en la Tabla I-A. Dentro de esta área se relevaron, durante la pasada década, numerosas localidades fosilíferas, a las que se accede desde las Rutas Nacionales N° 5 y 26, y otras rutas (e.g. Ruta N° 59) y caminos vecinales.

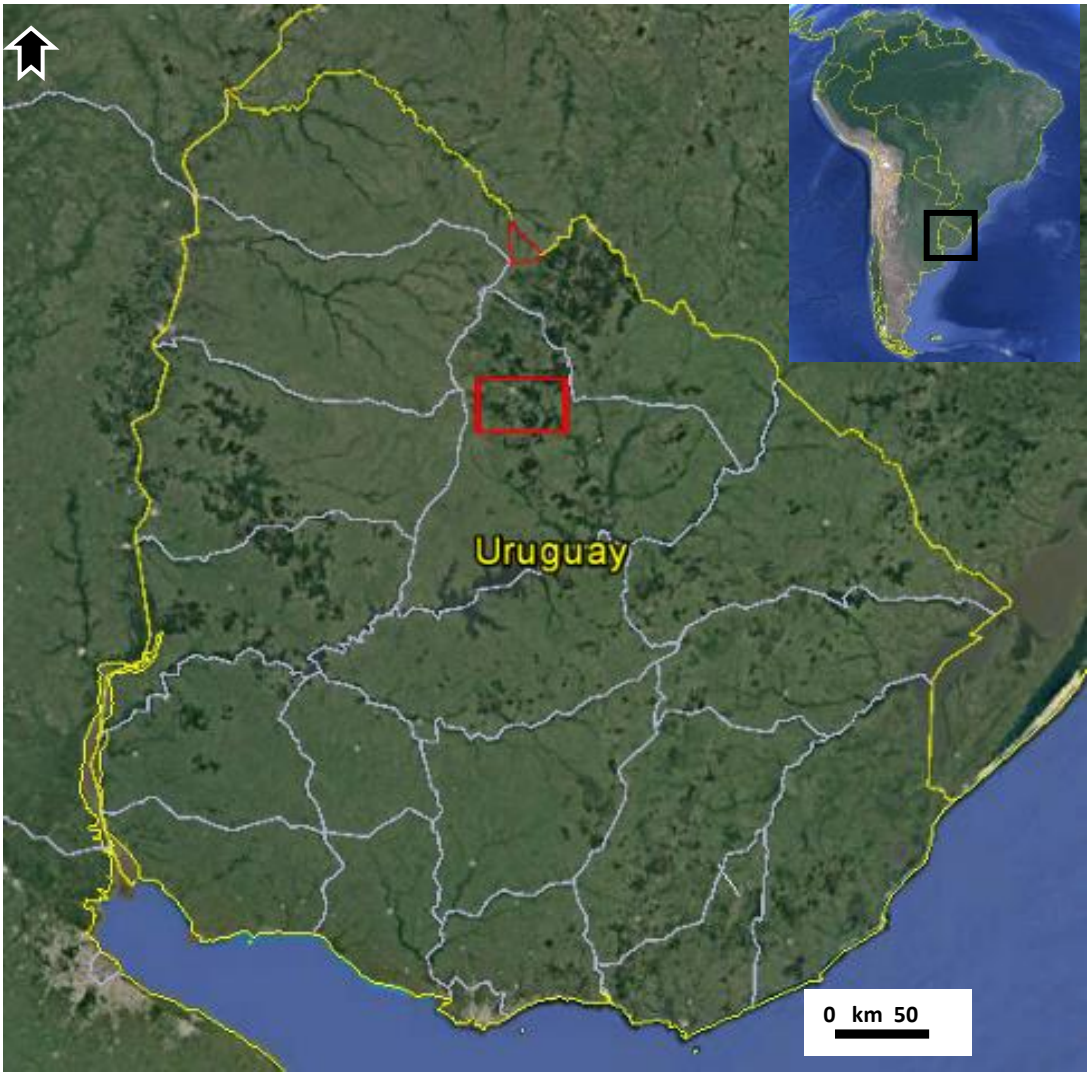



**Figura I-10**. Ubicación del área de estudio (recuadro rojo). Imagen tomada de Google Earth.

**Tabla I-A**. Coordenadas de los vértices del área de estudio.

| Vértice | Latitud | Longitud |
|---|---|---|
| NW | 31°39'43.76"S | 56°11'16.67"O |
| NE | 31°39'43.76"S | 55°40'33.15"O |
| SE | 31°55'53.48"S | 55°40'33.15"O |
| SW | 31°55'53.48"S | 56°11'16.67"O |

Geológicamente el área está dominada por afloramientos de la Formación Tacuarembó (Fig. I-11). Al O se encuentra el límite erosivo de las coladas basálticas de la Formación Arapey, y al E afloramientos de unidades pérmicas (principalmente las formaciones Buena Vista y Yaguarí). Al S y SE se desarrollan diques y diques capa cretácicos, intruyendo en unidades mesozoicas y paleozoicas. En relación a cursos de agua como los arroyos Tres Cruces, Tacuarembó Chico y Batoví existen depósitos cuaternarios (Fig. I-11).

Como puede apreciarse en la Fig. I-12, las principales localidades se concentran al O, SO, S y SE de la ciudad de Tacuarembó. El extremo E del área incluye una localidad (Cuchilla del Ombú) en la que no se hallaron fósiles de cuerpo de vertebrados, pero sí icnofósiles, estudiados detalladamente por Mesa (2012) y Mesa & Perea (2015).

## 8. ESTRUCTURA DE ESTA TESIS

En el Cap. II se listan los objetivos de esta tesis. En el Cap. III se detallan los materiales y métodos empleados para alcanzar dichos objetivos. Los resultados propiamente dichos abarcan los Caps. IV a XI. El Cap. IV describe las localidades estudiadas, haciendo énfasis en Cantera Bidegain. Los Caps. V, VI, VII, VIII, IX, X y XI se ocupan de los restos de hibodontiformes, ginglimodios, celacantos, dipnoos, tortugas, crocodiliformes y terópodos, respectivamente. Finalmente, en el Cap. XII se interpretan todos los resultados de forma integrada y se efectúan algunas consideraciones bioestratigráficas, biogeográficas, paleoecológicas, tafonómicas, paleoambientales y litoestratigráficas.

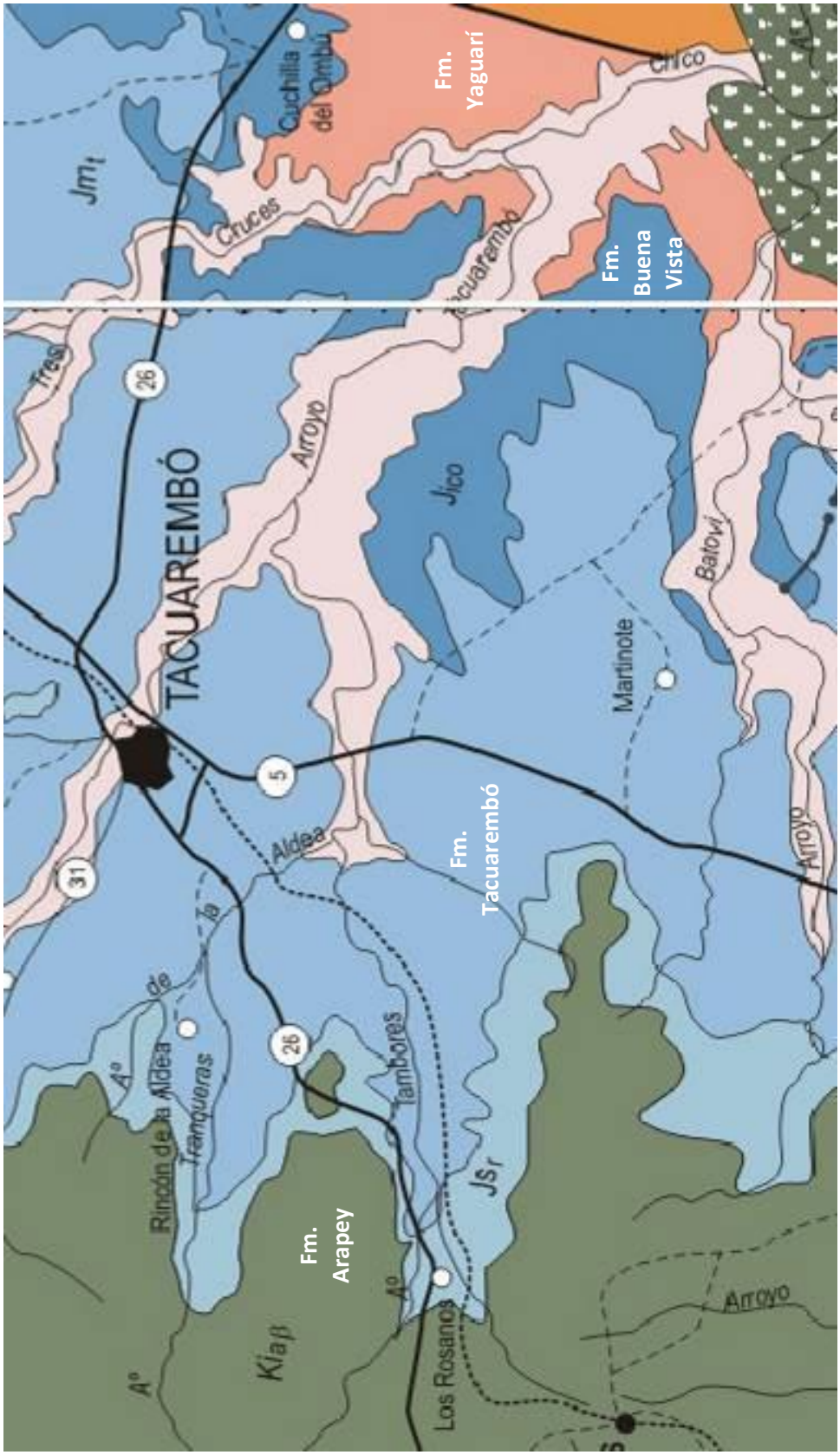



**Figura I-11.** Geología de superficie del área de estudio. En la localidad de Cuchilla del Ombú los afloramientos corresponden a la Formación Tacuarembó. Tomado de Bossi & Ferrando (2001).




**Figura I-12**. Detalle del área de estudio, con las principales localidades relevadas. Abreviaturas: CA, Cerro de la Aldea; CBa, Camino a Cantera Batoví; CBi, Cantera Bidegain; CO, Cuchilla del Ombú; CRG, Camino a Rincón de Giloca; LP, La Pedrera; LR1, Los Rosanos 1; LR2, Los Rosanos 2; M1, Martinote 1; M2, Martinote 2; PS, Paso Santander sobre el Arroyo Tranqueras; RT, Rincón de Tranqueras; T, '*Tacuaremboia*'. Imagen tomada de Google Earth.

# CAPÍTULO II
# OBJETIVOS

## 1. OBJETIVOS GENERALES

- Describir detalladamente y determinar taxonómicamente, al nivel menos inclusivo posible, fósiles de cuerpo de vertebrados recientemente descubiertos en la Formación Tacuarembó o bien conocidos con anterioridad pero incorrectamente asignados o no estudiados hasta el momento.

- Analizar las implicancias bioestratigráficas, biogeográficas y paleoambientales de dichos fósiles de cuerpo.

## 2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Describir nuevos dientes del tiburón *Priohybodus arambourgi*, estudiar su variabilidad en cuanto a número de cúspides, simetría, etc.

- Describir materiales inéditos de actinopterigios, así como redescribir el "pez de Walther" (Walther, 1932, 1933), testeando su asignación tradicional a Semionotiformes y procurando evaluar la diversidad taxonómica de integrantes de dicho clado presentes en la Formación Tacuarembó.

- Describir restos inéditos de peces pulmonados, procurando su asignación a nivel genérico o específico y comparar los mismos con otros materiales de Gondwana, así como previamente descritos para la Formación Tacuarembó (Soto & Perea, 2010).

- Describir materiales inéditos de celacantos, procurando su asignación a nivel genérico o específico, y comparar los mismos con otros restos de Gondwana.

- Describir restos inéditos de tortugas, procurando su asignación a nivel genérico o específico, y compararlos con otros materiales de Gondwana.

- Describir restos inéditos de crocodiliformes, y compararlos con materiales previamente descritos para la Formación Tacuarembó (Mones, 1980; Perea *et al*., 2009; Fortier *et al*., 2011).

- Describir restos inéditos de terópodos, procurando su asignación a nivel familiar, y compararlos con otros materiales de la Formación Tacuarembó (Perea *et al*., 2003; Soto & Perea, 2008; Perea *et al*., 2009; Soto, 2010) y de Gondwana.

- Realizar sendos análisis filogenéticos sobre los materiales de tiburones, ginglimodios, tortugas y crocodiliformes, de manera de testear las relaciones de los especímenes uruguayos.

- Analizar las implicancias bioestratigráficas de todos los materiales mencionados, a efectos de efectuar correlaciones firmes con otras unidades de Gondwana e incluso Laurasia, y en consecuencia intentar precisar la edad de la Formación Tacuarembó.

- Poner a prueba mediante análisis de agrupamiento (*cluster*) la similitud de la asociación de vertebrados de la Formación Tacuarembó con otras del Jurásico y Cretácico de Gondwana.

- Analizar las implicancias biogeográficas de los taxones identificados.

- Extraer inferencias paleoambientales de los taxones identificados, poniendo a prueba la hipótesis de un ambiente semi-árido con importantes cursos y cuerpos de agua para el Miembro Batoví de la Formación Tacuarembó.

- Explorar las relaciones tróficas entre los distintos taxones de la Formación Tacuarembó.

- Evaluar la significación de las diferencias existentes en la abundancia relativa y composición taxonómica de las asociaciones fosilíferas entre diferentes localidades de la unidad.

- Integrar la totalidad de los datos para evaluar la edad más probable del Miembro Batoví de la Formación Tacuarembó.

- Realizar sugerencias sobre la propuesta litoestratigráfica más operativa a ser adoptada a futuro por el equipo de trabajo.

# CAPÍTULO III
# MATERIALES Y MÉTODOS

## 1. MATERIALES

### 1. Ejemplares analizados

Para este trabajo se estudiaron, por un lado, restos fósiles recientemente descubiertos en diversas localidades de la Formación Tacuarembó, a saber: hibodóntidos, ginglimodios, celacantos, dipnoos, tortugas, crocodiliformes, terópodos. Por otro, se estudian materiales descritos en forma somera hace más de 80 años pero que requieren una redescripción a la luz de conocimientos actuales, como el "pez de Walther", o descubiertos años atrás pero nunca descritos (e.g. restos de celacantos y crocodiliformes de Los Rosanos).

A continuación se listan por taxón, y discriminando por localidad, los especímenes analizados durante este trabajo. No todos ellos son necesariamente descritos y figurados en los capítulos siguientes.

Las abreviaturas institucionales son las siguientes: **FC-DPV**, Colección Paleontológica de la Facultad de Ciencias (vertebrados), Montevideo. **MGT**, Museo de Geociencias de Tacuarembó, Tacuarembó. **MGU**, Museo Geominero del Uruguay, Dirección Nacional de Minería y Geología, Montevideo. Las abreviaturas s/n y n/d indican especímenes sin catalogar y especímenes catalogados pero cuyo número de catálogo no ha podido ser determinado, respectivamente.

*1.1. Hibodóntidos*

► Martinote: coronas dentarias (FC-DPV 903 a 909, 1002 a 1016, 1018, 1143, 1144, 1378 a 1392, 1394 a 1400, 1402, 1405, 1409, 1604, 1605, 1612, 1613, 1615 a 1624, 1657, 1658, 1660, lote 1663, 1688, 1903), dientes (FC-DPV 1401, 1609).

► Rincón de Tranqueras: 2 coronas dentarias (MGT-n/d).

FC-DPV 903 a 909, 1002 a 1016 y 1049 fueron figurados por Perea *et al*. (2001) y FC-DPV 1663 por Perea *et al*. (2009). Una corona dentaria del lote FC-DPV 1663 fue analizada al SEM para este trabajo. Los restantes materiales, excepto los de Rincón de Tranqueras, fueron publicados en Soto *et al*. (2012a) como parte de los resultados de esta tesis.

*1.2. Ginglymodi*

► Los Rosanos: escamas, incluyendo una *dorsal-ridge scale*, y fragmentos óseos (FC-DPV 585); 136 escamas (FC-DPV 586); escamas y fragmentos óseos (FC-DPV 587 a 589 y 591); radios (FC-DPV 590 y 593); escamas (FC-DPV 592 y 637); 57 escamas (FC-DPV 2699) [3]; escamas y fragmentos óseos sin catalogar.

► Cantera Bidegain: escamas y fragmentos óseos (lote 2698), suborbital (FC-DPV 2860).

► Paso Santander sobre el Arroyo Tranqueras: molde de exoesqueleto parcial posterior (MGU-119). De la misma localidad procede una escama (MGU-116).

► Martinote: ~700 dientes (lote FC-DPV 1718), dientes (FC-DPV 1107, 1267, lote 1661, 1680 y 1681), escamas sin catalogar.

► Cerro de la Aldea: escamas (lote MGT-1136).

► La Pedrera: fragmentos de exoesqueletos (FC-DPV 2989), calco de un molde de exoesqueleto parcial (MGT n/d).

► Camino al Basurero Municipal, a 1 km de Ruta 5: escama aserrada (FC-DPV 2706)

► Ruta Gutiérrez Ruiz camino al Iporá: escamas (FC-DPV 1105).

► Localidad incierta (Batoví 9ª sección, a 15 m de profundidad): dos fragmentos de exoesqueleto (MGT-1149).

► Localidad desconocida: cráneo y exoesqueleto parcial anterior (MGT-1156).

[3]Anteriormente catalogado como FC-DPV 629, pero ese número se ha restringido a los numerosos fragmentos óseos de celacanto que integraban el mismo lote.

MGU-119 fue figurado y muy brevemente descrito por Walther (1932, 1933). Sus relaciones fueron analizadas en forma preliminar por Soto (2013) como parte de los resultados de esta tesis. MGT-1149 fue figurado, pero no descrito, por Perea (2008). Los dientes de Martinote fueron listados por Soto (2004).

Un diente del lote FC-DPV 1661 fue analizado al SEM y figurado por Perea *et al*. (2009), pero aquí se agregan micrografías inéditas del mismo espécimen. La escama completa MGT n/d fue figurada por Perea *et al*. (2009), pero aquí se la figura también en otras vistas. Escamas de los lotes FC-DPV 586 y 2698, así como otras no catalogadas de Martinote, fueron examinadas al SEM para este trabajo. Los restantes materiales son inéditos. Los más diagnósticos (e.g. MGU-119 y MGT-1156) serán publicados como parte de los resultados de esta tesis (Soto, López-Arbarello & Perea, en prep.).

*1.3. Dipnoi*

► La Pedrera: fragmentos de placas dentarias (FC-DPV 559, FC-DPV 560, FC-DPV-1162).

► Martinote: placa dentaria (FC-DPV 1720).

► Los Rosanos: placa dentaria (MGT-644).

► Cantera Bidegain: placas dentarias (MGT-1145, MGT-1166, MGT-1167A, MGT-1167B, MGT-1170, MGT-1171).

MGT-644 fue figurado por Da Silva (1990) y Soto & Perea (2010), FC-DPV 1162 por Perea *et al*. (2009) y FC-DPV 1720 por Soto & Perea (2010). FC-DPV 559 y 560 fueron mencionados por Soto & Perea (2010). Los materiales de Cantera Bidegain son inéditos y serán publicados como parte de los resultados de esta tesis (Soto & Perea, en prep.).

*1.4. Actinistia*

► Martinote: pterigoides (FC-DPV 2603).

► Cantera Batoví: opérculo (FC-DPV 2604).

► Los Rosanos: numerosos fragmentos de huesos craneales y postcraneales (lote FC-DPV 629), fragmento óseo (FC-DPV 2937).

► Cantera Bidegain: pequeño basiesfenoides y parte de los parietales posteriores (MGT-1090), basiesfenoides (MGT-1137); huesos del paladar y mandíbula (lote MGT-1168); dentario (MGT n/d); opérculo (MGT-1203); placa gular (FC-DPV 2701).

► Cerro de la Aldea: fragmento óseo (parte del lote FC-DPV 1136).

MGT-1090, MGT-1137, FC-DPV 2603, FC-DPV 2604, así como algunos de los materiales de los lotes FC-DPV 629 y MGT-1168 fueron publicados por Soto *et al*. (2012b) como parte de los resultados de esta tesis. El resto de los materiales son inéditos.

*1.5. Testudines*

► Camino a Rincón de Giloca: placas costales, placa neural, fragmentos de placas y molde externo incompleto de carapacho (MGT-1185).

► '*Tacuaremboia*': placa costal (FC-PDV 2153); placas costales, escápula, placa suprapigal, hipo/hioplastrón y fragmentos de placas (FC-DPV 2615); fragmentos de placas (FC-DPV 2705).

► Martinote: fragmento de placa costal (FC-DPV 1717).

Todos los materiales son inéditos, excepto FC-DPV 1717, descrito y figurado por Soto (2004). Fragmentos de FC-DPV 2153, 2615 y MGT-1185 fueron examinados al SEM para este trabajo. MGT-1185 fue descrito por Perea *et al*. (2014) como parte de los resultados de esta tesis.

*1.6. Crocodyliformes*

► Los Rosanos: porción craneana rostral, fragmento de dentario y un osteodermo (FC-DPV 2322), fragmento de cráneo (FC-DPV 2602), dientes (parte del lote FC-DPV 1719).

► Martinote: coronas dentarias (parte del lote FC-DPV 1719, FC-DPV 1266, FC-DPV 1659, lote FC-DPV 1662, FC-DPV 1684, lote FC-DPV 2840, FC-DPV 2856, FC-DPV 2857).

► '*Tacuaremboia*': diente (FC-DPV 2837), osteodermo (FC-DPV 1957).

► Cantera Bidegain: corona dentaria (FC-DPV 2756).

Todos los materiales son inéditos excepto los dientes del lote FC-DPV 1718, mencionados por Soto (2004), y FC-DPV 2322, descrito por Mones (1980) bajo el número 27.II.78.1 SPV-FHC y redescrito por Fortier *et al*. (2011).

Uno de los dientes fue examinado al SEM y publicado por Perea *et al*. (2009), pero aquí se agregan microfotografías inéditas del mismo espécimen.

*1.7. Theropoda*

► Cantera Bidegain: dientes (MGT-1139, MGT-1184, MGT-1204, MGT-1214, FC-DPV 2343, FC-DPV 2971, FC-DPV 2972).

► Cerro de la Aldea: diente (FC-DPV 2975).

► Los Rosanos: corona dentaria (MGT-142).

► Martinote: fragmento de corona dentaria (FC-DPV 1951).

MGT-142 fue descrito por Perea *et al*. (2003) y redescrito por Soto (2010). FC-DPV 1951 fue descrito por Soto (2010). Fragmentos de esmalte de algunos de los restos fueron analizados al SEM. Todos los materiales son inéditos y serán publicados como parte de los resultados de esta tesis (Soto & Perea, en prep.).

## 2. MÉTODOS

### 2.1. Técnicas de extracción de fósiles

Las técnicas de extracción se adaptaron a las características sedimentológicas de cada localidad. En caso de areniscas muy tenaces (e.g. localidad '*Tacuaremboia*') se trabajó con maceta, cincel, taladro y sierra circular (Fig. III-1). Los bloques de areniscas colectados fueron trasladados al laboratorio para su preparación definitiva.



**Figura III-1**. Trabajo en las areniscas tenaces de la localidad '*Tacuaremboia*'. Gentileza D. Perea.

En localidades con areniscas relativamente friables (e.g. Cantera Bidegain) y moderadamente consolidadas (e.g. Martinote), se realizó extracción *in situ* de algunos fósiles, pero también se removieron bloques con maceta y cincel para la extracción de los fósiles en el laboratorio.

Durante algunos años se llevó a cabo con éxito sobre materiales de Martinote la técnica de *screenwashing* (Perea *et al*., 2001), consistente en calentar las muestra de arenisca a temperatura moderada en un horno eléctrico, para luego sumergirlas en agua. El choque térmico producto del contraste de temperaturas favorece la disgregación de la arenisca, facilitando su posterior tamizado. Los tamices de malla más abierta recuperaban dientes de terópodos y escamas ganoides (Fig. III-2), mientras que los de malla más cerrada concentraban dientes de peces ginglimodios.

Recientemente se ha implementado la técnica de tamizar en seco en el laboratorio muestras de sedimento colectadas en Cantera Bidegain, con resultados promisorios.



**Figura III-2**. Tamices empleados y ejemplo de los fósiles recobrados en el tamiz superior. La flecha indica un diente de terópodo.

## 2.2. Técnicas de estudio de fósiles

### *2.2.1. Mediciones y toma de fotografías*

Las mediciones de los diferentes especímenes fueron realizadas, en la mayoría de los casos, con un calibre digital Mitutoyo. Se tomaron fotografías con cámaras Nikon de distintos modelos (e.g. Coolpix S32).

Para pequeñas estructuras (e.g. dentículos de dientes de terópodos) se tomaron fotografías y se realizaron mediciones en lupa binocular Nikon SMZ 800, equipada con cámara Nikon DS-Fi1.

### *2.2.2. Microscopio electrónico de barrido (MEB)*

Algunos ejemplares (e.g. dientes de tiburones, ginglimodios, crocodiliformes y terópodos; escamas de ginglimodios; placas de tortugas) fueron analizados mediante el microscopio electrónico JEOL JSM-5900 LV, propiedad de la Facultad de Ciencias. Los

ejemplares fueron metalizados previo a su observación al MEB, operado por el Dr. Alejandro Márquez.

### *2.2.3. Tomografía computada*

Un fósil de tortuga fue analizado mediante un tomógrafo médico Siemens Somatom (Fig. III-5), propiedad del Hospital de Clínicas Dr. Manuel Quintela. Se planea a futuro realizar el mismo procedimiento con un fósil articulado de ginglimodio.

### *2.2.4. Análisis multivariados*

Específicamente en el caso de los dientes de terópodos, se realizaron dos tipos de análisis multivariados: análisis discriminante, ya empleado por Soto (2010) y, por primera vez para la Formación Tacuarembó, análisis de agrupamiento (*cluster*) de tipo jerárquico, a diferencia del no jerárquico (análisis de agrupamiento de K-medias usado por Soto (2010). Ambos análisis fueron corridos en el software PAST (Hammer *et al*., 2001), en su versión 3.1.

El análisis discriminante es usualmente empleado para determinar qué variables son las que mejor explican la separación de grupos predeterminados, así como para asignar casos aislados a alguno de dichos grupos. Esta poderosa técnica ha sido utilizada en tiempos recientes sobre bases de datos de dientes de terópodos (e.g. Smith *et al*., 2005; Soto, 2010; Hendrickx *et al*., 2015b).

Para los análisis de agrupamiento se empleó el algoritmo UPGMA (*unweighted pair-group method with arithmeritc mean*), recientemente utilizado con éxito para analizar grandes matrices con datos de dinosaurios (Holtz *et al*., 2004), con dos medidas de distancia: la distancia Euclídea (la opción por defecto, muy empleada) y la distancia de Mahalanobis, que a diferencia de la anterior no se ve afectada por las magnitudes.

### *2.2.5. Análisis filogenéticos*

En varios capítulos se recurre a la sistemática filogenética para reconstruir hipótesis de relaciones entre diferentes taxones. Sólo se toman en cuenta grupos monofiléticos

(aquellos compuestos por todos los descendientes de un ancestro común), sustentados por caracteres derivados compartidos (sinapomorfías).

Se empleó el software TNT (Goloboff *et al*., 2008a, 2009b) para examinar las relaciones filogenéticas de hibodontiformes, ginglimodios (tres análisis diferentes), tortugas y crocodiliformes. La mayoría de los caracteres fueron considerados desordenados, excepto en los casos que se detallan en los capítulos correspondientes.

En el caso de los hibodontiformes, el pequeño tamaño de la matriz permitió emplear la opción *Implicit enumeration*. En el resto de los análisis se realizó una búsqueda heurística de los árboles más parsimoniosos (MTPs) mediante la opción *Traditional Search*, empleándose el algoritmo TBR (*tree bisection-reconnection*) para perturbar los árboles de Wagner, realizándose 1000 replicaciones y guardando 10 árboles tras cada replicación. En caso de *overflow*, se realizó una segunda ronda de búsqueda (nuevamente empleando el algoritmo TBR) sobre los árboles guardados en la memoria RAM, de manera de garantizar que efectivamente se obtiene la totalidad de los MPTs.

En cada análisis se brindan los árboles de consenso estricto, en el que aparecen solamente los clados soportados en todos los MPTs, y los árboles de consenso por mayorías, donde se recobran sólo los clados que aparecen en al menos el 50% de los MPTs. Se calculó el índice de consistencia (CI) y el índice de retención (RI) mediante el script stats.exe. Como medida del soporte de los nodos se empleó el soporte Bremer con el script bremer.exe, reteniéndose árboles hasta 10 pasos más largos que los MPTs. Asimismo, se realizó un remuestreo Bootstrap estándar mediante 1000 réplicas.

Finalmente, se generaron listas de sinapomorfías para algunos clados de interés. La Tabla III-A reúne las características de las matrices empleadas, y los principales resultados obtenidos.

En ciertos casos, para estabilizar la taxonomía, se proveen definiciones filogenéticas (o se redefinen definiciones previas) siguiendo la metodología *node-stem triplet* (NST) de Sereno (1999a). La misma consiste en definir un taxón basado en el nodo, o *node-based taxon* (e.g. “la especie B, la especie C, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes”; Fig. III-3), que abarca a su vez dos (o eventualmente más) taxones

basados en la rama, o *stem-based taxon* (e.g. "todos los taxones más estrechamente emparentados con la especie B que con la especie C"; Fig. III-3). Sereno (1999a) comenta sobre cuatro criterios que permiten posicionar a un NST: sobreviviencia, diversidad, morfología y tradición.

**Tabla III-A**. Datos de las matrices empleadas en este trabajo, y principales resultados de los análisis filogenéticos.

| | Taxones | Caracteres | Matriz basada en | MPT | Largo | CI | RI |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Hibodontiformes** | 10 | 17 | Este trabajo | 1 | 19 | 0,95 | 0,95 |
| **Ginglimodios 1** | 40 | 93 | López-Arbarello & Wencker (2016) | 24 | 334 | 0,40 | 0,71 |
| **Ginglimodios 2** | 40 | 93 | | 66 | 334 | 0,40 | 0,71 |
| **Tortuga** | 102 | 241 | Sterli & De la Fuente (2013) | 240 | 904 | 0,34 | 0,76 |
| **Crocodiliformes** | 62 | 264 | Fortier *et al*. (2011) | 2 | 916 | 0,35 | 0,71 |

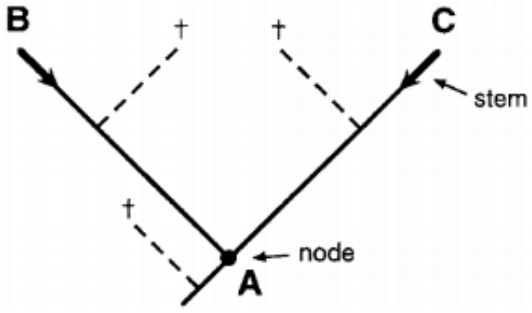



**Figura III-3**. Representación esquemática de un *node-stem triplet*. El taxón A está basado en el nodo, y los taxones B y C en la rama. Siempre se cumple que A = B + C aunque se añadan taxones (líneas punteadas). Tomado de Sereno (1999a).

### *2.2.6. Análisis biogeográficos*

Numerosas técnicas se han aplicado para realizar estudios biogeográficos en faunas mesozoicas, como ser análisis de similitud fenética (Shubin & Sues, 1991; Holtz *et al*., 2004), biogeografía de islas (e.g. Russell, 1993), análisis de parsimonia de endemismos (Le Loeuff, 1991), biogeografía vicariante (e.g. Sereno, 1999b) y biogeografía cladística (Upchurch *et al*., 2002), etc. Todas ellas tienen ventajas y desventajas, pero aquí se decidió seguir la primera de ellas, que ha sido ampliamente utilizada en otros grupos.

Se realizaron dos análisis: uno exclusivamente con taxones de dinosaurios, modificando la matriz analizada por Holtz *et al*. (2004), y otro, especialmente desarrollado para este tesis, basado en numerosos grupos de peces e incluyendo varias unidades de Sudamérica y África.

Para obtener los dendrogramas, se realizó un análisis de agrupamiento mediante el algoritmo UPGMA sobre la matriz de presencia-ausencia, empleándose la distancia de Dice, que enfatiza las presencias compartidas y no está influenciada por las ausencias compartidas. Se asume que un taxón que está ausente en cierta unidad puede reflejar una ausencia genuina (el taxón nunca habitó esa región), una extinción local o un sesgo tafonómico o de colecta.

Se empleó un procedimiento similar para analizar las relaciones entre las principales localidades fosilíferas de la Formación Tacuarembó.

# CAPÍTULO IV
# DESCRIPCIÓN DE LOCALIDADES

A continuación se comentarán brevemente antecedentes históricos y consideraciones geológicas y paleontológicas de las localidades de donde provienen los fósiles estudiados, listadas en la Tabla IV-A. Se ha seguido un orden cronológico, de las primeras localidades conocidas a las más recientes.

**Tabla IV-A**. Ubicación de las principales localidades fosilíferas estudiadas (coordenadas UTM 21S, en metros).

| Localidad | X | Y |
|---|---|---|
| Cerro de la Aldea | 589683 E | 6491257 S |
| Camino a Cantera Batoví | 592902 E | 6472591 S |
| Cantera Bidegain | 598383 E | 6492103 S |
| Camino a Rincón de Giloca | 604996 E | 6490804 S |
| La Pedrera | 593390 E | 6489033 S |
| Los Rosanos 1 | 582661 E | 6481509 S |
| Los Rosanos 2 | 581227 E | 6480740 S |
| Martinote 1 | 602311 E | 6472457 S |
| Martinote 2 | 604316 E | 6473556 S |
| Paso Santander (aprox.) | 590611 E | 6486999 S |
| '*Tacuaremboia*' | 607154 E | 6470874 S |

En la mayoría de las localidades el ambiente depositacional sugerido se basa precisamente en el estudio realizado por Mesa (2016).

Desde un punto de vista sedimentológico, pueden destacarse en todas las localidades la ausencia de facies gravillosas (cuando aparecen clastos tamaño grava, lo hacen aisladamente o en niveles de intraclastos pelíticos) y la subordinación de las facies finas (masivas o laminadas) a las facies arenosas (con *ripples* y estratificación cruzada tabular planar o en artesa), que dominan claramente todas las localidades.

### 1. Los Rosanos

Esta localidad consiste en desmontes de casi 10 metros de potencia que se desarrollan a ambos lados de la Ruta Nacional Nº 26 (Fig. IV-1). Se ha preferido distinguir dos localidades: Los Rosanos 1 (km 212,900 a 212,400 de la mencionada ruta) y Los Rosanos 2 (km 211).

Los Rosanos 1 se conoce desde la década de 1970, cuando se construyó la ruta. De dicha época provienen materiales relativamente completos y en buen estado de preservación, incluyendo porción rostral craneana del crocodiliforme *Meridiosaurus vallisparadisi* (Fig. IV-2A), descrito por Mones (1980).

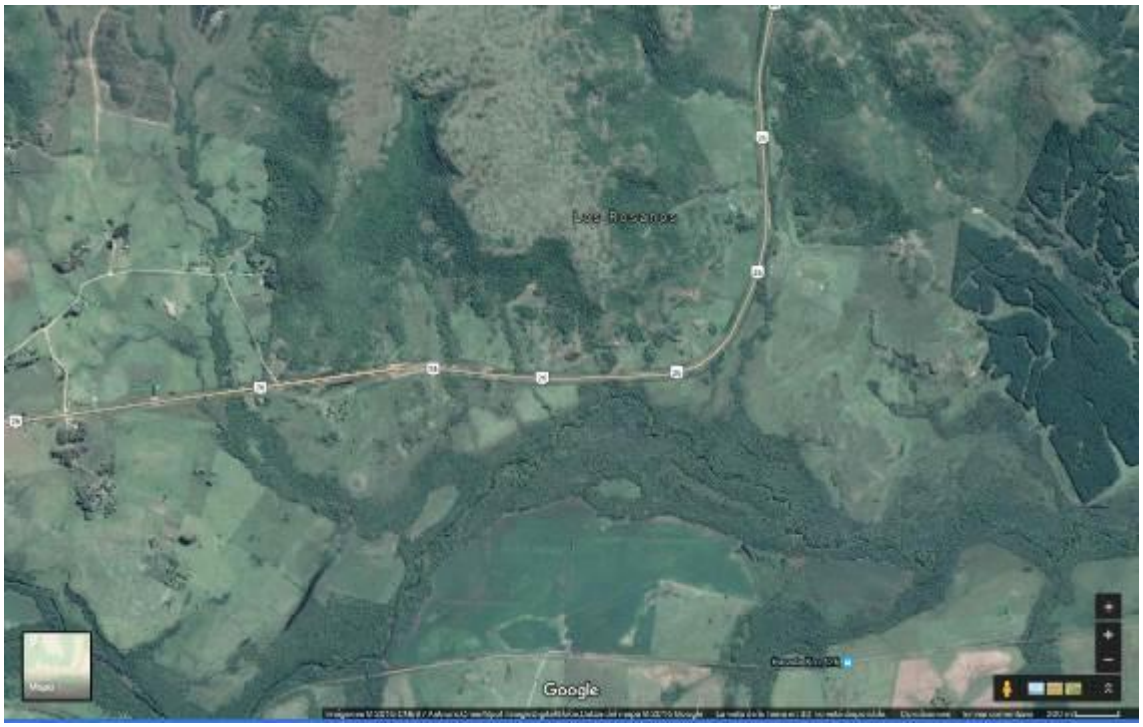
Posteriormente se halló un diente de terópodo indeterminado (Fig. IV-2B) descrito por Perea *et al*. (2003), asignado por Soto (2010) a Megalosauridae; y una placa dentaria de pez pulmonado figurada por Da Silva (1990) y asignada por Soto & Perea (2010) a *Ceratodus africanus* (pero ver Cap. VIII).

De Los Rosanos 1 provienen asimismo muestras de *bonebeds*, dominados por escamas ganoides de peces ginglimodios (que en Los Rosanos tienen una típica coloración negra; Fig. IV-2C) y huesos craneales de los mismos peces. Desafortunadamente, el sitio original del hallazgo se halla cubierto de vegetación.

Los escasos restos colectados en la última década en Los Rosanos 2 corresponden a otro modo tafonómico: están asociados a intraclastos pelíticos (que son una de las evidencias del origen fluvial de la depositación de las areniscas de esta localidad; Fig. IV-2D), y suelen ser frágiles y estar mal preservados, como un diente de terópodo de gran tamaño ilustrado por Soto (2010).

Mesa (2016) interpreta el ambiente depositacional en esta localidad como un sistema fluvial *braided* bien desarrollado, permanente, en base a la presencia de barras y complejos de barras fluviales de 1,60 metros de potencia.

**A**




**B**



**Figura IV-1. A,** imagen satelital de las localidades de Los Rosanos 1 Los Rosanos 2. Tomado de Google Maps. **B**, vista general de Los Rosanos 2.

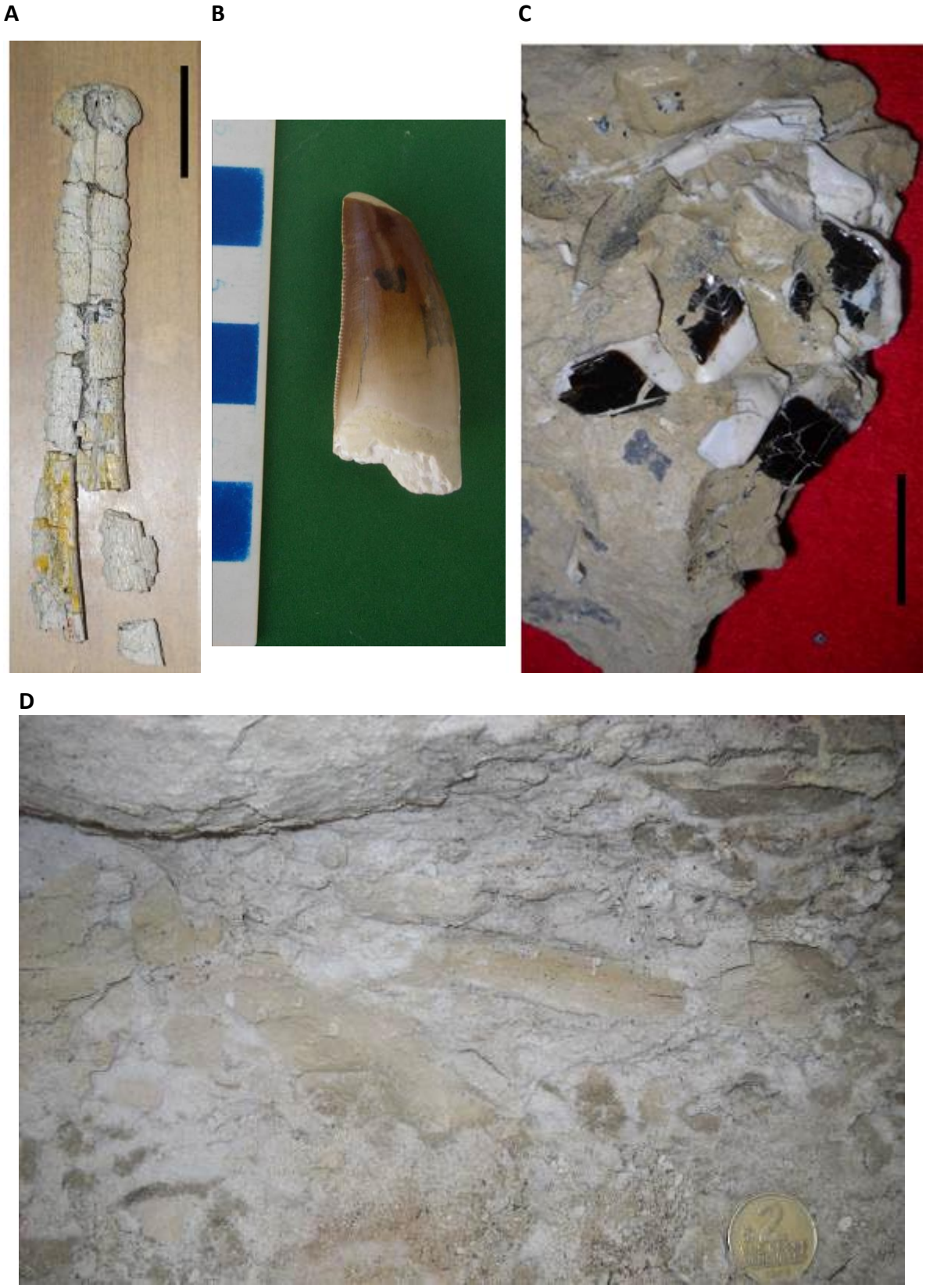



**Figura IV-2**. **A-C**, fósiles representativos de Los Rosanos. **A**, porción rostral craneana del crocodiliforme *Meridiosaurus vallisparadisi*. **B**, diente de terópodo. **C**, *bone-bed* con escamas ganoides. **D**, nivel de intraclastos pelíticos. Escala = 5 cm (A) y 2 cm (C).

**2. La Pedrera**

Esta localidad, sita en el km 229 de la Ruta Nacional N° 26 (Fig. IV-3), fue dada a conocer por Da Silva (1990). De ella provienen algunos ejemplares incompletos de ginglimodios (Fig. IV-4A; ver Capítulo VI), cuyo estado de preservación no es tan bueno como en otras localidades.

Asimismo, se colectaron algunas placas dentarias incompletas de dipnoos, mencionadas por Soto & Perea (2010), una de las cuales fue ilustrada por Perea *et al*. (2009). Las placas aparentan haber sufrido un proceso de reabsorción química parcial.

La Pedrera se encuentra próxima al Paso Santander sobre el Arroyo Tranqueras, sitio mencionado por Walther (1933). Fue allí, concretamente en las canteras de la Sociedad Argentina Piedras de Arenisca, ya abandonadas en tiempos de Walther y consideradas especialmente instructivas por el autor (Walther, 1911), donde se exhumó el primer resto fósil conocido para la unidad. Se trata del molde de un exoesqueleto parcial de ginglimodio, al que se conoce informalmente como "pez de Walther" (Fig. IV-4B; ver Capítulo VI). Es decir que esta zona de Tacuarembó proveía condiciones ambientales aptas para la preservación, al menos parcial, de peces articulados.

**3. '*Tacuaremboia*'**

Esta localidad, sita en la Ruta Nº 59 a 14 km de la Ruta Nacional Nº 5 (Fig. IV-5), ha aportado, además de grandes valvas (Fig. IV-6A) de la almeja homónima descrita por Martínez *et al*. (1993), escamas ganoides y varios restos de tortugas (placas, escápula, fragmento de plastrón; Fig. IV-6B) y crocodiliformes (osteodermos y dientes). Las areniscas son considerablemente más tenaces en comparación a las de otras localidades, lo que plantea dificultades adicionales a la hora de preparar los restos.

Mesa (2016) interpreta que esta localidad fue depositada en un sistema fluvial perenne con grandes variaciones de energía y de caudal, lo que es apoyado por la desarticulación y fragmentación de algunas de las valvas de *Tacuaremboia*.

El hecho de que dicha almeja posee valvas gruesas (hasta 15 mm de grosor) habla de un sistema estable desarrollado a lo largo del tiempo, y de aguas con alta energía y carga sedimentaria (Martínez *et al*., 1993; Mesa, 2016).




**Figura IV-3.** Vista satelital de la localidad de La Pedrera. Tomado de Google Maps.

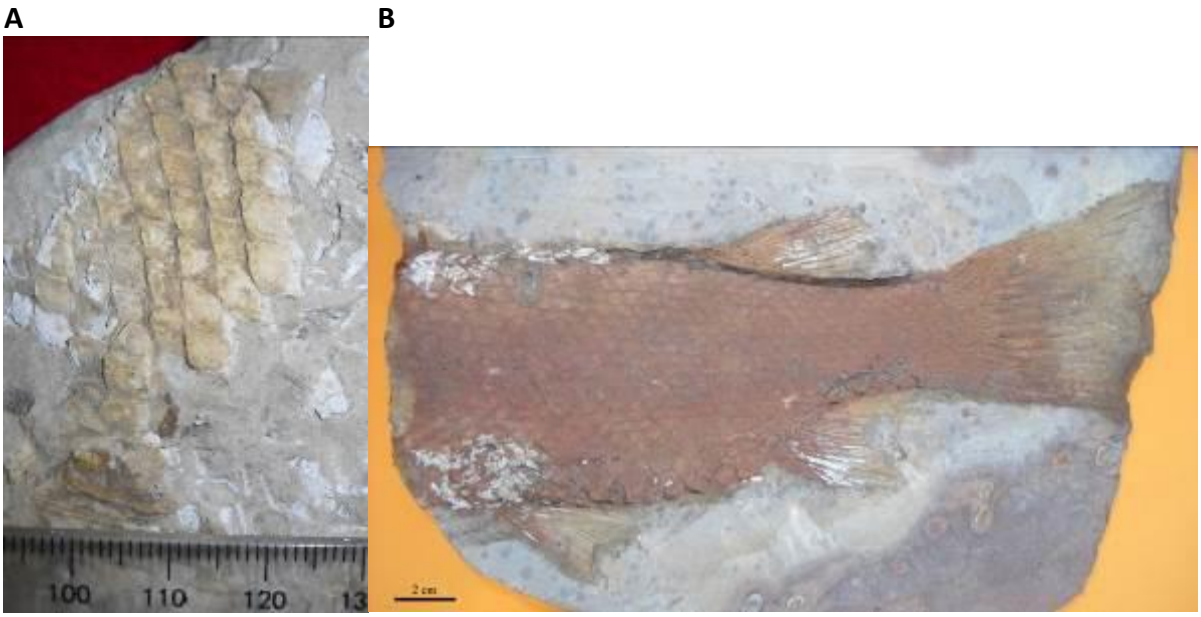



**Figura IV-4. A**, exoesqueleto parcial articulado de pez ginglimodio de La Pedrera. **B**, "pez de Walther".

**A**




**B**



**Figura IV-5. A**, Imagen satelital de la localidad *'Tacuaremboia'*. Tomado de Google Maps. **B**, vista general de la localidad. Gentileza D. Perea.

**A** **B**



**Figura IV-6**. Fósiles representativos de la localidad '*Tacuaremboia*'. **A**, valvas conjugadas de la almeja gigante *Tacuaremboia*. **B**, placa suprapigal de tortuga. Escala 2 cm.

### 4. Martinote

Esta localidad (Fig. IV-7), próxima al caserío Martinote (también conocido como Sauce de Batoví) fue descubierta en 1999. Aquí se divide en dos: Martinote 1 (más próxima al caserío) y Martinote 2 (en la Ruta N° 59), distantes pocos kilómetros entre sí. Esta última comprende areniscas finas amarillentas (con moteado rojizo producto de oxidación posterior; Fig. IV-9A), algo más friables que en Martinote 1. Se observa estratificación cruzada de bajo ángulo (Fig. IV-9A), y es precisamente en la base de uno los *sets* que se desarrolla el *bonebed*, cuyo espesor no supera los 5 cm. En posición estratigráficamente superior al *bonebed*, se desarrolla un nivel de intraclastos pelíticos (Fig. IV-9B; no representado en el perfil de la Fig. IV-8) y varios niveles de gasterópodos (Figs. IV-8 y IV-9C).

Entre los restos recobrados en los *bonebeds* (Fig. IV-10) de ambas localidades se incluyen numerosos dientes del tiburón *Priohybodus arambourgi* (Perea *et al*., 2001; Figs. IV-10B y IV-11A), una placa dentaria del dipnoo *Arganodus tiguidiensis* (Soto & Perea, 2010; Fig. IV-11B) así como dientes de crocodiliformes y terópodos (Perea *et al*., 2003, 2009; Figs. IV-10B y IV-11C), aunque los principales elementos son escamas ganoides, y fragmentos óseos de difícil determinación dado su estado fragmentario y abrasionado.

De entre los numerosos morfotipos de dientes de terópodos reconocidos, uno se han referido a Ceratosauridae (Fig. 10C; Soto & Perea, 2008) y otro, atribuido por Perea *et al*. (2003) a ?Coelurosauria y por Soto (2004) a Dromaeosauridae (en virtud de similitudes con dientes de *Dromaeosaurus albertensis*), han sido reinterpretados recientemente como pertenecientes a posibles alosáuridos (Soto, 2010).

**A**




**B**



**Figura IV-7. A**, imagen satelital de las localidades de Martinote 1 y 2. Tomado de Google Maps. **B**, vista general de Martinote 2. Gentileza D. Perea.

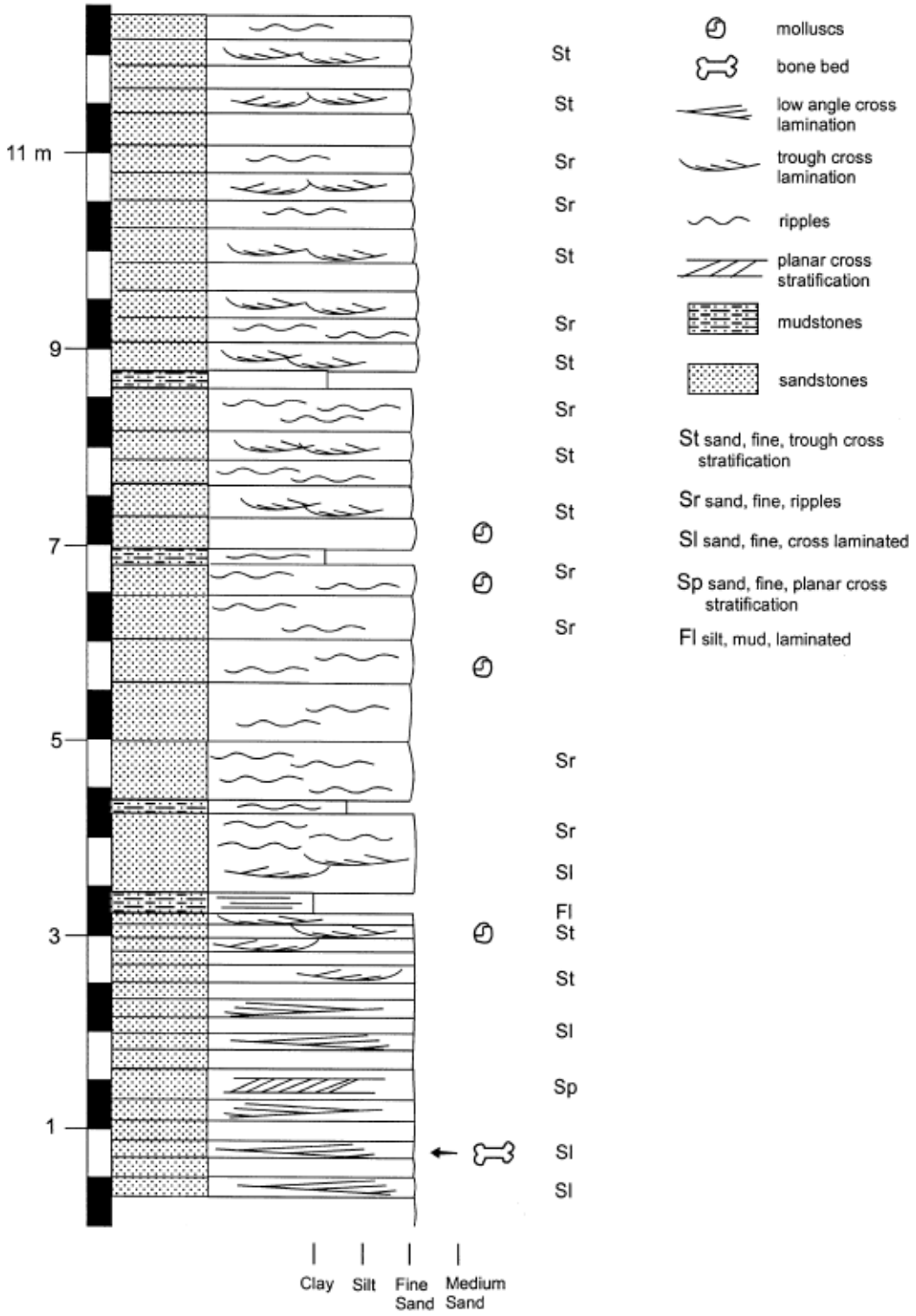
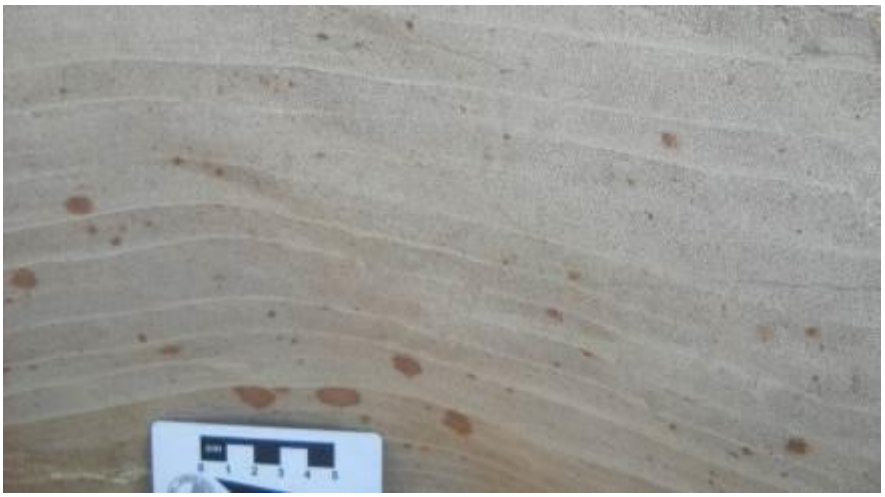



**Figura IV-8.** Perfil Selley de la localidad de Martinote 2. Tomado de Perea *et al*. (2001).

**A**



**B**




**C**



**Figura IV-9. A**, estratificación cruzada. **B**, nivel de intraclastos pelíticos en Martinote 2, estratigráficamente por encima del *bonebed*. **C**, nivel de gasterópodos en Martinote 2, estratigráficamente por encima del *bonebed*.

**A**



**B**




**Figura IV-10**. **A**, vista del *bonebed* de Martinote 2. **B**, detalle en planta de una muestra de *bonebed*. Abreviaturas: E, escama; P, diente de *Priohybodus*; T, diente de terópodo.

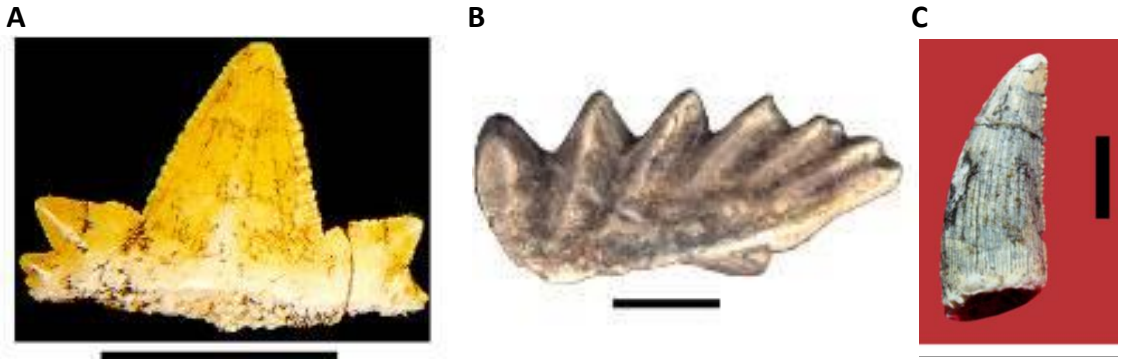



**Figura IV-11**. Fósiles representativos de Martinote. **A,** corona dentaria del tiburón *Priohybodus arambourgi*. **B**, placa dentaria del dipnoo *Arganodus tiguidiensis*. **C**, corona dentaria de terópodo ceratosáurido. Escala = 2 cm (A), 1 cm (B), 5 mm C).

Perea *et al*. (2001) interpretan el ambiente depositacional de Marinote como una incisión fluvial en un sistema eólico infrayacente. Más recientemente, Mesa (2016) propone un sistema fluvial torrencial, efímero, dada la predominancia de facies producto de flujos subacuáticos, mayormente densos y no canalizados. Se destaca la presencia de intraclastos pelíticos (confirmando la energía del agente de transporte) y el estado fragmentario y abrasionado de muchos de los fósiles.

### 5. Cantera Bidegain

Esta localidad (Fig. IV-12), próxima a la Laguna de las Lavanderas, al norte de la ciudad de Tacuarembó, se conoce desde hace relativamente pocos años. Es sin duda alguna la localidad más importante de la unidad en virtud de la cantidad de fósiles que ha proporcionado y el estado de preservación de los mismos. Por estas razones, esta localidad amerita una descripción detallada, complementaria a la de Mesa (2016).

Una vista general de la localidad, así como un perfil Selley simplificado levantado para esta tesis, se presentan en la Fig. IV-13, Aquí se propone reconocer en Cantera Bidegain cuatro unidades, que de base a tope son:

- Unidad 1: intercalación cíclica de niveles decimétricos de areniscas finas blanquecinas, cuarzosas, y niveles centimétricos y lentes de limolitas rojizas (Fig. IV-14A). Potencia: 1,5 m.

- Unidad 2: paquete masivo de areniscas finas a medias, de color beige verdoso (Fig. IV-14B). Potencia: 1 m. Este paquete puede considerarse un nivel guía, inmediatamente por encima del cual se hallan los fósiles (ver Unidad 3).

- Unidad 3: paquete masivo de areniscas finas a muy finas, limosas, de color pardo verdoso (subunidad 3a; Fig. IV-15A), que se vuelve rojizo y más fino hacia el tope (subunidad 3b; Fig. IV-15B). La Unidad 3 es la única que contiene fósiles, mucho más abundantes en la subunidad 3a, y aparece recortada por conspicuos diques clásticos de arenisca, de unos pocos centímetros de espesor. Potencia total de la unidad: 2 m.

- Unidad 4: areniscas blanquecinas finas a muy finas, cuarzosas, de color beige. En la base (subunidad 4a) muestra estratificación cruzada en un *set* de 2 metros de potencia (Fig. IV-16A), y al tope (subunidad 4b), *sets* de 10 cm de estratificación cruzada tangencial (Fig. IV-16B). El frente de cantera que mira hacia el N aporta información complementaria: en la base (subunidad 4a), aparece una clara figura de canal (Fig. IV-17A), y hacia el tope (subunidad 4b) aparecen sets poco potentes (<10 cm) de laminación cruzada, así como *ripples* cabalgantes (Fig. IV-17B). Entre las dos unidades aparece un nivel de intraclastos pelíticos (Fig. IV-17C), no reportados por Mesa (2016). Potencia total de la unidad: 3 m.

En relación a los fósiles recobrados, además de numerosos huesos completos de celacantos (Fig. IV-18A), muchos de ellos pertenecientes a un mismo individuo, se han colectado dientes de terópodos de gran tamaño, de hecho los mayores registrados para la unidad (Fig. IV-18B), y placas dentarias de peces pulmonados, incluso aún adheridas a los huesos correspondientes (Fig. IV-18C). Al momento de finalizar esta tesis se realizaron descubrimientos novedosos que confirman la relevancia de esta localidad, como ser un diente de posible pterosaurio y fragmentos craneales articulados de un posible anfibio.

Mesa (2016) interpreta el ambiente depositacional de esta localidad, en función de la geometría de los cuerpos arenosos, como un sistema fluvial que evoluciona de efímero a perenne, posteriormente cubierto por un sistema eólico; o alternativamente como un sistema fluvial perenne en el que se conservaron depósitos de planicie. Aquí no se tienen más elementos para favorecer una u otra hipótesis.

**A**




**B**



**Figura IV-12. A**, imagen satelital de la localidad de Cantera Bidegain. Tomado de Google Maps. **B**, vista general de la localidad.



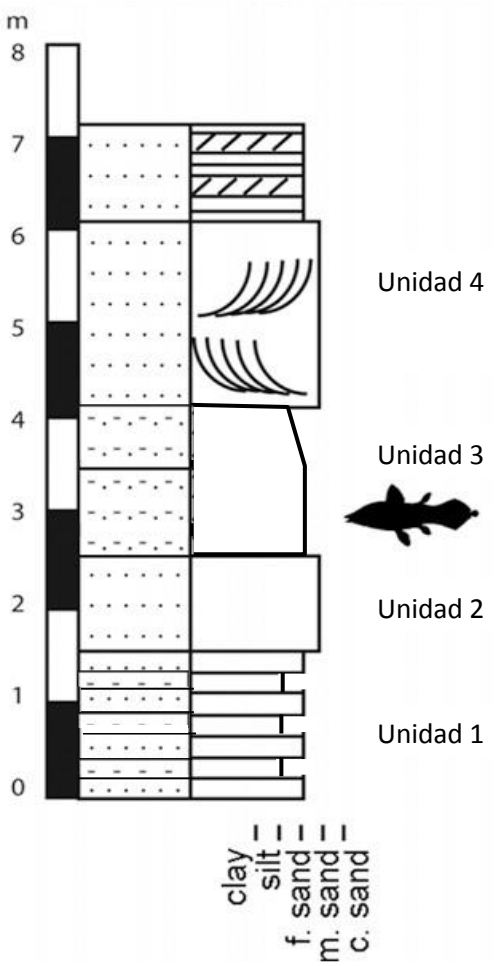



**Figura IV-13.** Vista panorámica de la localidad de Cantera Bidegain, mirando hacia el NO, y perfil Selley modificado de Soto *et al*. (2012b), indicando el nivel de donde provienen los fósiles.

**A**



**B**



**Figura IV-14.** Cantera Bidegain. **A**, Unidad 1. **B**, Unidad 2.

**A**




**B**



**C**



**Figura IV-15.** Cantera Bidegain. **A**, Unidad 3 (subunidad 3a). **B**, Unidad 3 (subunidad 3b, en el contacto con la Unidad 4). **C**, fragmentos óseos en el contacto mencionado en B.

**A**



**B**

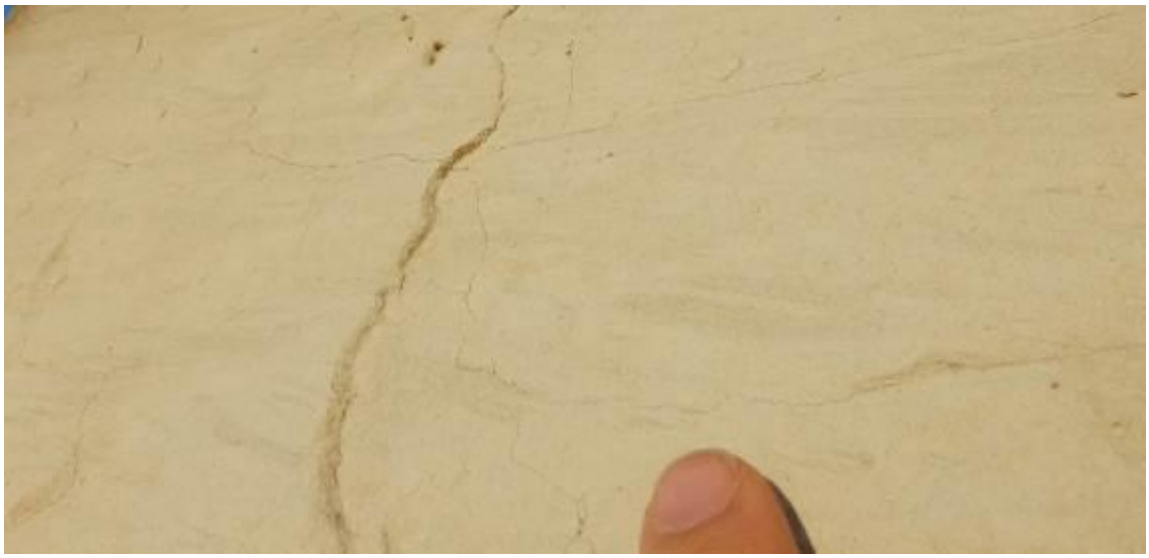


**Figura IV-16.** Cantera Bidegain. **A**, estratificación cruzada de mediano porte (Unidad 4, subunidad 4a). **B**, estratificación cruzada tangencial de pequeño porte (Unidad 4, subunidad 4b).

**A**



**B**



**C**



**Figura IV-17.** Cantera Bidegain, frente norte. **A**, figura de canal en la base la Unidad 4 (subunidad 4a). **B**, *ripples* cabalgantes en la Unidad 4 (subunidad 4b). **C**, intraclastos pelíticos en la porción media de la Unidad 4.

**A**



**B**



**C**



**Figura IV-18.** Fósiles representativos de Cantera Bidegain. **A**, opérculo del celacanto *Mawsonia*. **B**, diente de terópodo de gran tamaño. **C**, placa dentaria de *Arganodus tiguidiensis*. Escala = 2 cm.

**6. Cerro de la Aldea**

Esta localidad, cercana al cerro homónimo (Fig. IV-19) se conoce desde hace relativamente poco tiempo. El Prof. O. E. Michoelsson colectó en 2010 algunas escamas ganoides, un fragmento de hueso de celacanto y un peculiar diente de terópodo, del que se tratará en el Cap. XI. Una reciente visita al lugar ha permitido colectar un cleitro de *Mawsonia* de grandes dimensiones (Fig. IV-20A; Toriño *et al*., 2016), así como más escamas (Fig. IV-20B).

Geológicamente existen similitudes entre Cerro de la Aldea y Cantera Bidegain, ya que los fósiles se encuentran dispersos en una arenisca limosa pardo verdosa, que se vuelve rojiza hacia el tope (Fig. IV-19B) y es cubierta por areniscas blanquecinas con estratificación cruzada (aunque con mucha menor potencia que en Cantera Bidegain), por lo que se asume preliminarmente un ambiente similar al mencionado más arriba para dicha localidad. Si bien la riqueza fosilífera es indudablemente menor que en Cantera Bidegain, existe potencial para preservación de restos completos de gran tamaño.

**7. Camino a Cantera Batoví**

Esta localidad, próxima al Cerro Batoví (Fig. IV-21), es poco conocida. Sólo ha aportado un pequeño opérculo de *Mawsonia* (Fig. IV-22), así como algunas costillas y escamas ganoides. El afloramiento es muy pobre, razón por la cual no se ilustra.

**8. Camino a Rincón de Giloca**

En este camino, a 500 metros del km 243 (aproximadamente) de la Ruta Nacional N° 26 (Fig. IV-23), se colectó un molde incompleto de carapacho de tortuga (Fig. IV-24A), así como algunos huesos correspondientes al mismo individuo (ver Capítulo IX). A poca distancia de donde se halló el ejemplar afloran areniscas beige y rosadas localmente bioturbadas (Fig. IV-25B).

En este mismo camino se han colectado fósiles de invertebrados (gasterópodos y bivalvos) y vertebrados (escamas ganoides), todos ellos preservados exclusivamente

como moldes (Fig. IV-24B). Entre estos fósiles se encuentran los gasterópodos mencionados por Falconer (1937), probablemente vivipáridos.

**A**




**B**



**Figura IV-19. A,** imagen satelital de la localidad de Cerro de la Aldea. Tomado de Google Maps. **B**, vista general de la localidad.

**A** **B**



**Figura IV-20.** Fósiles representativos de la localidad de Cerro de la Aldea. **A**, gran cleitro de *Mawsonia*. **B**, escama ganoide.




**Figura IV-21.** Imagen satelital de la localidad de Camino a Cantera Batoví. Se indica la ubicación del cerro homónimo, estratotipo del Miembro Batoví de la Formación Tacuarembó. Tomado de Google Maps.



**Figura IV-22.** Fragmento de opérculo hallado en Camino a Cantera Batoví. Escala = 1 cm.

### 9. Otras localidades

Algunos restos provienen de localidades cuya ubicación no está bien determinada. A modo de ejemplo, en la 9ª Sección del departamento de Tacuarembó se colectaron dos exoesqueletos parciales de peces ginglimodios, bien preservados (Fig. IV-26; ver Capítulo VI). En un pozo para agua realizado en una chacra de Rincón de Tranqueras, próximo a la Escuela N° 74 "Paraíso", se recobraron dientes del tiburón *Priohybodus arambourgi* así como escamas ganoides.

Un exoesqueleto parcial incluyendo restos de cráneo (Fig. IV-27; ver Capítulo VI) carece desafortunadamente de toda información sobre su procedencia geográfica. Por las características sedimentológicas de la roca que lo contiene más la forma de preservación, similar a la del "pez de Walther" (ver más arriba), se considera que sólo puede provenir del Miembro Batoví de la Formación Tacuarembó. Las restantes unidades sedimentarias del Mesozoico de la Cuenca Norte poseen características muy diferentes (e.g. ver Bossi, 1966).

Finalmente, cabe mencionar los fósiles hallados en perforaciones petroleras, a saber: fragmentos de escamas ganoides en *cutting* del pozo Quebracho; escamas ganoides en los pozos Cerro Padilla (Fig. IV-28A), Pepe Núñez E1 (Fig. IV-28B), Cañada del Charrúa E2 y; y diente completo (corona y raíz) de crocodiliforme en el pozo Quintana E1 (Fig. IV-28C). Todos los pozos mencionados fueron realizados por ANCAP (Quebracho en la década de 1950, el resto en los últimos años), excepto el pozo Cerro Padilla, perforado por la empresa Schuepbach Energy.

**A**




**B**



**Figura IV-23. A**, imagen satelital de la localidad Camino a Rincón de Giloca. Tomado de Google Maps. **B,** vista general de la localidad próxima al lugar del hallazgo del fósil de tortuga (ver Fig. IV-20).

**A**

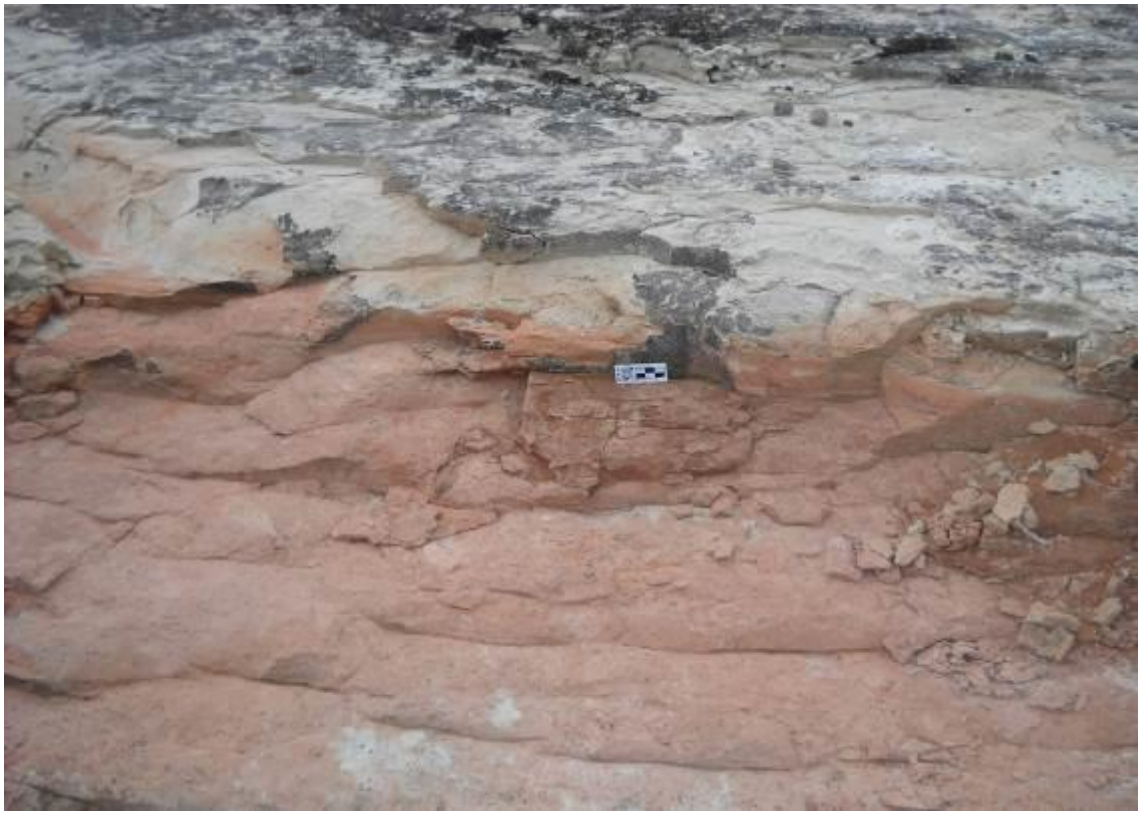


**B**



**Figura IV-24. A**, molde de carapacho de tortuga hallado en Camino a Rincón de Giloca. **B**, moldes de gasterópodos y bivalvos hallados más adelante en el mismo camino.

**A**



**B**




**Figura IV-25. A**, detalle de la localidad ilustrada en la Fig. IV-20B. **B**, vista en planta de niveles bioturbados.




**Figura IV-26**. Fragmento de exoesqueleto de pez ginglimodio, proveniente de la 9ª Sección del departamento de Tacuarembó. Escala = 2 cm.

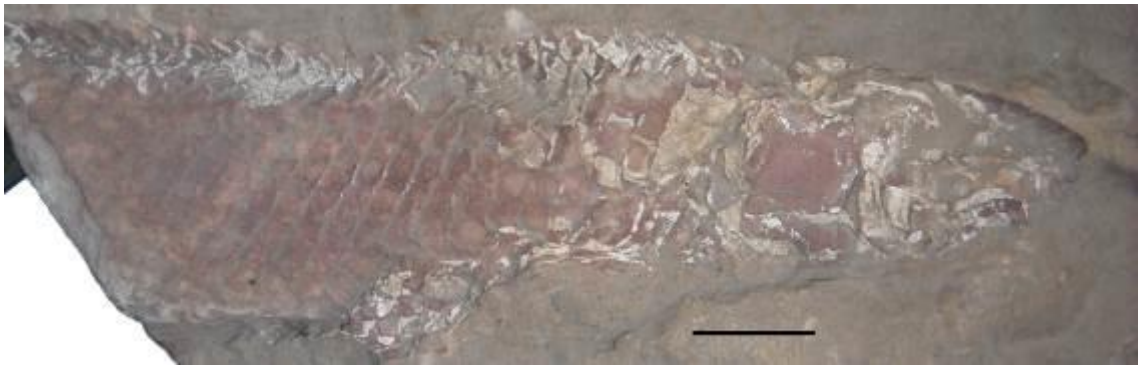


**Figura IV-27**. Mitad anterior articulada de pez ginglimodio. Localidad desconocida. Escala = 2 cm.

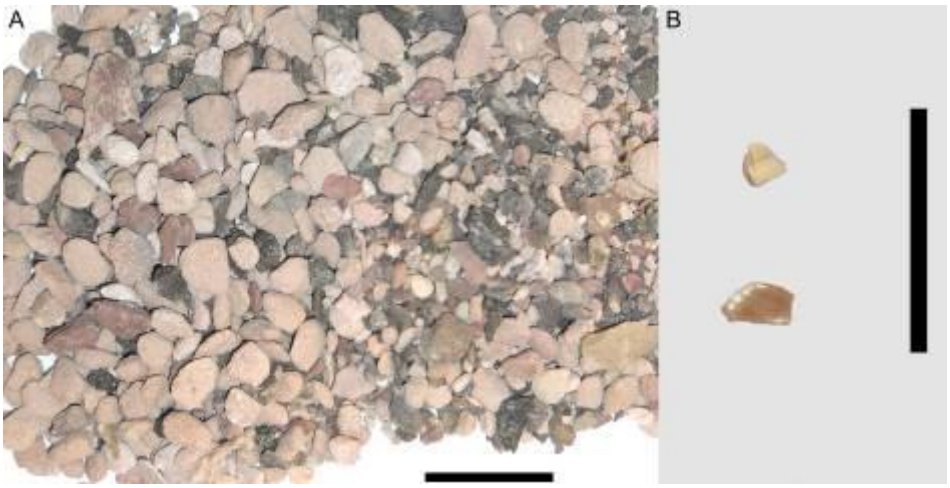



**Figura IV-28.** Pozo Quebracho. **A**, *cutting* del tramo comprendido entre 832 y 835 metros bajo boca de pozo. **B**, fragmentos de escamas ganoides. Escala = 2 cm.

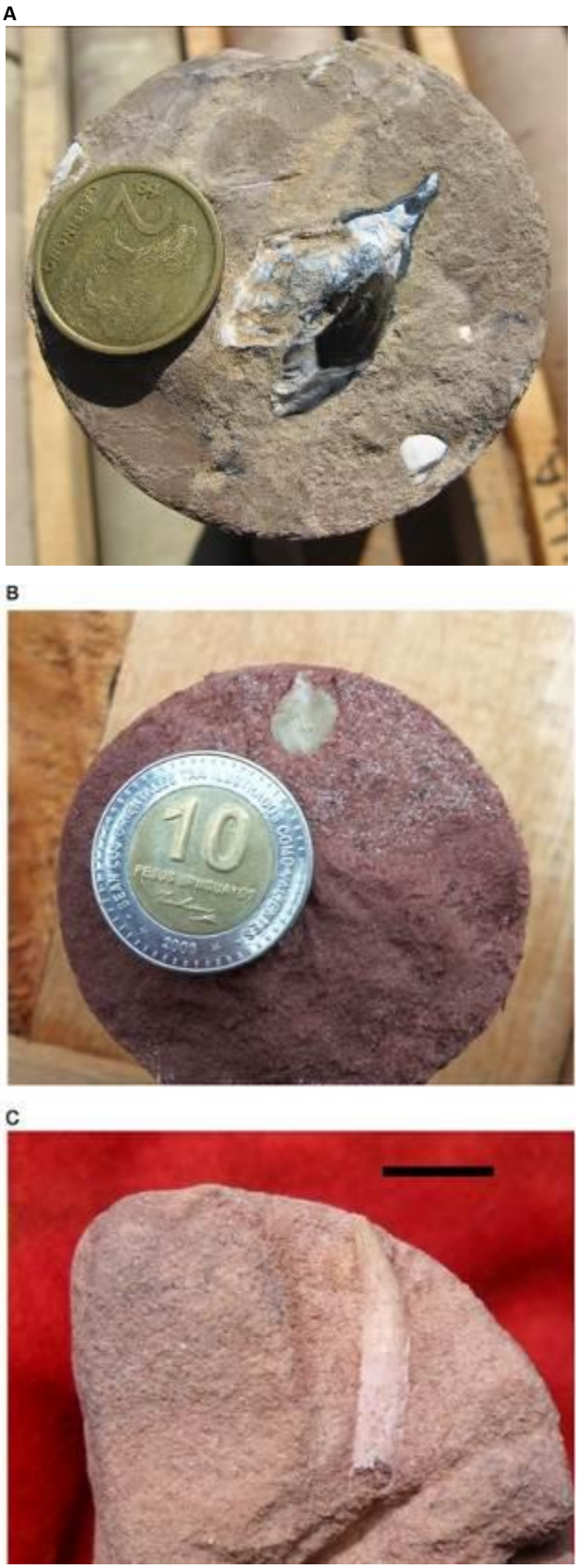



**Figura IV-29.** Fósiles hallados en testigos. **A**, escama ganoide en el pozo Cerro Padilla E1 (580 metros bajo boca de pozo). Gentileza G. Veroslavsky. **B**, escama ganoide en el pozo Pepe Núñez E1 (247 m.b.b.p.). **C**, diente de crocodiliforme en el pozo Quintana E1 (103 m.b.b.p.). Tomado de Soto (2014).

# CAPÍTULO V
# HYBODONTIFORMES

## 1. INTRODUCCIÓN

Los hibodontiformes son un grupo diverso pero aún poco conocido de tiburones primitivos. Su monofilia y sus relaciones filogenéticas con los neoseláceos (tiburones y rayas modernos) fueron motivo de controversia. No fue sino hasta la década de 1980 que se publicaron detallados estudios (e.g. Maisey, 1982, 1983, 1986a, 1987, 1989). Éstos demostraron, por un lado, que las similitudes tradicionalmente reconocidas con los actuales heterodóntidos estaban basadas en caracteres plesiomórficos (e.g. espinas en las aletas dorsales, gran placa basal en la aleta anal) o convergentes (e.g. heterodoncia, mandíbulas con fuerte soporte etmoidal). Por otro, probaron que formas como *Hybodus*, *Acrodus* y *Asteracanthus* poseían una anatomía craneal especializada; las peculiaridades morfológicas que compartían a nivel de neurocráneo, suspensorio mandibular y esqueleto dérmico permitían reconocer que estos taxones conformaban un clado: Hybodontiformes.

La presencia tanto de espinas cefálicas en individuos machos (Figs. V-1 y V-2) como de sendas espinas de posición anterior a las dos aletas dorsales (provistas de dentículos posteriores adyacentes a la línea media y ornamentadas con costillas; Figs. V-1 y V-3) son rasgos comunes de la mayoría de los hibodontiformes (e.g. Maisey, 1989; Rees, 2008). Si bien las espinas de las aletas dorsales poseen caracteres que los diferencian de las espinas de ciertos tiburones paleozoicos, su morfología es conservadora y generalmente se acepta que espinas aisladas no pueden ser asignadas a un género determinado (Maisey, 1978; Duffin, 2001). La boca en hibodontiformes es subterminal (con excepción de *Tribodus*), y está dotada en la mayoría de los taxones de una dentición heterodonta compuesta por dientes de corona baja, estriados y con grandes poros irregulares en la raíz (Fig. V-4; ver discusión más adelante). La cola es heterocerca, al igual que en neoseláceos pero a diferencia de los ctenacantiformes.

Los primeros representantes del clado surgieron en el Carbonífero (*Tristychius, Onychoselache, Hamiltonichthys*; Maisey, 1989), aunque se ha propuesto que el linaje

debe remontarse al Devónico Tardío (Coates & Gess, 2007). En el Triásico y Jurásico fueron muy comunes (existiendo una treintena de géneros válidos, Tabla V-1), alcanzando un gran rango de tamaños, desde unos pocos centímetros hasta varios metros (Maisey *et al*., 2004). Algunos géneros (*Acrodus*, *Asteracanthus*, *Hybodus*, *Lissodus*, *Lonchidion* y *Polyacrodus*) poseen un biocrón que abarca la mayor parte del Mesozoico (Tabla V-1).

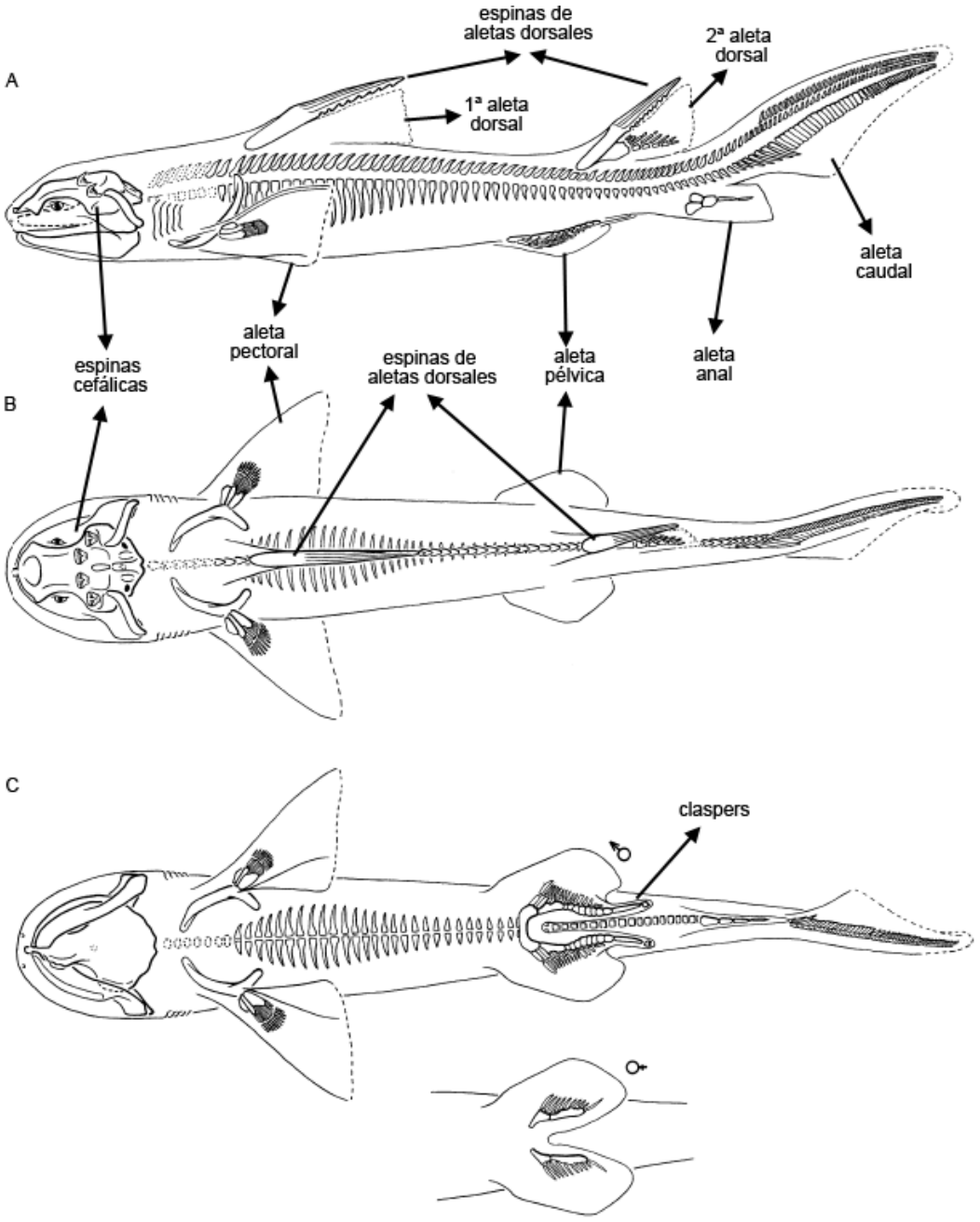



**Figura V-1.** Reconstrucción del hibodontiforme basal *Hamiltonichthys*, del Carbonífero de EE.UU. **A**, vista lateral izquierda. **B**, vista dorsal. **C**, vista ventral. Nótese el dimorfismo sexual: el macho presenta espinas cefálicas y *claspers*. Modificado de Maisey (1989).




**Figura V-2.** Espina cefálica incompleta de Hybodontoidea indet. del Cretácico Temprano de España. **A**, vista lateral izquierda. **B**, vista lateral derecha. Escala = 5 mm. Tomado de Bermúdez-Rochas (2009).

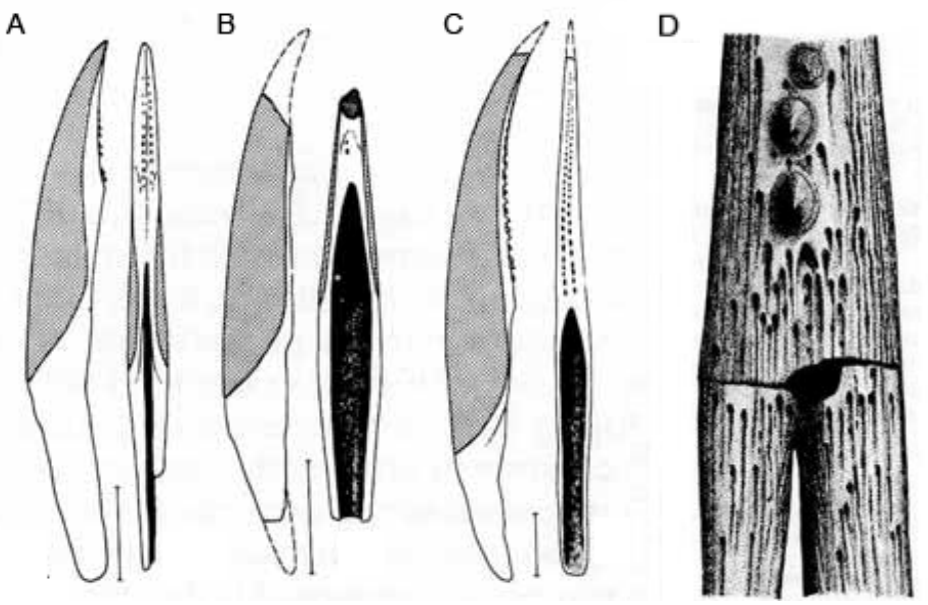



**Figura V-3.** Espinas de aleta dorsal de hibodontiformes. **A-C**, vista lateral y posterior mostrando la variación en curvatura, área cubierta de dentículos, etc. **D**, detalle de los dentículos y la ornamentación. Modificado de Maisey (1978).

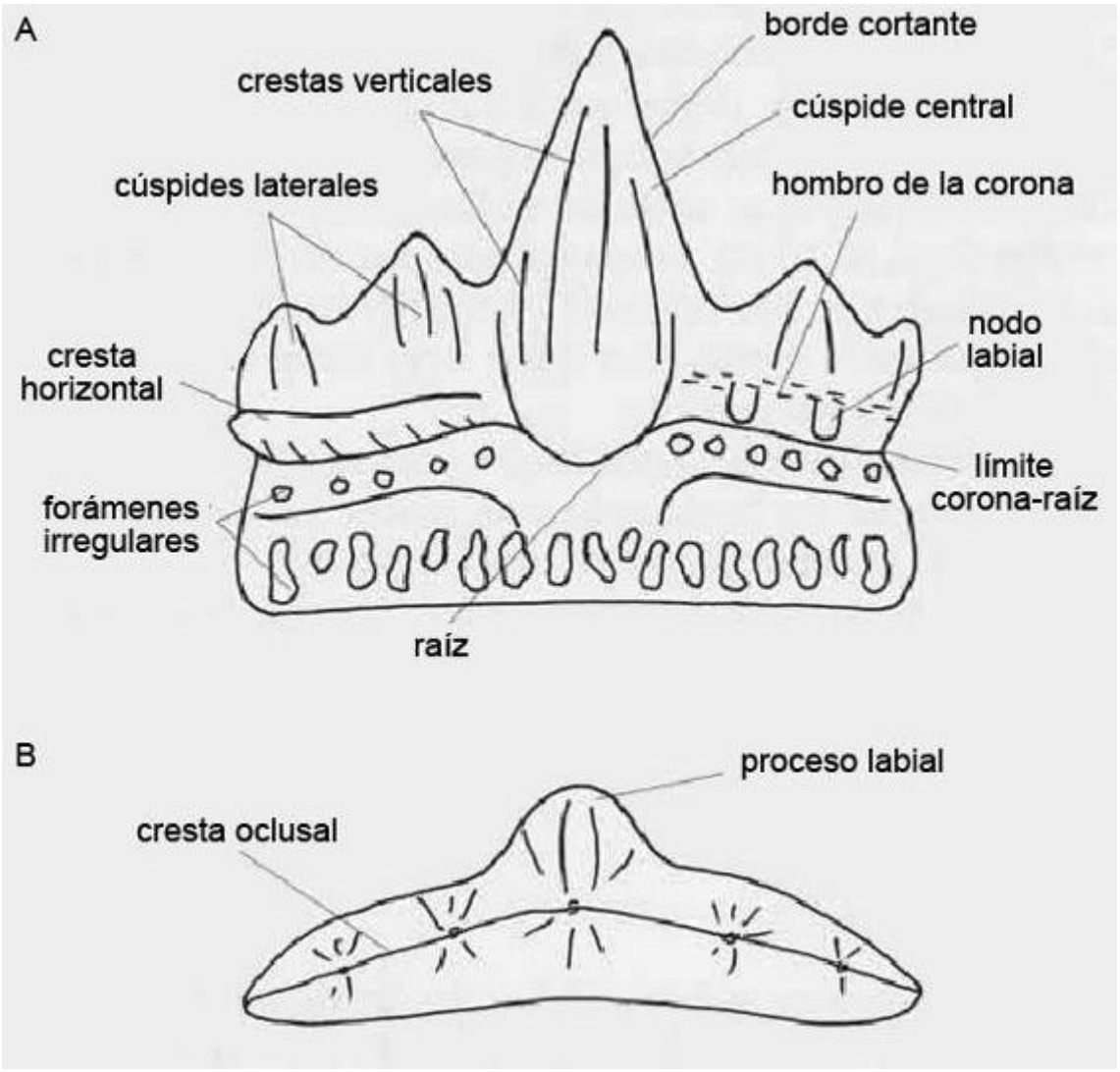



**Figura V-4.** Dibujo esquemático de un diente típico de hibodontiforme. A, vista labial. B, vista oclusal. Modificado de Rees (1998).

Con la radiación de los neoseláceos en el Jurásico, los hibodontiformes fueron paulatinamente desplazados a ambientes de reducida salinidad, llegando a ocupar nichos especializados en ambientes dulceacuícolas. Ejemplos destacados de esto último son *Priohybodus* (e.g. d'Erasmo, 1960; Duffin, 2001), taxón cuyo reconocimiento en la Formación Tacuarembó por Perea *et al*. (2001) fue clave para precisar la edad de la unidad, y las diversas asociaciones de hibodontiformes del Cretácico de Tailandia (Cuny *et al*., 2003, 2008, 2009). A fines del Cretácico los hibodontiformes estaban prácticamente extintos como grupo, sobreviviendo sólo un género en el Maastrichtiense (Kriwet & Benton, 2004). Una de las razones del éxito de los neoseláceos radica en la dentición, como se comentará a continuación.

**Tabla V-A.** Distribución temporal de géneros de hibodontiformes. Se indican en verde los taxones con coronas bajas totalmente aserradas, en celeste los taxones con coronas altas parcialmente aserradas y en rojo los taxones con coronas altas totalmente aserradas. Basado en varias fuentes.

| Género | Triásico | Jurásico | Cretácico |
|---|---|---|---|
| *Acrodus* | | | |
| *Acrorhizodus* | | | |
| *Asteracanthus* | | | |
| *Bahariyodon* | | | |
| *Bdelodus* | | | |
| *Diplolonchidion* | | | |
| *Donguzodus* | | | |
| *Egertonodus* | | | |
| *Heteroptychodus* | | | |
| *Hubeiodus* | | | |
| *Hylaeobatis* | | | |
| *Hybodus* | | | |
| *Isanodus* | | | |
| *Jiaodontus* | | | |
| *Khoratodus* | | | |
| *Lissodus* | | | |
| *Lonchidion* | | | |
| *Meristodonoides* | | | |
| *Mukdahanodus* | | | |
| *Palaeobates* | | | |
| *Parvodus* | | | |
| *Planohybodus* | | | |
| *Polyacrodus* | | | |
| *Pororhiza* | | | |
| *Priohybodus* | | | |
| *Ptychodus* | | | |
| *Reticulodus* | | | |
| *Secarodus* | | | |
| *Steinbachodus* | | | |
| *Thaiodus* | | | |
| *Tribodus* | | | |
| *Vectiselachos* | | | |

## 2. DENTICIÓN

Los dientes de tiburones se cuentan entre los fósiles de vertebrados acuáticos más comunes, entre otra razones por el sistema de reemplazo tipo "cinta transportadora". Siguiendo a Cuny & Risnes (2005), están compuestos por tres tejidos duros principales: una capa externa hipermineralizada denominada esmaltoide (*enameloid*) que cubre una capa regular de ortodentina, la que rodea una amplia cavidad pulpar; a la vez la raíz está formada por osteodentina. El esmaltoide está compuesto por cristales de fluorohidroxiapatito pero no es homólogo al esmalte de los tetrápodos (Kemp, 1999; Cuny & Risnes, 2005).

Una de las probables razones del éxito diferencial de los neoseláceos sobre los hibodontiformes en ambientes marinos es la histoestructura de sus dientes, revelada mediante ataque ácido y observación al microscopio electrónico de barrido. En efecto, mientras que los hibodontiformes (así como los ctenacantiformes) poseen un esmaltoide compuesto por una sola capa de cristales (*single crystallite enameloid*, o SCE; Reif, 1973; Maisey, 1986a; Duffin & Cuny, 2008; Fig. V-6), en los neoseláceos el esmaltoide está compuesto por tres capas[4] (*triple-layered enameloid*; Fig. V-5; e.g. Reif, 1973; Maisey, 1986a): una delgada capa extern (*shiny-layered enameloid*, o SLE), una capa intermedia de cristales paralelos (*parallel-bundled enameloid*, o PBE) y una capa interna de cristales dispuestas aleatoriamente (*tangled-bundled enameloid*, o TBE). Esto ha permitido identificar como pertenecientes a los neoseláceos dientes superficialmente similares a los de los hibodontiformes, habiéndose reconocido incluso dientes de neoseláceos en el Triásico Temprano, pertenecientes a linajes que no prosperaron (e.g. Cuny, 1998).

La presencia de la PBE, considerada una sinapormorfía de los neoseláceos, permitió una mayor innovación en la morfología (y por tanto en la función) dental, dado que esa capa es muy resistente a esfuerzos tensiles (Cuny & Risnes, 2005 y referencias). Esto

[4]El número de capas se reduce a una o dos capas en los batoides y en *Heterodontus*, como adaptación a la dieta durófaga (Cuny & Rines, 2005 y referencias).

podría explicar la presencia de dientes cortadores o cortadores-aprehensores[5] aserrados en varios linajes de seláceos (Carcharhinidae, Lamnidae, Anacoracidae y Dalatidae; Duffin & Cuny, 2008).

En cambio, la mayoría de los hibodontiformes poseen dientes de corona baja poco especializados (Fig. V-4), que los ubica en su mayoría en el tipo dentario triturador, siendo muy raros los dientes del tipo dentario cortador, y más aún aserrados (ver más adelante).

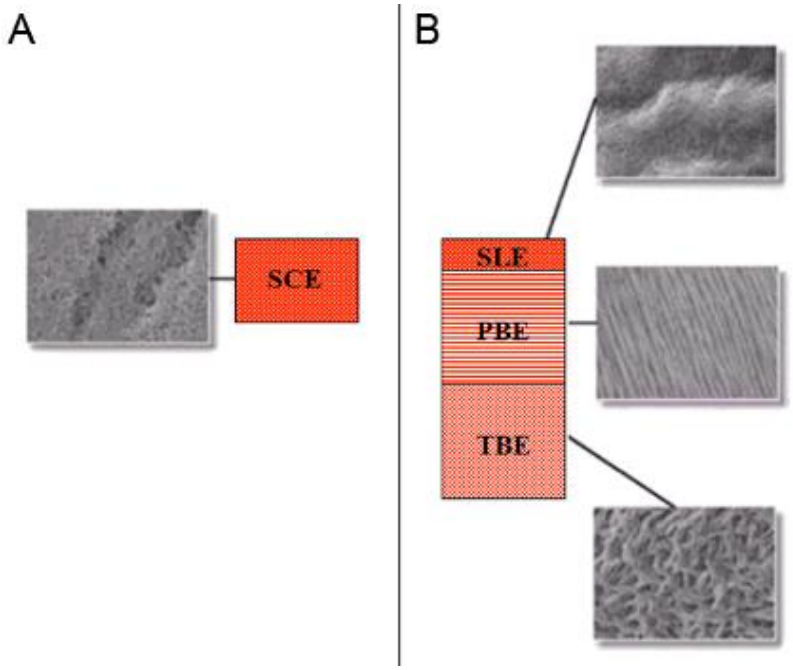



**Figura V-5.** Comparación de la histoestructura del esmaltoide en dientes de tiburones tras ataque ácido. **A**, hibodontiformes. **B**, neoseláceos. Abreviaturas: PBE, *parallel-bundled enameloid*; SLE, *shiny-layered enameloid*; SCE, *single cristallite enameloid*; TBE, *tangled-bundled enameloid*. Adaptado de trabajos de G. Cuny.

## 3. RELACIONES FILOGENÉTICAS

Maisey (1982) demostró por primera vez que los hibodontiformes constituían un grupo natural unido por caracteres derivados. Cappetta (1987) reconoció tres grandes familias entre los hibodontiformes mesozoicos más conocidos: Hybodontidae

[5]Cappetta (1986) reconoce distintos tipos dentarios en tiburones: aprehensor, desgarrador, aplastador, triturador, aprehensor-triturador y cortador. En este último tipo distingue entre cortador-aprehensor y cortador *s*. *str*.

(*Hybodus*, *Pororhiza* y *Priohybodus*), Acrodontidae (*Acrodus*, *Asteracanthus* y *Bdellodus*) y Polyacrodontidae (*Lissodus*, *Polyacrodus* y posiblemente *Palaeobates*).

Maisey (1989) presentó una versión ampliada de la familia Hybodontidae, incluyendo en ella a *Hybodus* y *Egertonodus* (en la subfamilia Hybodontinae), a *Acrodus* y *Asteracanthus* (bajo la subfamilia Acrodontinae) y a *Palaeobates*. A su vez, reconoció con dudas la familia Polyacrodontidae, integrada por *Lissodus* y *Polyacrodus*, como grupo hermano de Hybodontidae.

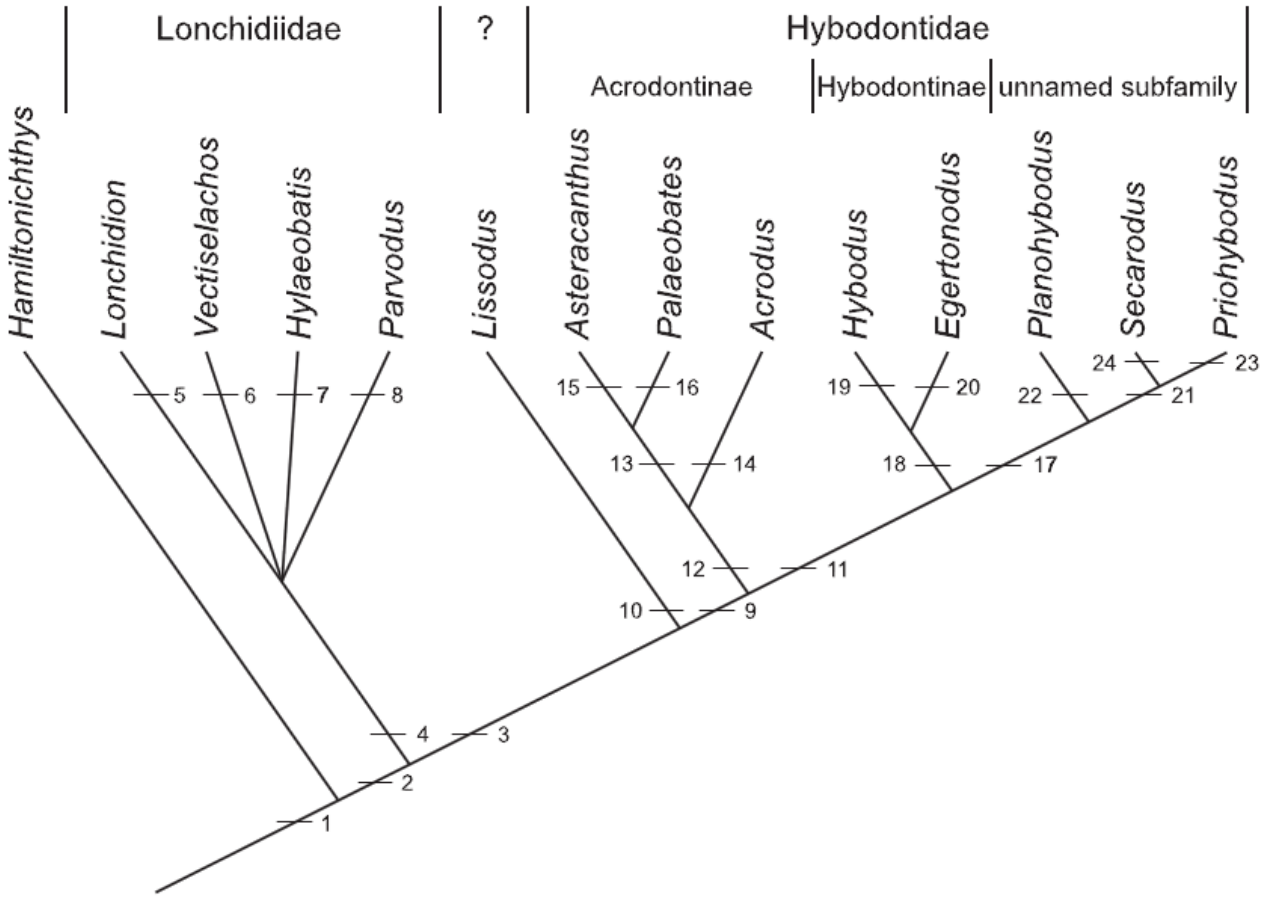



**Figura V-6.** Filogenia de los Hybodontiformes. Tomado de Rees (2008a).

La hipótesis de Rees (2008; Fig. V-6) es similar a la de Maisey (1989), pero incluyó más taxones y se basó esencialmente en caracteres de la dentición, espinas de aletas dorsales y espinas cefálicas. En dicha hipótesis la familia Hybodontidae incluye tres subfamilias: Acrodontinae (*Asteracanthus*, *Palaeobates*, *Acrodus*), Hybodontinae

(*Hybodus* y *Egertonodus*) y una subfamilia innominada que comprende a *Priohybodus*, *Secarodus* y *Planohybodus*, estas dos últimas subfamilias constituyendo grupos hermanos. *Lissodus* sería el grupo hermano de Hybodontidae. Rees (2008) también incluye a *Lonchidion*, *Vectiselachos*, *Hylaeobates* y *Parvodus* en la familia Lonchidiidae, aunque sin alcanzar a definir las relaciones filogenéticas entre estos cuatro géneros.

## 4. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

CHONDRICHTHYES Huxley, 1880

ELASMOBRANCHII Bonaparte, 1838

HYBODONTIFORMES Maisey, 1987

HYBODONTIDAE Owen, 1846

PRIOHYBODONTINAE subfam. nov.

**Diagnosis**. Hybodontiformes caracterizados por las siguientes sinapomorfías: coronas dentarias con cresta oclusal parcial o totalmente aserrada; cúspide central de forma triangular con fuerte compresión labiolingual.

**Taxones incluidos**. *Priohybodus* d'Erasmo, 1960. *Planohybodus* Rees & Underwood, 2008. *Secarodus* Rees & Underwood, 2008.

**Distribución**. *Planohybodus* se registra en el Jurásico Medio de Escocia y Francia (Rees & Underwood, 2008 y referencias), Jurásico Medio a Cretácico Temprano de Inglaterra (Rees & Underwood, 2008 y referencias), Jurásico Tardío/Cretácico Temprano de Brasil (Cupello *et al*., 2011; Pinheiro *et al*., 2013), Cretácico Temprano de España (Bermúdez-Rochas, 2009), Cretácico Temprano de Dinamarca (Rees & Underwood, 2008 y referencias) y Cretácico Tardío de EE.UU. (Bourdon *et al*., 2011). *Secarodus* se registra solamente en el Bathoniense de Inglaterra (Rees & Underwood, 2008). *Priohybodus* se registra en el Jurásico Tardío de Somalia (d'Erasmo, 1960) y Yemen (Duffin, 2001), Jurásico Tardío de Etiopía (Goodwin *et al*., 1999) y Uruguay

(Perea *et al*., 2001, 2009), y Cretácico Temprano de Libia (Duffin, 2001) y Túnez (Tabaste, 1963; Cuny *et al*., 2004).

*Priohybodus* d'Erasmo, 1960

*Priohybodus arambourgi* d'Erasmo, 1960.

**Diagnosis enmendada**. Hibodóntido caracterizado por la siguiente combinación de caracteres (autapomorfías indicadas con *): dentición homodonta (compartido con *Planohybodus*); dentición de tipo cortador (compartido con *Secarodus* y *Planohybodus ensis*); coronas con cúspide central alta, triangular y labiolingualmente comprimida (compartido con *Secarodus* y *Planohybodus*); coronas dentarias mesiales simétricas (compartido con *Secarodus*); coronas dentarias distales simétricas*; coronas dentarias con dos a cinco pares de cúspides*; coronas dentarias mesiales con cúspides divergentes de bases confluentes (compartido con *Secarodus*); coronas dentarias distales con cúspides divergentes de bases confluentes*; coronas dentarias con esmaltoide generalmente liso*; cresta oclusal completamente aserrada*; raíz alta y masiva*; *single crystallite enameloid* compacto*.

**Materiales**. Coronas dentarias (ver Tabla V-B), dientes (FC-DPV 1401, 1609).

**Localidad**. La totalidad de los materiales provienen de la localidad de Martinote, con la excepción de MGT-s/d, dos coronas dentarias de Rincón de Tranqueras. Miembro Batoví (Jurásico Tardío-?Cretácico Temprano) de la Formación Tacuarembó.

**Descripción**. Una espina de aleta dorsal (FC-DPV 1049) y algunos de los dientes listados fueron ilustrados por Perea *et al*. (2001). Aquí se realiza una síntesis actualizada, añadiendo características no reportadas aún en materiales uruguayos. Las coronas dentarias son altas, labio-lingualmente comprimidas, con esmalte liso (Figs. V-7 y V-8). El alto de la corona (CH) varía de 3,30 a 15,05 mm y el largo de la base (CBL) de 5,55 a 18,60 mm. La cúspide central es triangular, ancha, y en el 75% de los dientes analizados totalmente simétrica, exhibiendo los restantes dientes una ligera asimetría (ángulo $\leq$ 10° respecto a la vertical).

Se observan de dos a cinco pares de cúspides laterales (Figs. V-7 y V-8). Los pares 4° y 5°, que se denominarán microcúspides laterales por su tamaño diminuto, se observan raramente y nunca han sido reportados en *Priohybodus*. En la totalidad de los dientes el tamaño desde el primer par de cúspides laterales hasta el último par preservado decrece gradualmente, con la excepción de FC-DPV 2507 (Fig. V-7B), que en uno de sus lados muestra una inversión en el tamaño del 1° y 2° par de cúspides. El ángulo entre el primer par de cúspides laterales y la cúspide central puede aproximarse en algunos especímenes a 90° (Fig. V-8D), pero es usualmente menor.

La cresta oclusal es completamente aserrada (Figs. V-7), y en el caso de la cúspide central muestra una densidad de dentículos de aproximadamente 3-5/mm. El tamaño de los dentículos puede ser variable incluso en dentículos contiguos (Fig. V-9A, B). AL MEB, se aprecia un SCE compacto (Fig. V-9C, D).

La raíz (en los raros casos en que se preserva) tiene aspecto tabular, masivo, sin los grandes poros típicos de otros hibodontiformes (Fig. V-8A), y se dispone en ángulo en relación a la corona, como se aprecia en vista mesial o distal (Fig. V-8B).

**Tabla V-B.** Materiales de *Priohybodus arambourgi* analizados para este trabajo (continúa en pág. siguiente).

| N° de catálogo | CH (mm) | CBL (mm) | CH/CBL |
|---|---|---|---|
| FC-DPV 1014 | 3.30 | 6.25 | 0.53 |
| FC-DPV 1660 | 3.90 | 5.55 | 0.70 |
| FC-DPV 1409 | 3.93 | 9.05 | 0.43 |
| FC-DPV 1387 | 3.98 | 8.98 | 0.44 |
| FC-DPV 1388 | 4.00 | 7.00 | 0.57 |
| FC-DPV 1390 | 4.00 | 6.15 | 0.65 |
| FC-DPV 1617 | 4.20 | 7.20 | 0.58 |
| FC-DPV 1620 | 4.30 | 6.75 | 0.64 |
| FC-DPV 1619 | 4.35 | 6.35 | 0.69 |
| FC-DPV 1621 | 4.65 | 6.80 | 0.68 |
| FC-DPV 1004 | 4.95 | 8.80 | 0.56 |
| FC-DPV 1005 | 5.10 | 6.93 | 0.74 |
| FC-DPV 1618 | 5.13 | 8.40 | 0.61 |
| FC-DPV 1015 | 5.23 | 8.95 | 0.58 |
| FC-DPV 1012 | 5.25 | 8.20 | 0.64 |
| FC-DPV 1623 | 5.25 | 8.65 | 0.61 |
| FC-DPV 1389 | 5.25 | 6.85 | 0.77 |
| FC-DPV 1011 | 5.40 | 8.85 | 0.61 |
| FC-DPV 1382 | 5.53 | 10.75 | 0.51 |
| FC-DPV 1397 | 5.58 | 9.53 | 0.59 |
| FC-DPV 1622 | 5.60 | 11.20 | 0.50 |

| | | | |
|---|---|---|---|
| FC-DPV 1018 | 5.63 | 6.43 | 0.88 |
| FC-DPV 1010 | 5.80 | 9.40 | 0.62 |
| FC-DPV 1383 | 5.85 | 10.65 | 0.55 |
| FC-DPV 1384 | 5.88 | 9.10 | 0.65 |
| FC-DPV 1002 | 5.88 | 10.80 | 0.54 |
| FC-DPV 1616 | 5.95 | 7.55 | 0.79 |
| FC-DPV 1016 | 6.15 | 8.65 | 0.71 |
| FC-DPV 1396 | 6.18 | 9.40 | 0.66 |
| FC-DPV 1386 | 6.40 | 10.20 | 0.63 |
| FC-DPV 1398 | 6.43 | 9.58 | 0.67 |
| FC-DPV 1009 | 6.55 | 9.30 | 0.70 |
| FC-DPV 1613 | 6.58 | 9.10 | 0.72 |
| FC-DPV 1003 | 6.60 | 8.85 | 0.75 |
| FC-DPV 1903 | 6.60 | 8.38 | 0.79 |
| FC-DPV 1399 | 6.80 | 13.75 | 0.49 |
| FC-DPV 1402 | 6.85 | 9.45 | 0.72 |
| FC-DPV 1007 | 7.00 | 11.78 | 0.59 |
| FC-DPV 1615 | 7.05 | 9.45 | 0.75 |
| FC-DPV 1624 | 7.10 | 8.65 | 0.82 |
| FC-DPV 1381 | 7.13 | 11.35 | 0.63 |
| FC-DPV 1657 | 7.38 | 11.10 | 0.66 |
| FC-DPV 909 | 7.40 | 10.00 | 0.74 |
| FC-DPV 906 | 7.45 | 15.00 | 0.50 |
| FC-DPV 1612 | 7.55 | 12.25 | 0.62 |
| FC-DPV 1395 | 7.70 | 12.63 | 0.61 |
| FC-DPV 1008 | 8.00 | 15.60 | 0.51 |
| FC-DPV 1400 | 8.05 | 13.00 | 0.62 |
| FC-DPV 1380 | 8.35 | 16.90 | 0.49 |
| FC-DPV 1391 | 8.75 | 15.63 | 0.56 |
| FC-DPV 1392 | 9.20 | 12.20 | 0.75 |
| FC-DPV 1378 | 9.20 | 14.60 | 0.63 |
| FC-DPV 1399 | 10.30 | 14.90 | 0.69 |
| FC-DPV 1605 | 10.45 | 15.55 | 0.67 |
| FC-DPV 903 | 10.50 | 16.63 | 0.63 |
| FC-DPV 1385 | 10.88 | 17.35 | 0.63 |
| FC-DPV 1401 | 11.10 | 11.70 | 0.95 |
| FC-DPV 1144 | 11.50 | 14.58 | 0.79 |
| FC-DPV 907 | 11.60 | 15.60 | 0.74 |
| FC-DPV 1143 | 12.95 | 17.75 | 0.73 |
| FC-DPV 1604 | 13.75 | 18.60 | 0.74 |
| FC-DPV 1379 | 15.05 | 16.90 | 0.89 |

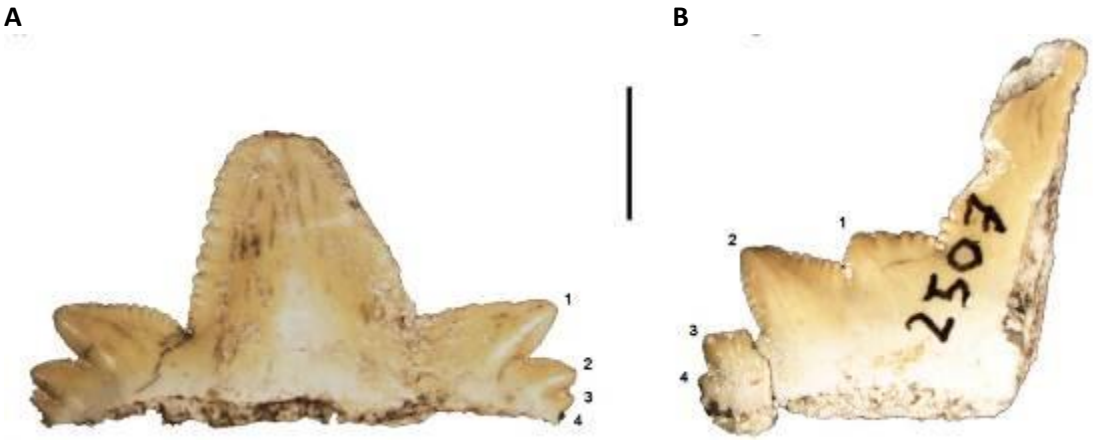



**Figura V-7. A**, FC-DPV n/d, corona dentaria de *Priohybodus arambourgi*. **B**, FC-DPV 2507, corona dentaria aberrante. Escala = 5 mm.

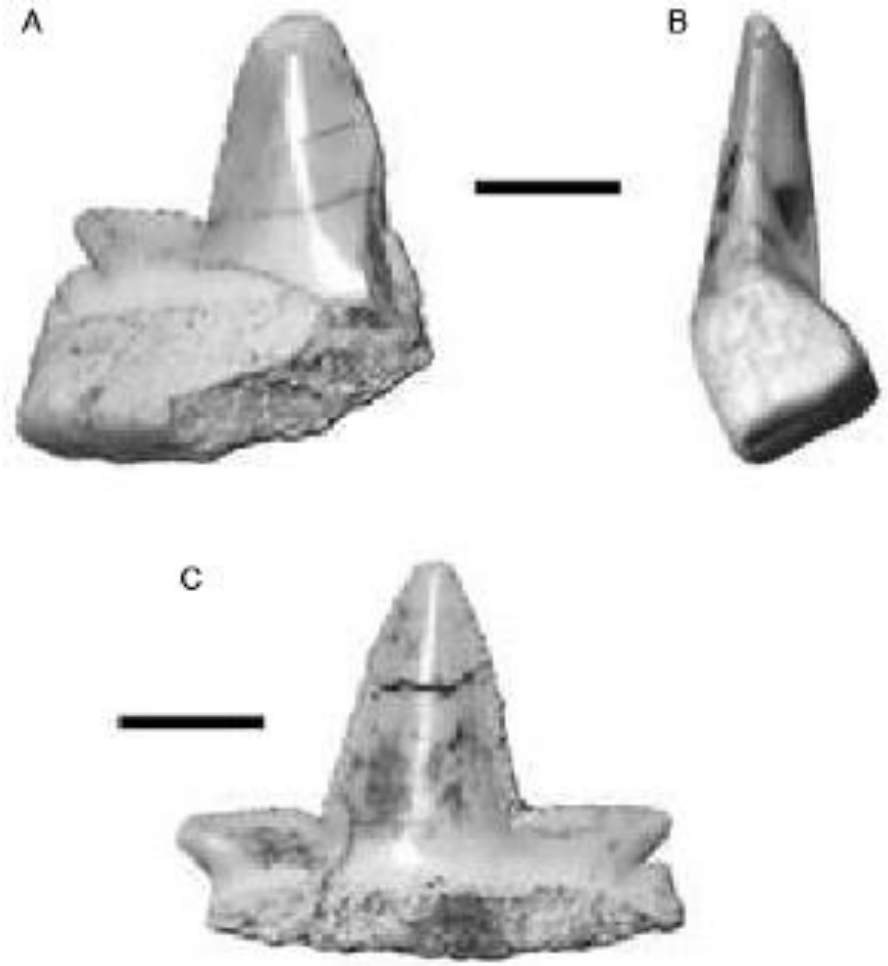



**Figura V-8. A,** FC-DPV 1600, diente de *Priohybodus arambourgi*. **B**, FC-DPV 1144, corona dentaria. Nótese el ángulo entre el primer par de cúspides laterales y la cúspide principal. Escala = 5 mm.

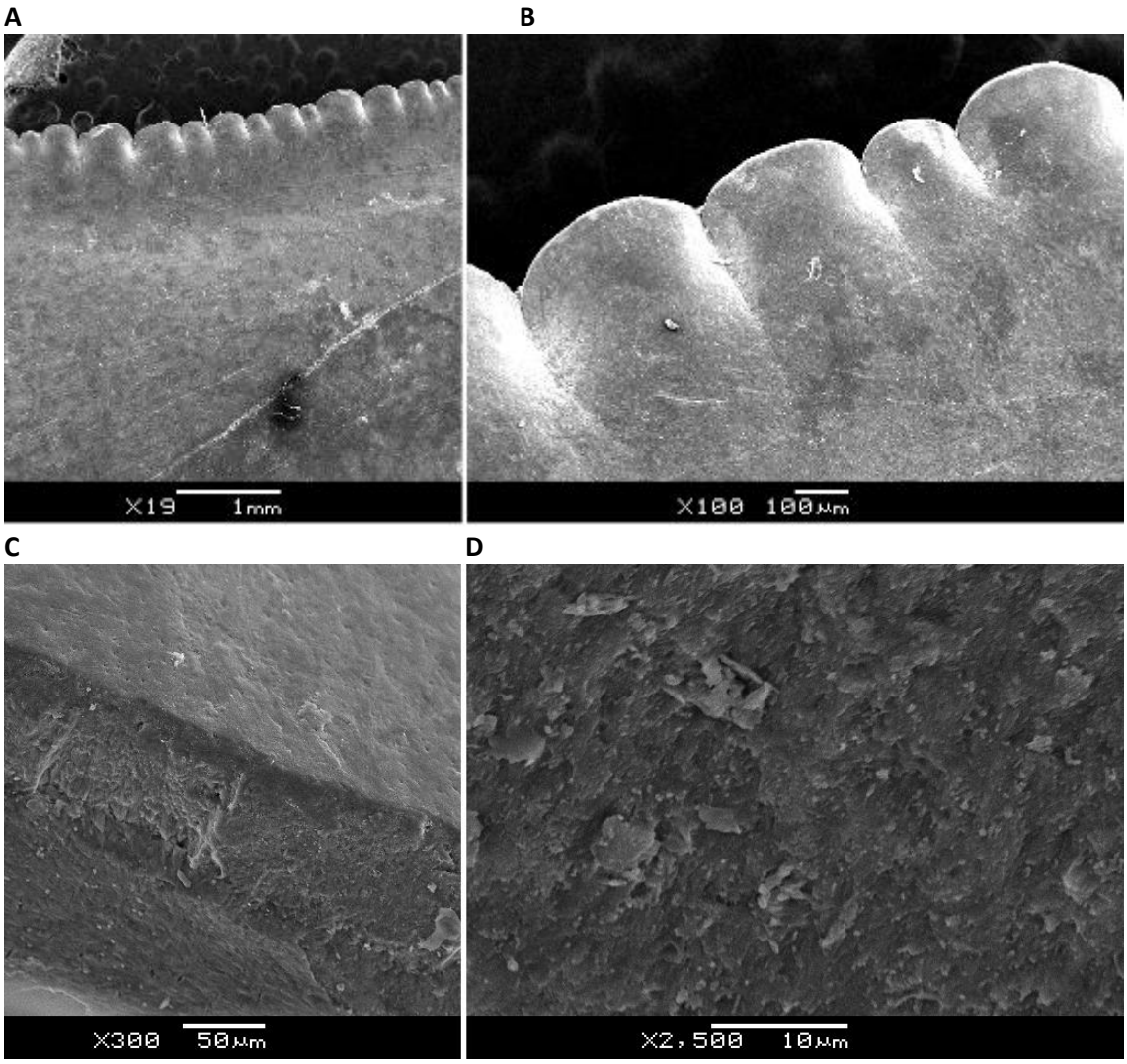



**Figura V-9. A-B**, dentículos de la cúspide principal de una corona dentaria de *Priohybodus arambourgi*. **C-D**, detalle del esmaltoide (SCE).

*Tamaño*. Si se realizan histogramas del alto de las coronas dentarias (CH) y el largo en la base (CBL) se tiene un sesgo hacia las coronas más pequeñas (Figs. 10 y 11). El mejor ajuste en una gráfica de CBL vs. CH está dado por una ecuación potencial (Fig, 12), que se provee de modo de estimar a futuro el tamaño de fragmentos de dientes de la Formación Tacuarembó para los cuales pueda ser medida una de las dos variables.

Ejemplares africanos medidos en la literatura o reportados tienen valores de CH de 15 mm (Cappetta, 1987), 25 mm (Dutheil *et al*., 2010), 26,5 mm (Cuny *et al*., 2004) y, como máximo, 39 mm (Duffin, 2001). Los ejemplares uruguayos, por tanto, son de menores dimensiones que sus contrapartes africanas.

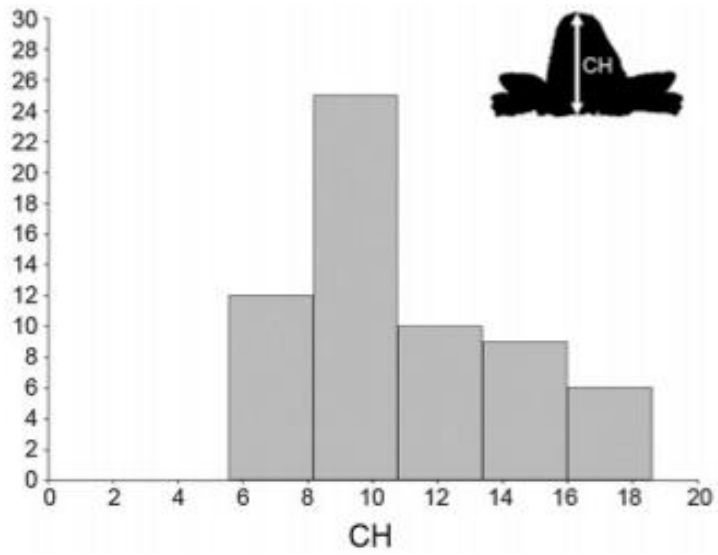



**Figura V-10.** Histograma de los valores de CH (mm) medidos en los dientes de la Tabla V-B.

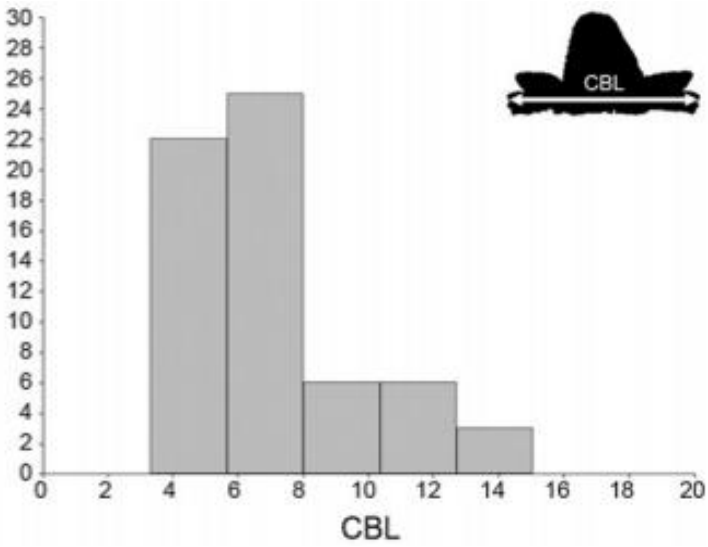



**Figura V-11.** Histograma de los valores de CBL (mm) medidos en los dientes de la Tabla V-B.

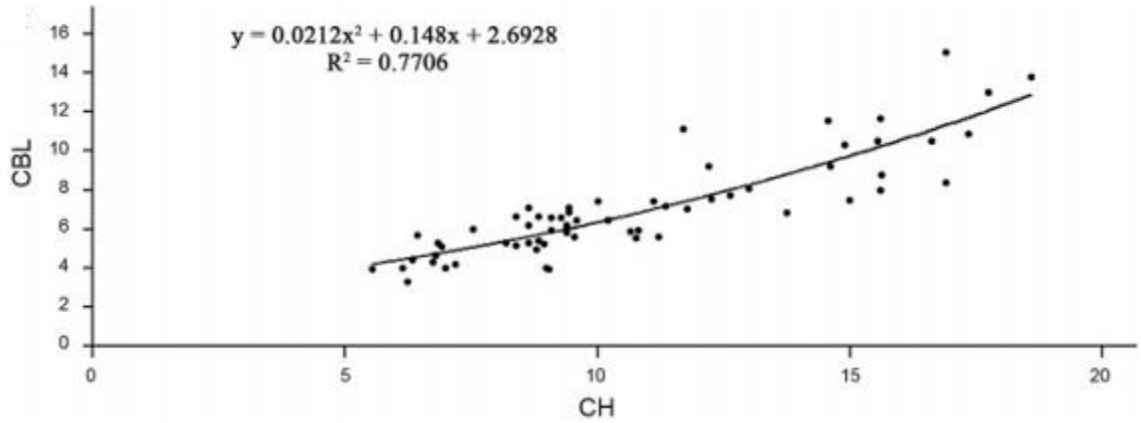



**Figura V-12.** Regresión de CBL (mm) vs. CH (mm).

*Número de cúspides laterales.* Sólo en las 39 coronas dentarias más completas de la muestra original de 62 dientes pudo computarse con exactitud el número de pares de cúspides laterales, encontrándose como se ha mencionado una variación de 2 a 5 pares. Como se aprecia en la Fig. V-13A, la casi totalidad (93%) de las coronas posee 2 o 3 pares de cúspides laterales, como ha sido descrito por otros autores para *Priohybodus arambourgi* (d'Erasmo, 1960; Tabaste, 1963; Cappetta, 1987; Goodwin *et al*., 1999; Duffin, 2001; Perea *et al*., 2001). No obstante, un 7% de los materiales de Uruguay (es decir, 3 coronas, 2 de las cuales se ilustran en la Fig. V-7) exhibe un mayor número de pares de cúspides laterales (4 o 5), lo que no había sido descrito en esta especie hasta el momento. Es posible que, dadas las dimensiones reducidas de los pares 4º y 5º (microcúspides) su preservación sea muy rara.

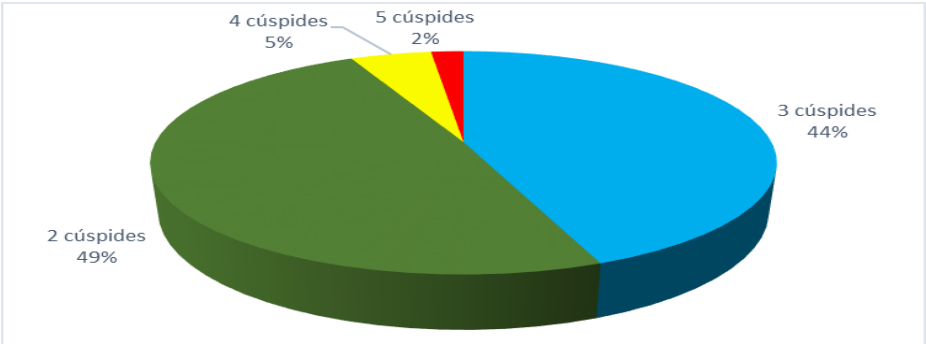
Se examinó en la muestra de 39 coronas la relación del número de pares de cúspides laterales con CH y CBL (Fig. V-13B). Los ejemplares de mayor CH y CBL poseen 2 o 3 pares de cúspides laterales, y los escasos ejemplares con 4 o 5 pares son de pequeñas dimensiones; esto es, el número de pares aumentaría cuanto más distal la posición del diente. Esto ha sido hipotetizado, pero no demostrado, por Duffin (2001), y difiere del estudio de Maisey (1983), quien en la dentición de *Egertonodus basanus* no encontró una relación clara entre el número de pares de cúspides laterales y la posición de la corona. Una alternativa es que se reduzca el número de cúspides con la ontogenia.

*Divergencia, forma y tamaño de cúspides laterales.* Los dientes de hibodontiformes suelen poseer una cúspide central y a cada lado de la misma uno o más pares de cúspides laterales de variado desarrollo. En hibodóntidos de corona alta, las cúspides laterales pueden representar un porcentaje importante de la altura de la cúspide central.

Comúnmente las cúspides laterales y la cúspide central son paralelas entre sí, estando sus bases separadas. Pero en algunos taxones las cúspides laterales divergen, siendo sus bases confluentes entre sí: esto ocurre en los dientes anteriores de *Secarodus polyprion* (Rees & Underwood, 2008; Fig. V-14) y en todos los dientes de

*Priohybodus arambourgi* (d'Erasmo, 1960; Tabaste, 1963; Cappetta, 1987; Goodwin *et al*., 1999; Duffin, 2001; Perea *et al*., 2001), siendo una autapomorfía de esta especie

**A**




**B**

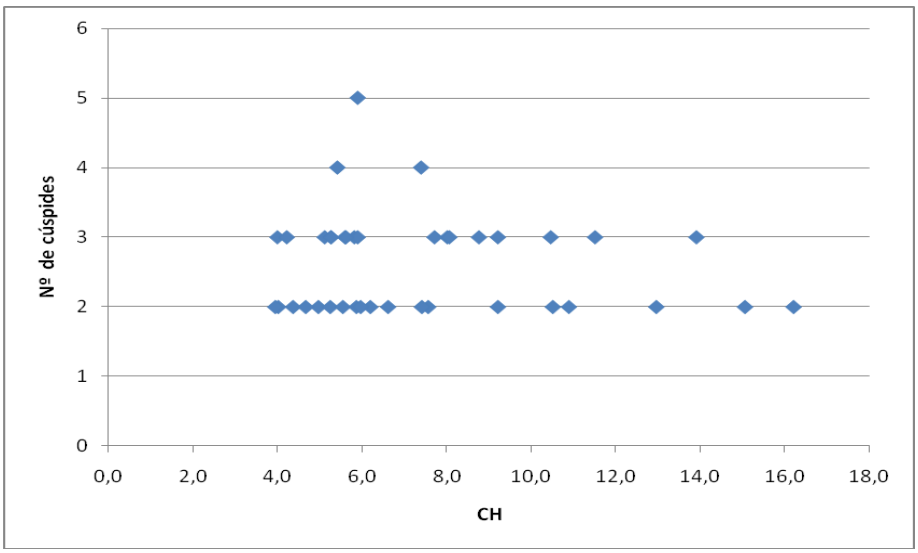



**Figura V-13**. **A**, proporción de dientes según su número de pares de cúspides laterales. **B**, relación entre el número de pares de cúspides laterales y CH.

El ángulo de divergencia puede ser muy variable: para el primer par de cúspides laterales se han reportado ángulos de 30 a 80º respecto al eje de la cúspide central (Duffin, 2001). Como se ha mencionado, en algunos materiales de Uruguay el ángulo alcanza 90º (Fig. V-8C), es decir que el primer par de cúspides laterales se dispone horizontalmente. Ángulos de divergencia altos también se observan en los materiales reportados por d'Erasmo (1960), Tabaste (1963) y Perea *et al*. (2001). Si bien se requeriría un estudio mas sistemático, aparentemente ángulos de divergencia bajos se observan en algunos materiales del Cretácico Temprano de Túnez (Fig. V-15).

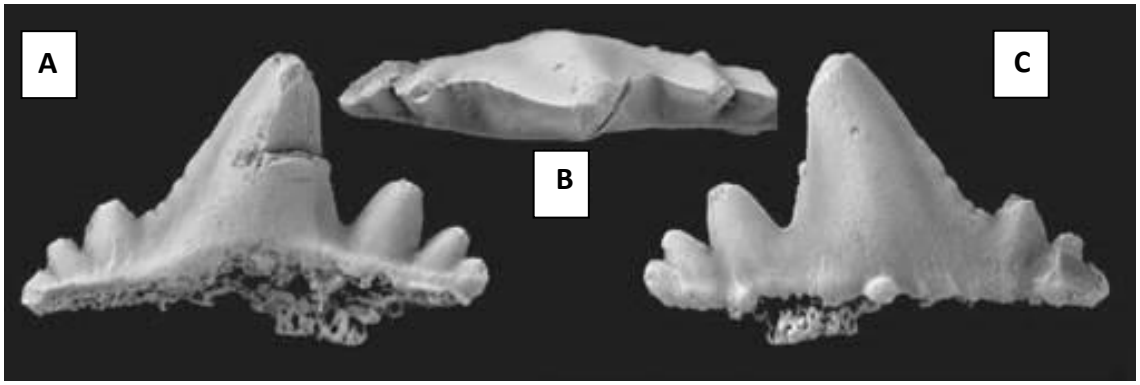



**Figura V-14.** Corona dentaria de *Secarodus polyprion* en vistas lingual (A), oclusal (B) y labial (C). Tomado de Rees & Underwood (2008).

La forma del primer par de cúspides laterales varía entre distintos dientes de *P. arambourgi*. El diente ilustrado por Cuny *et al*. (2004) muestra un primer par de cúspides simétricas y triangulares, de bordes rectos (Fig. V-15); cabe aclarar que en este caso el ángulo de divergencia respecto al eje de la cúspide central es bajo, de unos 45º.

En dientes de Uruguay es más común que el primer par de cúspides sea asimétrico, con el borde superior curvo y más largo que el borde inferior, pero también es cierto que el ángulo de divergencia es mayor; es probable que exista una correlación entre la simetría del primer par de cúspides laterales y el ángulo de divergencia de las mismas.

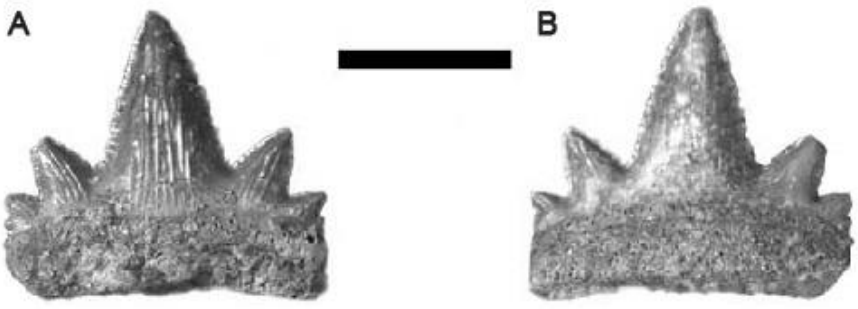



**Figura V-15**. Dientes de *Priohybodus arambourgi* del Cretácico Temprano de Túnez en vistas labial (A) y lingual (B). Nótense las estrías en A. Tomado de Cuny *et al*. (2004). Escala = 2 cm.

El cuanto al tamaño de las cúspides laterales, las del primer par alcanzan un tercio de la altura de la cúspide central (Duffin, 2001). Perea *et al*. (2001) brindan un rango de valores de entre 23,7% y 33,3% de la cúspide central para 5 coronas dentarias de

Uruguay. Los siguientes pares de cúspides presentan un tamaño cada vez menor, con la sóla excepción de un diente aberrante de Uruguay, aquí reportado, en el que el primer par es mayor al segundo par, lo que quizás se pueda explicar por una anomalía en la lámina dental. Curiosamente, Dutheil *et al*. (2010) ilustran un diente que parece exhibir la misma morfología (Fig. V-16).

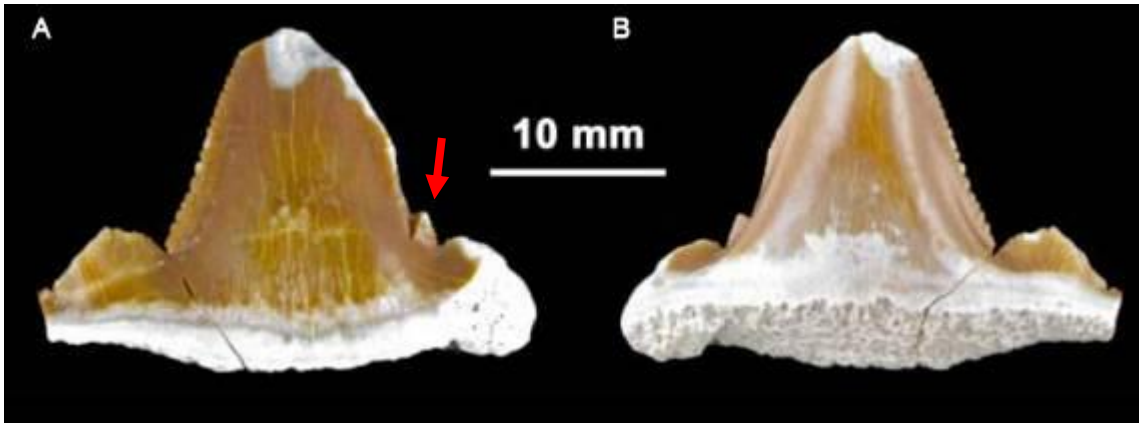



**Figura V-16**. Corona dentaria de *Priohybodus arambourgi* del Cretácico Temprano de Libia. La flecha indica un primer par de cúspides de tamaño anómalo. Tomado de Dutheil *et al*. (2010).

*Cresta oclusal aserrada***.** Como ya se ha expresado, son raros los hibodontiformes con dientes aserrados. *Priohybodus arambourgi* es la única especie de corona alta y cresta oclusal completamente aserrada, una autapomorfía tan distintiva que permite identificar incluso fragmentos de dientes (e.g. Goodwin *et al., 1*999; Fig. V-17). Los dentículos de *P. arambourgi* son más conspicuos que los de *Planohybodus ensis*, que exhibe dentículos no tan bien definidos y solamente en los dientes de mayor tamaño (Fig. V-18).

La densidad de dentículos ha sido reportada sólo en tiempos recientes: 2,4 dentículos/mm (12 dentículos en 5 mm; Duffin, 2001): 2,7 a 5,35 dentículos/mm (Perea *et al*., 2001); 3 a 4 dentículos/mm (Cuny *et al*., 2004). Cuny *et al*. (2004) expresan que los dientes de menores dimensiones poseen mayor densidad de dentículos, lo que aquí no ha sido testeado.



**Figura V-17.** Fragmento de diente de *Priohybodus arambourgi* del Jurásico Tardío de Etiopía. Tomado de Goodwin *et al*. (1999). Si bien los autores lo interpretan como una cúspide principal más una cúspide lateral, aquí se reinterpreta como los dos primeros pares de cúspides laterales. Escala = 1 cm.

Un rasgo no comentado por otros autores para *P*. *arambourgi* es el tamaño irregular de los dentículos adyacentes entre sí: en cualquier grupo de dentículos que se considere, siempre existirán dentículos de tamaño menor a los de los dentículos adyacentes (Fig. V-9A, B), a diferencia de lo que ocurre, por ejemplo, en dientes de terópodos. Una condición similar se observa en el hibodontiforme de corona baja aserrada *Mukdahanodus* (Cuny *et al*., 2009).

*Ornamentación*. Una característica prácticamente universal de los dientes de hibodóntidos es la ornamentación externa del esmaltoide a base de crestas. Por supuesto, existen variaciones en cuanto a la densidad de crestas, disposición (e.g. paralela, anastomosada) y grado de desarrollo (e.g. crestas que alcanzan o no el extremo de las cúspides).

Existen solamente dos conspicuas excepciones: los dientes anteriores de *Secarodus* suelen carecer de ornamentación (Rees & Underwood, 2008), mientras que la totalidad de los dientes de *Priohybodus* poseen esmaltoide liso (d'Erasmo, 1960; Tabaste, 1963; Cappetta, 1987; Goodwin *et al*., 1999; Duffin, 2001; Perea *et al*., 2001). Cuny *et al*. (2004) mencionaron que algunos dientes de *Priohybodus* de Túnez poseen en su cara labial una ornamentación irregular, consistente en crestas no anastomosadas y que no alcanzan el ápice de la corona (Fig. 15A), lo que podría constituir una evidencia de heterodoncia dignática (e.g. las crestas podrían estar restringidas a los dientes superiores) en una dentición por lo demás homodonta. Sumado a otros caracteres, como la forma y orientación del primer par de cúspides,

aquí se considera posible que esos materiales de Túnez pertenezcan a una especie diferente.

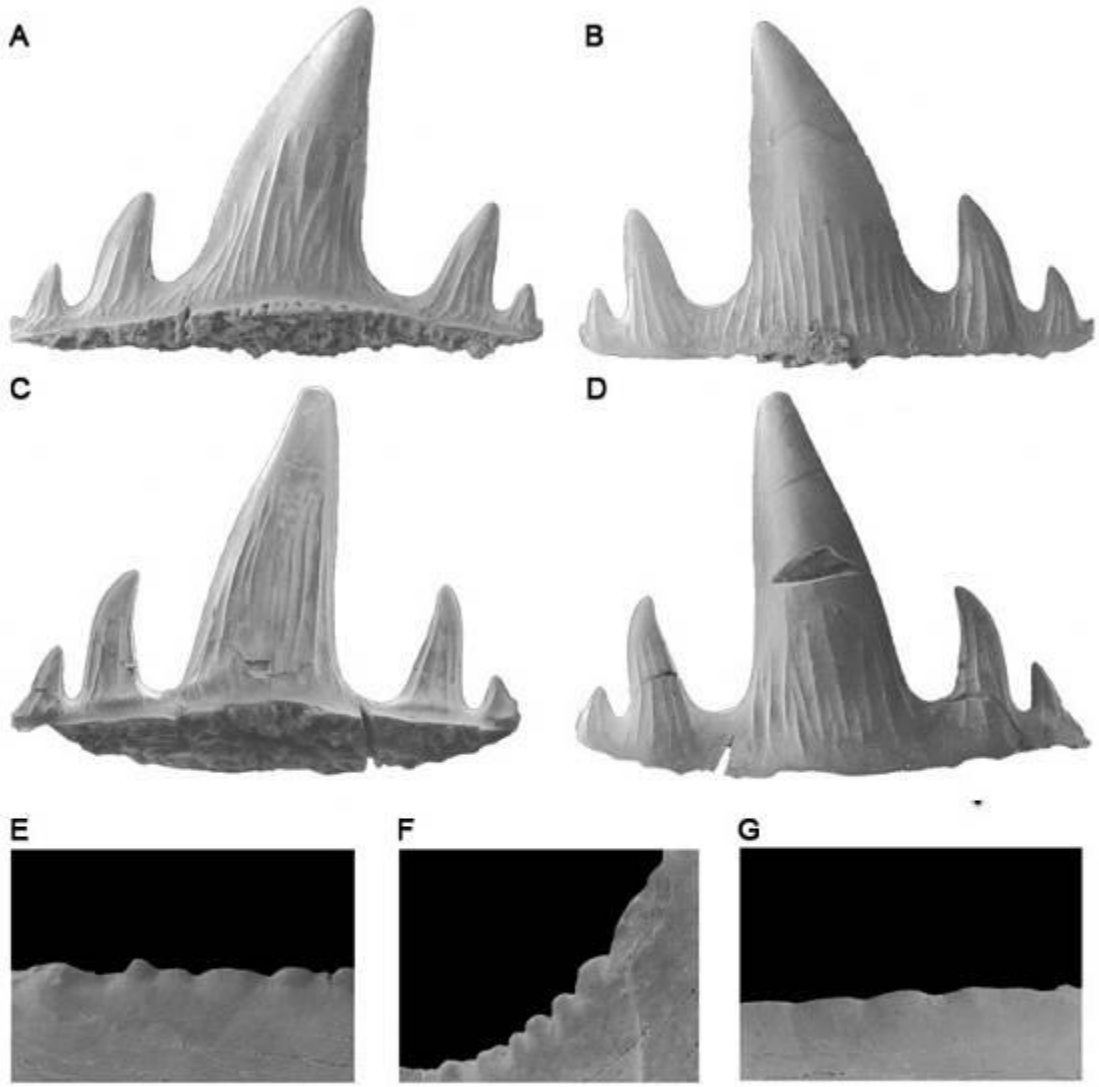



**Figura V-18.** Coronas dentarias de *Planohybodus ensis*. Los detalles (E-G) muestran dentículos. Tomado de Underwood & Rees (2002).

## 4. ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Se realizó un análisis filogenético en el software TNT empleando 17 caracteres (restringidos a dentición, espinas cefálicas y espinas de aletas dorsales) y 10 taxones (*Hamiltonichthys*, *Lissodus*, *Asteracanthus*, *Acrodus*, *Palaeobates*, *Hybodus*, *Egertonodus*, *Planohybodus*, *Secarodus* y *Priohybodus*). Los caracteres fueron adaptados para un análisis numérico a partir de Maisey (1982, 1983, 1989), Duffin

(2001), Rees & Underwood (2002), Rees (2008) y Rees & Underwood (2008). Todos los caracteres fueron considerados no aditivos. Dado el pequeño tamaño de la matriz, se realizó una búsqueda por enumeración implícita, que obtuvo como resultado un único árbol más parsimonioso de 19 pasos de longitud (Fig. V-19), con índices altos (IC = 0,947 e IR = 0,952).

El análisis aquí presentado es uno de los escasos análisis numéricos realizados en hibodontiformes, con excepción de los de Coates & Gess (2007), Rees (2008) y Lane (2010); estos dos últimos no publicaron las matrices correspondientes. Se espera a futuro incorporar nuevos taxones y caracteres para mejorar la resolución de algunas partes del cladograma, así como para explorar las relaciones filogenéticas de los Lonchidiidae. De todas formas se obtuvieron los siguientes resultados:

- Hybodontidae es un grupo monofilético, y no incluye a *Hamiltonichthys*, lo que es consistente con las hipótesis de Maisey (1989) y Rees (2008).

- Hybodontidae comprende tres clados principales (ver más adelante), como fuera hipotetizado por Rees (2008).

- *Priohybodus*, el taxón que aquí interesa particularmente, sería un hibodóntido derivado, como implicaron Soto (2005) y Rees (2008).

- la posición de *Lissodus* es incierta (ver más adelante).

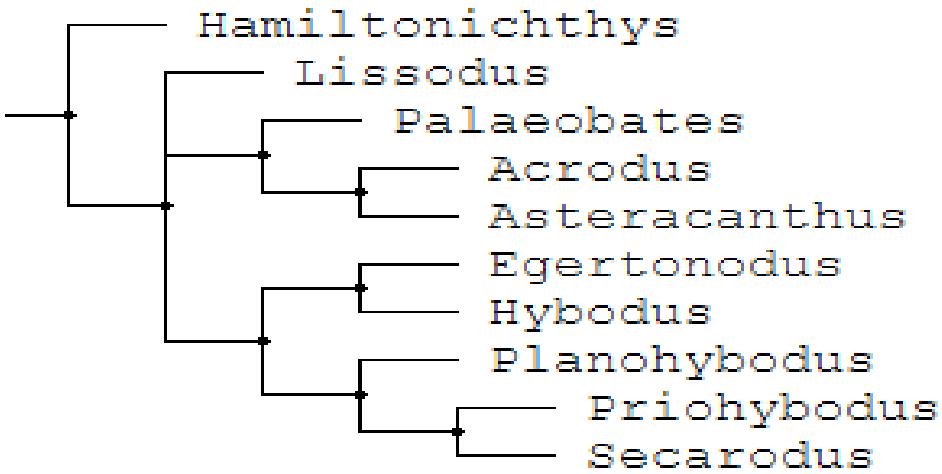



**Figura V-19.** Filogenia de los hibodontiformes obtenida en este trabajo.

La familia Hybodontidae comprende tres clados (Rees, 2008; este trabajo), a saber: Hybodontinae, Acrodontinae y un tercer clado que aquí ha sido denominado Priohybodontinae. Para estabilizar la taxonomía se proporcionarán definiciones filogenéticas siguiendo el criterio de Sereno (1999), es decir, una definición basada en el nodo para el clado más inclusivo (Hybodontidae) y sendas definiciones basadas en la rama para los tres subclados (Fig. V-20). Por las diagnosis de los clados, ver Tabla V-4.

► **Hybodontidae**. *Hybodus reticulatus*, *Priohybodus arambourgi*, *Acrodus nobilis*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes.

Taxones incluidos: en el contexto de este análisis filogenético, *Asteracanthus*, *Palaeobates*, *Acrodus*, *Hybodus*, *Egertonodus*, *Priohybodus*, *Secarodus* y *Planohybodus*. *Lissodus* podría o no ser un hibodóntido (ver más adelante).

► **Hybodontinae**. Todos los hibodóntidos más estrechamente emparentados con *Hybodus reticulatus* que con *Priohybodus arambourgi* y *Acrodus nobilis*.

Taxones incluidos: *Hybodus* y *Egertonodus*. Potencialmente, *Meristodonoides* (no incluido en este análisis).

► **Acrodontinae**: Todos los hibodóntidos más estrechamente emparentados con *Hybodus reticulatus* que con *Priohybodus arambourgi* y *Acrodus nobilis*.

Taxones incluidos. *Acrodus*, *Asteracanthus*, *Palaeobates*.

► **Priohybodontinae**. Todos los hibodóntidos más estrechamente emparentados con *Priohybodus arambourgi* que con *Hybodus reticulatus* y *Acrodus nobilis*. Se justifica la creación de esta tercera subfamilia por razones de diferenciación morfológica, estando el clado relativamente bien soportado (ver Anexos II-A4 a II-A6).

Taxones incluidos. *Priohybodus*, *Secarodus*, *Planohybodus*.

En cuanto a la posición filogenética de *Lissodus*, éste ha sido tradicionalmente un taxón difícil de clasificar, siendo variablemente asignado a las familias Polyacrodontidae (e.g. Maisey, 1989), Lonchidiidae (e.g. Rees & Underwood, 2002) y, con dudas, Hybodontidae (e.g. Rees, 2008). En el análisis filogenético aquí realizado no hay caracteres que vinculen decididamente a *Lissodus* con Acrodontinae o con el clado (Hybodontinae + Priohybodontinae).

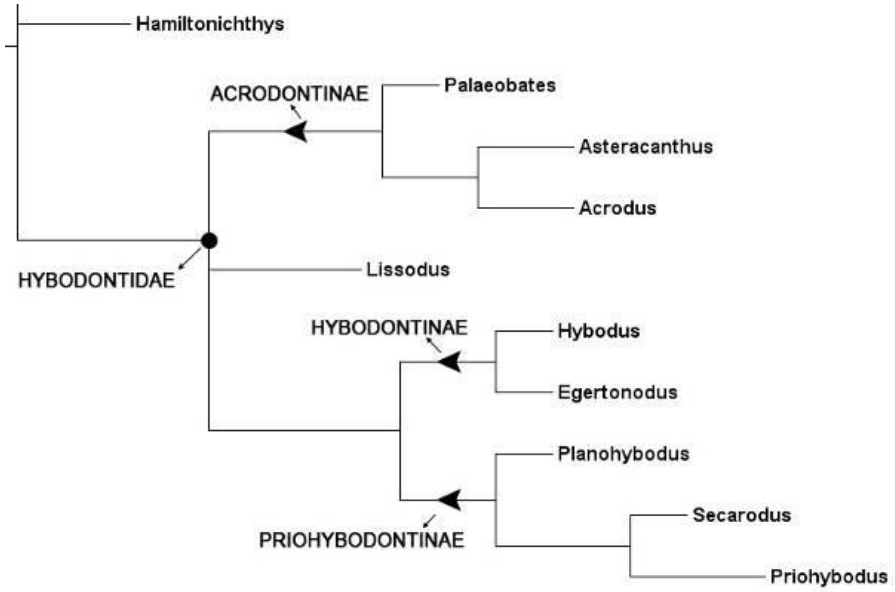



**Figura V-20.** Definiciones filogenéticas propuestas en este trabajo. El punto denota una definición basada en el nodo, y las flechas definiciones basadas en la rama.

# 5. DISCUSIÓN

## 5.1. Hibodontiformes con dentición cortadora

Entre los hibodontiformes, sólo seis géneros podrían considerarse como cortadores (Fig. V-21 y Tabla V-C), de los cuales tres poseen coronas bajas y totalmente aserradas (*Mukdahanodus, Pororhiza* y *Thaiodus*; Cappetta, 1986; Cappetta *et al*., 1990; Cuny *et al*., 2003, 2009); dos, coronas altas y parcialmente aserradas (*Secarodus* y una especie de *Planohybodus*; Rees & Underwood, 2008); y el restante es el único que posee coronas altas y totalmente aserradas (*Priohybodus*; d'Erasmo, 1960; Duffin, 2001; Perea *et al*., 2001). *Priohybodus* exhibe además otras particularidades:

1) dentición homodonta,

2) fuerte compresión labio-lingual,

3) coronas simétricas,

4) ausencia de crestas en el esmaltoide, y

5) cúspides laterales divergentes.

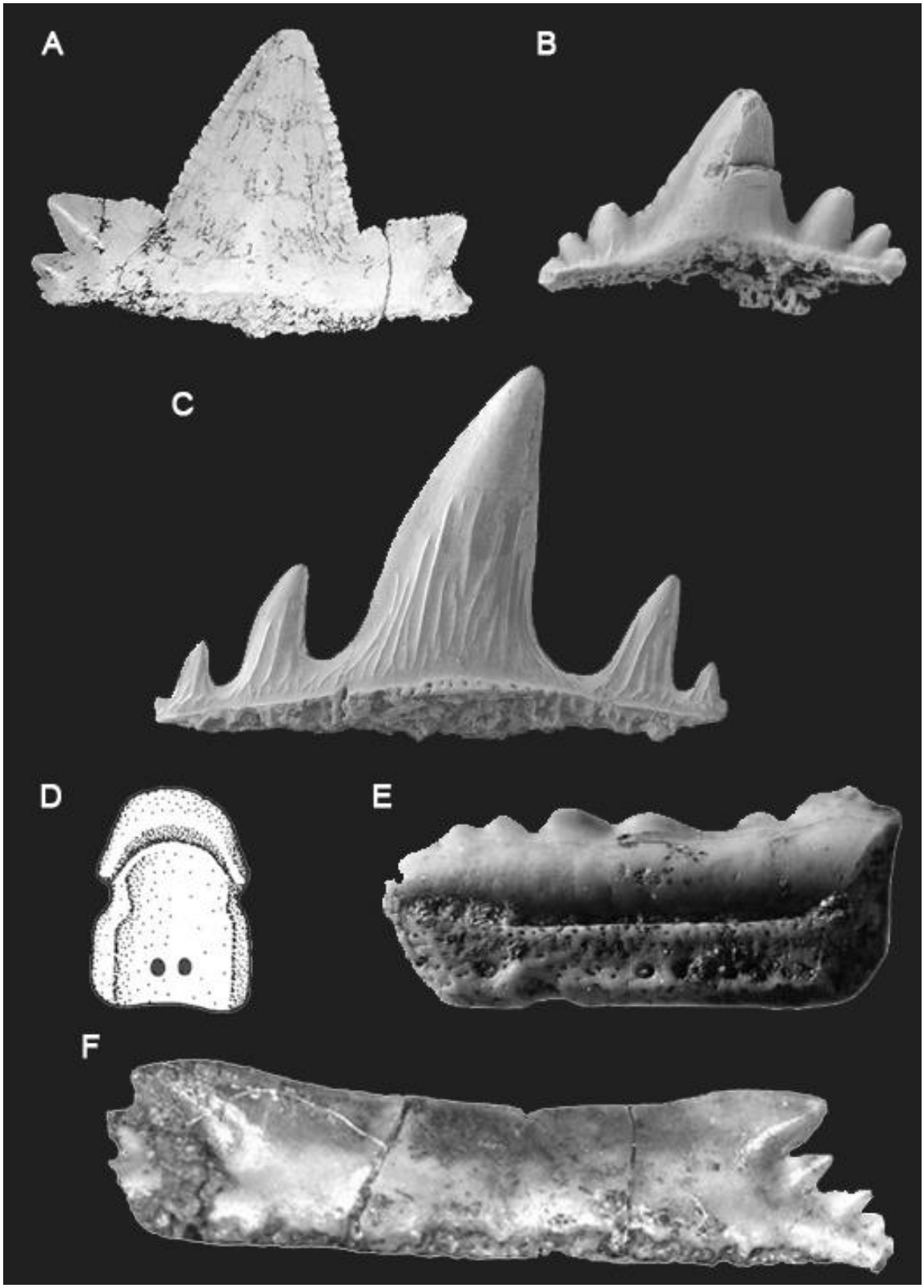



**Figura V-21.** Hibodontiformes de dentición cortadora. **A**, *Priohybodus arambourgi*. **B**, *Secarodus polyprion*. **C**, *Planohybodus ensis*. **D**, *Pororhiza molimbaensis*. **E**, *Thaiodus ruchae*. **F**, *Mukdahanodus trisivakulii*. Tomado de Cappetta (1987), Underwood & Rees (2002), Cuny *et al*. (2003), Rees & Underwood (2008) y Cuny *et al*. (2009).

El carácter 1 es compartido con *Planohybodus*; el carácter 2 con *Planohybodus* y *Secarodus*; y los caracteres 3-5 se encuentran solamente en dientes anteriores de *Secarodus*. Por tanto, los tres géneros podrían estar estrechamente emparentados, con *Priohybodus* y *Secarodus* representando probables grupos hermanos (lo que implicaría que *Priohybodus* ya habría surgido en el Bathoniense).

Las similitudes entre *Priohybodus* y *Secarodus polyprion* (anteriormente *Hybodus polyprion*) fueron mencionadas por d'Erasmo (1960), mientras que las existentes entre *Planohybodus ensis* (anteriormente *Hybodus ensis* o *Egertonodus ensis*) fueron alternativamente consideradas como producto de convergencia (Underwood & Rees, 2002) o bien como indicativas de estrechas relaciones filogenéticas (Soto, 2005; Rees & Underwood, 2008).

Un estudio reciente sobre el ?ctenacantiforme paleozoico *Carcharopsis prototypus*, así como en dos de los hibodontiformes cortadores (*Priohybodus* y *Thaiodus*) descubrió que el SCE es relativamente compacto (Duffin & Cuny, 2008). Esto llevó a los autores a concluir que en no neoseláceos el desarrollo de una dentición cortadora requiere una mayor compactación para poder resistir los esfuerzos tensiles asociados. La compactación extrema observada en *Priohybodus* podría estar relacionada a dos caracteres ya mencionados: corona alta y labio-lingualmente comprimida.

### 5.2. Implicancias biogeográficas y paleoecológicas

Como fue propuesto por Cuny *et al*. (2009), un primer linaje de hibodontiformes con dentición cortadora surge en el Jurásico Medio de Europa (Figs. V-22 y V-23) con *Secarodus* y *Planohybodus*, y en el Jurásico Tardío-Cretácico Temprano se extiende a Gondwana Occidental (*Planohybodus* en Brasil; *Priohybodus* en Uruguay, Etiopía, Yemen, Somalia, Libia y Túnez; d'Erasmo, 1960; Cappetta, 1987; Goodwin *et al*., 1999; Duffin, 2001; Perea *et al*., 2001; Cuny *et al*., 2004; Cupello *et al*., 2011; Pinheiro *et al*., 2013; Fig. V-22), con un segundo evento de dispersión para alcanzar EE.UU., donde *Planohybodus* se registra en el Santoniense (Bourdon *et al*., 2011; Fig. V-22).

**Tabla V-C**. Distribución temporal de especies de hibodontiformes con dentición parcial o totalmente aserrada. Se indican en verde los taxones con coronas bajas totalmente aserradas, en azul los taxones con coronas altas parcialmente aserradas y en rojo los taxones con coronas altas totalmente aserradas. Basado en Cappetta *et al*. (2001), Duffin (2001), Perea *et al*. (2001), Rees & Underwood (2008), Bermúdez-Rochas (2009) y Cuny *et al*. (2009).

| | | |
|---|---|---|
| **HYBODONTIFORMES** | | |
| **Hybodontidae** | | |
| **Priohybodontinae subfam. nov.** | | |
| ***Priohybodus arambourgi*** | Tth | Etiopía |
| | Kim/Tth | Yemen |
| | J Tardío | Somalia |
| | K pre-Alb | Libia, Túnez |
| | J Tardío | Uruguay |
| | -?K Temprano | |
| ***Secarodus polyprion*** | Bth | Inglaterra |
| ***Planohybodus ensis*** | Ber-Brm | Inglaterra |
| | Hau-Brm | España |
| **Thaiodontidae** | | |
| ***Thaiodus ruchae*** | Apt-Alb | Tailandia, Japón, Tibet |
| **Hybodontiformes *incertae sedis*** | | |
| ***Pororhiza molimbaensis*** | Alb | Rep. Dem. del Congo |
| ***Mukdahanodus trisivakulii*** | K pre Apt | Tailandia |

Curiosamente para un clado que supuestamente migró desde Europa, al mapear la distribución de *Priohybodus* se aprecia que los registros más septentrionales (Libia y Túnez) son también los más tardíos (Barremiense/Aptiense[6]), lo que quizás sea producto de un sesgo de colecta. Llama la atención asimismo que las ocurrencias del Jurásico Tardío de *Priohybodus* en África estén representadas, aparentemente, por materiales muy escasos en comparación a los del Cretácico Temprano del mismo continente, lo que puede deberse a factores paleoambientales, como una mayor

[6]Con la excepción de los materiales de *Planohybodus* del Santoniense de EE.UU. (Bourdon *et al*., 2011).

salinidad en el Jurásico Tardío de Etiopía (ambiente submareal en la base de la Formación Mugher Mudstone; Goodwin *et al*., 1999).

Un segundo linaje, representado por *Pororhiza* (de ubicación incierta entre los Hybodontiformes), es endémico del Albiense de la República Democrática del Congo (Cappetta, 1987). Los dos restantes linajes fueron endémicos del sudeste de Asia (Fig. V-22), pero no fueron contemporáneos entre sí: están representados por *Mukdahanodus* (Cretácico pre-Aptiense de Tailandia; Cuny *et al*., 2009) y *Thaiodus* (Aptiense-Albiense de Tailandia, Japón y Tibet; Cappetta *et al*., 1990; Cuny *et al*., 2003, 2008), respectivamente.

La desaparición de estos cuatro linajes de hibodontiformes pudo haberse debido al pico transgresivo del Albiense Tardío, aunque el primero de ellos no se ha registrado hasta el momento más allá del Barremienes/Aptiense. Otra hipótesis que se propone aquí es la progresiva invasión de los ambientes dulceacuícolas por los neoseláceos, que en Europa comenzó en el Barremiense (Sweetman & Underwood, 2006).

Según Cuny *et al*. (2009), la ausencia o rareza de hibodontiformes con dentición cortadora (particularmente aserrada) en Europa se debió tanto a la competencia por parte de los altamente diversificados neoseláceos (que ya en esa época incluían taxones de tipo dentario cortador) como a la ausencia de grandes ríos que permitieran el desarrollo de grandes tiburones dulceacuícolas.

En Norteamérica la diversidad de hibodontiformes registrada en el Cretácico fue considerablemente menor a la de los neoseláceos, por lo que nuevamente la competencia parece ser un factor importante, aunque no se descarta un sesgo de colecta. En el caso de Uruguay, existían indudablemente ríos de porte suficiente y, hasta el momento, no se han hallado restos de neoseláceos, lo que puede explicar la abundancia de *Priohybodus*.

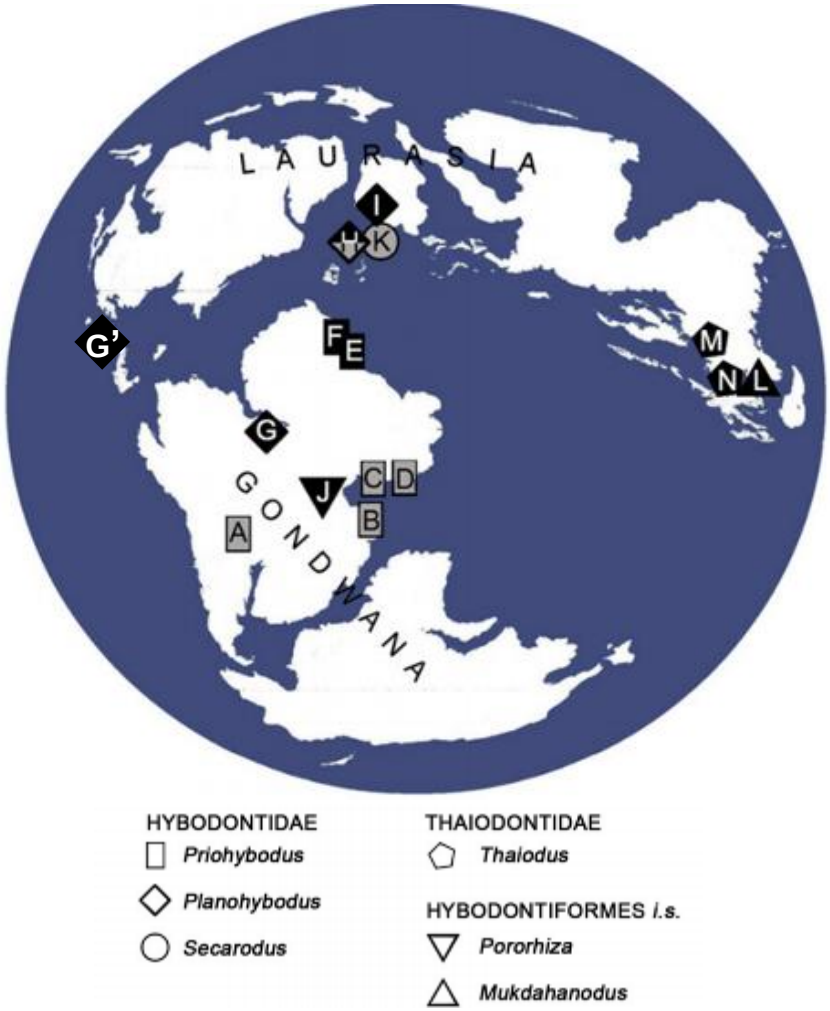



**Figura V-22.** Distribución de los hibodontiformes de tipo cortador. Los símbolos denotan las afinidades taxonómicas. El color gris implica taxones jurásicos y el color negro cretácicos. **A-F**, *Priohybodus arambourgi*. **A**, Jurásico Tardío, Uruguay. **B**, Late Jurassic, Somalia. **C**, Tithoniense, Etiopía. **D**, Jurásico Tardío, Yemen del Norte. **E**, Hauteriviense/Barremiense, Libia. **F**, Hauteriviense/Barremiense, Túnez. **G-I**, *Planohybodus*. **G**, Neocomiense, Brasil (*P*. sp.). **G'**, Santoniense, Nuevo México (*P*. sp.). **H**, Calloviense-Oxfordiense, Inglaterra (*P*. *peterboroughensis*); Bathoniense, Inglaterra, Escocia y Francia (*P. grossiconus*); Berriasiense-Barremiense, Inglaterra; Hauteriviense-Barremiense, España (*P. ensis*); Berriasense, Dinamarca (*P*. sp.). **I**, *Pororhiza molimbaensis*: Albiense, República Democrática del Congo. **J**, *Secarodus polyprion*: Bathoniense, Inglaterra. **K**, *Mukdahanodus trisivakulii*: pre-Aptiense, Tailandia. **L-M**, Thaiodus ruchae. **L**, Aptiense-Albiense, Tíbet. **N**, Aptiense-Albiense, Tailandia. Edades tomadas de Cappetta *et al*. (1990), Goodwin *et al*. (1999), Duffin (2001), Pinheiro *et al*. (2008), Rees & Underwood (2008), Bermúdez-Rochas (2009), Cuny *et a*l. (2009), Le Loeuff *et al*. (2010) y Bourdon *et al*. (2011). Mapa basado en reconstrucciones paleogeográficas de Ronald Blakey (Colorado Plateau Geosystems).

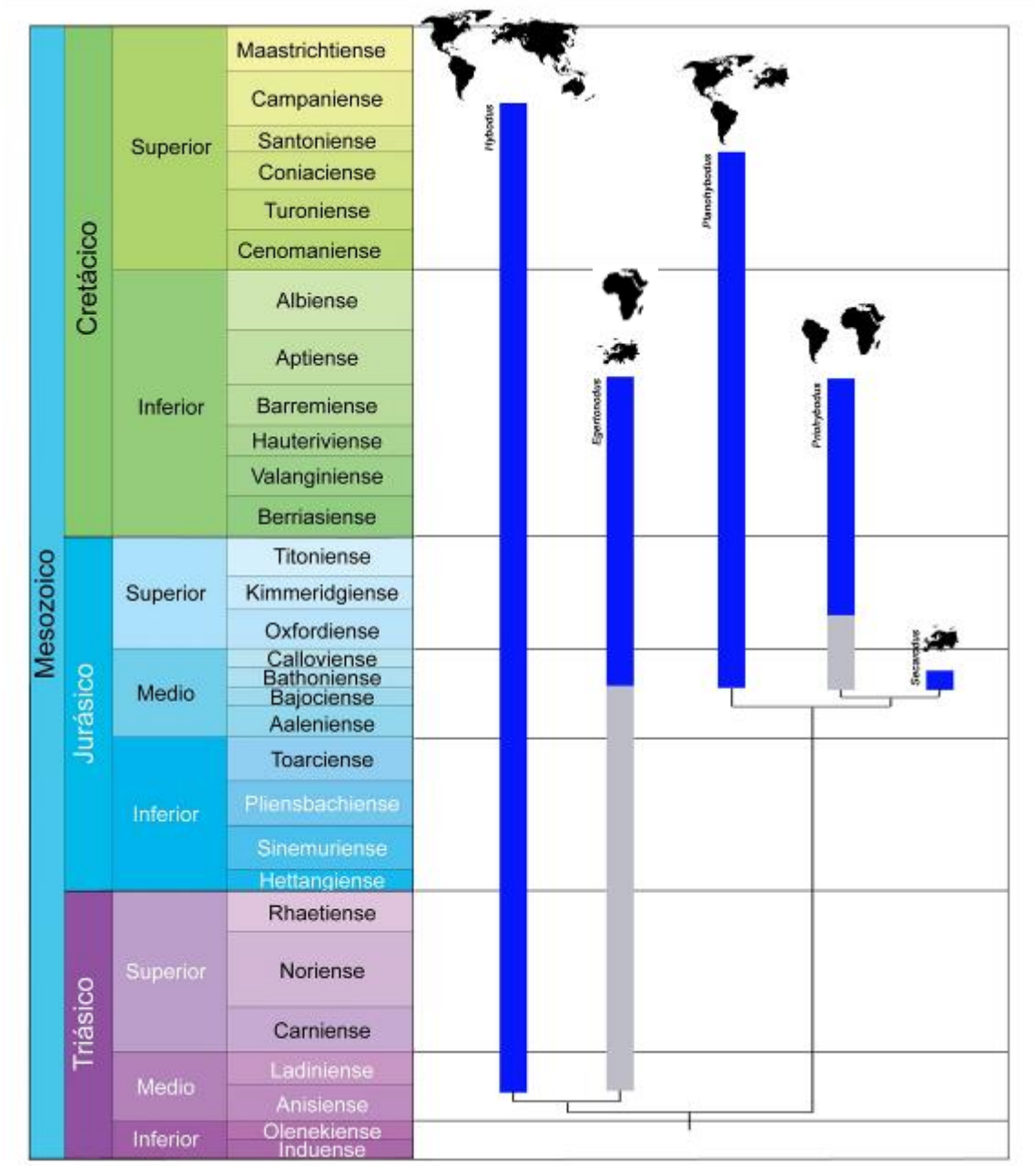



**Figura V-23.** Filogenia temporalmente calibrada (según este trabajo) del clado Hybodontinae + Priohybodontinae**.**

# CAPÍTULO VI
# GINGLYMODI

## 1. INTRODUCCIÓN

Los actinopterigios están representados en la actualidad, además de los esturiones, por unas 32.000 especies de neopterigios, la práctica totalidad de las cuales pertenecen a los altamente diversificados y exitosos Teleostei (Sallan, 2014).

Los otros linajes sobrevivientes de Neopterygii están escasamente representados en la actualidad por los Polypteridae de África (con dos géneros: *Erpetoichthys* y *Polypterus*), los Amiidae de Norteamérica (con el género *Amia*) y los Lepisosteidae de Norte y Centroamérica y el Caribe (también con dos géneros: *Lepisosteus* y *Atractosteus*), estas dos últimas familias agrupadas en el clado Holostei (Grande, 2010; Fig. VI-1A; ver más adelante).

Pero esta baja diversidad de los neopterigios no teleósteos no es representativa de la larga historia del grupo, que, como la evidencia molecular indica (ya que no la fósil, por el momento), se originó en el Paleozoico (Sallan, 2014) y tuvo un importante radiación en el Mesozoico. En efecto, se han descrito varias decenas de géneros con una distribución mucho más extendida que en la actualidad, incluyendo formas de ambientes tanto marinos como salobres y dulceacuícolas, con morfologías corporales casi tan variadas como en los modernos teleósteos (e.g. Helfman *et al*., 2009).

Los Neopterygii documentan un paso importante en la evolución de los peces de aletas radiadas: la adquisición de un mejor control de la movilidad de las aletas dorsal y anal, con la consiguiente mejora en la capacidad de nado (Lopéz-Arbarello *et al*., 2008).

Además, los neopterigios basales desarrollaron un mecanismo, perfeccionado en los más avanzados teleósteos, de proyección de las mandíbulas hacia adelante, lo que además de aumentar su rango de alcance crea una especie de fuerza de succión (Benton, 2005).

### 1.1. La monofilia de Holostei

Grande (2010) hace un interesante análisis histórico del problema "Holostei vs Halecostomi", también conocido como el problema "gar-*Amia*-teleost". Existen tres hipótesis posibles de relaciones filogenéticas entre los clados Lepisosteidae, Amiidae y Teleostei: un primera hipótesis, propuesta por varios autores (e.g. Regan, 1923; Olsen & McCune, 1991), en la que los Amiidae están más cercanamente emparentados con los Lepisosteidae (formando el clado Holostei; Fig. VI-1A) que con los Teleostei; una segunda hipótesis, postulada por autores como Patterson (1973), en la que los Amiidae están más cercanamente emparentados con los Teleostei (formando el clado Halecostomi; Fig. VI-1B); y una tercera hipótesis, solamente propuesta por Olsen (1984), en la que los Lepisosteidae están más cercanamente emparentados con Teleostei (formando un clado innominado; Fig. VI-1C) que con Amiidae. Esta última hipótesis estaba débilmente soportada y no fue recogida por otros autores.

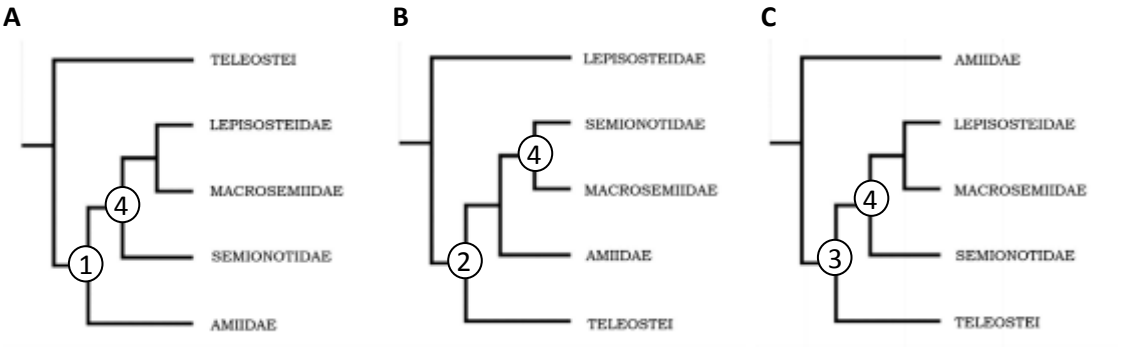



**Figura VI-1**. Tres hipótesis simplificadas de relaciones filogenéticas entre los Neopterygii, basado en Patterson (1973), Olsen (1984) y Olsen & McCune (1991). **A**, Amiidae más cercanamente emparentados con los Lepisosteidae que con Teleostei. **B**, Amiidae más cercanamente emparentados con Teleostei que con los Lepisosteidae. **C**, Teleostei más cercanamente emparentados con los Lepisosteidae que con Amiidae. Nodo 1, Holostei. Nodo 2, Halecostomi. Nodo 3, innominado. Nodo 4, Ginglymodi.

Según Grande (2010), el trabajo de Paterson (1973) sobre los Halecostomi influyó tan fuertemente sobre autores posteriores que el término Holostei cayó en el olvido. Grande (2010), en una revisión crítica de trabajos previos (incluyendo supuestas homologías) y un análisis directo sobre una importante cantidad de materiales, proveyó por primera vez una base morfológica firme para retomar la monofilia de

Holostei, lo que está además de acuerdo con varios estudios basados en datos moleculares, desde Normark *et al*. (1991) hasta Kikugawa *et al*. (2004).

Holostei *sensu* Grande (2010) comprende entonces a los Halecomorphi (e.g. Amiidae) y a los Ginglymodi, estos últimos incluyendo a los Lepisosteiformes, Semionotiformes y Macrosemiiformes.

### 1.2. *Semionotus*, *Lepidotes* y sus parientes

Los Semionotiformes fueron tal vez los representantes mesozoicos más exitosos de los Holostei (McCune, 1990; Maisey, 1991a). Este grupo altamente diverso de neopterigios alcanzó una distribución mundial durante gran parte del Mesozoico (Maisey, 1991a; McCune, 1996; Brito & Gallo, 2003). Como sus parientes vivos más cercanos (Lepisosteidae), exhiben un número de caracteres primitivos, a saber: cola hemiheterocerca, lepidotriquias guarnecidas con fulcras, columna vertebral poco osificada y gruesas escamas ganoides imbricadas por una articulación tipo *peg and socket* (McCune, 1990), por lo que son los exoesqueletos lo que frecuentemente se preserva.

*Semionotus* y *Lepidotes* son los típicos ejemplos de *wastebasket taxa*, con varias decenas de especies nominales cada una ya en el siglo XIX, muchas de ellas basadas en material inadecuado para la comparación, como parches de escamas e incluso escamas aisladas. Algunos autores que se ocuparon de describir algunas de estas especies (e.g. Jain, 1983; Thies, 1989; Olsen & McCune, 1991) coincidían unánimemente en la necesidad de efectuar una revisión de estos y otros "semionotiformes".

Nuevos géneros fueron creados en los últimos años (e.g. Wenz, 1999; Cavin & Suteethorn, 2006; Tintori & Lombardo, 2007; López-Arbarello & Codorniú, 2007; Lombardo & Tintori, 2008; López-Arbarello & Alvarado-Ortega, 2011; López-Arbarello & Sferco, 2011; Schröder *et al*., 2012; Xu & Wu, 2012; Cavin *et al*., 2013; Gibson, 2013; Wen *et al*., 2012; Chen *et al*., 2014; Bermúdez-Rochas & Poyato-Ariza, 2015; López-Arbarello & Wencker, 2016). Pero fue precisamente a partir de los trabajos de Cavin y

de López-Arbarello que se comenzó a tener una idea más clara de las relaciones filogenéticas entre los distintos taxones de ginglimodios.

Un mojón importante lo constituyó la revisión de los géneros *Semionotus* (López-Arbarello, 2008) y *Lepidotes* (López-Arbarello, 2012). En el primer caso, se redescribió la especie tipo *S. bergeri*, hecho no menor si se tiene en cuenta que trabajos previos se basaban en la especie norteamericana *S. elegans* (e.g. Olsen & McCune, 1991).

En el segundo caso, se comprobó, al igual que Cavin (2010) y Cavin *et al*. (2013), la largamente sospechada polifilia de *Lepidotes*, por lo que varias especies que habían sido originalmente descritas como pertenecientes a dicho género fueron transferidas a nuevos géneros creados expresamente, como *Scheenstia* y *Callipurbeckia* (López-Arbarello & Sferco, 2011; López-Arbarello, 2012; Fig. VI-2). *Lepidotes* quedó así restringido a la especie tipo (*L. gigas*[7]; Fig. VI-3A) y formas indudablemente relacionadas del Jurásico Temprano de Europa (e.g. *L. elvensis*, *L. semiserratus*).

Otro resultado importante es que *Lepidotes* (*sensu* López-Arbarello, 2012) no pertenece a Semionotidae, ni siquiera a Semionotiformes, sino que es un miembro basal de Lepisosteiformes. López-Arbarello & Wencker (2016), a diferencia de López-Arbarello (2012), recobraron en todos los árboles más parsimoniosos a la familia Lepidotidae, integrada por *Lepidotes*, *Scheenstia* y *Camerichthys* (Fig. VI-2).

Dentro de los Lepisosteiformes, Lepidotidae sería el grupo hermano de Lepisosteoidei, integrado por Lepisosteoidea (Obaichthyidae y Lepisosteidae) y las formas *stem* (*Isanichthys*, *Thaiichthys*, *Araripelepidotes*, *Pliodetes*).

Los Semionotiformes, por otro lado, incluirían, además de formas basales (e.g. *Luoxiongichthys*, *Sangiorgioichthys*, *Kyphosichtys*), a la familia Semionotidae (*Semionotus* y *Lophionotus*; Figs. VI-2 y VI-3B) y una nueva familia, Callipurbeckidae, integrada por varios géneros (*Callipurbeckia*, *Tlayuamichin*, *Occitanichthys*, *Macrosemimimus*, *Paralepidotus*¸ *Semiolepis*; Figs. VI-2 y VI-3C). Los Macrosemiidae quedaron incluidos dentro de los Semionotiformes como el grupo hermano de Semionotidae (Fig. VI-2), por lo que ha perdido validez el término Macrosemiiformes.

[7] Y no *L. elvensis*, como se solía considerar (ver discusión en López-Arbarello, 2012).

Cabe mencionar que Cavin *et al*. (2013) no recobran los clados Semionotiformes (por lo que todos sus miembros pasarían a ser *stem* Lepisosteiformes) ni Callipurbeckidae.

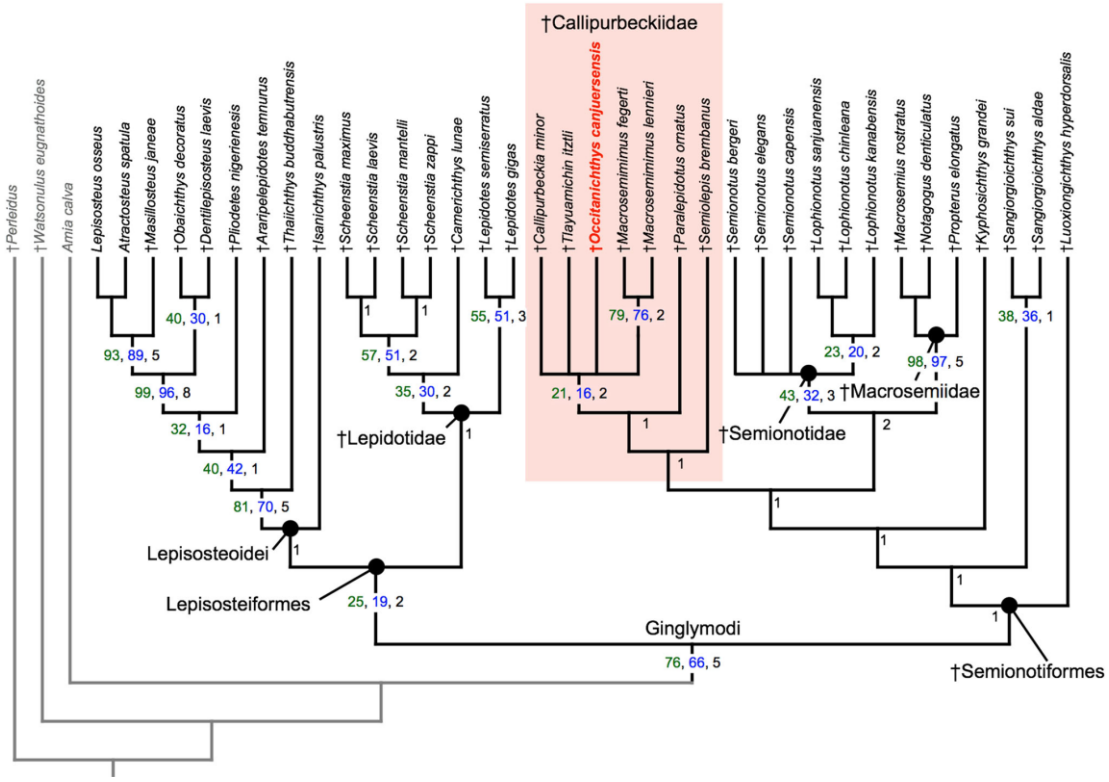



**Figura VI-2**. Filogenia de Ginglymodi. Tomado de López-Arbarello & Wencker (2016).

Algunos autores han propuesto caracteres para diferenciar entre *Semionotus* y *Lepidotes* (e.g. McCune, 1986; Thies, 1989). A la luz de los conocimientos actuales (e.g. López-Arbarello, 2008, 2012), existirían diferencias en el tamaño corporal (significativamente mayor en *Lepidotes* que en *Semionotus*), la dentición (algunas especies de *Lepidotes* son trituradoras, no así en *Semionotus*), las escamas tanto del flanco (con dos procesos articulares anteriores en *Lepidotes*, pero uno sólo en *Semionotus,* y un *peg* dorsal reducido o ausente en *Lepidotes* pero no así en *Semionotus*) como de la línea media dorsal (en *Lepidotes* no forman una hilera conspicua con espinas altas, a diferencia de *Semionotus*), los fulcros basales (de menor tamaño relativo en *Lepidotes* que en *Semionotus*), el número de radios en el lóbulo ventral de la aleta caudal (más de 8 en *Lepidotes*, 8 en *Semionotus*), y, particularmente, diferencias a nivel del cráneo (e.g. varios suborbitales en *Lepidotes* pero uno solo en *Semionotus*).

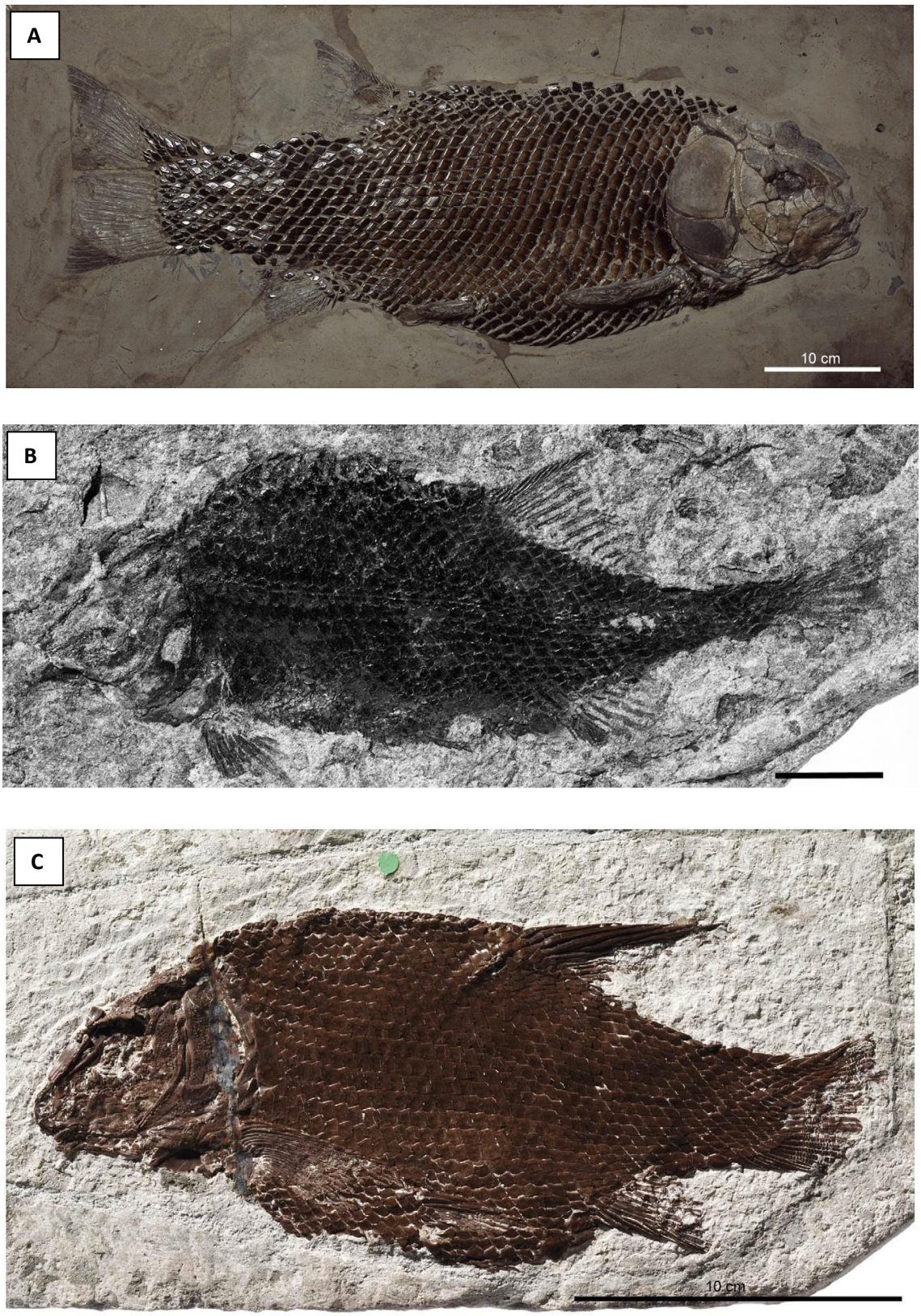



**Figura VI-3**. Ejemplos de la diversidad de ginglimodios. **A**, el lepisosteiforme Lepidotidae *Lepidotes gigas*. **B**, el semionotiforme Semionotidae *Semionotus bergeri*. **C**, el semionotiforme Callipurbeckidae *Callipurbeckia minor*. Tomado de López-Arbarello (2008, 2012). Escala = 2 cm (B), 10 cm (A, C).

## 2. TERMINOLOGÍA ANATÓMICA

### 2.1. Morfología e histología de las escamas en Actinopterygii

Schultze (1996) distingue dos tipos de escamas en actinopterigios: ganoides y elasmoides. Las primeras son típicas de actinopterigios no teleósteos (paleonisciformes y holósteos), aunque pueden encontrarse en algunos teleósteos basales, y las segundas propias de la mayoría de los teleósteos. A su vez, las escamas ganoides comprenden dos subtipos: paleoniscoide y lepidosteoide; las escamas elasmoides también pueden pertenecer a dos subtipos: amioide y cicloide.

Las escamas ganoides, exclusivas de los actinopterigios, poseen forma rómbica y un proceso articular dorsal (*peg*) de base angosta. Comprenden una capa basal de hueso (isopedina) con osteocitos y fibras de Sharpey, y una capa de esmalte de estructura pseudoprismática (ganoína), que suele exhibir tubérculos en su superficie externa. La ganoína, que es un producto de la epidermis, en las formas más basales consiste en una capa única, mientras que en los grupos restantes está compuesta por múltiples capas. En algunos casos (Schultze, 1996; Meunier & Brito, 2004) la ganoína puede estar ausente y/o la forma de la escama puede ser circular (Pycnodontiformes, Aspidorhynchidae, Pachycormidae).

Cuando está presente, la ganoína siempre exhibe en su superficie externa tubérculos característicos que, según algunos autores (e.g. Gayet & Meunier, 1986), pueden ser útiles a la hora de discriminar géneros, aunque existen solapamientos en los valores de diferentes taxones, así como variaciones intraespecíficas e incluso individuales, y no se han efectuado tests estadísticos para probar dichas hipótesis.

Las escamas del subtipo paleoniscoide, propio de actinopterigios basales (Chondrostei, Caturidae, Amiidae), se caracterizan por la presencia de una capa de dentina entre la isopedina y la ganoína, y por la ausencia de canalículos de Williamson (Fig. VI-4A). En cambio, las escamas del subtipo lepidosteoide está presente en muchos neopterigios, incluyendo holósteos y ciertos teleósteos basales (Semionotidae, Lepisosteidae, Macrosemiidae, Ophiopsidae, Caturidae, Aspidorhynchidae,

Pleuropholidae y Pholidophoridae; Schultze, 1996; Meunier & Brito, 2004), y se caracterizan por la ausencia de una capa de dentina entre la isopedina y la ganoína, y por la presencia de canalículos de Williamson (Fig. VI-4B).

Las escamas paleoniscoides dieron origen a las escamas lepidosteoides y amioides. Cabe aclarar que dicha transición es gradual: en *Callipurbeckia minor* existen escamas que poseen anteriormente dos capas (isopedina y ganoína) y posteriormente tres (dentina intercalada); asimismo, las escamas anteriores de *"Lepidotes"* sp. de la Cuenca Iguatú poseen dentina, así como la totalidad de las escamas del lepisosteido *Obaichthys*, aunque en este último caso se observan canalículos de Williamson (Schultze, 1996; Gallo & Brito, 2004). Por otro lado, el paleonisciforme *Coccolepis* exhibe simultáneamente escamas ganoides y elasmoides, estas últimas del subtipo amioide (Schultze, 1996; Fig. VI-4C).

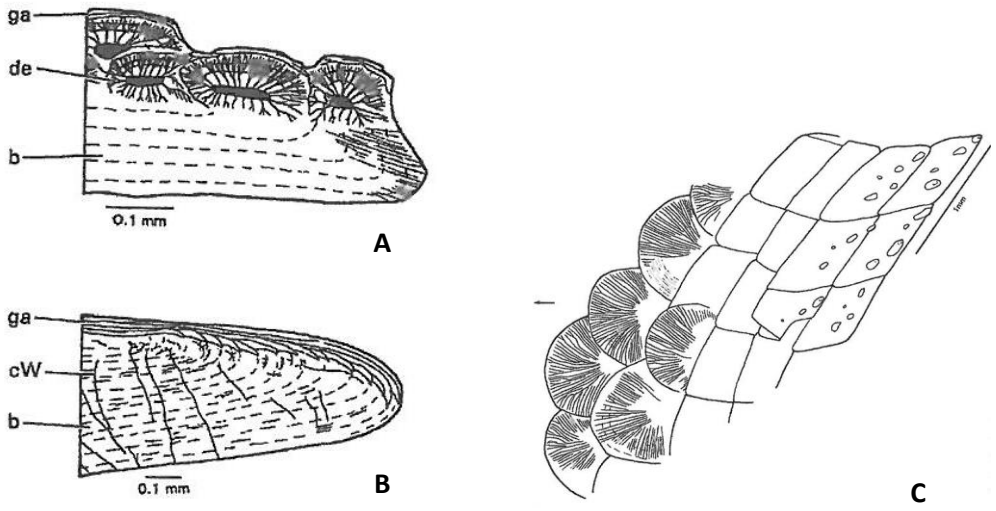



**Figura VI-4**. **A**, corte esquemático de una escama ganoide de tipo paleoniscoide. **B**, corte esquemático de una escama ganoide de tipo lepidosteoide. **C**, diferentes tipos de escamas en *Coccolepis*. Abreviaturas: b, hueso. cW, canalículos de Williamson. de, dentina. ga, ganoína. Tomado de Schultze (1996).

Las escamas lepidosteoides dieron origen a escamas elasmoides tanto amioides como cicloides. Las escamas amioides han aparecido varias veces en la historia evolutiva, tanto en actinopterigios como en sarcopterigios. Las escamas cicloides son exclusivas de los teleósteos por encima del nivel de *Pholidophorus*. Las escamas ctenoides, un tipo modificado de escama cicloide, son una variación que ha surgido independientemente en varios linajes de teleósteos.

### 2.2. Radios y fulcros

Es útil definir algunos términos (siguiendo a Arratia, 2009) a efectos de incorporarlos a la descripción de los ejemplares uruguayos.

*Radios*. En actinopterigios existen dos tipos de radios: actinotriquias (embrionarias) y lepidotriquias (formadas cada una por dos hemilepidotriquias). Éstas están compuestas por una base proximal, y se segmentan y ramifican distalmente. Los segmentos de las lepidotriquias suelen estar cubiertos por una capa de ganoína, ornamentada o no. En la aleta caudal, según la posición respecto a la notocorda, se distingue entre radios dorsales o epaxiales y radios ventrales o hipaxiales.

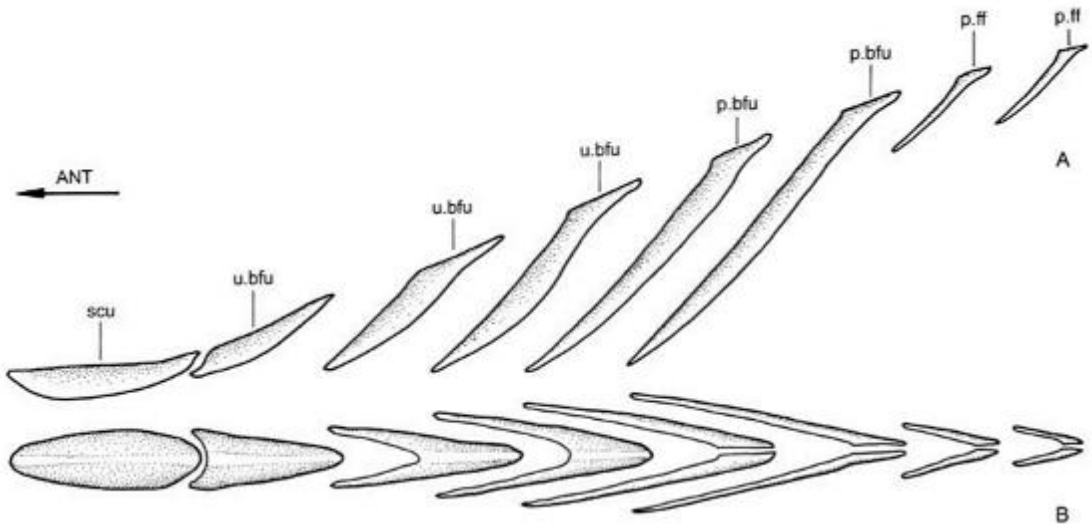
*Fulcros*. Se reconocen fulcros basales (*basal fulcra*) y fulcros marginales (*fringing fulcra*), además de fulcros accesorios. Los fulcros basales son estructuras pares o impares (Fig. VI-5A, C) similares a escamas, de gran tamaño, lateralmente expandidas, que (dependiendo del grupo de actinopterigios que se trate) preceden las bases de las aletas impares o de la totalidad de las aletas.

Los fulcros marginales (Fig. VI-5B, C) son estructuras pares asociadas con el borde de ataque de las aletas pares y/o impares. Tanto los fulcros basales como los marginales pueden poseer formas variadas (de hoja, de flecha, etc.).

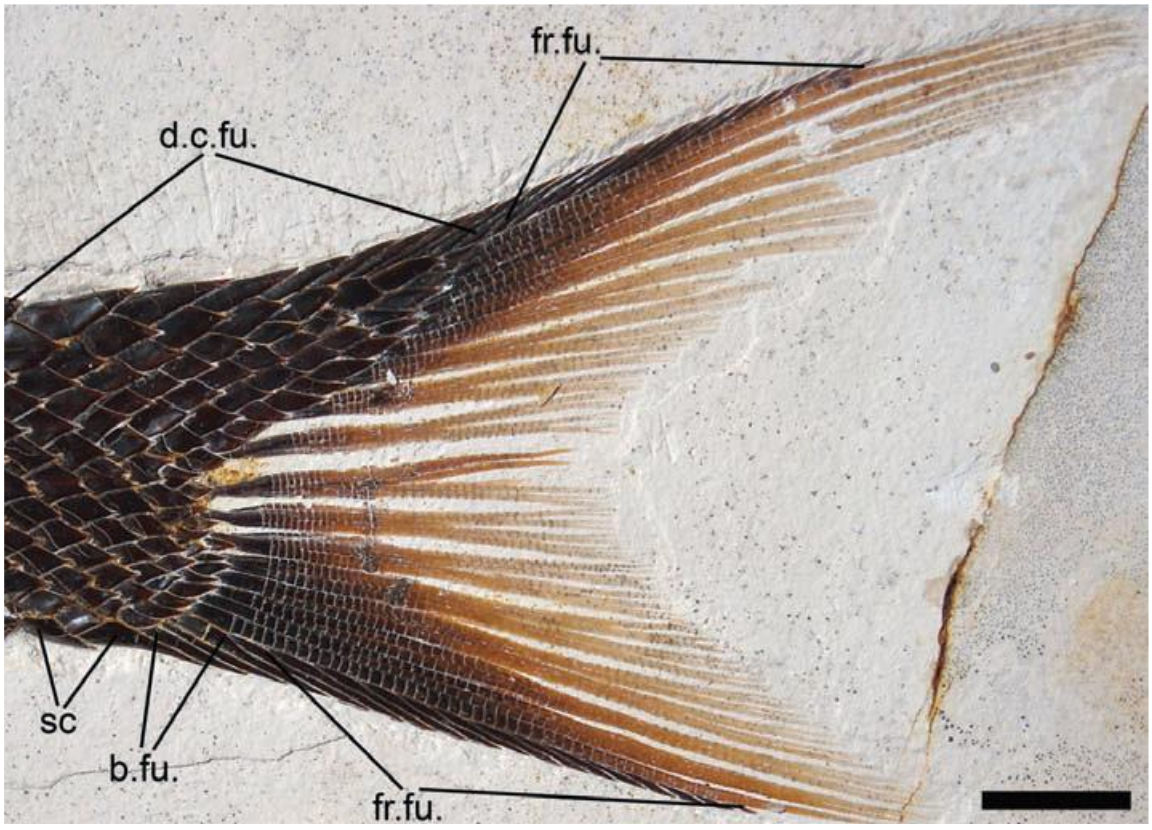
Si bien en filogenias recientes más del 75% de los caracteres son craneales, existen algunos caracteres relativos a las aletas que son sinapomórficos a niveles taxonómicos altos. Por ejemplo, la presencia de una sóla aleta dorsal es una sinapomorfía de Actinopterygii más derivados que *Dialipina* (Arratia, 2009 y referencias).

La presencia de fulcros basales bordeando el lóbulo superior de la aleta caudal es una sinapomorfía de Actinopterygii, mientras que le presencia de fulcros marginales en el borde de ataque de todas las aletas es una sinapomorfía de Actinopteri, y la ausencia de fulcros de cualquier tipo en las aletas pares es una sinapomorfía de *Leptolepis* y teleósteos más derivados (Arratia, 2009 y referencias).

Finalmente, algunas escamas que por sus particularidades merecen mencionarse de forma aparte son:




**C**




**VI-5. A**, ejemplo de fulcros basales (impares y pares) y marginales del lóbulo dorsal de una aleta caudal en vista lateral. **B**, ídem en vista dorsal. **C**, aleta caudal de *Macrosemimimus fegerti*, Abreviaturas: escudos (sct), fulcros basales impares (u.d.c.fu), fulcros basales pares (p.b.fu.), fulcros marginales (fr.fu.), radios epaxiales (e.r.), radios hipoaxiales (h.r.). Tomado de Arratia (2009) y Schröder *et al*. (2012). Escala = 1 cm.

- los escudos (*scutes*), escamas de tamaño más grande que lo normal, que suelen preceder a los fulcros basales de algunas aletas (Fig. 5). La diferencia entre ellos radica en que la orientación de los escudos es horizontal, mientras que la de los fulcros es oblicua.

- las *dorsal-ridge scales*, o escamas de la línea media dorsal, que se extienden desde detrás de la cabeza hasta la aleta dorsal, y que pueden ser conspicuas (con una espina posterior dirigía posteriormente, caso de *Semionotus*) o no. McCune (1996) reconocen una importante diversidad en la morfología de las *dorsal-ridge scales* en *Semionotus* (Fig. VI-6), cuyo significado no es claro: la autora le atribuye un rol hidrodinámico y/o de reconocimiento intraespecífico.

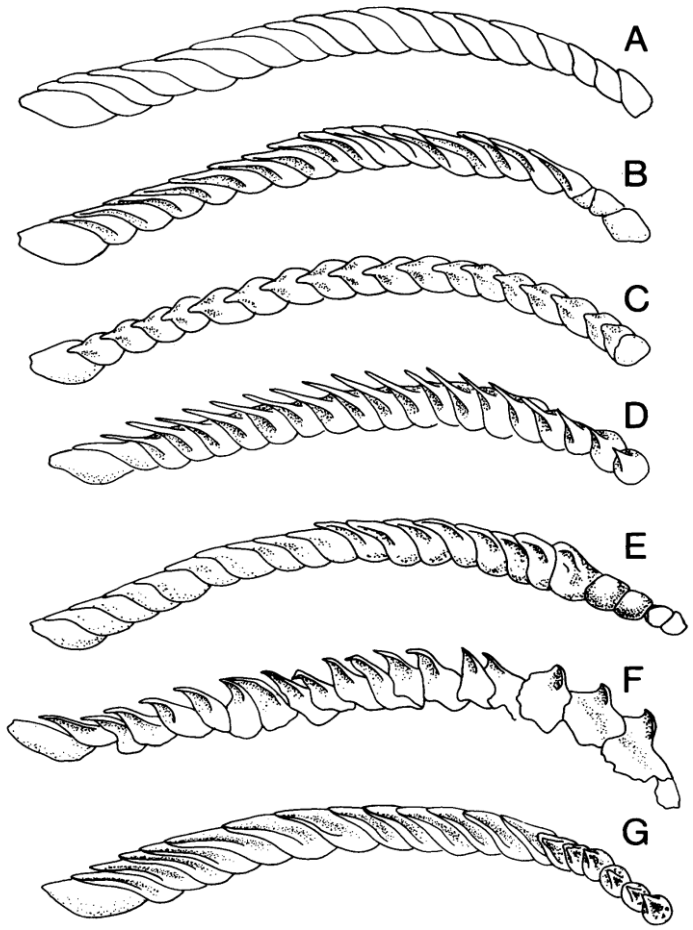



**Figura VI-6**. Diversidad morfológica de las *dorsal-ridge scales* en *Semionotus* del Supergrupo Newark. **A**, escamas simples. **B**, escamas simples modificadas. **C**, escamas con espinas cortas. **D**, escamas de espinas elongadas. **E**, escamas globulares. **F**, escamas robustas. **G**, escamas dorsalmente cóncavas. La dirección anterior es hacia la derecha. Tomado de McCune (1986).

### 2.3. Fórmulas pterigiales

Algunos autores (e.g. López-Arbarello, 2008; López-Arbarello *et al*., 2011; López-Arbarello & Sferco, 2011; Schröder *et al*., 2012; López-Arbarello & Wencker, 2016) proveen, en sus descripciones de especies, una descripción esquemática de la posición de las aletas en el cuerpo. Por ejemplo, la fórmula pterigial de *Scheenstia zappi* según López-Arbarello & Sferco (2011) es la siguiente:

$$\frac{\text{D26}}{\text{P8}\quad\text{A20}\quad\text{C32}}\text{T37}$$

Esto implica que las aletas pélvicas se insertan en la 8ª fila de escamas, la aleta anal en la 20ª, la aleta dorsal en la 26ª y la aleta caudal en la 32ª, en un total de 37 filas.

## 3. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

OSTEICHTHYES Huxley, 1880

ACTINOPTERYGII Cope, 1887

NEOPTERYGII Regan 1923

HOLOSTEI Müller, 1844 *sensu* Grande, 2010

GINGLYMODI Cope, 1872 *sensu* Grande, 2010

GINGLYMODI gen. et sp. indet.

**Material**. escamas, incluyendo una *dorsal-ridge scale*, y fragmentos óseos (FC-DPV 585); 136 escamas (FC-DPV 586); escamas y fragmentos óseos (FC-DPV 587 a 589 y 591); escamas (FC-DPV 592 y 637); 57 escamas (FC-DPV 2699); escamas y fragmentos óseos sin catalogar; escamas y fragmentos óseos (lote 2698); escamas (lote MGT-1136); escama aserrada (FC-DPV 2706); escamas (lote FC-DPV 1105); escama (FC-DPV 2979); escamas sin catalogar; radios (FC-DPV 590 y 593); ~700 dientes (lote FC-DPV 1718), dientes (FC-DPV 1107, 1267, lote 1661, 1680 y 1681).

**Proveniencia**. La mayoría de los materiales proceden de las localidades de Los Rosanos y Martinote. Sólo algunos restos provienen de otras localidades, como Cantera Bidegain (lote FC-DPV 2698, FC-DPV 2979), Cerro de la Aldea (lote MGT.1136), Camino al Basurero Municipal (FC-DPV 2706) y Ruta Gutiérrez Ruiz camino al Iporá (FC-DPV 1105), o de forma indeterminada, 9° Sección del departamento de Tacuarembó (MGT-1149). Miembro Batoví (Jurásico Tardío-?Cretácico Temprano) de la Formación Tacuarembó.

**Descripción**. Las escamas del flanco (Figs. VI-7 y 8) son más altas que anchas, poseen un proceso (*peg*) dorsal de variable desarrollo y una cavidad (*socket*) ventral, así como dos conspicuos procesos articulares, uno ántero-dorsal y otro ántero-ventral. Adicionalmente, puede observarse una muy corta "espina" en el ángulo póstero-ventral. Las escamas de mayores dimensiones conocidas provienen de Los Rosanos y Cantera Bidegain, midiendo entre 3 y 4 cm de largo.

Las escamas cercanas al pedúnculo caudal son isodiamétricas y sin procesos de ningún tipo (Fig. VI-9). Las escamas de la línea media (*dorsal-ridge scales*; Fig. VI-10) tienen forma de "techo a dos aguas" y poseen una espina posterior que, en los raros casos en que se encuentra preservada en su totalidad, es relativamente larga.

Entre estos extremos, existen formas de morfologías particulares, por ejemplo una escama mucho más alta que ancha, con un *peg* dorsal pronunciado y con procesos articulares inclinados más de lo normal en sentido dorsal y ventral, respectivamente, se identifica como las que se encuentran inmediatamente por detrás de la cabeza (Fig. VI-11A).

Aquellas escamas en que el proceso articular ántero-dorsal se alarga y el proceso ántero-ventral se acorta se interpretan como ventrales a las *dorsal ridge scales* (Fig. VI-11B). Finalmente, algunas escamas redondeadas, modificadas, son interpretadas como escudos o bien fulcros basales impares (Fig. VI-11C).

Sólo se conoce una escama que muestra el poro correspondiente a la línea lateral (Fig. VI-12). Son raras las escamas que exhiben un borde posterior ligeramente aserrado (Fig. VI-13).

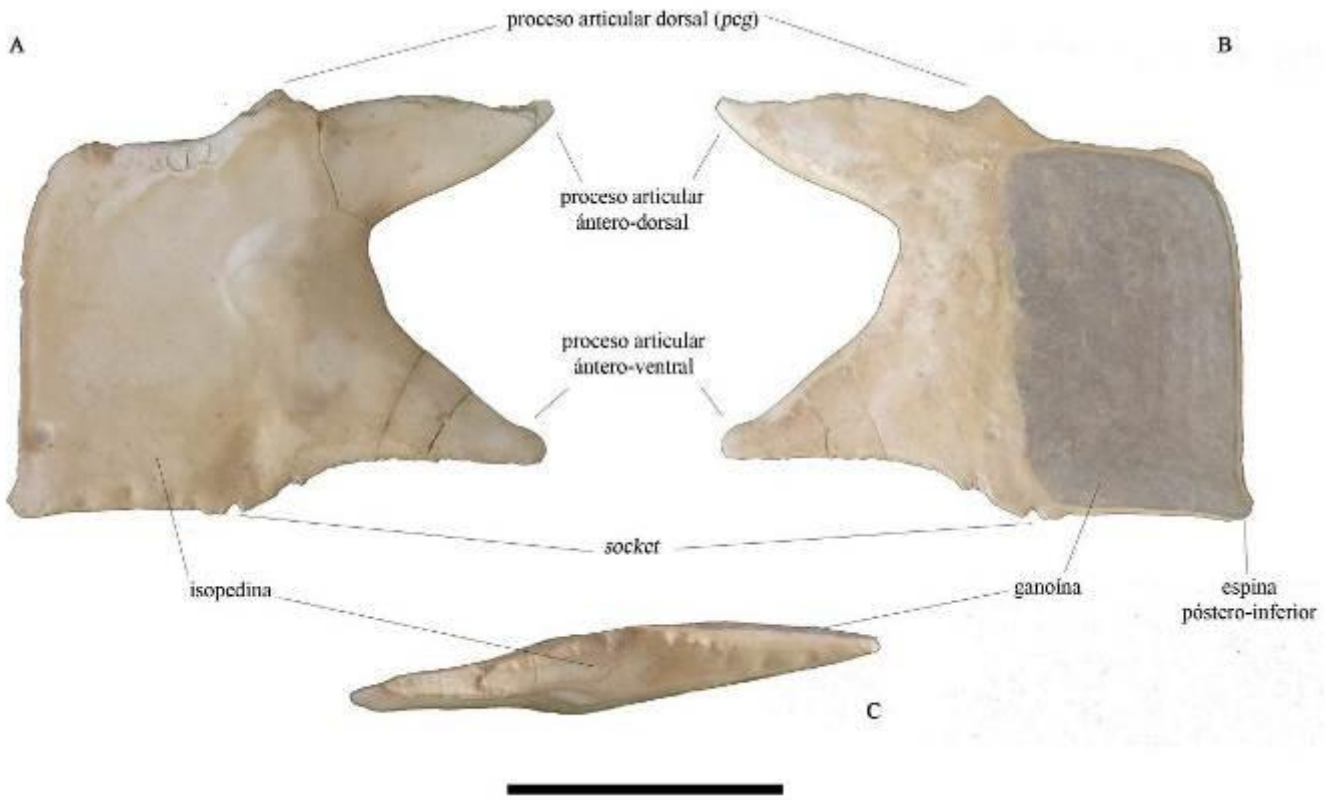



**Figura VI-7**. MGT n/d, escama ganoide en vista medial (A), lateral (B) y ventral (C). Escala = 1 cm.

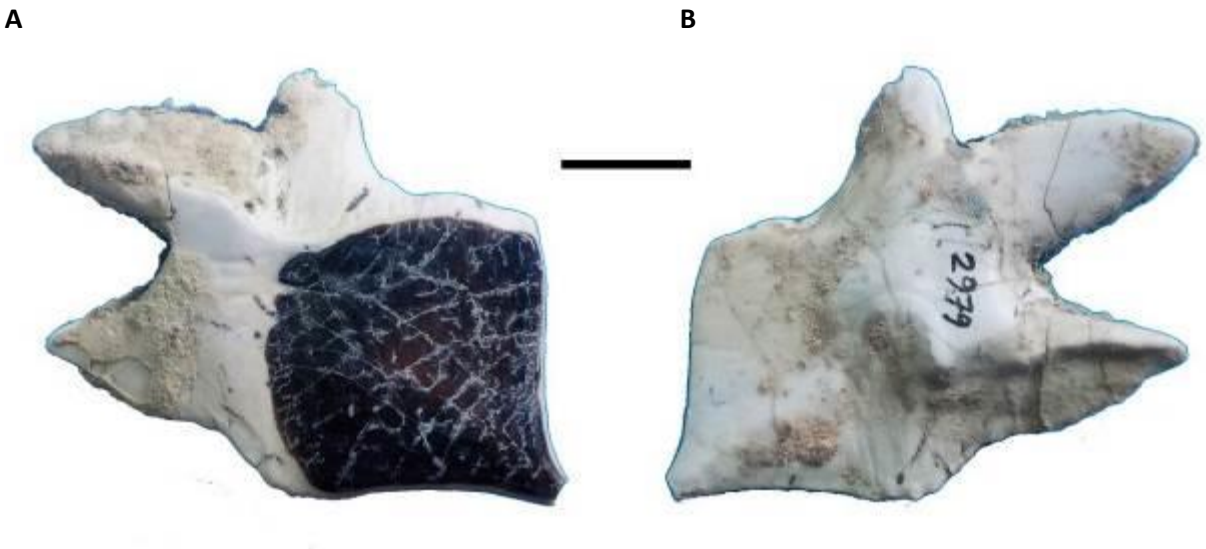



**Figura VI-8**. FC-DPV 2769, escama ganoide en vista lateral (A) y medial (B). Escala = 1 cm.



**Figura VI-9**. FC-DPV 586 (lote), escamas del pedúnculo caudal. Escala = 1 cm.

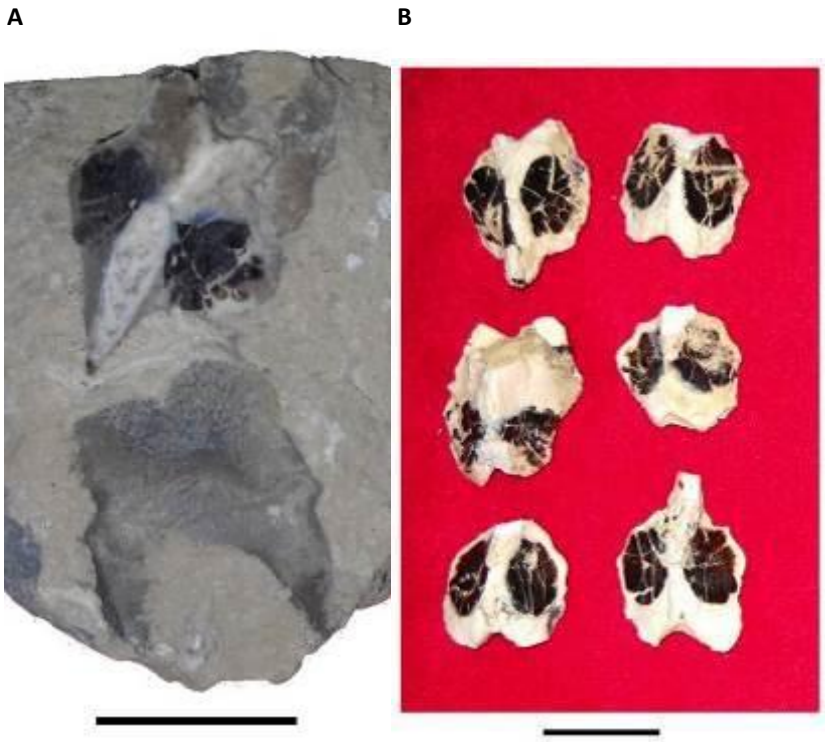



**Figura VI-10**. **A**, FC-DPV 585, *dorsal ridge scale* (y molde de una escama del flanco). **B**, FC-DPV 586 (lote), *dorsal ridge scales*. Escala = 1 cm.

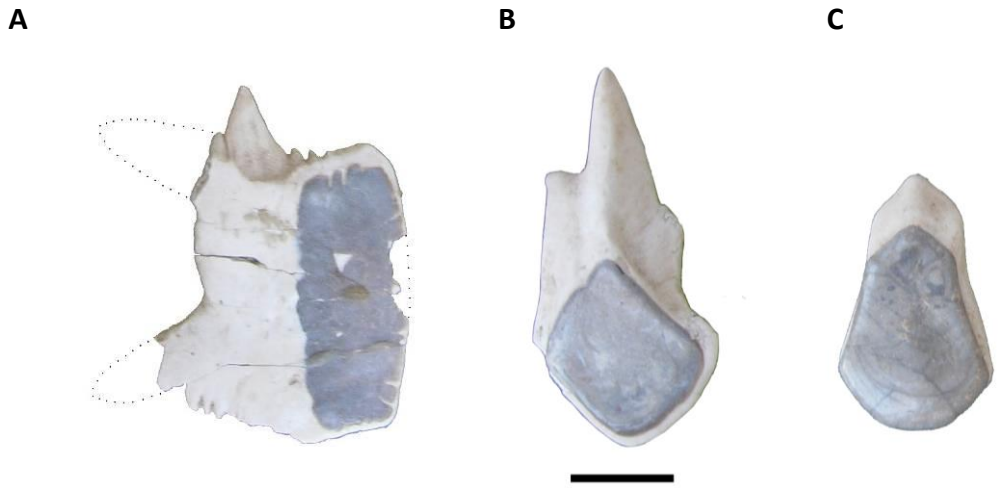



**Figura VI-11**. MGT n/d, escamas con morfologías particulares. **A**, escama del flanco anterior. **B**, escama ventral a las *dorsal ridge scales*. **C**, escudo o fulcro basal par. Escala = 1 cm.

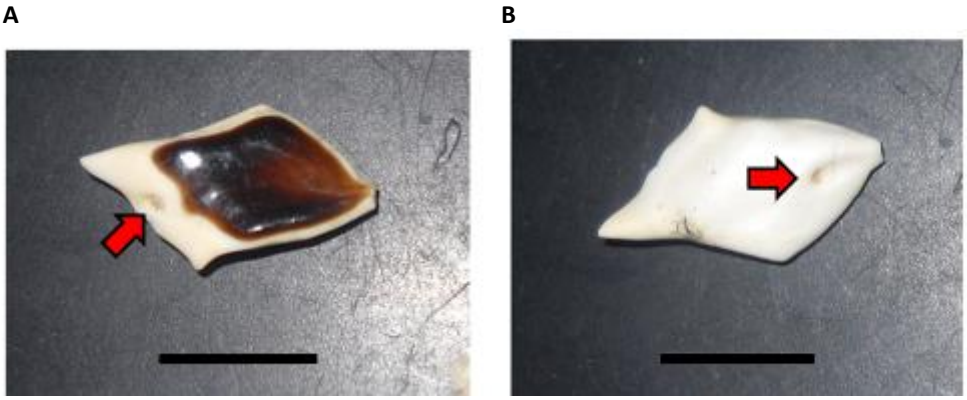



**Figura VI-12**. FC-DPV s/n, escama de la línea lateral en vista lateral (A) y medial (B). La flecha indica el poro correspondiente.




**Figura VI-13**. FC-DPV 2706, escama del flanco, con borde posterior aserrado. Escala = 1 cm.

En cuanto a la ganoína (de color negro en Los Rosanos, gris violáceo en Martinote y marrón en Cantera Bidegain), en la mayoría de las escamas es continua y uniforme, pero en algunas escamas de Los Rosanos es discontinua (Fig. VI-14), adquiriendo el aspecto de tubérculos o crestas cortas. Al MEB, en vista oblicua, se aprecian tubérculos subcirculares de 2-4 μm de diámetro, espaciados más o menos regularmente entre sí 5-7 μm (Fig. VI-15).



**Figura VI-14**. Escamas ornamentadas de Los Rosanos. Escala = 1 cm.

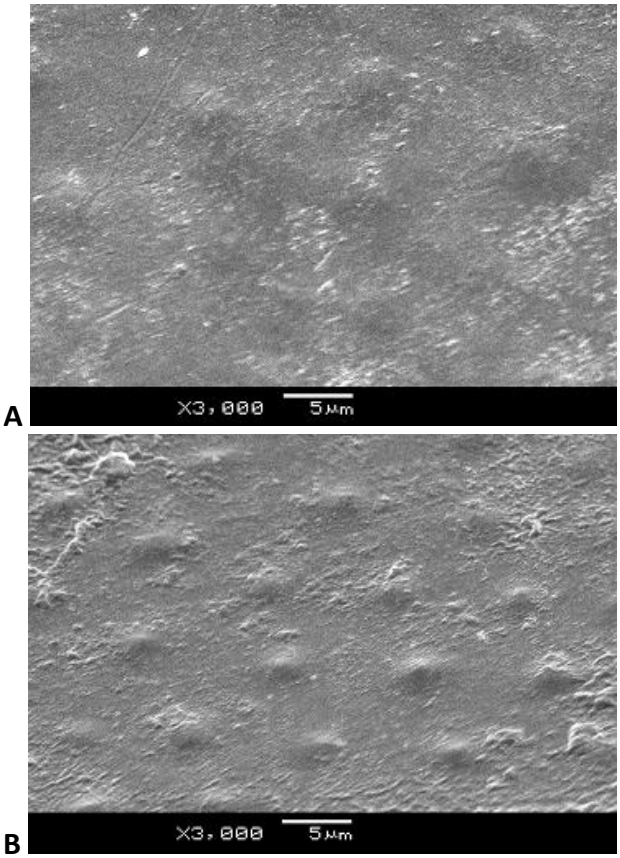



**Figura VI-15**. Tubérculos en escamas ganoides. **A**, escama del flanco (Martinote). **B**, escama del pedúnculo caudal (Los Rosanos).

Los fragmentos articulados de exoesqueleto (MGT-1149; Fig. VI-16) están bien preservados, y se interpretan como parches superpuestos orientados hacia direcciones diferentes, indicando un leve transporte o bien compresión. Las características de las escamas coinciden con las mencionadas más arriba para escamas aisladas. Uno de ellos preserva la base de un radio.

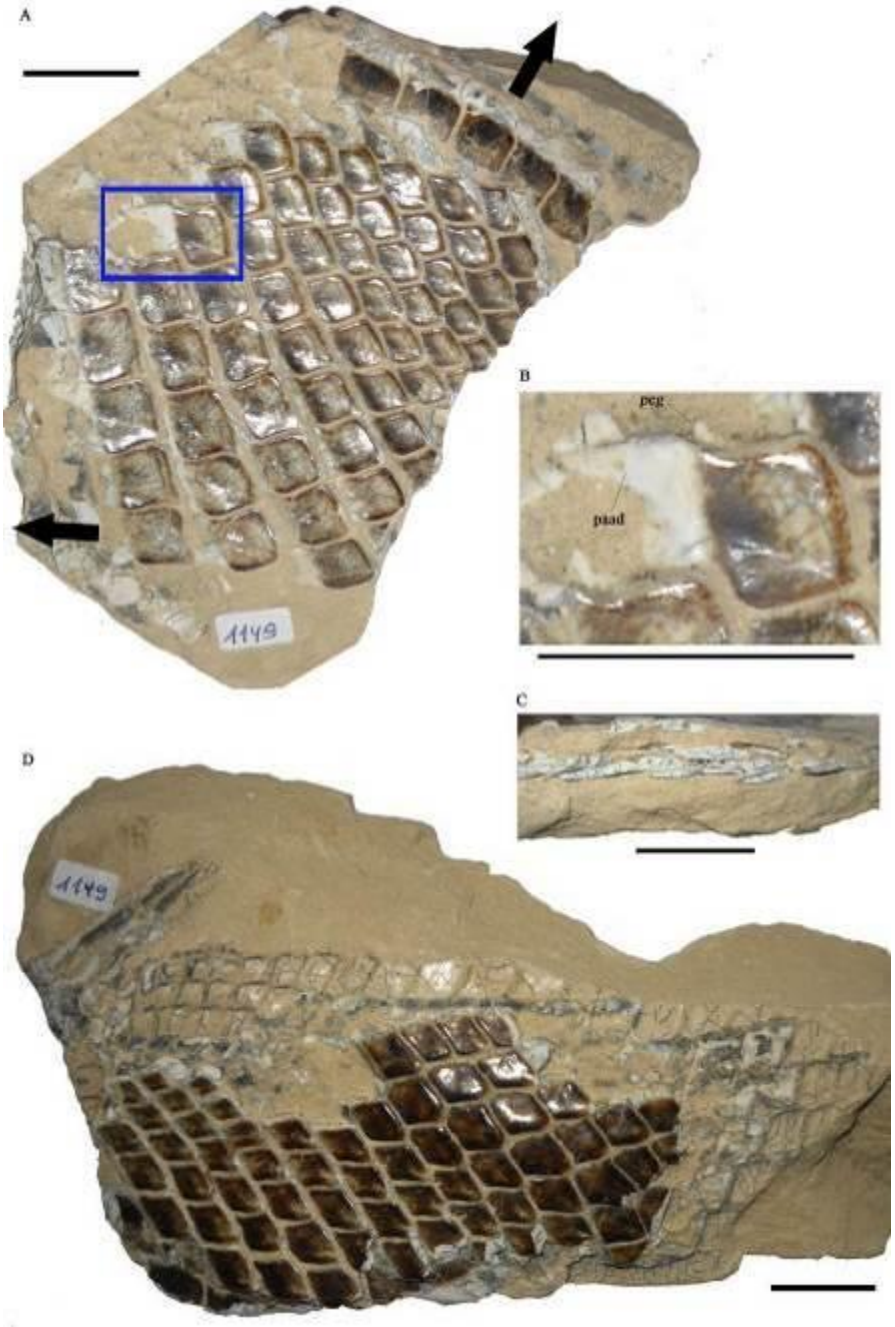



**Figura VI-16**. **A** y **D**, MGT-1149, fragmento articulado de exoesqueleto. En **A**, las flechas indican la dirección anterior de dos parches de escamas. En **B**, detalle de la escama indicada en A. En **C**, vista de canto de las escamas aún articuladas entre sí. Escala = 2 cm. Abreviaturas: paad, proceso articular ántero-dorsal. paav, proceso articular ántero-ventral.

Los radios de aletas (FC-DPV 590 y 593; Fig. VI-17), o tal vez grandes fulcros basales, están cubiertos de ganoína y, por sus dimensiones (hasta 15 cm de largo), indican que provenían de un ejemplar de gran tamaño.



**Figura VI-17**. FC-DPV 590, radios de aletas. Escala = 1 cm.

Los dientes (e.g. lotes FC-DPV 1718 y 1661, etc.) corresponden a dos morfotipos:

- Morfotipo 1: dientes cónicos, de ápice puntiagudo, situados en pilares elevados (Fig. VI-18).

- Morfiotipo 2: dientes bajos, en forma de domo, con ápice aplanado (Fig. VI-19). El ejemplar analizado muestra una constricción entre la corona y la raíz, así como evidencias de microdesgaste.

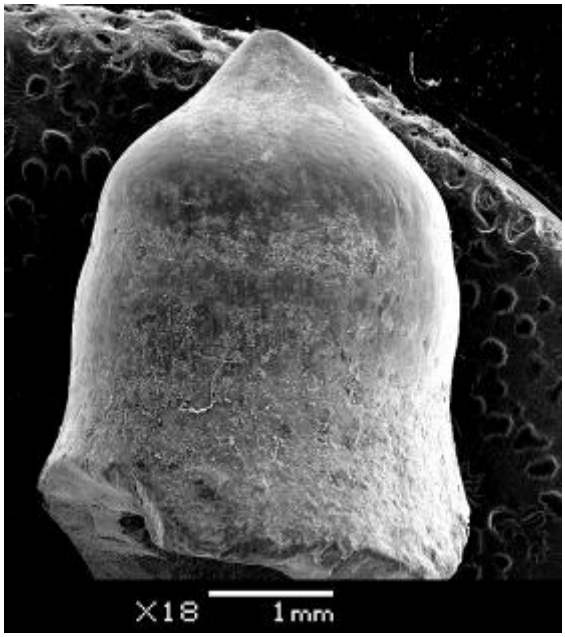



**Figura VI-18**. Imagen MEB de un diente del morfiotipo 1.

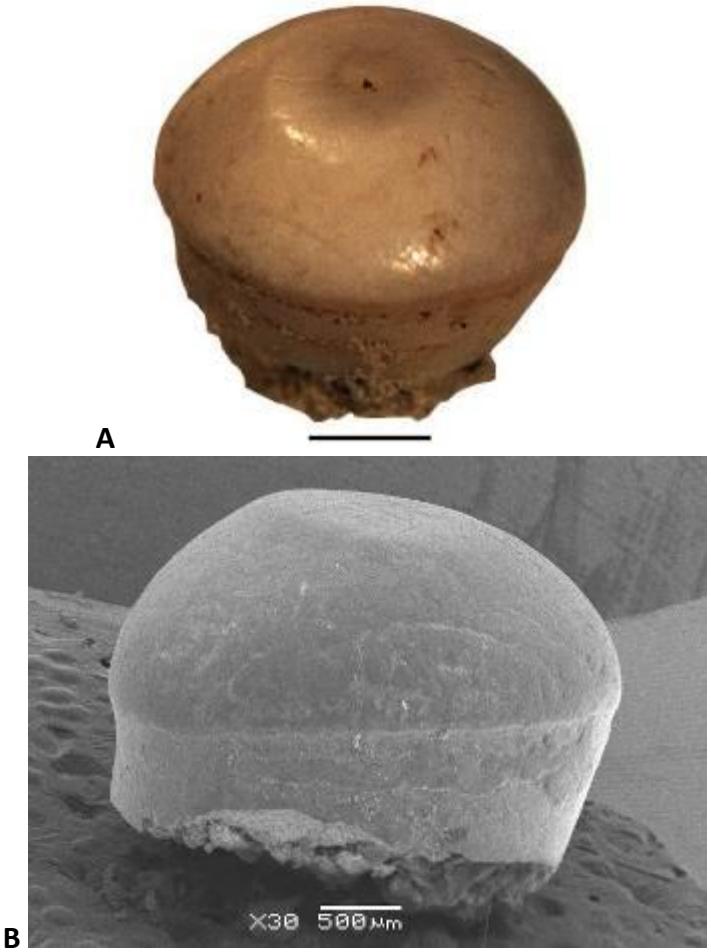



**Figura 19**. Diente del morfotipo 2. **A**, en lupa binocular. Escala = 1 cm. **B**, imagen MEB.

Los fragmentos de huesos craneanos están ornamentados con tubérculos y, a veces, también crestas bajas (Fig. VI-20). Además de algunos fragmentos de dentario, los únicos huesos que pueden identificarse con certeza son un premaxilar y dos vómeres. El premaxilar (Fig. VI-21) exhibe cuatro dientes del morfotipo 1, que se curvan levemente en sentido lingual, y la base de un diente situado en posición medial al resto. En su cara labial posee un formen. De los vómeres (Fig. VI-22), ambos pares, uno preserva solamente las bases de los dientes, mientras que en el otro son del morfotipo 2. En ambos casos los dientes se alinean en filas.

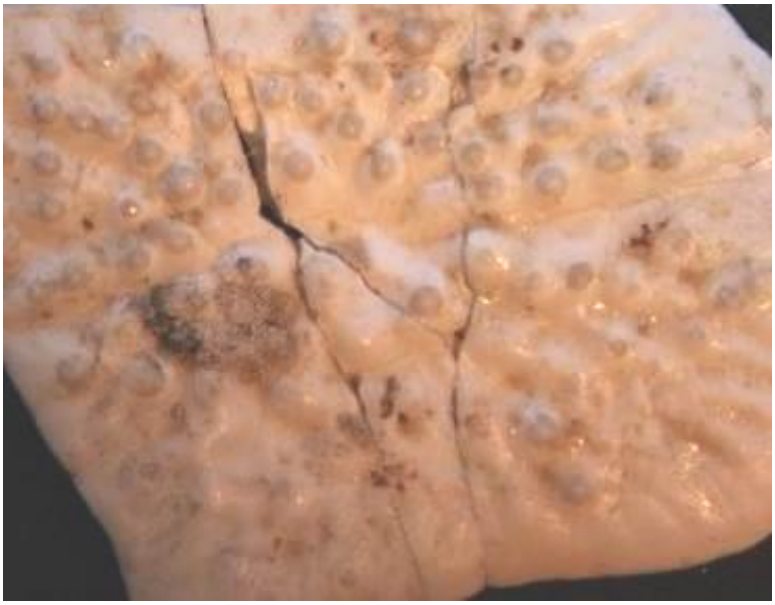


**Figura VI-20**. Ornamentación de fragmento de hueso craneano.



**Figura VI-21**. Premaxilar. Escala = 1 cm.

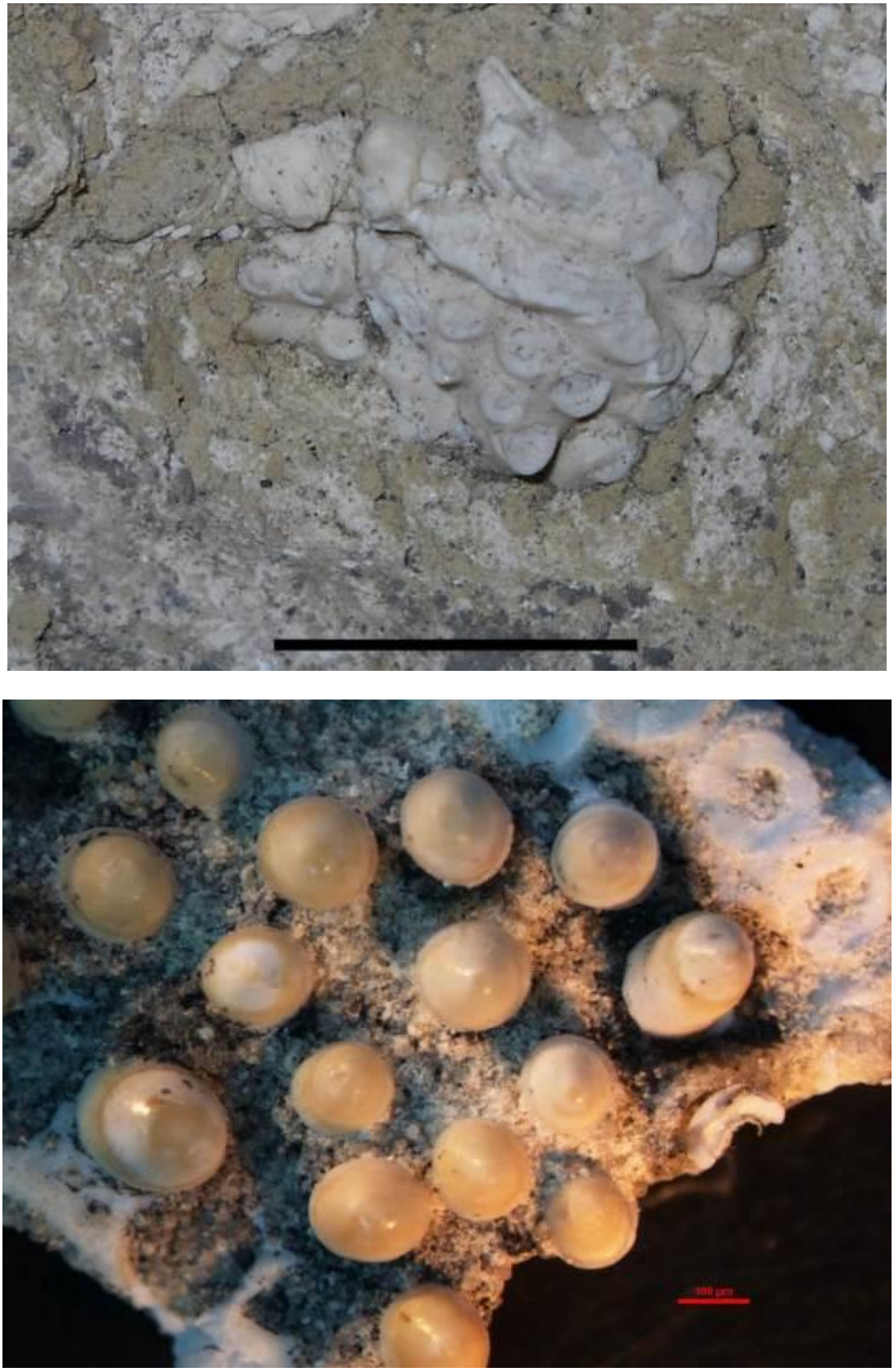


**Figura VI-22**. FC-DPV s/n, vómeres. Escala = 2 cm.

**Comentario**. Las escamas son los elementos dominantes en los *bone-beds* de la Formación Tacuarembó, donde se cuentan por cientos o miles. Todas las escamas del flanco comparten la presencia de una doble articulación longitudinal de las escamas, para la articulación en sentido ántero-posterior, que es una sinapomorfía de los Lepisosteiformes.

Dentro de dicho clado, siguiendo a López-Arbarello & Wencker (2016), se pueden descartar afinidades: i) con *Lepidotes*, género en el que el *peg* dorsal está reducido o ausente (mientras que está presente en los materiales de Tacuarembó); ii) con *Araripelepidotes*, *Pliodetes* y lepisosteiformes más derivados (excepto Lepisosteidae), géneros en los que las escamas poseen una prominente espina dirigida posteriormente (Fig. VI-23), ausente en los materiales de Tacuarembó; iii) con *Pliodetes* y lepisosteiformes más derivados, en los que las escamas poseen una articulación longitudinal simple, al igual que en *Semionotus* (Fig. VI-24).

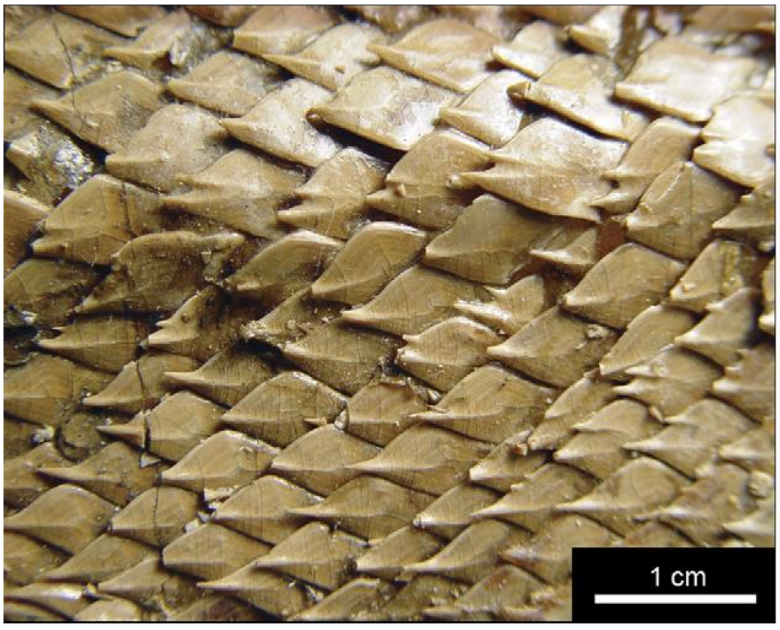



**Figura VI-23**. Detalle de las espinas posteriores en las escamas de *Araripelepidotes temnurus*. Tomado de López-Arbarello (2012).

Esto es coherente con la información aportada por los escasos huesos craneales conocidos para la Formación Tacuarembó, que están ornamentados con crestas y tubérculos, difiriendo tanto de la ausencia de ornamentación de los Lepisosteoidei

basales (*Thaiichthys*, *Araripelepidotes*) como de la ornamentación formada por grandes dientes cónicos firmemente anclados en los huesos craneanos típica de los Lepisosteoidei más derivados (*Pliodetes* y Lepisosteoidea).

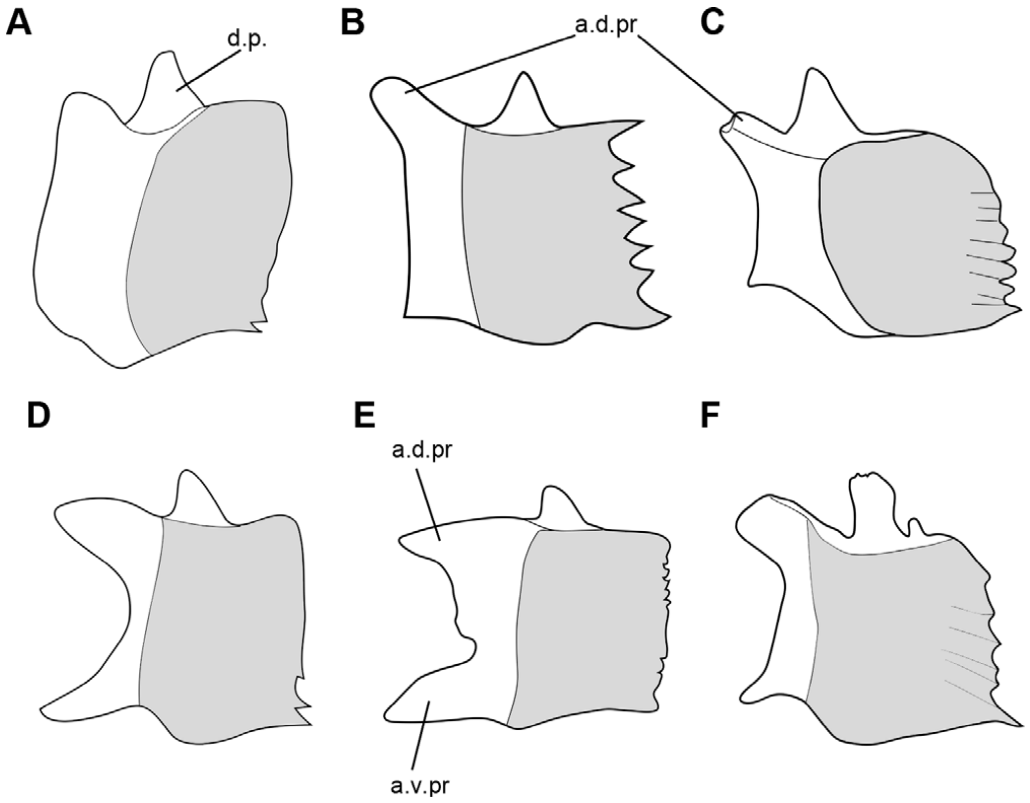



**Figura VI-24**. Escamas de ginglimodios. **A**, *Sangiorgichthys sui*. **B**, *Semionotus bergeri*. **C**, *Paralepidotus ornatus*. **D**, *Calipurbeckia minor*. **E**, *Scheenstia mantelli*. **F**, *Araripelepidotes temnurus*. Tomado de López-Arbarello (2012).

Es decir que, globalmente, los materiales de Tacuarembó podrían pertenecer a un lepisosteiforme no Lepisosteoidei. Pero hay que tener en cuenta que escamas con doble articulación longitudinal también aparecen convergentemente en algunos Semionotiformes de la familia Callipurbeckidae, tales como *Callipurbeckia*, *Occitanichthys*, *Macrosemimimus*, *Tlayuamichin* (aunque el *peg* dorsal también está reducido en este último y además suele presentar una doble espina posterior ausente en los materiales de Tacuarembó; López-Arbarello & Alvarado-Ortega, 2011). Por tanto, las escamas de Tacuarembó no pueden determinarse con precisión más allá de Ginglymodi, aunque pueden descartarse afinidades con Semionotiformes basales y Semionotidae, ya que poseen solamente el proceso ántero-dorsal.

La mayoría de las escamas de la Formación Tacuarembó son morfológicamente similares a las de *Scheenstia* y *Callipurbeckia*. La discontinuidad de la ganoína en algunas escamas de Los Rosanos recuerda a lo descrito para *Scheenstia maximus* (Jain, 1984), *S. laevis y S. decoratus*, así como algunos "*Lepidotes*" de Brasil, pero la casi totalidad de las escamas de Tacuarembó muestra una cobertura continua de ganoína.

Ya se ha mencionado que López-Arbarello (2012) propone que en Lepidotes el proceso dorsal está reducido en comparación con los Callipurbeckidae, pero este carácter debe ser cuantificado. Aquí se propone que se exprese el desarrollo de dicho proceso como un porcentaje de la dimensión dorso-ventral de la escama, medida en el borde anterior de la escama, inmediatamente por debajo del proceso dorsal. En las escamas de Tacuarembó, dicho porcentaje suele oscilar en torno a 30%, aunque puede alcanzar valores extremos de 15% (Fig. VI-7) y 45% (Fig. VI-8).

En lo que refiere a los dientes, la dentición estiliforme o pedicelada (Fig. VI-25I) aparece en huesos como premaxilares, dentarios y el margen del vómer (Figs. VI-26 y VI-27), mientras que la dentición semi-trituradora (Fig. VI-25B-D, H) posee una amplia distribución dentro de Ginglymodi. La dentición fuertemente trituradora, de tipo molariforme (Fig. VI-25E, G), aparece exclusivamente en tres géneros: los semionotiformes calipurbéckidos *Macrosemimimus* (Fig. VI-27) y *Occitanichthys* (Schröder *et al*., 2012; López-Arbarello & Wencker, 2016) y el lepisosteiforme lepidótido *Scheenstia* (dientes típicamente asignados a *Lepidotes*; e.g. Thies & Mudroch, 1996; Goodwin *et al*., 1999; Müller, 2011; Figs. VI-25E, G). Nuevamente, los dientes de la Formación Tacuarembó impiden mayor precisión dentro de Ginglymodi; ambos morfotipos podrían pertenecer o bien al mismo taxón (se han descrito especies con dentición marginal estiliforme y dentición interna trituradora; e.g. Jain, 1983; Wenz, 2003) o bien a taxones diferentes.

La dentición trituradora fue definida por Jain (1983) en base a los siguientes caracteres: vómer coosificado (vómer impar); vómer dotado de un amplia área dentada (con dientes no alineados; Fig. VI-28); coronoides gruesos, también con amplias áreas dentadas; profunda sínfisis mandibular; y dientes interiores no

pedicelados, con superficies bajas (convexas o planas). Los vómeres mencionados no cumplen con los dos primeros requisitos.

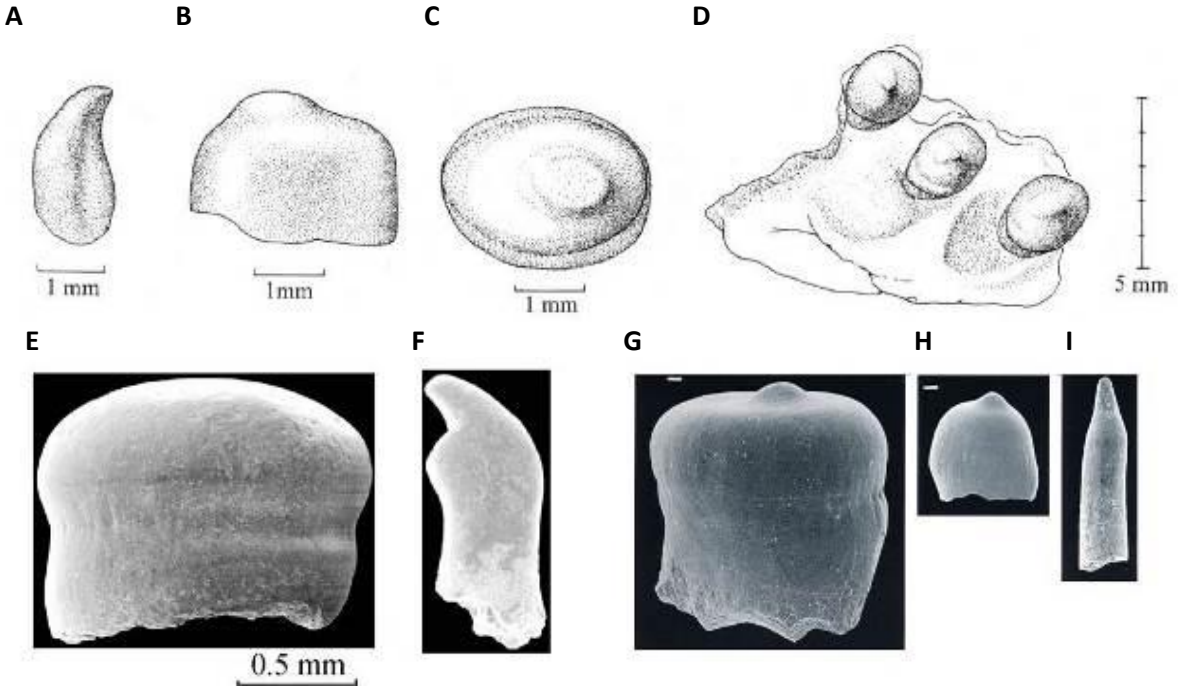



**Figura VI-25**. Ejemplos de dentición estiliforme (A, F, I) y trituradora (B-E, G-H) en ginglimodios. Tomado de Thies & Mudroch (1996) y Goodwin *et al*. (1999).



**Figura VI-26**. Premaxilar de *Macrosemimimus fegerti*. Tomado de Schröder *et al*. (2012). Escala = 2 mm.



**Figura VI-27**. Vómer de *Macrosemimimus fegerti*. Tomado de Schröder *et al*. (2012). Escala = 2 mm.

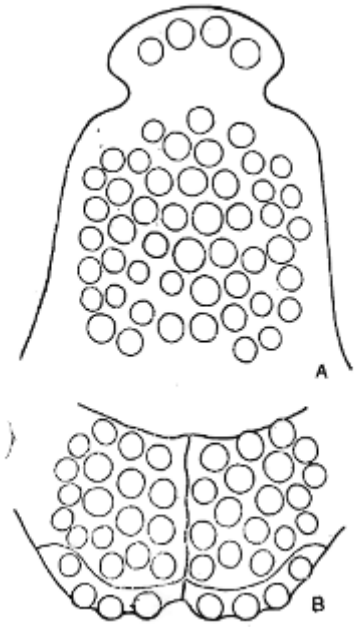



**Figura VI-28**. Dentición trituradora en *Scheenstia maximus*. **A**, dentición superior (premaxilares y vómer) en vista oclusal. **B**, dentición inferior (dentarios y coronoides) en vista oclusal. Tomado de Jain (1984).

SEMIONOTIFORMES Arambourg & Bertin, 1958

SEMIONOTIFORMES gen. et sp. indet.

**Material**. MGU-119, molde incompleto.

**Procedencia**. El material procede del Paso Santander sobre el Arroyo Tranqueras. Fue el primer fósil descrito para la unidad (Walther, 1933) pero nunca descrito en detalle. Miembro Batoví (Jurásico Tardío-?Cretácico Temprano) de la Formación Tacuarembó.

**Descripción**. Se trata del molde externo de un exoesqueleto articulado incompleto, que preserva trazas del material original. El ejemplar mide unos 250 mm de largo, con una altura máxima en la región predorsal de 80 mm (probablemente mayor en el ejemplar original) y una altura mínima en el pedúnculo caudal de 35 mm. Preserva el molde de la aleta dorsal, la aleta pélvica derecha, la aleta anal y la aleta caudal (Fig. VI-29). Carece de cabeza, aletas pectorales y las primeras filas de escamas. La morfología

de la línea media dorsal en la región pre-dorsal no está preservada, dado que está deformada y cubierta por sedimento (Fig. VI-30).

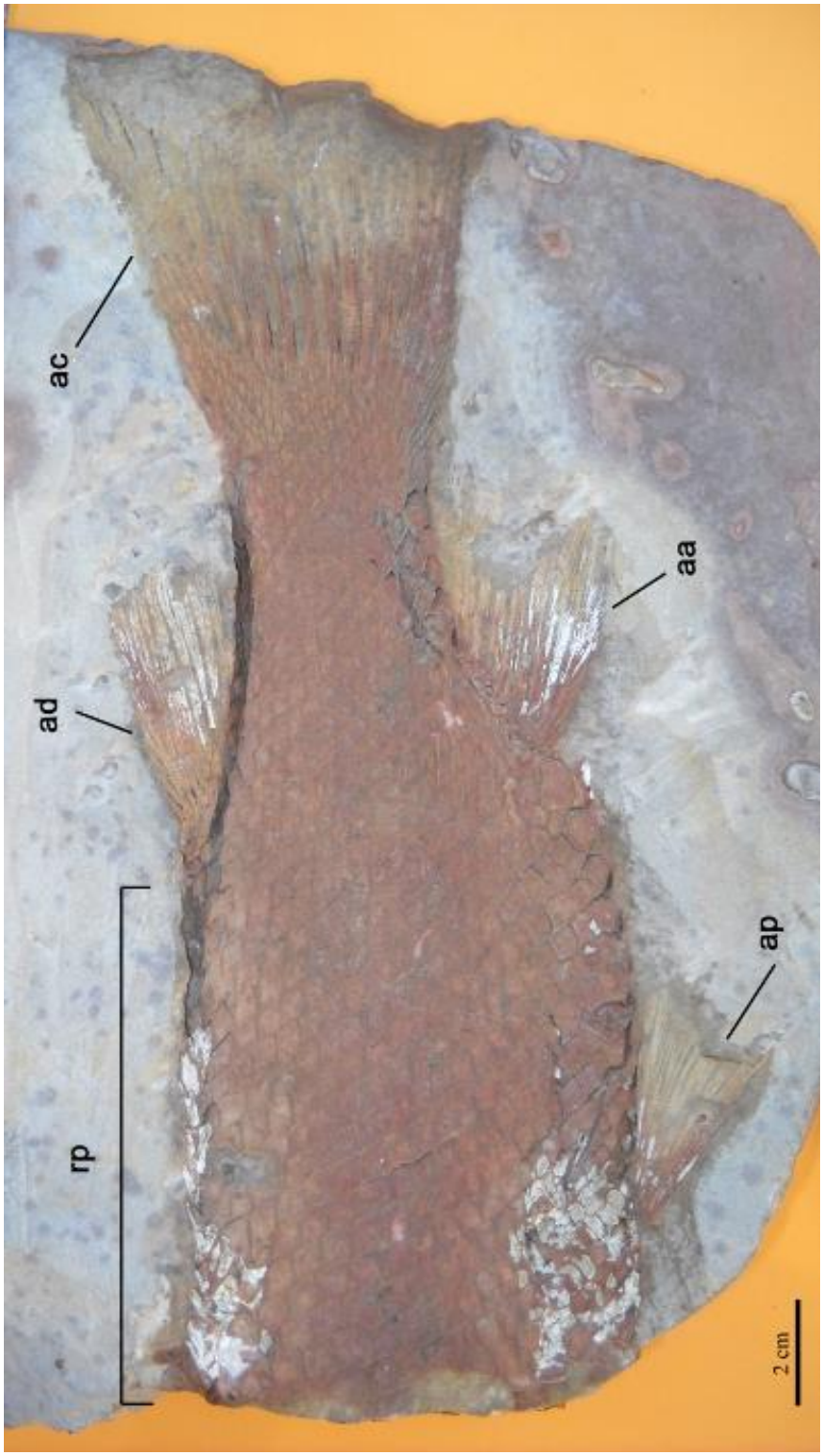



**Figura VI-29**. MGU-119, el "pez de Walther". Abreviaturas: aa, aleta anal. ac, aleta caudal. Ad, aleta dorsal. ap, aleta pélvica. rp, región predorsal.

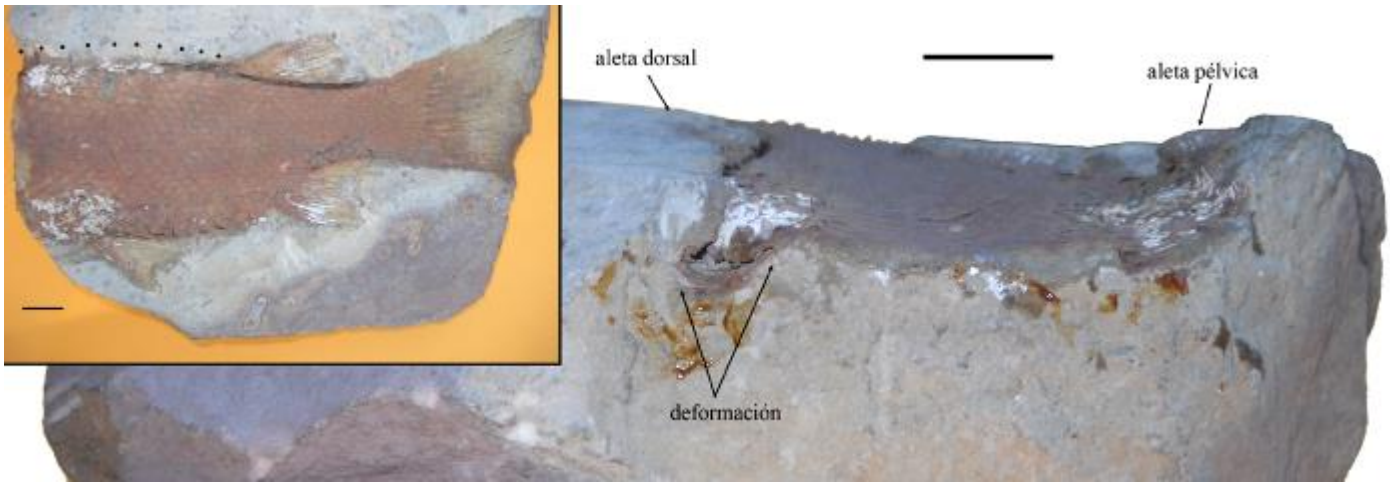



**Figura VI-30**. Vista anterior de MGU-119, mostrando la deformación de la región dorsal.

La aleta dorsal (Fig. VI-31), de posición retrasada, mide 30 mm en su base. Posee 3 fulcros basales, un número indeterminado de fulcros marginales (pero mayor a 5) y al menos 9 radios. La aleta pélvica (Fig. VI-32), de unos 25 mm de largo en su base, posee 5 fulcros marginales; el número de radios es incierto y los fulcros basales están ausentes (o bien no se preservaron).



**Figura VI-31**. MGU-119, detalle de la aleta dorsal. Escala = 2 cm.



**Figura VI-32**. MGU-119, detalle de la aleta pélvica. Escala = 2 cm.

La aleta anal (Fig. VI-33) mide 26 mm de largo en su base. Tiene 2 o 3 fulcros basales, 9 o 10 fulcros marginales, y aproximadamente 9 radios. La aleta caudal (Fig. VI-34) tiene aproximadamente 11 radios en el lóbulo dorsal (radios dorsales o epaxiales) y 9 radios en el lóbulo ventral (radios ventrales o hipoaxiales). Ventralmente se observan 3 fulcros basales y 14-15 fulcros marginales, mientras que dorsalmente no puede determinarse el número de fulcros por la presencia de sedimento.



**Figura VI-33**. MGU-119, detalle de la aleta anal. Escala = 2 cm.



**Figura VI-34**. MGU-119, detalle de la aleta caudal. Escala = 2 cm.

Las escamas son de forma romboidal, dispuestas en filas dirigidas en sentido ántero-superior a póstero-inferior, y los procesos mediante los cuales articulan no están expuestos. El lóbulo dorsal de la aleta caudal muestra las habituales filas invertidas de escamas. Sólo unas pocas escamas anteriores a la aleta anal y al lóbulo ventral de la aleta caudal pueden considerarse, por su gran tamaño y posición horizontal, escudos.

**Comentario**. Originalmente descrito, en forma muy breve, por Walther (1932, 1933), este ejemplar fue el primer fósil reportado para la Formación Tacuarembó. Walther (1932, 1933) dudó en cuanto a su asignación a *Lepidotes*[8] o *Semionotus*, aunque el propio autor admitía la carencia de bibliografía especializada.[9] Walther (1932, 1933) propuso que la identificación del fósil dependería de la edad de la unidad portadora, debido a la creencia (actualmente considerada errónea) de que *Semionotus* era un género restringido al Triásico y *Lepidotes* al Jurásico (ver McCune, 1986). Wenz

[8] En Walther (1932, 1933) se lee *Lepidotus*.

[9] Los autores posteriores que citaron a Walther (1932, 1933) reflejaron las dudas del autor, aunque varios se inclinaron sin justificación alguna por *Lepidotes*. Otros consideraron que la edad Jurásica o Cretácica de la Formación Tacuarembó permitía descartar a *Semionotus*.

(*in* Goñi & Hoffstetter, 1964) determina a MGU-119 como un semionótido, pero no *Lepidotes*. Trabajos más recientes lo mencionan como similar a los semionotiformes, probablemente *Lepidotes* (Arratia & Cione, 1996) o como un semionótido (López-Arbarello *et al*., 2008).

La presencia de una única aleta dorsal y de escamas ganoides lo sitúa dentro de los Actinopterygii (más derivados que *Dialipina*, en el primer carácter), mientras que la presencia de fulcros en las aletas confirma su pertenencia a Actinopteri (Arratia, 2009).

La mayoría de los semionotiformes (Macrosemidae, Semionotidae, Callipurbeckidae derivados) poseen un número constante de 8 radios principales en el lóbulo inferior de la aleta caudal. MGU-119, por tanto, no pertenecería a dichos clados. Por tanto, podría tratarse de un semionotiforme basal, un calipurbéckido basal o bien de un lepisosteiforme basal (ya que en lepisosteiformes derivados el cuerpo es más alargado, con la aleta dorsal y anal en posición muy retrasada y enfrentadas entre sí). Los Semionotidae y varios Callipurbeckidae poseen grandes fulcros basales en las aletas dorsal y anal, que parecería no ser el caso de MGU-119, aunque dicho carácter debe ser cuantificado. La ausencia de fulcros basales en la aleta anal, de no ser un artefacto de preservación, podría representar una autapomorfía de este taxón.

Existe un calco (MGT n/d; Fig. VI-35; desafortunadamente no se ha podido localizar el material original) de un exoesqueleto parcial de pez, de unos 20 cm de longitud, que, si bien carece de detalles, parecería corresponder al mismo taxón que MGU-119 (e.g. en ambos la separación entre la aleta pélvica y la aleta anal es de unas 13 filas de escamas). Si éste fuera el caso, complementaría la información de MGU-119 (Fig. VI-36). Por ejemplo, las aletas pectorales son desconocidas en MGU-119, mientras que está parcialmente preservada en MGT n/d. Se estima en 12 filas de escamas los que separaban la aleta pectoral de la aleta pélvica. A su vez, ésta se encontraba a mitad de camino entre la aleta pectoral y la aleta anal. Es decir que, combinando ambos ejemplares, la fórmula pterigial (muy aproximada) del taxón sería la siguiente:

$$\frac{\text{D31}}{\text{P12 A25 C37}}$$



**Figura VI-35**. MGT n/d, calco de un exoesqueleto parcial de pez. Escala = 2 cm.

LEPISOSTEIFORMES Hay, 1929 sensu López-Arbarello, 2012

LEPIDOTIDAE Owen, 1860 sensu López-Arbarello & Wencker, 2016

?LEPIDOTIDAE gen. et sp. indet.

**Material**. FC-DPV 2860, suborbital.

**Procedencia**. El nuevo material proviene de la Cantera Bidegain. Miembro Batoví (Jurásico Tardío-?Cretácico Temprano) de la Formación Tacuarembó.

**Descripción**. FC-DPV 2860 es un suborbital de forma pentagonal (Fig. VI-37). Su cara externa está ornamentada por crestas con una disposición groseramente radial, que localmente (hacia los bordes del hueso) se bifurcan. Sobre las crestas destacan algunos tubérculos, que no son de ganoína por su comportamiento bajo luz UV. La cara interna es, en cambio, lisa.

**Comentario**. Si bien el material no preserva autapomorfías de ningún taxón, es interesante destacar algunos puntos.

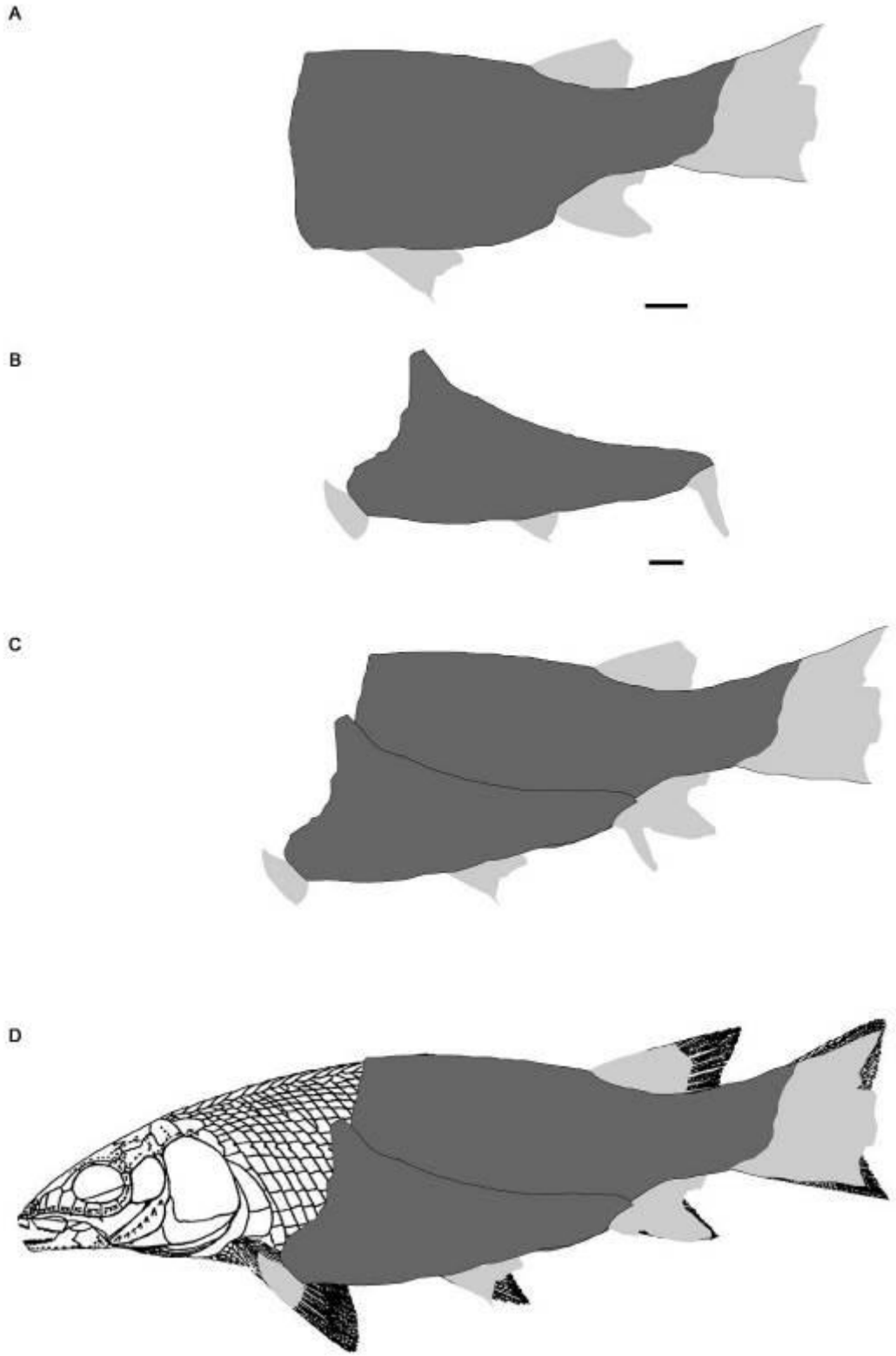



**Figura VI-36**. **A**, representación esquemática de MGU-119. **B**, representación esquemática de MGT n/d. **C**, combinación de ambos ejemplares. **D**, ídem, sobre la base de *Semionotus elegans.* Modificado de Olsen & McCune (1991).

FC-DPV 2860 es morfológicamente idéntico al primer suborbital del lado derecho del lepidótido *Scheenstia zappi*, del Jurásico Tardío de Alemania (López-Arbarello & Sferco, 2011; Fig. VI-38A). En dicha especie, hay una serie de seis suborbitales. El de posición más dorsal fue descrito por López-Arbarello & Sferco (2011) como aproximadamente trapezoidal, y articula anteriormente con el último infraorbital y el dermosfenótico, dorsalmente con el dermopterótico, posteriormente con el extremo dorsal del preopérculo, y ventralmente con el siguiente suborbital de la serie.

En los lepisosteiformes *Scheenstia mantelli*, del Cretácico Temprano de Inglaterra; *Lepidotes gigas*, del Jurásico Temprano de Alemania; y *Pliodetes nigeriensis*, del Cretácico Temprano de Niger, el suborbital también es de forma trapezoidal (Fig. VI-38B y 38C). El otro género de lepidótido, *Camerichthys*, muestra una morfología hexagonal (la asignación a Lepidotidae corresponde a López-Arbarello & Wencker, 2016). Fuera de Lepisosteiformes no se observa un suborbital con morfología pentagonal o trapezoidal, caso de *Macrosemimimus* (Schröder *et al*., 2012) o *Sangiorgioichthys* (López-Arbarello *et al*., 2011), con la probable excepción de *Tlayuamichin* (López-Arbarello & Alvarado-Ortega, 2011) *y Occitanichthys* (López-Arbarello & Wencker, 2016), aunque en este último caso la morfología puede variar en un mismo espécimen.

Si se tiene en cuenta la morfología tanto de las escamas como de los dientes trituradores descritos con anterioridad, la combinación de caracteres sugiere afinidades con Lepidotidae, y dentro de la familia, particularmente con *Scheenstia* (debe recordarse que los "*Lepidotes*" trituradores ahora pertecenen a dicho género).

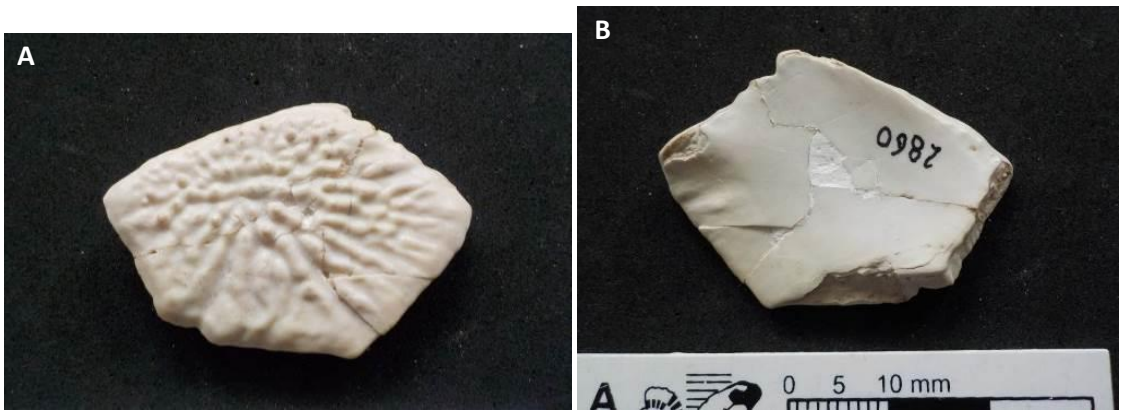



**Figura VI-37.** FC-DPV 2860, suborbital en vista lateral (**A**) y medial (**B**).

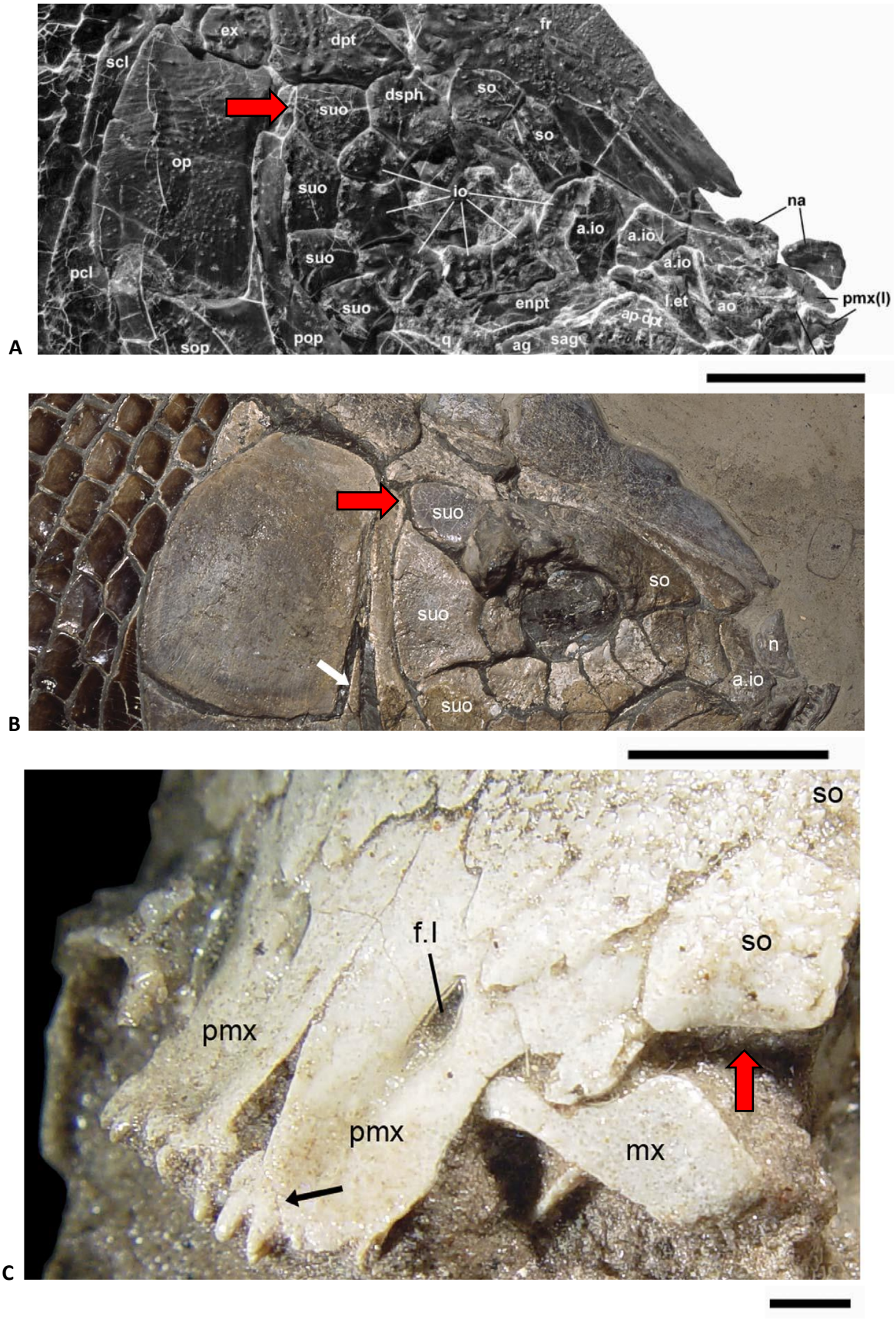



**Figura VI-38. A**, *Scheenstia zappi.* **B**, *Lepidotes gigas*. **C**, *Pliodetes nigeriensis*. La flecha roja indica el suborbital pentagonal. Modificado de López-Arbarello & Sferco (2011) y López-Arbarello (2012). Escala = 2 cm (A), 5 cm (B) y 2 mm (C).

LEPISOSTEOIDEI López-Arbarello, 2012

LEPISOSTEOIDEI gen. et sp. indet.

**Material**. MGT-1156, fragmento anterior de exoesqueleto.

**Procedencia**. Desafortunadamente la procedencia del ejemplar es desconocida. Fue transferido al MGT desde el Museo del Indio de Tacuarembó, y la información referente a su procedencia, si es que alguna vez existió, se perdió. De todas formas, la roca que aloja al ejemplar posee textura, composición y color comparables a las areniscas del Miembro Batoví de la Formación Tacuarembó. En Uruguay no existe otra unidad similar que puede incluir restos de ginglimodios. Asimismo, la preservación del ejemplar recuerda fuertemente a la de MGU-119. Por estos motivos, se considera altamente probable que MGT-1156 provenga de la Formación Tacuarembó.

**Descripción**. El ejemplar mide unos 17 cm de largo (Figs. VI-39 y 40). El cráneo está en mal estado de preservación (particularmente la región circumorbital y anterior), por lo que, estando pendiente la realización de una tomografía computada, sólo pueden realizarse observaciones generales sobre su parte posterior (Fig. VI-41). El opérculo es el hueso más grande de los preservados, y es tan profundo como ancho. El subopérculo, situado ventralmente, es un hueso mucho menos profundo. El proceso ascendente del subopérculo es parcialmente visible entre el opérculo y el preopérculo. No se puede discernir si existía o no un interopérculo. El preopérculo es un hueso relativamente robusto y en forma de media luna, y carente de un brazo ánteroventral prolongado. Su porción dorsal está cubierta aparentemente por un suborbital, aunque no es claro si ésta es una condición real o se debe a un desplazamiento del suborbital. Otros dos suborbitales se preservaron; los tres son de tamaño similar entre sí y de forma poligonal. Las escamas son rómbicas y, donde han sido expuestas, aparentar poseer al menos un proceso ánterodorsal. Las escamas carecen de ornamentación o de una espina conspicua dirigida hacia atrás. La única aleta preservada es la pélvica, pero no es posible discernir si existían o no fulcros basales y marginales. Tiene su origen aproximadamente en la duodécima fila de escamas.



**Figura VI-39.** MGT-1156, exoesqueleto parcial anterior. Escala = 2 cm.

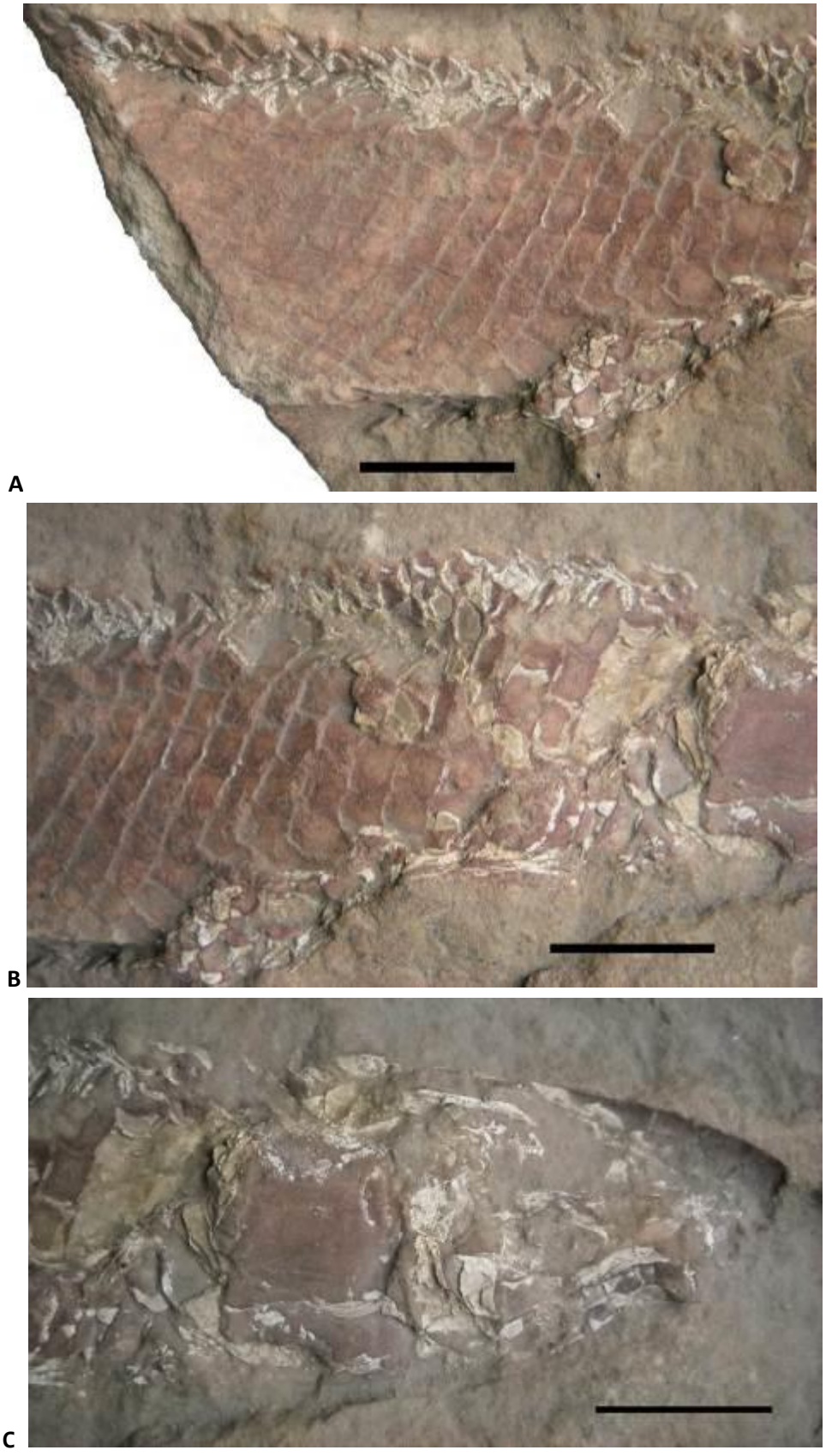



**Figura VI-40.** MGT-1156, detalles de la porción posterior (A), media (B) y anterior (C). Escala = 2 cm.

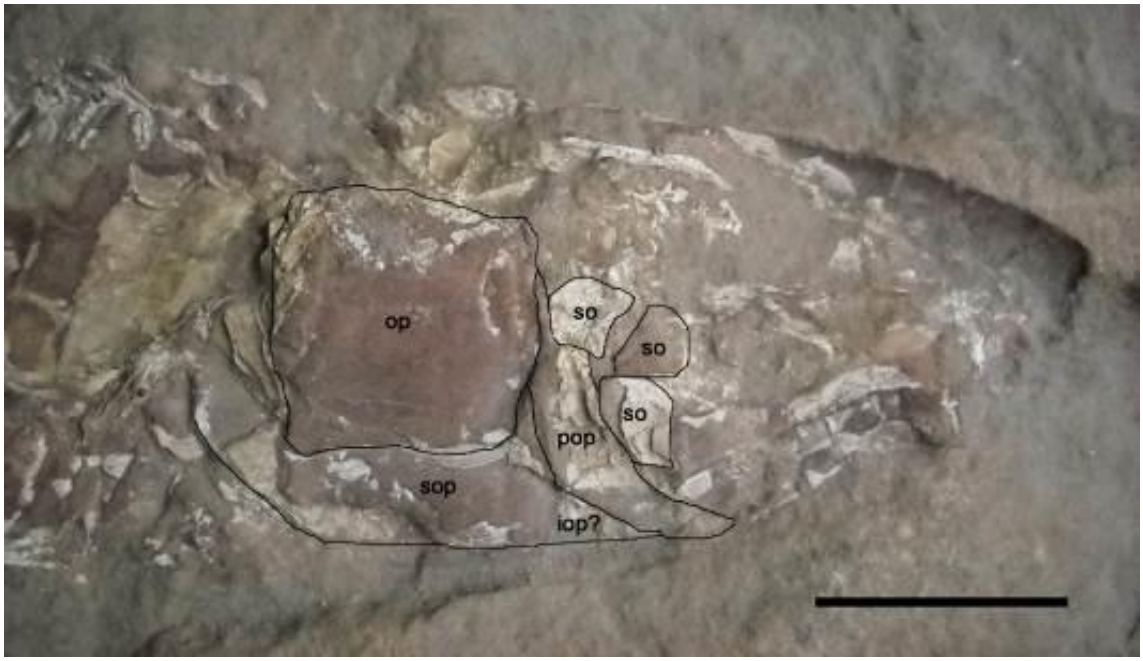



**Figura VI-41**. Fotografía interpretada de parte del cráneo de MGT-1156. Abreviaturas: iop, interopérculo. op, opérculo. pop, preopérculo. so, suborbitales. sup, subopérculo. Escala = 2 cm.

**Comentario**. En ginglimodios el opérculo es más profundo que ancho, pero en Lepisosteoidei más derivados que *Thaiichthys* (*Araripelepidotes*, *Pliodetes* y Lepisosteoidea) ambas dimensiones son similares, como en MGT-1156. No obstante, a diferencia de dicho clado, en MGT-1156 las escamas carecen de una conspicua espina dirigida posteriormente.

El subopérculo tiene menos de la mitad de la profundidad del opérculo, a diferencia de lo que ocurre en Lepisosteoidei más derivados que *Araripelepidotes* (*Pliodetes* y Lepisosteoidea). El preopérculo no tiene forma de 'L', como sí ocurre en *Pliodetes*, y carece de un largo brazo ánteroventral, a diferencia de lo que se observa en Lepisosteidae.

La aleta pélvica ocupa una posición retrasada, carácter interesante que no ha sido tenido en cuenta en análisis filogenéticos. Mientras que dicha aleta se origina entre la 5ª y la 6ª fila de escamas ("*Lepidotes*" *microrhis*), entre la 7ª y la 10ª (*Semionotus bergeri*), en la 8ª (*Scheenstia zappi*), entre la 7ª y la 8ª (*Neosemionotus* y "*Lepidotes*" *tanyrhis*), entre la 7ª y la 9ª (*Sangiorgioichthys sui*), o entre la 9ª y la 10ª (*Macrosemimimus*), en Lepisosteoidei tienen un origen más retrasado (e.g. en la 11ª fila en *Pliodetes*, probablemente en torno a la 15ª en *Isanichthys*).

## 4. ANÁLISIS FILOGENÉTICOS

De los diversos materiales descritos, se realizaron sendos análisis filogenéticos sobre MGU-119 y MGT-1156, que se comentarán por separado.

En el primer análisis se obtuvieron 66 árboles más parsimoniosos (MPT) de 334 pasos (CI = 0,40 y RI = 0,71). El árbol de consenso estricto (Fig. VI-42A) lo muestra como un semionotiforme dentro de una politomía, mientras que el consenso por mayorías (Fig. VI-42B) lo recobra en el 63% de los casos en una politomía con *Kyphosichthys*, Callipurbeckidae y el clado Semionotidae + Macrosemiidae, siendo por tanto un semionotiforme más derivado que *Sangiorgioichthys* y *Luoxiongichthys*, aunque este clado tiene un soporte Bremer de apenas 1 y un valor de bootstrap menor al 50% (ver Anexos II-B2 a II-B4).

En el segundo análisis, se obtuvieron 24 árboles de 334 pasos (CI = 0,40 y RI = 0,71). El árbol de consenso estricto (Fig. VI-43A) no recobra el clado Lepisosteiformes, y MGT-1156 aparece en una politomía con Semionotiformes, Lepidotidae y Lepisosteoidea, entre otros. El consenso de mayorías (Fig. VI-43B) muestra que en el 75% de los árboles MGT-1156 es un lepisosteiforme, concretamente el Lepisosteoidei más basal tras *Isanichthys*, sustentado solamente por la ausencia de ornamentación en los huesos dérmicos del cráneo (carácter 17.1). A su vez, queda excluido del clado conformado por *Thaiichthys* y Lepisosteoidei más derivados al carecer tanto de espinas posteriores prominentes en las escamas como de un preopérculo en forma de 'L'. No obtante, el clado no está soportado (ver Anexos II-B6 a B8).

Si se codifican ambos ejemplares como poseyendo una doble articulación longitudinal en las escamas del flanco (un rasgo universal en las escamas aisladas de la Formación Tacuarembó), incluso en los respectivos consensos estrictos MGU-119 pasa a ser un Callipurbeckidae más derivado que las formas triásicas *Paralepidotus* y *Semiolepis*, mientras que se confirma la posición de MGT-1156 dentro de Lepisosteoidei recobrada en el análisis anterior (ver Anexos II-B9 y II-B13).

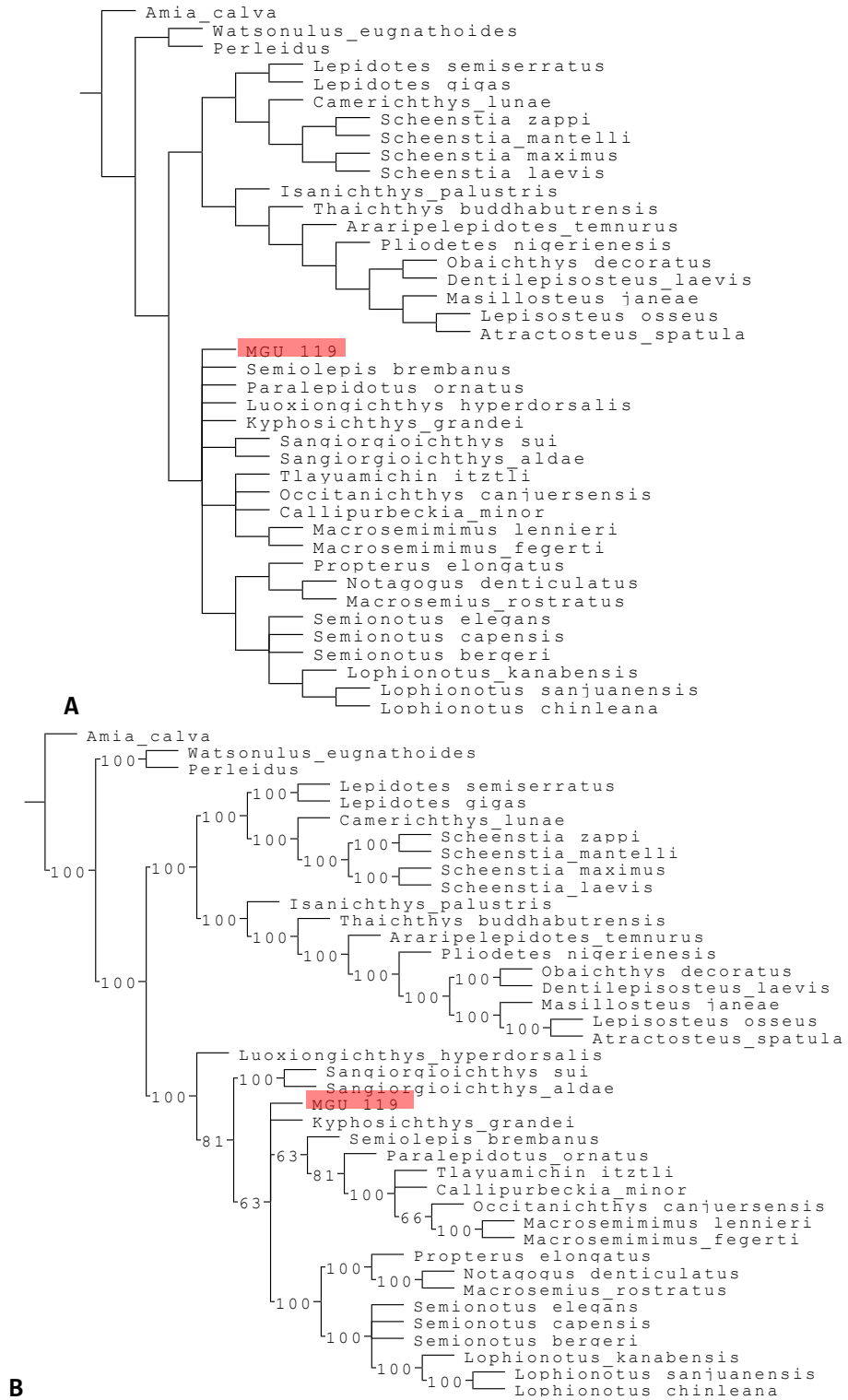



**Figura VI-42.** Análisis filogenético de MGU-119. **A**, consenso estricto de 66 MPT. **B**, consenso de mayorías.




**Figura VI-43.** Análisis filogenético de MGU-1156. **A**, consenso estricto de 24 MPT. **B**, consenso de mayorías.

Resulta imperioso codificar más caracteres de ambos ejemplares. La preparación de MGU-119 podría revelar caracteres de las escamas del flanco y de las *dorsal ridge scales* que confirmaran o no su pertenencia a Semionotiformes, mientras que el estudio mediante tomografía computada de MGT-1156 es indispensable para visualizar el número y disposición de supraorbitales, infraorbitales y supraorbitales, la presencia de un interopérculo, etc.

En relación a las definiciones filogenéticas, López-Arbarello (2012) provee varias, todas ellas basadas en la rama, y empleando géneros en lugar de especies como especificadores. Aquí se enmiendan algunas de esas definiciones y/o se proponen otras alternativas, algunas de ellas basadas en el nodo (Fig. VI-44).

**Semionotiformes**. *Semionotus bergeri*, *Macrosemius rostratus*, *Callipurbeckia minor*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes.

**Semionotidae**. Todos los semionotiformes más estrechamente emparentados con *Semionotus bergeri* que con *Macrosemius rostratus* y *Callipurbeckia minor*. En el presente análisis incluye a los géneros *Semionotus* (cuya monofilia no ha sido recobrada) y *Lophionotus*, al igual que López-Arbarello & Wencker (2016).

**Callipurbeckidae**. Todos los semionotiformes más estrechamente emparentados con *Callipurbeckia minor* que con *Semionotus bergeri* y *Macrosemius rostratus*. En el presente análisis incluye, al igual que López-Arbarello & Wencker (2016), a los géneros *Semiolepis*, *Paralepidotus*, *Callipurbeckia*, *Tlayuamichin*, *Macrosemimimus*.

**Macrosemiidae**. Todos los semionotiformes más estrechamente emparentados con *Macrosemius rostratus* que con *Semionotus bergeri* y *Callipurbeckia minor*. En el presente análisis incluye, al igual que López-Arbarello & Wencker (2016), a los géneros *Propterus*, *Notagogus* y *Macrosemius*.

**Lepisosteiformes**. *Lepisosteus oseus*, *Lepidotes gigas*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes.

**Lepidotidae**. Todos los lepisosteiformes más estrechamente emparentados con *Lepidotes gigas* que con *Lepisosteus osseus*. Este clado incluye a los géneros *Lepidotes*, *Scheenstia* y *Camerichthys*, al igual que en López-Arbarello & Wencker (2016).

**Lepisosteoidei.** Todos los lepisosteiformes más estrechamente emparentados con *Lepisosteus osseus* que con *Lepidotes gigas*.

**Lepisosteoidea.** *Obaichthys decoratus*, *Lepisosteus osseus*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes.

**Obaichthyidae**. Todos los lepisosteoideos más estrechamente emparentados con *Obaichthys decoratus* que con *Lepisosteus osseus*. En el presente análisis este clado incluye, López-Arbarello & Wencker (2016), a los géneros *Obaichthys* y *Dentilepisosteus*.

**Lepisosteidae**. Todos los lepisosteoideos más estrechamente emparentados con *Lepisosteus osseus* que con *Obaichthys decoratus*. En el presente análisis este clado incluye, al igual que López-Arbarello & Wencker (2016), a *Masillosteus*, *Atractosteus* y *Lepisosteus*.

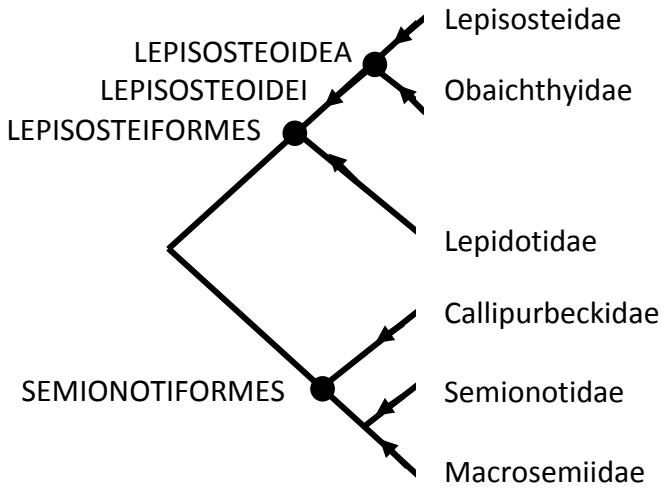



**Figura VI-44.** Definiciones filogenéticas aquí propuestas. Los círculos indican definiciones basadas en el nodo, y las flechas basadas en la rama.

Según la definición de Ginglymodi que se emplee, *Neosemionotus* (no incluido en este análisis filogenético pero sí en el de López-Arbarello, 2012) pertenecería a este clado (si la definición es basada en la rama), o podría pertenecer o no (si es basada en el nodo).

# 5. DISCUSIÓN

## 5.1. Diversidad de ginglimodios en la Formación Tacuarembó

Si bien la mayoría de los materiales son fragmentarios o comprenden elementos aislados, en este capítulo se describieron y testearon por primera vez las relaciones filogenéticas de varios ejemplares. Un resultado interesante es la presencia de lepisosteiformes en Uruguay (incluyendo representantes tanto de Lepisosteoidei como de posibles Lepidotidae), dado que tradicionalmente se atribuían a semionotiformes o a semionótidos los materiales de la Formación Tacuarembó (e.g. Francis, 1975; Perea & Martínez, 2004; Soto, 2004), aunque sería necesario recobrar nuevos ejemplares para determinar con claridad las relaciones filogenéticas de materiales como el "pez de Walther", recobrado como un semionotiforme basal. De todas formas, la diversidad de ginglimodios en Uruguay aparenta ser mayor a la prevista.

El pez de Walther (MGU-119), por comparación con las proporciones de pequeños ginglimodios fusiformes del Jurásico de Gondwana (e.g. "*Semionotus*" *capensis* de Sudáfrica, "*Semionotus*" sp. de Brasil), habría tenido un largo total de unos 50 cm (esto es, se habría preservado solamente la mitad posterior del ejemplar), que es mayor al sugerido por Soto (2004) pero concuerda con la estimación de Walther (1932).

No obstante, si se emplean taxones en los que la aleta anal se encuentra desplazada anteriormente en relación a los mencionados más arriba, como *Callipurbeckia minor*, el largo total de MGU-119 sería solamente de unos 40 cm. Debe tenerse en cuenta que en ginglimodios la cabeza suele representar entre 30 y 35% de la longitud estándar (a excepción de Lepisosteoidei derivados).

El Lepisosteoidei (MGT-1156), por comparación con *Isanichthys*, habría tenido un largo total de casi 30 cm (es decir, se habrían preservado los 2/3 anteriores del ejemplar).

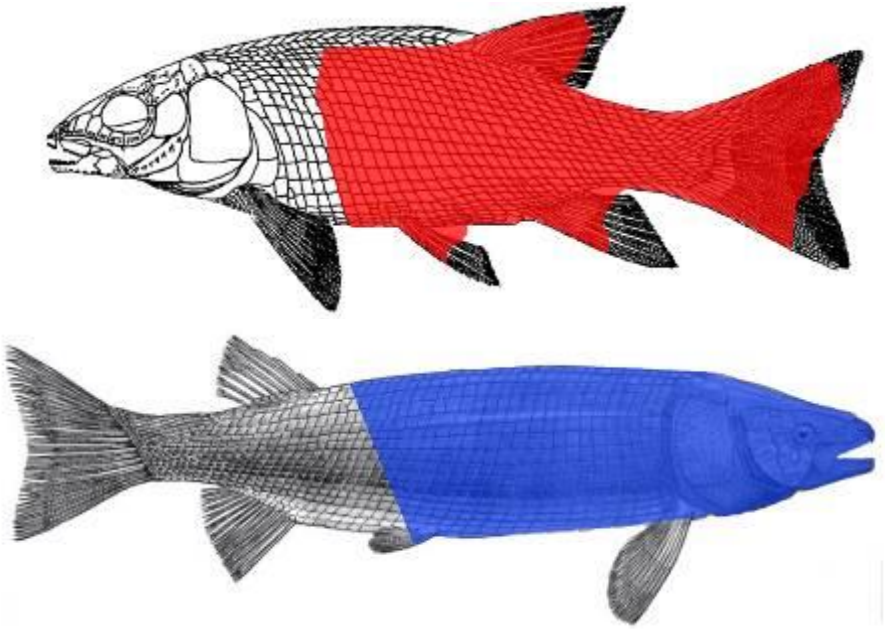


**Figura VI-45.** Posible reconstrucción de MGU-119 y MGT-1156. Modificado de Olsen & McCune (1991) y Cavin & Suteethorn (2004).

Uno de los parches de escamas de Batoví (MGT-1149), por comparación con el pez de Walther, habría pertenecido a un pez de más de 100 cm de largo. El tamaño de las escamas es similar al de la mayoría de las escamas aisladas de Martinote y Cantera Bidegain.

Por último, las grandes escamas aisladas de Los Rosanos y Cantera Bidegain poseen dimensiones semejantes a las de "*Lepidotes*" *roxoi* y *Scheenstia maximus* (Jain, 1984; Gallo & Brito, 2004), indicando la presencia en la Formación Tacuarembó de individuos de tamaño equiparable, esto es entre 150 y 200 cm. Los grandes radios o fulcros de Los Rosanos están en línea con estas estimaciones.

Desde el punto de vista paleobiogeográfico, los Lepidotidae (recobrados por López-Arbarello & Wencker, 2016) están claramente representados en el Sinemuriense-Barremiense de Europa (quizás también en Sudamérica y otros continentes, lo que dependerá de futuros análisis de ejemplares tradicionalmente referidos a *Lepidotes*), mientras que los *stem* Lepisosteidae son típicos del Cretácico Temprano de Gondwana Occidental (*Araripelepidotes*, *Pliodetes*, Obaichthytidae) y, según López-Arbarello & Wencker (2016), también Tailandia (*Isanichthys* y *Thaiichthys*). La edad de las formas

tailandesas oscilaba entre el Jurásico Tardío y el Barremiense (Cavin *et al*., 2003; Cavin & Suteethorn, 2006; Deesri *et al*., 2014). Es decir que MGT-1156 podría representar el Lepisosteoidei más antiguo conocido. Junto con las formas tailandesas, preceden temporalmente a la radiación de *stem* Lepisosteidae que tuvo lugar a partir del Aptiense.

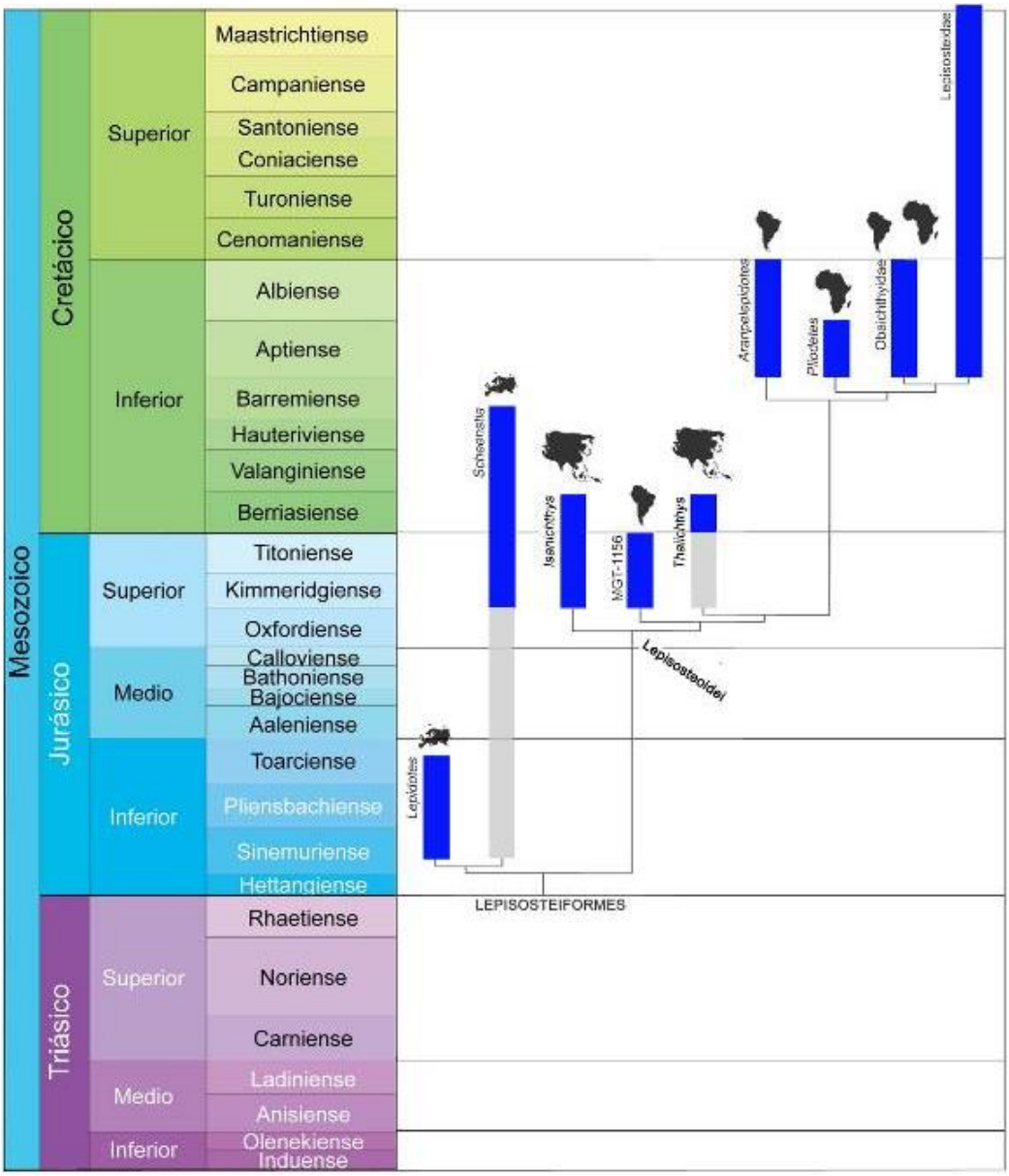



**Figura VI-46.** Filogenia temporalmente calibrada de Lepisosteiformes, basada en el consenso de mayorías obtenido en el análisis filogenético. Según Deesri *et al*. (2014), *Isanichthys* podría también estar representado en el Jurásico Tardío de Inglaterra y el Jurásico Temprano a Medio de China.

### 5.2. Variabilidad en ginglimodios

La escasez de individuos completos en la Formación Tacuarembó vuelve imposible reconstruir su ontogenia. A efectos de evaluar la posible presencia o no de varios taxones de ginglimodios en la Formación Tacuarembó, en base a la presencia de huesos craneales y escamas con distinto grado de ornamentación, se harán unas consideraciones sobre la variabilidad intraespecífica en ginglimodios.

Uno de los casos más interesantes en la literatura es el de *Paralepidotus*, descrito por Tintori (1996). En primer lugar, la morfología del cuerpo pasa de fusiforme en juveniles a profunda en adultos. La región predorsal claramente experimenta un crecimiento alométrico, dando origen a la "joroba" de los adultos, mientras que la inserción de la aleta dorsal se desplaza anteriormente (Fig. VI-56).

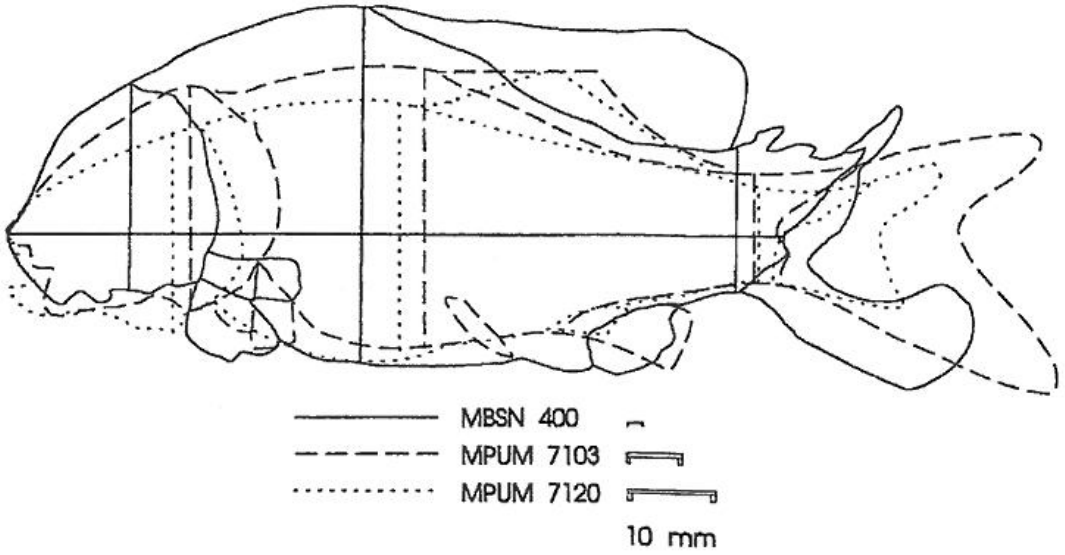



**Figura VI-47.** Variación ontogenética en tres ejemplares de *Paralepidotus*. Tomado de Tintori (1996).

En segundo lugar, existen cambios en la dentición, que en juveniles consiste en dientes de corona alta y con un tubérculo apical, mientras que en adultos comprende coronas bajas, hemisféricas y planas. La dieta, por tanto, sería completamente durófaga sólo a partir de SL = 25-30 cm.

En tercer lugar, la ornamentación tanto de las escamas como de los huesos dérmicos del cráneo, varía con la ontogenia en el siguiente orden:

- ausencia de ornamentación (individuos con SL = 10-11 cm)

- surgimiento de un par de crestas en las escamas más anteriores (SL = 11-15 cm)

- aumento del número de crestas (hasta 10) en las escamas y aparición de tubérculos en huesos dérmicos del cráneo (SL = 17 cm),

- la ornamentación típica de un adulto se alcanza cuando SL 25-30 cm.

Todas estas variaciones ontogenéticas podrían implicar que el hábitat y la dieta de los juveniles de *Paralepidotus* diferían de la de los adultos. Tintori (1996) sugiere que los primeros, dado su cuerpo fusiforme (típico de nadadores veloces) y su dentición poco robusta (no apta para triturar moluscos, pero sí exoesqueletos de crustáceos), habrían habitado aguas superficiales lejos de los bordes de cuenca. De hecho se hallaron *Paralepidotus* juveniles como restos gástricos en individuos de *Saurichthys*, un depredador de aguas abiertas. Los adultos, con su cuerpo más profundo y su dentición trituradora, habrían habitado aguas someras, desplazándose lentamente sobre los fondos y alimentándose de moluscos bentónicos (restos de los cuales se hallan asociados a los niveles portadores de restos de peces).

La larga inserción de la aleta dorsal y el mayor número de filas verticales de escamas indicarían una buena maniobrabilidad (mayor a la de otros taxones durófagos que ocurren en la misma unidad), apta para arrancar moluscos bisados. Asimismo, la ornamentación tanto de las escamas como de los huesos dérmicos del cráneo habría conferido estabilidad en ambientes someros de alta energía, jugando un papel hidrodinámico (Tintori, 1996 y referencias).

En *Sangiorgioichthys sui*, en cambio, los juveniles poseen una fuerte denticulación en el borde posterior de la escama, que es más delicada en individuos adultos (López-Arbarello *et al*., 2011).

Los juveniles de *Callipurbeckia tendaguruensis* carecen de ornamentación en los huesos del cráneo, aunque algunos muestran unos pocos tubérculos pequeños en los parietales y posparietales. Los especímenes de mayor tamaño, en cambio, exhiben tubérculos de diferentes tamaños en los huesos orbitales y de la bóveda craneal (Arratia & Schultze, 1999a). La forma corporal también varía con la ontogenia de

manera similar a *Paralepidotus*: los juveniles poseen un cuerpo elongado, mientras que con el crecimiento se desarrolla una conspicua elevación predorsal, obteniéndose un cuerpo profundo (Arratia & Schultze, 1999a).

Deesri *et a*l. (2009) realizan un estudio sobre 61 ejemplares de *Thaiichthys buddhabutrensis*, determinando que el crecimiento general del cuerpo es isométrico, con la excepción de cuatro relaciones alométricas (Fig. VI-57), siendo dos de ellas positivas (distancia entre las aletas pectoral y dorsal, y distancia entre las aletas pectoral y anal) y dos negativas (largo de la aleta dorsal, y largo de la aleta anal).

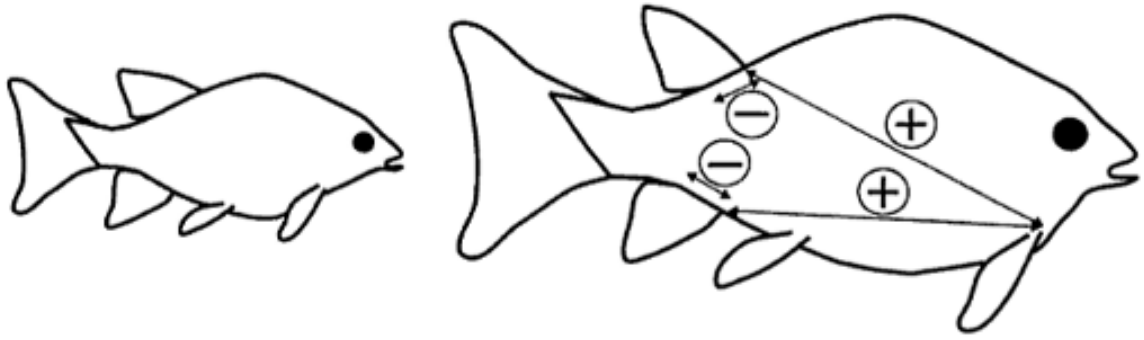


**Figura VI-48**. Juvenil y adulto de *Thaiichthys buddhabutrensis*, mostrando relaciones alométricas. Tomado de Deesri *et al*. (2009).

A la luz de esta discusión, no existen bases para considerar como pertenecientes a diferentes taxones las escamas con diferente grado de ornamentación.

### 5.3. Ginglimodios del Jurásico-Cretácico de Gondwana

Se concuerda con López-Arbarello *et* al. (2008) en que el conocimiento actual de la historia evolutiva de los peces en la primera mitad del Mesozoico está fuertemente sesgado hacia las paleoictiofaunas del hemisferio norte (Fig. VI-58), siendo el registro de peces del Jurásico de Gondwana comparativamente muy pobre tanto en cantidad como en calidad (piénsese por ejemplo en la excelente preservación de fósiles de la Formación Solnhofen, conocido *lagersttät* del Jurásico Tardío de Alemania). La situación empeora si se restringe la atención a las ictiofaunas continentales.

En Gondwana, los ginglimodios jurásicos mejor conocidos provienen del Jurásico Temprano de Sudáfrica ("*Semionotus*" *capensis*; Woodward, 1888; Fig. VI-59A) e India ("*Lepidotes*" *deccanensis*; Jain, 1983; Fig. VI-59B). Del Jurásico Medio se conocen materiales más incompletos, tanto de la República Democrática del Congo ("*Lepidotes*" *congolensis*; Saint-Seine, 1955) como de Madagascar (Flynn *et al*., 2006).

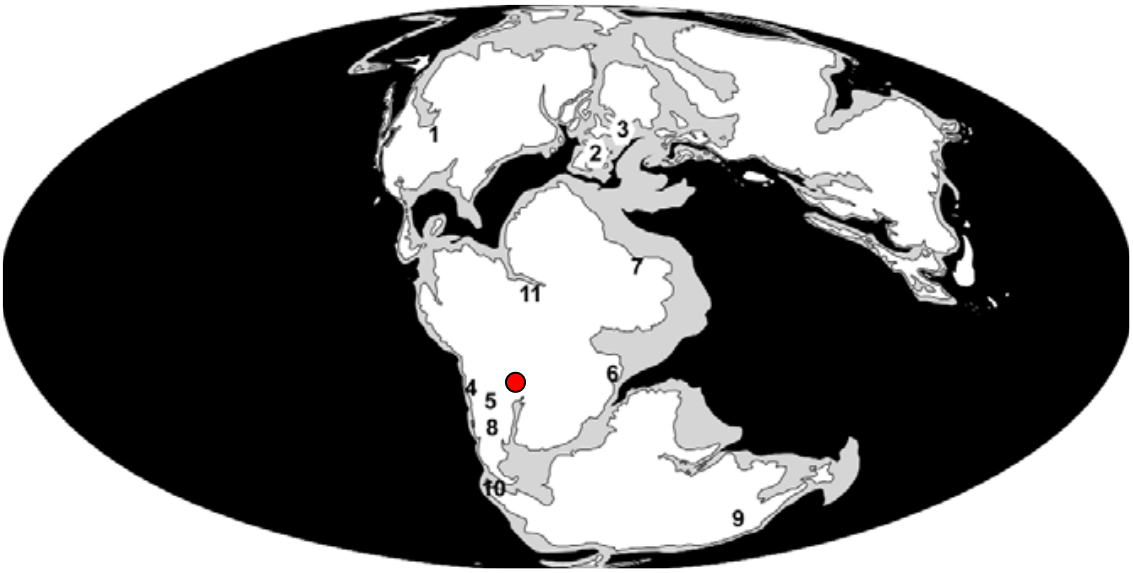



**Figura VI-49.** Localidades del Jurásico Tardío que han aportado restos de peces. 1, Formación Sundance. 2, calizas litográficas de Cerin. 3, calizas litográficas de Solnhofen. 4, Quebrada del Profeta. 5, Formación Vaca Muerta. 6, Formación Tendaguru. 7, Formación Mugher Mudstone. 8, Formación Cañadón Calcáreo. 9, Talbragar Beds. 10, Longing Gap. 11, Formación Pastos Bons. El cpirculo rojo corresponde a la Formación Tacuarembó. Tomado de López-Arbarello *et al*. (2008).

En el Jurásico Tardío las ictiofaunas continentales mejor conocidas de Gondwana son la de la Formación Cañadón Calcáreo (Argentina) y la de las Talbragar Beds (Australia), pero la presencia de condrósteos y teleósteos y la ausencia de ginglimodios vuelve su composición muy diferente a la de la Formación Tacuarembó (por una revisión, ver López-Arbarello *et al*., 2008). Se comentará sobre aquellas unidades donde sí se registran ginglimodios.

En la Formación Tendaguru (Jurásico Tardío de Tanzania), con la que la Formación Tacuarembó comparte taxones de terópodos (ver Cap. XI), ocurre *Callipurbeckia tendaguruensis*, originalmente "*Lepidotes*" *tendaguruensis*, que fue descrito por

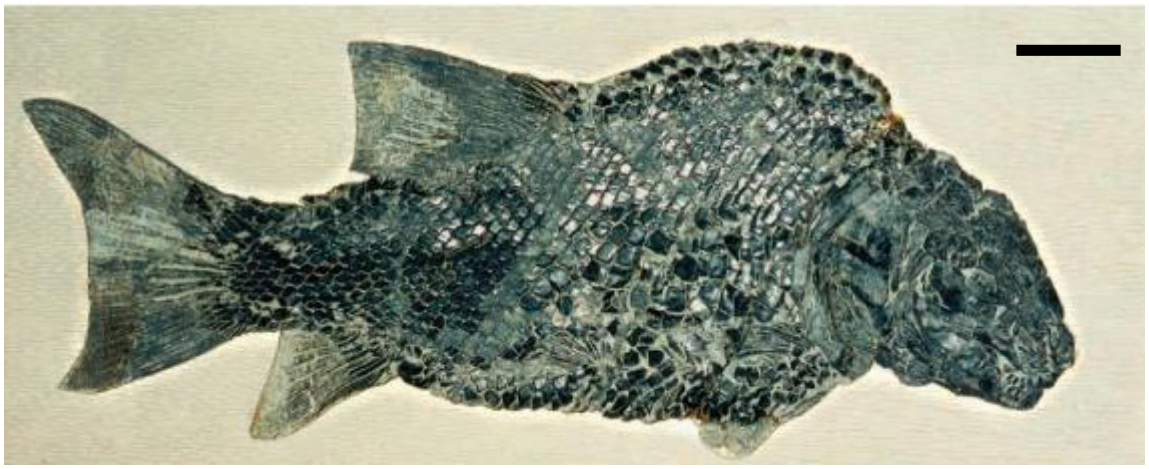
Arratia & Schultze (1999a) como careciendo de fulcros marginales en las aletas y de dentición trituradora, aunque López-Arbarello (2012) demostró que el primer carácter está malinterpretado y el segundo no puede determinarse.

Los únicos ginglimodios bien representados del Jurásico Tardío de Sudamérica son "*Lepidotes*" *piauhyensis* (Fig. VI-60A) y el pequeño "*Semionotus"* sp. (Fig. VI-60B), de la Formación Pastos Bons, cuya edad ha sido también propuesta como Cretácico Temprano (Lima & Campos, 1980; Rosetti & Tuckenbrodt, 1999). La primera forma, redescrita por Gallo (2005), posee una conspicua elevación predorsal ("joroba"). La segunda forma, nunca descrita en detalle pero considerada por Gallo & Brito (2004) un *Semionotus* típico, exhibe algunas similitudes con el "pez de Walther" en cuanto a la configuración de las aletas. Algunos materiales incompletos han sido reportados de depósitos marinos del Jurásico Tardío de Chile (Arratia & Schultze, 1999b) y Argentina (Cione *et al*., 1987).

Ya en el Cretácico Temprano, se tiene a *Neosemionotus puntanus* de la Formación Lagarcito (Albiense de Argentina; Fig. 61A), recientemente redescrito (López-Arbarello & Codorniú, 2007), que ha sido recobrado en análisis filogenéticos en una politomía con Semionotiformes y Lepisosteiformes (López-Arbarello, 2012; este trabajo).

En varias unidades del Cretácico Temprano de Brasil se han descrito diferentes taxones, mayormente referidos a *Lepidotes* (por una revisión, ver Gallo & Brito, 2004). Algunos de ellos se basan en ejemplares completos o casi completos, como *Araripelepidotes temnurus* (Fig. VI-61B), el gran "*Lepidotes*" *roxoi* (Fig. VI-61C) y "*L*." *wenzae*; otros en ejemplares incompletos, como "*L*." *souzai*, de dentición trituradora y "*L*." *lewellyni*; y finalmente, algunos comprenden materiales claramente inadecuados, caso de "*L*". *dixseptiensis*, "*L*." *oliveirai* y "*L*". *mawsoni*. Estas últimas especies carecen de validez y deberían ser consideradas *nomina vana*, mientras que el resto están pendientes de ser incorporados a un análisis filogenético; aquí se asume *a priori* que no tendrían relación con *Lepidotes* (*sensu* López-Arbarello, 2012).

**A**



**B**



**Figura VI-50.** Ginglimodios del Jurásico Tardío de Brasil. **A**, "*Lepidotes" piauhyensis*. **B**, *Semionotus* sp. Tomado de Gallo & Brito (2004) y Marchesini & Carvalho (2009). Escala = 5 cm (A) y 2,5 cm (B).

A



B



C

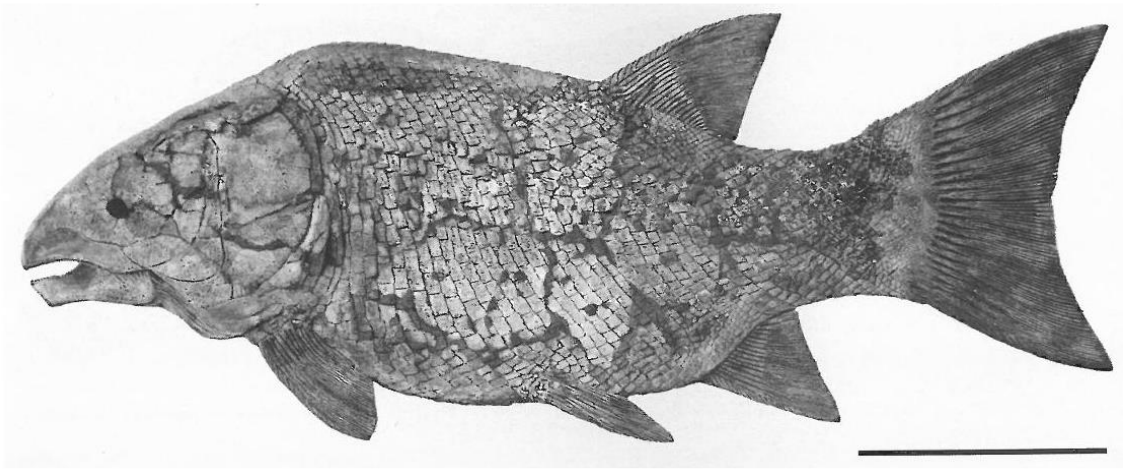


**Figura VI-51**. **A**, Ginglimodios del Cretácico Temprano de Sudamérica. **A**, *Neosemionotus puntanus*. **B**, *Araripelepidotes temnurus* **C**: "*Lepidotes*" *roxoi*. Tomado de Maisey (1991a), Gallo & Brito (2004) y López-Arbarello & Codorniú (2007). Escala = 2 cm (A) y 40 cm (B).

# CAPÍTULO VII
# ACTINISTIA

## 1. INTRODUCCIÓN

Los celacantos son un grupo de sarcopterigios caracterizados por la presencia de un cráneo con articulación entre las secciones anterior y posterior, una columna vertebral tubular (de ahí el nombre del grupo), una primera aleta dorsal radiada (siendo las restantes aletas lobuladas; Fig. VII-1), una cola dificerca abreviada con una aleta suplementaria (Fig. VII-1) y un órgano sensitivo denominado órgano rostral (Fig. VII-2; Forey, 1998; Schultze, 2004; Uyeno & Yabumoto, 2007).

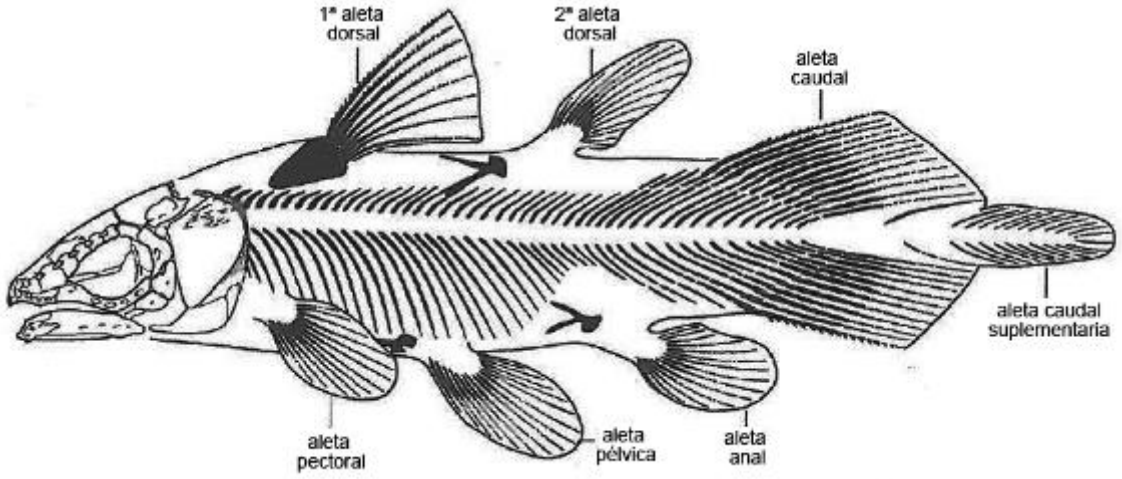



**Figura VII-1**. El celacanto *Diplurus*. Modificado de Schultze (2004).

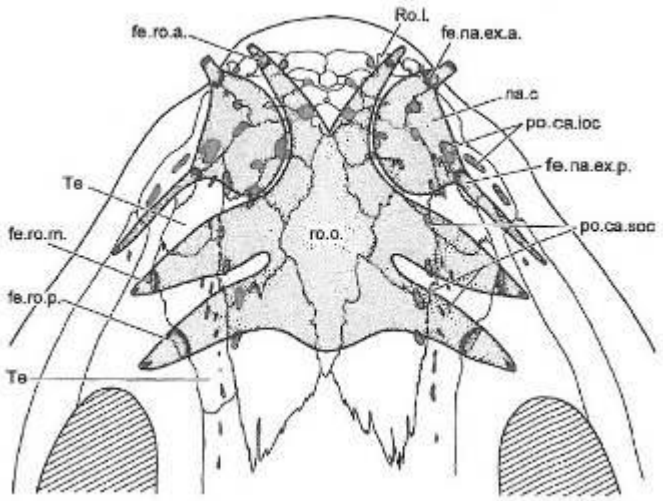



**Figura VII-2**. Órgano rostral (abreviado ro. o.) de *Latimeria*. Tomado de Schultze (2004).

Los celacantos surgieron en ambientes marinos en el Devónico Medio (Friedman & Coates, 2006). En el Mesozoico fueron comunes en ambientes salobres, o incluso dulceacuícolas, caso de la familia Mawsoniidae (ver más adelante). Sus fósiles, totalizando unas 85 especies válidas (Forey, 1998), se han recobrado en casi todos los continentes. Es en el Triásico Temprano y en menor medida en el Jurásico Tardío que se registran los picos de diversidad del grupo, alcanzando o superando la veintena de especies (Schultze, 2004). De todas formas, el clado exhibió a lo largo de su historia, al igual que otro grupo de sarcopterigios (dipnoos), una baja tasa de evolución morfológica, que disminuyó fuertemente desde el Paleozoico (Fig. VII-5; Schultze, 2004), que ha llevado a considerarlos como "fósiles vivientes".

Las formas paleozoicas medían en torno a 30 cm de largo, mientras que en el Mesozoico son comunes tamaños de 70-80 cm (Carvalho, 2002). No obstante, dos géneros alcanzaron dimensiones gigantescas: *Mawsonia* y *Megalocoelacanthus*, con 3,5 metros de largo (Wenz, 1980; Schwimmer *et al*., 1994; Fig. VII-3), habiéndose reportado para el primero elementos provenientes de especímenes aún mayores (e.g. Carvalho & Maisey, 2008; Medeiros *et al*., 2011).



**Figura VII-3**. Basiesfenoldes de *Mawsonia*, ejemplificando el gran tamaño que puede alcanzar dicho género. Tomado de Maisey (1991c).

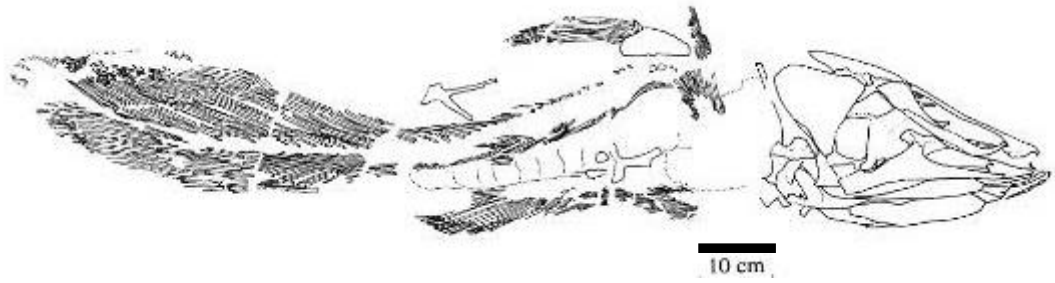
El clado se creía extinto desde fines del Cretácico hasta que, en 1938, se capturó un individuo vivo en el Oceáno Índico, próximo al Archipiélago de las Comores, bautizado *Latimeria chalumnae* (Smith, 1939). Una segunda especie, *Latimeria menadoensis*, fue propuesta para ejemplares colectados en Indonesia en base a evidencias genéticas y morfológicas (Pouyaud *et al*., 1999). El género Cretácico *Macropoma*, ha sido considerado la forma más extrechamente relacionada a *Latimeria* (Cloutier, 1991; Forey, 1998), aunque posteriormente Clément (2005) propuso en su lugar al género Jurásico *Swenzia*.

Históricamente los celacantos han concitado interés dado que, hasta el trabajo de Rosen *et al*. (1981), se los consideraba muy próximos filogenéticamente al origen de los tetrápodos. Las relaciones dentro de Actinistia pueden ser ejemplificadas por el análisis de Cloutier (1991), quien recobró un clado conformado por los géneros *Alcoveria, Axelrodichthys, Chinlea, Diplurus* y *Mawsonia.* Dicho clado (con excepción de *Alcoveria*) era la en ese entonces subfamilia Diplurinae, dentro de la familia Coelacanthidae, mientras que *Latimeria* y *Macropoma* integraban la subfamilia Coelacanthinae.

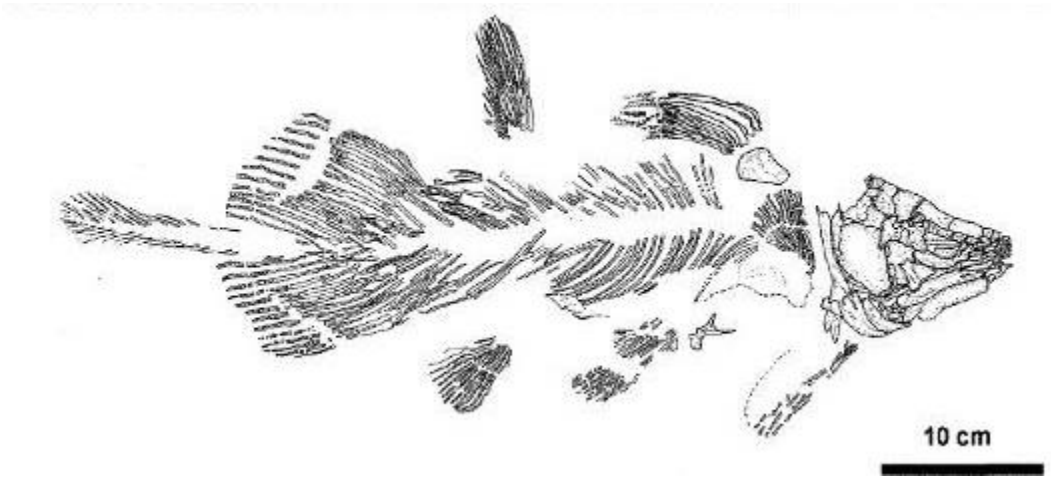
El clado arriba mencionado fue posteriormente denominado Mawsoniidae por Schultze (1993). Posteriores análisis filogenéticos (e.g. Forey, 1998; Clément, 2005; Yabumoto, 2008; Dutel *et al*., 2015; Fig. VII-4) confirmaron la monofilia de Mawsoniidae, recobrándose siempre a *Mawsonia* (Fig. VII-5A) como grupo hermano de *Axelrodichthys*. Además de *Alcoveria, Axelrodichthys*, *Chinlea, Diplurus*, *Mawsonia* y *Parnaibaia* (Fig. VII-5B), distintos autores (Maisey, 1986b; Forey, 1998; Schultze, 2004, Carvalho & Maisey, 2008; Yabumoto, 2008; Gallo *et al*., 2010) incluyen en dicha familia a *Garnbergia*, *Libys*, *Lualabaea* y/o *Trachymetopon* (Fig. VII-5C); lo que en el caso de este último género ha sido confirmado por un análisis filogenético (Dutel *et al*., 2015; Fig. VII-4).

En tiempos recientes se han identificado en la Formación Tacuarembó huesos tanto del postcráneo como, principalmente, del cráneo de celacantos. La nomenclatura de los mismos se presenta en la Fig. VII-6.

**A**




**B**



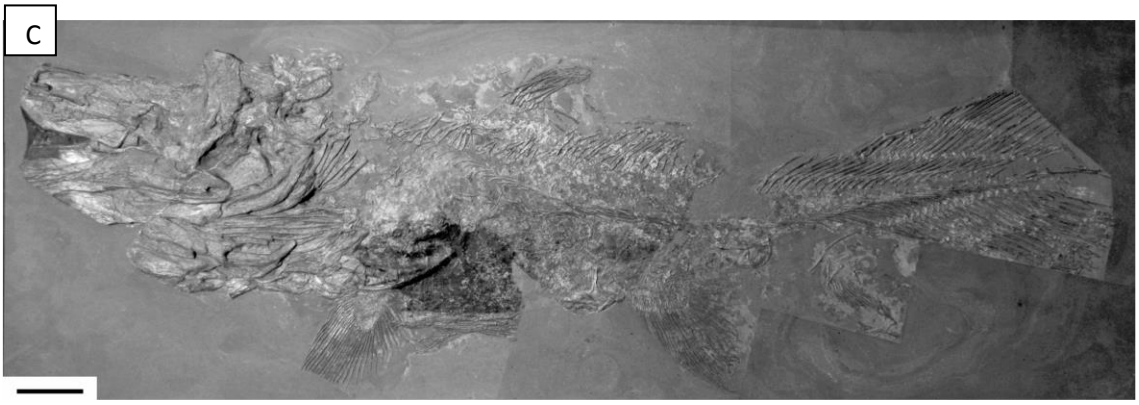




**Figura VII-4**. **A** *Trachymetopon liassicum*. **B**, *Mawsonia brasiliensis* (= *Mawsonia gigas*). **C**, *Parnaibaia maranhoensis*. Tomado de Yabumoto (2002, 2008) y Dutel *et al*. (2015).

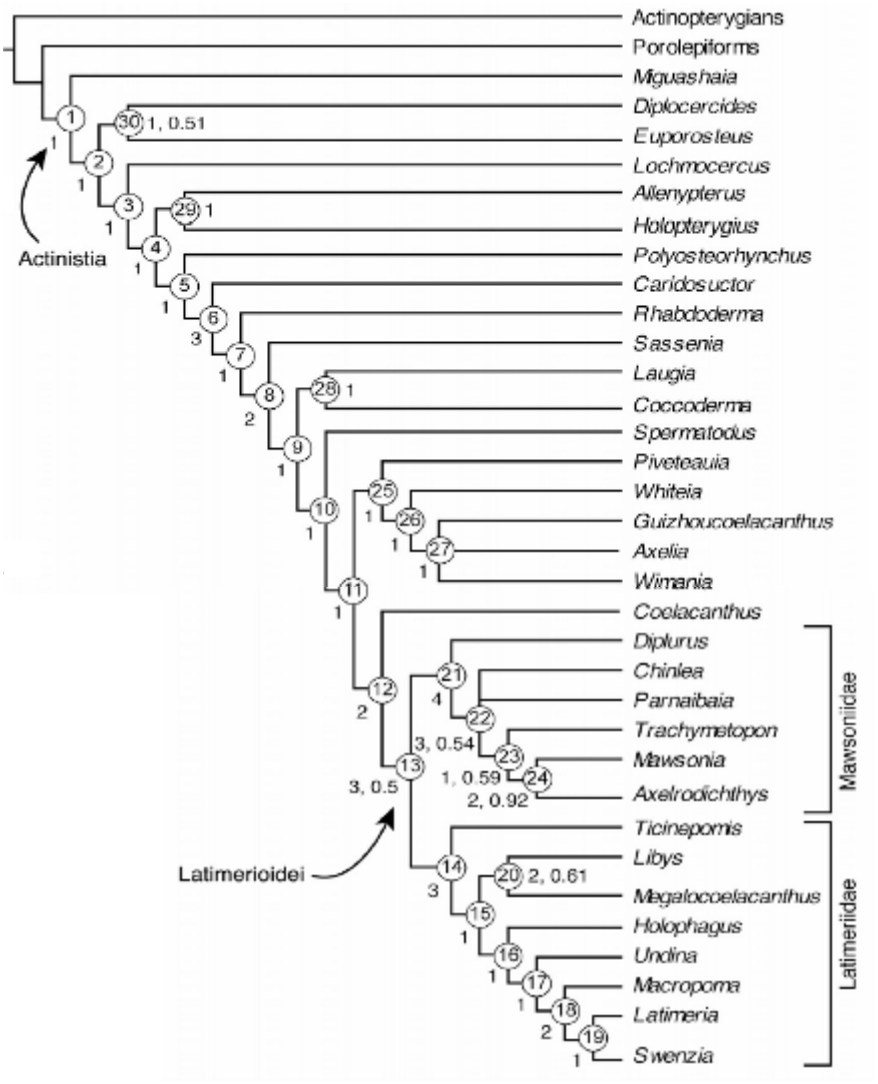



**Figura VII-5**. Filogenia reciente de los Actinistia. Tomado de Dutel *et al*. (2015).

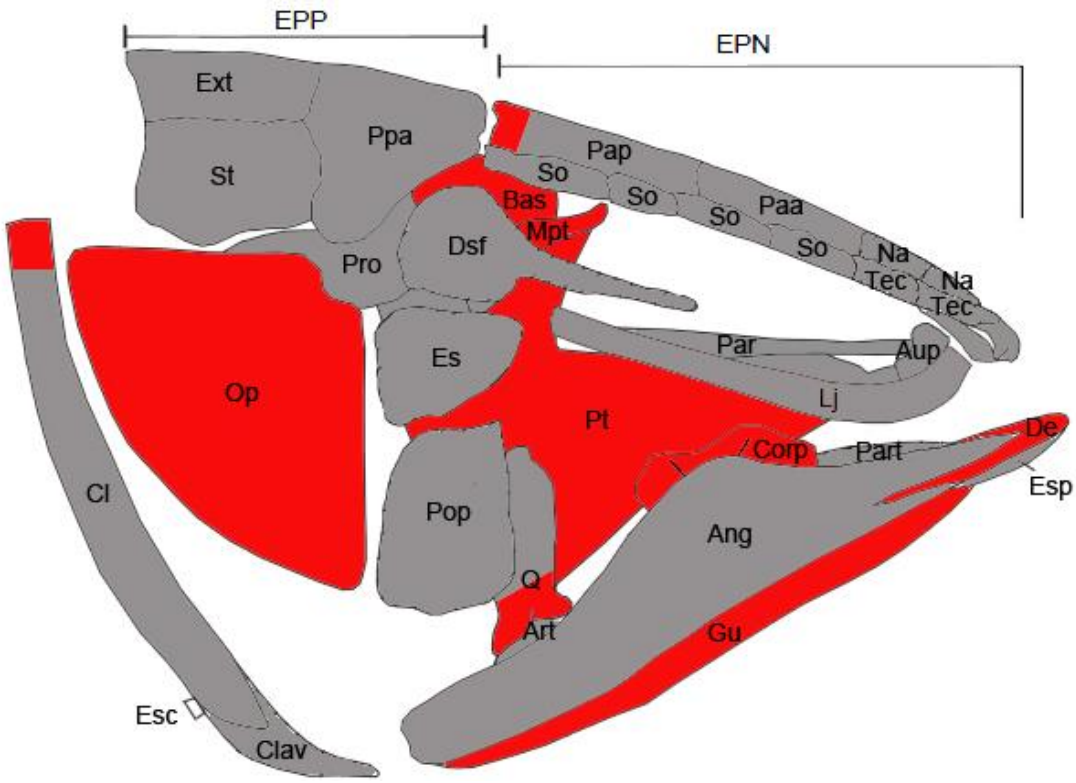



**Figura VII-6**. Representación esquemática del cráneo y mandíbula de *Mawsonia*, ejemplicando la terminología aquí empleada. Se indican en rojo los elementos representados en la Formación Tacuarembó hasta el momento. Abreviaturas: Ang, angular. Art, articular. Aup, autopalatino. Bas, basiesfenoides. Cl, cleitro. Clav, clavícula. Corp, coronoides posterior. Dsf, dermosfenótico. EPN, escudo parietonasal. EPP, escudo postparietal. Es, escamoso. Esc, escapulocoracoides. Esp, esplenial. Ext, extrascapular. De, dentario. Gu, gular. Lj, lácrimoyugal. Mpt, metapterigoides. Na, nasal. Op, opérculo. Pap, parietal posterior. Par, paraesfenoides. Part, prearticular. Paa, parietal anterior. Pop, preopérculo. Ppa, postparietal. Pro, proótico. Pt, pterigoides. So, supraorbital. Tec, tectal. Modificado de Carvalho (2002).

## 2. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

SARCOPTERYGII Romer, 1955

ACTINISTIA Cope, 1871

COELACANTHIFORMES Huxley, 1861

LATIMERIOIDEI Schultze, 1993

MAWSONIIDAE Schultze, 1993

*Mawsonia* Woodward *in* Mawson & Woodward, 1907

*Mawsonia* cf. *M. gigas*

**Materiales**. MGT-1090, pequeño basiesfenoides y parte de los parietales posteriores; MGT-1137, basiesfenoides; MGT n/d, dentario; MGT-1203, opérculo; FC-DPV 2701, placa gular; MGT- 1168 (lote), fragmentos óseos de paladar y mandíbula; FC-DPV 629 (lote), fragmentos óseos mayormente craneales; FC-DPV 2603, pterigoides; FC-DVP 2604, pequeño opérculo; FC-DPV 2937, fragmento óseo.

**Procedencia**. MGT-1090, MGT-1137, MGT-1168, MGT-1203 y FC-DPV 2701 provienen de la localidad de Cantera Bidegain; FC-DPV 629 y FC-DPV 2937 de Los Rosanos; FC-DPV 2603 de Martinote; y FC-DVP 2604 de Camino a Cantera Batoví. Miembro Batoví (Jurásico Tardío-?Cretácico Temprano) de la Formación Tacuarembó.

**Descripción**. El coronoides principal (Fig. VII-7A), parte del lote FC-DPV 629, tiene forma de silla de montar, y muestra una superficie para la articulación con el angular. El metapterigoides (Fig. 7-11B), también parte del lote FC-DPV 629, muestra una compleja superficie articular que se correspondía con la cara ventral de los procesos antóticos del basiesfenoides. Los restantes elementos del lote FC-DPV 629 (Fig. VII-7C), así como FC-DPV 2937 (Fig. VII-7D) y parte del lote MGT-1168, comparten una ornamentación compuesta por crestas prominentes, subparalelas o anastomosadas. Esta conspicua ornamentación permitió separar estos materiales de otros restos de las mismas localidades, pertenecientes principalmente a peces ginglimodios.

El pterigoides FC-DPV 2603 (Figs. VII-7F y 7G) tiene forma subtriangular, alargada verticalmente. Su superficie lateral muestra una conspicua prominencia redondeada y una tenue ornamentación, mientras que la superficie medial del pterigoides está totalmente recubierta de pequeños “dientes” hemisféricos.

La placa gular FC-DPV 2701 (Fig. VII-8), aunque incompleta, posee forma oblonga, alargada en sentido ántero-posterior (largo máximo preservado: 21 cm), y está fuertemente ornamentada en su cara ventral, con crestas que radian desde el centro de crecimiento.

El opérculo MGT-1203 (Fig. VII-9) tiene forma de triángulo rectángulo, y está lateralmente ornamentado por conspicuas crestas que radian desde el centro de

crecimiento, próximo a su vértice ántero-superior. MGT-2604 (Fig. VII-9) es un pequeño opérculo incompleto, con una tenue ornamentación radial.

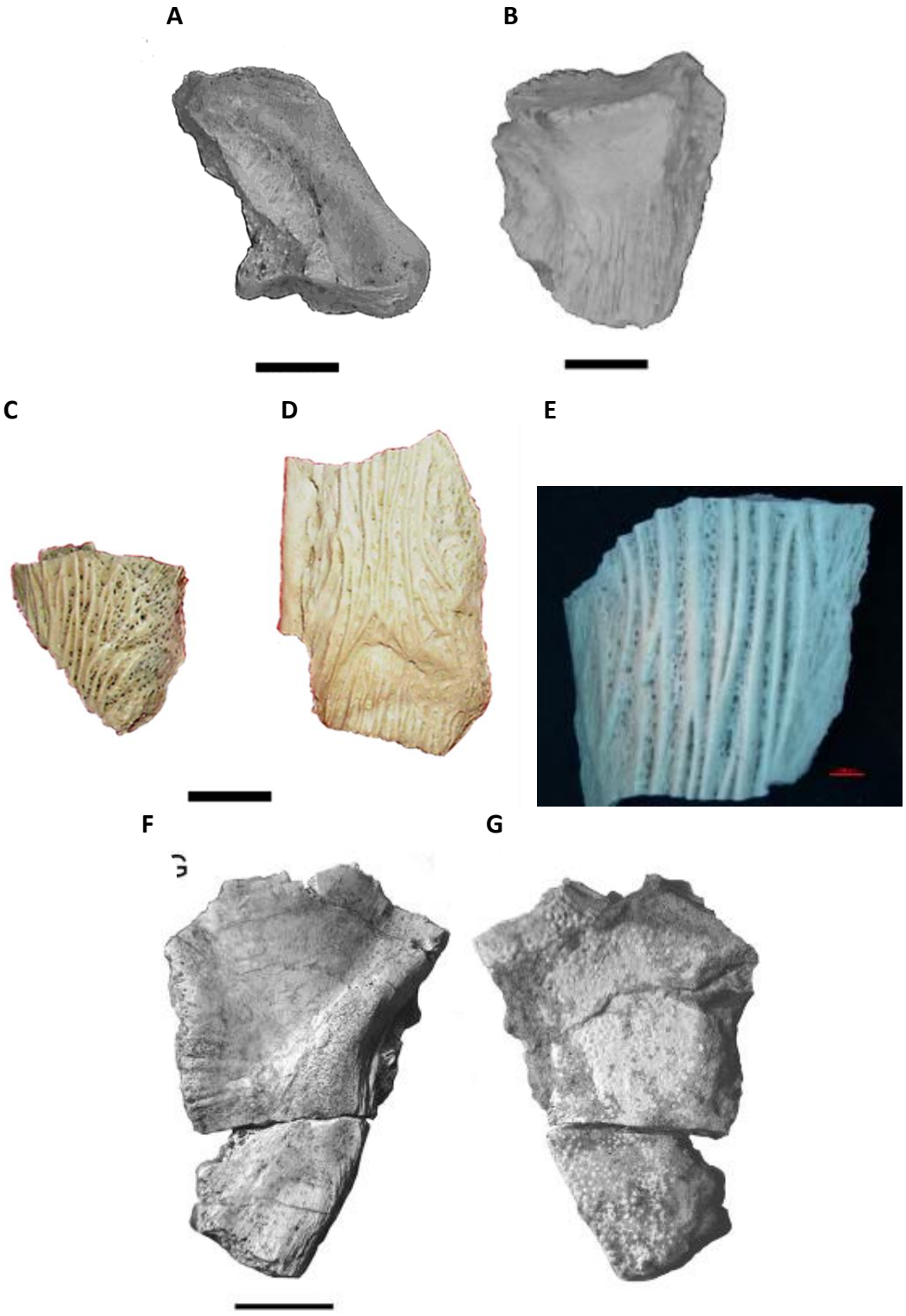



**Figura VII-7**. *Mawsonia* cf. *gigas.* **A**, FC-DPV 629, coronoides principal. **B**, FC-DPV 629, metapterigoides. **C**, FC-DPV 629 fragmento de postparietal. **D**, FC-DPV 629, fragmento de ?cleitro. **E**, FC-DPV 2937, fragmento craneal. **F-G**, FC-DPV 2603, pterigoides en vistas lateral (F) y medial (G). Escala = 1 cm (A-E), 2 cm (F-G).



**Figura VII-8**. FC-DPV 2701, placa gular de *Mawsonia* cf. *gigas*. Escala = 1 cm.

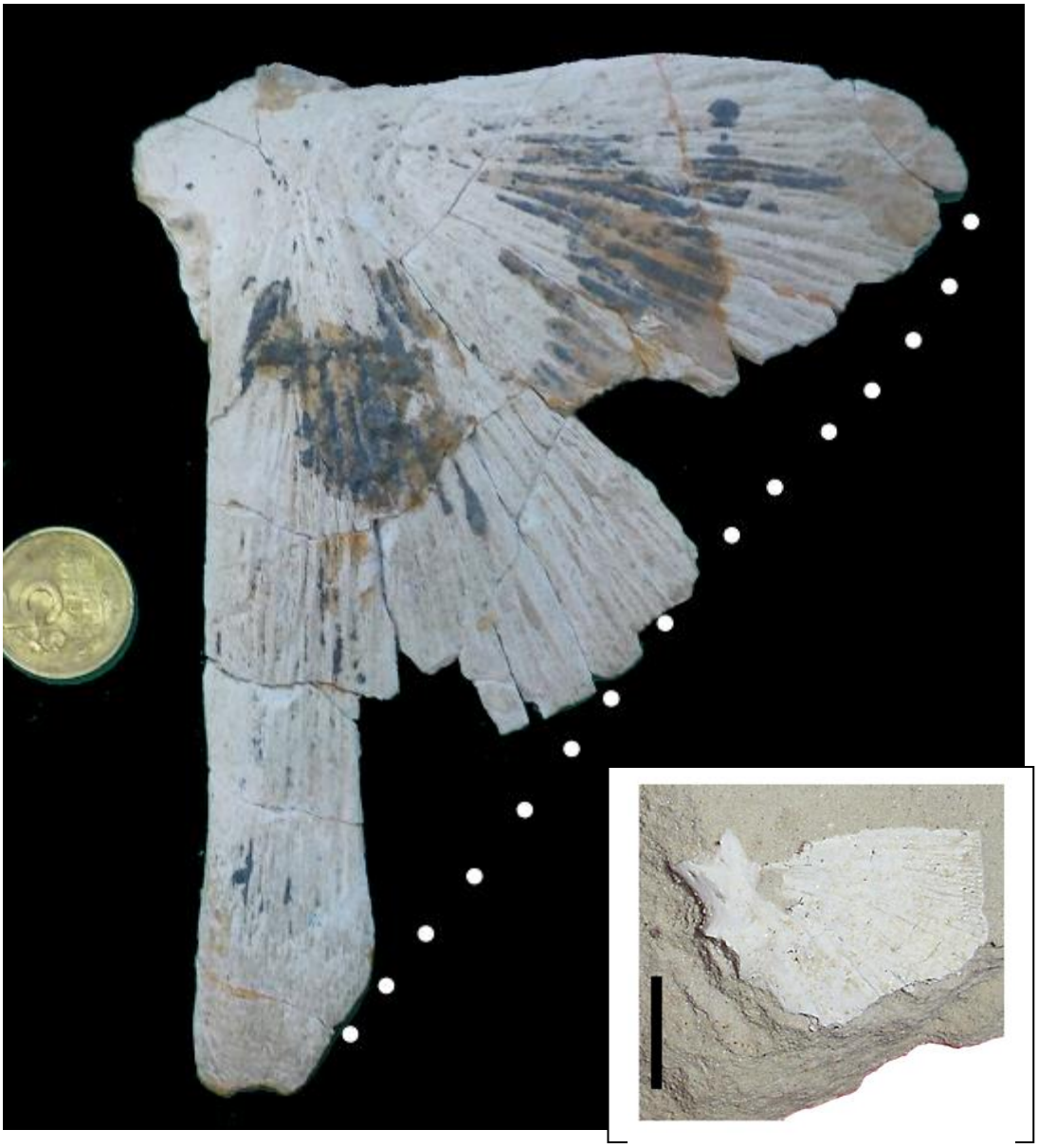


**Figura VII-9**. FC-DPV 1203, opérculo izquierdo de *Mawsonia* cf. *gigas*. El detalle muestra el pequeño opérculo izquierdo (figura reflejada) FC-DPV 2604, incompleto. Escala = 1 cm.

El pequeño basiesfenoides MGT-1090 (Fig. VII-10) exhibe una muesca entre los cóndilos esfenóticos, estrías en los procesos antóticos. La porción preservada de los parietales superiores muestran crestas en sentido ántero-posterior, aunque menos prominentes que las que se han mencionado más arriba para otros elementos. El basiesfenoides MGT-1137 (Fig. VII-11) provenía de un ejemplar de mayores dimensiones. Está deformado, quizás por compresión al ser soterrado. Se reconocen las estrías en la cara ventral de los procesos antóticos.

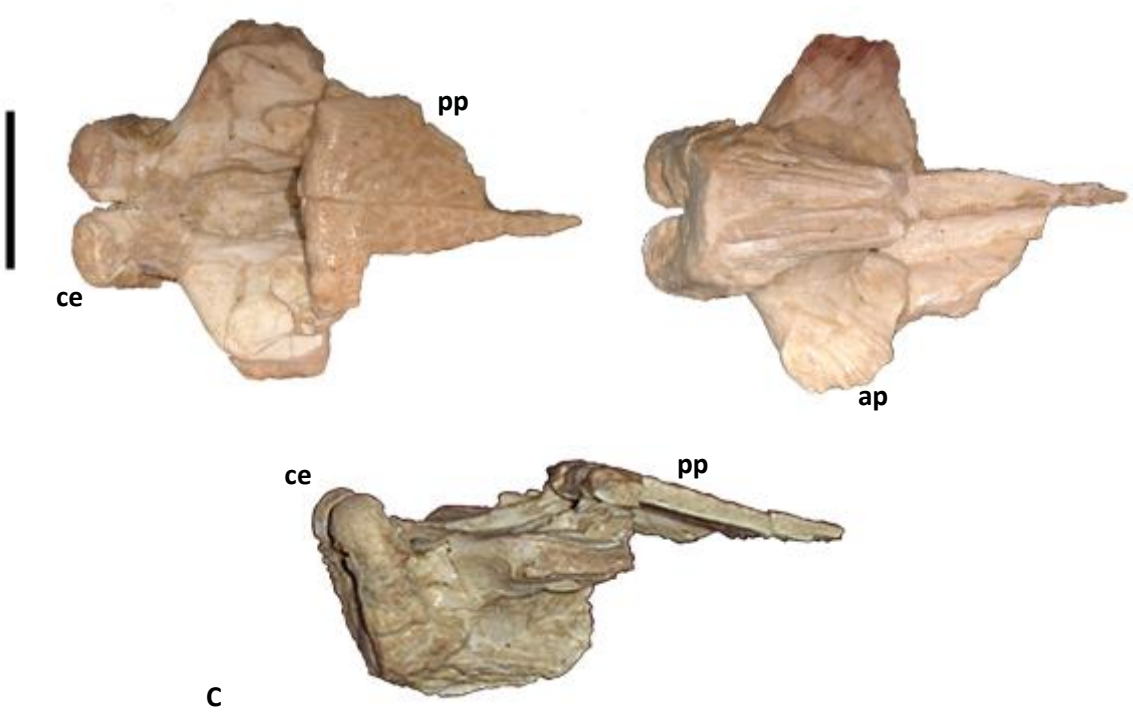



**Figura VII-10.** MGT-1090, basiesfenoides de *Mawsonia* cf. *gigas*. **A**, vista dorsal. **B**, vista ventral. **C**, vista lateral derecha. Abreviaturas: ce, cóndilo esfenótico; pa, proceso antótico; pp, postparietal. Escala = 2 cm.

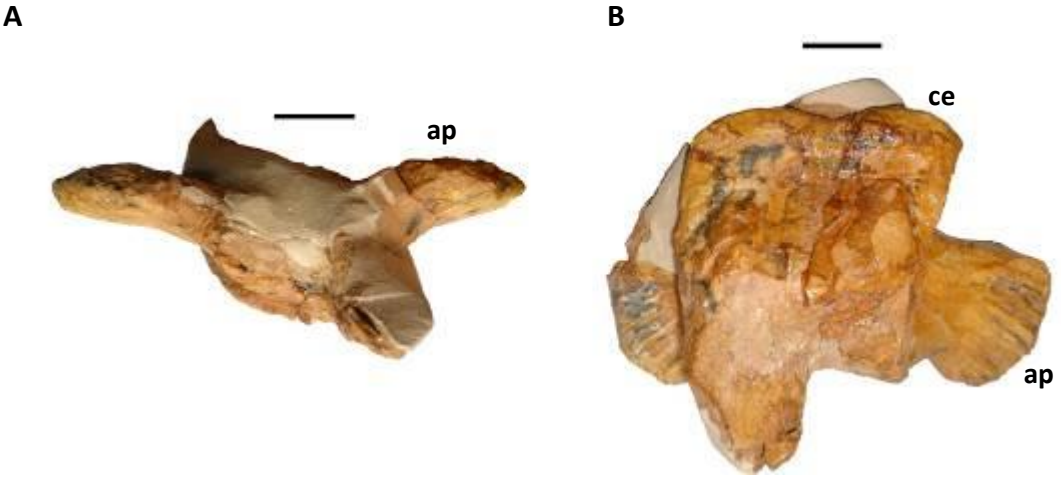



**Figura VII-11.** MGT-1137, basiesfenoides de *Mawsonia* cf. *gigas*. **A**, vista anterior. **B**, vista ventral. Mismas abreviaturas que en figura anterior. Escala = 2 cm.

**Comentario**. La fuerte ornamentación en crestas (que, según el hueso, pueden ser subparalelas, anastomosadas o radiales) permite identificar fácilmente huesos craneales pertenecientes a la familia Mawsoniidae, incluso aunque éstos sean fragmentarios (e.g., Maisey, 1986b; Yabumoto & Uyeno, 2005; Carvalho & Maisey, 2008; Fig. VII-12). La morfología del coronoides principal (Fig. VII-13), el metapterigoides (Fig. VII-14) y el pterigoides (Fig. VII-15) es similar a la de *Mawsonia* y *Axelrodichthys*. Los restantes huesos se comentarán con mayor detalle.

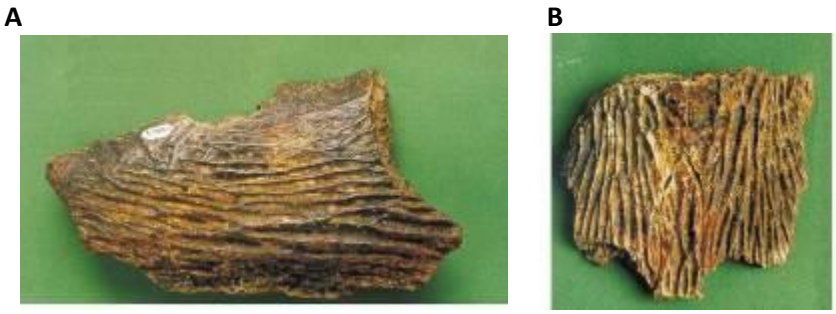



**Figura VII-12.** Ejemplo de la ornamentación de *Mawsonia*. **A**, fragmento de angular izquierdo. **B**, parte del escudo postparietal. Tomado de Carvalho (2002).

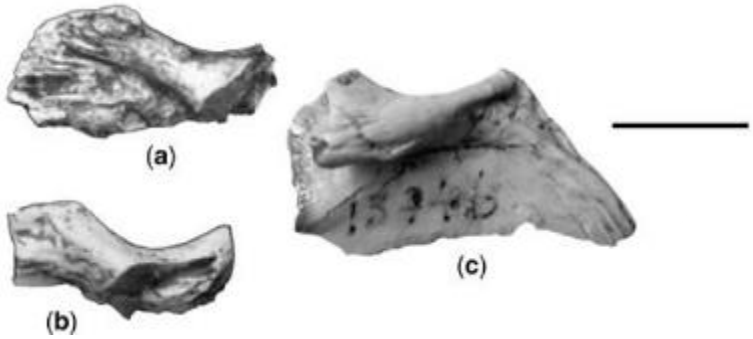



**Figura VII-13.** Ejemplos de coronoides principales de *Mawsonia*. Tomado de Carvalho & Maisey (2008). Escala = 1 cm.

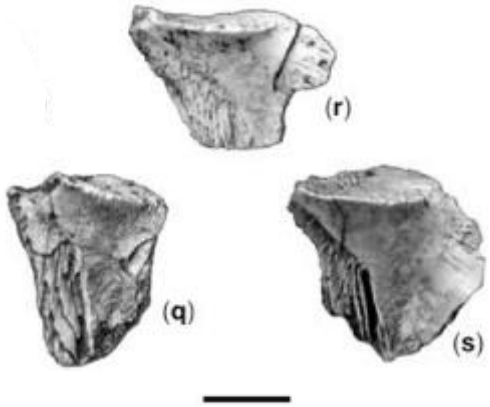



**Figura VII-14.** Ejemplos de metapterigoides de *Mawsonia*. Tomado de Carvalho & Maisey (2008). Escala = 1 cm.

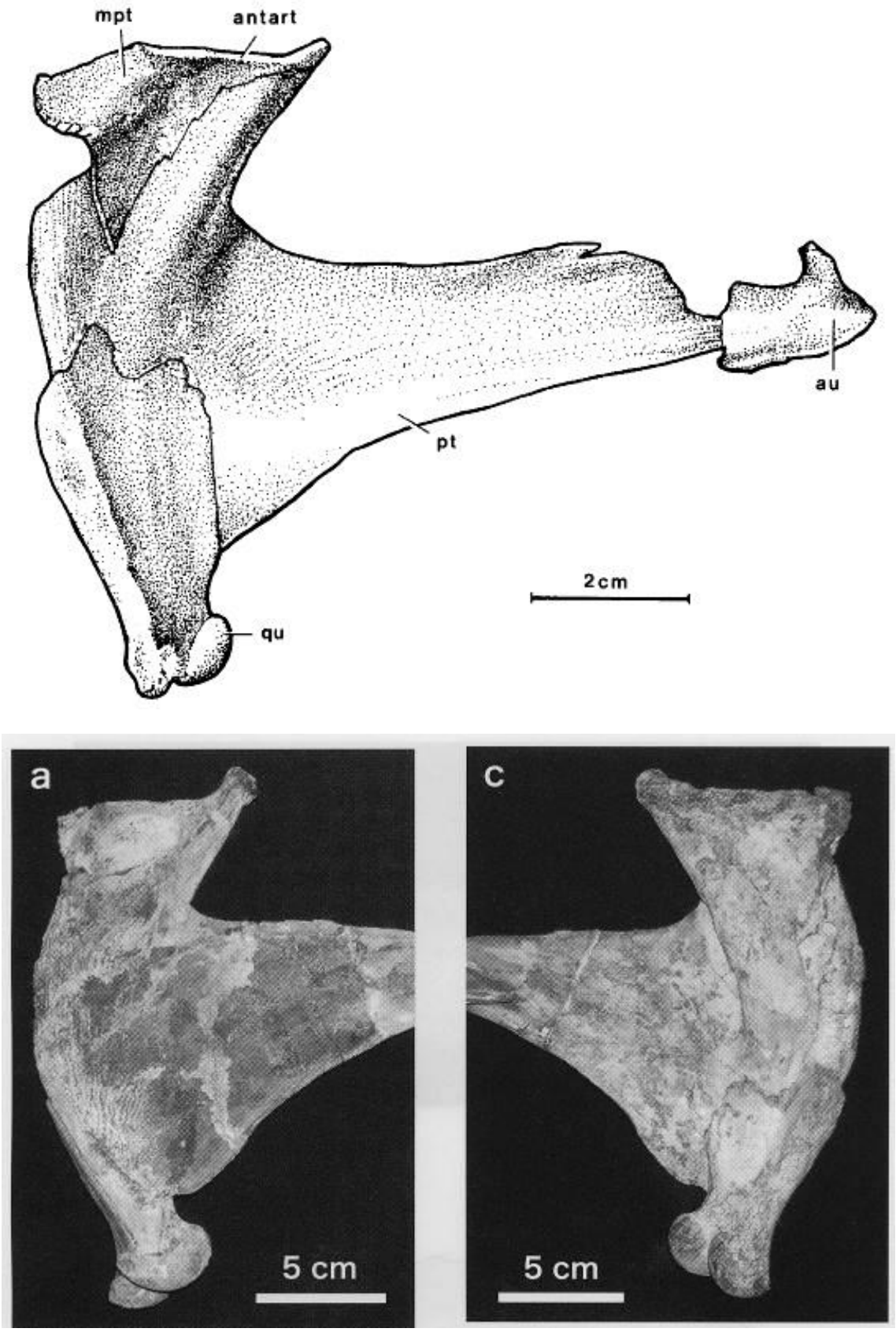



**Figura VII-15.** Ejemplos de pterigoides de *Mawsonia*. Tomado de Maisey (1986b) y Uyeno & Yabumoto (2005).

*Placa gular*. La placa gular es idéntica a materiales de la literatura (Fig. VII-16), como los ilustrados por Gallo *et al*. (2010), Carvalho *et al*. (2013) y Schultze & González-Rodríguez (2016), aunque es más alargada que el material de Gallo *et al*. (2010). Schultze & González-Rodríguez (2016) proveen medidas de numerosas placas gulares de celacantos, permitiendo establecer una correlación con el largo total del individuo. En base a la regresión a partir de medidas de dicho estudio, el ejemplar uruguayo correspondería a un celacanto de 123 cm de longitud. (Fig. VII-17).

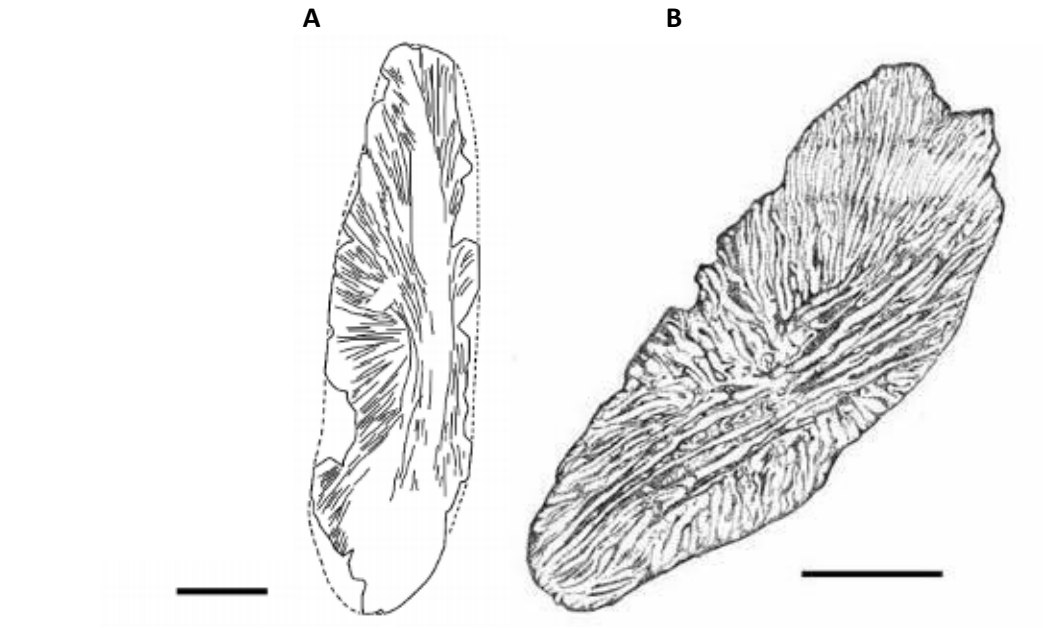



**Figura VII-16. A-B**, placas gulares de *Mawsonia*. Tomado de Gallo *et al*. (2010) y Schultze & González-Rodríguez (2016). Escala = 5 cm (A) y 2 cm (B).

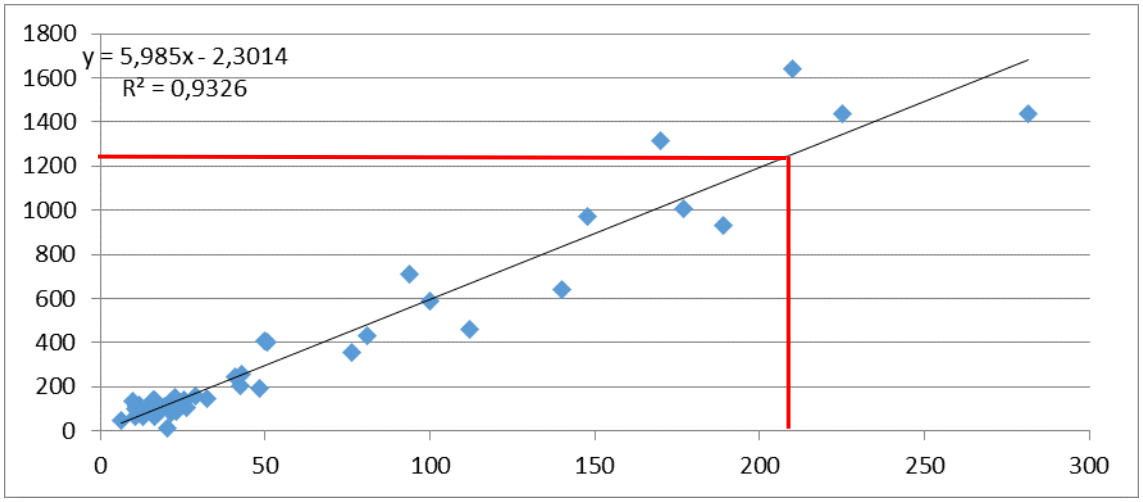



**Figura VII-17.** Regresión de tamaño corporal vs. largo de placa gular (en mm). La línea roja representa el material uruguayo. Basado en datos de Schultze & González-Rodríguez (2016).

*Opérculo.* En *Mawsonia gigas* el opérculo es triangular, con delicadas estrías radiando hacia afuera desde el centro de crecimiento (estos caracteres aparecen en la diagnosis revisada de la especie brindada por Carvalho & Maisey, 2008). Las estrías se hacen ligeramente más gruesas y reticuladas en la región anterodorsal, encima del punto de unión con la hiomandíbula. El opérculo exhibe un margen anterior grueso y una superficie interna para la unión con la hiomandíbula bien desarrollada. Estos caracteres se observan también en el opérculo incompleto de *Mawsonia* cf. *gigas* de la Formación Santana (Maisey, 1986b; Figs. VII-18A,B) y en los fragmentos de opérculo de *Mawsonia* cf. *gigas* del Grupo Areado (Carvalho & Maisey, 2008). La superficie externa del opérculo posee dos regiones concéntricas diferentes: un área proximal sobre el centro de crecimiento que es lisa o ligeramente cubierta de *pits*, y un área más distal ornamentada con crestas radiantes. La extensión relativa de estas dos áreas y el desarrollo de la ornamentación son aparentemente muy variables en *Mawsonia* (Carvalho & Maisey, 2008). En efecto, en *Mawsonia* cf. *gigas* de la Formación Santana el área con *pits* está confinada al margen dorsal del opérculo, y el resto del opérculo está cubierto por finas crestas (Maisey, 1986b; Fig. VII-18A,B). Diversos ejemplares de *Mawsonia* de Brasil exhiben crestas proximalmente finas que, distalmente, pueden continuar siendo finas o bien ser mucho más prominentes. En *Mawsonia minor* la ornamentación consiste en crestas radiantes muy finas, pero esto podría explicarse por el menor grado de desarrollo ontogenético (Carvalho, 1982; Carvalho & Maisey, 2008).

En *Mawsonia lybica* la superficie externa sobre el centro de crecimiento es lisa y sin *pits*, pero la mayoría del opérculo está cubierto por crestas pronunciadas, que extienden radialmente desde el centro de crecimiento hacia los márgenes (Carvalho & Maisey, 2008). En cf. *Mawsonia lavocati* el opérculo es subsemicircular, con una ornamentación consistente en finas crestas radiales (Yabumoto & Uyeno, 2005; Fig. VII-18B,C).[10]

[10] No obstante, el holotipo de *Mawsonia lavocati* es un angular (Tabaste, 1963), por lo que no es segura la pertenencia de este opérculo y otros materiales descritos por Yabumoto & Uyeno (2005) a dicha especie. Carvalho & Maisey (2008) consideran que entre todos los materiales de Marruecos algunos son muy similares a *Axelrodichthys* y otros (como el angular descrito por Tabaste, 1963) más próximos a *Mawsonia* cf. *gigas*; es decir, habría dos taxones representados. Carvalho & Maisey (2008) proponen

En *Mawsonia tegamensis* el opérculo es un triángulo equilátero, con un borde póstero-inferior redondeado. El ángulo ántero-ventral está ligeramente proyectado hacia adelante y abajo (Wenz, 1975; Fig. VII-19A). La ornamentación es comparativamente gruesa, con una extensa red de crestas reticuladas extendiéndose desde el centro de crecimiento sobre aproximadamente la mitad de la superficie del hueso, y más distalmente con crestas radiantes a veces interconectadas transversalmente (Wenz, 1975; Carvalho & Maisey, 2008).

En *Axelrodichthys araripensis* el opérculo es subsemicircular y está casi totalmente ornamentado por finas crestas radiales, pero el área encima del centro de crecimiento es lisa (Maisey, 1986b; Carvalho & Maisey, 2008; Fig. VII-19B).

En *Mawsonia brasiliensis* el opérculo es triangular, con el margen ántero-ventral que se vuelve ligeramente cóncavo en su mitad inferior (Fig. VII-19C). Las crestas son finas y débiles, sugiriendo que este individuo no estaba totalmente desarrollado. Un tercio de la superficie del opérculo detrás del centro de crecimiento posee *pits* en lugar de crestas (Yabumoto, 2002).

En *Parnaibaia maranhoensis* el opérculo, aunque descrito como triangular (Yabumoto, 2008), no está bien preservado en absoluto (Fig. VII-19D). En *Lualabaea lerichei* el opérculo, incluyendo el área proximal, está enteramente cubierto por finas crestas radiales.

De este análisis comparativo surge que, por su forma, hay dos clases de opérculos: subsemicircular, con un borde posterior curvo y un ángulo obtuso entre los bordes superior y anterior (*Axelrodichthys* y cf. *Mawsonia lavocati*) y triangular, con un borde posterior recto o ligeramente curvo y un ángulo recto entre los bordes superior y anterior (el resto de las especies de *Mawsonia*). Dentro de los opérculos de forma triangular, se distinguen a su vez triángulos equiláteros (*M*. *tegamensis*; Fig. VII-23A) y triángulos cuyo borde anterior es más largo que el borde superior (el resto de las especies de *Mawsonia*). A su vez, en virtud de la ornamentación, pueden distinguirse

---

considerar a *Mawsonia lavocati* un *nomen vanum* dado que el angular no presenta caracteres diagnósticos confiables.

opérculos con crestas finas (*Mawsonia minor*, *Mawsonia* cf. *gigas* de la Formación Santana, pequeños ejemplares de *Mawsonia* cf. *gigas* del Grupo Areado, *Mawsonia brasiliensis,* cf. *Mawsonia lavocati*, *Axelrodichthys araripensis*, *Lualabaea lerichei*), opérculos casi totalmente cubiertos con crestas prominentes (*Mawsonia lybica*, grandes ejemplares de *Mawsonia* cf. *gigas* del Grupo Areado) y opérculos con una extensa superficie proximal fuertemente reticulada y sólo distalmente crestas prominentes (*Mawsonia tegamensis*).

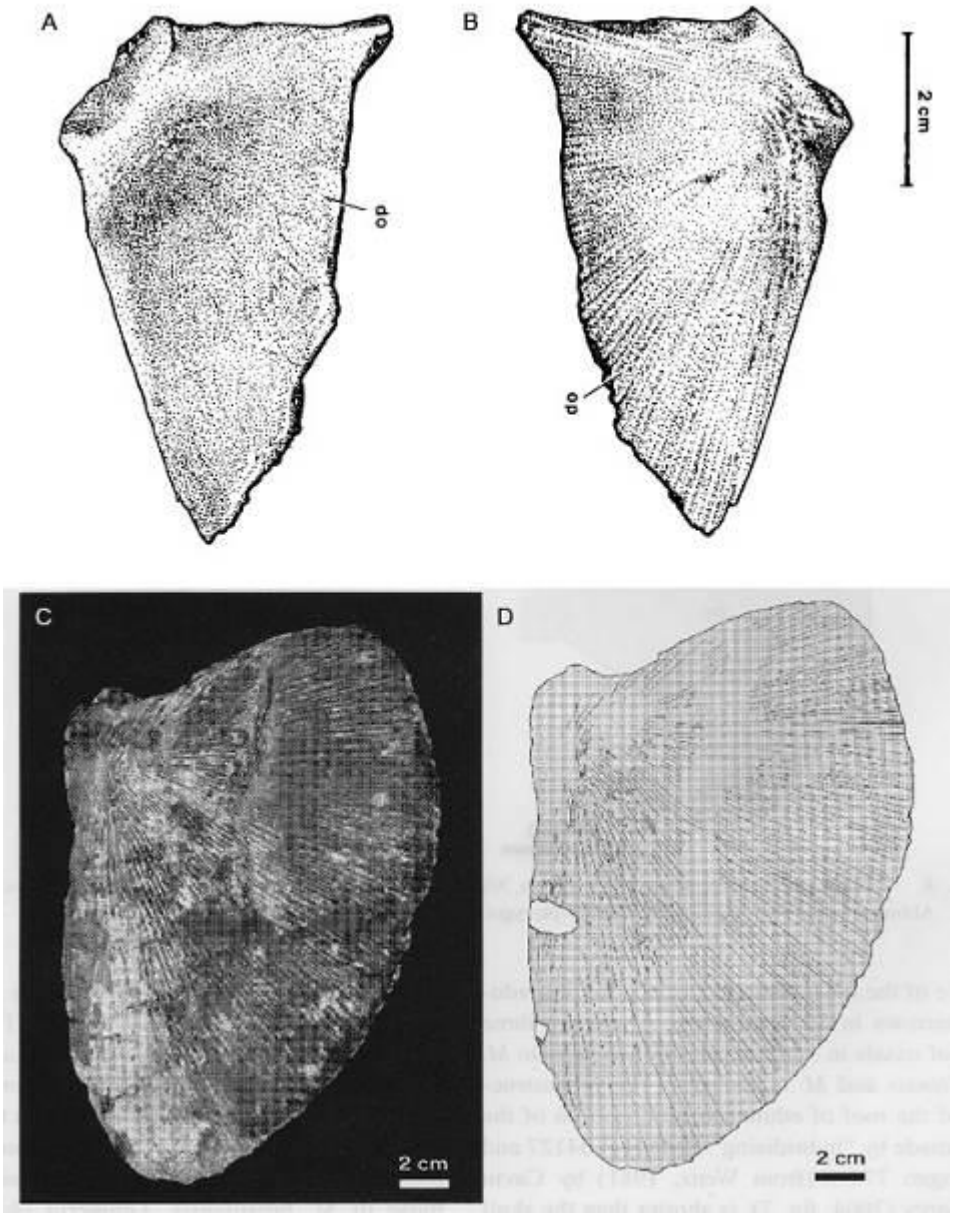



**Figura VII-18.** Ejemplos de opérculos en mawsónidos. **A-B**, *Mawsonia* cf. *gigas*. **C-D**, cf. *Mawsonia lavocati*. Tomado de Maisey (1986b) y Uyeno & Yabumoto (2005).

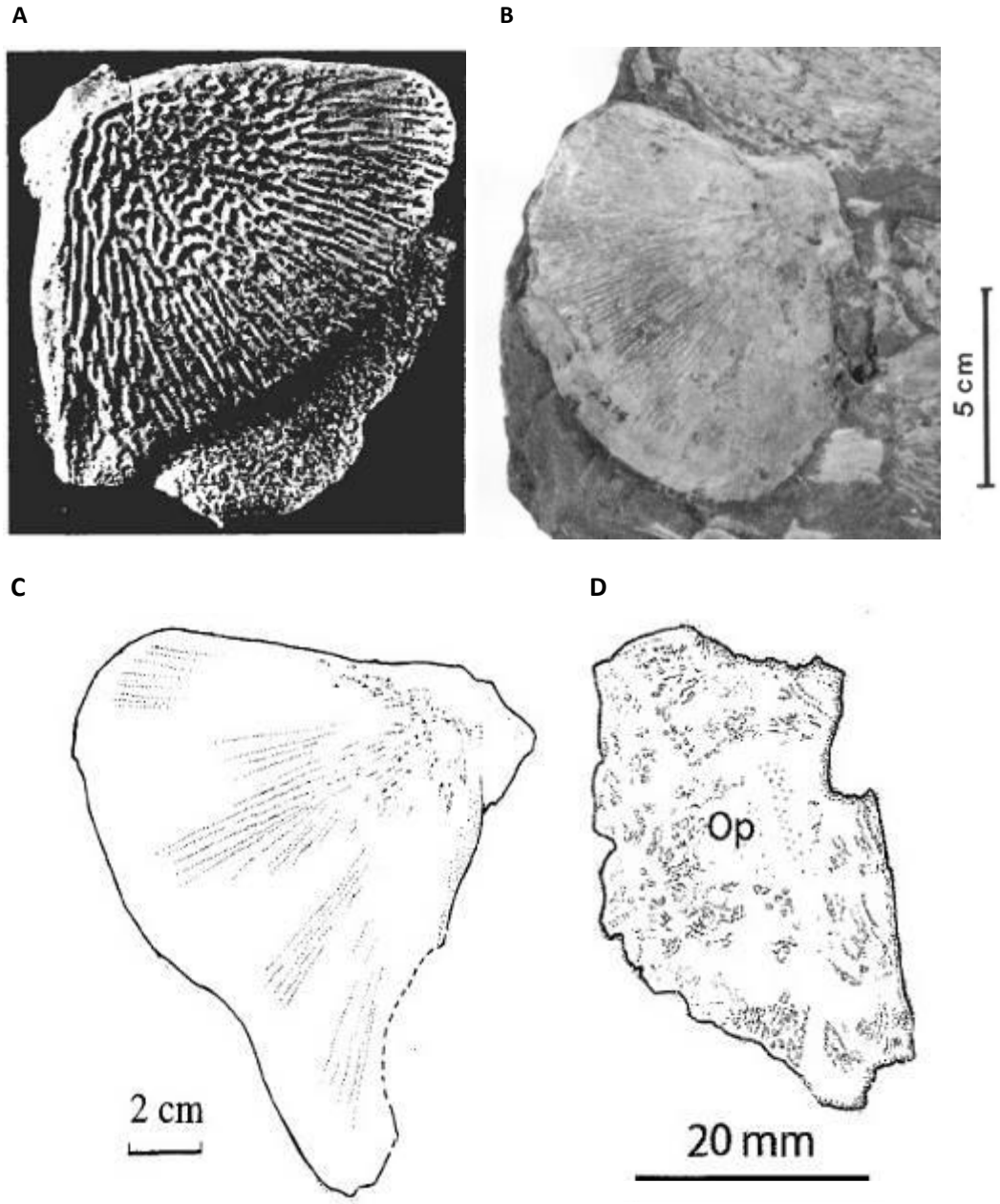



**Figura VII-19.** Ejemplos de opérculos en mawsónidos. **A**, *Mawsonia tegamensis*. **B**, *Axelrodichthys araripensis*. **C**, *Mawsonia brasiliensis* (= *Mawsonia gigas*). **D**, *Parnaibaia maranhaoensis* Tomado de Wenz (1975) y Yabumoto (2002, 2008).

El opérculo uruguayo MGT-1203 se aproxima, por su forma, a la condición de la mayoría de las especies de *Mawsonia*, siendo diferente de *Axelrodichthys* y cf. *M. lavocati*, mientras que por su ornamentación recuerda a *Mawsonia lybica*[11] y grandes ejemplares de *M*. cf. *gigas* del Grupo Areado.

[11] Desafortunadamente esta especie es problemática: según Carvalho & Maisey (2008) el holotipo de esta especie fue destruido durante la Segunda Guerra Mundial, y aún no se ha erigido un neotipo, cuya

*Basiesfenoides*. La morfología del basiesfenoides MGT-1090 es típica de lo observado en *Mawsonia* y *Axelrodichthys* (Maisey, 1986b, 1991b, 199c; Yabumoto & Uyeno, 2005; Carvalho & Maisey, 2008).

En vista dorsal (Fig. VII-20), dado que no se preservaron los bordes laterales del escudo parietonasal, no puede determinarse si éste presentaba bordes paralelos, como en *Axelrodichthys* y cf. *M*. *lavocati* (Maisey, 1986b; Uyeno & Yabumoto, 2005), o si se ensanchaba distalmente, como en *M*. cf. *gigas* y *M*. *brasiliensis* (Maisey, 1986b; Yabumoto, 2002). La ornamentación no está muy desarrollada, pero esto puede tener una explicación ontogenética.

En vista ventral (Fig. VII-21) se aprecia una hendidura entre los cóndilos esfenóticos más similar, por lo pronunciada, a la de *Axelrodichthys* que a la de *Mawsonia*. En vista posterior (no figurada), la forma de la cavidad craneal (*sensu* Maisey, 1986b) se asemeja más a la de *Mawsonia* que a la de *Axelrodichthys*.

En vista lateral (Fig. VII-22), se aprecia que el ángulo entre la cara posterior y la cara inferior del basiesfenoides es recto, como en *Mawsonia* cf. *gigas*, y no obtuso, como en *Axelrodichthys* y cf. *M*. *lavocati*. Asimismo, pese a que el escudo parietonasal está incompleto, su orientación horizontal y forma plana en vista lateral es similar a lo observado en *M*. cf. *gigas* y *M*. *brasiliensis* (Maisey, 1986b; Yabumoto, 2002) y claramente diferente a la orientación inclinada y forma cóncava presente en *Axelrodichthys* y cf. *M*. *lavocati* (Maisey, 1986b; Uyeno & Yabumoto, 2005).

Globalmente, se considera que MGT-1090 es un basiesfenoides de un individuo juvenil de *Mawsonia*. El ejemplar cf. *M*. *lavocati* debería asignarse a *Axelrodichthys*, como otros autores han sugerido (Carvalho & Maisey, 2008)

MGT-1137 está incompleto y deformado, pero su tamaño es aproximadamente el mismo que el de grandes especímenes de Brasil referidos a *Mawsonia gigas* y *M*. cf. *gigas* (Maisey, 1986b, 1991c; Carvalho & Maisey, 2008).

---

elección debe ser cuidadosa dada la existencia de más de un taxón de mawsónido en la Formación Santana, en Marruecos y probablemente también en Egipto. Carvalho & Maisey (2008) consideran a *Mawsonia lybica* un probable sinónimo de *Mawsonia gigas*.

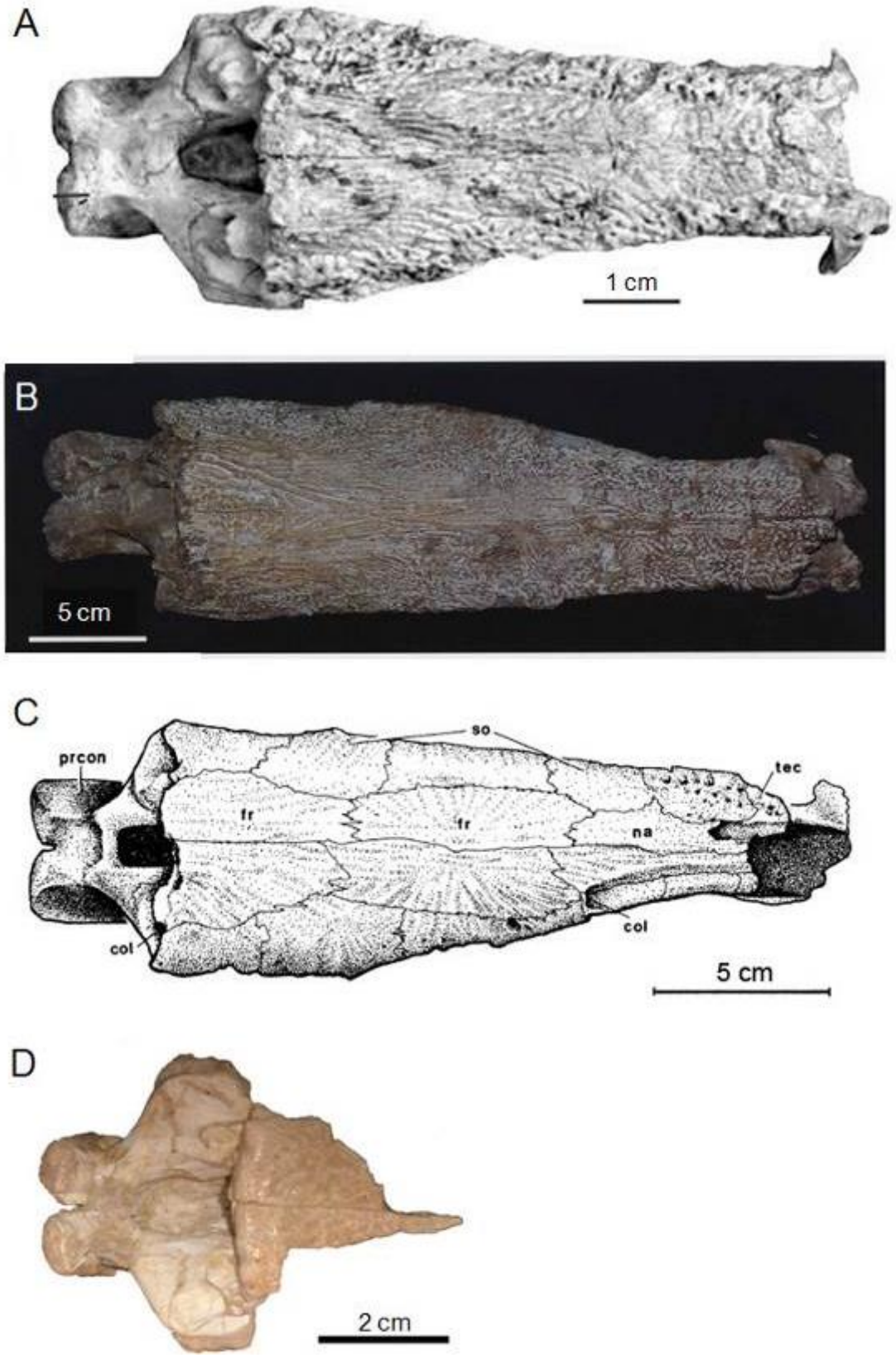



**Figura VII-20.** Basiesfenoides y escudos parietonasales en vista dorsal. **A**, *Mawsonia* cf. *gigas* del Albiense de Brasil. **B**, *Mawsonia lavocati* del Albiense de Marruecos. **C**, *Axelrodichthys araripensis* del Aptiense de Brasil. **D**, *Mawsonia* cf. *gigas* de Uruguay. Tomado de Maisey (1986b), Yabumoto & Uyeno (2005) y Carvalho & Maisey (2008).

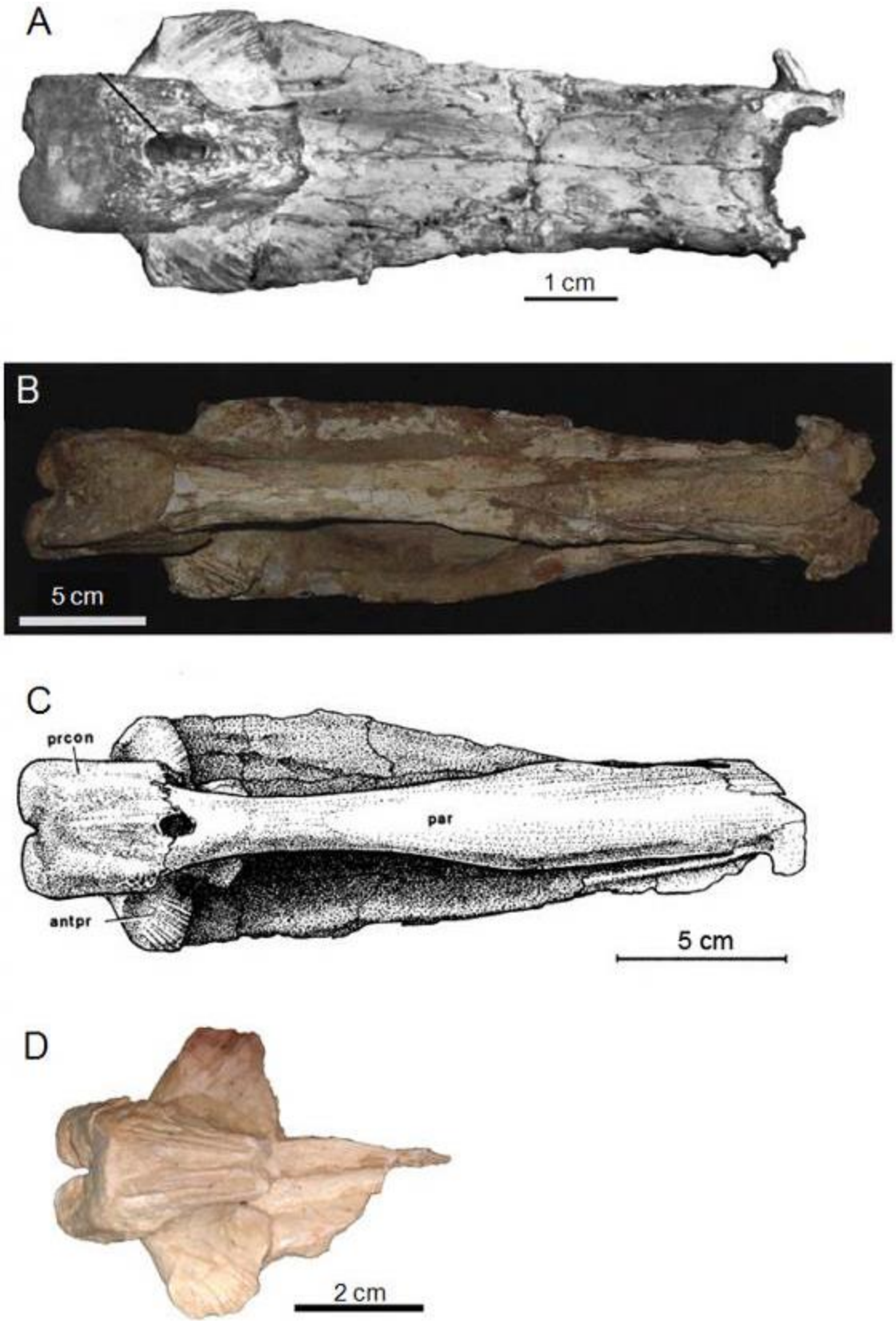



**Figura VII-21.** Basiesfenoides y escudos parietonasales en vista ventral. **A**, *Mawsonia* cf. *gigas* del Albiense de Brasil. **B**, *Mawsonia lavocati* del Albiense de Marruecos. **C**, *Axelrodichthys araripensis* del Aptiense de Brasil. **D**, *Mawsonia* cf. *gigas* de Uruguay. Tomado de Maisey (1986b), Yabumoto & Uyeno (2005) y Carvalho & Maisey (2008).

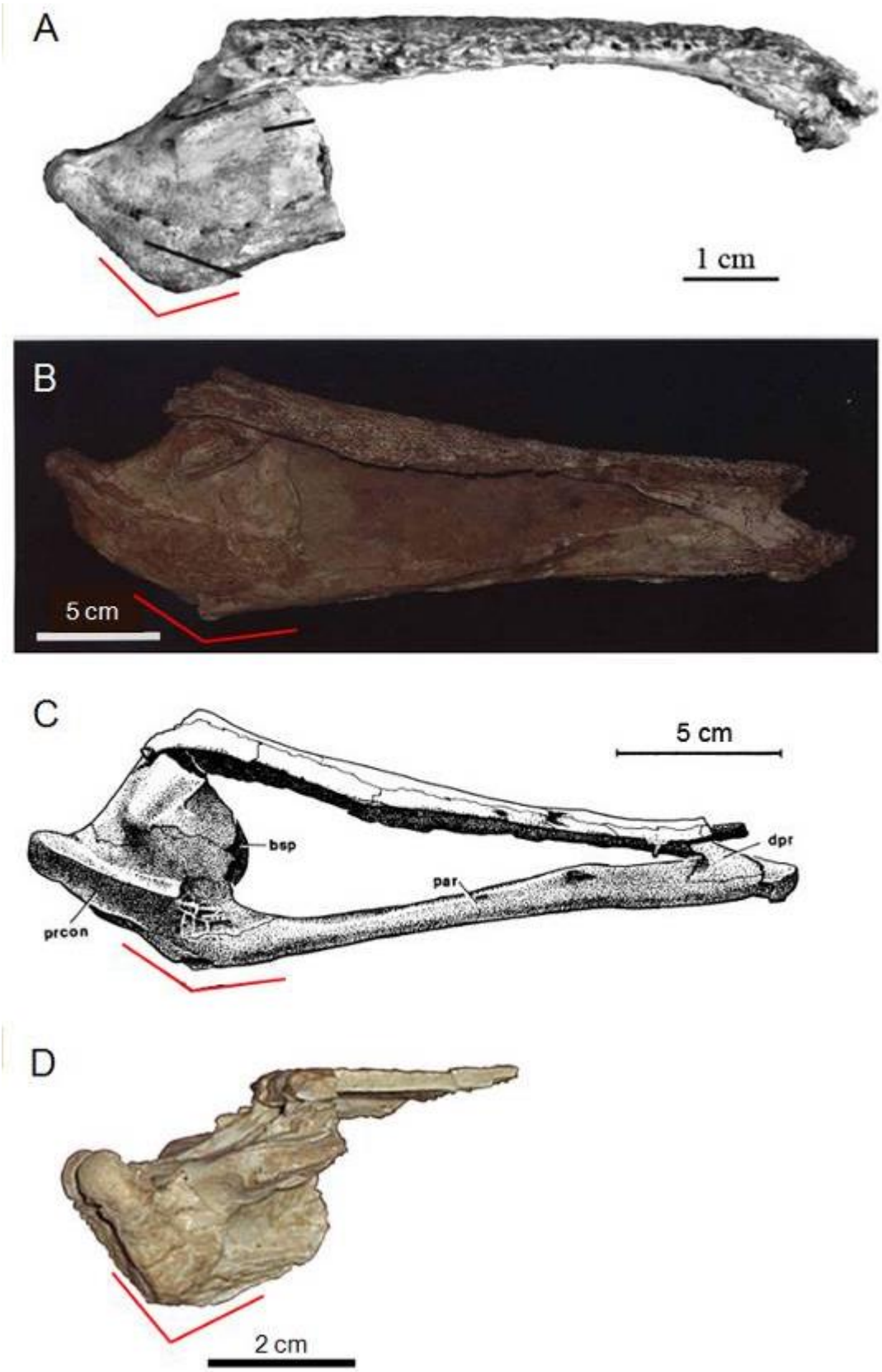



**Figura VII-22.** Basiesfenoides y escudos parietonasales en vista lateral. **A**, *Mawsonia* cf. *gigas* del Albiense de Brasil. **B**, *Mawsonia lavocati* del Albiense de Marruecos. **C**, *Axelrodichthys araripensis* del Aptiense de Brasil. **D**, *Mawsonia* cf. *gigas* de Uruguay. Tomado de Maisey (1986b), Yabumoto & Uyeno (2005) y Carvalho & Maisey (2008).

# 3. DISCUSIÓN

## 3.1. Implicancias biogeográficas y bioestratigráficas

En el Jurásico Tardío de Sudamérica, se ha reportado la presencia de *Mawsonia* para Brasil, concretamente en las formaciones Brejo Santo, Missão Velha y Aliança (Brito *et al*., 1994; Malabarba & García, 2000; Gallo *et al*., 2010; Silva *et al*., 2011). Junto con los materiales uruguayos, se trataría de los mawsónidos más antiguos de Sudamérica, dado que el supuesto mawsónido del Jurásico Temprano de Chile mencionado por Arratia & Schultze (1999b) ha resultado pertenecer a la primitiva familia Whiteiidae (Arratia & Schultze, 2015). Lo interesante del registro uruguayo es que amplía en gran medida la distribución geográfica de la familia, representando el límite meridional conocido para *Mawsonia* y (a menos que *Indocoelacanthus* sea un mawsónido) para la familia (Figs. VII-23 y VII-24)

En el Cretácico los mawsónidos alcanzan gran distribución temporal y geográfica. En Brasil, *Mawsonia* se registra en varias unidades (globalmente, cubriendo el intervalo Berrasiense-Cenomaniense): Grupo Areado y formaciones Candeias, Maracangalha, Morro do Barro, Ico, Morro do Chaves, Santana, Itapecuru y Alcântara (Carvalho, 1982; Maisey, 1986b; Maisey, 1991c; Carvalho, 2002; Carvalho & Maisey, 2008; Gallo *et al*., 2010). *Axelrodichthys* tiene una distribución tanto temporal como geográfica más acotada, ya que solamente se registra en el Aptiense-Albiense (formaciones Crato, Santana e Itapecuru; Maisey, 1986b, 1991b; Carvalho & Maisey, 2008; Carvalho *et al*., 2013; Yabumoto & Brito, 2015). *Parnaibaia* se registra en la Formación Pastos Bons, de edad dudosa: ostrácodos y concostráceos sugieren una edad Jurásico Tardío (Góes y Feijó, 1994), mientras que análisis palinológicos indican una edad Cretácico Temprano (Lima & Campos, 1980; pero ver Gallo, 2005).

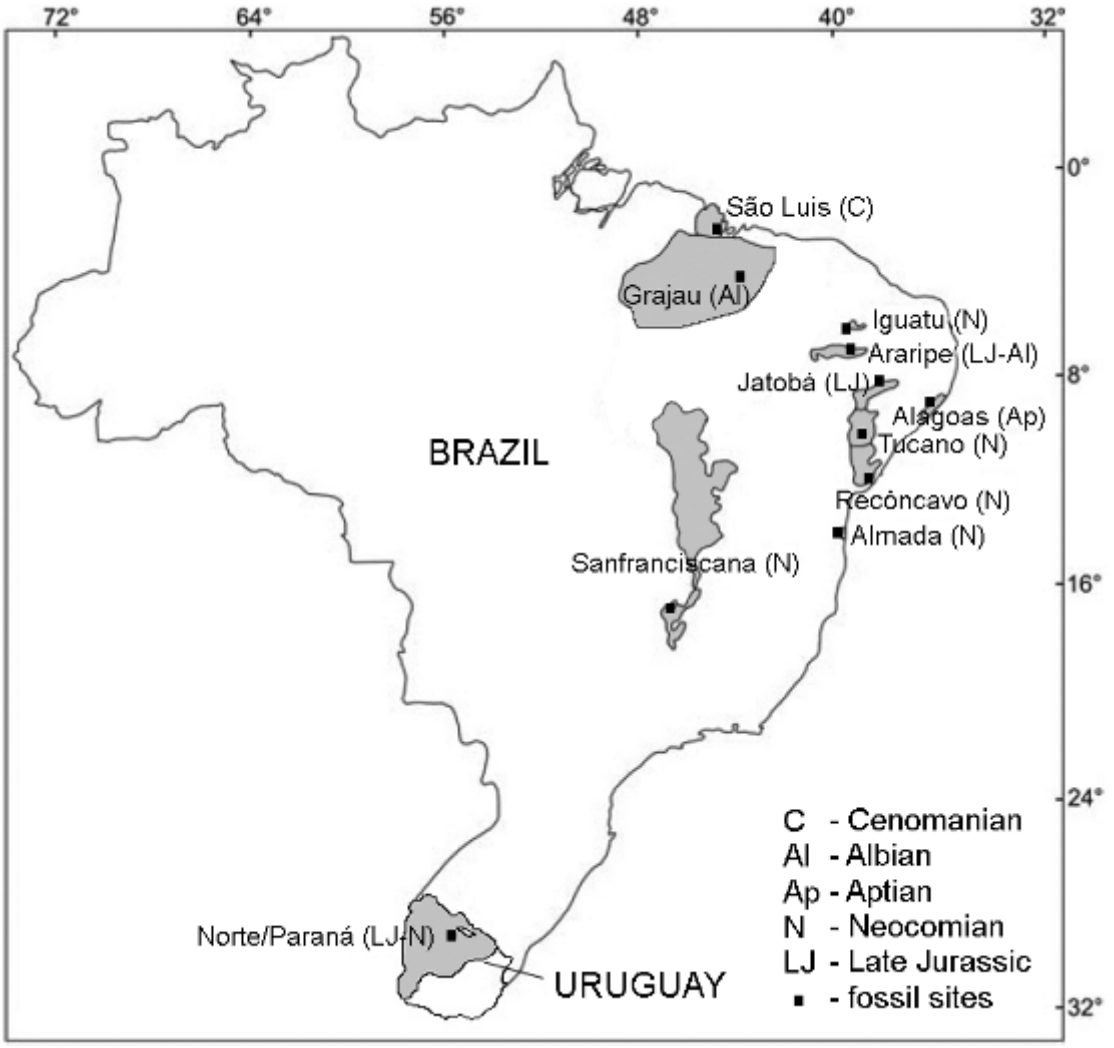



**Figura VII-23.** Distribución de *Mawsonia* en Sudamérica. Modificado de Carvalho & Maisey (2008).

Fuera de Sudamérica, *Mawsonia* se registra en el Barriasiense-Hauteriviense de la República Democrática del Congo, el Berriasiense-Albiense de Níger, el Albiense de Algeria, el Cenomaniense de Marruecos y Egipto y el Hauteriviense-Barremiense de Libia (Weiler, 1935; Casier, 1961; Tabaste, 1963; Wenz, 1975, 1980; Cavin & Forey, 2004; Yabumoto & Uyeno, 2005; Carvalho & Maisey, 2008; Cavin *et al*., 2010; Le Loeuff *et al*., 2010). *Axelrodichthys* o formas muy relacionadas se han reportado del Aptiense de Niger, el Cenomaniense de Marruecos y el Santoniense/Coniacense de Madagascar (Cavin y Forey, 2004; Gottfried *et al*., 2004). Dada la coexistencia de *Mawsonia* y *Axelrodichthys* en Brasil y África, y a la existencia de otros géneros (*Parnaibaia*, *Lualabaea*), se debe ser cauteloso y evitar referir automáticamente a *Mawsonia* fragmentos óseos aislados.

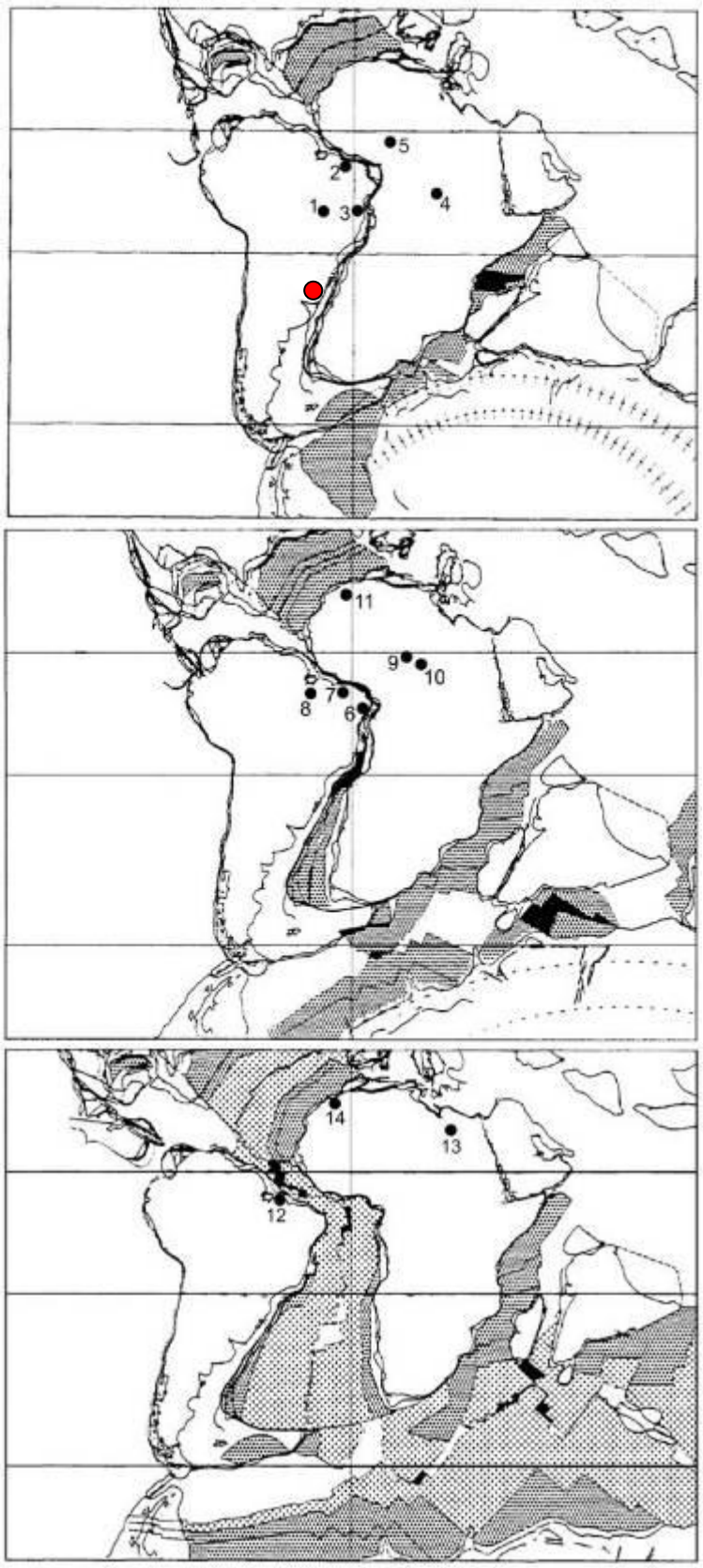



**Figura VII-24.** Ocurrencias de *Mawsonia* y paleogeografía. **A**, Jurásico Tardío-Barremiense (punto rojo: registro uruguayo). **B**, Aptiense-Albiense. **C**, Cenomaniense. Modificado de Carvalho & Maisey (2008).

Haddoumi *et al*. (2016) recientemente describieron, para el Jurásico Medio de Marruecos, huesos con ornamentación típica de los mawsónidos, también registrados en la Formación Tiourarén de Níger, anteriormente considerada como del Cretácico Temprano (Taquet, 1976; Moody & Sutcliffe, 1991; Sereno *et al*., 1994) pero reinterpretada como Jurásico Medio/Tardío (Rauhut & López-Arbarello, 2009).

Otros posibles mawsónidos de Gondwana incluyen a *Indocoelacanthus*, del Jurásico Temprano de la India (Jain, 1974) y *Lualabaea*, del Jurásico Tardío o Cretácico Temprano de la República Democrática del Congo (Saint-Seine, 1955; Carvalho & Maisey, 2008).

Fuera de Gondwana, los mawsónidos están representados por *Chinlea* y *Diplurus* en el Triásico Tardío de EE.UU., donde se habría originado la familia. Tradicionalmente se asumía que desde allí se habrían dispersado a Gondwana tempranamente, para explicar la presencia de un mawsónido en el Jurásico Temprano de Chile (Arratia & Schultze, 1999). Un posterior evento de dispersión sería necesario para alcanzar Europa, como ser el Campaniense de Francia (Cavin *et al*., 2005, 2016).

La reciente constatación de que los materiales de Chile no pertenecen a Mawsoniidae, sino Whiteiidae (Arratia & Schultze, 2015), y la reinterpretación de *Trachymetopon*, del Toarciense de Alemania, como un mawsónido (Dutel *et al*., 2015), invierten la visión previa sobre la paleobiogeografía del grupo (Fig, VII-29), dado que ahora probable que los mawsónidos hayan alcanzado Gondwana desde Europa. Es decir, los mawsónidos habrían estado presentes en Europa no ya al final del Mesozoico, sino durante gran parte de dicha era.

Los mawsónidos del Jurásico y Cretácico de Gondwana podrían pertenecer, pues, a un grupo monofilético que se originó por vicarianza durante el Jurásico. Un evento más joven de vicarianza habría ocurrido entre varias especies de *Mawsonia* y *Axelrodichthys*, y no entre los dos géneros (*contra* Cavin, 2008), dado que ambos ocurren tanto en Sudamérica como en África.

Todas las ocurrencias del Aptiense-Cenomaniense de *Mawsonia* en Sudamérica se restringen al noreste de Brasil. Maisey (2011) propuso que dicha región estuvo

fisiográficamente aislada de Sudamérica por brazos de mar epicontinentales, no así de África, con la que habría habido continuidad (Fig. VII-26). Esta interpretación explicaría las estrechas similitudes entre las biotas del oeste de África (Marruecos) y el noreste de Brasil (e.g. Maisey, 1991d, 2000; Candeiros *et al*., 2011; Medeiros *et al*., 2014), e implicaría además que *Mawsonia* se habría extinguido en Brasil en el Aptiense, y que *Axelrodichthys* (y *Parnaibaia*) serían formas "africanas".

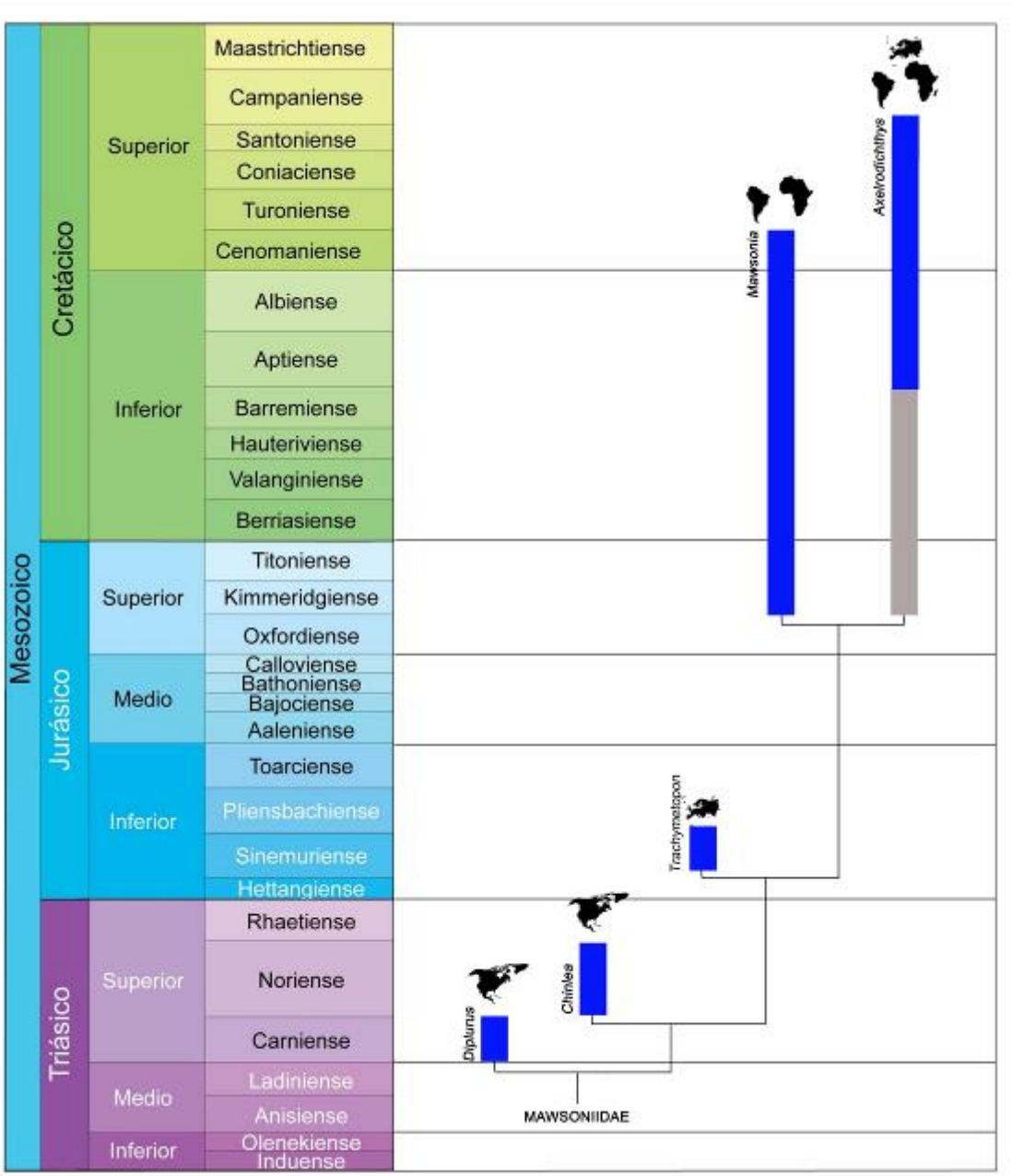



**Figura VII-25.** Filogenia temporalmente calibrada de Mawsoniidae. Relaciones filogenéticas basadas en Dutel *et al*. (2015). Biocrón y distribución geográfica de *Axelrodichthys* según Cavin *et al*. (2016). *Parnaibaia* es considerado un sinónimo junior de *Axelrodichthys*, según lo planteado en este trabajo.

A su vez, la forma de Marruecos *Mawsonia tegamensis* habría evolucionado por vicarianza en el Cenomaniense tras el aislamiento del noroeste de África del resto del continente por el brazo de mar trans-sahariano (Maisey, 2011).

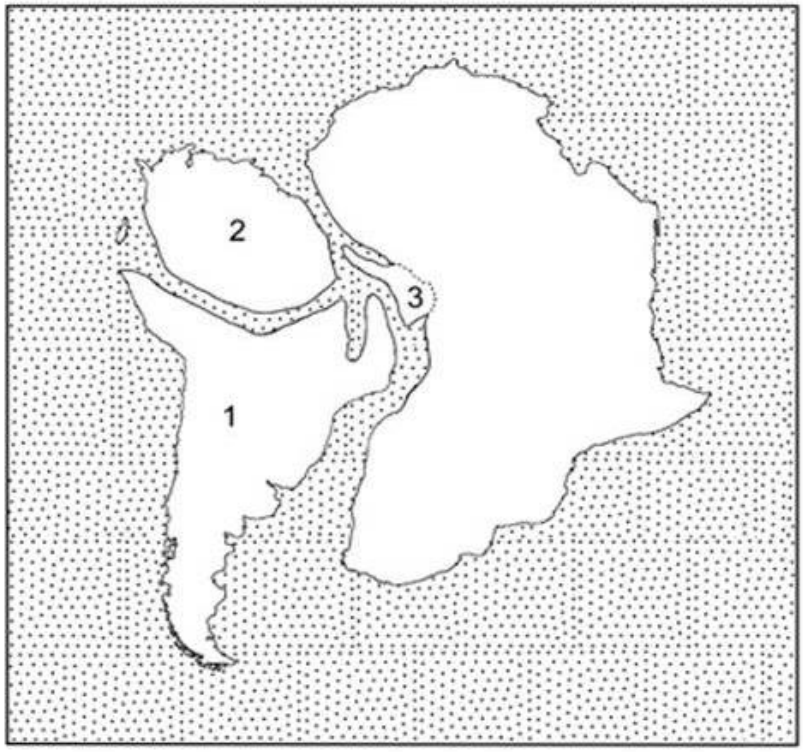



**Figura VII-26.** Mares epicontinentales de Gondwana Occidental en el Aptiense. 1, Sudamérica. 2, norte de Brasil. 3, NE de Brasil más África. Tomado de Maisey (2011).

### 3.2. Validez de algunos Mawsoniidae y definiciones filogenéticas

*Mawsonia* y *Axelrodichthys* han sido recobrados como grupos hermanos en todos los análisis filogenéticos (e.g. Cloutier, 1991; Forey, 1998; Clément, 2005; Yabumoto, 2008; Dutel *et al*., 2015). Ambos géneros comparten numerosos caracteres (ver referencias arriba citadas), mientras que se diferencian en la forma del escudo parietonasal en vista lateral (plano/convexo vs. cóncavo, respectivamente), la elongación de la región anterior del cráneo en relación a la región posterior (1,5 veces vs. 2,5 veces, respectivamente), la ausencia o presencia (respectivamente) de un extrascapular impar, la disposición de los huesos de la mejilla (e.g. lacrimoyugal esbelto y con ángulo abierto vs. robusto y en ángulo casi recto), la articulación entre el basiesfenoides y el metapterigoides, la cantidad y tamaño de los poros de los canales

sensoriales mandibulares (muchos poros pequeños vs. pocos poros grandes), el grando de osificación de los zigales (bien desarrollados vs. no osificados, respectivamente), etc. (Maisey, 1986b; Carvalho *et al*., 2013).

Hasta el momento se han erigido tres especies de *Axelrodichthys*: *A. araripensis* (Maisey, 1986b – especie tipo), *A*. *maiseyi* (Carvalho *et al*. 2013) y *A*. *megadromos* (Cavin *et al*., 2016), siendo esta última el representante más moderno, y el único extra-gondwánico, del género.

El panorama de *Mawsonia* es más complejo. Siete especies se reconocen en la literatura: *M*. *gigas* (Woodward *in* Mawson & Woodward, 1907 – especie tipo), *M*. *minor* (Woodward, 1908), *M*. *libyca* (Weiler, 1935), *M*. *ubangiensis* (Casier, 1961), *M. lavocati* (Tabaste, 1963), *M. tegamensis* (Wenz, 1975) y *M*. *brasiliensis* (Yabumoto, 2002). Algunas de estas especies están basadas en materiales inadecuados, caso claro de *M*. *lavocati*, que consisten en un angular, pese a lo cual se han referido otros ejemplares a dicha especie (Cavin & Forey, 2004; Yabumoto & Uyeno, 2005). *M*. *minor* es probablemente un juvenil de *M*. *gigas* (Carvalho & Maisey, 2008). Las leves diferencias entre otras especies podrían simplemente ser producto de la variación intraespecífica. Carvalho & Maisey (2008) realizan una revisión del género y concluyen que la única especie válida para Brasil es *M*. *gigas*, mientras que reconocen a dicha especie y a *M*. *tegamensis* para África.

*Parnaibaia maranhoensis* (Yabumoto, 2008), por último, es una especie problemática. Está definida sobre la base de caracteres que o no son exclusivos (e.g. la ausencia de dientes es compartida con *Axelrodichthys* y *Mawsonia*), o son difíciles de cuantificar (como el grado de desarrollo de la rugosidad del techo craneano o la robustez de la cresta mediana de las escamas). *Parnaibaia*, en el análisis filogenético más reciente disponible (Dutel *et al*., 2015), se recobra en una politomía con *Chinlea* y el clado *Trachymetopon* (*Axelrodicthys*, *Mawsonia*). Aquí se propone por primera vez que dos caracteres, ilustrados pero no mencionados por Yabumoto (2008), permitirían considerar a *Parnaibaia* como emparentado con *Axelrodichthys*, si no un sinónimo *junior*: lacrimoyugal robusto que forma un ángulo próximo a 90° y escudo parietonasal cóncavo en vista lateral. Aunque el tamaño no es un rasgo definitivo en peces, esto es

coherente con el pequeño tamaño de *Parnaibaia* (el mayor de los tres ejemplares conocidos tiene un largo total de 58 cm), más semejante al de *Axelrodichthys* (71 cm en el holotipo, aunque existen ejemplares cuyo largo es estimado en 125 cm; Maisey, 1986b) que al de *Mawsonia* (con ejemplares que suelen sobrepasar los 3 metros).

Sería necesario un análisis filogenético de todas las especies mencionadas anteriormente a efectos de corroborar, por ejemplo, la monofilia de *Mawsonia* o las relaciones filogenéticas de *Parnaibaia* o de ejemplares asignados a *Mawsonia lavocati*, que muestran similitudes con *Axelrodichthys*. Entre tanto, para estabilizar la taxonomía se proveen las siguientes definiciones filogenéticas (Fig. VII-27):

**Mawsoniidae.** *Diplurus newarki*, *Mawsonia gigas*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes. Según esta definición, formas como *Garnbergia* no serían mawsónidos propiamente dichos.

**Diplurinae.** Todos los mawsónidos más estrechamente emparentados con *Diplurus newarki* que con *Mawsonia gigas*. Además de *Diplurus*, esta definición incluye probablemente a *Alcoveria*.

**Mawsoniinae.** Todos los mawsónidos más estrechamente emparentados con *Mawsonia gigas* que con *Diplurus newarki*. Además de *Mawsonia* y *Axelrodichthys*, esta definición incluye a *Chinlea*, *Trachymetopon. Parnaibaia* y probablemente *Lualabaea*.

**Mawsoniini.** *Mawsonia gigas*, *Axelrodicthys araripensis*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes. Equivale al "*Mawsonia-Axelrodichthys* complex".

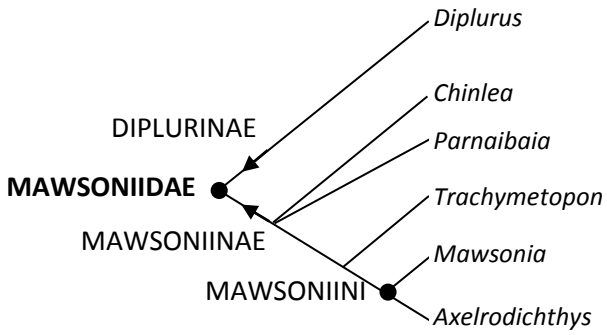



**Figura VII-27.** Definiciones filogenéticas propuestas en este trabajo. Punto = basada en el nodo, flecha = basada en la rama. Relaciones filogenéticas basadas en Dutel *et al*. (2015).

### 3.3. Consideraciones finales

Los mawsónidos incluyen formas mayormente dulceacuícolas, que no podían afrontar el mar abierto (*contra* Yabumoto, 2008). La ocurrencia de *Mawsonia* en la Formación Tacuarembó no contradice el paleoambiente propuesto hasta el momento. El registro uruguayo de *Mawsonia* representa la ocurrencia más austral de la familia en el mundo.

Es curioso que *Mawsonia* haya sido identificado tan tardíamente en la Formación Tacuarembó. En efecto, pese a que en localidades como Los Rosanos y, particularmente, Cantera Bidegain, se conocen elementos de diversas partes del cráneo, *Mawsonia* no había sido detectado en revisiones anteriores de la fauna de la Formación Tacuarembó, como las de Soto (2004) y Perea *et al*. (2009), aunque es justo decir que la localidad de Cantera Bidegain, que ha aportado los restos más completos y diagnósticos, sólo ha podido ser conocida a partir de la apertura de la cantera, hace pocos años.

Si bien aquí se propone que un ejemplar alcanzaba los 123 cm de largo en base a una placa gular de 21 cm, otros restos aislados sugieren que *Mawsonia* alcanzaba los 2 metros de largo, es decir, comparable a otros peces y crocodiliformes registrados en la unidad.

La dieta de *Mawsonia* no es clara. Al igual que otro celacanto gigante, *Megalocoelanthus*, *Mawsonia* carece de dientes. Maisey (1994) y Schwimmer (2009) han propuesto que se tratarían de formas filtradoras planctívoras. Cavin *et al*. (2015) consideran más probable una dieta carnívora, por comparación con la morfología y kinesis craneal del celacanto actual *Latimeria*, que se alimenta succionando a sus presas. Aquí no se tienen elementos para inclinarse por una u otra opción, pero se hacen dos consideraciones: por un lado, que en la Formación Tacuarembó ya existen varios taxones de carnívoros de relativamente gran tamaño (*Priohybodus*, *Meridiosaurus* y eventualmente algunos terópodos); por otro, que los animales más grandes en ecosistemas acuáticos suelen ser formas planctívoras (tiburones ballena y peregrino, cetáceos misticetos). La pregunta que habría que formularse es si *Mawsonia* posee algún rasgo que le permitiera una alimentación ingiriendo agua y

filtrando el plancton. Su gran boca edéntula conforma una cavidad, y los pequeños dientes que revisten la superficie interna del paraesfenoides, pterigoides, prearticular, coronoides principal, etc. (Forey, 1998; obs. pers.), harían posiblemente de “rastrillo” para retener el plancton.

# CAPÍTULO VIII
# DIPNOI

## 1. INTRODUCCIÓN

Los dipnoos, o peces pulmonados, son un grupo de peces sarcopterigios con un registro fósil prácticamente ininterrumpido, cuyos orígenes se remontan al Devónico Temprano (e.g. Campbell *et al*., 2009; Quiao & Zhu, 2015). En su larga historia han mostrado poseer una tasa de cambio morfológico relativamente baja (Schultze, 2004), con los mayores picos de especiación en el Pérmico y Triásico.

Constituyen el grupo viviente más estrechamente emparentado con otro particular grupo de sarcopterigios: los tetrápodos (Rosen *et al*., 1981). En la actualidad, los dipnoos están representados solamente por tres géneros: *Lepidosiren* Fitzinger, en Sudamérica; *Protopterus* Owen, en África; y el plesiomórfico *Neoceratodus* de Castelnau, en Australia. *Lepidosiren* y *Protopterus* exhiben un comportamiento de estivación en las estaciones secas, excavando galerías que cierra con un tapón mucoso (Fig. VIII-1), mientras que *Neoceratodus* requiere cierta cantidad de agua para sobrevivir (A. Kemp, com. pers., 2011). Estas galerías pueden preservarse como icnofósiles (e.g. Frey, 1975).

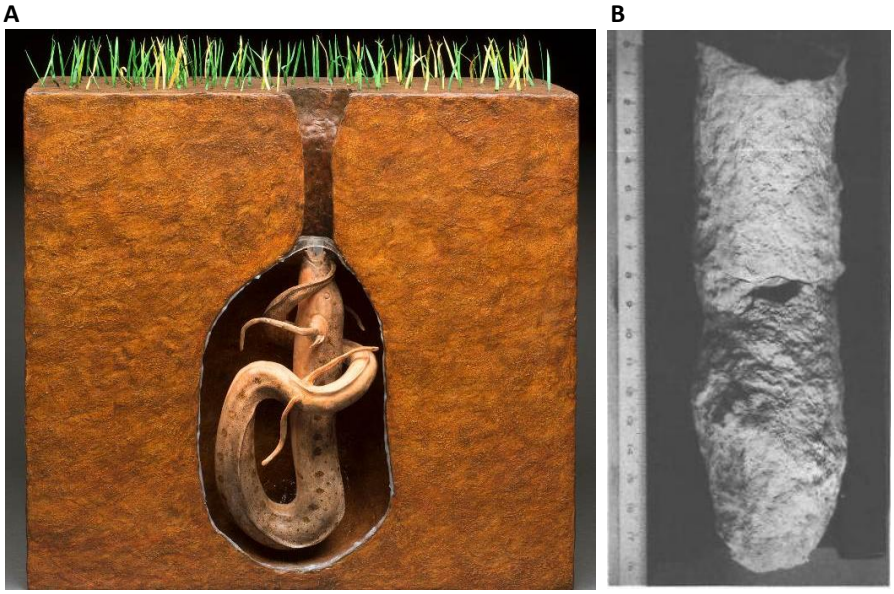



**Figura VIII-1**. **A**, comportamiento de estivación en *Protopterus*. **B**, parte de una galería del Triásico de EE.UU. Tomado de Dubiel *et al*. (1987).

Las relaciones filogenéticas de los dipnoos no están exentas de controversias. Por ejemplo, algunos autores han criticado los caracteres que sustentarían la hipótesis de que *Diabolepis* sea considerado el dipnoo más basal (Campbell & Barwick, 2001). En dipnoos más derivados (Ceratodontiformes) existen asimismo diferentes hipótesis. Aquí se representan dos de ellas: la de Schultze (2004) y la de Cavin *et al*. (2007).

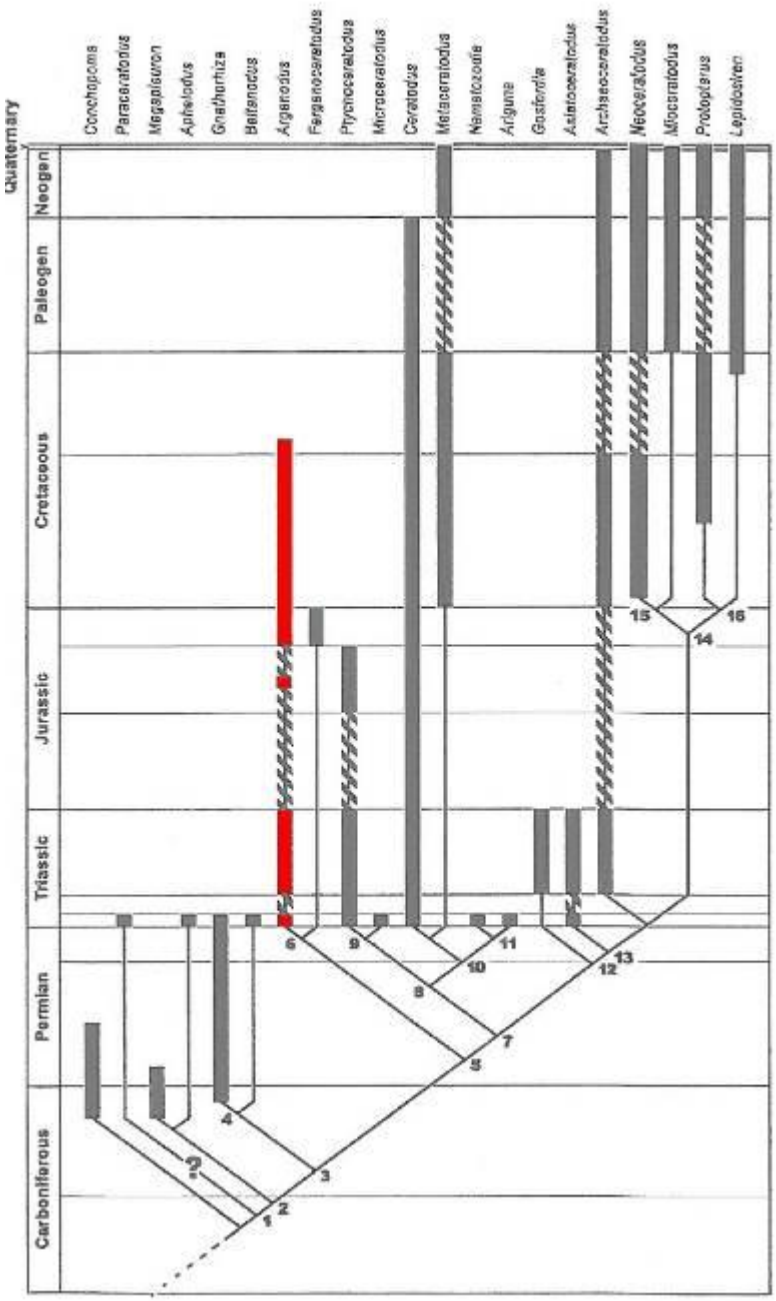



**Figura VIII-2**. Filogenia de Dipnoi. Referencias: 4, Gnathorizhidae. 5, Ceratodontoidei. 6, Arganodontidae. 8, Ceratodontidae. 15, Neoceratodontidae. 16, Lepidosirenidae. Modificado de Schultze (2004).

Una clara diferencia entre ambas es la relación precisamente entre dos géneros actuales, el de *Neoceratodus* y el de *Protopterus*. Para Schultze (2004) los linajes correspondientes (Neoceratodontidae y Lepidosirenidae) son grupos hermanos (Fig. VIII-2), mientras que para Cavin *et al*. (2007) apenas tienen un parentesco muy lejano (Fig. VIII-3).

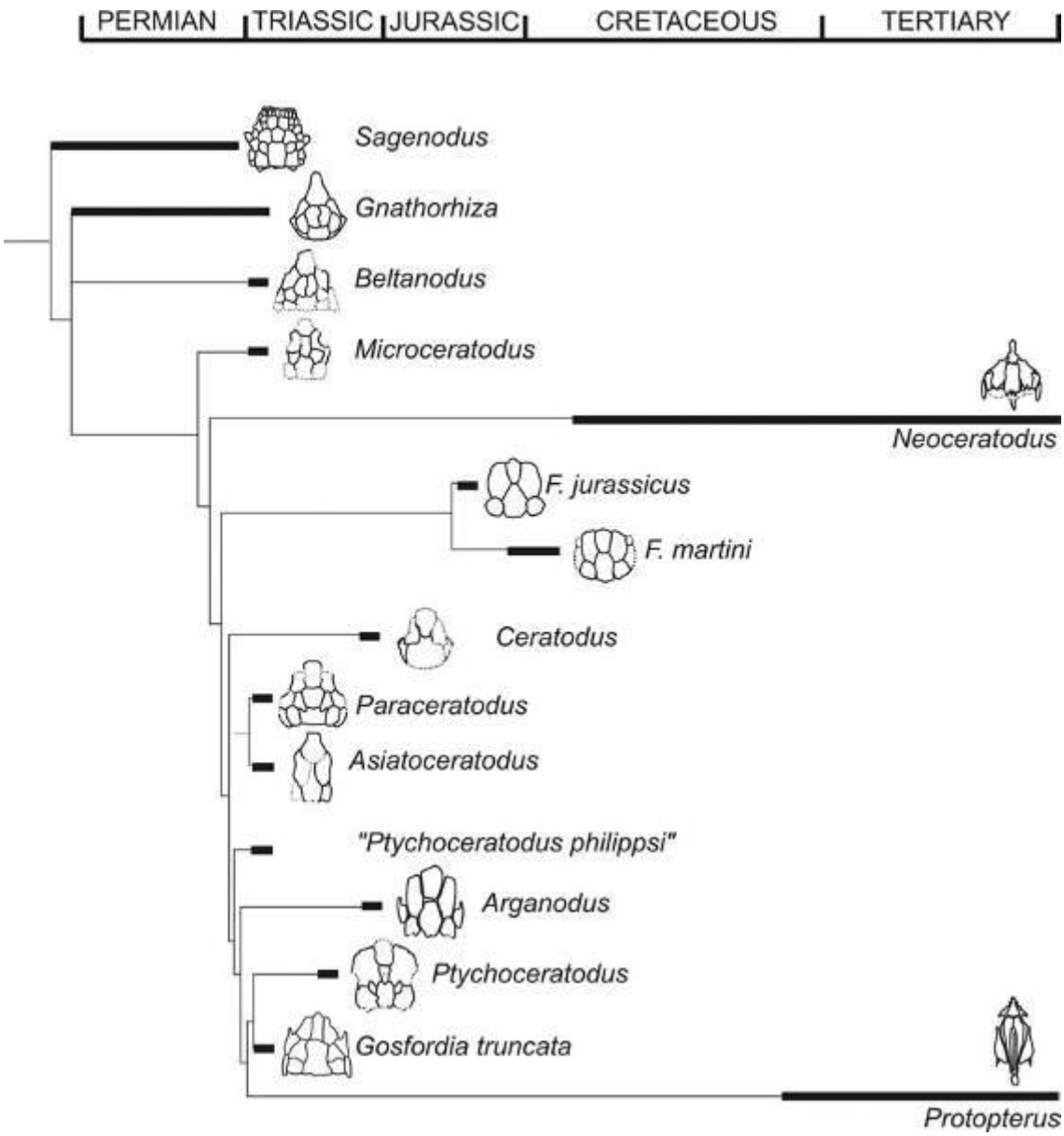



**Figura VIII-3.** Filogenia de Dipnoi. Tomado de Cavin *et al*. (2007).

## 2. LAS PLACAS DENTARIAS DE LOS DIPNOOS

La mayoría de los dipnoos pos-paleozoicos se conocen solamente a través de placas dentarias (Arratia & Cione, 1996; Kemp, 1998; Churcher & De Iuliis, 2001; Schultze, 2004; Cavin *et al*., 2007), y el registro fósil de peces pulmonados sudamericanos no escapa a esta realidad (Arratia & Cione, 1996). Las placas dentarias (Fig. VIII-4) son estructuras formadas por la fusión de cúspides dentarias inicialmente separadas (Kemp, 2001, 2003), con alto potencial de fosilización, incrementado en aquellos géneros (e.g. *Archaeoceratodus*) en que aparece un tipo de dentina hipermineralizado: petrodentina (Kemp, 2001).

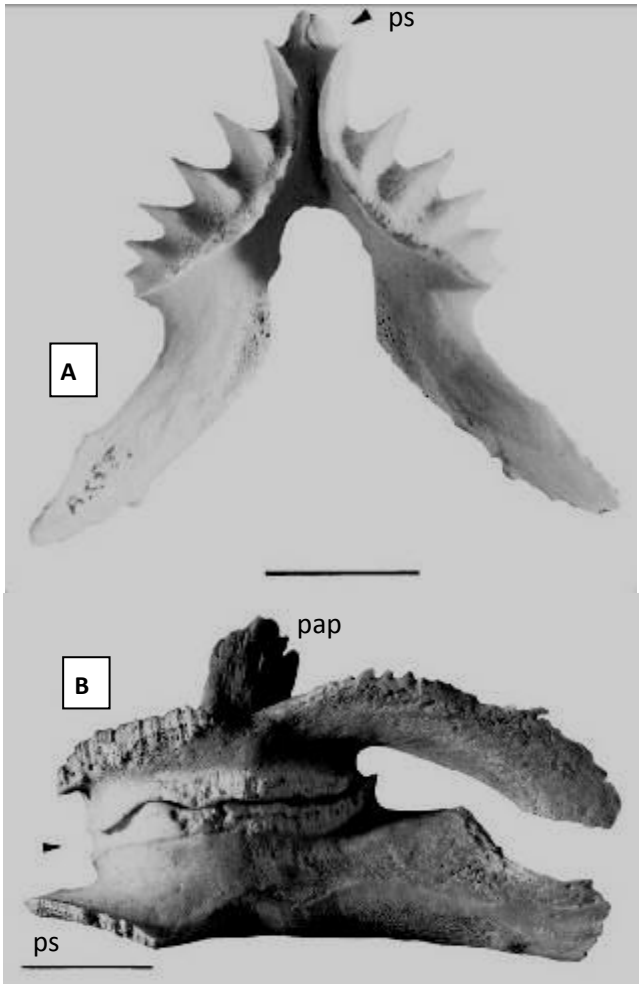



**Figura VIII-4.** Placas dentarias de *Neoceratodus forsteri*. **A**, placas prearticulares en vista oclusal. **B**, placas prearticulares y pterigopalatinas en oclusión, en vista lateral izquierda. Tomado de Kemp (1997a). Abreviaturas: ps, proceso sinfisial. pap, proceso ascendente del pterigopalatino.

Como Kemp (2002) señala, la dentición de los dipnoos es única: las placas dentarias poseen una delgada capa de esmalte verdadero (al igual que en vertebrados

superiores pero a diferencia de la mayoría de los peces); son de crecimiento continuo (las placas se fusionan al hueso subyacente, el cual se remodela continuamente para permitir el crecimiento de las mismas); exhiben una gran variedad de tipos de dentina; etc.

Por otro lado, dado que los huesos craneales experimentaron procesos de pérdida y fusión (acompañados por la reducción de la osificación del condrocráneo) tales elementos muy raramente se preservan en el registro fósil, o cuando lo hacen pueden no aparecer asociados a placas dentarias (Kemp, 1998; Schultze, 2004). Asimismo, estos patrones de reducción y simplificación de huesos craneales dificultan el reconocimiento de homologías entre diferentes taxones (e.g. ver Cavin *et al*., 2007).

Por lo antedicho, y pese a que varios autores reconstruyen las relaciones filogenéticas entre los dipnoos casi exclusivamente en base a caracteres craneales (e.g. Schultze, 1981; Reed, 1985), es deseable procurar establecer una sistemática que incluya caracteres de las placas dentarias como los descritos por varios autores (Tabaste, 1963; Martin, 1979a, 1981a, 1981b, 1982a, 1982b, 1984a, 1984b; Kemp, 1977, 1991, 1993, 1997a, 1997b, 1998).

En tiempos recientes, algunos autores (e.g. Churcher & De Iuliis, 2001; Toledo & Bertini, 2005; Churcher *et al*., 2006; Apesteguía *et al*., 2007; Cione *et al*., 2007; Richter & Toledo, 2008; Soto & Perea, 2010; Agnolín, 2010; Cione & Gouric-Cavalli, 2012; Fanti *et al*., 2016) han continuado aportando descripciones, medidas e ilustraciones de placas dentarias en un esfuerzo acumulativo que, sin estar desprovisto de conflictos, ha contribuido a comprender la sistemática y evolución de los dipnoos.

Las placas dentarias inferiores (llamadas espleniales por Martin y prearticulares por Kemp) pueden ser identificadas por el abombamiento de la primera cresta (siendo la cara mesial visible en vista oclusal) y por el perfil cóncavo en vista labial o lingual. Las placas dentarias superiores (llamadas pterigopalatinas por Kemp) carecen del abombamiento de la primera cresta (siendo la cara mesial no visible en vista oclusal) y poseen un perfil recto o convexo en vista labial o lingual. En algunas especies con placas dentarias superiores contiguas (e.g. "*Ceratodus*" *africanus*), éstas exhiben una gran superficie mesial truncada (e.g. Tabaste, 1963; Martin, 1984).

Si las placas están aún adheridas a los correspondientes huesos mandibulares la distinción es fácil: en las placas dentarias prearticulares se observa el característico proceso sinfisial anterior (Tabaste, 1963; Martin, 1981a, 1984a; Kemp, 1993; Goodwin *et al*., 1999), mientras que en las placas dentarias pterigopalatinas se observa el proceso ascendente del pterigopalatino que surge comúnmente detrás de la segunda, tercera o cuarta cresta (Tabaste, 1963; Martin, 1981a, 1984a; Goodwin *et al*., 1999). Este ultimo proceso, presente en dipnoos pos-Paleozoicos, articula con el proceso ascendente del hueso KML y refuerza la mandíbula superior (Kemp, 1998).

Churcher & De Iuliis (2001) propusieron una estandarización de la nomenclatura para referirse a las placas dentarias de dipnoos. Aquí se sigue en gran medida ese esquema (Fig. VIII-5).

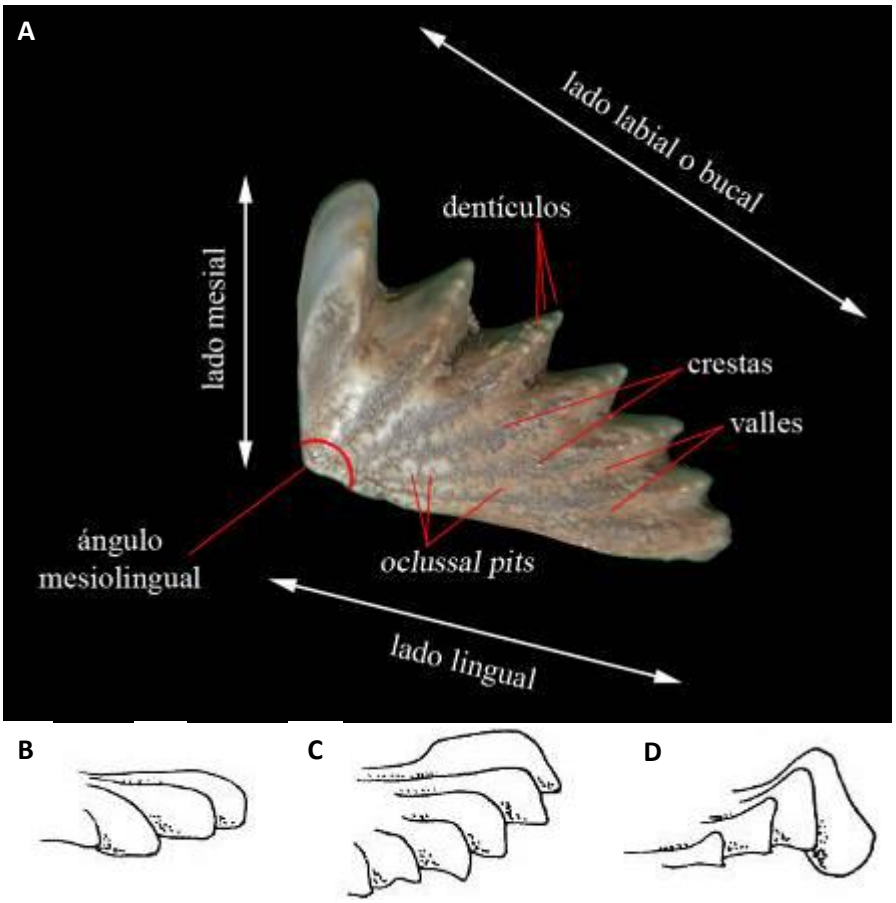



**Figura VIII-5**. **A**, terminología general de las placas dentarias de dipnoos. **B-D**, tipos de crestas. **B**, *rounded claw-like*. **C**, *keeled*. **D**, *knee*. Basado en Churcher & De Iuliis (2001).

Kemp (e.g. 1977) ha demostrado, a través de experimentos con el pez pulmonado australiano actual (*Neoceratodus forsteri*), que varios caracteres de las places dentarias

y huesos mandibulares son influenciados por la dieta, variables ambientales (e.g. pH), desgaste, crecimiento, variación inherente y anomalías del desarrollo. Por otro lado, la biometría aplicada a las places dentarias (e.g. Vorobyeva & Minikh, 1968; Martin, 1981a, 1984a) requiere muestras suficientemente grandes para ser estadísticamente válidas, mientras que ciertos ángulos y distancias no pueden ser medidos con precisión en placas fragmentarias o desgastadas.

Siguiendo a Kemp (1997b: 713, 717), caracteres de las placas dentarias y huesos mandibulares válidos a nivel genérico son: la extension de la dentina visible en la superficie oclusal, el punto de origen de las crestas (e.g. anterior, medio, posterior), la posición relativa de las placas dentarias superiores (e.g. separadas, próximas, contiguas), la posición relativa de las placas dentarias inferiores (e.g. separadas, cercanas, contiguas), la forma de la sínfisis superior (e.g. lineal, ovalada), la forma del surco bajo el hueso prearticular (único o doble), y la presencia de petrodentina *sensu stricto*. Estos caracteres se sintetizan en la Tabla VIII-A para seis géneros de dipnoos mesozoicos. No se han incluido en dicha tabla tres caracteres que no permiten diferenciar entre los géneros: el tamaño de la cavidad pulpar (ancha en todos los casos), el proceso ascendente del pterigopalatino (presente) y la forma de la sínfisis inferior (linear en todos los casos). Otros caracteres útiles son la distribución de los *oclussal pits* (sobre toda la superficie oclusal o restringidos a los valles entre crestas), la forma de las crestas y el perfil en vista oclusal de la placa (Fig. VIII-6).

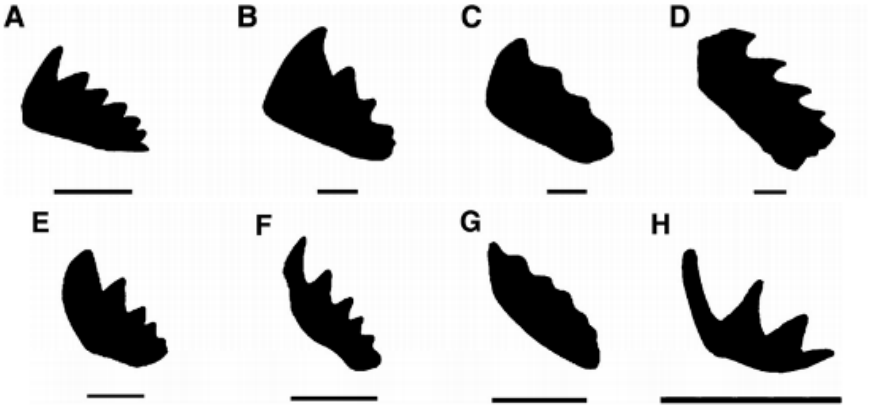



**Figura VIII-6**. Perfiles oclusales de ocho dipnoos mesozoicos, basados en sus especies tipos. Dibujos de placas dentarias prearticulares derechas (o izquierdas reflejadas). **A**, *Arganodus atlantis*; **B**, *Ptychoceratodus serratus*; **C**, *Ceratodus latissimus*; **D**, *Retodus tuberculatus*; **E**, *Metaceratodus wollastoni*; **F**, *Neoceratodus forsteri*; **G**, *Archaeoceratodus djelleh*; H, *Atlantoceratodus iheringi*. Escala = 2 cm (A–G) y 1 cm (H). Tomado de Soto & Perea (2010).

**Tabla VIII-A**. Caracteres selectos de seis géneros de dipnoos mesozoicos.

| | ***Arganodus*** | ***Ptychoceratodus*** | ***Ceratodus*** | ***Metaceratodus*** | ***Neoceratodus*** | ***Archaeoceratodus*** |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Dentina del manto visible en sup. oclusal | Limitada | Limitada | Limitada | Limitada | Extensa | Extensa |
| Origen de las Crestas | Anterior | Anterior | Mesial | Mesial | Anterior[1] | Anterior[1] |
| Posición de las placas superiores | Contiguas | Contiguas | Cercanas o contiguas | Cercanas o contiguas | Separadas | Separadas |
| Posición de las placas inferiores | Cercanas | Contiguas | Separadas | Separadas | Separadas | Separadas |
| Forma de la sínfisis superior | Oval | Oblonga | Oblonga | Oblonga | Hemioval | Lineal |
| Surco Prearticular | Doble | Doble | Único | Doble o confluente | Doble | Confluente |
| Petrodentina *s. str*. | Ausente | Ausente | Ausente | Ausente | Ausente | Presente |
| *Pits* Oclusales | En los valles entre crestas | En los valles entre crestas | En superficie oclusal y/o valles | En superficie oclusal y/o valles | Ausentes | Ausentes |
| Forma de las crestas | Cortas, agudas y delgadas | Cortas, agudas y delgadas | Cortas, agudas y robustas | Robustas y agudas | Largas y gráciles | Cortas (excepto cresta 1), a veces robustas |

En lo que concierne a los restos de dipnoos de Uruguay, Soto & Perea (2010) describieron placas dentarias (Fig. VIII-7), referidas a *Arganodus tiguidiensis*, salvo una placa que asignaron a *Ceratodus africanus*, aunque notando que ésta no era idéntica a los típicos materiales de la especie. A continuación se describirán materiales inéditos de la Formación Tacuarembó.




**Figura VIII-7**. Materiales de dipnoos de Uruguay descritos por Soto (2004) y Soto & Perea (2010).

## 3. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

DIPNOI Müller, 1845

CERATODONTIFORMES Berg, 1940

ARGANODONTIDAE Martin, 1982a

*Arganodus* Martin, 1979

*Arganodus tiguidiensis* (Tabaste, 1963) Martin, 1982a

**Materiales**. MGT-1145, MGT-1166, MGT-1167A, MGT-1167B, MGT-1170, MGT-1171, placas dentarias.

**Procedencia**. Los nuevos materiales provienen de la localidad de Cantera Bidegain. Miembro Batoví (Jurásico Tardío-?Cretácico Temprano) de la Formación Tacuarembó.

**Descripción**. La mayoría de los restos comprenden placas dentarias de tamaño pequeño (14,0 a 23,0 mm de largo y ancho 8,5 a 16,0 mm de ancho), con un ángulo mediolingual ligeramente superior a 90° (100 a 115°), con 7 crestas rectas que radian desde un origen mesial (Fig. VIII-8). La primera cresta puede estar ligeramente en ángulo.

La buena preservación del material de Cantera Bidegain hace relativamente sencillo diferenciar entre placas superiores (pterigopalatinas) e inferiores (prearticulares). Las primeras preservan al menos la base del proceso ascendente del prearticular (situado a la altura de la 3ª cresta; Fig. VIII-9B,C), mientras que las segundas carecen del mismo y exhiben restos del hueso prearticular (incluyendo el proceso sinfisial en el caso de MGT-1170; Fig. VIII-9D,E,F).

Los valles entre crestas son redondeados. En vista lateral, la terminación bucal de las crestas es de tipo *keeled* (*sensu* Churcher & De Iuliis, 2001). Existe una marcada quilla mediolingual. El margen lingual es recto. La union esmalte-hueso en el margen bucal es recta. Los *pits* oclusales están presentes solamente en los valles entre crestas.

Las puntuaciones (*punctations*; la evidencia externa de los osteones en la superficie oclusal) son relativamente gruesas y dispuestas sin patrón alguno.

**Comentarios**. El material uruguayo se corresponde estrechamente con las descripciones e ilustraciones de *Arganodus tiguidiensis* (Fig. VIII-10) provistas por Tabaste (1963), Martin (1981a, 1984a), Long (1995), Goodwin *et al*. (1999), Castro *et al*. (2004) y Medeiros *et al*. (2014), y con la diagnosis provista por Kemp (1998). El perfil oclusal es característico de *Arganodus* (ver Fig. VIII-6A). Las puntuaciones gruesas y otros caracteres mencionados por Goodwin *et al*. (1999) permiten confirmar la asignación específica.

**Tabla VIII-B**. Medidas de los materiales de dipnoos de la Formación Tacuarembó. Las cinco primeras placas fueron reportadas por Soto & Perea (2010), y se listan a fines comparativos. Los restantes materiales son inéditos.

| Nº de catálogo y asignación taxonómica | Localidad | Nº de crestas | Ángulo mesio-lingual | Largo máximo (mm) | Ancho máximo (mm) | Posición |
|---|---|---|---|---|---|---|
| FC-DPV 559 *A. tiguidiensis* | La Pedrera | - | - | - | - | ? |
| FC-DPV 560 *A. tiguidiensis* | La Pedrera | - | - | - | - | ? |
| FC-DPV 1162 *A. tiguidiensis* | La Pedrera | >4 | 90º | >22 | 12,0 | ? |
| FC-DPV 1720 *A. tiguidiensis* | Martinote | 7 | 110º | 40,0 | 16,0 | Prearticular |
| MGT-644 *A.* cf. *tiguidiensis* | Los Rosanos | 6 + *heel*? | 130º | 47,0 | 22,0 | Prearticular |
| MGT-1145 *A. tiguidiensis* | Cantera Bidegain | 7 | 110º | 23,0 | 12,8 | Prearticular |
| MGT-1170 *A. tiguidiensis* | Cantera Bidegain | 7 | 115º | 21,1 | 12,0 | Prearticular |
| MGT-1167B *A. tiguidiensis* | Cantera Bidegain | 7 | 100º | 21,5 | 11,5 | Prearticular |
| MGT-1166 *A. tiguidiensis* | Cantera Bidegain | 7 | 100º | 16,0 | 9,5 | Pterigopalatina |
| MGT-1167A *A. tiguidiensis* | Cantera Bidegain | 7 + *heel* | 110º | 14,9 | 8,5 | Pterigopalatina |
| MGT-1171 *A. tiguidiensis* | Cantera Bidegain | 7 | 105º | 14,0 | 9,0 | Aún no determinada |

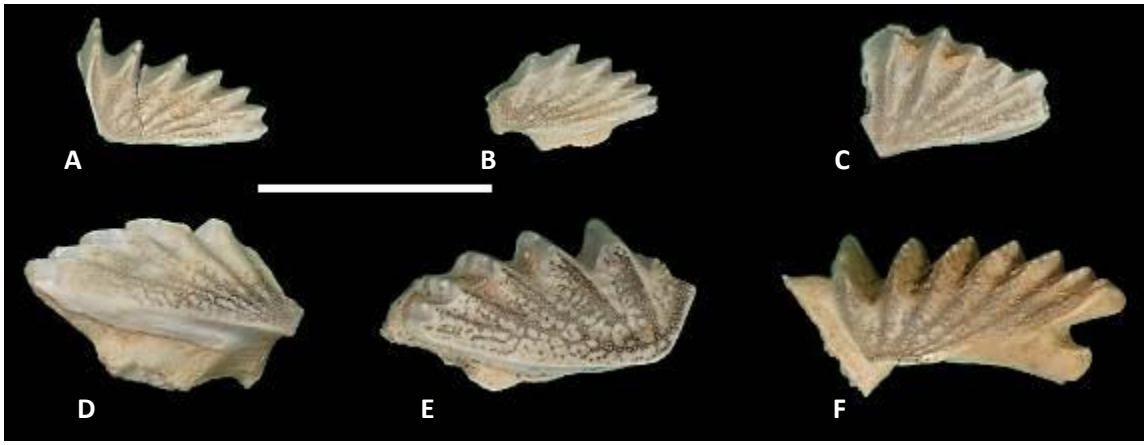



**Figura VIII-8.** Nuevos materiales de dipnoos de la Formación Tacuarembó. **A**, MGT-1171. **B**, MGT-1166A. **C**, MGT-1166B. **D**, MGT-1166. **E**, MGT-1145. **F**, MGT-1170. Escala = 2 cm.

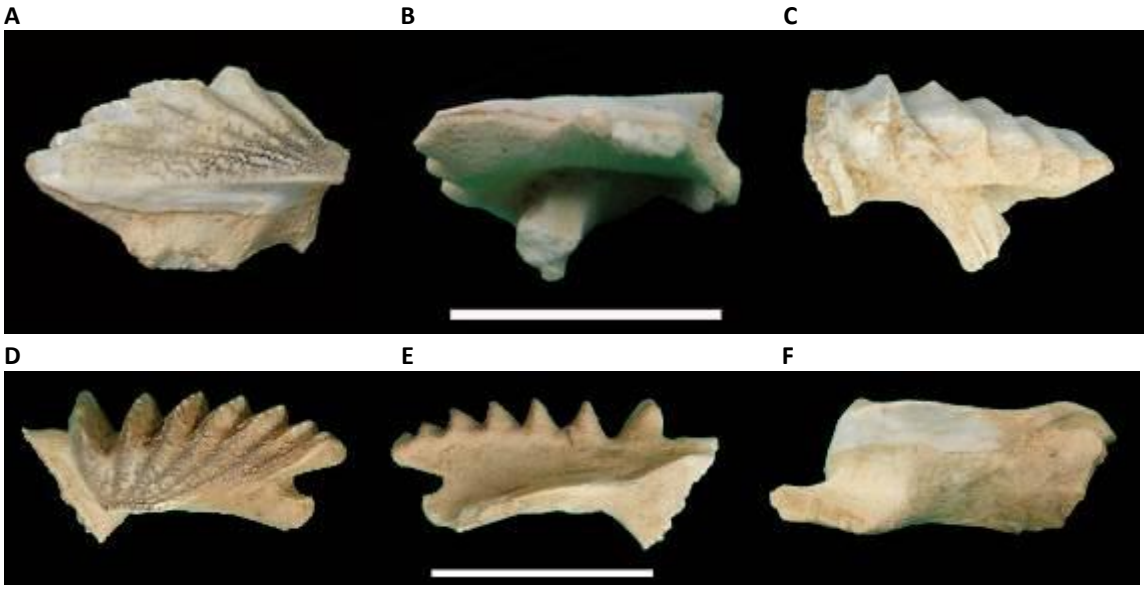



**Figura VIII-9. A-C**, MGT-1166. Placa pterigopalatina. **A**, vista linguo-oclusal. **B**, vista labio-basal. **C**, vista bucal. D-F, MGT-1170, placa prearticular. **D** , vista oclusal. **E**, vista basal. **F**, vista lingual. Escala = 2 cm.

Por comparación con medidas provistas por Tabaste (1963) y Martin (1981a, 1984a), el material uruguayo es de tamaño típico (ver Tabla VIII-C), con la excepción de FC-DPV 1720 y MGT-644, descritas por Soto & Perea (2010), que serían placas grandes para la especie, comparable a dos placas figuradas por Goodwin *et al*. (1999: fig. 6B, C). Algunos de los materiales uruguayos carecen de cúspides en las crestas, pero otros (e.g. MGT-1170) las poseen, siendo similares en este aspecto a otros materiales de *A. tiguidiensis* (e.g. Tabaste, 1963; Dutra & Malabarba, 2001). Se asume que las cúspides pueden perderse por abrasión *antemortem* resultado de la dieta.

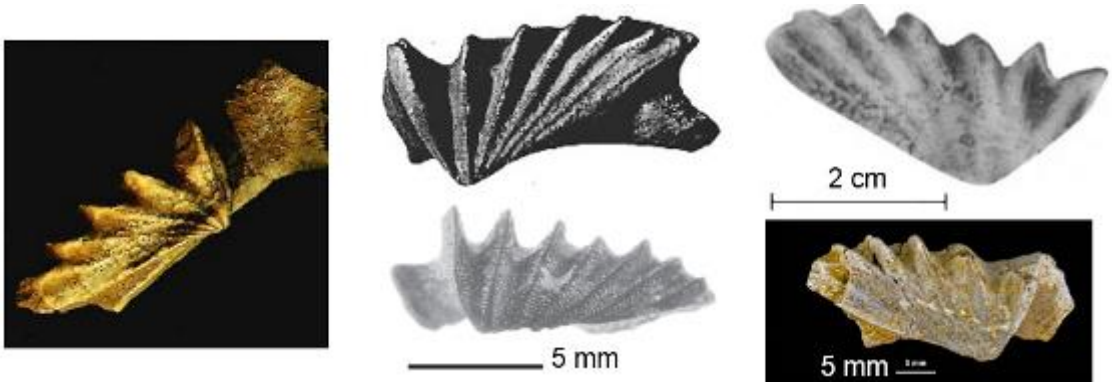



**Figura VIII-10.** Ejemplares de *Arganodus tiguidiensis* de África y Brasil. Tomado de Long (1995), Tabaste (1963), Goodwin *et al*. (1999), Castro *et al*. (2004) y Dutheil *et al*. (2010).

Soto & Perea (2010) refirieron la gran placa MGT-644 de la localidad de Los Rosanos (Fig. VIII-11A) a *Ceratodus africanus*, haciendo notar el parecido sólo con algunas de las placas de *C. africanus*, particularmente a una placa prearticular ilustrada por Martin (1984). En su determinación, Soto & Perea (2010) pueden haber sido influidos por el tipo de preservación de MGT-644, diferente al resto de los materiales conocidos para Uruguay en ese entonces y similar a la de materiales africanos de *C. africanus*.

MGT-644 no deja de ser no obstante una placa atípica, tanto por sus dimensiones (es mayor aún que FC-DPV 1720), como por el patrón radiante menos marcado de las crestas, como por el gran valle que separa la primera de la segunda cresta, y su ángulo mediolingual obtuso (130°). Sin embargo, se considera aquí, en virtud de la mayor muestra de placas de la que se dispone, que MGT-644 estaría comprendida dentro de la variación intraespecífica de la especie.

Es sabido que la ontogenia y el desgaste puede modificar, por ejemplo, la disposición y forma de las crestas, lo que fue admitido por Soto & Perea (2010). Martin (1984a) reporta para *A. tiguidiensis* valores del ángulo mediolingual de 95º-106º, mientras que Tabaste (1963) menciona un rango más amplio, 85º-130º. Es decir, MGT-644 estaría en el límite de variación.

Morfológicamente, MGT-644 es muy similar a una placa del Albiense de Túnez ilustrada por Fanti *et al*. (2012), determinada sin justificación como *Neoceratodus* sp. (Fig. 11B). Aquí se refieren ambos materiales a *Arganodus* cf. *tiguidiensis*, en espera de

que nuevos restos permiten rectificar o ratificar esta determinación. El registro africano representaría por tanto la ocurrencia más joven del género en Túnez.

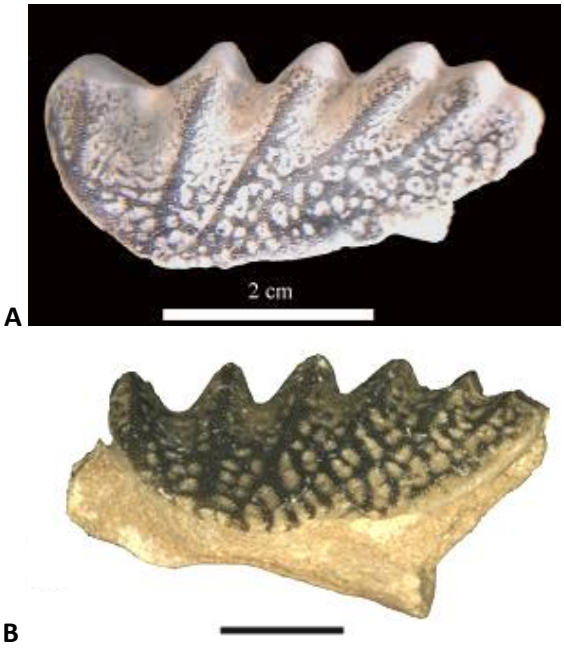



**Figura VIII-11**. Comparación entre MGT-644 en vista oclusal (A) y una placa del Albiense de Túnez en vista linguo-oclusal (B). Tomado de Fanti *et al*. (2012). Escala = 1 cm.

En un análisis bivariado de ancho vs. largo de la placa dentaria, los materiales de Uruguay plotean de forma similar a los de otras placas de África y Brasil (ver Tabla VIII-C y Fig. VIII-12A). Un análisis de agrupamiento empleando el algoritmo UPGMA (Fig. VIII-12B) muestra que MGT-644, junto con FC-DPV 1720, se agrupa por su gran tamaño con una placa del Jurásico Superior de Etiopía figurada por Goodwin *et al*. (1999).

La placa MGT-1170 permite reconstruir parte de la mandíbula (VIII-13A), mostrando diferencias con otros materiales del género. En primer lugar, las placas dentarias no contactarían en la zona del ángulo mesiolingual, a diferencia de lo ilustrado por Kemp (1998) para *A*. *atlantis* (Fig. VIII-13C), ni tampoco se encuentran tan separadas como implica el material ilustrado por Long (1995; Fig. VIII-13B). En segundo lugar, la forma del proceso sinfisial difiere de lo ilustrado tanto por Kemp (1998) como por Long (1995). Pese a esto, en ausencia de otros restos, no se entiende justificado por el momento el reconocimiento de una nueva especie.

**Tabla VIII-C.** Datos de placas dentarias de *Arganodus tiguidiensis*, medidos en la literatura.

| Ángulo | Largo (mm | Ancho (mm) | N° de crestas | Posición | Procedencia | Edad | Fuente |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 85 | 24 | 13 | 7 | Inf. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 90 | 22 | 11 | 8 | Inf. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 90 | 20 | 10 | 8 | Inf. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 95 | 24 | 13 | 7 | Inf. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 95 | 23 | 11 | 8 | Inf. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 90 | 12 | 7 | 7 | Inf. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 90 | 17 | 10 | 7 | Inf. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 90 | 23 | 12 | 7 | Inf. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 90 | 17 | 9 | 7 | Inf. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 95 | 13,5 | 7 | 7 | Inf. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 90 | 12 | 8 | 7 | Inf. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 90 | 18 | 10 | 7 | Inf. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 90 | 13 | 7 | 7 | Inf. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 90 | 22 | 11 | 7 | Inf. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 90 | 12 | 6,5 | 7 | Inf. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 90 | ? | 13,5 | 7 | Inf. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 90 | 17 | 7 | 7 | Inf. | Tiguidi (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 97 | 21,5 | 11,5 | 8 | Sup. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 110 | 21 | 11 | 8 | Sup. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 95 | 22 | 11,5 | 8 | Sup. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 100 | 20 | 11 | 8 | Sup. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| ? | 9,5 | 11 | 8 | Sup. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 90 | 24 | 14 | 8 | Sup. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 95 | 24 | 12 | 8 | Sup. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 120 | 18 | 9 | 10 | Sup. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 98 | 18 | 10 | 8 | Sup. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 98 | 26 | 13 | 10 | Sup. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 100 | 12 | 7 | 8 | Sup. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 95 | 22 | 11 | 9 | Sup. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 98 | 13 | 7 | 7 a 8 | Sup. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 100 | 17 | 8 | 9 | Sup. | Ebrechko (Níger) | K Temprano | Tabaste (1963) |
| 90 | 21 | 10 | 7 | Inf. | Taouratine (Argelia) | J Tardío | Tabaste (1963) |
| 90 | 18 | 9 | 7 | Inf. | Taouratine (Argelia) | J Tardío | Tabaste (1963) |
| ? | 11 | 5 | 8 | Sup. | Taouratine (Argelia) | J Tardío | Tabaste (1963) |
| 115 | 41 | 21,2 | 7 | Sup. | Aleltu Quarry (Etiopía) | J Tardío | Goodwin *et al*. (1999) |
| 105 | 27 | ? | 7 | Inf. | Tabkal (Libia) | J Medio | Dutheil *et al*. (2010) |
| 115 | 10,4 | 4,7 | 7 | Inf. | Ilha do Cajual (Brasil) | Alb-Cen | Castro *et al*. (2004) |
| 110 | ? | 7,4 | 7 | Sup. | Ilha do Cajual (Brasil) | Alb-Cen | Castro *et al*. (2004) |

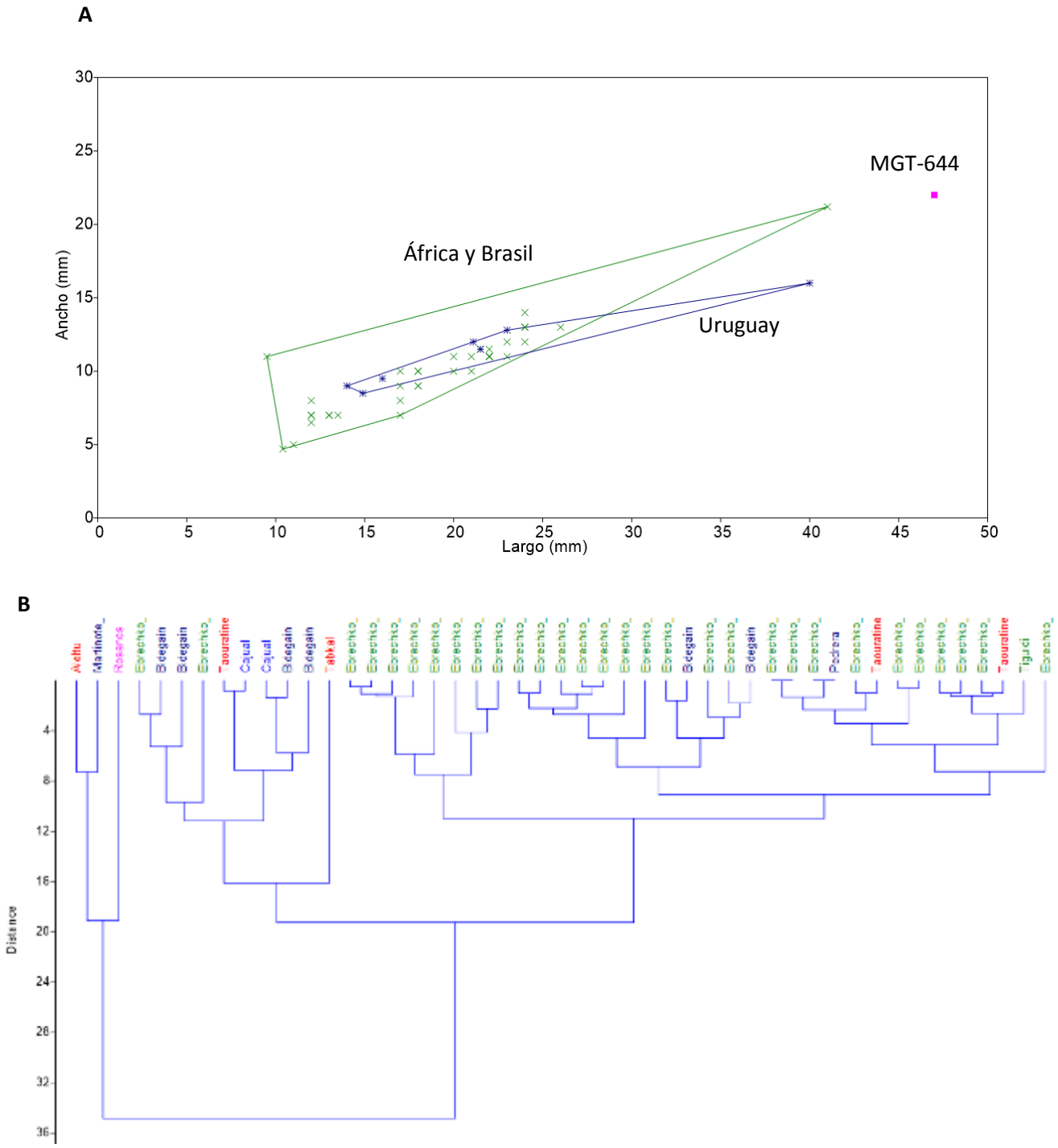
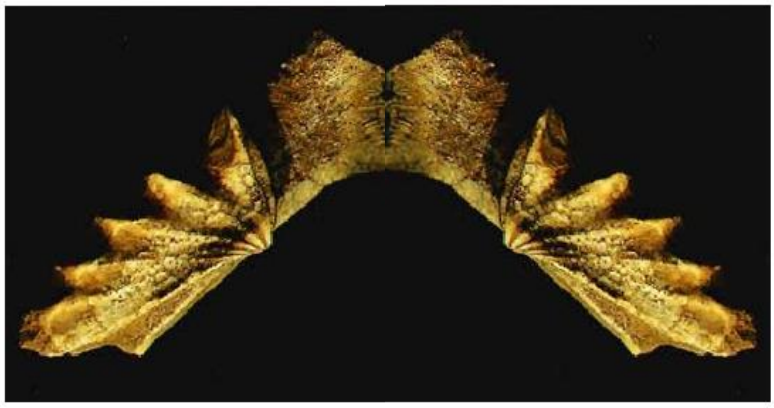



**Figura VIII-12**. **A**, gráfico de ancho vs. largo de las placas dentarias, basado en datos de las Tablas VIII-B y VIII-C. **B**, análisis de agrupamiento de las mismas placas. En azul, materiales de Tacuarembó. En rojo, materiales del Jurásico de África; en verde, del Cretácico de África; y en celeste, del Cretácico de Brasil.

**A**



**B**



**C**

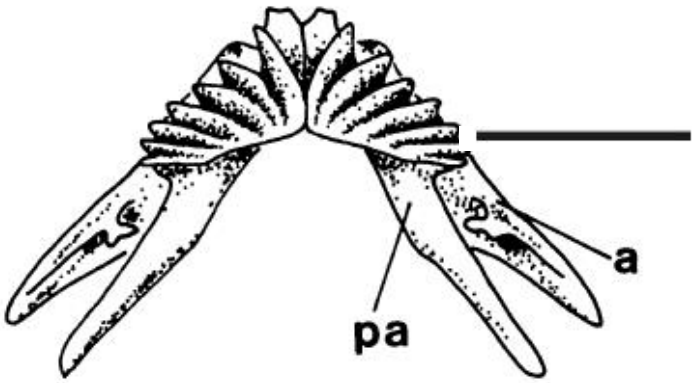



**Figura VIII-13.** Reconstrucción de la mandíbula de *Arganodus tiguidiensis*. **A**, MGT-1170. Escala = 2 cm. **B**, material figurado por Long (1995). **C**, *Arganodus atlantis*, figurado por Kemp (1998). Escala = 4 cm.

# 3. DISCUSIÓN

## 3.1. Historia taxonómica de "*Ceratodus*" *tiguidiensis*

Deben efectuarse algunos comentarios sobre la compleja historia taxonómica de *"Ceratodus" tiguidiensis*. Tabaste (1963) reconoció varias especies nuevas de dipnoos entre los abundantes materials de placas dentarias del Jurásico Tardío y Cretácico del África Sahariana. Una de esas especies, denominada por la autora *Ceratodus tiguidiensis*, fue creada en base a pequeñas placas con forma de triángulo rectángulo con siete a ocho crestas radiantes. Posteriormente, Martin (1979a) describió un nuevo género y especie, *Arganodus atlantis*, basado en huesos de cráneo y mandíbula así como placas dentarias, del Triásico Tardío de Marruecos. Martin (1979a, 1979b, 1981a) notó las estrechas similitudes entre las placas dentarias de *C. tiguidiensis* y *A. atlantis*, proponiendo la hipótesis de que la segunda especie podría haber sido el ancestro de la primera. Por otro lado, Vorobyeba (1967) erigió la especie *Asiatoceratodus sharovi* del Triásico Temprano de Rusia, basada en un individuo pobremente preservado. Varias placas dentarias de forma característica fueron descritas por Vorobyeba & Minikh (1968) como especies del género *Ceratodus* (e.g. *C. multicristatus*).

Finalmente, Martin (1982, 1984a) transfirió *C. tiguidiensis* al género *Arganodus* como *A. tiguidiensis*; de la misma forma procedió con *C. multicristatus*. Este esquema aún es seguido hoy en día (e.g. Schultze, 2004).

No obstante, en la base de similitudes entre las placas dentarias de *Arganodus atlantis*, *Ceratodus tiguidiensis* y *Asiatoceratodus sharovi*, Kemp (1998) sinonimizó a *Arganodus* con *Asiatoceratodus*. La nueva combinación *Asiatoceratodus tiguidiensis* apareció por primera vez en Goodwin *et al*. (1999)[12]. Esta propuesta fue seguida por Dutra & Malabarba (2001), Castro *et al*. (2004), Soto (2004), López-Arbarello *et al*. (2008), Perea *et al*. (2009) y Agnolín (2010).

Algunos autores consideran a *Asiatoceratodus* y *Arganodus* como formas estrechamente relacionadas (e.g. Thomson, 1990; Kemp, 1994), pero otros no (e.g.

[12]Si bien erróneamente escrita como "tiguidensis".

Schultze, 1981; Schultze, 2004), generando dudas sobre a qué genero debe ser referido el material uruguayo.

Recientemente Cavin *et al*. (2007) arrojaron luz sobre este problema. Según los autores, Schultze (1981) definió dos tendencias de fusión/invasion topográfica en la serie medial de huesos del cráneo de los dipnoos más derivados, una de ellas llevando a la formación del hueso EC (caso de *Arganodus atlantis*) y la otra llevando a la formación del hueso ABC (caso de *Asiatoceratodus sharovi*). Dado que Kemp (1998) sinonimizó *Arganodus* y *Asiatoceratodus*, la autora cuestionó implícitamente la interpretación de Schultze. La diferencia entre ambas interpretaciones no es trivial, dado que lleva a hipótesis de relaciones filogenéticas completamente diferentes (Fig. VIII-14). Al igual que Cavin *et al*. (2007), el autor de este trabajo no encuentra razones objetivas para elegir entre una interpretación u otra.

En su análisis filogenético, Cavin *et al*. (2007) evitaron el uso de caracteres basados en asunciones sobre fusiones y/o invasiones topográficas de las osificaciones. En el cladograma obtenido por los autores (Fig. VIII-3) *Arganodus* y *Asiatoceratodus* no aparecen como formas estrechamente relacionadas. A la luz de este resultado, las supuestas similitudes entre las placas dentarias de *Arganodus* y *Asiatoceratodus* deben ser explicadas por convergencia, y el autor de este trabajo se inclina por asignar los materiales uruguayos al género *Arganodus* (a diferencia de la asignación empleada por Soto, 2004 y Perea *et al*., 2009). Más allá de que se comparta o no dicha determinación genérica, es claro que los materiales uruguayos pertenecen al mismo taxón descrito originalmente por Tabaste (1963) como *Ceratodus tiguidiensis*.

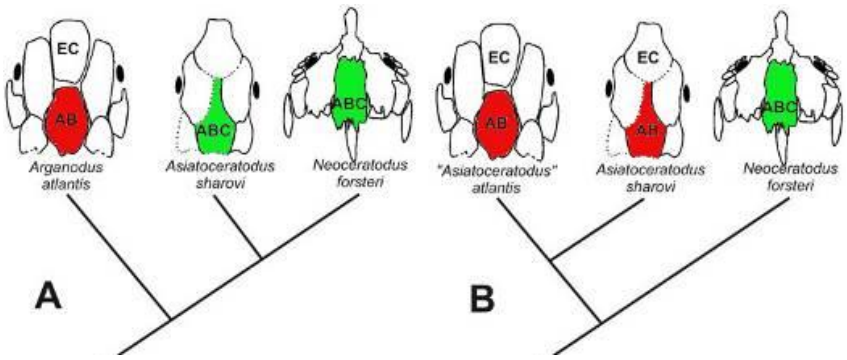



**Figura VIII-14**. Comparación de hipótesis de homologías de huesos craneanos. **A**, según Kemp. **B**, según Schultze. Modificado de Cavin *et al*. (2007).

### 3.2. Implicancias paleobiogeográficas y bioestratigráficas

*Arganodus tiguidiensis* se ha reportado en el Jurásico Tardío de Algeria (Tabaste, 1963; Martin, 1984a), Etiopía (Goodwin *et al*., 1999) y Uruguay (Soto & Perea, 2010; este trabajo) y el Cretácico Temprano a medio de Niger (Tabaste, 1963; Taquet, 1976; Wenz, 1980; Martin, 1981a, 1984a), así como el Cretácico medio de Brasil (Dutra & Malabarba, 2001; Castro *et al*., 2004; Medeiros *et al*., 2014). Tomando en consideración estos datos, el biocrón de la especie es Jurásico Tardío-Cenomaniense, como indicaron Soto & Perea (2010).

Rauhut & López-Arbarello (2009) propusieron que la edad de la Formación Tiourarén de Niger, tradicionalmente considerada Cretácico Temprano (Taquet, 1976; Moody & Sutcliffe, 1991; Sereno *et al*., 1994), en realidad correspondería al Jurásico Medio a Tardío. No obstante, para ese momento no se conocían especímenes de *A*. *tiguidiensis* del Jurásico Medio, lo que para el autor de esta tesis arrojaba dudas sobre la propuesta de Rauhut & López-Arbarello (2009). Sin embargo, hallazgos posteriores de materiales de *A*. *tiguidiensis* fueron realizados en unidades del Jurásico Medio (Bathoniense) de Libia y Marruecos (Dutheil *et al*., 2010; Haddoumi *et al*., 2016).

El género alcanzó una distribución pangeica en el Triásico, ya que se encontraba simultáneamente presente, además de en África, por ejemplo en EE.UU., con *Arganodus dorotheae* (Case, 1921). El registro más moderno del género, si la identificación de un fragmento de placa es correcta, corresponde al Turoniense-Santoniense de Brasil (Alves *et al*., 2013).

### 3.3. Comparación con otros dipnoos

Las placas dentarias de *Arganodus* se diferencian fácilmente de las de otros dipnoos mesozoicos, siguiendo a Kemp (1993, 1997a, 1997b, 1998; debe hacerse notar que la autora se refiere al género *Asiatoceratodus*), debido a su número de crestas (mayor que en *Ptychoceratodus*, *Metaceratodus* y *Ceratodus s. str.*; Figs. VIII-15 y VIII-16C), su forma (más largas que en *Archaeoceratodus*, más cortas que en *Neoceratodus*, menos robustas que en *Ceratodus* y *Metaceratodus*; Figs. VIII-15 y VIII-16), el patrón radiante de las crestas a partir de un origen mesial (difiriendo de *Neoceratodus*,

*Archaeoceratodus*, *Metaceratodus* y *Ceratodus*; Figs. VIII-15 y VIII-16), la presencia de una quilla mediolingual procumbente (ausente en *Archaeoceratodus*, *Neoceratodus* y en *Ceratodus* distintos a *C*. *latissimus*; ligeramente desarrollada en *Metaceratodus* solo en *M*. *palmeri*; Figs. VIII-15 y VIII-16), la ausencia de petrodentina y por tanto un patrón simple de puntuaciones (difiriendo por tanto de *Archaeoceratodus*, entre otros; Kemp, 1997b; Figs. VIII-16B), la presencia de *pits* oclusales restringidos a los valles entre crestas (que están ausentes en *Neoceratodus* y *Archaeoceratodus*, mientras que en *Ceratodus* y *Metaceratodus* están presentes en la totalidad de la superficie oclusal; Figs. VIII-15 y VIII-16), y el perfil oclusal característico (ver Fig. VIII-6). Las apomórficas placas dentarias de *Retodus* (ver más adelante) son muy diferentes a las de *Arganodus* (ver Churcher *et al*., 2006).

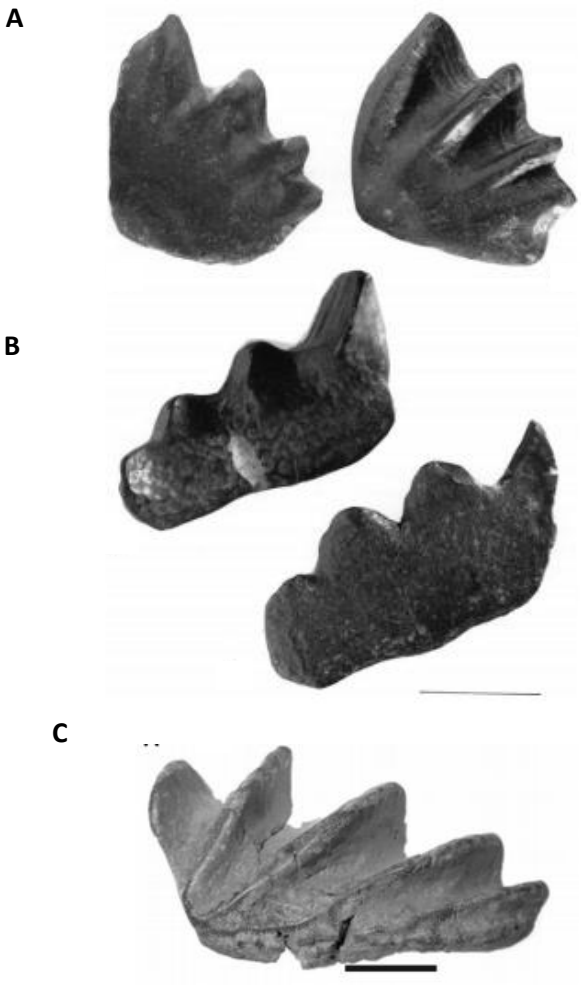



**Figura VIII-15.** Dipnoos típicos del Triásico de Europa. **A**, *Ceratodus kaupi*. **B**, *Ceratodus latissimus*. **C**, *Ptychoceratodus serratus*. Tomado de Kemp (1993) y Alves *et al*. (2013). Escala = 2 cm (A, B), 1 mm (D).

Según Kemp (1998) las placas dentarias de *Arganodus* son morfológicamente próximas a las de *Ptychoceratodus* (Figs. VIII-15C) y *Ferganaceratodus*, al ser de corona alta, con una conspicua quilla medio-lingual, un ángulo mesiolingual cercano a 90° y crestas radiantes desde un punto de origen mesial. A la luz de las filogenias anteriormente presentadas, las similitudes entre *Arganodus* y *Ferganaceratodus* deberían explicarse por convergencia.

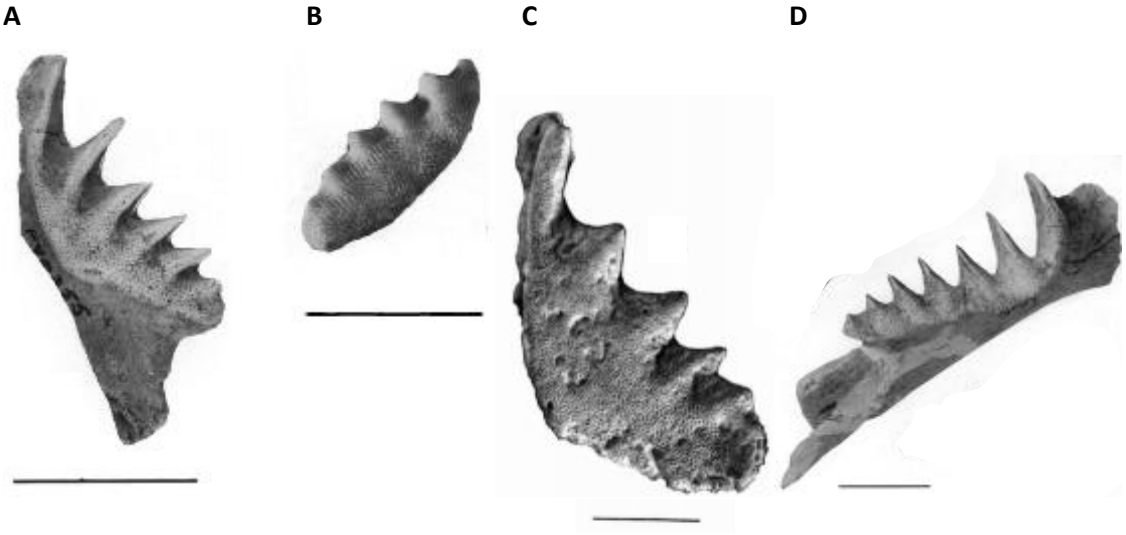



**Figura VIII-16.** Géneros de dipnoos del Cretácico de Australia. **A**, *Neoceratodus*. **B**, *Archaeoceratodus*. **C**, *Metaceratodus*. **D**, *Mioceratodus*. El género *Ceratodus* también está presente en el Cretácico de Australia (Kemp, 1993). Tomado de Kemp (1997a, 1997b). Escala = 2 cm.

### 3.4. Registro fósil de ceratodontiformes en el Mesozoico de Sudamérica

El material uruguayo representa el registro más antiguo de *Arganodus tiguidiensis* en Sudamérica y, al igual que ocurría con *Mawsonia*, el registro más austral del género en el mundo (si se asume que materiales del Triásico Temprano de Australia corresponden a *Asiatoceratodus*). Se revisarán las faunas de dipnoos del Jurásico-Cretácico de Sudamérica.

***Brasil.*** Los dipnoos mesozoicos más antiguos de Sudamérica correspondían precisamente a Uruguay desde que Da Silva (1990) reconociera la presencia del grupo, hasta que Richter & Toledo (2008) describieron *Ptychoceratodus* cf. *phillipsi* para el Triásico Tardío de Brasil. El resto de los materiales de Brasil corresponden a depósitos

cretácicos, y suelen ser atribuidos, siguiendo a Martin (1984a), mayormente al género *Neoceratodus* (e.g. Gayet & Brito, 1989; Silva & de Azevedo, 1996; Medeiros & Schultz, 2001; Toledo & Bertini, 2005; Medeiros *et al*., 2007; Santos & Carvalho, 2009).

Algunas placas dentarias provenientes del Albiense-Cenomaniense han sido asignadas a *"Neoceratodus" africanus* (e.g. Cunha & Ferreira; Medeiros *et al*., 2014; Fig. VIII-17A) y "*Asiatoceratodus*" *tiguidiensis* (Dutra & Malabarba, 2001; Castro *et al*., 2004; Medeiros *et al*., 2014). Alves *et al*. (2003) reportan el registro más moderno de *Arganodus* en el mundo (Turoniense-Santoniense), lo que aquí se contempla con cautela por tratarse de material muy fragmentario.

Una placa dentaria aberrante descrita como *Neoceratodus sulamericanus* (Fig. VIII-17E) por Silva & de Azevedo (1992) fue considerada como patológica por Soto & Perea (2010), dado que recuerda a la anomalía de crestas cortas descrita por Kemp (2003) para *Archaeoceratodus djelleh*. Toledo *et al*. (2001) erigieron un nuevo género, *Equinoxiodus*, en base a placas con una morfología muy particular (Fig. VIII-17B), que cuenta recientemente con una segunda especie (Sousa *et al*., 2015; Fig. VIII-17C). Finalmente, ha sido descrita la ocurrencia de *Ceratodus humei* (Toledo *et al*., 2005).[13]

Globalmente, por tanto, hay grandes similitudes entre las faunas de dipnoos de Brasil y África (e.g. por las formas africanas, ver Tabaste, 1963; Martin, 1981, 1984a; Churcher & De Iuliis, 2001; Churcher *et al*., 2006; Fanti *et al*., 2016; ver Figs. VIII-17 a VIII-19 y Tablas VIII-D y VIII-E), compartiendo la presencia de *Arganodus tiguidiensis*, "*Ceratodus*" *africanus*, *Ceratodus humei* y recientemente, según Fanti *et al*. (2016), también *Equinoxiodus*.

***Argentina*.** En los últimos años ha habido una sucesión de publicaciones sobre dipnoos de Argentina, que llevaron a una proliferación de nuevos taxones y sinonimias. Las ocurrencias más antiguas de Argentina son del Cenomaniense (Apesteguía *et al*., 2007). Kemp (1997a, 1997b) reportó la presencia de *Metaceratodus wollastoni*,

[13]Si bien los autores emplean el género *Protopterus* siguiendo la propuesta de Martin (1984b), que ha sido disputada por Churcher & De Iuliis (2001).

especie también conocida para el Cretácico de Australia, entre los materiales del Cretácico Tardío de Argentina descritos por Pascual y Bondesio (1976).

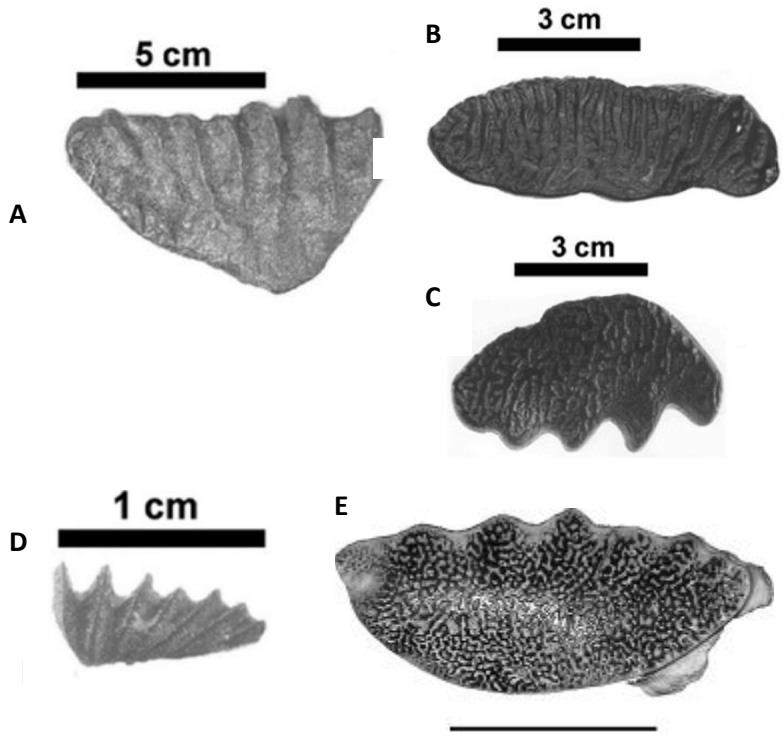



**Figura VIII-17.** Dipnoos del Cretácico medio de Brasil. **A**, "*Ceratodus*" *africanus*. **B**, *Equinoxiodus alcantarensis*. **C**, *Equinoxiodus schultzei*. **D**, *Arganodus tiguidiensis*. **E**, "*Neoceratodus sulamericanus*". Escala = 2 cm. Tomado de Toledo & Bertini (2005) y Medeiros *et al*. (2014).

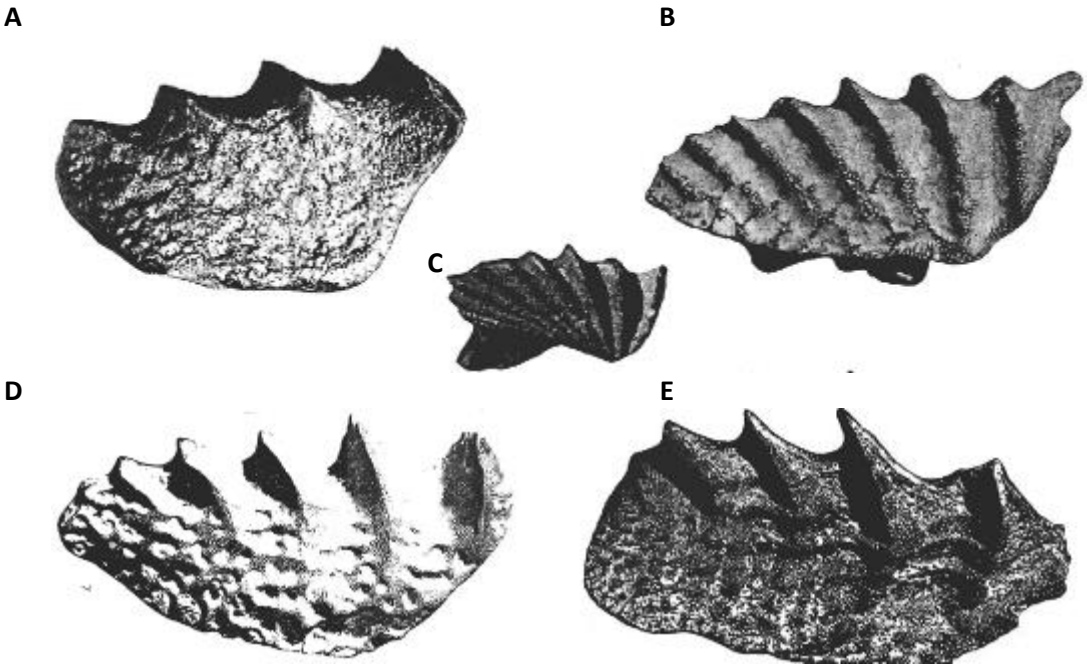



**Figura VIII-18.** Diversidad de dipnoos del Cretácico de África. **A**, *Ceratodus humei*. **B**, "*Ceratodus*" *pectinatus*. **C**, *Arganodus tiguidiensis*. **D**, "*Ceratodus*" *africanus*. **E**, *Retodus tuberculatus*. Tomado de Tabaste (1963).

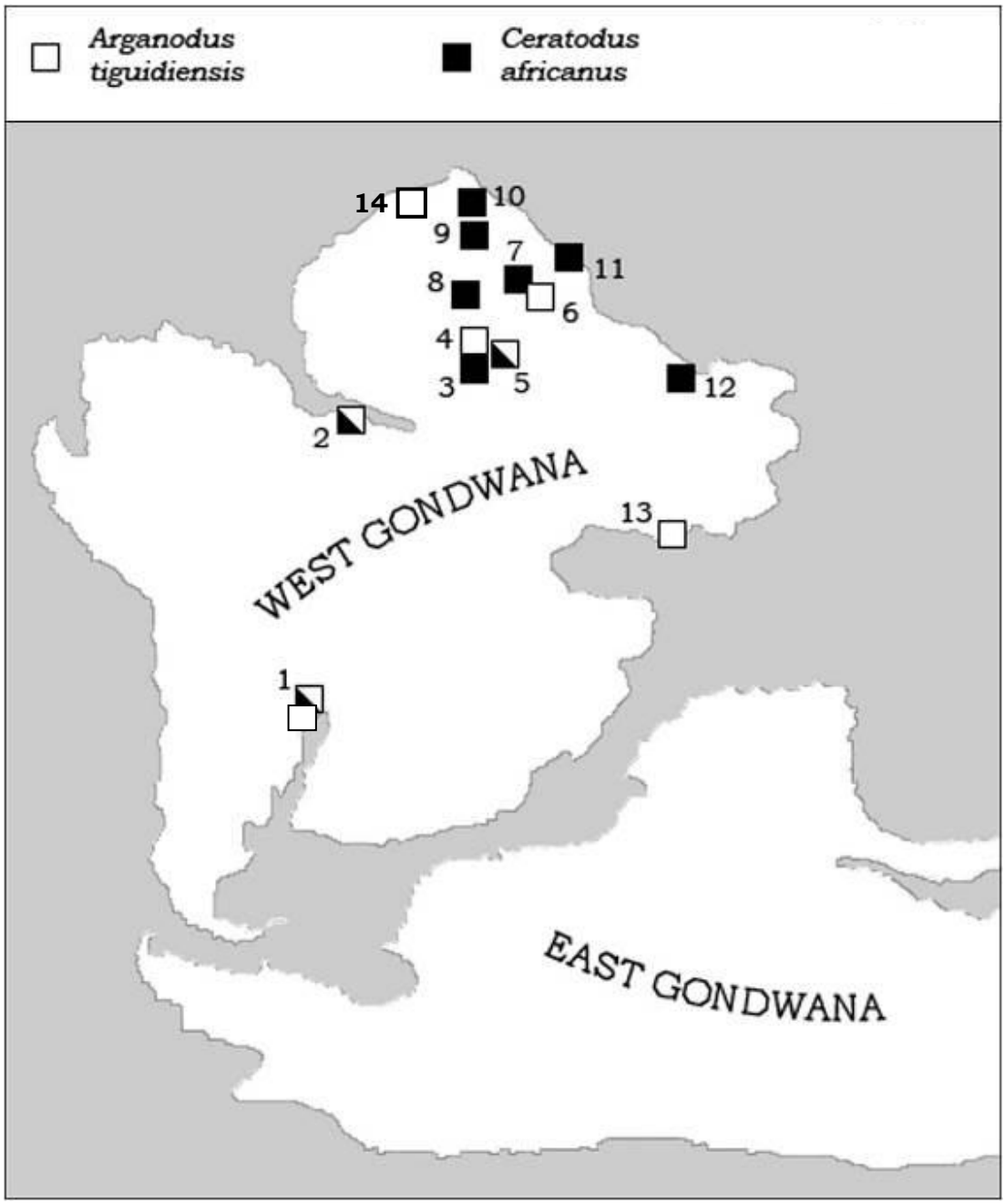



**Figura VIII-19**. Mapa del Jurásico Tardío de Gondwana mostrando las ocurrencias de *Arganodus tiguidiensis* y "*Ceratodus*" *africanus*. **1**, Jurásico Tardío de Uruguay (Formación Tacuarembó). **2**, Albiense-Cenomaniense de Brasil (Formaciones Itapecurú y Alcântara). **3**, Coniaciense-Santoniense Formación In Becetem) y Maastrichtiense (Grupo Igdaman) de Níger. **4**, Jurásico Medio/Tardío (Formación Tiourarén). **5**, Aptiense-Albiense de Niger (Formación Elrhaz/Echkar). **6**, Jurásico Tardío de Argelia (Formación Taouratine). **7-9**, distintas localidades del Cretácico Temprano de Níger. **10**, Cenomaniense de Marruecos (Kem Kem Beds inferior). **11**, Hauteriviense/Barremiense de Túnez (Miembro Chenini de la Formación Aïn el Guettar). **12**, Cenomaniense de Egipto (Formación Bahariya). **13**, Tithoniense de Etiopía (Formación Mugher Mudstone). **14**, Bathoniense (Formación Anoual) y Cenomaniense (Kem Kem Beds) de Marruecos. Unidades y edades tomadas de varias fuentes (Tabaste, 1963; Cunha & Ferreira, 1980; Wenz, 1980; Martin, 1981a, 1984a, 1997; Moody & Sutcliffe, 1991; Cavin *et al*., 2001; Churcher & De Iuliis, 2001; Dutra & Malabarba, 2001; Medeiros & Schultz, 2001; Castro *et al*., 2004; Cuny *et al*., 2004; López-Arbarello *et al*., 2008; Rauhut & López-Arbarello, 2009; Cavin *et al*., 2015; Haddoumi *et al*., 2016). Modificado de Soto & Perea (2010).

**Tabla VIII-D**. Caracteres de especies de dipnoos simultáneamente presentes en Sudamérica y otras regiones de Gondwana. Modificado de Soto & Perea (2010).

| **Taxón** | **Distribución** | **Caracteres seleccionados de las placas dentarias** |
|---|---|---|
| *Arganodus tiguidiensis* | Js (Uruguay, Algeria, Etiopía)<br>?Jm/Js-Km (Niger)<br>Km (Brasil)<br>?Jm (Libia)<br>Jm (Marruecos) | Tamaño pequeño, 7-8 crestas rectilíneas que radian desde un origen anterior, 1ª cresta corta, ángulo mesiolingual en torno a 90°, quilla mediolingual presente, margen lingual recto, *oclussal pits* restringidos a los valles entre crestas. |
| *Ceratodus humei* | Ki (Algeria, Niger)<br>Ks (Egipto, Sudán) | Tamaño mediano, 4-5 crestas curvas subparalelas de origen medial, 1ª cresta en ángulo, placas superiores truncadas mesialmente, ángulo mediolingual obtuso, quilla mediolingual ausente, margen lingual curvo, *oclussal pits* no restringidos a los valles entre crestas |
| *"Ceratodus" africanus* | Ki (Algeria, Túnez)<br>Ki-Ks (Niger)<br>Km (Brasil)<br>Ks (Marruecos, Egipto) | Tamaño mediano, 6-7 crestas curvas subparalelas de origen medial, 1ª cresta en ángulo, placas superiores truncadas mesialmente, ángulo mesiolingual obtuso, quilla mediolingual ausente, margen lingual curvo, *oclussal pits* no restringidos a los valles entre crestas |

"*Ceratodus*" *iheringi*, figurado pero no descrito por Ameghino (1898), es según Kemp (1997a) similar a otra forma del Cretácico de Australia, *Metaceratodus ellioti*.[14]

Apesteguía *et al*. (2007) revisaron los dipnoos de Argentina, describiendo dos nuevos géneros, *Ameghinoceratodus* (bajo la nueva combinación *A*. *iheringi*, pero ver debajo) y *Chaoceratodus*, así como nuevas especies de *Ceratodus* (*C. argentinus* y *C. kaopen*) y *Ptychoceratodus* (*P*. *cionei* y *P. wichmanni*). Asimismo, los autores confirmaron la presencia de *Metaceratodus wollastoni*, aunque discreparon con Kemp (1997a) en cuanto a las similitudes entre "*Ceratodus*" *iheringi* y *Metaceratodus*. Según Apesteguía *et al*. (2007) algunos de los taxones representan linajes endémicos (*Ameghinoceratodus*, *Chaoceratodus*), mientras que otros serían formas inmigrantes o relictos de dipnoos ampliamente distribuidos en el Jurásico.

[14] Kemp (1997a, b) también menciona la probable presencia de *Neoceratodus forsteri*, pero aquí se considera que la autora malinterpretó las figuras 1 y 2 de Pascual y Bondesio (1976), que ilustran material reciente de *N*. *forsteri* a efectos comparativos.

**Tabla VIII-E**. Distribución de los géneros de dipnoos presentes en el Jurásico-Cretácico de Gondwana.

| **Género** | **Distribución** | **Comentario** |
|---|---|---|
| *Arganodus* | Js (Uruguay, Algeria, Etiopía)<br>?Js-Km (Niger)<br>Km (Brasil)<br>Km (Túnez) | La asignación de materiales del Albiense de Túnez a *Arganodus* es un resultado de este trabajo. |
| *Ceratodus* | Js (India)<br>Ki (Australia, Algeria, Níger)<br>Km (Brasil)<br>Ks (Egipto, Sudán) | Los registros de *Ceratodus* de África y Brasil corresponden a *C*. *humei*. *C. africanus* y *C*. *pectinatus* corresponderían a un nuevo género (*"Afroceratodus"*). |
| "*Afroceratodus*" | Ki (Algeria, Túnez)<br>Ki-Ks (Niger)<br>Km (Brasil)<br>Ks (Marruecos, Egipto) | |
| *Retodus* | Ki (Algeria)<br>Ks (Egipto, Sudán, Niger, Bolivia) | La presencia de *Retodus* en Bolivia fue propuesta por Agnolin (2010). |
| *Equinoxiodus* | Km (Brasil, Túnez) | La presencia de *Equinoxiodus* en África fue propuesta por Fanti *et al*. (2016). |
| *Atlantoceratodus* | Ks (Argentina, Madagascar) | Apesteguía *et al*. (2007) proponen el género *Ameghinoceratodus* para algunos materiales del Cretácico Tardío de Argentina, pero *Atlantoceratodus* (descrito por Cione *et al*., 2007) tiene prioridad. |
| *Metaceratodus* | Ks (Argentina, Australia) | |
| *Neoceratodus* | Ki (Australia)* | Se concuerda con Kemp (1997b) en que *Neoceratodus* no está presente en Sudamérica ni África. |
| *Archaeoceratodus* | Ki (Australia) | |

* El género persiste hasta la actualidad.

Aquí se considera, pese a no haber consultado directamente los materiales descritos para Argentina, que algunos de estos taxones podrían caer dentro del rango de variabilidad intraespecífica. Sería deseable recobrar más materiales, en particular de aquellos taxones fragmentarios o basados en una sola placa.

Debe notarse que Cione *et al*. (2007) erigieron el género *Atlantoceratodus* para "*Ceratodus*" *iheringi*, teniendo prioridad *Atlantoceratodus* sobre *Ameghinoceratodus*. Asimismo, los autores reportaron este taxón para Madagascar (materiales anteriormente descritos como *Ptychoceratodus madagascariensis* o *Ferganaceratodus madagascariensis*; Martin *et al*., 1999). Agnolin (2010) describió posteriormente una nueva especie de *Atlantoceratodus*, *A*. *patagonicus*, y transfirió los materiales descritos como *Ptychoceratodus* por Apesteguía *et al*. (2007) al género *Ferganoceratodus* en Argentina.

Recientemente, Cione & Gouric Cavalli (2012) transfirieron dos especies creadas por Apesteguía *et al*. (2007) al género *Metaceratodus*, como *M*. *kaopen* y *M*. *whichmanni* (Fig. VIII-20), incluso reconstruyendo una serie ontogenética para esta última especie, y descartan la presencia de *M*. *wollastoni*, *Ptychoceratodus* y *Ferganoceratodus* en Sudamérica. Por tanto, tras esta compleja historia nomenclatural, aparentemente *Metaceratodus* y *Atlantoceratodus* serían los únicos géneros válidos para el Cretácico de Argentina.

A diferencia de Uruguay y, particularmente, Brasil, que muestran estrechas similitudes con el norte de África, las faunas de dipnoos de Argentina se vinculan a las Australia (Fig. VIII-22; y por tanto, potencialmente, a las de Antártida) y a las de Madagascar.

***Bolivia*.** Placas dentarias de "ceratodóntidos" han sido descritas para el Maastrichtiense-Paleoceno de Bolivia (Schultze, 1992; Schultze, 2004), que constituían la ocurrencia más joven para Sudamérica hasta la reciente descripción de otro ceratodóntido para el Paleoceno-Eoceno de Argentina (Cione *et al*., 2010). Agnolín (2010) identifica al género *Retodus* entre los materiales de Bolivia.

### 3.5. Status de "*Ceratodus*" *africanus*

Ha sido demostrado que la especie "*Ceratodus*" *tiguidiensis* corresponde a otro género, ya sea *Asiatoceratodus* o, como aquí se ha adoptado, *Arganodus*. Pero tampoco *Ceratodus africanus* y *Ceratodus pectinatus* (considerado sinónimo del anterior por Martin, 1984a) pueden ser asignados al género *Ceratodus*.

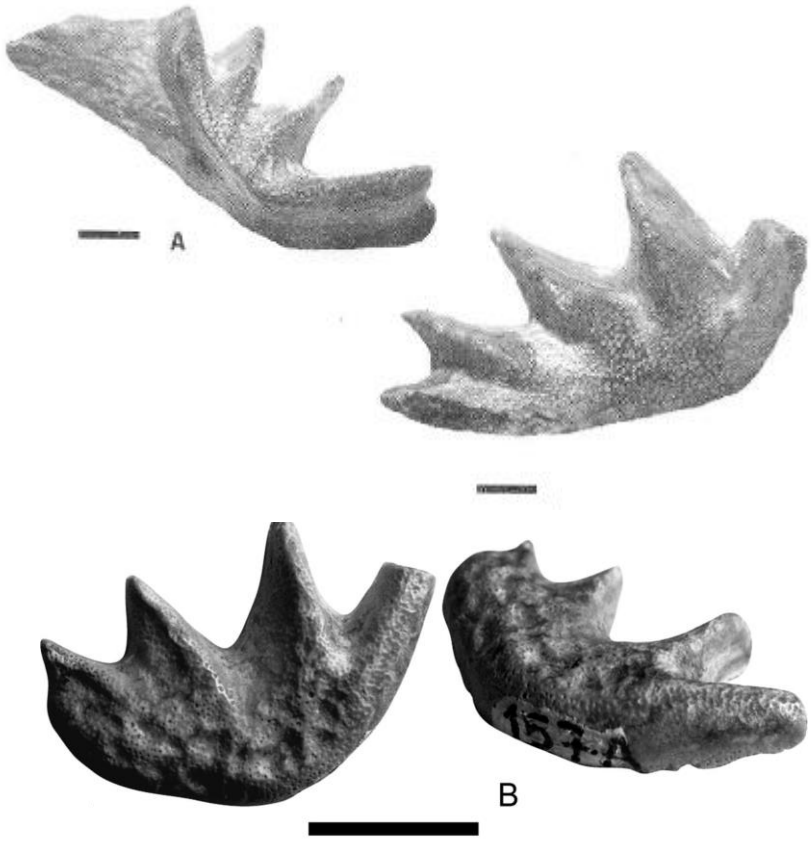



**Figura VIII-20.** Dipnoos del Cretácico de Argentina. **A,** *Atlantoceratodus iheringi*. **B**, *Metaceratodus wichmanni*. Escala = 2 mm (A) y 1 cm (C). Tomado de Cione *et al*. (2007) y Cione & Gouric-Cavalli (2012).

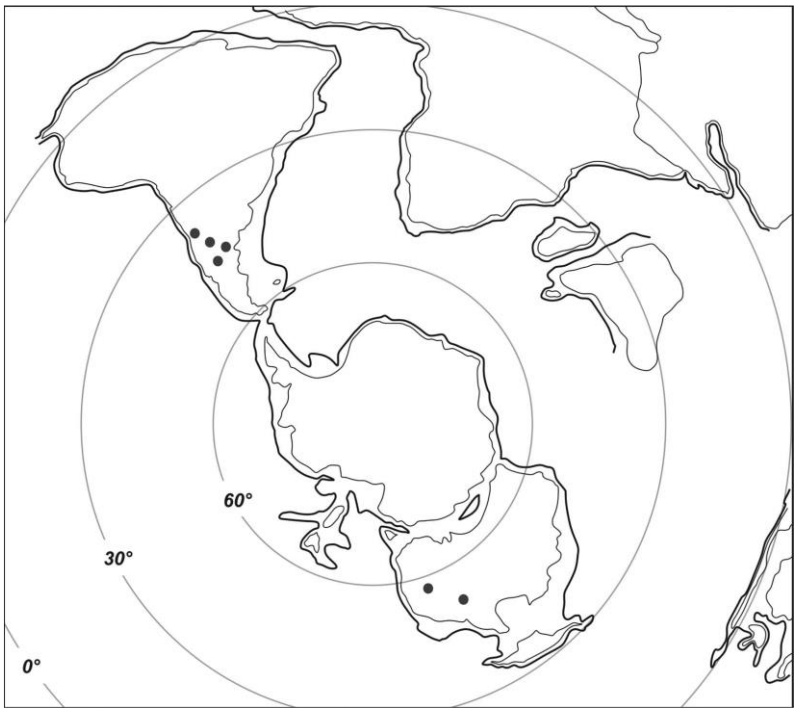



**Figura VIII-21.** Ocurrencias de *Metaceratodus* en el Cretácico de Argentina y Australia. Tomado de Cione & Gouric-Cavalli (2012).

Si se comparan las placas de la especie tipo de *Ceratodus*, *C. latissimus* del Triásico de Europa (Fig. VIII-15B), con *C. africanus* y *C. pectinatus* (Fig. VIII-18A,B), surgen claras diferencias. Las placas dentarias de *C. latissimus* son anchas y masivas, y tienen menos crestas que *C. africanus* y menos aún que *C. pectinatus*. El número de crestas también es mayor que en *C. diutinus*, del Cretácico de Australia. Las crestas de *C. africanus* y *C. pectinatus* son además paralelas y están fuertemente demarcadas, y sus placas superiores poseen una superficie de truncación mesial.

Por tanto, se concuerda con Kemp (com. pers.) en que estos materiales deben ser transferidos a un nuevo género. Si bien Martin (1982a, 1982b, 1984a) ha referido a *C . africanus* al género *Neoceratodus*, tanto Kemp (1997b) como Churcher & De Iuliis (2001) han presentado fuertes argumentos en contra de dicha propuesta, que sólo se basa en algunas características aparentemente similares pero que son influidas por el crecimiento y el desgaste.[15]

Gottfried *et al*. (2009) erigieron un nuevo género, *Lupaceratodus*, en base a placas del Cretácico medio de Tanzania. Aquí se considera a *Lupaceratodus* un posible sinónimo *junior* de "*Ceratodus" africanus*.

### 3.6. Estimación del tamaño de los dipnoos de Uruguay

Kemp (1977) publicó medidas de las placas dentarias y el largo corporal de *Neoceratodus forsteri*, para individuos de distintos estados ontogenéticos. Se ha hecho una regresión con esos datos para estimar el largo corporal de los dipnoos de la Formación Tacuarembó. Las medidas de Kemp (1977), que proporciona el largo del lado mesial y el largo del lado lingual, han debido transformarse al largo total de la placa dentaria empleado la regla de Pitágoras, para lo que han debido asimilarse las

[15] A. Kemp (com. pers.) ha sugerido de hecho el nombre "Afroceratodus", que hasta el momento continúa siendo un *nomen nudum*. Si bien *a priori* el nombre podría parecer poco apropiado, dado que placas de *C. africanus* también se encuentran en el noreste de Brasil, debe recordarse que esa porción de Brasil estaba aislada a mediados del Cretácico del resto de Sudamérica por brazos de mar (e.g. ver Maisey, 2011), mostrando faunas casi idénticas de peces y dinosaurios a su contraparte africana.

placas dentarias de *N*. *forsteri* a un triángulo rectángulo (lo que no es estrictamente cierto, pero sólo se procura obtener un orden de tamaño aproximado).

Las placas dentarias más pequeñas de la Formación Tacuarembó corresponderían, aplicando la ecuación de la Fig. VIII-22, a individuos de unos 40 cm de largo, mientras que las placas más grandes indican la presencia de dipnoos de 120 cm de largo (Tabla VIII-F).

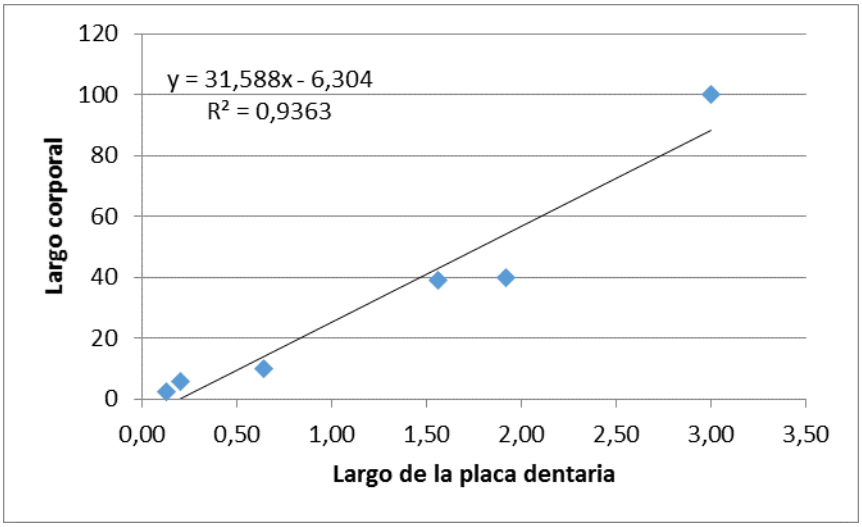



**Figura VIII-22**. Regresión de largo corporal vs. largo de la placa dentaria para *N*. *forsteri*, en base a datos de Kemp (1977).

**Tabla VIII-F**. Estimación del largo corporal para algunos ejemplares uruguayos.

| Material | Largo de la placa (cm) | Largo corporal (cm) |
|---|---|---|
| FC-DPV 1720 | 4,0 | 120,0 |
| MGT-1145 | 2,3 | 66,3 |
| MGT-1170 | 2,1 | 60,3 |
| MGT-1167B | 2,2 | 61,6 |
| MGT-1166 | 1,6 | 44,2 |
| MGT-1167A | 1,5 | 40,8 |
| MGT-1171 | 1,4 | 37,9 |

# CAPÍTULO IX
# TESTUDINATA

## 1. INTRODUCCIÓN

Las tortugas son uno de los grupos de vertebrados que más interés concita, tanto debido a su inusual plan corporal como a sus controversiales relaciones filogenéticas. Se trata de reptiles con un cráneo de tipo anápsido, un conspicuo caparazón rígido y un desplazamiento de las cinturas escapular y pélvica al interior de la caja torácica (Zangerl, 1969), lo que los hace fácilmente reconocibles.

El caparazón de las tortugas se divide en un carapacho dorsal convexo y un plastrón ventral plano, articulados lateralmente en mayor o menor medida. Estos elementos ya se encontraban presentes en los representantes más primitivos del grupo. Es interesante destacar que *Odontochelys*, del Triásico Tardío de China, carece de carapacho, no así de plastrón, a la vez que posee dientes (Li *et al*., 2008).

El carapacho, aquí ejemplificado por *Kayentachelys* (Fig. VIII-1), suele consistir de una fila longitudinal central de 8 *placas neurales*, sobre las espinas neurales de las vértebras; lateralmente 11 pares de *placas costales* en estrecha relación con las costillas, en la periferia del carapacho 11 pares de *placas periféricas*, una *placa nucal*, una o dos *placas suprapigales* y una *placa pigal*. En el plastrón, a su vez, suele reconocerse un elemento impar (*entoplastrón*) y elementos pares (*epiplastrones*, *hioplastrones*, *xifiplastrones* y, en tortugas basales, *mesoplastrones*).

Todos los elementos óseos, tanto del carapacho como del plastrón, exhiben contactos suturados. Asimismo, con escasas excepciones (e.g., *Dermochelys*, Tryonichidae; Joyce, 2007), las placas óseas están cubiertas por escudos córneos, estructura conjunta que tendría funciones defensivas (Zangerl, 1969). Al no solaparse los límites de las placas con los de los escudos, las primeras muestran surcos correspondientes a los límites entre los escudos. La configuración particular de esos surcos tiene valor filogenético, al igual que los patrones de suturas entre las diferentes placas.

Los escudos del carapacho se denominan: *cervical* (no siempre presente), *vertebrales*, *pleurales* y *marginales*. Es común en tortugas basales la presencia de escudos *supramarginales*. Los escudos del plastrón, en tanto, se denominan *intergular*, *gular*, *humeral*, *pectoral*, *abdominal*, *femoral* y *anal*.

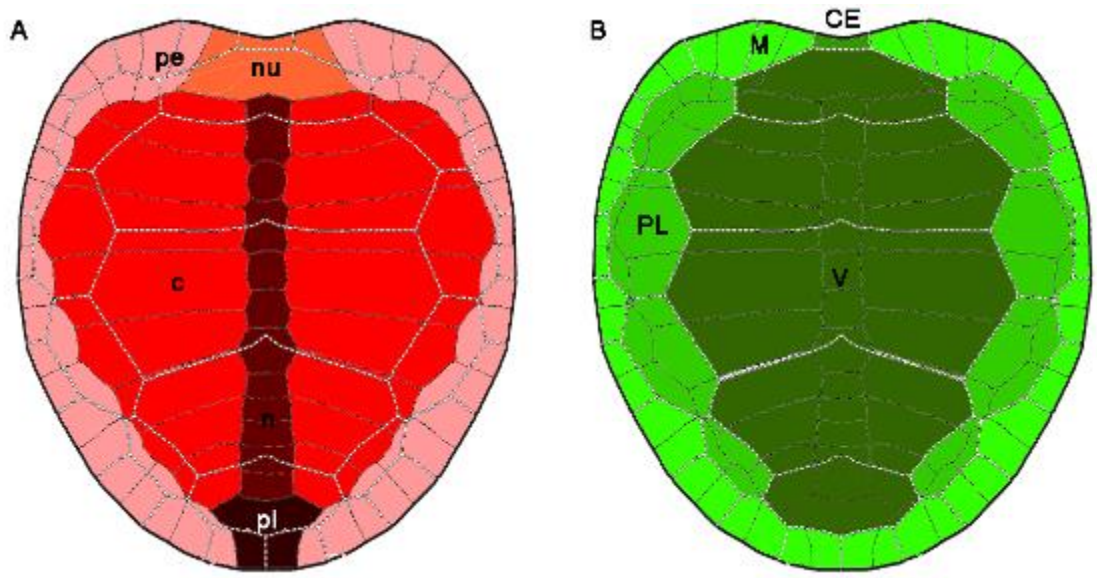



**Figura IX-1**. Carapacho de la tortuga primitiva *Kayentachelys*. **A**, placas. **B**, escudos. Abreviaturas de placas: c, costales; n, neurales; un, nucal; p, periféricas. Abreviaturas de escudos: CE, cervical; M, marginales; PL, pleurales; V, vertebrales. Modificado de Joyce (2007).

En lo que concierne a las relaciones filogenéticas de las tortugas dentro de Sauropsida, se han propuesto afinidades con diversos grupos (Fig. IX-2), incluyendo parareptiles, como procolofónidos o pareiasaurios (e.g. Lee, 1993; Laurin & Reisz, 1995); lepidosauromorfos, como sauropterigios o lepidosaurios (e.g. Rieppel & de Bragga, 1996; Müller, 2003); y arcosaurios, esta última hipótesis sustentada en bases moleculares (e.g. Kumazawa & Nishida, 1999).

Conviene hacer una precisión sobre los nombres de dos clados: Testudines y el más inclusivo Testudinata (Figs. IX-3). Testudines fue definido por Joyce *et al*. (2004) como el grupo corona proveniente del ancestro común más reciente de *Chelonia mydas* y *Chelus fimbriatus*, y todos sus descendientes, mientras que Testudinata incluye según dichos autores al grupo corona Testudines más todos los taxones *stem* que posean un caparazón completo homólogo con el de *Chelonia mydas*.

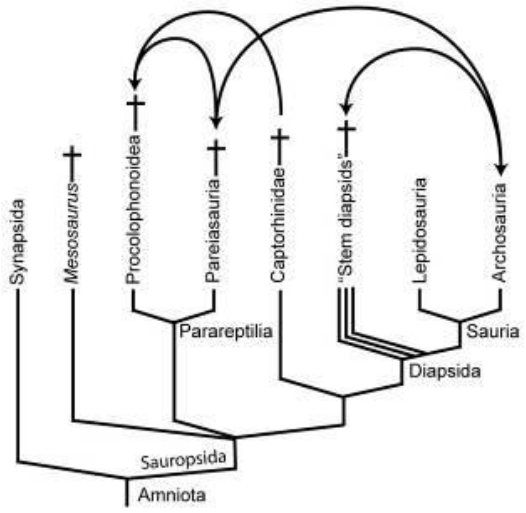



**Figura IX-2**. Diferentes posiciones filogéneticas de las tortugas dentro de Sauropsida.

Al interior de Testudines, existen dos grandes linajes de tortugas representados en la actualidad: los Pleurodira, que retraen el cuello plegándolo lateralmente, y los Cryptodira, que lo hacen verticalmente. Desde el análisis pionero de Gaffney (1975) no ha habido mayor problema en ese respecto. En la Fig. IX-3 se representa una filogenia representativa de los análisis recientes, tomada de Sterli (2010), basada en caracteres morfológicos.

No obstante, algunos estudios de evidencia total incorporando caracteres moleculares arrojaron dudas sobre la monofilia de Pleurodira (Sterli, 2010). Un reciente análisis filogenómico sí recobró a Pleurodira y Cryptodira como dos clados, así como algunas relaciones que son congruentes con el registro fósil (Crawford *et al*., 2015).

Al interior de Testudines existen asimismo diferentes hipótesis sobre cuántos taxones quedan por fuera del grupo corona Testudines (Sterli, 2010 y referencias), notablemente los taxones jurásicos *Kayentachelys*, *Heckerochelys, Eileanchelys* y *Condorchelys* (ver discusión en Anquetin, 2011).

Un aporte reciente al conocimiento de la evolución de las tortugas sudamericanas lo constituyó el reconocimiento del nuevo clado Meiolaniiformes (Sterli & De la Fuente, 2013), que reúne formas principalmente gondwánicas pero que también tiene representantes laurásicos, y que filogenéticamente se ubica como *stem* Testudines.

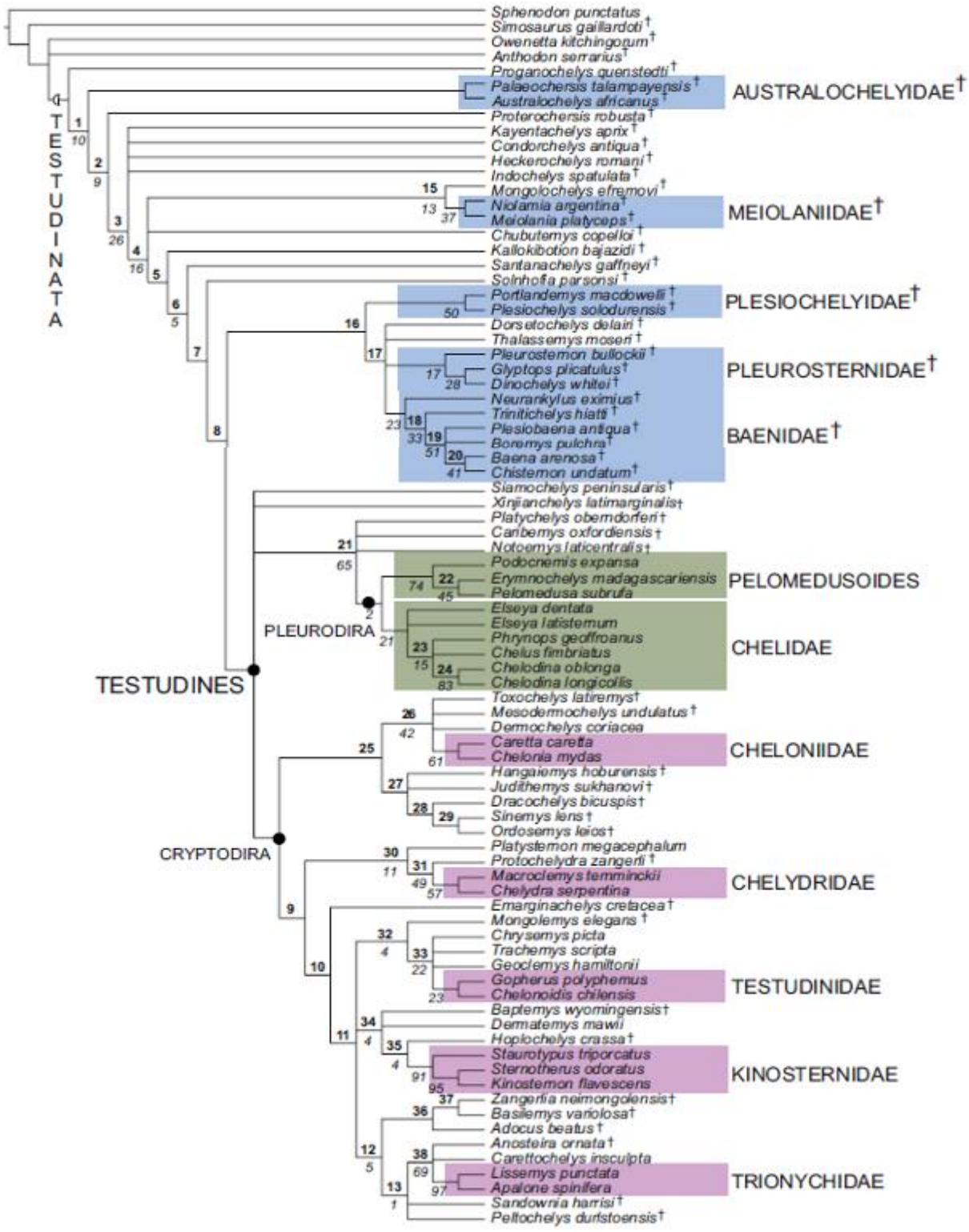



**Figura IX-3**. Filogenia de Testudinata basada en caracteres morfológicos. Tomado de Sterli (2010).

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

Los materiales de tortugas de la Formación Tacuarembó se restringían a un fragmento de placa costal sin valor diagnóstico, proveniente de la localidad de Martinote, ilustrado por Soto (2004) y mencionado por Perea *et al*. (2009). Nuevos restos ameritan su descripción detallada.

El más completo de ellos, descrito en detalle por Perea *et al*. (2014), es un molde externo parcial de carapacho, que tras ser aislado en un bloque de arenisca protegido por yeso, fue preparado bajo lupa binocular y reforzado con cianoacrilato. Se realizó un análisis de tomografía computada a efectos de descartar la presencia de restos óseos dentro del bloque. La terminología sigue a Joyce *et al*. (2004), Lyson *et al*. (2011) y Scheyer (2007) en relación a la taxonomía, medidas e histología, respectivamente.

## 3. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

TESTUDINATA *sensu* Joyce, Parham & Gauthier, 2004

TESTUDINES Batsch, 1788, *sensu* Joyce, Parham & Gauthier, 2004

TESTUDINES *incertae sedis*

*Tacuarembemys* Perea, Soto, Sterli, Mesa, Toriño, Roland & Da Silva, 2014

*T. kusterae* Perea, Soto, Sterli, Mesa, Toriño, Roland & Da Silva, 2014

**Material.** MGT-1185, molde externo parcial de carapacho y algunos restos óseos, destacando dos placas costales parciales y una placa neural. Calcos positivos y negativos están depositados en la Facultad de Ciencias, bajo el número de catálogo FC-DPV-2761.

**Proveniencia.** Camino a Rincón de Giloca, a 500 metros de la Ruta Nacional Nº 26**.** Miembro Batoví (Jurásico Tardío-?Cretácico Temprano) de la Formación Tacuarembó.

**Descripción.** El carapacho está representado por un molde externo preservado en una arenisca fina cuarzosa (Fig. IX-4A). El molde, de 13 cm de largo, preserva la

morfología de aproximadamente 2/3 del carapacho, habiéndose perdido la porción posterior a la placa neural 6 y, en el borde del carapacho, la porción posterior al segundo par de placas periféricas (Figs. IX-4 y IX-5).

El carapacho habría medido de estar completo unos 18 cm de largo total (estimado). Los huesos mejor preservados (placa costal 2, placa neural 4; Fig. IX-6) se corresponden en tamaño y morfología con la región correspondiente del molde. El molde preserva los límites de las placas y de los escudos, pero no la sutil ornamentación de las placas, visible en lupa binocular (Fig. IX-7A). Un rasgo conspicuo del carapacho es la profunda y ancha escotadura nucal.

***a) Placas.*** La placa nucal tiene forma de arco, siendo más ancha que larga (Figs. IX-4 y IX-5). Su margen anterior es cóncavo, debido a la escotadura nucal, y su margen posterior es convexo. Articula con la primera placa neural, el primer par de placas costales y el primer de placas periféricas. Varias de las suturas no están claras; quizás eran aproximadamente coincidentes con los bordes laterales del primer escudo vertebral y el primer par de escudos marginales.

La serie neural está preservada desde la primera a la sexta placa (Figs. IX-4 y IX-5). La placa neural 1 tiene forma hexagonal, y contacta con la nucal, los dos primeros pares de placas costales y la neural 2. La neural 2, de forma subcuadrangular (ligeramente más larga que ancha), es la de menor tamaño de la serie; contacta con las neurales 1 y 3 y solamente el segundo par de placas costales.

Las placas neurales 3 a 6 tienen forma hexagonal (que podría describirse como “forma de sarcófago”, mientras que la neural 1 sería un “sarcófago invertido”), y todas contactan con las neurales previas y posteriores, así como con dos pares de placas costales.

El primer par de placas costales tiene forma de ala, y contacta a las placas periféricas 1 a 4 (Figs. IX-4 y IX-5). Los pares 2 a 6 son de forma groseramente rectangular, más anchos que largos, y contactan a las placas neurales como ya ha sido descrito. Las placas periféricas 1 a 4 pueden ser reconstruidas en base a algunas suturas y la morfología anterior del primer par de placas costales.

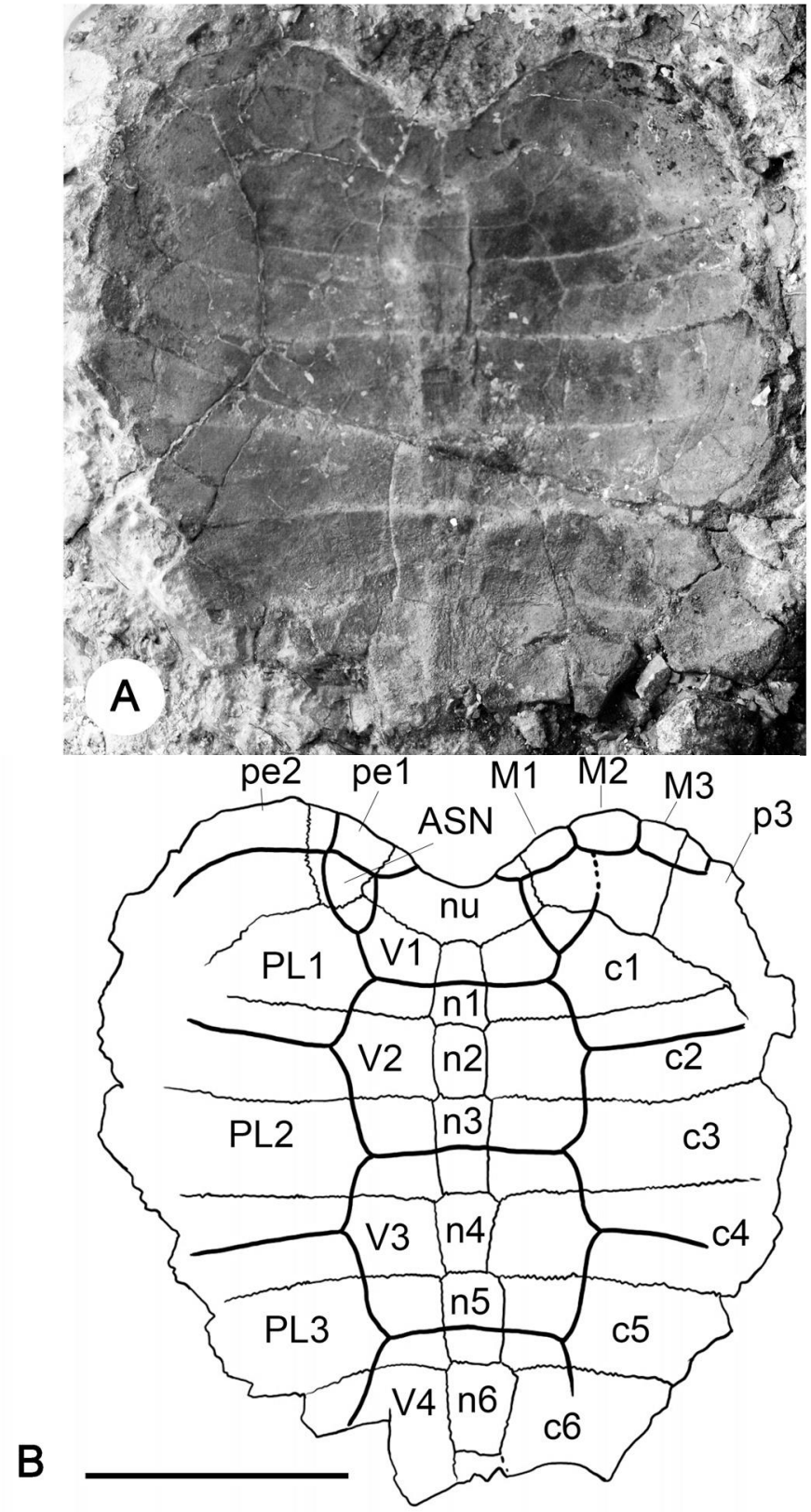



**Figura IX-4**. **A**, fotografía del molde de carapacho MGT-1185. **B**, esquema interpretativo. Las líneas delgadas corresponden a suturas entre placas, y las líneas gruesas a surcos de escudos. Modificado de Perea *et al*. (2014).

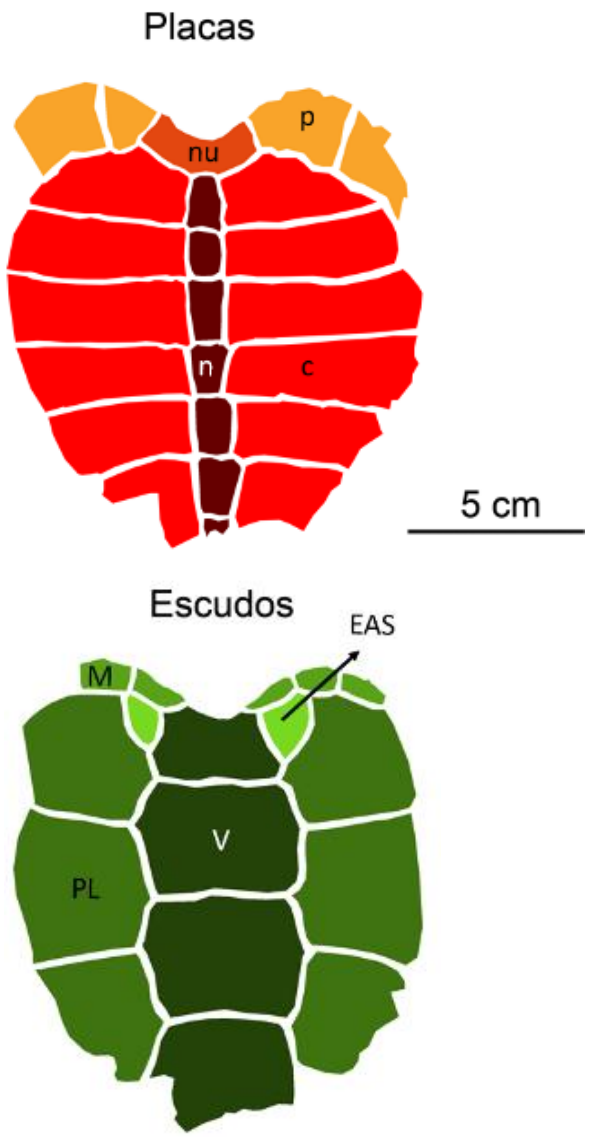



**Figura IX-5.** Esquemas interpretativos del molde MGT-1185. Abreviaturas de placas: c, costales; n, neurales; un, nucal; p, periféricas. Abreviaturas de escudos: EAS, anteriores supernumerarios; M, marginales; PL, pleurales; V, vertebrales.

Los fragmentos óseos, de espesor considerable (hasta 5,25 mm), representan mayormente restos de carapacho. Dos de ellos se han identificado como la segunda placa costal izquierda y la cuarta placa neural (Fig. IX-6), y presentan la morfología descrita más arriba para el molde. Macroscópicamente, las placas aparentan carecer de ornamentación, excepto por tenues crestas que se desarrollan cerca de los límites de las placas, dispuestas perpendicularmente a los mismos (Figs. IX-7A). Al MEB y microscopio petrográfico, se aprecian pequeños *pits* distribuidos aleatoriamente sobre la superficie de las placas (ver Perea *et al*., 2014).

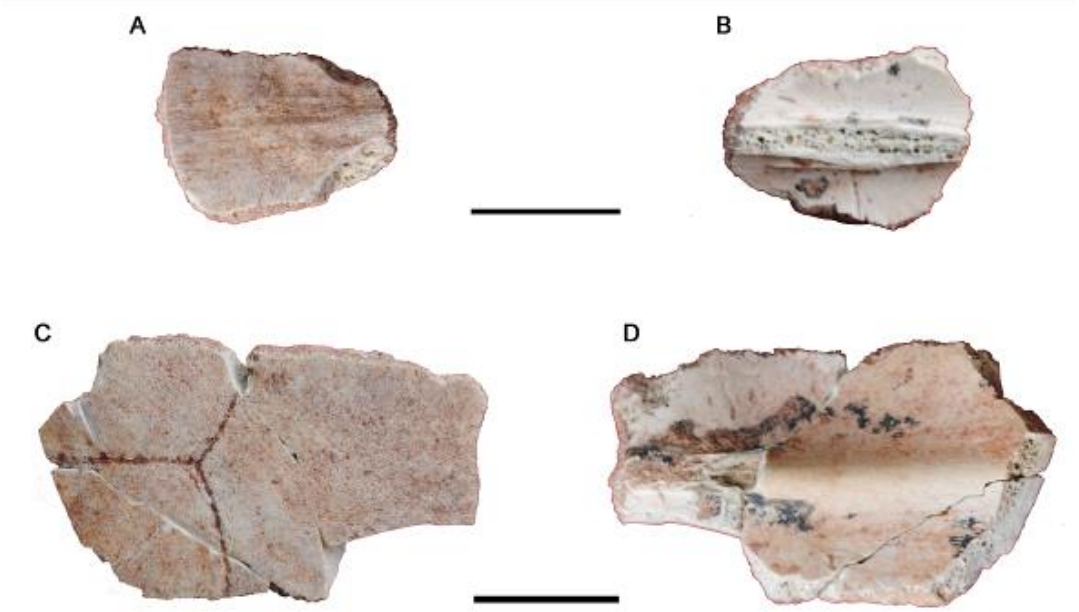



**Figura IX-6**. Placas selectas de MGT-1185. **A-B**, placa neural en vista dorsal (A) y ventral (B). **C-D**, placa costal en vista dorsal (C) y ventral (D). Escala = 1 cm. Modificado de Perea *et al*. (2014).

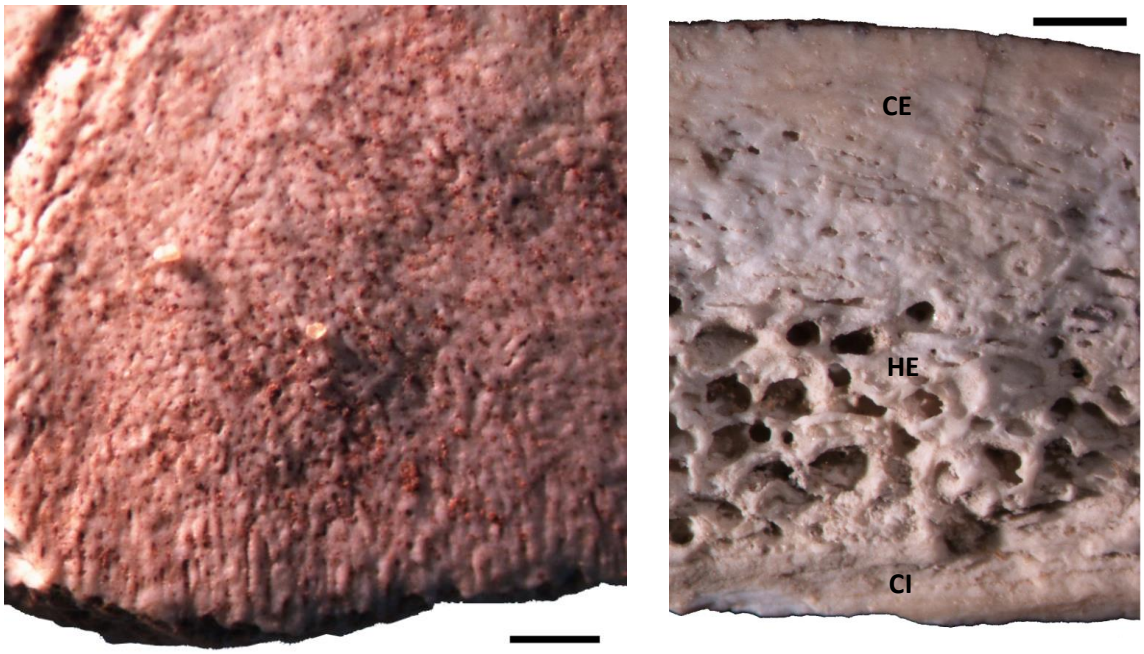



**Figura IX-7.** Fragmento de placa de MGT-1185 en lupa binocular. **A**, vista dorsal mostrando la ornamentación. **B**, vista en corte mostrando la estructura en tres capas. Abreviaturas: CE, córtex externo; CI, córtex interno; HE, hueso esponjoso. Escala = 1 mm. Modificado de Perea *et al*. (2014).

***b) Escudos*.** Quizás debido a la profunda escotadura nucal y las cortas placas marginales, el escudo cervical aparenta estar ausente en MGT-1185 (Figs. IX-7 y IX-8).

El escudo vertebral 1 tenía forma trapezoidal y era el más angosto de la serie preservada. Los escudos vertebrales 2 a 4 eras aproximadamente tan anchos como los escudos pleurales (Figs. IX-4 y IX-5). Los contactos entre los escudos vertebrales 1 y 2, 2 y 3, y 3 y 4 están localizados en las placas neurales 1, 3 y 5 (Fig. IX-4).

Un par de conspicuos escudos supernumerarios anteriores (*sensu* Lyson *et al*., 2011) se localizaba entre el primer escudo vertebral, el primer escudo pleural y el primer par de escudos marginales (Figs. IX-4 y IX-5).

Los escudos pleurales eran tan anchos como largos, y cubrían la mayor parte de las placas periféricas. Los escudos marginales anteriores estaban enteramente incluidos en el los huesos periféricos. Aunque no existía un escudo cervical, los escudos marginales del primer par no contactaban en la línea media (Figs. IX-4 y IX-5), probablemente debido a la profunda escotadura nucal de MGT-1185.

TESTUDINES gen. et sp.indet.

**Material**. FC-DPV 2153, placa costal. FC-DPV 2615 (lote), incluyendo una posible placa suprapigal, un posible hioplastrón o hipoplastrón, una escápula completa y varios fragmentos óseos**.**

**Procedencia**. Localidad '*Tacuaremboia*'. Miembro Batoví (Jurásico Tardío-?Cretácico Temprano) de la Formación Tacuarembó.

**Descripción**. Estos materiales se describen en conjunto debido a que poseen un mismo número de catálogo, sin implicar que pertenezcan al mismo taxón. De hecho, más de un inviduo está representado a juzgar por el diferente tamaño de los materiales. A su vez, no es posible vincular claramente la escápula con estos fragmentos de carapacho y de plastrón. La placa costal más completa del lote FC-DPV 2615, de pequeño tamaño (Fig. IX-8A), proviene del lado derecho del carapacho. Su curvatura indica que se trataba de una placa de la parte posterior del mismo. Los surcos de los escudos no están bien preservados. La placa FC-DPV 2153, de tamaño mayor (Fig. IX-8B), posee una ornamentación externa de aspecto granular (Fig. IX-9B).

Un rasgo compartido por esta placa y por FC-DPV 2153 es su extremo distal triangular, más estrecho que el resto de la placa, que hace pensar en la posibilidad de la existencia de fontanelas costo-periféricas.

La placa suprapigal (Fig. IX-10A,B), de superficie externa convexa y superficie interna cóncava, tiene una morfología groseramente hexagonal. Posee un particular proceso bífido, que podría articular con la placa neural precedente. Ni la placa pigal ni el hioplastrón/hipoplastrón (Fig. IX-10D,E) muestran marcas de surcos de escudos. La escápula (Fig. IX-10C,D) muestra un proceso acromial de similar desarrollo al proceso escapular, la ausencia de una cresta acromial y la cavidad glenoidea situada en un pedestal. El coracoides no se preservó, pero claramente no tenía una íntima relación con el proceso acromial de la escápula y sólo se relacionaba con la misma a nivel de la cavidad glenoidea.

**Comentario**. La mayoría de estos materiales no tienen contrapartes en MGT-1185, y por tanto no pueden realizarse comparaciones. La ornamentación en FC-DPV 2153 es más evidente que en MGT-1185, visible a simple vista, con *pits* más gruesos y de formas poligonales (Fig. IX-9B), mientras que tampoco se observan las estrías perpendiculares a los bordes de la placa, lo que quizás podría permitir suponer preliminarmente la presencia de dos taxones distintos, aunque nuevos materiales son necesarios para confirmar este extremo. En cambio la pequeña placa costal del lote FC-DPV 2615 posee una ornamentación similar a la de MGT-1185, compuesta por pequeños *pits*.

La falta de surcos de escudos en la placa pigal y el hioplastrón/hipoplastrón, que limitan su utilidad para una identificación taxonómica, podría deberse a desgaste por transporte o ser un carácter genuino.

La escápula, que representa uno de los únicos elementos postcraneales completos de tetrápodos conocido para la Formación Tacuarembó, es tal vez el elemento más informativo, ya que su combinación de caracteres permite descartar claramente que se trate de un Testudinata basal (Fig. IX-16), ubicándola dentro de *crown* Testudines. En efecto, la presencia de un pedestal para la cavidad glenoidea es una sinapomorfía de Testudines (Joyce, 2007; Anquetin, 2012).

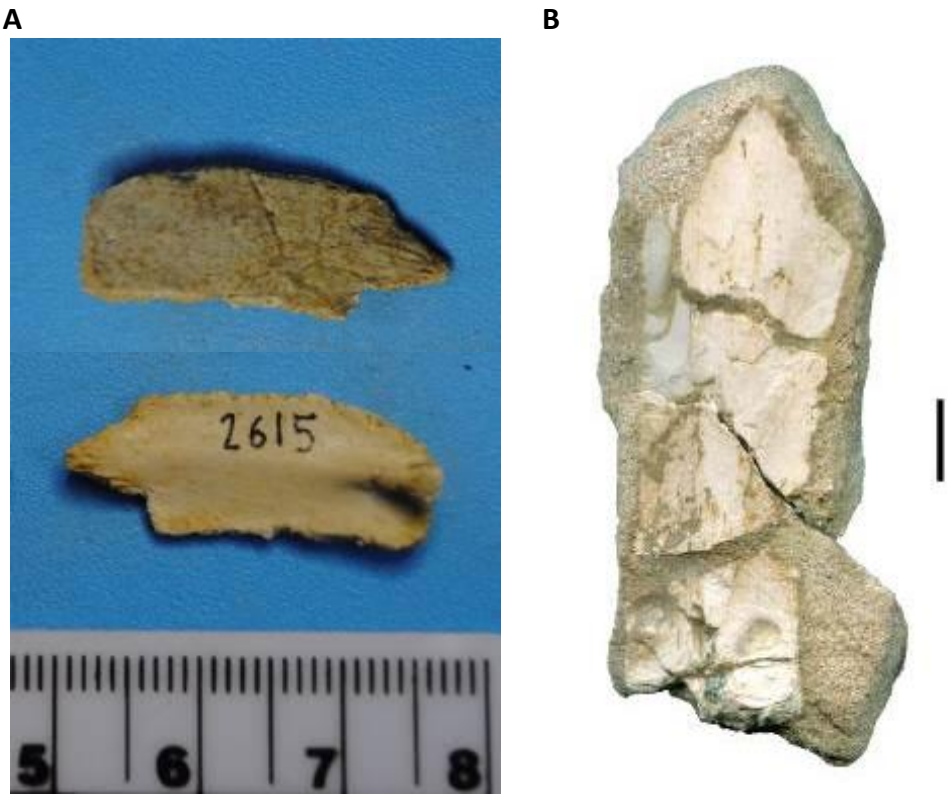



**Figura IX-8. A**, placa costal del lote 2615 en vistas dorsal (arriba) y ventral (abajo). **B**, FC-DPV 2153, placa costal. Escala = 1 cm.

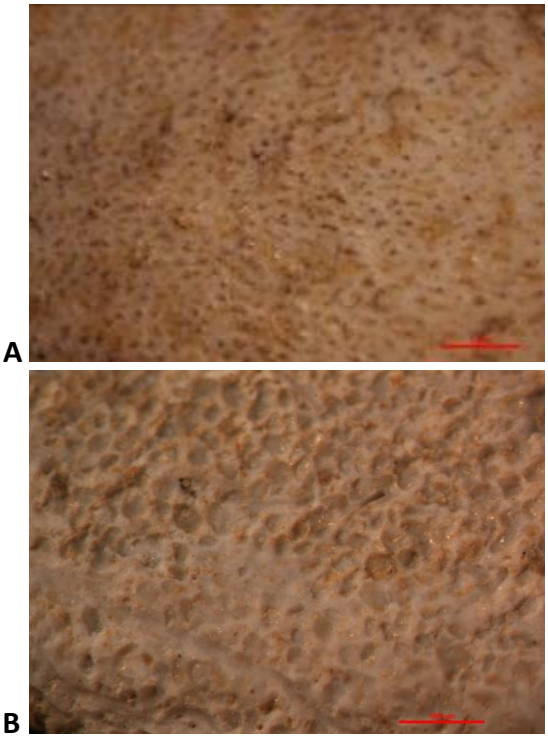



**Figura IX-9.** Ornamentación de las placas costales. **A**, placa del lote 2615. **B**, FC-DPV 2153. Escala = 1 mm.




**Figura IX-10.** Lote FC-DPV 2615. **A-B**, placa suprapigal en vistas dorsal (A) y ventral (B). **C-D**, escápula. **E-F**, plastrón en vistas dorsal (E) y ventral (F).

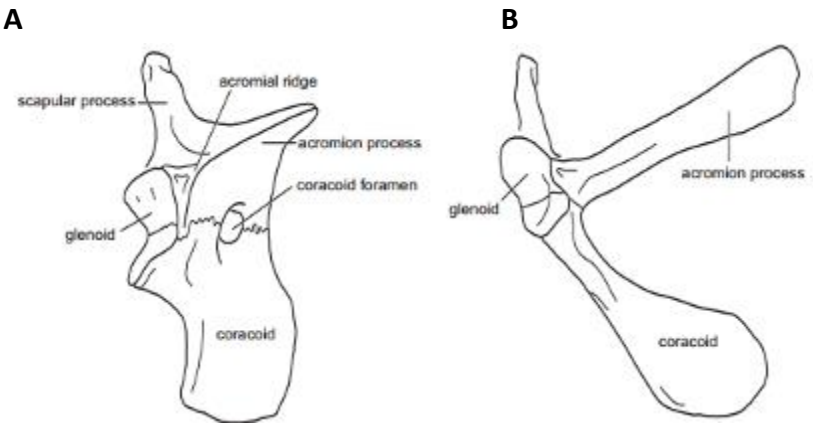



**Figura IX-11.** Morfología del escápulo-coracoides en tortugas. **A**, Testudinata basales (*Proganochelys*). **B**, Testudines (el criptodiro *Macrochelys*). Tomado de Joyce (2007).

## 4. ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Sólo MGT-1185 fue considerado para el análisis filogenético, siendo los otros materiales demasiado fragmentarios. Tras dos rondas de TBR se obtuvieron 240 árboles más parsimoniosos (L = 905 pasos, CI = 0,335, RI = 0,763). El consenso estricto muestra una topología pobremente resuelta en la base de Testudines, pero en todos ellos MGT-1185 se recupera dentro de dicho clado. MGT-1185 ocupa alternativamente dos posiciones (Perea *et al*., 2014): como el grupo hermano de los *crown* Pleurodira, o bien como el grupo hermano del criptodiro *Sinemys lens* (ver Fig. IX-12). Sólo el hallazgo de nuevos restos puede arrojar más luz sobre las relaciones filogenéticas de MGT-1185.

## 5. DISCUSIÓN

Como fue determinado por Perea *et al*. (2014), MGT-1185 se comporta como un "taxón saltarín" (*wildcard taxon*) en el análisis filogenético, dado que sólo 7,5% de los caracteres (18 de 241) pueden ser codificados. No obstante esto, puede ser considerada un miembro de Testudines. El clado Testudines está soportado por dos sinapomorfías: una única placa suprapigal (carácter 136) y una primera costilla torácica pequeña (carácter 200). Si bien el estado para estos caracteres es desconocido en

MGT-1185, otros caracteres permiten excluir la posibilidad de que se trate de un *stem* Testudines.

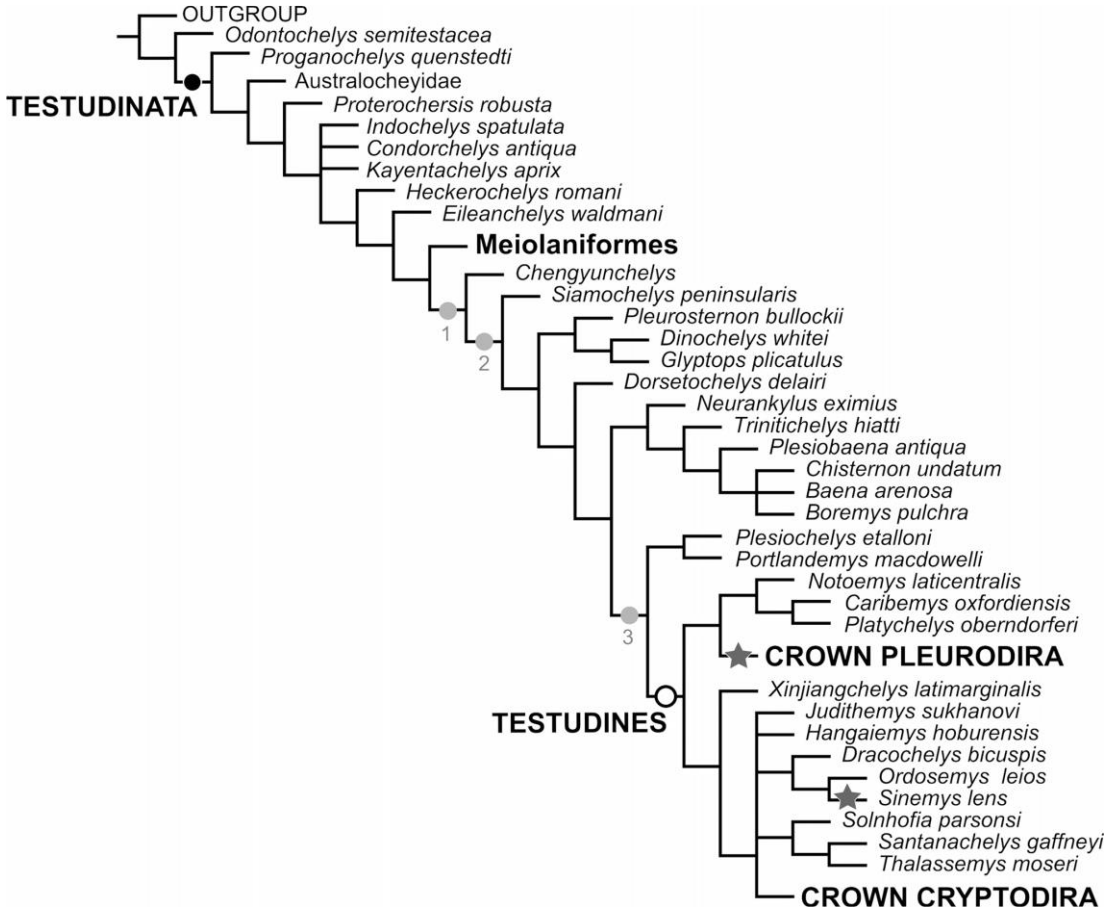



**Figura IX-12.** Árbol de consenso estricto (simplificado), mostrando las relaciones filogenéticas entre los Testudinata. Las dos estrellas indican las posiciones alternativas de MGT-1185. Los nodos numerados se mencionan en el texto. Tomado de Perea *et al*. (2014).

En efecto, la presencia del surco entre los escudos vertebrales 3 y 4 sobre la placa neural 5 (carácter 142) es una sinapormorfía de las tortugas más derivadas que *Chenyungchelys* (nodo 1 en Fig. IX-12), mientras que la presencia de escudos vertebrales angostos (carácter 141) es una sinapomorfia de *Siamochelys* y tortugas más derivadas (nodo 2 en Fig. IX-12). En *stem* Testudines (e.g., *Kayentachelys*, *Condorchelys*, *Mongolochelys*), los escudos vertebrales son muy anchos (más anchos que los pleurales), y el surco entre los escudos vertebrales 3 y 4 se localizan sobre la placa neural 6.

De entre todas las tortugas, MGT-1185 comparte dos caracteres llamativos con el solemídido *Naomichelys speciosa* (Aptiense-Campaniense de EE.UU.; Hirayama *et al*., 2000): la presencia de una profunda escotadura nucal (carácter no incluido en el análisis) y de un par de escudos supernumerarios anteriores. No obstante, el carapacho de *Naomichelys* difiere claramente de MGT-1185 en la morfología de los escudos (comparar Figs. IX-13B y D), como también en la ornamentación, que en *Naomichelys* está compuesta de tubérculos levantados que se dislocan fácilmente (Joyce *et al*., 2011; Fig. IX-15).

### 5.1. Evolución de caracteres selectos

MGT-1185 exhibe caracteres que, tomados individualmente, están presentes en otras tortugas, aunque ningún taxón exhibe esta combinación de caracteres, lo que justificaría el reconocimiento de un nuevo género y especie. Algunos de estos caracteres se comentan debajo.

*a) Escotadura nucal profunda y ancha (carácter no incluido en el presente análisis)*. Muchos taxones de diferentes clados poseen carapachos con escotadura nucal de variadas morfologías. El caso de MGT-1185 difiere claramente de la 'V' abrupta del criptodiro *Chitracephalus* o la 'U' abierta del nanhsiungquélido *Jiangxichelys*, asemejándose a la condición del mongoloquélido *Mongolochely*s y los solemídidos *Solemys* y *Naomichelys* (Khozatsky, 1997; de Broin & Murelaga, 19999; Hirayama *et al*., 2000; Fig. IX-13).

Se ha procurado cuantificar el desarrollo de la escotadura mediante la relación largo de la escotadura/ancho de la escotadura (Fig. IX-14). Para MGT-1185, cuyas medidas son 16,5 mm y 54,0 mm, la relación es 0,31. El valor es alto, siendo sólo superado por los ya mencionados *Chitracephalus* (Pérez-García, 2012; Fig. IX-13A) y *Naomichelys* (Hirayama *et al*., 2000; Joyce *et al*., 2011; Fig. IX-13B), y el nanhsiungquélido *Zangerlia* (e.g. Sukhanov, 2000; Fig. IX-13C).

Otras tortugas continentales jurásicas (e.g., *Kayentachelys*, *Heckerochelys*, *Indochelys*, *Siamochelys*, sinemídidos, algunos xinjianquélidos; Gaffney *et al*., 1987;

Sukhanov, 2000, 2006; Matzke *et al*., 2004; Anquetin *et al*., 2009; Fig. IX-21) poseen un borde anterior del carapacho recto o casi recto. Sería de interés incluir este carácter en futuros análisis filogenéticos.

*b) Morfología de la serie neural***.** En MGT-1185 la placa neural 1 tiene forma de sarcófago invertido, la placa neural 2 es rectangular, y las placas neurales 3 a 6 tienen forma de sarcófago, es decir 6-4-6-6-6-6. La morfología y los contactos de la serie neural recuerdan a las de *Siamochelys* (Jurásico Medio de Tailandia; Tong *et al*., 2002), *Basilochelys* (Jurásico Tardío-Cretácico Temprano bajo de Tailandia; Tong *et al*., 2009; Fig. IX-16C), y a lo observado en representantes de las familias Adocidae (Jurásico Tardío-Oligoceno de Asia y Campaniense-Paleoceno de Norteamérica; Sukhanov, 2000) y Nanhsiungchelyidae (Albiense-Maastrichtiense de Asia y Campaniense-Maastrichtiense de Norteamérica; Sukhanov, 2000). Difiere por tanto de la morfología neural en *stem* Testudines como *Naomichelys speciosa* (Gaffney *et al*., 1987; Hirayama *et al*., 2000; Fig. IX-16D).

*c) Ornamentación (carácter 123).* La ornamentación sutil de MGT-1185 no es suficiente para sugerir afinidades con algún clado particular dentro de Testudines. En el presente análisis filogenético, la ausencia de una ornamentación evidente del caparazón es una sinapomorfía de las tortugas más derivadas que *Plesiochelys* (nodo 3 en Fig. IX-12).

*d) Ausencia de escudo cervical (carácter 137)*. El escudo cervical ha sido perdido independientemente en diferentes linajes, como ser pelomedusoides y testudínidos, en los cuales los escudos marginales del primer par contactan entre sí. No obstante, en unos pocos casos, como ser MGT-1185 y los pleurodiros *Araripemys* (Fig. IX-16D) y *Sinemys* (Meylan, 1996; Brinkman & Peng, 1993), la ausencia del escudo cervical se corresponde con la presencia de una profunda escotadura nucal, y los escudos marginales del primer par no contactan entre sí.

*e) Escudos supernumerarios anteriores (carácter 138)*. La presencia de un par de pequeños escudos supernumerarios anteriores de forma triangular, localizados entre el primer par de escudos marginales, el primer escudo vertebral y el primer par de escudos pleurales, es un rasgo raro en tortugas.

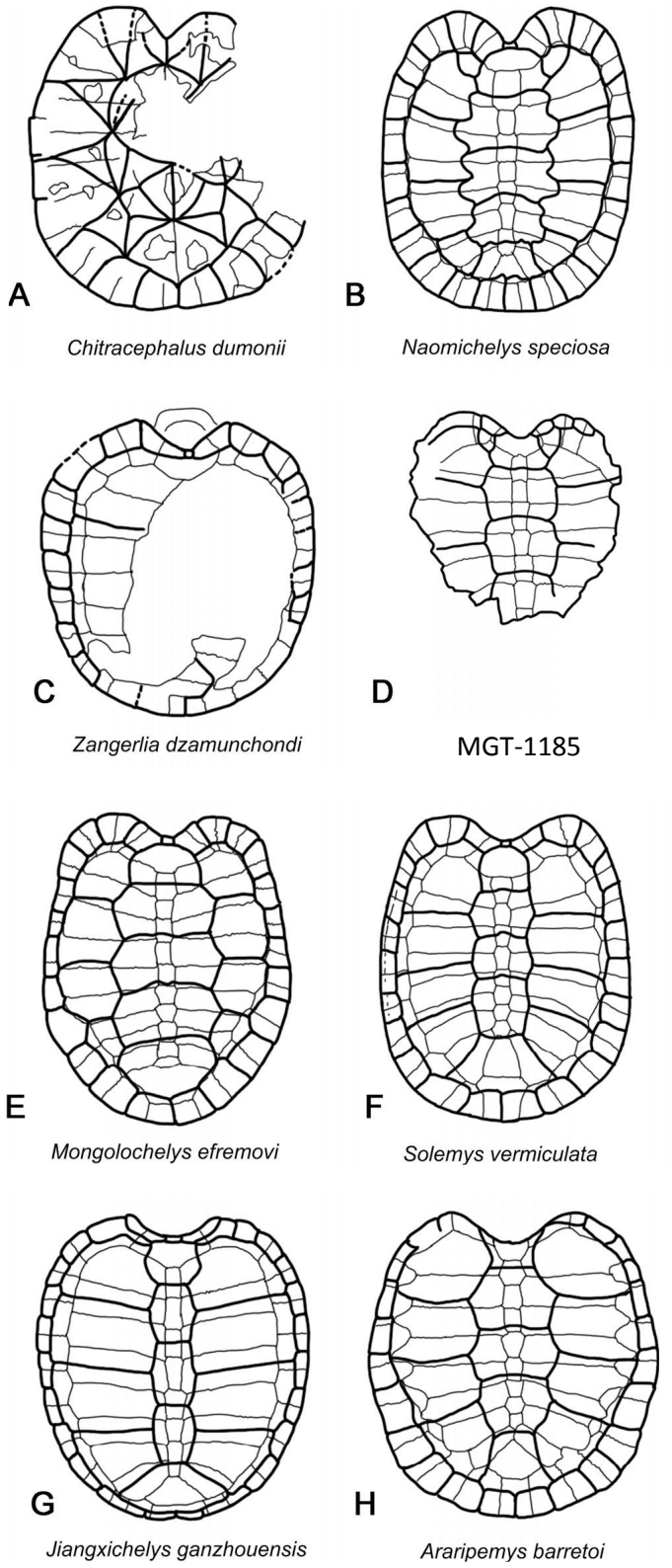



**Figura IX-13.** Carapachos de tortugas (no a escala) con escotaduras nucales bien desarrolladas. A, *Chitracephalus dumoni*i. B, *Naomichelys speciosa*. C, *Zangerlia dzamunchondi*. D, MGT-1185. E, *Mongolochelys efremov*i. F, *Solemys vermiculata*. G, *Jiangxichelys ganzhouensis*. H, *Araripemys barretoi*. Las líneas delgadas representan suturas, las líneas gruesas representan surcos de escudos. Basado en Meylan & Gaffney (1991), de Broin & Murelaga (1999), Hirayama *et al*. (2000), Sukhanov (2000), Tong & Mo (2010) y Pérez-García (2012). Modificado de Perea *et al*. (2014).

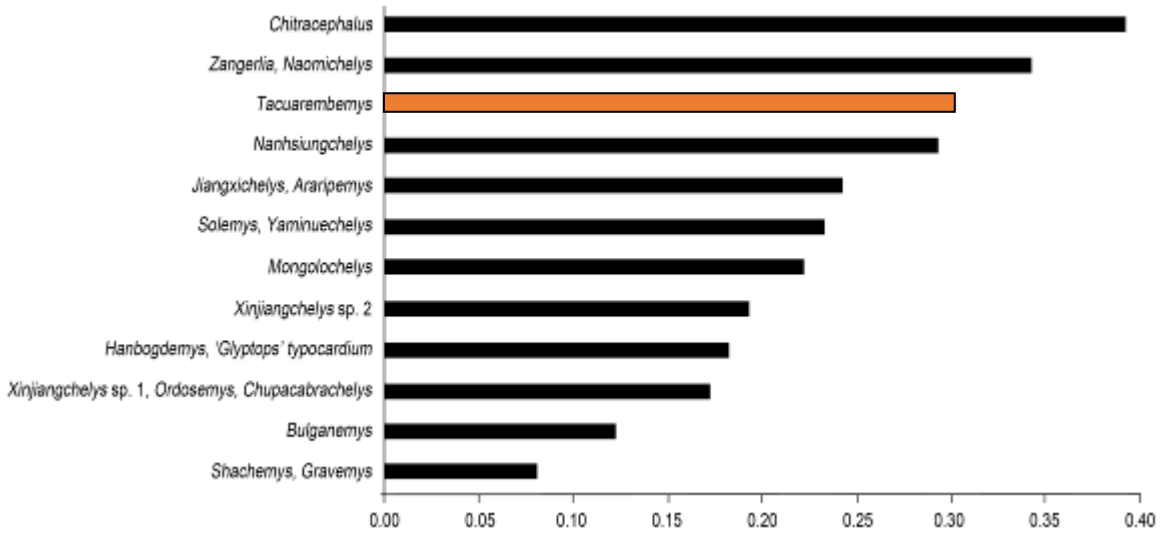



**Figura IX-14.** Variación en la relación largo/ancho de la escotadura nucal en diferentes taxones, medido sobre ejemplares publicados por varias fuentes. Modificado de Perea *et al*. (2014).

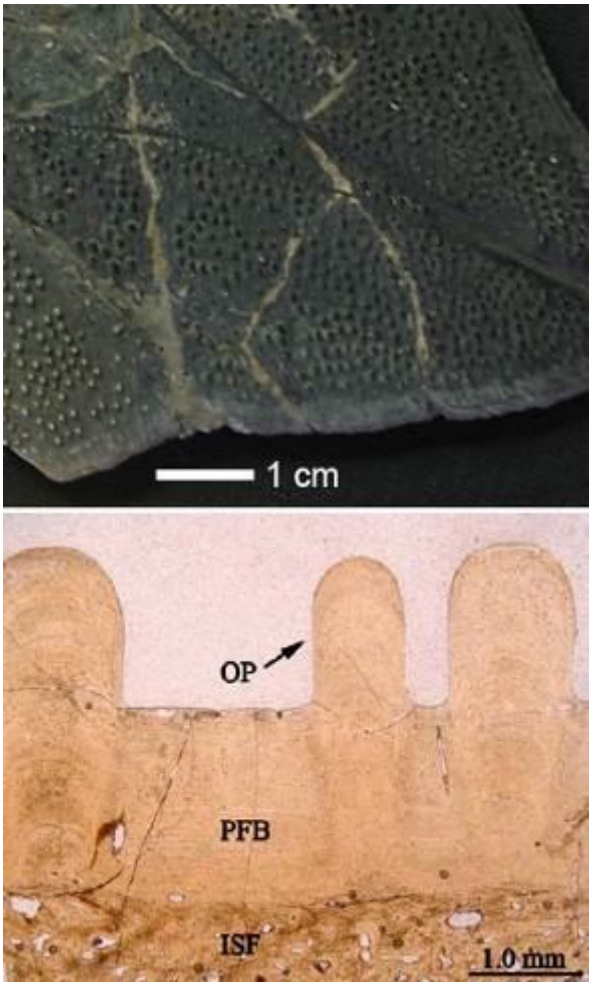



**Figura IX-15**. Ornamentación típica de un Solemydidae, a ojo desnudo (arriba) y en lámina delgada (abajo). Tomado de Scheyer (2007).

Dichos escudos no son considerados aquí homólogos con los escudos supramarginales presentes en gran cantidad en *stem* Testudines (e.g., *Proganochelys* y *Proterochersis*; Joyce, 2007; Fig. IX-17A), ni a los escudos supramarginales que coexisten con escudos supernumerarios (anteriores y posteriores) encontrados en algunos Baenidae (Brinkman & Nicholls, 1991; Lyson *et al*., 2011; Fig. IX-17B).

Escudos comparables a los de MGT-1185 se han observado en la familia Baenidae (*Boremys*, *Stygiochelys*, *Eubaena*; Fig. IX-17B), en *Plesiochelys* y en *Naomichelys* (Bräm, 1965; Brinkman & Nicholls, 1991; Hirayama *et al*., 2000; Joyce, 2000; Lyson *et al*., 2011), por lo que han aparecido independientemente varias veces en la evolución de las tortugas.

Si bien *Solnhofia* muestra un escudo supernumerario en la misma posición que en MGT-1185, éste es único, impar (Joyce, 2000); la no existencia de simetría bilateral se considera una anomalía del carapacho (Zangerl, 1969; Pritchard, 2007).

*f) Relaciones entre los escudos vertebrales y las placas neurales (carácter 141).* La presencia de escudos vertebrales 2 a 4 que son más anchos que los escudos pleurales adyacentes se observa en *Proganochelys*, *Kayentachelys*, *Indochelys* y *Condorchelys* (Gaffney *et al*., 1987; Gaffney, 1990; Datta *et al*., 2000; Hirayama *et al*., 2000; Sterli, 2008; Fig. IX-16). Por tanto, puede ser considerada una condición plesiomórfica de Testudines. MGT-1185, por el contrario, posee escudos vertebrales angostos, lo que es una sinapomorfía de las tortugas más derivadas que *Chengyuchelys* (nodo 1 en Fig. IX-12).

*g) Surco entre los escudos vertebrales 3 y 4 (carácter 142).* En *stem* Testudines como *Kayentachelys*, *Condorchelys* y *Eileanchelys* (Gaffney *et al*., 1987; Sterli, 2008; Anquetin *et al*., 2009), el surco entre los escudos vertebrales 3 y 4 se localiza sobre la placa neural 6 (Fig. IX-16A).

En MGT-1185, en cambio, dicho surco atraviesa la placa neural 5, al igual que en *crown* Testudines y *Naomichelys* (Hirayama *et al*., 2000; Sterli & de la Fuente, 2013; Fig. IX-16B). Dicho character fue recobrado como una sinapormorfia de las tortugas más derivadas que *Siamochelys* (nodo 2 en Fig. IX-12).

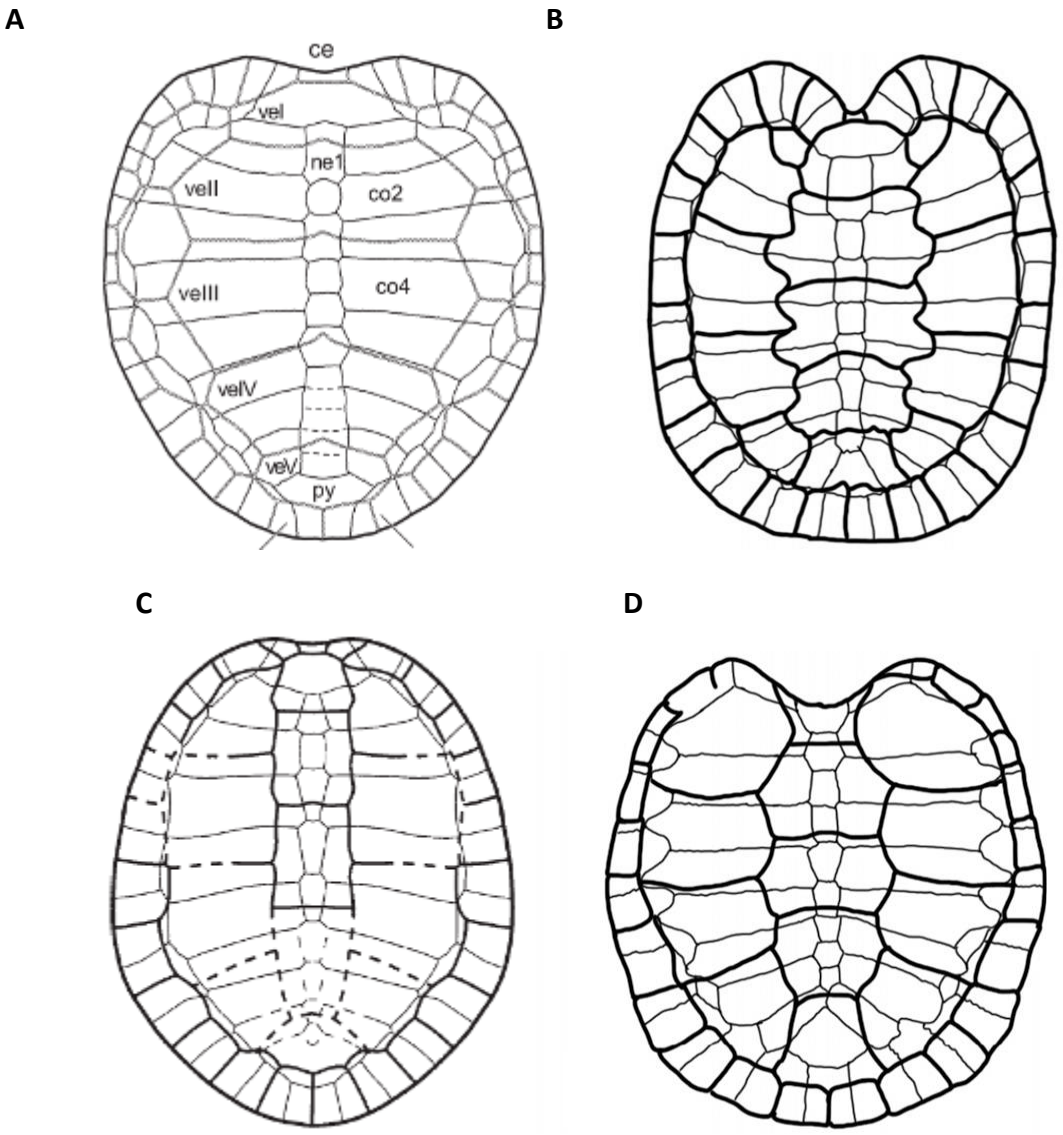



**Figura IX-16. A**, Testudinata basales (*Kayentachelys*). **B**, *stem* Testudines (*Naomichelys*). **C**, Cryptodira (*Basilochelys*). **D**, Pleurodira (*Araripemys*). Nótese la anchura de los escudos vertebrales y la posición del surco entre los escudos vertebrales 3-4 en **A** comparados con **B-D**; la particular morfología de la serie neural en **C** comparado con **A**, **B** y **D;** y la presencia de escudo cervical en **A-C** comparado con su ausencia en **D**. Tomado de Meylan & Gaffney (1991), Hirayama *et al*. (2000), Joyce *et al*. (2007) y Tong *et al*. (2009).

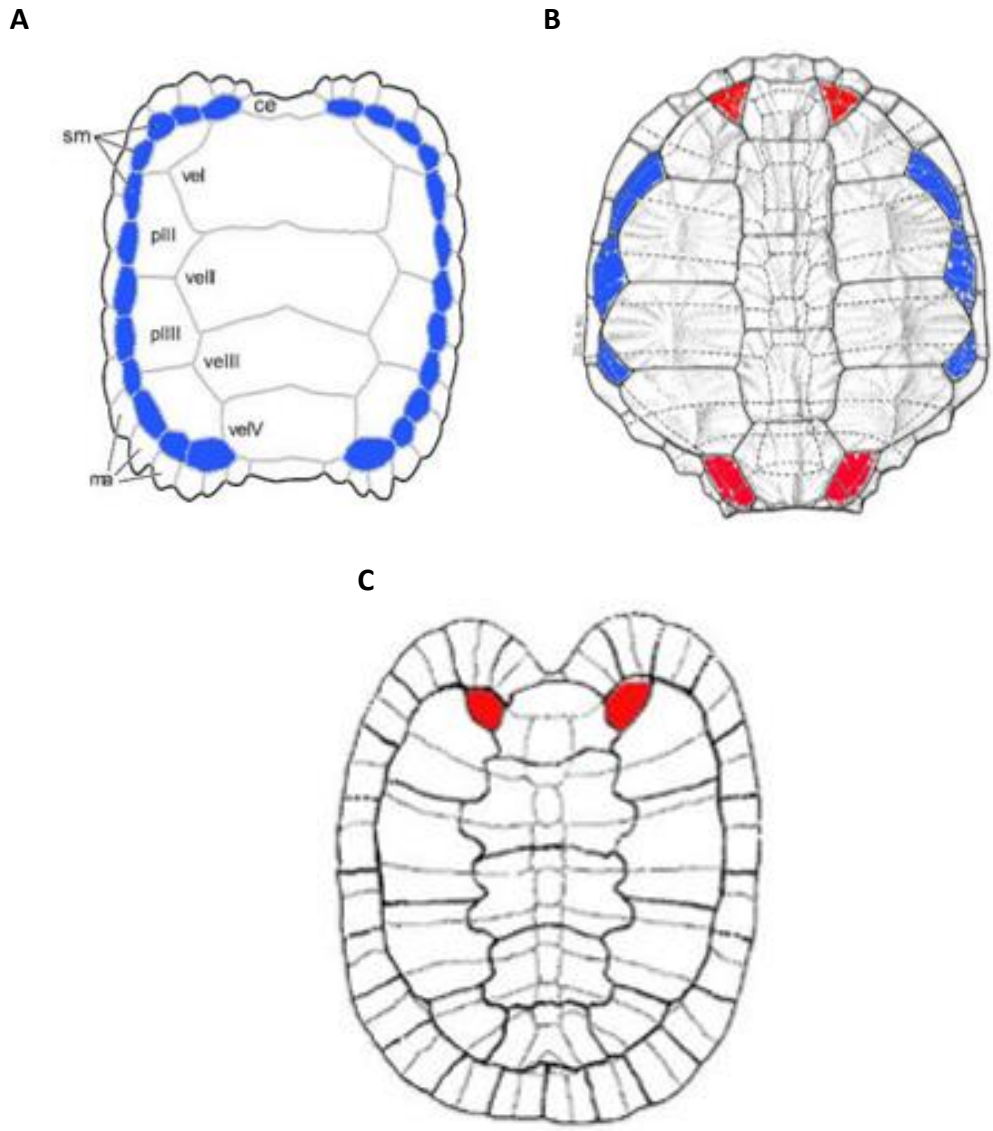



**Figura IX-17. A**, escudos supramarginales en Testudinata basales (*Proganochelys*). **B**, escudos supramarginales, supernumerarios anteriores y supernumerarios posteriores en Banidae (*Boremys*). **C**, escudos supernumerarios anteriores en Solemydidae (*Naomichelys*). Los escudos supramarginales se representan en azul, y los escudos supernumerarios en rojo. Modificado de Hirayama *et al*. (2000), Joyce (2007) y Lyson *et al*. (2011).

### 5.2. Paleoecología

Durante su historia evolutiva las tortugas se han adaptado a diferentes hábitats, desde completamente terrestre hasta completamente acuático (Fig. IX-18), aunque en el caso de estas últimas el grado de adaptación no es tan extremo como otros animales. Algunos autores han propuesto que la morfología de los huesos, la histología

y el grado de convexidad del caparazón podrían guardar cierta correlación con el estilo de vida (Joyce & Gauthier, 2004; Scheyer, 2011).

La histología permite inferir el grado de adaptación al medio acuático de tortugas tanto fósiles como actuales (e.g., Ernst *et al*., 2006; Scheyer, 2007). Cuatro categorías fueron reconocidas por Scheyer (2007): I, tortugas terrestres; II, tortugas semiacuáticas y principalmente acuáticas; III, tortugas totalmente acuáticas; y IV, tortugas extremadamente adaptadas a ambientes acuáticos (incluso marinos). Las placas de MGT-1185 tienen una estructura tripartita (corteza externa, hueso esponjoso, corteza interna) similar a las categorías I y II. La corteza interna está reducida en espesor, como en las categorías II y III, aunque al ser la mitad del espesor de la corteza externa la disparidad no es tan grande como en las categorías III y IV.

Por tanto, MGT-1185 pertenecería probablemente a la categoría II (tortugas semiacuáticas y principalmente acuáticas), y habría vivido en los cuerpos y cursos de agua hipotetizados para la Formación Tacuarembó.

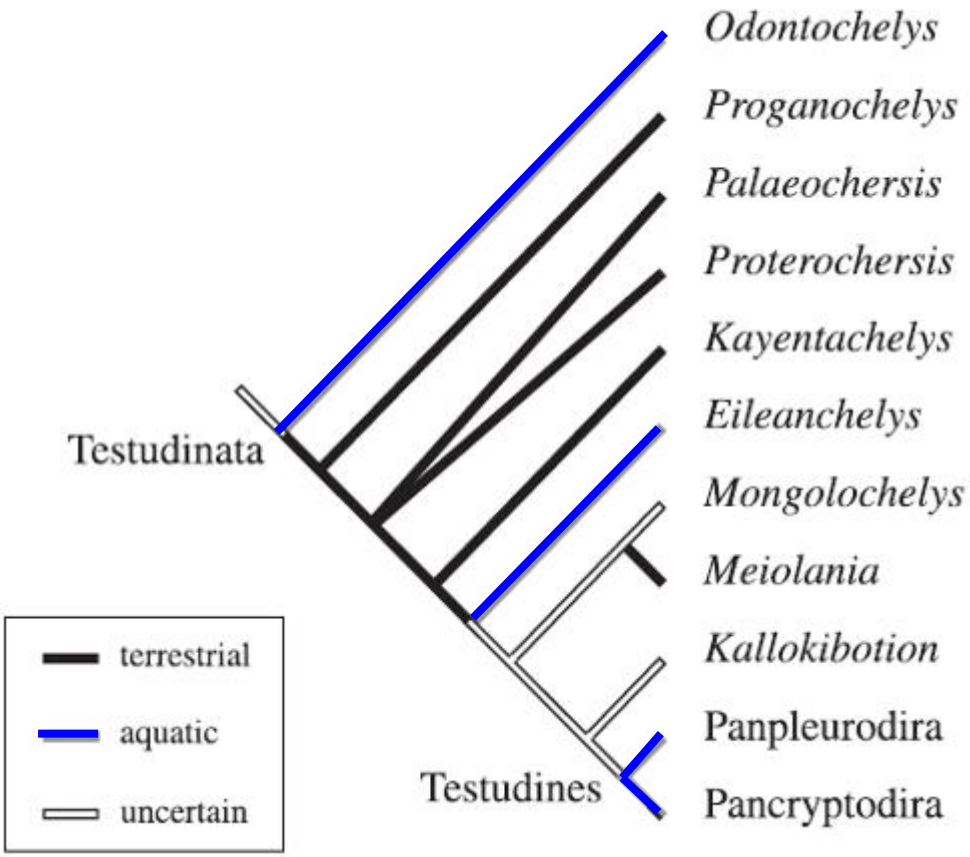



**Figura IX-18**. Estilos de vida de los *stem* Testudines. Modificado de Anquetin (2011).

Una evidencia adicional del estilo de vida acuático es que el carapacho es dorsoventralmente bajo, es decir, no presenta la fuerte convexidad del carapacho típica de tortugas terrestres (e.g., Sukhanov, 2000; pero ver Benson *et al*., 2011).

### 5.3. El registro Jurásico-Cretácico de tortugas

Hasta el Jurásico Medio, el registro mundial de tortugas estuvo dominado por *stem* Testudines, que alcanzaron una distribución pangeica (e.g., *Kayentachelys*, *Condorchelys*, *Indochelys*, *Heckerochelys* y *Eileanchelys*). Se asiste a un aumento de la complejidad con la ruptura y posterior separación de masas continentales, proceso que llevó, por vicarianza, a la diferenciación de faunas de tortugas gondwánicas y laurásicas. Asimismo, entre el Jurásico Medio y el Jurásico Tardío, se originaron varios clados (e.g., Cryptodira, Pleurodira y los extintos Meiolaniformes; Sterli *et al*., 2012).

No obstante, los depósitos continentales del Jurásico Tardío son escasos en Gondwana, particularmente en Sudamérica. Por estos motivos, y pese a estar incompletamente preservada, MGT-1185 provee información valiosa de una época clave en la evolución de las tortugas.

El registro del Jurásico Tardío de Gondwana se restringe básicamente a restos fragmentarios de Etiopía (Fig. IX-19A), para los que se han sugerido afinidades con pelomedúsidos, plesioquélidos y solemídidos (Goodwin *et al*., 1999; nótese que los autores hablan de pleurostérnidos, que aquí se han reinterpretado como solemídidos en base a su ornamentación). Materiales más completes deben ser hallados para confirmar esas asignaciones, que tendrían importantes implicancias.

Por el contrario, el registro del Cretácico Temprano de Gondwana es más abundante, e incluye restos del Barremiense[16] de Brasil (Gallo *et al*., 2009) y Marruecos (de Broin, 2000), el Aptiense-Albiense de Argentina (de la Fuente *et al*., 2007, 2011; Gaffney *et al*., 2007), y el Albiense de Australia (Gaffney *et al*., 1998; Smith, 2010; Smith & Kear, 2013). El Cretácico Temprano de Sudamérica y Australia

[16] No se incluye en esta revisión a las tortugas del Aptiense-Albiense de Brasil, dado que la Formación Santana incluye depósitos de ambientes de salinidad variada (Gaffney *et al*., 2006).

estuvo dominado por meiolaniformes (Gaffney *et al*., 2007; Smith & Kear, 2013) y pleurodiros panquélidos (de la Fuente *et al*., 2007, 2011; Smith, 2010), estos últimos restringidos en la actualidad a Sudamérica y Australasia (Bonin *et al*., 2006). En África, en cambio, las faunas de tortugas del Cretácico Tardío estuvieron dominadas por pleurodiros panpelomedusoides (de Broin, 2000); los representantes actuales de dicho clado están restringidos a Sudamérica y África (Bonin *et al*., 2006).

Las faunas de tortugas del Jurásico Tardío-Cretácico Temprano de Laurasia fueron marcadamente diferentes a las de Gondwana (Fig. IX-19). Por un lado, no existen evidencias de *crown* Pleurodira ni Meiolaniformes en Laurasia. Por otro, la mayoría de los componentes del Cretácico Temprano ya estaban presentes en el Jurásico Tardío (los datos disponibles, si bien escasos, impiden sostener la misma afirmación para Gondwana). Los ambientes continentales de Norteamérica y Europa estuvieron dominados por pleurostérnidos, 'macrobénidos' y solemídidos (Gaffney, 1979; Brinkman *et al*., 2000; Joyce *et al*., 2011; Pérez-García & Ortega, 2011).

Un escenario diferente se dio en Asia, donde prosperó una altamente diversa fauna de tortugas, con componenes endémicos (Fig. IX-19). El registro asiático estuvo dominado por 'xinjiangquélidos,' 'sinemídidos', sinoquélidos, pantrioniquios, pantestudinoides y *stem* Testudines (e.g. Sukhanov, 2000 y referencias; Danilov & Parham, 2007; Rabi *et al*., 2010 y referencias).

Uno de los resultados obtenidos en el presente análisis filogenético recobra a MGT-1185 como grupo hermano de *Sinemys lens*, del Cretácico de China. Se prefiere considerar con cautela este resultado, y aguardar el hallazgo de materiales más completos antes de considerar a MGT-1185 como un sinemídido.

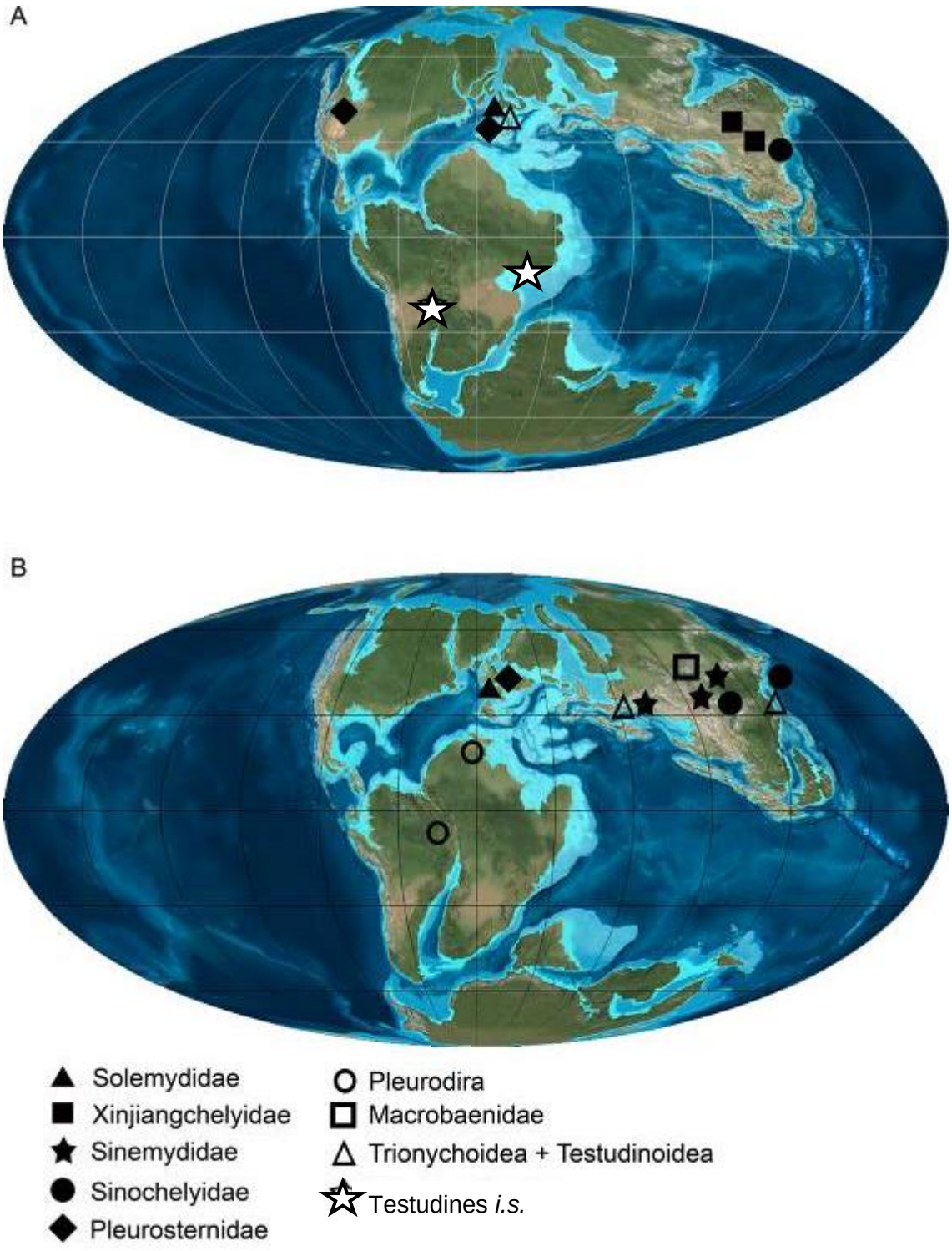



**Figura IX-19.** Distribución de tortugas del Jurásico Tardío y Cretácico Temprano bajo discutidas en el texto. A, Jurásico Tardío. B, Cretácico Temprano bajo. Basado principalmente en Hirayama *et al*. (2000), Lapparent de Broin (2000) y Sukhanov (2000). Mapa paleogeográfico de Ronald Blakey, Colorado Plateau Geosystems. Modificado de Perea *et al*. (2014).

# CAPÍTULO X
# CROCODYLIFORMES

## 1. INTRODUCCIÓN

Un cráneo de cocodrilo actual tiene rasgos fácilmente reconocibles que ya habían aparecido en crocodiliformes mesozoicos, como ser una tabla craneana plana y ornamentada con *pits*, o la integración de la caja craneana, el cuadrado, el escamoso y la región palatal, mientras que otros rasgos, como ser la posición dorsal de las narinas externas o la presencia de un paladar secundario óseo (con las coanas en posición retrasada en el pterigoides), son innovaciones más recientes relacionadas con el estilo de vida acuático de los crocodiliformes más modernos (D. Pol, com. pers. 2016).

Pero los Crocodyliformes, como grupo, experimentaron el apogeo de diversidad taxonómica y morfológica en el Mesozoico. Esto contrasta con la visión, ya obsoleta, que consideraba a los cocodrilos como un grupo conservador que habían experimentado pocos cambios durante su evolución, visión quizás influenciada por la similar morfología y estilo de vida que puede observarse en los representantes actuales de Crocodylia (Crocodylidae, Alligatoroidea, Gavialoidea; Pol & Larsson, 2011).

Los Crocodyliformes, antes de ser reconocidos como un clado, se dividían en protosuquios, mesosuquios y eusuquios. Con el advenimiento de la sistemática filogenética se verificó que los dos primeros no eran agrupamientos naturales (e.g. Clark, 1994).

Del Triásico Tardío al Jurásico Temprano, los pequeños protosúquidos y otras formas basales alcanzaron una distribución mundial. Los restantes crocodiliformes, se agrupan en el clado Mesoeucrocodylia (Fig. X-1). En el Jurásico, siguiendo a Pol & Larsson (2011), se asiste por un lado a la diversificación de los longirrostros Thalattosuchia (cuya importancia radica en que consisten el único grupo de arcosaurios plenamente adaptado a ambientes marinos), y por otro al surgimiento de los neosuquios, de tamaño tanto pequeño (Atoposauridae) como grande (Goniopholididae). Otros Mesoeucrocodylia tienen linajes fantasmas que llegan hasta

el Jurásico Temprano, considerado un momento clave en la evolución de los crocodiliformes.

Es no obstante el Cretácico el período de mayor abundancia y diversidad de los Crocodyliformes. Es en este período en que algunos crocodiliformes alcanzaron hasta 12 metros de largo (el folidosáurido *Sarcosuchus* y el aligatoroideo *Deinosuchus*; Sereno *et al*., 2001; Schwimmer, 2002), un tamaño que les habría permitido competir con y/o predado sobre algunos grupos de dinosaurios. Es también en el Cretácico que aparecen en el registro fósil los notosuquios, mayormente formas gondwánicas, con morfologías craneales y dentarias (y por tanto dietas inferidas) extremadamente diversas (e.g. Buckley *et al*., 2000; Lecuona & Pol, 2008; O'Connor *et al*., 2010; Soto *et al*., 2011; Pol *et al*., 2014). Asimismo, en el Cretácico de Gondwana aparecen otros clados de crocodiliformes, como ser Peirosauridae, Sebecidae y Mahajangasuchidae, todos ellos carnívoros.

En contraste, las faunas de Laurasia durante este período están representadas por sobrevivientes de taxones relativamente más basales, así como por numerosos neosuquios, incluyendo los primeros representantes de los tres linajes de Crocodylia (Pol & Larsson, 2011).

Fue durante el Cretácico que se registraron *hot spots* de diversidad de crocodiliformes, llegándose a superar 7 taxones por unidad, como en algunos casos de Níger, Madagascar, Argentina y Brasil (e.g. Krause *et al*., 2006; Sereno & Larsson, 2009; Pol *et al*., 2014), sólo comparable a la diversidad registrada en el Mioceno Medio de Perú (Salas-Gismondi *et al*., 2015). En el caso del Cretácico de Brasil, se han documentado incluso evidencias de predación de crocodiliformes sobre crocodiliformes (Godoy *et al*., 2014).

Los únicos Crocodyliformes que sobrevivieron a la Cretácico-Paleógeno fueron, además de Crocodylia, los ya mencionados Sebecidae y los longirrostros Dyrosauridae.

Existen varias controversias en relación a la monofilia o la posición filogenética de algunos grupos de crocodiliformes, como ser la posición de los Baurusuchidae, Sebecidae, Mahajangasuchidae y Peirosauridae. A título de ejemplo, en un análisis

reciente todos ellos han sido recobrados como miembros de Notosuchia (Pol *et al*., 2014). Pero una de las controversias más intensamente debatidas es la monofilia o no de un grupo de crocodiliformes longirrostros extintos que incluye a los Thalattosuchia (Metryorhinchidae, Teleosauridae), a los Dyrosauridae y a los Pholidosauridae.

Es sabido que el rostro de los crocodiliformes mostró una gran plasticidad a lo largo de su evolución, e incluso dentro de Crocodylia la condición longirostrina se alcanzó independientemente entre tres y seis veces (ver Brochu, 2001). Por tanto, no existían problemas en suponer una convergencia morfológica también entre Thalattosuchia, Dyrosauridae y Pholidosauridae. No obstante, Clark (1994) los recobró conformando un único clado, resultado que fue evidentemente considerado poco ortodoxo en su época, aunque fue posteriormente recobrado por Wu *et al*. (1996, 2001) y otros autores.

Desde entonces, la totalidad de los trabajos que exploraron las relaciones filogenéticas de crocodiliformes longirrostros han recobrado dicho clado (e.g. Pol & Gasparini, 2009; Fortier *et al*., 2011; Fig. X-1), con escasas excepciones (Young *et al*., 2016).

¿Qué relación guarda dicha controversia con Uruguay? En la década de 1970, fue hallada en la localidad de Los Rosanos el primer resto de tetrápodo de la unidad: una porción rostral de un crocodiliforme longirostro, que demostró corresponder a un nuevo taxón, *Meridiosaurus vallisparadisi* (Mones, 1980). Originalmente considerado un miembro de la familia Pholidosauridae (Mones, 1980), fue posteriormente reinterpretado como Mesoeucrocodylia *incertae sedis* (Gasparini, 1996) o "Mesosuchia" *incertae sedis* (Mones, 1997).

Recientemente, *M. vallisparadisi* fue redescrito por Fortier *et al*. (2011), quienes ilustraron, además de la porción craneana rostral (Fig. X-2A,B), un osteodermo (Fig. X-2C) posiblemente caudal y fragmentos de dentario. Dichos autores testearon por primera vez en un análisis filogenético las relaciones de *M. vallisparadisi*, siendo recuperado como un folidosáurido, confirmando entonces la propuesta original de Mones (1980).

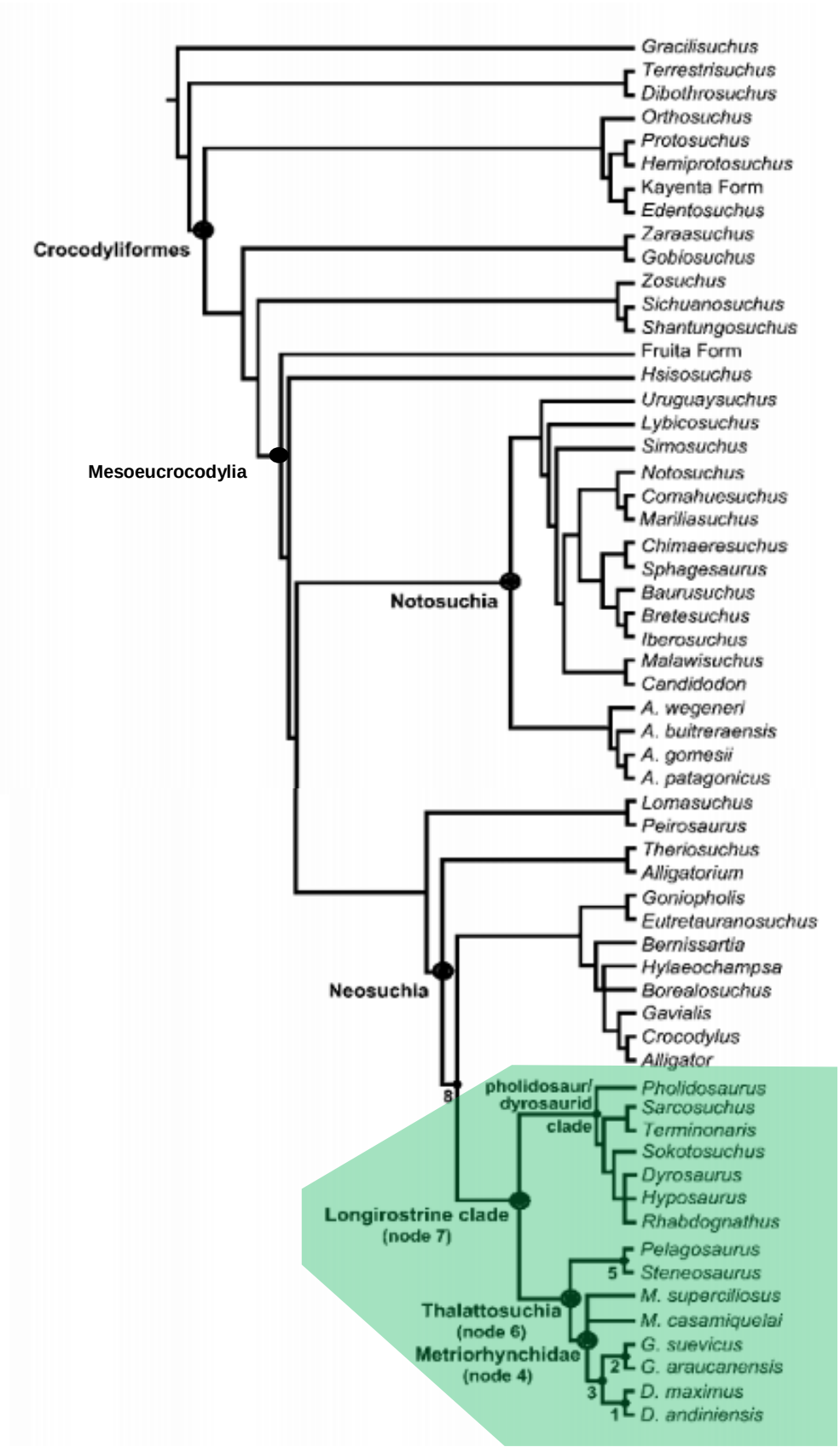



**Figura X-1**. Filogenia de Crocodyliformes (verde: "*longirostrine clade*"). Modificado de Pol & Gasparini (2009).

A raíz de ese trabajo, el autor de esta tesis realizó una revisión del holotipo (FC-DPV 2322) y materiales asociados de la misma localidad. Entre los materiales del holotipo se identificó un fragmento óseo, ornamentado con conspicuas crestas que se anastomosan, que pertenece claramente al celacanto *Mawsonia*. Dicho fragmento (Fig. X-2D) fue removido, asignándosele el número FC-DPV 2937. A la inversa, entre los materiales de celacantos se descubrieron restos de crocodiliformes que serán aquí descritos.

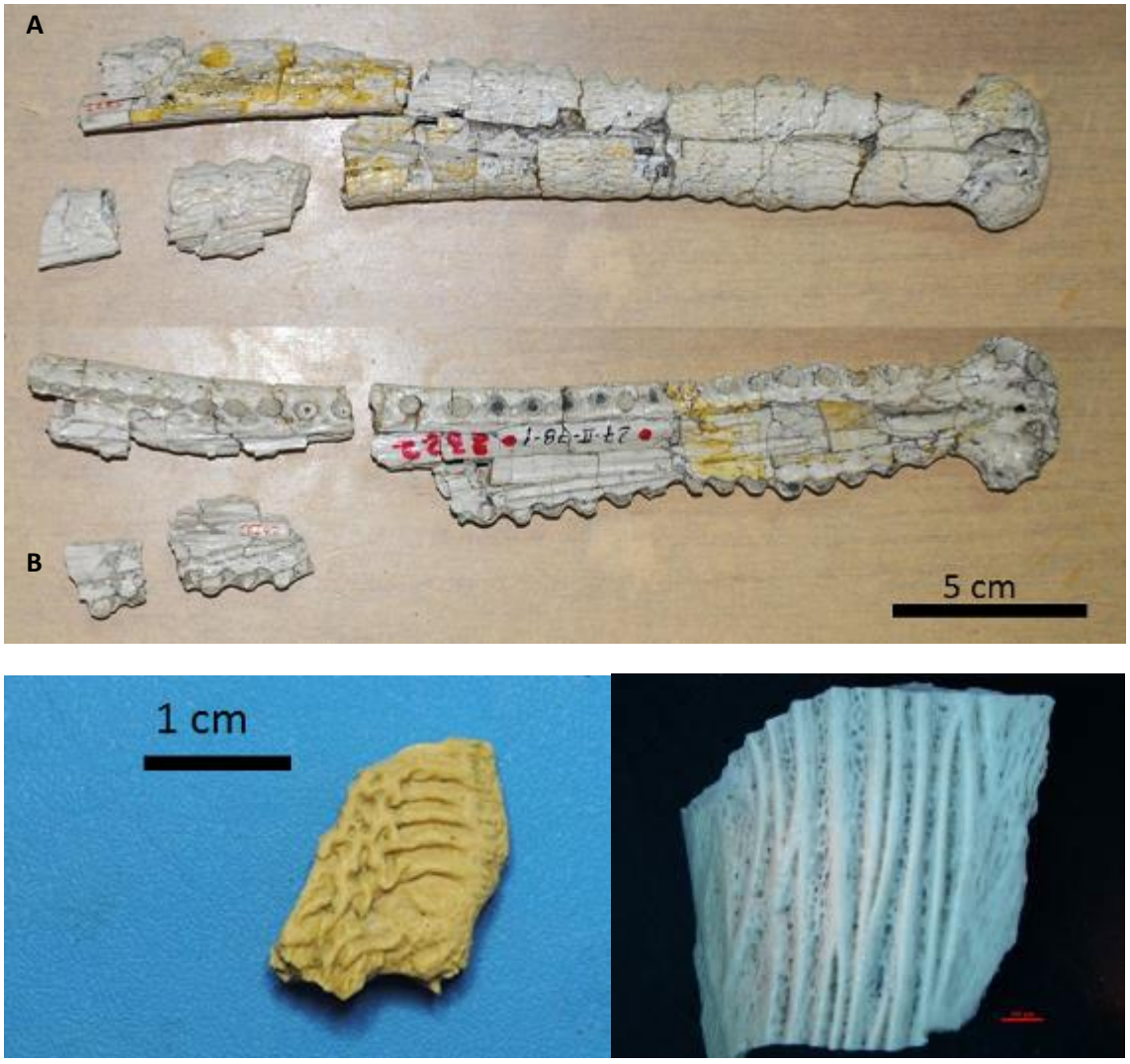



**Figura X-2**. FC-DPV 2322, holotipo de *Meridiosaurus vallisparadisi*. **A-B**, porción rostral craneana en vistas dorsal (A) y ventral (B). **C**, osteodermo ?caudal. **D**, fragmento óseo del celacanto *Mawsonia* (ahora FC-DPV 2937), removido del holotipo.

## 2. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

CROCODYLIFORMES Benton & Clark, 1988

CROCODYLIFORMES gen. et sp. indet.

**Material.** FC-DPV 1659, FC-DPV 1719 (lote), FC-DPV 2756, FC-DPV 2837, FC-DPV 2840 (lote), FC-DPV 2856 y FC-DPV 2857, coronas dentarias. FC-DPV 1957, osteodermo.

**Localidad.** FC-DPV 1957 y FC-DPV 2837 provienen de la localidad '*Tacuaremboia*'. FC-DPV 2756 proviene de Cantera Bidegain. Los restantes materiales fueron colectados en la localidad de Martinote (con excepción de unos pocos ejemplares del lote FC-DPV 1719, hallados en Los Rosanos). Un diente preservando raíz (no catalogado) fue colectado en el pozo estratigráfico Quintana E1, realizado por ANCAP en el este del departamento de Salto, próximo a la localidad de Quintana. Miembro Batoví (Jurásico Tardío-?Cretácico Temprano) de la Formación Tacuarembó.

**Descripción**.

*Coronas dentarias*. Se midieron datos de 15 coronas dentarias procedentes de diferentes localidades. Se descartaron dientes fragmentarios o que fueran demasiado pequeños para ser medidos con precisión. La altura de la corona en los materiales estudiados va de 4,41 a 15,05 mm, y el rango de diámetros en la base va de 2,12 a 7,60 mm. En sección basal las coronas son subcirculares (la relación entre los dos diámetros de la base va de 0,86 a 1,09).

Las coronas dentarias tienen el esmalte ornamentado con crestas longitudinales, paralelas, no anastomosadas, estrechamente espaciadas, que recorren la corona desde la base hasta el ápice (Figs. X-3 a X-6), aunque no todas las crestas necesariamente alcanzan el ápice. En la mayoría de ellos se distinguen en lupa binocular (a veces incluso a ojo desnudo) dos carinas, que se presentan como crestas más marcadas que las crestas adyacentes, las cuales terminan sucesivamente contra la carina (Fig. X-3A). Las carinas carecen de dentículos, como se confirma mediante la

observación al MEB. En un caso (FC-DPV 2756; Fig. X-3B) la carina exhibe forma sigmoidal. Se distinguen dos morfotipos entre los materiales analizados:

- morfotipo 1 (esbelto): dientes elongados, ligeramente más comprimidos labiolingualmente, con curvatura distal o lingual (raramente con apariencia sigmoidal), representados por el diente FC-DPV 2837 (Figs. X-4A y X-5).

- morfotipo 2 (robusto): dientes cónicos, sin curvatura (distal o lingual), ejemplificados por el diente FC-DPV 1659 (Figs. X-4B y X-6), que es además el diente más grande conocido para la unidad. Algunos de estos dientes muestran el ápice fuertemente desgastado, revelando quizás una dieta diferente o un modo de uso diferente que los dientes del morfotipo anterior.

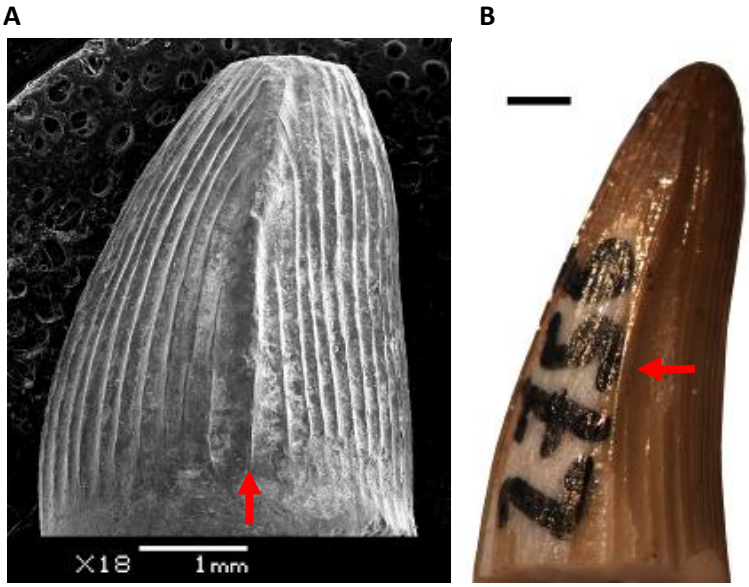



**Figura X-3**. Imagen MEB de dientes de crocodiliformes de la Formación Tacuarembó. Las flechas rojas señalan la posición de la carina. **A**, FC-DPV n/d. **B**, FC-DPV 2756. Escala = 1 mm.

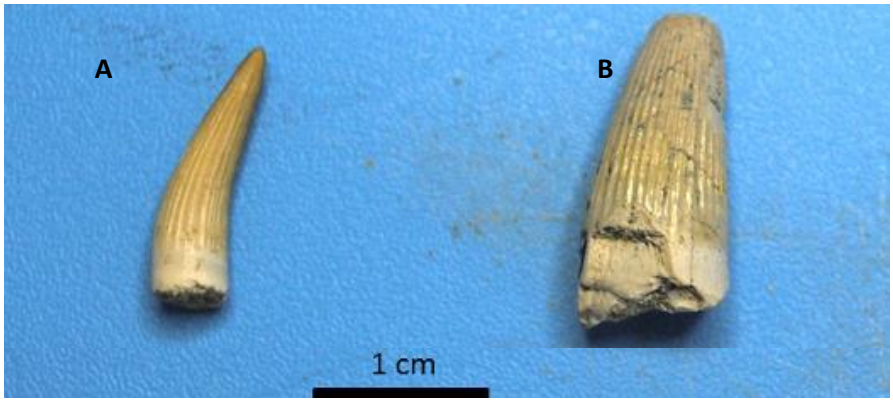



**Figura X-4.** Dientes de crocodiliformes representativos de los dos morfotipos discutidos en el texto. **A**, morfotipo 1 (esbelto). **B**, morfotipo 2 (robusto).

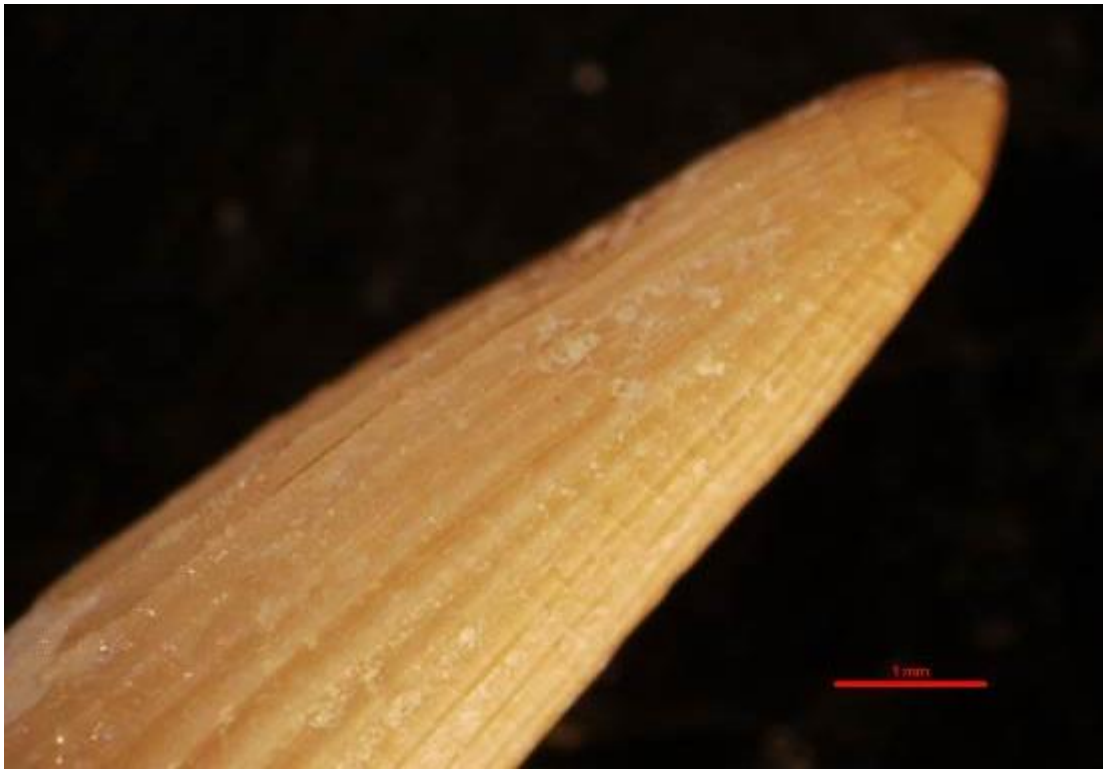


**Figura X-5.** Morfotipo 1 (esbelto). Detalle del diente ilustrado en la Fig. X-7A.

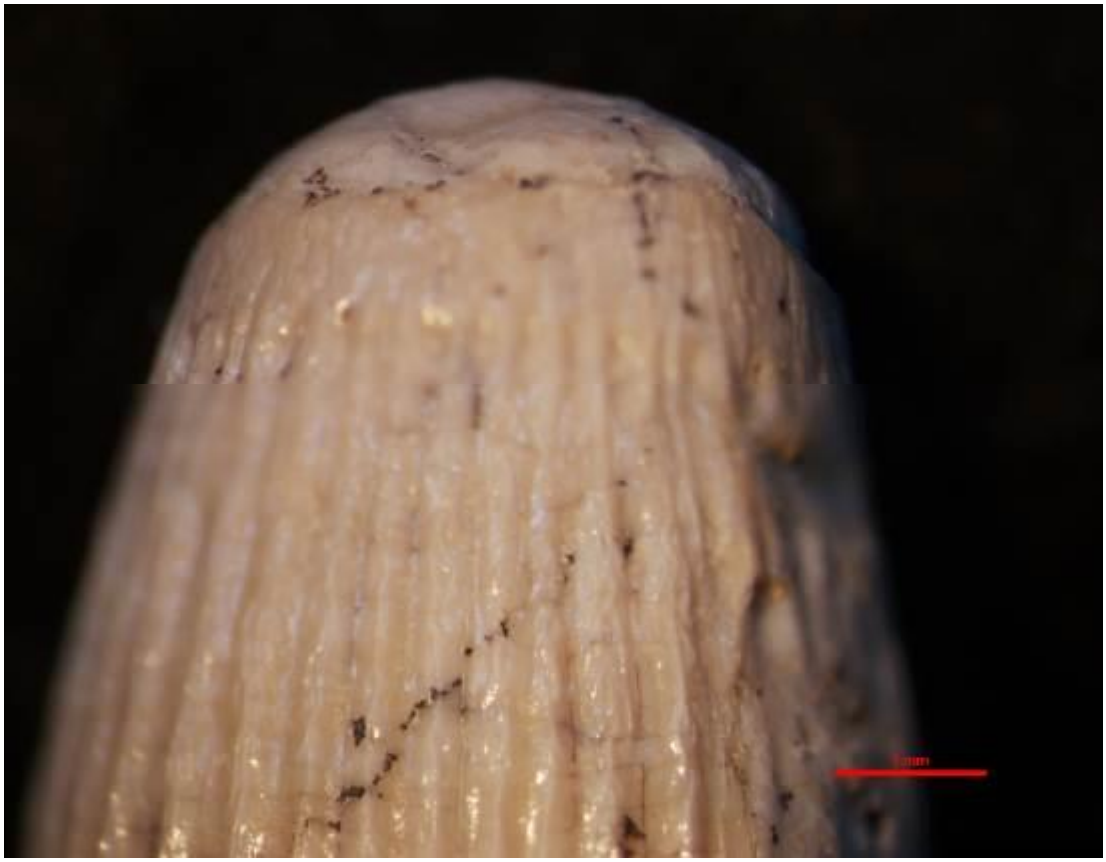


**Figura X-6.** Morfotipo 2 (robusto). Detalle del diente ilustrado en la Fig. X-7B.

**Tabla X-A**. Medidas de dientes selectos de crocodiliformes.

| Nº | CH | CBL | CBW | CBR | CHLR | Morfotipo |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1719 | 7,67 | 5,45 | 4,70 | 0,86 | 1,41 | Robusto |
| 1719 | 7,81 | 4,48 | 4,24 | 0,95 | 1,74 | Robusto |
| 1719 | 4,96 | 3,15 | 2,89 | 0,92 | 1,57 | Robusto |
| 1719 | 5,53 | 3,31 | 2,94 | 0,89 | 1,67 | Robusto |
| 1719 | 4,41 | 2,21 | 2,23 | 1,01 | 2,00 | Robusto |
| 1719 | 9,89 | 2,81 | 2,71 | 0,96 | 3,52 | Esbelto |
| 1659 | 15,05 | 7,60 | 8,31 | 1,09 | 1,98 | Robusto |
| 2856 | 13,02 | 6,51 | 6,42 | 0,99 | 2,00 | Robusto |
| 2840 | 12,38 | 5,22 | 4,95 | 0,95 | 2,37 | Robusto |
| 2840 | 12,33 | 5,66 | 5,97 | 1,05 | 2,18 | Robusto |
| 2756 | 11,76 | 4,27 | 4,00 | 0,94 | 2,75 | Esbelto |
| 1719 | 7,73 | 3,26 | 2,87 | 0,88 | 2,37 | Esbelto |
| 1719 | 6,21 | 2,22 | 2,12 | 0,95 | 2,80 | Esbelto |
| 2857 | 12,45 | 3,77 | 3,73 | 0,99 | 3,30 | Esbelto |
| 2837 | 14,46 | 4,35 | 3,76 | 0,86 | 3,32 | Esbelto |

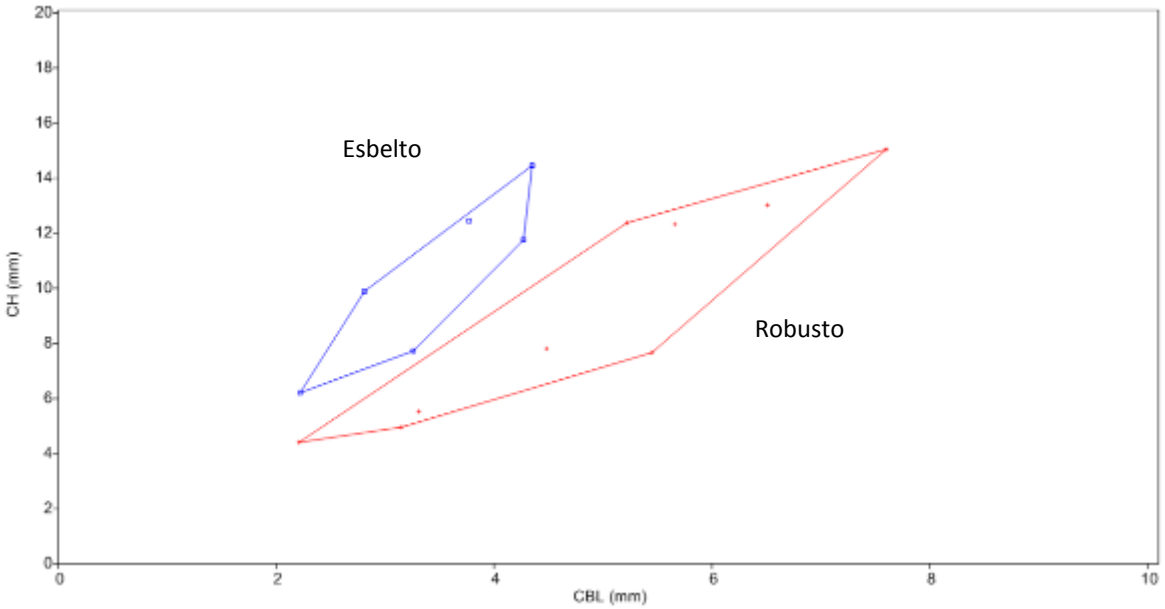



**Figura X-7.** Gráfico CH vs. CBL, distinguiendo entre los morfotipos 1 (esbelto) y 2 (robusto).

*Osteodermos*. FC-DPV 1957 es un osteodermo subcuadrangular, sin quillas ni procesos, con una ornamentación compuesta por *pits* (de 1 a 3 mm de diámetro) subcirculares a elípticos (Fig. X-8A). Los restantes fragmentos de osteodermos exhiben una morfología similar.

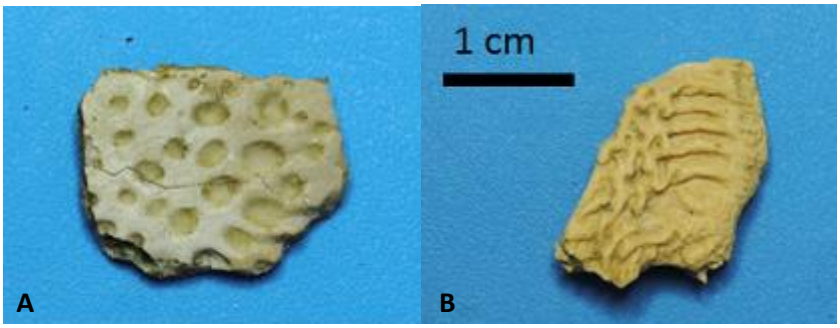



**Figura X-8**. **A**, FC-DPV 1957, osteodermo de crocodiliforme indeterminado. **B**, FC-DPV 2322, osteodermo de *Meridiosaurus*.

**Comentario.**

*Coronas dentarias.* Estos materiales no son diagnósticos a nivel de crocodiliformes, ya que se trata de morfologías muy recurrentes. Dientes similares han sido atribuidos a taxones tan diversos como Goniopholididae (Maisch *et al*., 2003; Fowler, 2007; Púertolas-Pascual *et al*., 2015; Fig. IX-9), Teleosauridae (Young *et al*., 2014; Fig. X-10) y algunos Pholidosauridae, entre otros. Sí pueden excluirse taxones con dientes zifodontos (por una revisión, ver Prasad & de Broin, 2002), como *Boverisuchus atrox*, los Sebecosuchia y el apomórfico talatosuquio *Dakosaurus andiniensis* (Fig. X-11); o los dientes deprimidos de los Bernissartidae (Buffetaut & Ford, 1979; Púertolas-Pascual *et al*., 2015; Fig. X-12A); los dientes lanceolados del atoposáurido *Theriosuchus* (Schwarz & Salisbury, 2005; Púertolas-Pascual *et al*., 2015; Fig. X-12B); o los morfológicamente diversos dientes de Uruguaysuchidae y Ziphosuchia, algunos de ellos pertenecientes a taxones con heterodoncia, poseyendo incluso dientes multicuspidados (e.g. Buckley *et al*., 2000; O'Connor *et al*., 2009; Soto *et al*., 2011; Pol *et al*., 2014; Fig. X-13).

En relación a los Pholidosauridae (registrados en la unidad con *Meridiosaurus*), las coronas dentarias de Uruguay no son tan grandes ni robustas como las de *Sarcosuchus imperator*, y carecen del bandeado transversal que puede observarse en algunos ejemplares (Fig. X-14A-B), aunque este es un rasgo sujeto a variación individual. Los dientes de *Elosuchus cherifiensis* se asemejan macroscópicamente a los del morfotipo 2 (Fig. X-14D,E), aunque la textura del esmalte difiere de lo observado en materiales de Uruguay, que carecen además de los falsos dentículos que se aprecian en dientes recién erupcionados de *E. cherifiensis* (de Broin, 2002; Fig. X-14I).



**Figura X-9**. Coronas dentarias atribuidas a Goniopholididae. Tomado de Fowler (2007) y Puértolas-Pascual *et al*. (2015). Escala = 1 mm.




**Figura X-10**. Corona dentaria de *Machimosaurus*. Modificado de Young *et al*. (2014).

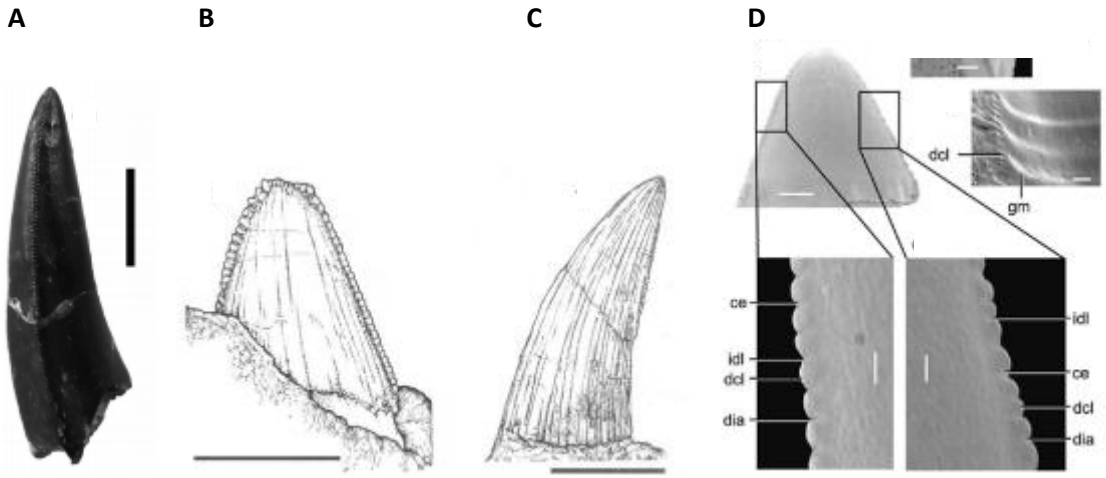



**Figura X-11**. Ejemplos de crocodiliformes con dientes zifodontos. **A**, *Boverisuchus vorax*. **B**, *Baurusuchus pachechoi*. **C**, *Dakosaurus andiniensis*. Tomado de Riff & Kellner (2001), Pol & Gasparini (2009) y Brochu (2013). Escala = 1 cm (A), 5 mm (B) y 20 mm (C).

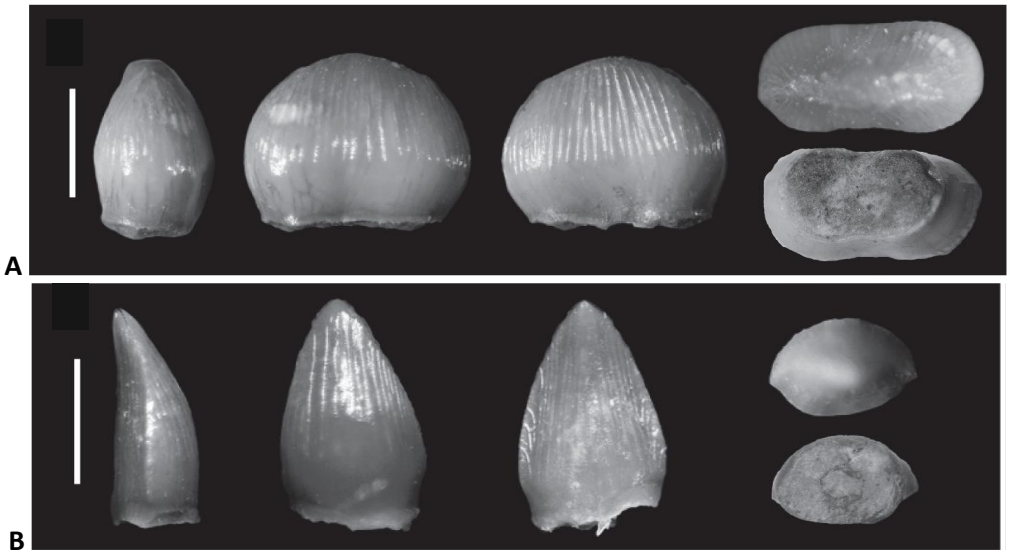



**Figura X-12**. Dientes de Bernissartidae (A) y *Theriosuchus* (B). Tomado de Púertolas-Pascual *et al*. (2015). Escala = 1 mm.

El rango de diámetros proximo-distales alveolares reportados para *Meridiosaurus vallisparadisi* por Fortier *et al*. (2011) va de 2,6 mm a 6,3 mm, lo que está comprendido dentro de las dimensiones de los dientes medidos. No obstante, si bien es posible que exista cierta variación morfológica a lo largo de la hilera dentaria de un mismo taxón, se considera más probable que ambos morfotipos no provengan del mismo taxón, máxime cuando la dentición de crocodiliformes longirrostros suele ser homodonta.

Aquí se propone que al menos parte de los dientes del morfotipo 1 (esbelto) podrían pertenecer a *Meridiosaurus vallisparadisi*, por comparación con los fragmentos de corona preservados en el holotipo (Fig. X-15), no así los del morfotipo 2 (robusto).

*Osteodermos.* El osteodermo FC-DPV 1957 (y fragmentos similares) es muy diferente al osteodermo conocido para *Meridiosaurus vallisparadisi* (X-8B), cuya ornamentación está compuesta por crestas y surcos, y que posee además una superficie lisa que se solapaba con el osteodermo siguiente.

Nuevamente, si bien puede existir cierta variación en la morfología y ornamentación de los osteodermos, es probable que FC-DPV 1957 (de la localidad '*Tacuaremboia*') no pertenezca a *Meridiosaurus vallisparadisi*.

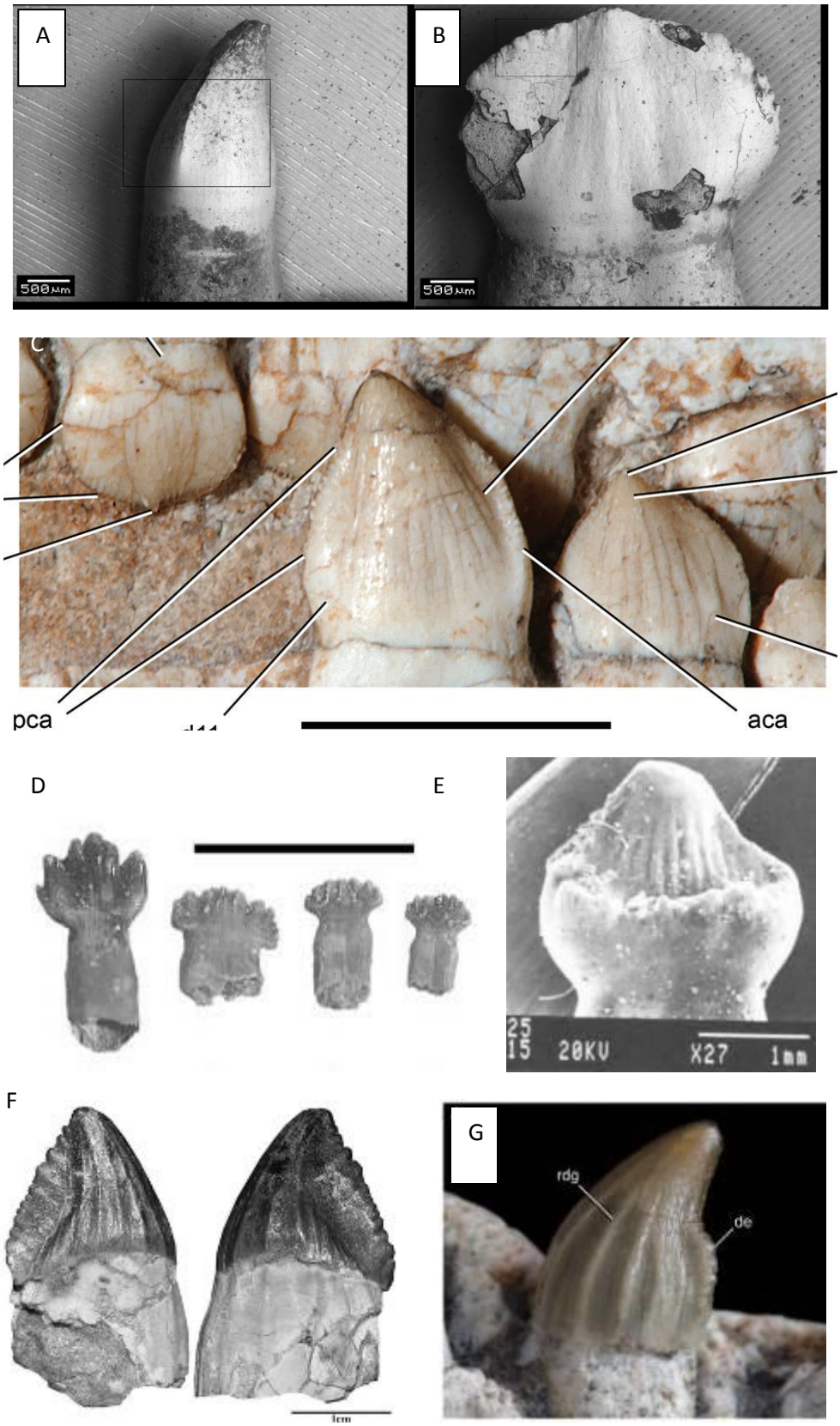



**Figura X-13.** Dientes de Uruguaysuchidae y Ziphosuchia. **A-B**, *Uruguaysuchus aznarezi.* **C**, *Araripesuchus wegeneri.* **D**, *Simosuchus clarki*. **E**, *Candidodon itapecuruense*. **F**, *Armadillosuchus arrudai*. **G**, *Caipirasuchus stenognathus*. Tomado de Carvalho (1994), Buckley *et al*. (2000), Marinho & Carvalho (2009), Sereno & Larsson (2009), Soto *et al*. (2011) y Pol *et al*. (2014). Escala = 5 mm (C) y 1 cm (D).

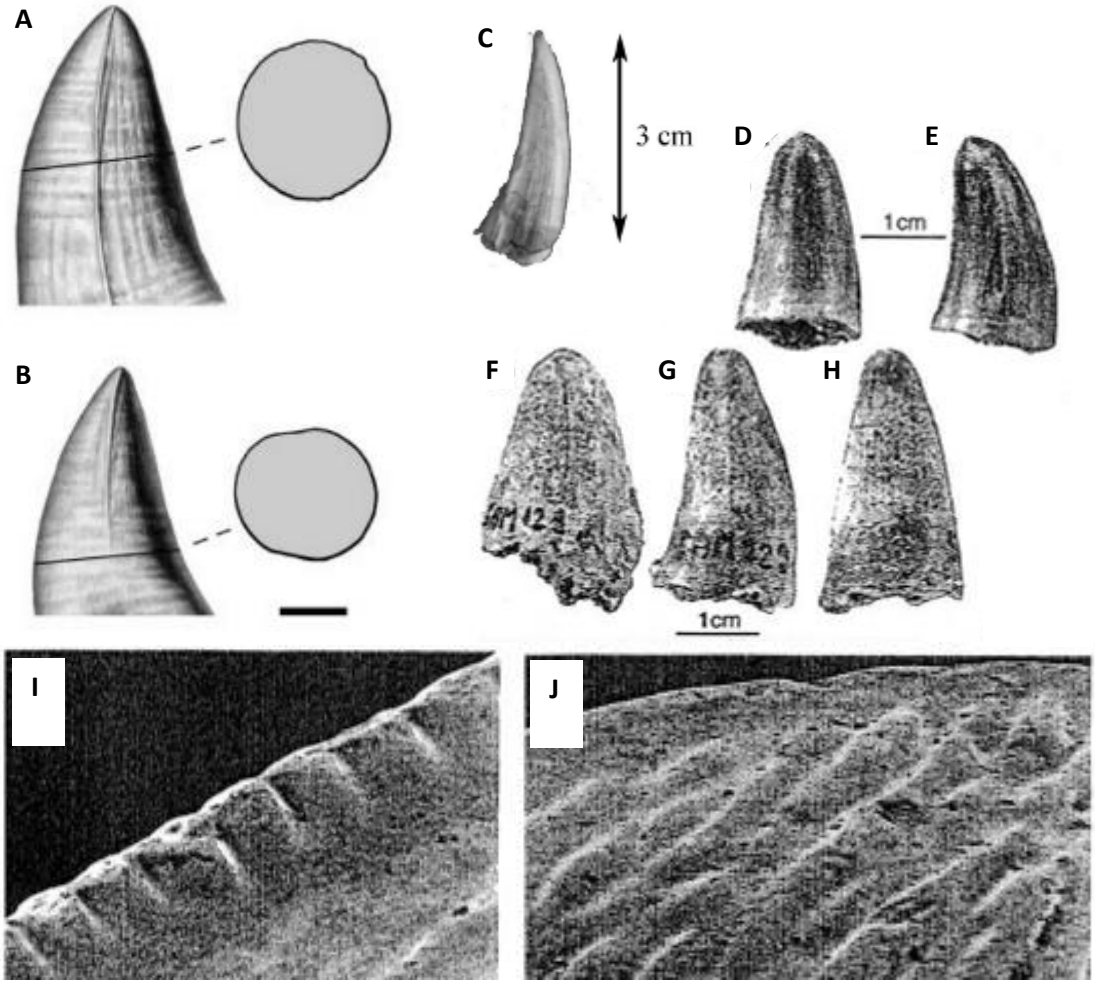



**Figura X-14.** Dientes de folidosáuridos. **A-B**, *Sarcosuchus*. **A**, 4° diente mandiibular en vista anterior y en sección. **B**, 17° diente mandibular en vista anterior y en sección. **C**, *Oceanosuchus*. Diente aislado. **D-J**, *Elosuchus*. **D**, diente de adulto recién erupcionado en vista lingual. **E**, el mismo diente en vista mesial/distal. **F**, 10° diente maxilar izquierdo en vistal distal. **G**, 2° diente maxilar derecho en vista mesial. **H**, el mismo diente en vista lingual. **I**, imagen MEB de diente recién erupcionado, mostrando falsos dentículos en la carina. **J**, imagen MEB del ápice del mismo diente, mostrando carina plana y ornamentación del esmalte. Tomado de Sereno *et al*. (2001), de Broin (2002) y Hua *et al*. (2007). Escala = 1 cm (A, B).

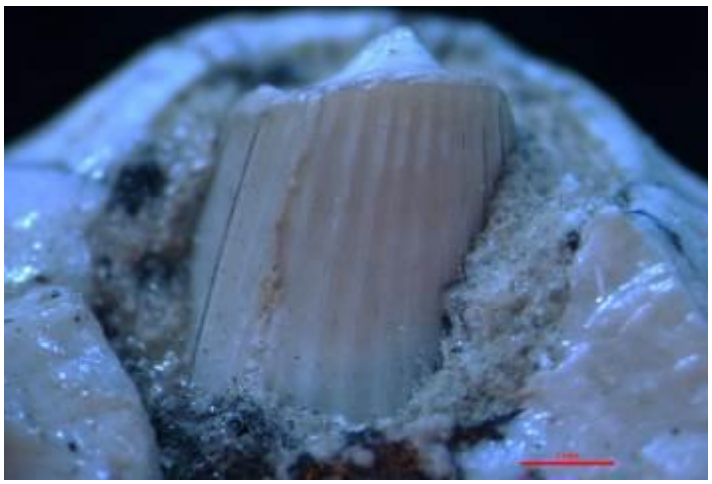


**Figura X-15**. Detalle de uno de los escasos dientes preservados del holotipo de *Meridiosaurus*.

Las afinidades filogenéticas de FC-DPV 1957 son inciertas, dado que osteodermos similares se han hallado en diversas familias, tales como algunos Pholidosauridae (Sereno *et al*., 2001; Hua *et al*., 2007), Goniopholididae (e.g. Wu *et al*., 1996), etc., difiriendo de osteodermos presentes en Uruguaysuchidae (Ortega *et al*., 2000; obs. pers. en materiales de *Uruguaysuchus aznarezi* del Museo Municipal Alejandro Berro), Ziphosuchia (e.g. Hill, 2010; Nascimento & Zaher, 2010) y Peirosauridae (e.g. Tavares *et al*., 2015).

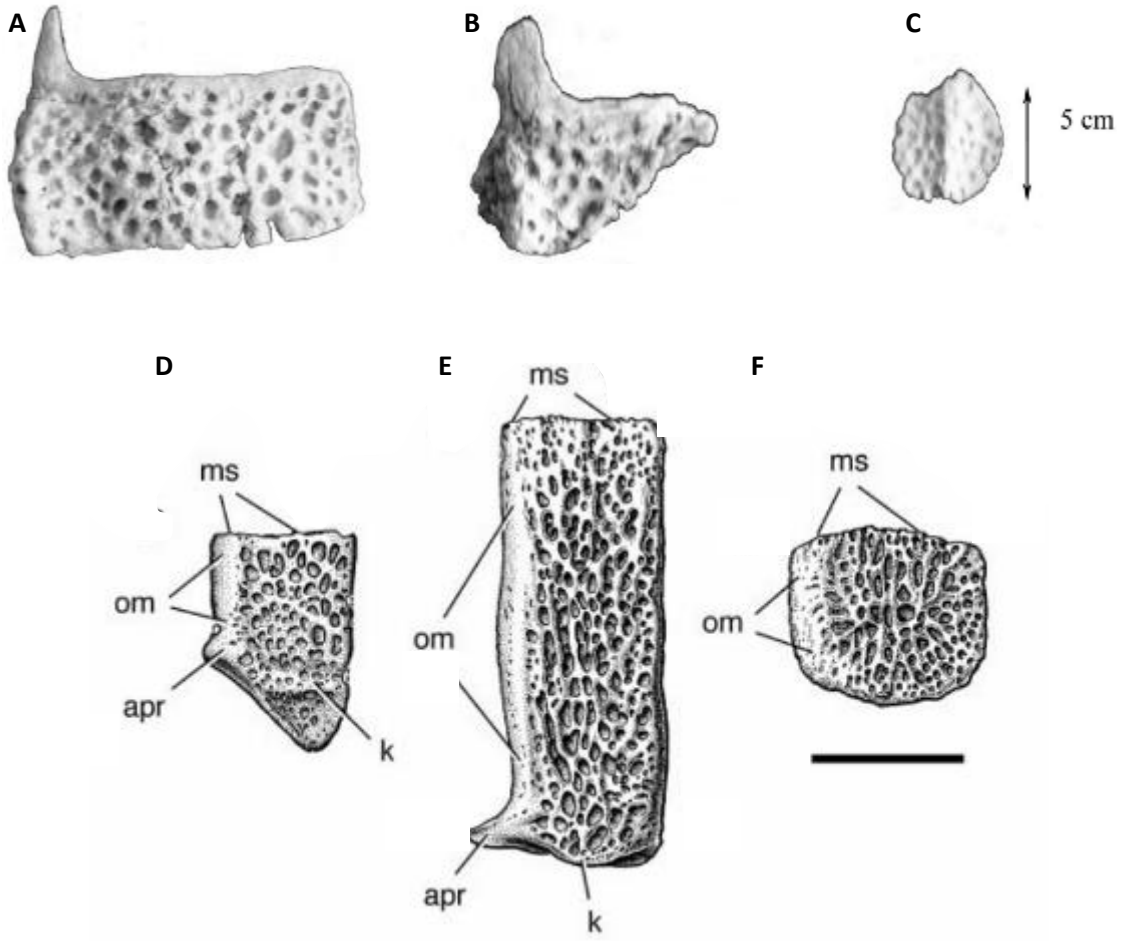



**Figura X-16.** Osteodermos de folidosáuridos en vista dorsal. **A-C**, *Oceanosuchus*. **A**, osteodermo dorsal derecho. **B**, osteodermo dorsal posterior derecho. **C**, osteodermo caudal. **D-F**, *Sarcosuchus*. **D**, osteodermo cervical medio. **E**, osteodermo dorsal. **F**, osteodermo caudal. Escala = 10 cm. Tomado de Sereno *et al*. (2001) y Hua *et al*. (2007).

Deben efectuarse de todas formas algunas consideraciones sobre el osteodermo asignado a *Meridiosaurus valisparadisi*. Si es un osteodermo caudal como proponen Fortier *et al*. (2011), es curioso que se preserve un fragmento de cráneo y mandíbula junto con un osteodermo caudal y ningún otro resto del postcráneo. Además, la

morfología del osteodermo es muy particular, difiriendo de los osteodermos de otros folidosáuridos como *Oceanosuchus boecensis* y *Sarcosuchus imperator* (Sereno *et al*., 2001; Hua *et al*., 2007; Fig. X-16).[17]

Es decir que, si se asigna a *Meridiosaurus vallisparadisi*, la diagnosis de la especie debería incluir como autapomorfía la particular orientación del osteodermo. Fortier *et al*. (2011) mencionan su parecido con los osteodermos caudales de *Sarcosuchus* (ver Fig. X-19F).

MESOEUCROCODYLIA Whetstone & Whybrow, 1983

NEOSUCHIA Benton & Clark, 1988

PHOLIDOSAURIDAE Zittel & Eastman, 1902

*Meridiosaurus* Mones, 1980

*Meridiosaurus vallisparadisi* Mones, 1980

**Material.** FC-DPV 2602, fragmento craneal.

**Localidad.** Los Rosanos. Miembro Batoví (Jurásico Tardío-?Cretácico Temprano) de la Formación Tacuarembó.

**Descripción**. Se trata de un fragmento de frontal en articulación con el prefrontal izquierdo (Fig. X-17). En vista ventral se observa una depresión central alargada ántero-posteriormente en el frontal, así como una conspicua área cóncava en el frontal correspondiente al bulbo olfatorio. En vista dorsal la superficie es plana, y está profusamente ornamentada con *pits*, más estrechamente espaciados en el frontal que en el prefrontal (Fig. X-17). La sutura entre el frontal y el prefrontal se aprecia claramente tanto en vista dorsal como ventral.

El margen medial de la órbita izquierda está preservado en su mayor parte (no así en el caso de la órbita derecha), y muestra una participación importante del prefrontal

[17] Si bien se habían descrito osteodermos para *Elosuchus* (de Broin, 2002), éstos han sido removidos del género y se consideran pertenecientes a crocodiliformes indeterminados (Young *et al*., 2016).

en detrimento del frontal. De todas formas, pudo medirse el ancho interorbitario, que es de 34 mm.

**Comentario**. *A priori*, como FC-DPV 2602 proviene de exactamente la misma localidad que el holotipo de *Meridiosaurus vallisparadisi* (FC-DPV 2322), muestra mismo estado de preservación, un tamaño acorde con lo esperado y representa la continuación natural del ejemplar FC-DPV 2322 (Fig. X-18), se pensó como altamente probable que FC-DPV 2602 perteneceria no solamente a *Meridiosaurus vallisparadisi*, sino al mismo individuo del holotipo.

Esto pudo ser confirmado cuando una revisión cuidadosa de pequeños fragmentos incluidos en el holotipo permitió reconocer una pieza (parte del proceso anterior del frontal en articulación con fragmentos de los nasales; Fig. X-19) que claramente se corresponde con FC-DPV 2602 (Fig. X-20).

Pese a lo fragmentario del material, tres importantes caracteres pueden observarse: la presencia de frontales fusionados, la importante participación del prefrontal en la delimitación del margen medial de la órbita, y el nacimiento del proceso anterior del frontal posicionado posteriormente al margen anterior de las órbitas. Se comentará brevemente acerca de cada uno de estos caracteres.

i) En crocodiliformes basales ("protosuquios") el frontal es un hueso par (Fig. X-24A). La fusión de los frontales en un único hueso es una sinapomorfía de Mesoeucrocodylia (Clark, 1994; Fig. X-21B,C), y es una condición que se desarrolla en individuos que llegaron a la adultez, mientras que en juveniles el frontal es un hueso par, existiendo una sutura entre ambos frontales (Tykoski *et al*., 2002). La presencia de un frontal impar en FC-DPV 2602 indica que pertenecía a un mesoeucrocodilo adulto.

ii) En la mayoría de los crocodiliformes el frontal contribuye a delimitar gran parte del margen medial de la órbita (Fig. X-21A,B); es el caso de protosuquios como *Sichuanosuchus* (Peng, 1996); de notosuquios como *Adamantinasuchus* y *Notosuchus*, y uruguaysúquidos (Rusconi, 1933; Price, 1959; Ortega *et al*., 2000; Nobre & Carvalho, 2006); de dirosáuridos como cf. *Rhabdognathus* (Brochu *et al*., 2002); de atoposáuridos como *Theriosuchus* (Ortega *et al*., 2000); de shartegosúquidos como

*Shartegosuchus* (Efimov *et al*., 2000); de goniofolídidos como *Goniopholis*, *Sunosuchus* y *Calsoyasuchus* (Wu *et al*., 1996; Tykoski *et al*., 2002); y de Crocodylia como *Leidyosuchus*, *Thoracosaurus*, *Alligator*, *Mourasuchus* y formas actuales (e.g. Brochu, 2001).

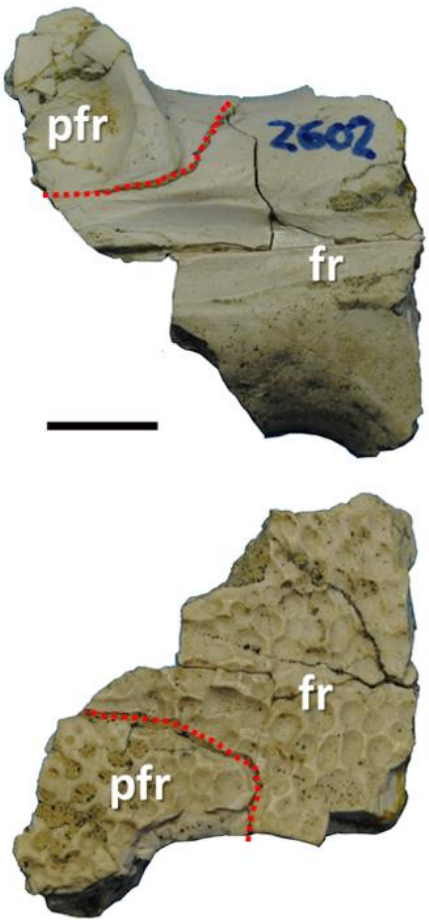



**Figura X-17.** FC-DPV 2602, frontal y prefrontal izquierdo en vista ventral (arriba) y dorsal (abajo). Escala = 1 cm. Nótese en vista ventral la depresión en el prefrontal para el lóbulo olfatorio. Abreviaturas: fr, frontal; pfr, prefrontal.

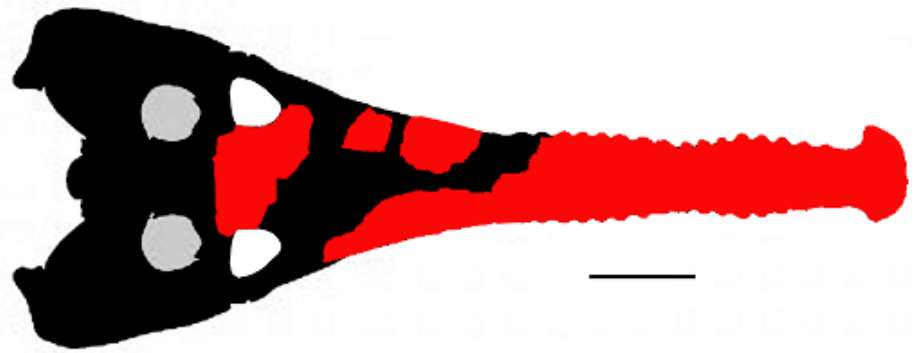


**Figura X-18.** Reconstrucción hipotética del cráneo de *Meridiosaurus vallisparadisi*, modificada de *Terminonaris*. Se indican en rojo los materiales conocidos, incluyéndose el fragmento de frontal-prefrontal descrito en este trabajo. Escala = 5 cm.



**Figura X-19.** FC-DPV 2322, fragmento de frontal y de nasales en vista ventral (arriba) y dorsal (abajo). Escala = 1 cm.

En los folidosáuridos, en cambio, la órbita está medialmente delimitada en su mayor parte por el prefrontal, mientras que el frontal participa ligeramente o incluso está excluido de la misma (Fig. X-21C y Fig. X-22). Este carácter constituye una sinapomorfía de la familia Pholidosauridae (Fortier *et al*., 2011), y hasta este trabajo se desconocía la condición presente en *Meridiosaurus*.[18]

iii) El proceso anterior del frontal está posicionado anteriormente o al mismo nivel del margen anterior de las órbitas en *Pholidosaurus* y *Terminonaris* (Fig. X-25B), mientras que se posiciona posteriormente al margen anterior de las órbitas en *Oceanosuchus*, *Elosuchus* y *Sarcosuchus* (Fig. X-22A,C,D), siendo el estado del carácter desconocido previamente a este trabajo para *Meridiosaurus*.

Dada la hipótesis de relaciones filogenéticas de Fortier *et al*. (2011), este carácter sería una sinapormofía de *Oceanosuchus* y *Elosuchus* (compartida ahora también por *Meridiosaurus*), desarrollada convergentemente en *Sarcosuchus*.

[18]Cabe aclarar que una condición similar se observa en el notosuquio *Malawisuchus* y en algunas especies de *Goniopholis*, en las que el prefrontal está expandido caudalmente, limitando o excluyendo respectivamente al frontal de la participación en la órbita (Gomani, 1997; Schwarz, 2002 y referencias).

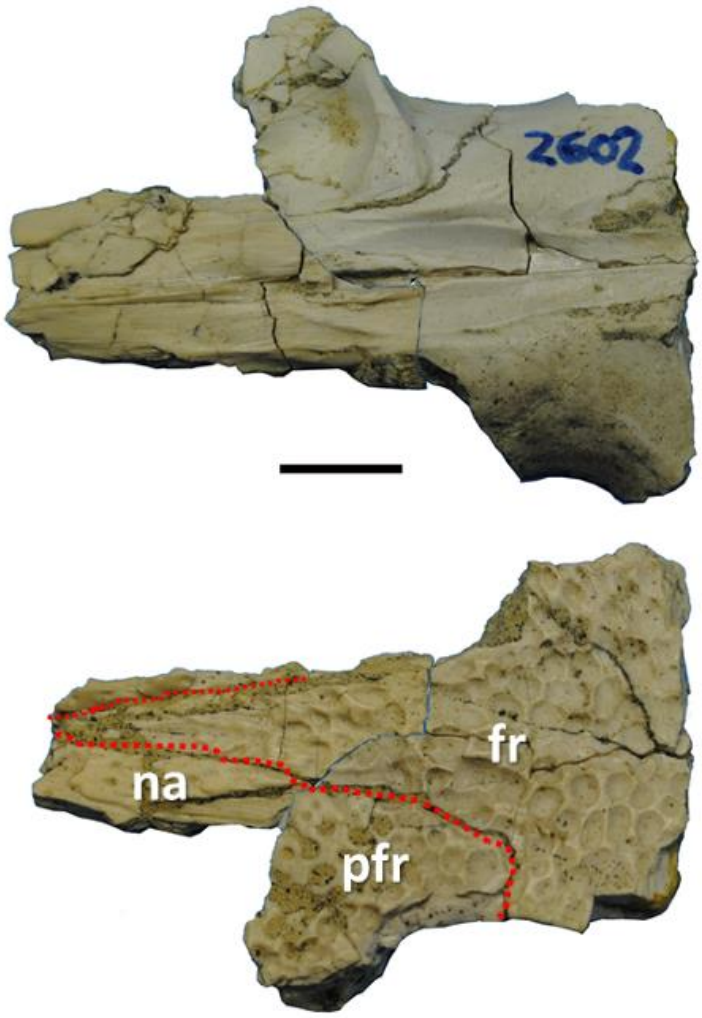



**Figura X-20.** Combinación de las piezas ilustradas en las Figs. X-20 y X-21, en vistas ventral (arriba) y dorsal (abajo). Abreviaturas: fr, frontal; na, nasal; pfr, prefrontal.

## 3. ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Se realizó un análisis filogenético sobre la matriz de Fortier *et al*. (2011), de 257 caracteres y 59 taxones, con *Meridiosaurus* recodificado con la información que aporta FC-DPV 2602. Los caracteres 1, 3, 6, 23, 37, 43, 45, 49, 65, 67, 69, 73, 77, 79, 86, 90, 91, 96, 97, 104, 105, 106, 108, 126, 142, 143, 149, 167, 182, 197, 226 fueron considerados como ordenados siguiendo a Pol & Gasparini (2009). Se obtuvieron como resultado 2 árboles más parsimoniosos, cuyo consenso estricto se presenta en la Fig. X-23. El largo de estos árboles es de 916 pasos, con IC = 0,35 e IR = 0,71.

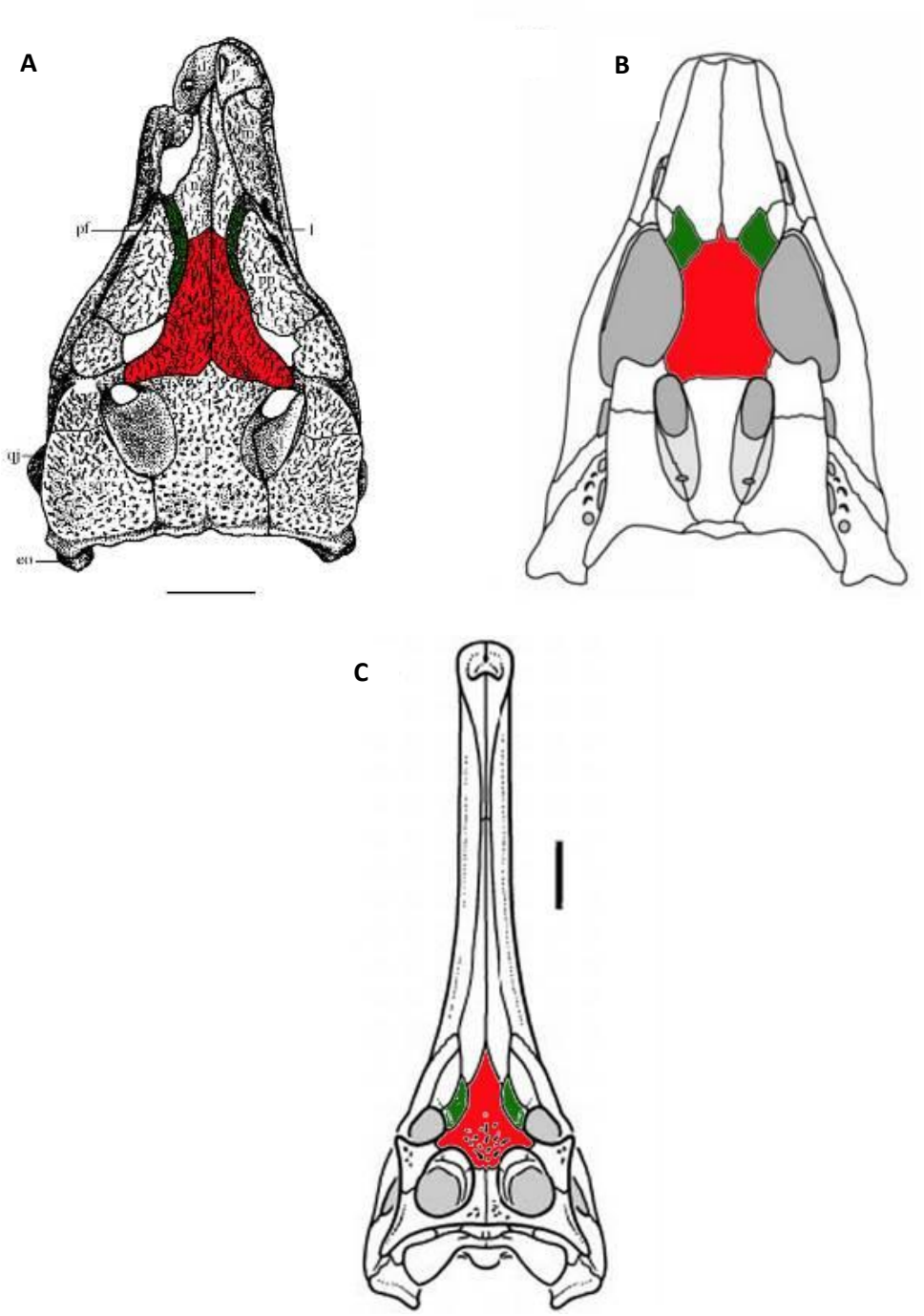
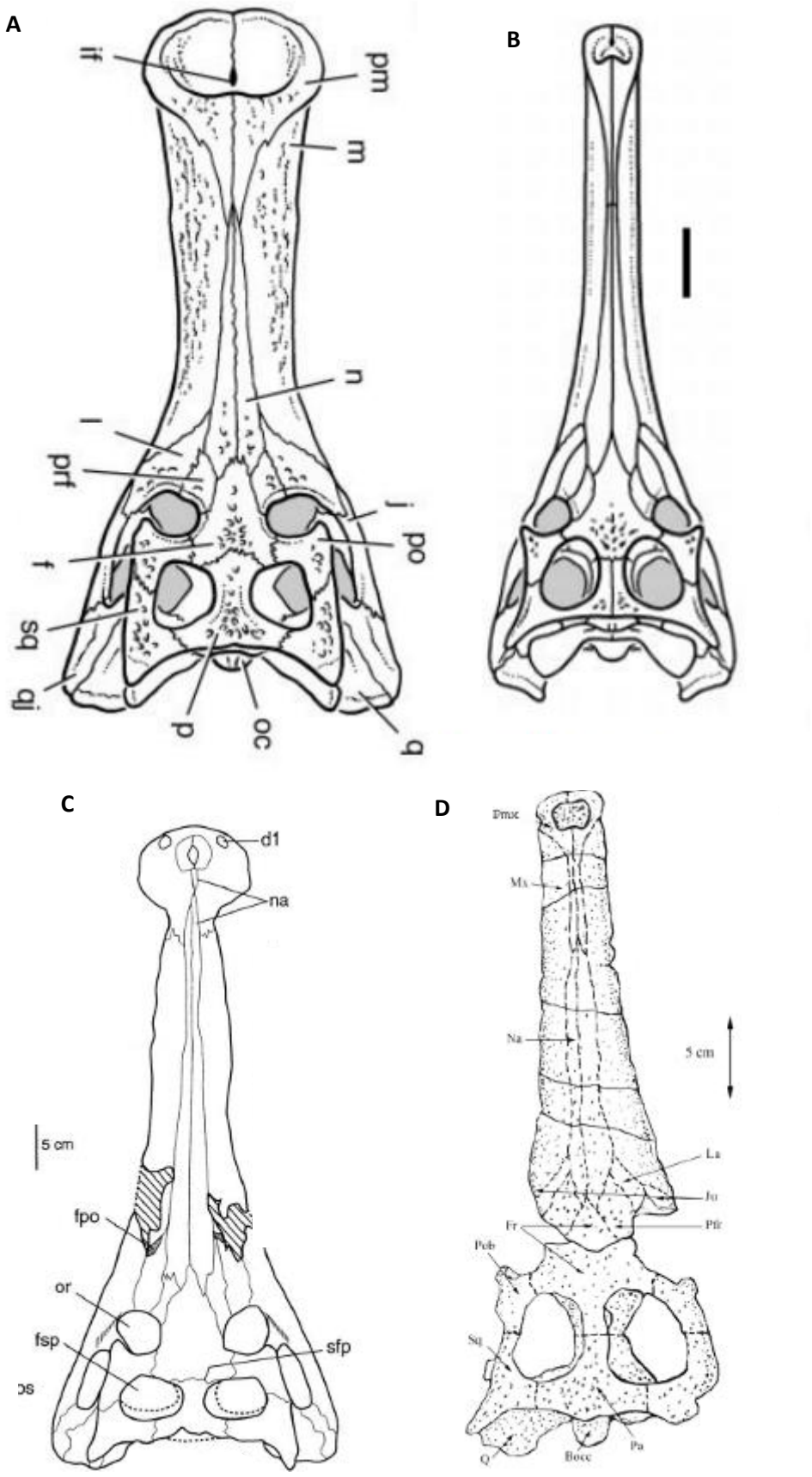



**Figura X-21.** Cráneos de crocodiliformes selectos en vista dorsal. **A**, el crocodiliforme basal *Sichuanosuchus*. **B**, el notosuquio *Notosuchus*. **C**, el neosuquio *Terminonaris*. En rojo el frontal (par en A) y en verde los prefrontales. Modificado de Peng (1996), Ortega *et al*. (2000) y Sereno *et al*. (2001). Escala = 1 cm (A) y 10 cm (C).

**Figura X-22 (pág. siguiente).** Cráneos de folidosáuridos en vista dorsal. **A**, *Sarcosuchus*. **B**, *Terminonaris*. **C**, *Elosuchus*. **D**, *Oceanosuchus*. Tomado de Sereno *et al*. (2001), de Broin (2002) y Hua *et al*. (2007).


A
if
pm
m
n
l
prf
j
po
f
bs
fb
p
oc
b
B
C
d1
na
5 cm
fpo
or
fsp
sfp
os
D
Dmx
Mx
Na
5 cm
La
Ju
Fr
Pfr
Pob
Squ
Q
Bocc
Pa

# 4. DISCUSIÓN

## 4.1. Afinidades filogenéticas de *Meridiosaurus vallisparadisi*

Los resultados del análisis filogenético (Fig. X-23) son congruentes con los de Fortier *et al*. (2011). Se confirma la posición de *Meridiosaurus* dentro de los Pholidosauridae, conformando un clado con *Elosuchus* y *Oceanosuchus*.




**Figura X-23**. Filogenia de los crocodiliformes obtenida en este trabajo.

Ese clado está soportado por dos sinapomorfías no ambiguas: proceso anterior del frontal extendiéndose posteriormente al margen anterior de las órbitas (carácter 258.1), y maxilar terminando anteriormente a la órbita (carácter 262.1). Dentro de este clado, *Meridiosaurus* + *Elosuchus* está fuertemente soportado por cuatro sinapomorfías no ambiguas: escotadura ventralmente abierta en borde ventral del rostro en el contacto premaxilar-maxilar presente como una gran fenestra (carácter 9.1), dientes maxilares de tamaño incrementado curvados en dos olas (carácter 79.2), contorno lateral del rostro en vista dorsal de forma sinusoidal (178.1), y borde ventral del maxilar en vista lateral de forma sinusoidal (183.1). Ambos clados presentan un soporte Bremer de 2 (ver Anexo II-D2). Para estabilizar la taxonomía, se proveen las siguientes definiciones filogenéticas (Fig. IX-24).

► **Pholidosauridae.** *Pholidosaurus schaumburgensis*, *Elosuchus cherifiensis*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes. Esta definición es diferente a las proporcionadas por Fortier *et al*. (2011) y Martin *et al*. (2014), que son basadas en la rama. En el presente análisis este clado está fuertemente soportado por siete sinapormofías no ambiguas (ver Anexo II-D5) e incluye a *E*. *cherifiensis*, *Meridiosaurus vallisparadisi*, *Oceanosuchus boecensis*, *P*. *purbeckensis*, *Terminonaris robusta* y *Sarcosuchus imperator*.

No obstante, el reciente análisis de Young *et al*. (2016) sugiere que *Pholidosaurus* sería polifilético, y recobra a *Pholidosaurus purbeckensis* en una posición basal dentro de Tethysuchia, mientras que *Pholidosaurus schaumburgensis* permanecería en una posición equivalente a la recobrada en este análisis. Por tanto, *P*. *schaumburgensis* se considera el mejor especificador para la definición, máxime cuando se trata de la especie tipo de *Pholidosaurus*. Asimismo, según uno de los resultados de Young *et al*. (2016) *Terminonaris* quedaría por fuera de Pholidosauridae, si se emplea la definición aquí proporcionada, una desventaja frente a las definiciones basadas en la rama de Fortier *et al*. (2011) y Martin *et al*. (2014).

► **Pholidosaurinae.** Todos los Pholidosauridae más estrechamente emparentados con *Pholidosaurus purbeckensis* que con *Elosuchus cherifiensis*. En el presente análisis este clado está soportado por dos sinapormofías no ambiguas (ver Anexo II-D5), e

incluye a *P*. *purbeckensis*, *Terminonaris robusta* y *Sarcosuchus imperator*. Si se sigue el análisis de Young *et al*. (2016), el gran folidosáurido del Cretácico de Tailandia descrito por Martin *et al*. (2014), *Chalawan thailandicus*, también pertenecería a este clado.

► **Elosuchinae subfam. nov.** Todos los Pholidosauridae más estrechamente emparentados con *Elosuchus cherifiensis* que con *Pholidosaurus purbeckensis*. En el presente análisis este clado está soportado por dos sinapormofías no ambiguas (ver Anexo II-D5) e incluye a *E*. *cherifiensis*, *Meridiosaurus vallisparadisi* y *Oceanosuchus boecensis*. Si se sigue el análisis de Young *et al*. (2016), el enigmático *Vectisuchus leptognathus* del Cretácico de Inglaterra (originalmente descrito como un Goniopholididae; Buffetaut & Hutt, 1980) también pertenecería a este clado. Además, la segunda especie de *Elosuchus*, *E*. *felixi*, es transferida para un nuevo género por Young *et al*. (2016) como *Fortignathus felixi*, que es recobrado como un Dyrosauridae.

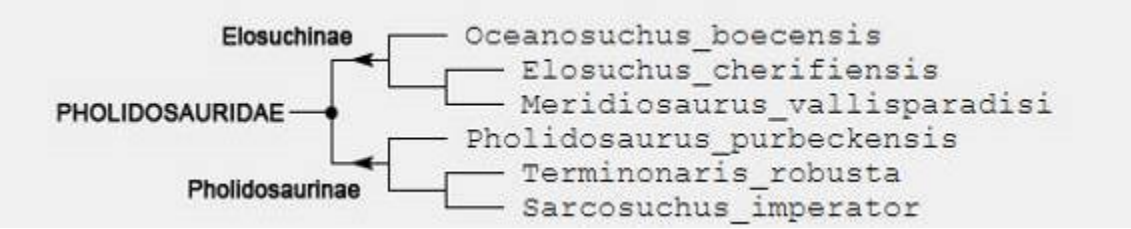



**Figura X-24**. Definiciones filogenéticas propuestas en este trabajo. El punto denota una definición basada en el nodo, y las flechas definiciones basadas en la rama.

### 4.2. Estimación del largo del cráneo de *Meridiosaurus vallisparadisi*

La única medición que puede realizarse sobre FC-PDV 2602 es el ancho interorbitario, que es de 3,4 cm. Se revisó la bibliografía en busca de otros folidosáuridos en que se conociera tanto el ancho interorbitario como el largo total del cráneo (Tabla X-B). Si bien los valores tomados o medidos de la literatura son escasos, se realizó una regresión (Fig. X-26) que dio como resultado 43,5 cm. En comparación, Fortier *et al*. (2011) habían estimado en 40 cm el largo del cráneo de *Meridiosaurus vallisparadisi*, empleando la relación entre el largo del rostro (que los autores asumieron que culminaba en el último diente maxilar preservado) y el largo total del cráneo.

**Tabla X-B**. Distancia interorbital y largo del cráneo en algunos folidosáuridos, tomados o medidos de la literatura.

| Género | Distancia interorbital (cm) | Largo del cráneo (cm) | Fuente |
|---|---|---|---|
| *Elosuchus* | 6,1 | 62,1 | de Broin (2002) |
| *Sarcosuchus* | 16,8 | 160,0 | Sereno *et al*. (2001) |
| *Terminonaris* | 12,6 | 109,6 | Wu *et al*. (2001) |
| *Terminonaris* | 8,6 | 98,0 | Sereno *et al*. (2001) |

Sólo como estimación burda, dado que se acumula la incertidumbre, empleando la regresión publicada por Sereno *et al*. (2001; Fig. X-27), un largo de cráneo de 43,5 cm implicaría un largo corporal total de entre 2,52 metros (si se emplea la ecuación para *Gavialis gangeticus,* y = -69.369 + 7.4x) y 3,15 metros (si se emplea la ecuación para *Crocodylus porosus*, y = -20.224 + 7.717x), similar a lo reportado por Fortier *et al*. (2011).

Si bien dicho tamaño lo posiciona como un folidosáurido relativamente pequeño (y la fusión de los frontales permite descartar que se trate de un individuo juvenil), de todas formas se trataría de uno de los taxones acuáticos más grandes registrados para la Formación Tacuarembó, si no el más grande.

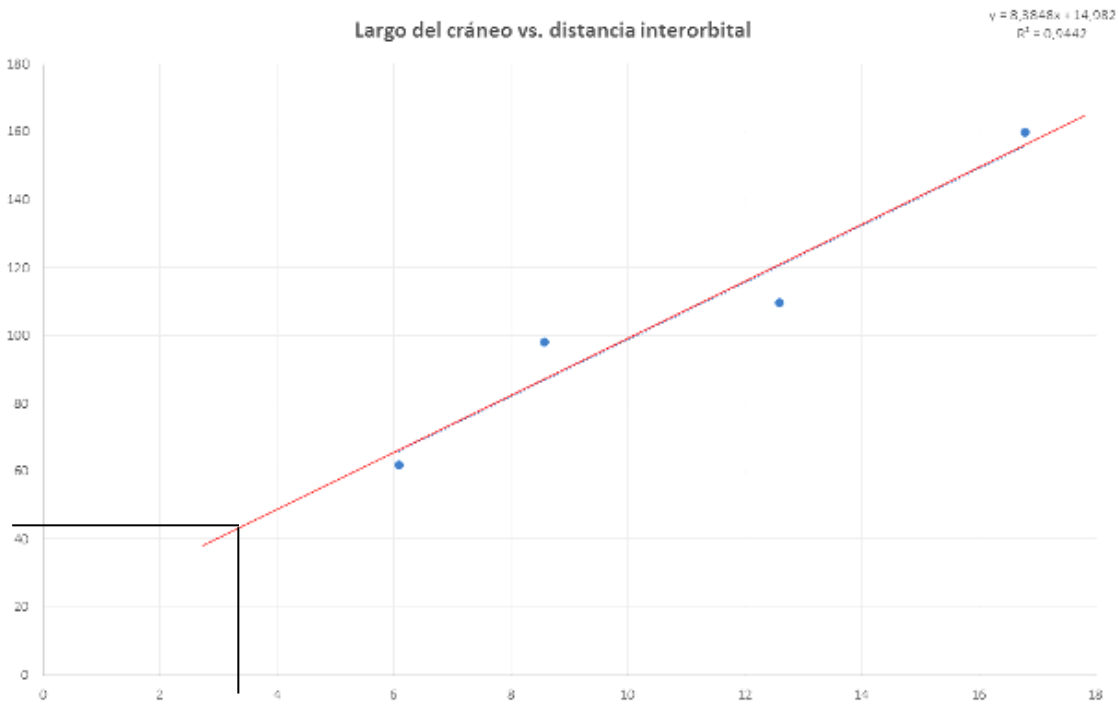



**Figura X-25**. Gráfico construido con los datos de la Tabla X-B.

### 4.3. Implicancias biogeográficas

La historia biogeográfica del grupo parece relativamente simple (Fig. X-27), habiéndose originado en el Jurásico Medio de Europa[19] (al igual que los teleosáuridos dentro de los Thalattosuchia), desde donde se habrían verificado tres eventos de dispersión según Fortier *et al*. (2011): uno correspondiente a los Elosuchinae, hacia África (*Elosuchus*) y Sudamérica (*Meridiosaurus*); y otros dos, correspondientes a los Pholidosaurinae, hacia África-Sudamérica (*Sarcosuchus*) y hacia Norteamérica (*Terminonaris*), siendo este último el evento más tardío (Cenomaniense o Turoniense).

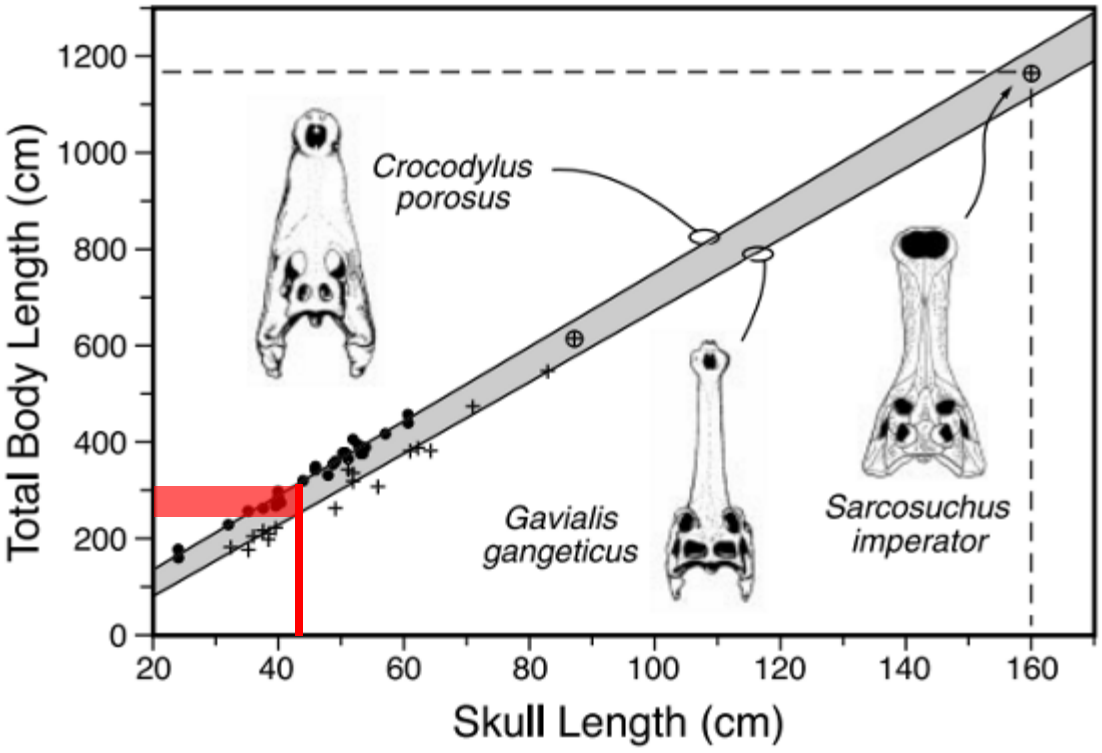



**Figura X-26.** Regresión de tamaño corporal total vs. largo del cráneo para *Gavialis gangeticus* (+) y *Crocodylus porosus* (●). En rojo, estimación del tamaño corporal para *Meridiosaurus vallisparadisi*. Modificado de Sereno *et al*. (2001).

Llaman la atención algunos extensos linajes fantasmas que sugieren, por ejemplo, que deberían hallarse restos de Elosuchinae en el Jurásico Tardío-Cretácico Temprano de África.

[19] *Anglosuchus*, del Jurásico Medio (Bathoniense) de Inglaterra, sería el folidosáurido más antiguo conocido.

### 3.4. Consideraciones finales

El nuevo material aumenta levemente el conocimiento de *Meridiosaurus vallisparadisi*, y exhibe una sinapomorfía de Pholidosauridae (margen medial de la órbita en vista dorsal formado mayormente por el prefrontal, con el frontal excluido o participando sólo ligeramente) y una sinapomorfía de Elosuchinae (proceso anterior del frontal extendiéndose posteriormente al margen anterior de las órbitas), caracteres que en el análisis de Fortier *et al*. (2011) estaban codificados con '?'.

Asimismo, se propone en base a las morfologías de los dientes y osteodermos, que habría más de un taxón de crocodiliforme presente en la Formación Tacuarembó, aunque sólo el hallazgo de nuevos materiales puede verificar este extremo.

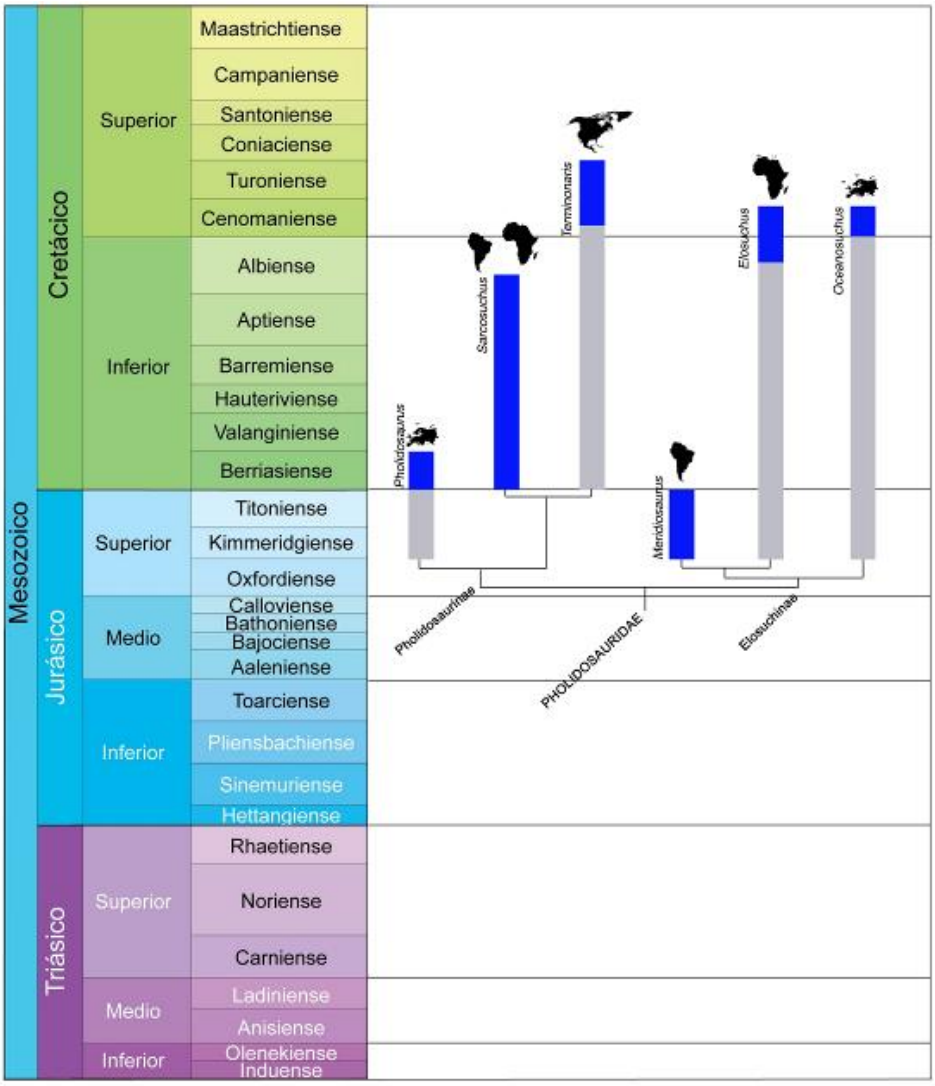



**Figura X-27.** Filogenia temporalmente calibrada de los Pholidosauridae.

# CAPÍTULO XI
# THEROPODA

## 1. INTRODUCCIÓN

La morfología de los dientes de terópodos ha sido recientemente analizada en profundidad en el marco de una Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Soto, 2010), por lo que sólo se procederá a una breve reseña de algunos avances en el último lustro en dicha área de estudio.

### 1.1. Terminología anatómica

Smith & Dodson (2003) y sobre todo Hendrickx & Mateus (2014) y Hendrickx *et al*. (2015a, 2015b) han realizado un gran esfuerzo por estandarizar la nomenclatura de los dientes de terópodos (Figs. X-1 y X-2), proveyendo bases para una descripción detallada de los mismos, incrementando la base de datos de Smith *et al*. (2005), y llevando a cabo análisis tanto multivariados (notablemente análisis discriminante, como ya realizaran Smith *et al*., 2005 y Soto, 2010) como filogenéticos, estos últimos sobre la base de numerosos caracteres relacionados a la dentición.

En parte a raíz de estos trabajos, se ha asistido a un reciente incremento en el número de artículos que procuran clasificar dientes de terópodos mediante análisis multivariados y/o filogenéticos (e.g. Kear *et al*., 2013; White *et al*., 2015; Serrano-Martínez *et al*., 2015, 2016; Gerke & Wings, 2016).

Aquí se sintetizan algunos de los aportes de Hendrickx & Mateus (2014) y Hendrickx *et al*. (2015a, 2015b) que serán luego de utilidad para este capítulo, incluyendo tipos de dientes, formas de las secciones basales y textura del esmalte.

#### 1.1.1. Tipos de dientes en terópodos

Hendrickx *et al*. (2015a) distinguen cuatro tipos de dientes (Fig, X-3):

- *zifodontes*, típicos de la dentición lateral de la mayoría de los terópodos. Son labiolingualmente comprimidos (CBR < 0,60), distalmente curvos, sin constricción marcada entre la corona y la raíz, y (excepto en Unenlagiinae, Compsognathidae y algunos Troodontidae) están dotados de carinas aserradas.

- *folidontes*, con constricción marcada entre la corona y la raíz, lo que les da una forma lanceolada. Pueden ser distalmente curvos (algunos Troodontidae) o rectos (Therizinosauria, Alvarezsauroidea). Según el caso, los dentículos pueden ser grandes (caso claro de *Troodon*), pequeños o estar ausentes. Este tipo de dientes se encuentra también, dentro de Dinosauria, en ornitisquios y sauropodomorfos, y se considera una adaptación a una dieta herbívora.

- *paquidontes*, típicos de la dentición mesial de la mayoría de los terópodos (excepto algunos Maniraptoriformes), y también los dientes laterales mesiales de algunos alosauroideos (*Allosaurus*, *Acrocanthosaurus*), y de todos los dientes laterales de Tyrannosauridae adultos (familia para la cual se han acuñado los términos *incrassate* y "forma de banana"). Son labiolingualmente expandidos (CBR > 0,60), distalmente curvos, sin constricción marcada entre la corona y la raíz.

- *conidontes*, caso claro de Spinosauridae, aunque también pueden considerarse conidontos los dientes de Ornithomimosauria basales y los dientes mesiales de Oviraptorosauria basales y Therizinosauria. Son dientes cónicos, con ápices puntiagudos, sin curvatura distal pronunciada, con dentículos diminutos o ausentes. Pueden poseer crestas apicobasales, como en muchos Spinosauridae.

Esto permite a su vez distinguir entre denticiones zifodontas, folidontas, paquidontas y conidontas, según el tipo de morfología dentaria que domine. La mayoría de los terópodos exhibe pseudoheterodoncia, dado que existe una transición gradual entre dientes de diferentes morfologías (e.g. de paquidontes a zifodontes). Por tal motivo, en dientes aislados sólo suele ser factible diferenciar entre dientes mesiales o laterales. Sólo algunos terópodos (Tyrannosauridae) muestran una verdadera heterodoncia.

### 1.1.2. Formas de las secciones basales

Hendrickx & Mateus (2014) y Hendrickx *et al*. (2015a) reconocen diferentes morfologías de la base de la corona (Fig. XI-4). Dientes labiolingualmente poco comprimidos tienen una sección circular, que cambia a elíptica, surectangular, oval, etc. con el aumento de la compresión.

Si la sección es distalmente acuminada se denomina lanceolada. Cuando existen depresiones en la base de la corona, típicamente del lado lingual (que suele asociarse al diente de reemplazo), la forma puede ser reniforme o, si existe una depresión simultáneamente en la lado labial, de '8'.

En dientes mesiales, se distingue entre forma de 'U' (típica de Tyrannosauridae), 'D' (*Allosaurus*), 'J' (*Majungasaurus* y la mayoría de los aveterópodos; e.g. *Fukuiraptor* y *Atrociraptor*) y 'plato volador' o *parlinon*/*salinon* (e.g. *Majungasaurus*).

### 1.1.3. Textura del esmalte

El esmalte de los dientes de terópodos puede presentar ornamentaciones a distintas escalas. Se comentará en primer lugar las más conspicuas, visibles a simple vista. Ya Brusatte *et al*. (2007) se ocuparon de revisar la distribución de las *wrinkles*, o arrugas del esmalte. Hendrickx *et al*. (2015a) distinguen entre ondulaciones marginales, restringidas a la proximidad de las carinas (Fig. X-5B,C), y ondulaciones transversales, tipo bandas, que se desarrollan todo a lo ancho de la corona (Fig. X-5D). Las ondulaciones marginales fueron en su momento consideradas diagnósticas de algunos Carcharodontosauridae, aunque también ocurren en megalosáuridos (Hendricks *et al*., 2015a, 2015b), *Allosaurus* (Brusatte *et al*., 2007), espinosáuridos (Sues *et al*., 2002; Fowler, 2007), e incluso en el abelisáurido *Skorpiovenator* (Canale *et al*., 2009). Este último trabajo ha permitido arrojar dudas sobre la identificación de dientes aislados como pertenecientes a carcarodontosáuridos en el Cretácico Tardío alto de Argentina y Brasil.

Otras ornamentaciones visibles a simple vista son las de orientación apicobasal, denominadas *flutes* (Fig. X-5E). Suelen aparecer en la cara lingual de los dientes mesiales de varios terópodos, incluyendo celofisoideos, ceratosáuridos y algunos dromeosáuridos (por una revisión, ver Soto, 2010) y en la cara lingual (y a veces labial) en dientes de espinosáuridos (e.g. Charig & Milner, 1997; Sues *et al*., 2002). Es probable que exista cierto grado de variación intraespecífica, e incluso a lo largo de una misma hilera dentaria, en cuanto al grado de desarrollo de estas ornamentaciones macroscópicas del esmalte, ya sean ondulaciones marginales, ondulaciones transversas o *flutes*.

En cuanto a la textura submilimétrica del esmalte (Fig. XI-6), Hendricks & Mateus (2014) y Hendrickx *et al*. (2015a) mencionan que los ceratosaurios y maniraptoriformes tienen una textura irregular, mientras que los tetanuros no espinosáuridos muestran una textura de tipo *braided* (con crestas paralelas, de largo variable, dirigidas apicobasalmente, que nunca convergen), y los espinosáuridos una textura entrelazada (*veined*, con crestas que se bifurcan y que convergen) o incluso anastomosada (crestas que se dividen y reconectan de forma irregular, dando una apariencia similar a forámenes). No obstante, existen dientes de terópodos de no espinosáuridos con texturas similares a la condición *veined* (Serrano-Martínez *et al*., 2015, 2016; pers. obs. en dientes de Tacuarembó), lo que lleva a replantear esta clasificación.

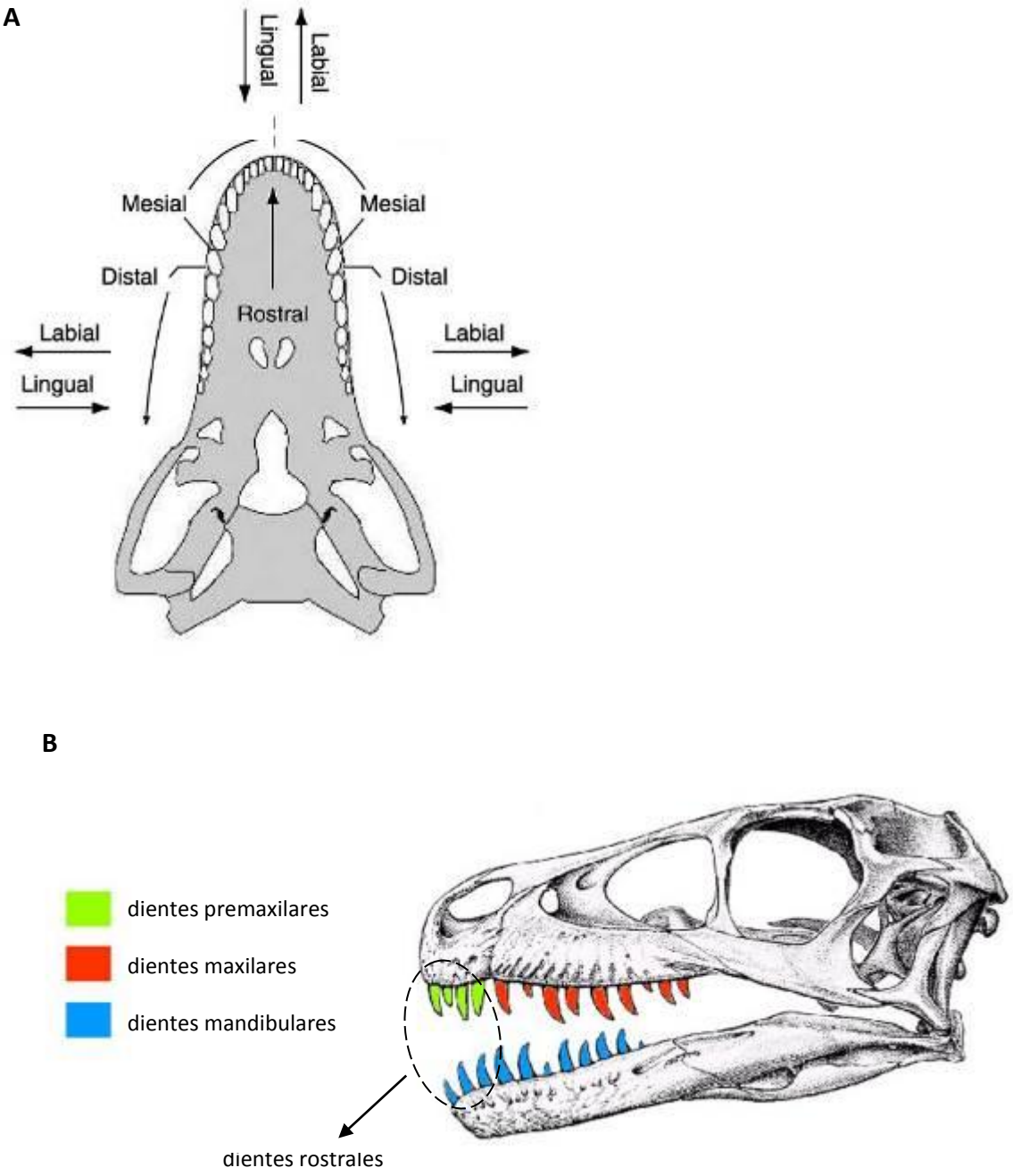



**Figura XI-1**. Nomenclatura anatómica empleada, ejemplificada mediante un cráneo idealizado de *Tyrannosaurus rex* en vista palatal (**A**); una corona dentaria maxilar de *Saurornitholestes langstoni* en vista lingual, y sección transversal de la mitad de la corona (**B**); y cráneo de *Dromaeosaurus albertensis* en vista lateral izquierda. Modificado de Smith & Dodson (2003), Smith (2005) y Currie (1995).

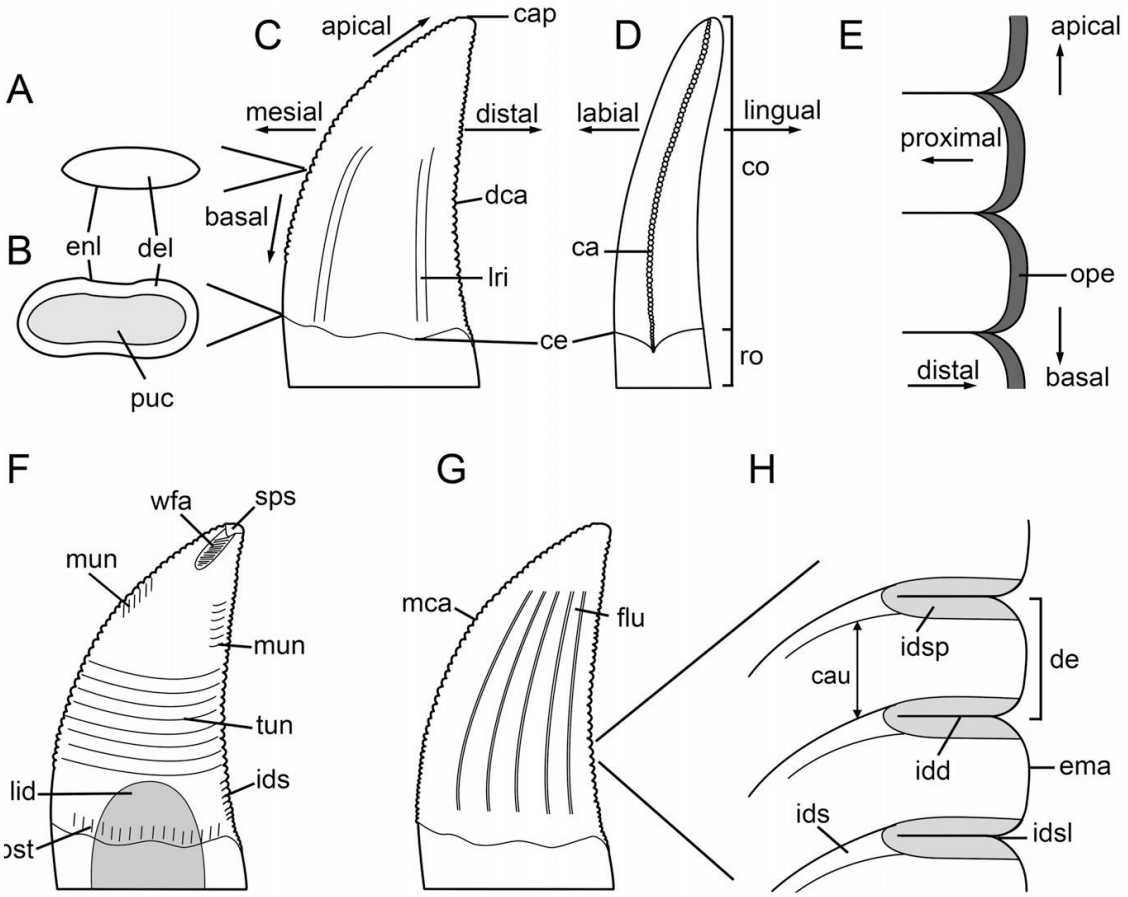



**Figura XI-2**. Terminología anatómica en dientes de terópodos. **A**, sección media en vista apical. **B**, sección basal: ídem, más cavidad pulpar (puc). **C**, diente lateral en vista labial. **D**, diente lateral en vista distal. **E**, detalle de los dentículos. **F**, diente lateral en vista lingual. **G**, diente en vista labial. **H**, detalle de los dentículos. Tomado de Hendrickx *et al*. (2015a). Abreviaturas: bst, estrías basales; ca, carina; cap, ápice de la corona; cau, cauda; ce, cérvix; co, corona; dca, carina distal; de, dentículo; del, capa de dentina; enl, capa de esmalte; ema, margen externo; flu, *flute*; idd, diáfisis interdenticular; ids, surco interdenticular; idsl, hendidura interdenticular; idsp, espacio interdenticular; lid, depresión lingual; lri, cresta lingual; mun, ondulación marginal; mca, carina mesial; ope, opérculo; puc, cavidad pulpar; ro, raíz; sps, spalled surface; tun, ondulación transversa ; wfa, faceta de desgaste. Tomado de Hendrickx *et al*. (2015a).

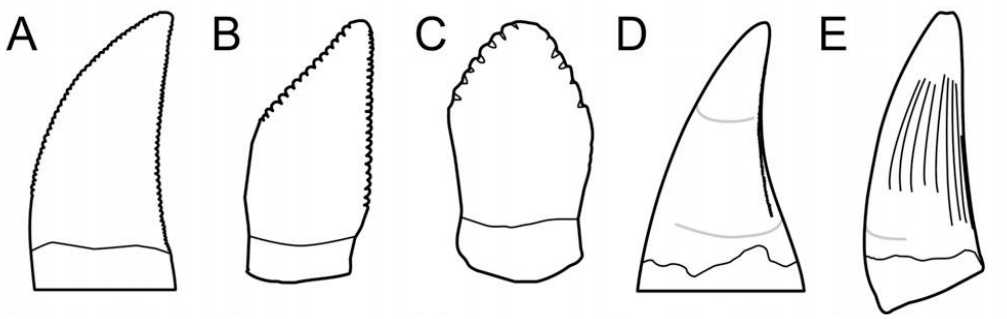



**Figura XI-3**. Tipos de dientes en dinosaurios terópodos. **A**, zifodonte. **B**, folidonte recurvado. **C**, folidonte recto. **D**, paquidonte. **E**, conidonte. Tomado de Hendrickx *et al*. (2015a).

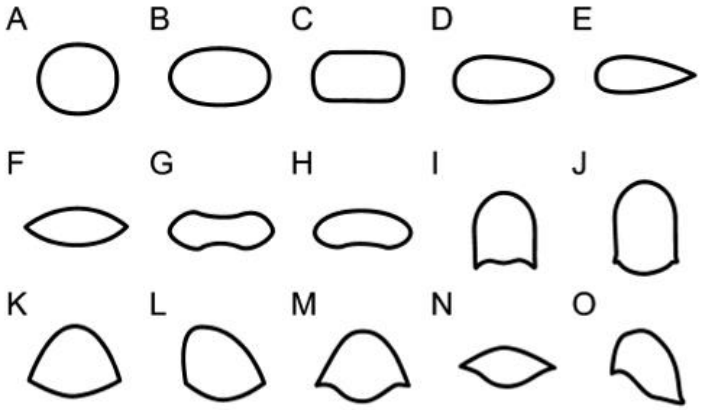



**Figura XI-4**. Secciones basales de dientes de terópodos, a nivel del cérvix. **A**, subcircular. **B**, elíptica. **C**, subrectangular. **D**, oval. **E**. lanceolada. **F**, lenticular. **G**, forma de '8'. **H**, reniforme. **I–J**, forma de 'U'. **K–L**, forma de 'D'; **M–N**, forma de plato volador. **O**, forma de 'J'. Tomado de Hendrickx & Mateus (2014).

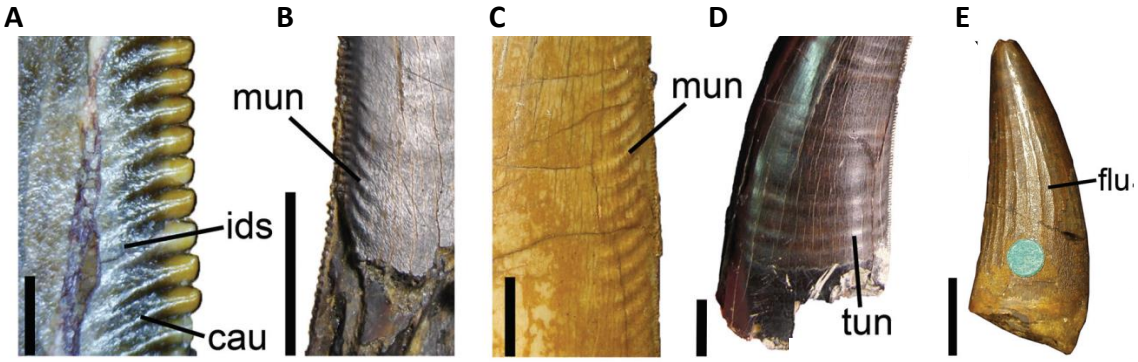



**Figura XI-5**. Algunos rasgos de los dentículos y el esmalte en dientes de terópodos. **A**, dentículos con *caudae* (cau) y surcos interdenticulares (ids) bien desarrollados, inclinados hacia la base del diente. **B-C**, ondulaciones marginales (mun), restringidas a la proximida de las carinas. **D**, ondulaciones transversales (tun), extendidas de carina a carina. E, *flutes* (flu). Modificado de Hendrickx *et al*. (2015a).

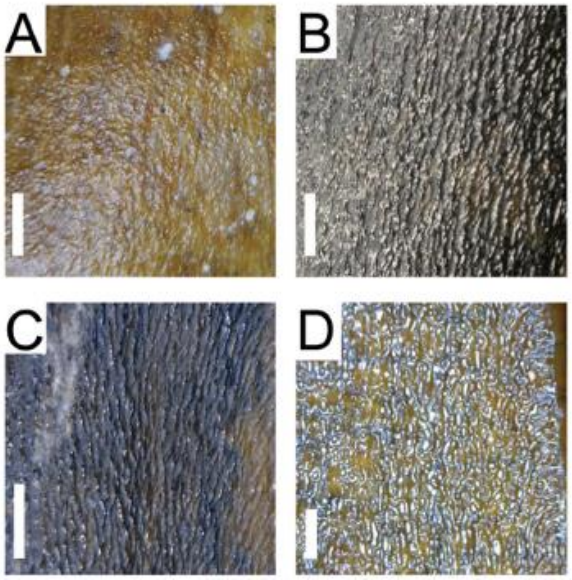



**Figura XI-6**. Tipos de textura submilimétrica del esmalte en terópodos. **A**, irregular en el abelisáurido *Majungasaurus*. **B**, *braided* en el carcarodontosáurido *Acrocanthosaurus*. **C**, *veined* en el espinosáurido *Baryonyx*. **D**, anastomosada en el espinosáurido *Spinosaurus*. Escala = 1 mm. Tomado de Hendrickx *et al*. (2015a).

### 1.2. Filogenia de tetanuros

Carrano *et al*. (2012) publicaron una filogenia de Tetanurae basada en un gran número de taxones (Fig. XI-7). Los resultados mejoraron la resolución de clados obtenidos en otras filogenias y recuperaron clados novedosos. Según los autores, básicamente los tetanuros comprenden tres grandes clados: Megalosauroidea, Allosauroidea y Coelurosauria. Megalosauroidea incluye tres familias: Piatnitzkysauridae (la más basal), Spinosauridae y Megalosauridae, estas dos últimas agrupadas en el clado Megalosauria.

Se destaca la anteriormente mencionada Piatnitzkysauridae (clado que ya había sido recuperado pero no nombrado por Benson *et al*., 2009), que integra dos taxones del Jurásico Medio de Argentina (*Piatnitzkysaurus* y *Condorraptor*) junto a un taxón del Jurásico Tardío de EE.UU. (*Marshosaurus*).

Allosauroidea contiene, a su vez, cuatro familias: Metriacanthosauridae (= Sinraptoridae), Neovenatoridae, Carcharodontosauridae y Allosauridae, las tres últimas reunidas en el clado Allosauria.

La posición filogenética de Megaraptora (clado nombrado por Benson *et al*., 2010) continúa siendo, probablemente, el punto más controversial en lo que hace a las relaciones filogenéticas de los tetanuros no maniraptoriformes.

En recientes análisis, ha sido considerado como incluido dentro de Allosauroidea, particularmente dentro de Neovenatoridae (Benson *et al*., 2010; Carrano *et al*., 2012), o bien como relacionados con los Tyrannosauroidea (Novas *et al*., 2012; Porfiri *et al*., 2014), resultado este último inesperado por sus potenciales implicancias paleobiogeográficas. Apesteguía *et al*. (2016) los recobra alternativamente como alosauroideos o como celurosaurios basales.

Novas *et al*. (2016), en un estudio de la anatomía de la mano, arrojan más luz sobre el asunto al demostrar claramente las afinidades con Allosauroidea, por lo que los escasos caracteres compartidos con Tyrannosauroidea serían producto de convergencia.

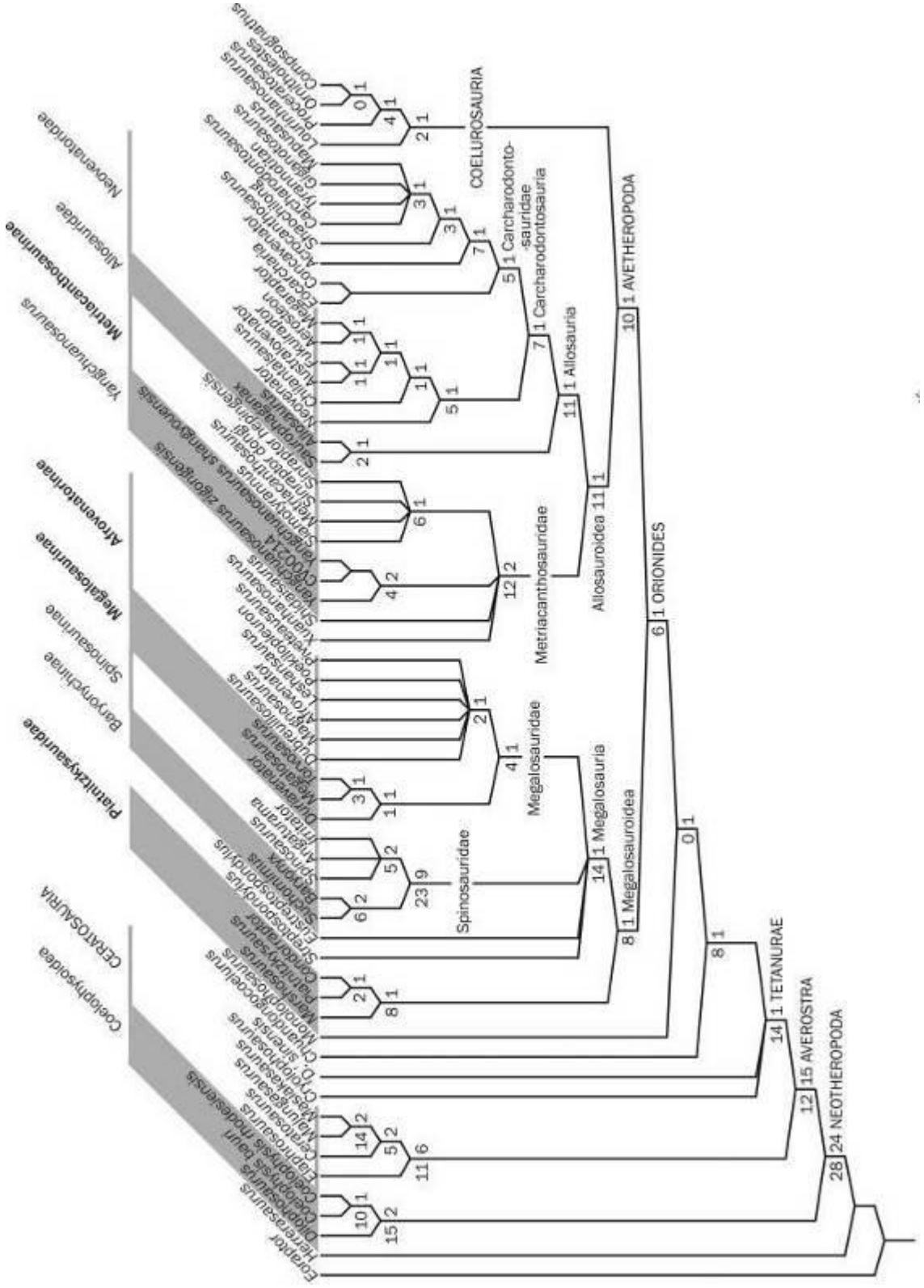



**Figura XI-7**. Filogenia de Tetanurae basales. Tomado de Carrano *et al*. (2012).

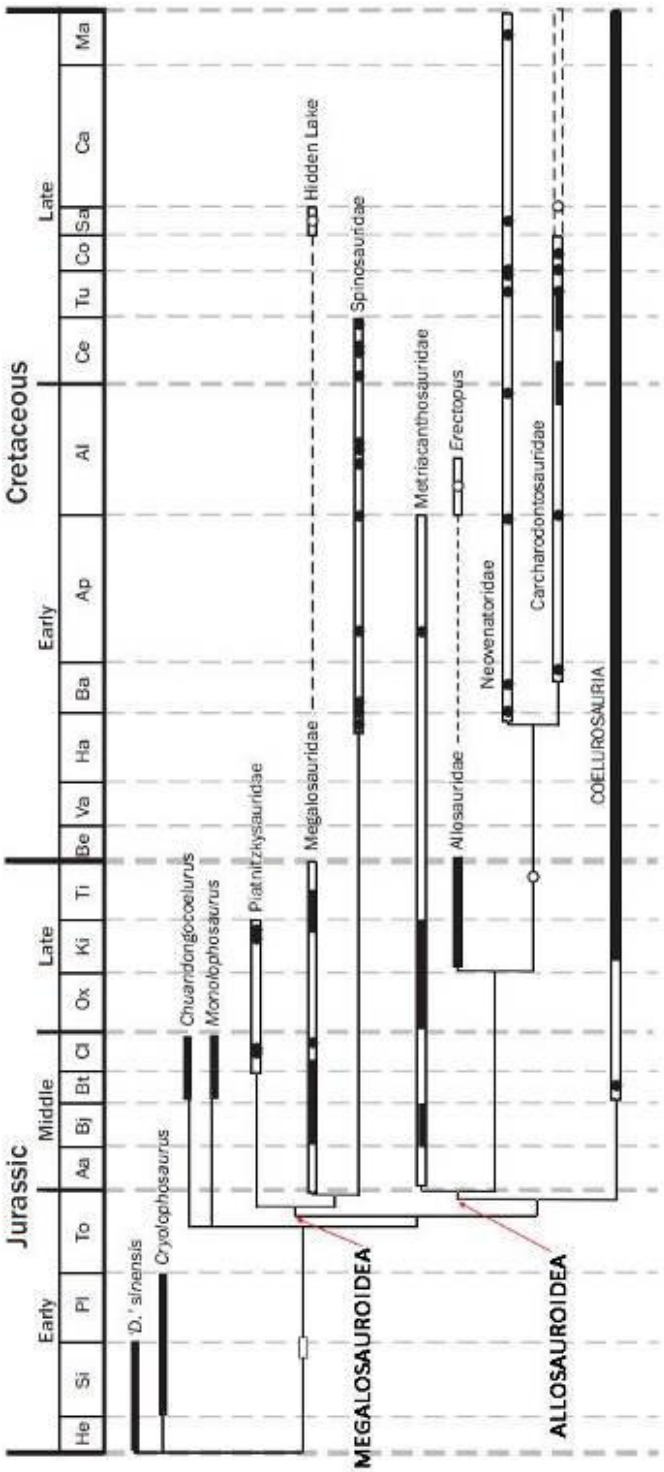



**Figura XI-8**. Filogenia simplificada y temporalmente calibrada de Tetanurae basales, a nivel supragenérico. Las barras con relleno representan estimaciones de rango temporal para los distintos taxones; las barras sin relleno representan extensiones del rango basados en taxones y especímenes referidos a los distintos clados; las líneas sólidas indican los linajes fantasmas inferidos por la topologìa; y las líneas punteadas muestran asignaciones tentativas. Pese a lo que parece sugerir la figura, la forma de Hidden Lake (Coniaciense/Santoniense de la Antártida) es considerada un megalosauroideo (y no un megalosáurido) por Carrano *et al*. (2012), mientras que *Erectopus* (Albiense de Francia) es considerado no un alosáurido sino un posible metriacantosáurido. Tomado de Carrano *et al*. (2012).

### 1.3. Terópodos del Jurásico de Gondwana

▸ Rauhut (2011) realizó un estudio detallado de los terópodos de la Formación Tendaguru, de sumo interés para este trabajo dadas las reiteradas similitudes propuestas con terópodos de la Formación Tacuarembó (Soto & Perea, 2005, 2008; Soto, 2010). Como Rauhut (2011) nota, son tres asociaciones de dinosaurios diferentes las preservadas en la Formación Tendaguru: una de edad Oxfordiense (Miembro Lower Dinosaur), otra de edad Kimmeridgiense-Tithoniense temprano (Miembro Middle Dinosaur) y una tercera de edad Tithoniense tardío-?Cretácico Temprano (Miembro Upper Dinosaur). Entre los importantes resultados del trabajo de Rauhut (2011) se destaca aquí la asignación de:

- dientes rostrales del Miembro Middle Dinosaur a Ceratosauridae (confirmando lo propuesto por Madsen & Welles, 2000 y Soto & Perea, 2008), así como de un centro caudal del Miembro Upper Dinosaur a la misma familia;

- una tibia del Miembro Middle Dinosaur y un fémur y una tibia del Miembro Upper Dinosaur a Abelisauridae (tentativamente);

- variados restos óseos de los miembros Middle Dinosaur y Upper Dinosaur a Tetanurae basales, indicando la presencia de al menos dos taxones de gran tamaño;

- una fíbula (representando un terópodo de gran tamaño) y un astrágalo del Miembro Upper Dinosaur a Megalosauroidea;

- tres vértebras caudales del Miembro Middle Dinosaur a Carcharodontosauridae para las que se crea el taxón *Veterupristisaurus milneri*;

- varios dientes de los tres miembros a un terópodo de grandes dimensiones referido tentativamente a Carcharodontosauridae (existe incluso la posibilidad de que pertenezcan a *Veterupristisaurus*; Fig. XI-9).

▸ Buffetaut (2013) erigió un nuevo taxón, *Ostafrikasaurus crassiserratus*, para reunir algunos dientes del Miembro Middle Dinosaur de la Formación Tendaguru inicialmente reportados por Janensch (1925) como "*Labrosaurus*" *stechowi*. Buffetaut (2013), como el mismo autor había propuesto unos años antes (Buffetaut, 2008; ver también Fowler, 2007), considera a dicho taxón como un espinosáurido, en base la presencia de crestas verticales en el esmalte (*flutes*), más numerosas en la cara lingual; esmalte "arrugado" (*wrinkled*) entre las crestas; compresión labio-lingual poco desarrollada y curvatura distal poco desarrollada (Fig. XI-10). No obstante, el primer carácter está presente en parte en otros taxones, como en dientes rostrales de ceratosáuridos (incluyendo los registrados en la misma unidad), aunque es cierto que las crestas suelen ser menos numerosas y estar restringidas a la cara lingual. El segundo carácter no es idéntico a la

ornamentación de los espinosáuridos (e.g. Charig & Milner, 1997; Sereno *et al*., 1998; Hasegawa *et al*., 2010). Los dos caracteres restantes se encuentran en dientes rostrales de la totalidad de los terópodos. Los dentículos tienen un tamaño relativamente grande (2-4 dentículos/mm), marcadamente contrastante con la condición presente en espinosáuridos: dentículos de tamaño muy reducido (5-7 dentículos/mm) o incluso la ausencia de los mismos. Esto fuerza a Buffetaut (2013) a proponer que la presencia de dentículos grandes en los dientes de *Ostafrikasaurus* sería un carácter plesiomórfico. En suma, se considera que la evidencia presentada por Buffetaut (2013) es ambigua. Recientemente Rauhut (2011) también mantuvo una postura escéptica en cuanto a esta determinación.

- Rauhut & Carrano (2016), en un reciente análisis filogenético, recobraron a *Elaphrosaurus bambergi*, también de la Formación Tendaguru, como un noasáurido basal, siendo por tanto uno de los noasáuridos más antiguos junto con formas del Jurásico Medio y Tardío del este asiático (e.g. *Limusaurus*; Xu *et al*., 2009). Dado que no se conocen restos craneales de *Elaphrosaurus* la asignación de dientes aislados a dicho taxón realizada por Janensch (1925) no tiene sustento. Es interesante destacar que *Limusaurus* es un taxón edéntulo, lo que podría también ser el caso de *Elaphrosaurus*.

- Rauhut & López-Arbarello (2009) propusieron que la Formación Tiourarén, hasta entonces considerada del Cretácico Temprano (Moody & Sutcliffe, 1991; Sereno *et al*., 1994), podría en realidad ser tan antigua como Jurásico Tardío bajo o incluso Jurásico Medio alto. Si se sigue la propuesta de Rauhut & López-Arbarello (2009), el linaje fantasma de los ceratosaurios basales, los afrovenatorinos y los saurópodos basales (representados en la Formación Tiourarén por *Spinostropheus*, *Afrovenator* y *Spinophorosaurus*, respectivamente) se reduce considerablemente. Los dientes de posibles espinosáuridos descritos por Serrano-Martínez *et al*. (2015, 2016; Fig. IX-11) podrían entonces representar el registro más antiguo de la familia a nivel mundial. No obstante, y al igual que en el caso de *Ostafrikasaurus* de Tanzania, el tamaño de los dentículos es mayor al de los espinosáuridos. Se considera aquí que no existe evidencia suficiente de que los dientes descritos por Serrano-Martínez *et al*. (2015, 2016) pertenezcan a espinosáuridos. La combinación de carina mesial poco desarrollada, dentículos relativamente grandes y ausencia de *flutes* en el caso de Serrano-Martínez *et al*. (2016) podría apuntar a megalosáuridos o megalosauroideos basales, mientras que en el caso de Serrano-Martínez *et al*. (2015), la ausencia de carina mesial, dentículos relativamente grandes y presencia de *flutes* en la cara lingual podría indicar afinidades con ceratosáuridos. La ornamentación ilustrada por los autores en ambos trabajos no es idéntica a la descrita por otros autores, particularmente Hasegawa *et al*. (2010), con crestas submilimétricas que se curvan hacia las carinas.

- Rauhut & Pol (2012) describieron el abelisáurido más antiguo conocido, *Eoabelisaurus mefi*, de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico Medio de Argentina). El único posible abelisáurido jurásico procede de la Formación Tendaguru (Rauhut, 2011)[20]. La presencia de abelisáuridos en el Jurásico Medio era sugerida por su linaje fantasma. Recuérdese que los abelisauroideos son típicos del Cretácico de Gondwana, particularmente en Sudamérica, Madagascar e India, siendo sólo excepcionalmente registrados en Laurasia (con tres taxones pobremente representados; Carrano & Sampson, 2008). La presencia de un abelisáurido en el Jurásico de Argentina refuerza la interpretación de Soto (2010) de algunos dientes de la Formación Tacuarembó, asignados tentativamente a dicha familia. Resulta interesante el hecho que, si bien varios componentes de las asociaciones fosilíferas del Jurásico Medio poseen distribución pangeica, esto no fue así en el caso de los abelisauroideos para ese momento (Rauhut, 2012). Algunos autores han propuesto que la existencia del Desierto Central Gondwánico habría constituido una barrera para algunos clados de dinosaurios (Remes *et al*., 2009; Pol & Rauhut, 2012).

- *Chilesaurus diegosuarezi*, de la Formación Toqui (Jurásico Tardío de Chile), es un taxón aberrante de terópodo recientemente publicado (Novas *et al*., 2015). En efecto, los autores describen varios esqueletos muy bien preservados, que muestran dientes típicos de una dieta herbívora y pérdida de rasgos cursoriales. Filogenéticamente el taxón es recobrado como un tetanuro basal.

[20] Algunos terópodos del Jurásico Medio de Australia e Inglaterra, inicialmente considerados abelisauroideos (Rauhut, 2005; Ezcurra & Agnolín, 2012) han demostrado no ser tales (Rauhut, 2012).

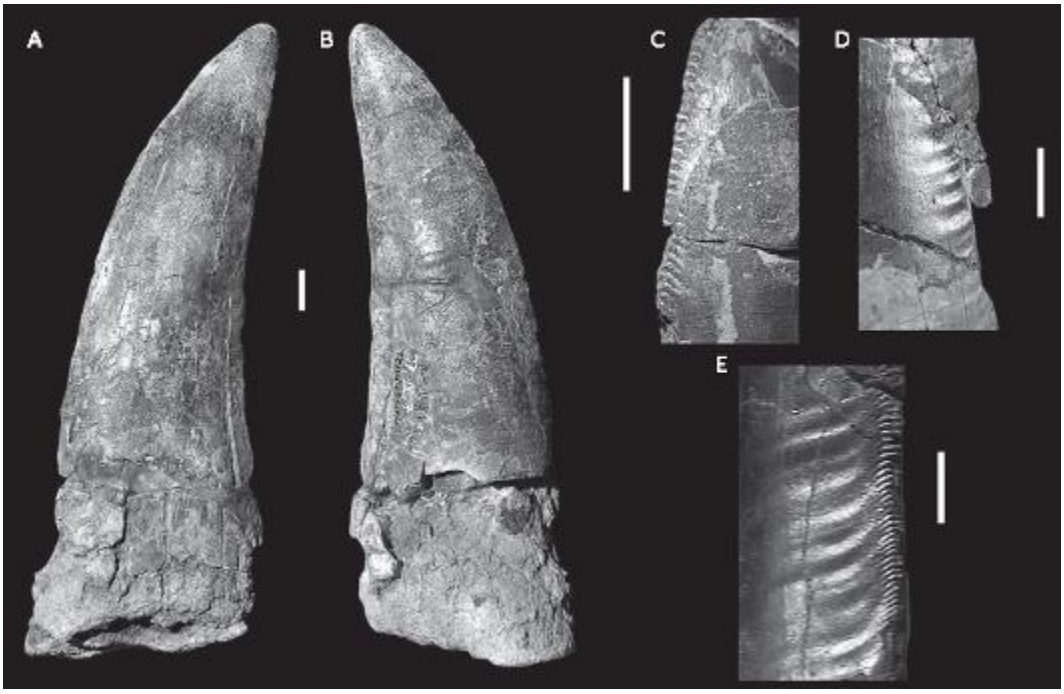



**Figura XI-9.** Dientes de "*Megalosaurus*" *ingens*, del Jurásico Tardío de Tanzania. **A**, vista ?lingual. **B**, vista ?labial. **C**, detalle de carina mesial (parte apical). **D**, detalle de carina distal (parte basal). **E**, detalle de carina distal (parte basal). Tomado de Rauhut (2011).

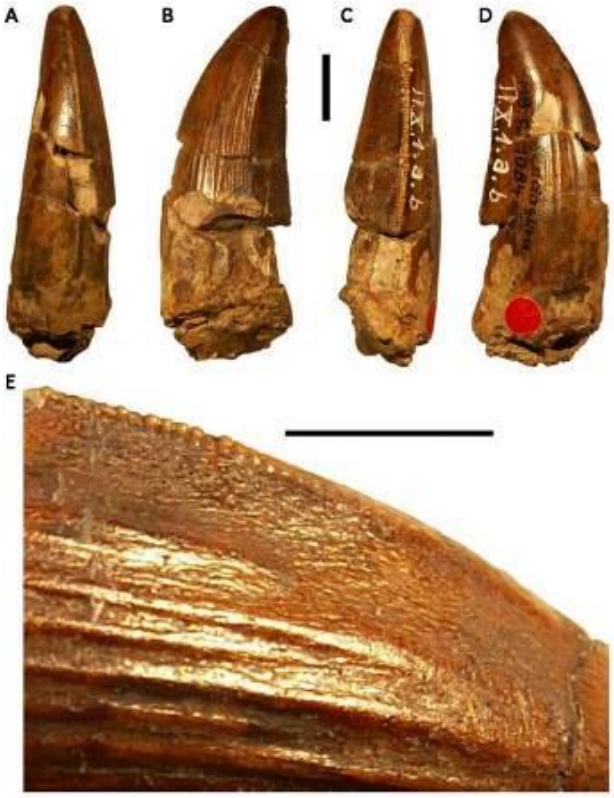



**Figura XI-10.** Diente de *Ostrafrikasaurus crassiserratus*, del Jurásico Tardío de Tanzania. **A**, vista mesial. **B**, vista lingual. **C**, vista distal. **D**, vista labial. **E**, detalle de *flutes* y dentículos. Tomado de Buffetaut (2013).

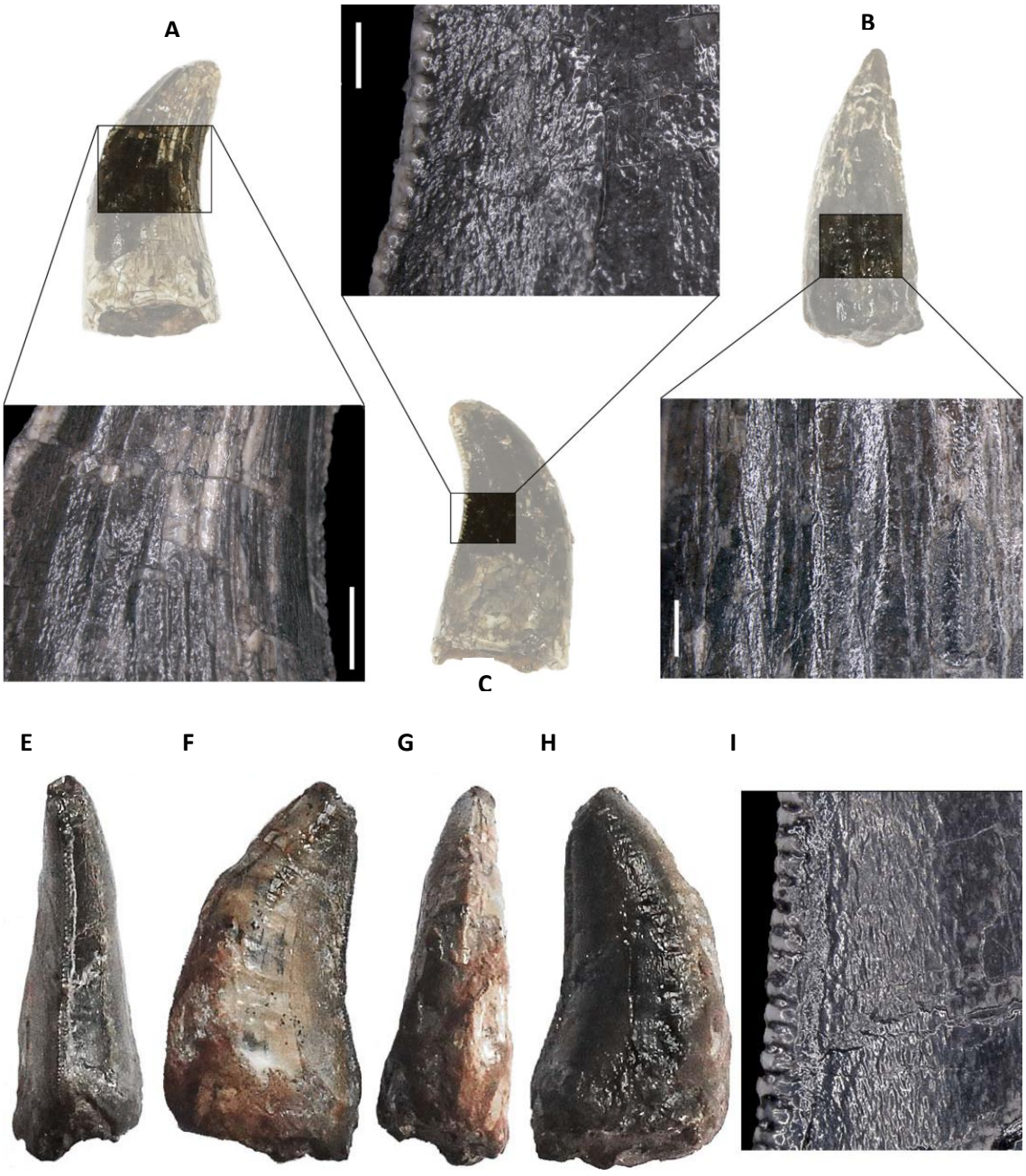



**Figura XI-11.** Dientes referidos a espinosáuridos del Jurásico ?Medio/Tardío de Níger. Tomado de Serrano-Martínez *et al*. (2015, 2016).

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.1. Variables empleadas

Soto (2010) describió una treintena de dientes de terópodos de la Formación Tacuarembó, procedentes mayormente de la localidad de Martinote. En este capítulo se describen materiales inéditos colectados en los últimos años en dos localidades: Cantera Bidegain y Cerro de la Aldea (Tabla XI-A). Sobre los dientes se midieron, siempre que fue posible, cuatro variables de tamaño (CH, AL, CBL y CBW; ver Tabla XI-B y Fig. XI-12), definidas por Smith *et al*. (2005), y se calcularon tres variables de forma (CBR, CHLR, CHWR; ver Tabla XI-B), definidas por Smith *et al*. (2005) y Soto (2010)[21]. No se emplearon variables relacionadas a ángulos de la corona (CMA, CAA, CDA, Smith, 2005; van der Lubbe, 2009; Fig. XI-12) porque pueden no reflejar adecuadamente la forma del diente (Hendrickx *et al*., 2015b) y para evitar incrementar artificialmente el peso de ciertas variables (CMA, CAA y CDA se calculan a partir de AL, CH y CBL).

Por otro lado, se midió la densidad de dentículos en 5 mm en diferentes sectores de la carina distal, particularmente en la zona media de la carina (DC) y, en los raros casos en los que estaba preservada, en la carina mesial (MC). Cuando se pudo medir simultáneamente MC y DC se calculó la relación DSDI (Rauhut & Werner, 1995). A diferencia de Smith *et al*. (2005), se prestó mayor atención a la densidad denticular mínima que puede alcanzar un diente (es decir, al tamaño mayor de dentículos) que al promedio de la misma.

El estado de preservación de varios de los materiales (ápices truncos, redondeados por abrasión *ante mortem*; Tabla XI-A) implica que las medidas CH y AL, y las relaciones construidas a partir de ellos (CHLR, CHWR), son aproximaciones. Dicho de otra manera, de haber estado completos, los dientes serían ligeramente más altos (mayores CH y AL) y elongados (mayores CHLR y CHWR).

### 2.2. Base de datos

Se empleó la base de datos de grandes terópodos de Hendrickx *et al*. (2015b). A dicha base de datos se le realizaron dos modificaciones: por un lado, se añadieron

[21] Soto (2010) definió la variable CHR' (*crown height ratio 2*) como CH/CBW. Aquí se redenomina a dicha variable como CHWR (*crown height to width ratio*), por entenderse este nuevo nombre más descriptivo que CHR'. Coherentemente con lo anterior, CHR se redenomina CHLR (crown heigh to lenght ratio). Ambas son medidas de elongación de la corona. La utilidad de CHWR radica, como mencionó Soto (2010), en que los dientes de Carcharodontosauridae y Tyrannosauridae pueden tener el mismo CHR (o CHLR), pero se diferencian claramente por su CHR' (o CHWR).

dientes de espinosáuridos (Hendrickx & Mateus, 2014), y por otro, se eliminaron los dientes de tiranosáuridos, dado que no existen ni en Uruguay ni en Gondwana dientes con características atribuibles a dicha familia, por lo demás muy distante desde el punto de vista tanto geográfico como temporal. La eliminación de los tiranosáuridos en la base de datos tiene como efecto colateral el de simplificar los resultados, dado que por su gran número desbalanceaban la muestra, volviendo así más fácil la interpretación de las gráficas. La base de datos así modificada comprende en total 278 dientes correspondientes a 31 géneros, más abelisáuridos interminados (Tabla XI-C).

### 2.3. Análisis multivariados

En este capítulo, para poner a prueba las asignaciones realizadas en base a rasgos morfológicos, se realizaron dos tipos de análisis: un análisis de agrupamiento de tipo jerárquico[22], y un análisis discriminante. Para ello se empleó el software PAST (Hammer *et al*., 2001), en su versión 3.12.[23]

Para el análisis de agrupamiento se empleó el algoritmo UPGMA (*unweighted pair-group method with arithmeritc mean*), con la medida de distancia por defecto (Euclídea), aunque se exploró como variaban los resultados con otras medidas de distancia (Mahalanobis).

Para el análisis discriminante los taxones de la base de datos fueron divididos en 12 grupos (ver Tabla XI-D), por dos razones: porque es suficiente con una identificación a nivel de familia o subfamilia, y porque se aumenta de esa forma el tamaño muestral de los diferentes grupos. Aún así, desafortunadamente existen tres grupos (1, 4 y 12) representados por 4 o menos dientes.

En ambos análisis (de agrupamiento y discriminante) se corrieron dos escenarios: uno empleando solamente variables de tamaño de la corona (AL, CH, CBL, CBW) más las densidades denticulares (MC, DC), y otro empleando solamente variables de forma de la corona (CBR, CHLR, CHWR) más las densidades denticulares (MC, DC). Se procedió de esta manera para no incrementar artificialmente el peso de ciertas variables (dado que CBR = CBW/CBL, CHLR = CH/CBL, CHWR = CH/CBW), como ya plantearon Soto (2010) y Hendrick *et al*. (2015b).

[22] Soto (2010) realizó un análisis de agrupamiento de tipo no jerárquico (análisis de agrupamiento de K-medias), por lo que un análisis de agrupamiento de tipo jerárquico es una novedad para dientes de Uruguay.

[23] En cambio Soto (2010) realizó un anàlisis discriminante, sobre la base de datos modificada de Smith *et al*. (2005), mediante el software SPSS.

**Tabla XI-A**. Dientes de terópodos de Tacuarembó descritos en este capítulo. Solamente los cuatro primeros (sombreados en gris) fueron incluidos en los análisis multivariados.

| **Nº catálogo** | **Comentario** | **Localidad** |
|---|---|---|
| MGT-1139 | Corona dentaria inédita. El ápice ha sido gastado por rotura y abrasión *ante mortem*, y ambas carinas están removidas (se preserva localmente la base de los dentículos distales). | Cantera Bidegain |
| FC-DPV-2971 | Corona dentaria inédita, bien preservada. La carina mesial está removida. | Cantera Bidegain |
| FC-DPV-2972 | Corona dentaria inédita. El ápice ha sido gastado por rotura y abrasión *ante mortem*, y ambas carinas están removidas (se preserva la base de los dentículos distales). | Cantera Bidegain |
| FC-DPV-2975 | Corona dentaria inédita, incompletamente preservada. Ambas carinas han sido removidas, exceptuando el tercio basal de una de ellas. | Cerro de la Aldea |
| MGT-1184 | Corona dentaria inédita. El ápice ha sido gastado por rotura y abrasión *ante mortem*, y ambas carinas están removidas | Cantera Bidegain |
| FC-DPV 2343 | Corona dentaria inédita. El ápice ha sido gastado por rotura y abrasión *ante mortem*, y ambas carinas están removidas. | Cantera Bidegain |
| MGT-142 | Corona dentaria rostral descrita por Perea *et al*. (2003) y redescrita por Soto (2010). El ápice ha sido gastado por rotura y abrasión *ante mortem*. | Los Rosanos |
| MGT-1204 | Corona dentaria inédita. El ápice ha sido gastado por rotura y abrasión *ante mortem*, y ambas carinas están removidas. | Cantera Bidegain |
| MGT-1214 | Corona dentaria inédita. El ápice ha sido gastado por rotura y abrasión *ante mortem*, y ambas carinas están removidas. | Cantera Bidegain |
| FC-DPV 1951 | Fragmento de carina distal ya descrito por Soto (2010). Se incluye en este capítulo a efectos comparativos. | Martinote |

**Tabla XI-B**. Variables de tamaño y forma de dientes de terópodos empleadas en este trabajo.

| **Medida** | **Descripción** |
|---|---|
| *Crown height* (CH) | Altura máxima de la corona, medida a lo largo del margen distal desde el ápice hasta el punto más alejado en la base del margen mesial. Medida en mm. |
| *Crown base length* (CBL) | Largo máximo de la corona medido en la base, perpendicularmente a CBW. Medido en mm. |
| *Crown base width* (CBW) | Ancho máximo de la corona, medido en la base, perpendicularmente a CBL. Medido en mm. |
| *Apical length* (AL) | Altura máxima de la corona, medida desde el ápice hasta el punto más alejado en la base del margen mesial. Medida en mm. |
| *Crown base ratio* (CBR) | Medida de la compresión lateral o labiolingual en la base de la corona. Se calcula: CBR = CBW/CBL. Adimensional. |
| *Crown height to lenght ratio* (CHLR) | Medida de la elongación de la corona en relación a CBL. Se calcula: CHLR = CH/CBL. Adimensional. Equivale a CHR de Smith *et al*. (2005). |
| *Crown height to width ratio* (CHWR) | Medida de la elongación de la corona en relación a CBW. Se calcula: CHWR = CH/CBW. Adimensional. Equivale a CHR' de Soto (2010). |
| *Mesial count* (MC) | Medida del tamaño y del espaciado de los dentículos de la carina mesial. Medida en nº de dentículos/5 mm. Es conveniente medirla cerca de la mitad de la carina, del ápice y de la base (el promedio sería MAVG). |
| *Distal count* (DC) | Medida del tamaño y del espaciado de los dentículos de la carina distal. Medida en nº de dentículos/5 mm. Es conveniente medirla cerca de la mitad de la carina, del ápice y de la base (el promedio sería DAVG). |
| *Denticle size difference index* (DSDI) | Diferencia de tamaño relativo entre los dentículos mesiales y distales. Se calcula DSDI = MC/DC. Adimensional. |

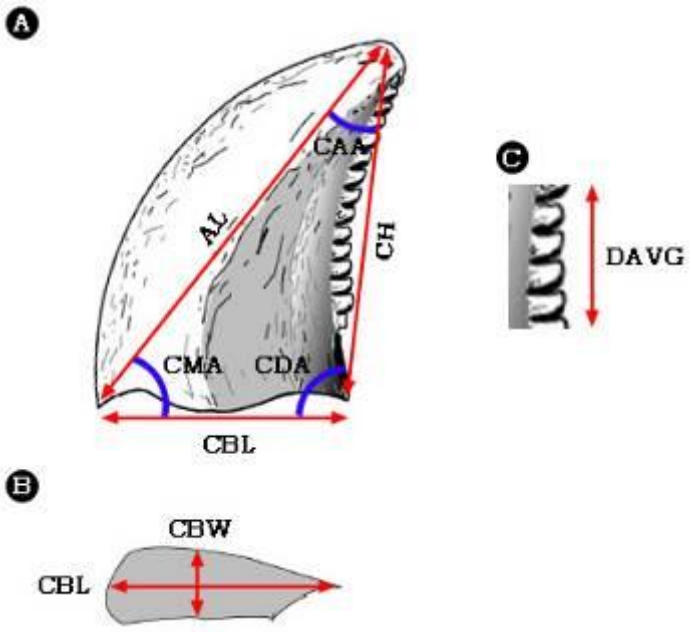



**Figura XI-12**. Corona dentaria de *Saurornitholestes* ilustrando las variables empleadas en este trabajo. **A**, vista lateral mostrando CH (*crown heigth*, medida desde el ápice hasta la base de la corona), CBL (*crown base length*, medido a lo largo de la base de la corona), AL (*apical length*), CMA (*crown mesial angle*), CAA (*crown apical angle*) y CDA (*crown distal angle*). **B**, vista basal mostrando CBL (*crown base length*) y CBW (*crown base width*, perpendicular a CBL). **C**, detalle de la carina distal, mostrando DAVG (*average distal serration density*, promedio de la densidad de dentículos en la carina distal). Modificado de Smith *et al*. (2005).

**Tabla XI-C.** Medidas de los dientes de terópodos analizados. En rojo, medidas aproximadas por rotura del material.

| Nº catálogo | AL | CBL | CBW | CH | MMC | MDC | DSDI | CBR | CHLR | CHWR |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| MGT-1139 | 80,55 | 34,58 | 18,75 | 73,19 | - | 5 | - | 0,54 | 2,12 | 3,90 |
| FC-DPV-2971 | 87,00 | 33,00 | 15,00 | 77,00 | - | 6 | - | 0,45 | 2,33 | 5,13 |
| FC-DPV-2972 | 74,00 | 29,00 | 14,40 | 68,00 | - | 6 | - | 0,50 | 2,34 | 4,72 |
| FC-DPV-2975 | 32,00 | 11,00 | 10,00 | 31,00 | - | - | - | 0,91 | 2,82 | 3,10 |
| MGT-1184 | - | 19,40 | 14,00 | - | - | 8 | - | 0,69 | - | - |
| FC-DPV 2343 | - | 28,50 | 14,40 | - | - | - | - | 0,51 | - | - |
| MGT-142 | 32,45 | 15,63 | 11,06 | 30,43 | 10* | 8** | - | 0,71 | 1,95 | 2,75 |
| MGT-1204 | - | 25,00 | 12,70 | - | 8 | 8,5 | 0,94 | 0,51 | - | - |
| MGT-1214 | 59,00 | 31,60 | 15,50 | 55,00 | - | - | - | 0,49 | 1,74 | 3,55 |
| FC-DPV 1951 | - | - | - | - | - | 7 | - | - | - | - |

*Medida tomada en la base de la carina mesial, por tanto no se calcula el DSDI.
**Soto (2010) reporta una densidad de 10 dentículos, que corresponde a la zona media de la carina distal. Por encima de la misma, el tamaño de los dentículos aumenta y su densidad, por tanto, disminuye (DC = 8).

**Tabla XI-D**. Grupos de terópodos de la base de datos empleada en los análisis multivariados. El número de grupo es necesario para realizar el Análisis Discriminante.

| N° | Grupo | Género incluidos |
|---|---|---|
| 1 | *Dilophosaurus* (n = 4) | *Dilophosaurus* |
| 2 | Ceratosaurios basales (n = 26) | *Berberosaurus, Ceratosaurus*, *Genyodectes* |
| 3 | Abelisáuridos (n = 55) | *Abelisaurus*, *Rugops*, *Indosuchus*, *Majungasaurus*, *Aucasaurus*, *Skorpiovenator*, *Carnotaurus*, abelisáuridos indeterminados |
| 4 | *Erectopus* (n = 3) | *Erectopus* |
| 5 | Megalosauroideos basales y afrovenatorinos (n = 13) | *Piatnitzkysaurus*, *Afrovenator*, *Dubreillosaurus* |
| 6 | Megalosaurinos (n = 22) | *Duriavenator*, *Megalosaurus*, *Torvosaurus* |
| 7 | *Allosaurus* (n = 31) | *Allosaurus* |
| 8 | Neovenatóridos (n = 11) | *Aerosteon*, *Neovenator*, *Fukuiraptor*, *Australovenator* |
| 9 | Carcarodontosáuridos basales (n = 36) | *Acrocanthosaurus*, *Eocarcharia* |
| 10 | Carcarodontosaurinos (n = 28) | *Carcharodontosaurus*, *Giganotosaurus*, *Mapusaurus* |
| 11 | Barioniquinos (n = 45) | *Baryonyx*, *Suchomimus* |
| 12 | Espinosaurinos (n = 4) | *Irritator*, *Spinosaurus* |

## 3. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

THEROPODA Marsh, 1881

TETANURAE Gauthier, 1986

MEGALOSAUROIDEA (Fitzinger, 1843) Walker, 1964

MEGALOSAURIDAE Fitzinger, 1843

MEGALOSAURINAE (Fitzinger, 1843) Paul, 1988

MEGALOSAURINAE gen. et sp. indet.

**Materiales**. MGT-1139, MGT-1184, MGT-1204, MGT-1214, FC-DPV 2343, FC-DPV 2971, FC-DPV 2972, y varios fragmentos depositados en MGT. Se refieren también a esta familia el diente MGT-142 (originalmente descrito por Perea *et al*., 2003 y redescrito por Soto, 2010) y el fragmento de diente FC-DPV 1951 (Soto, 2010).

**Procedencia**. Los nuevos materiales provienen de la localidad de Cantera Bidegain. MGT-142 proviene de Los Rosanos y FC-DPV 1951 de Martinote. Miembro Batoví (Jurásico Tardío-?Cretácico Temprano) de la Formación Tacuarembó.

**Descripción**. FC-DPV 2971 es el ejemplar más completo (Fig. XI-13). Se trata de un diente de gran tamaño (CH = 77 mm), con moderada compresión labiolingual (CBR = 0,45), relativamente elongado (CHLR = 2,33 y CHWR = 5,13), y borde distal moderadamente curvo. El esmalte en la región de la carina mesial está removido, por lo que desconoce tanto el grado de desarrollo de la misma como el tamaño y morfología de los dentículos. La carina distal, en cambio, preserva los dentículos, que son de gran tamaño (DC = 6; Fig. XI-14), y presentan surcos interdenticulares bien desarrollados, inclinados hacia la base del diente. En vista distal, la carina distal presenta una suave concavidad hacia la cara lingual.




**Figura XI-13**. FC-DPV 2971 en vistas lingual (A), mesial (B), labial (C), distal (D) y basal (E). Escala = 1 cm.

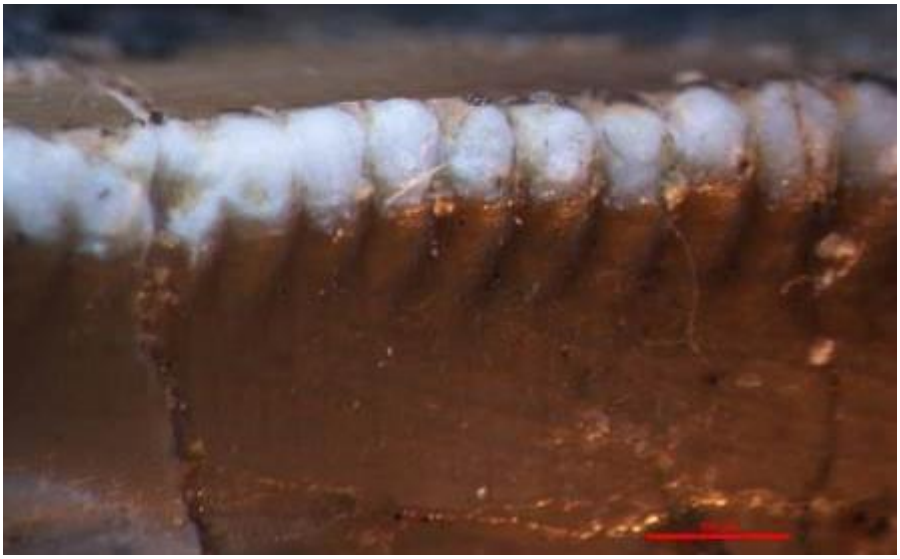


**Figura XI-14**. Detalle de los dentículos distales de FC-DPV 2971 en lupa binocular.

El esmalte presenta una ornamentación submilimétrica, visible a simple vista, de crestas longitudinales paralelas (Fig. XI-15).

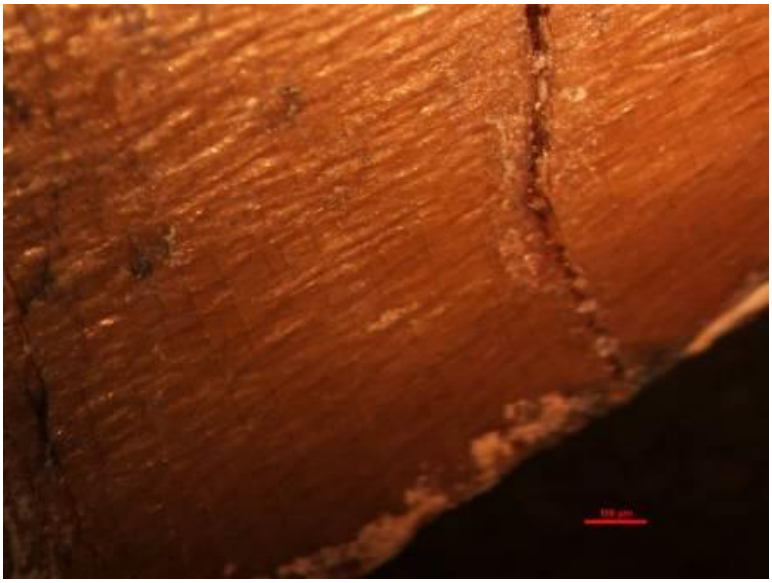


**Figura XI-15**. Textura del esmalte en FC-DPV 2971 vista en lupa binocular.

El diente MGT-1184 presenta además bandas transversales en el esmalte (Fig. XI-16), particularmente en una de sus caras (?lingual). Es un diente de posición mesial (CBR = 0,69), de sección basal subcircular. Preserva dentículos por debajo de la zona media de la carina distal (DC = 8). El esmalte en la carina anterior, si bien mayormente removido, muestra que la carina mesial no llegaba hasta la base del diente. La ausencia de bandas en los restantes materiales se interpreta como producto de variación intraespecífica, o incluso de variación dentro de la misma hilera dentaria.

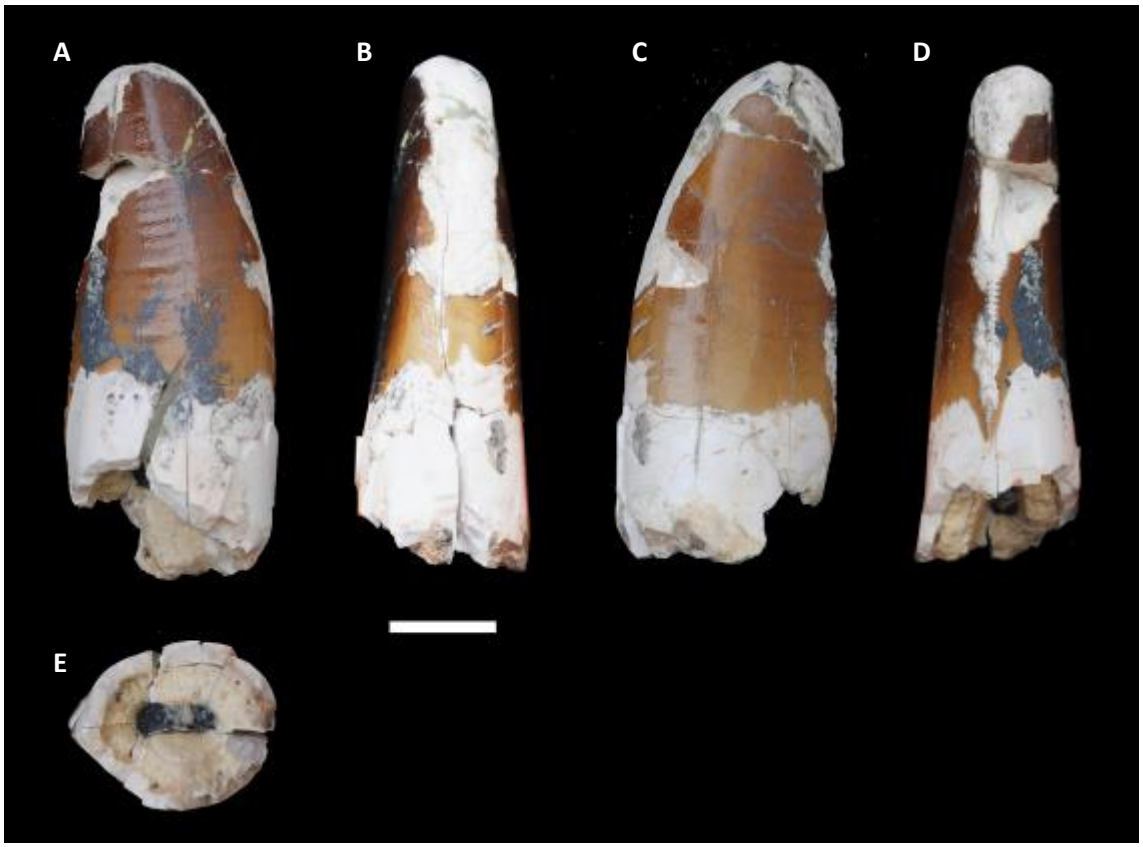



**Figura XI-16**. MGT-1184 en vistas lingual (A), mesial (B), labial (C), distal (D) y basal (E). Escala = 1 cm.

El diente MGT-1139 no está bien preservado (Fig. IX-17), pero sin duda el ejemplar completo representaba el diente de mayores dimensiones de la unidad (CH estimado entre 80 y 90 mm). Presenta removido el esmalte en ambas carinas, pero aún así, a juzgar por la base de los dentículos en la carina distal, poseía un bajo DC (= 5).

El diente FC-DPV 2972 (no figurado) tampoco está bien preservado, faltando el esmalte en la cara ?labial de la corona. Es más robusto que FC-DPV 2971, lo que se aprecia en su ligeramente mayor CBR (= 0,50) y sobre todo en su menor CHWR (= 4,72; aunque el diente está incompleto), por lo que se infiere que era un diente de posición más mesial en la dentición lateral. Su carina distal, con dentículos grandes (DC = 6) está algo desplazada lingualmente, y muestra en vista distal una curvatura sigmoidal semejante a la descrita para FC-DPV 2971.

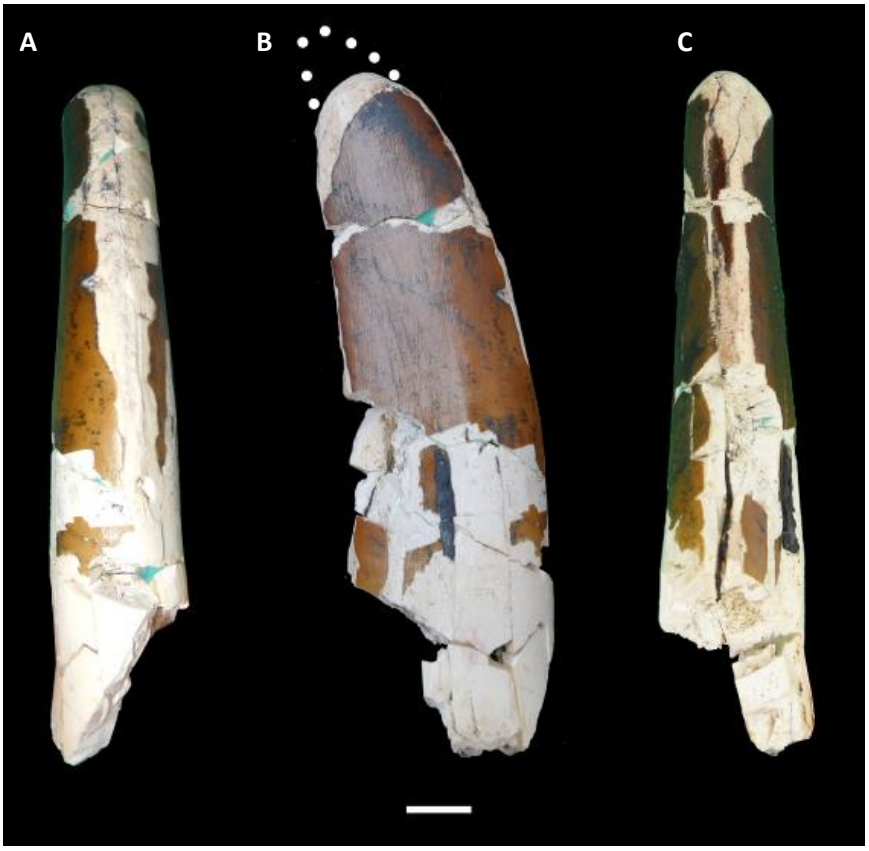



**Figura XI-17**. MGT-1139 en vistas mesial (A), lingual o labial (B) y distal (C). Escala = 1 cm.

MGT-142 (Fig. XI-18) es un diente de posición mesial (CBR = 0,71), cuyo ápice está truncado de forma que permite deducir que provenía de un dentario derecho o premaxilar del lado derecho. Su sección basal es elíptica. Fue originalmente descrito por Perea *et al*. (2003) y redescrito por Soto (2010). Exhibe una carina mesial poco desarrollada, restringida a la parte apical del diente (y que aparentemente termina de forma abrupta y no gradual), así como una carina distal rectilínea y situada en la línea media de la corona (a diferencia de otros dientes de Tacuarembó descritos por Soto, 2010). Posee dentículos de gran tamaño (MC = 10 en la base de la carina mesial; DC = 8 por debajo del ápice, que aumenta a 9 en la zona media de la carina distal).

En definitiva, la ornamentación del esmalte, junto con el gran tamaño de los dientes y de los dentículos, permite identificar incluso fragmentos de coronas. Es el caso de FC-DPV 1951 (Fig. XI-19), fragmento de carina distal (aún incluido en arenisca) descrito por Soto (2010), que posee dentículos de gran tamaño (DC = 7) y surcos interdenticulares bien desarrollados (Fig. XI-19B), inclinados hacia la base del diente.

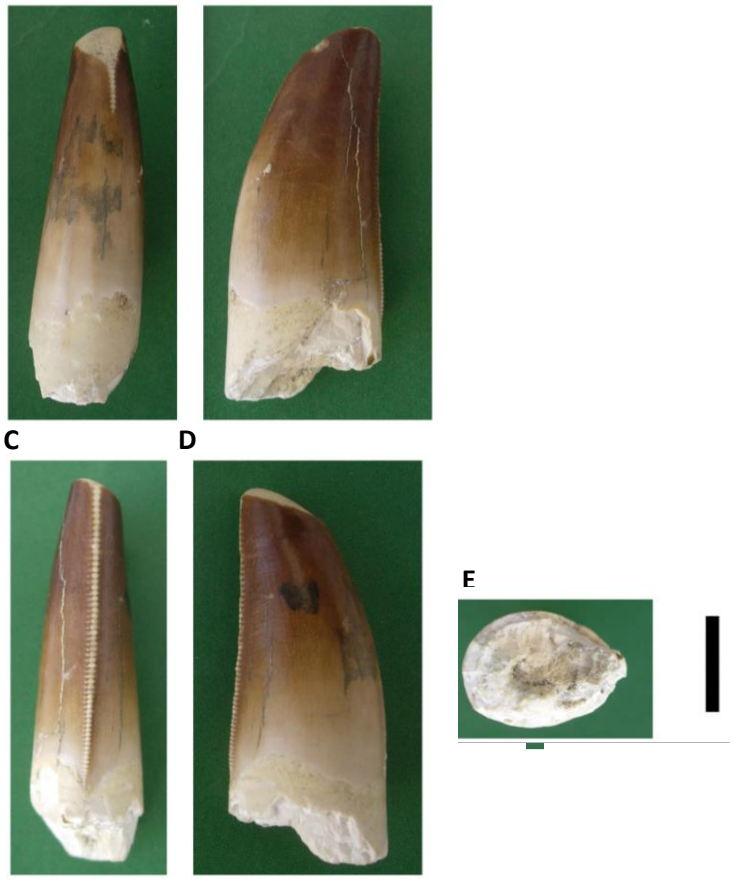



**Figura XI-18**. MGT-1142 en vista mesial (A), lingual (B), distal (C), labial (D) y basal (E). Escala = 1 cm.

FC-DPV 1951 completa la información de la morfología de los dentículos, cuyos ápices están rotos en los restantes materiales: los dentículos son alargados en sentido mesiodistal, con ápices expandidos, y borde distal convexo (Fig. XI-19). En vista lingual no tienen forma de cincel sino que son labio-lingualmente anchos, de forma rectangular (Soto, 2010).

Macroscópicamente, el esmalte próximo a la carina muestran el comienzo de anchas ondulaciones transversales (Fig. XI-19B), que Soto (2010) consideró como *wrinkles* (ondulaciones marginales) pero aquí se reinterpretan como bandas que recorren el esmalte de carina a a carina, no siendo homólogas a las verdaderas *wrinkles*, que son más conspicuas, se encuentran más estrechamente espaciadas y se restringen a la proximidad de las carinas. De todas formas, las bandas pueden ser producto de deficiencias en la depositación del esmalte, y por tanto sujetas a la variación individual.

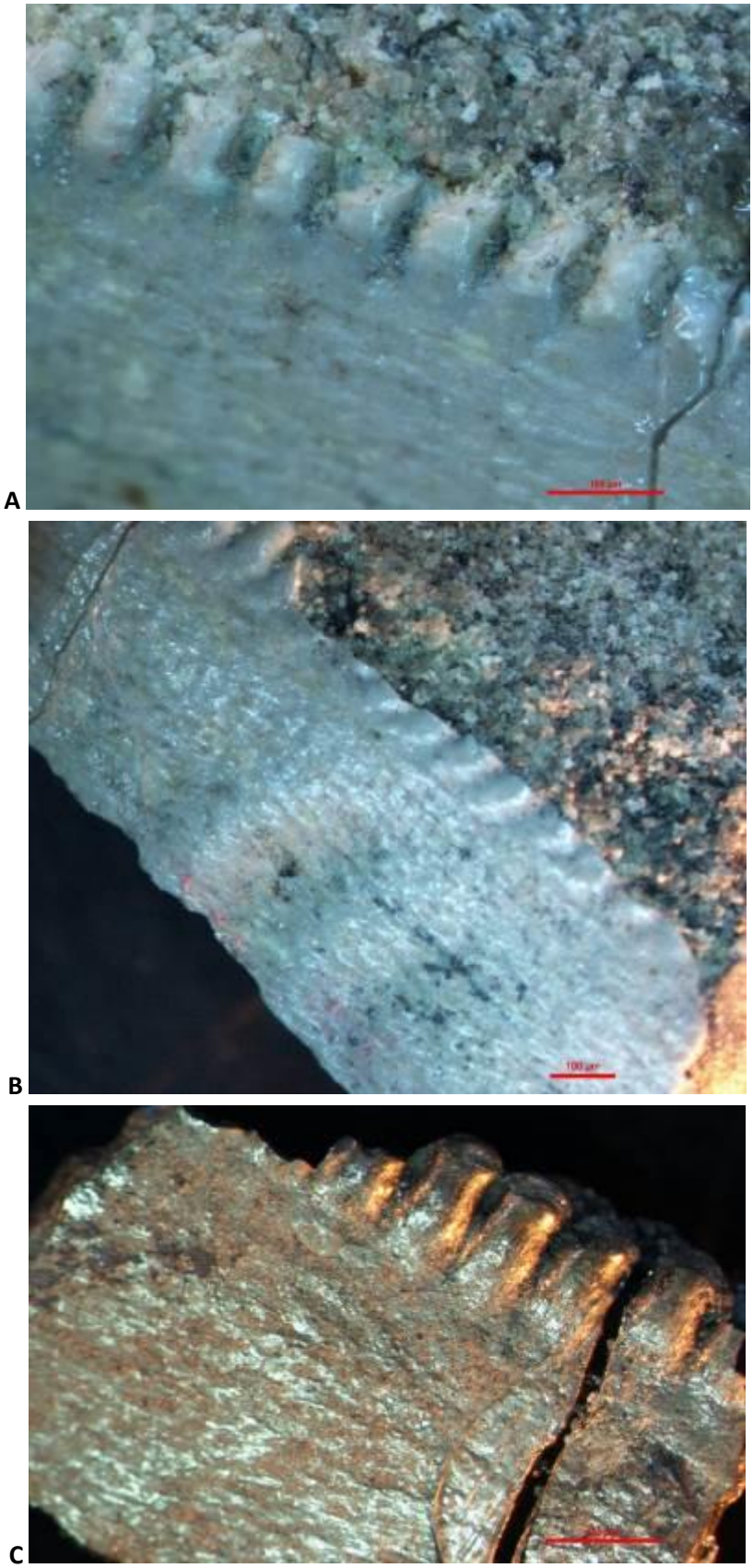


**Figura XI-19**. Fragmento de carina distal FC-DPV-1951 en lupa binocular, mostrando detalles de los dentículos (A, C), surcos interdenticulares (B), ondulaciones transversales (B) y textura del esmalte.

**Comentario**. El material de Tacuarembó pertenece a un terópodo de grandes dimensiones, con dientes de CH máximo superior a 80 mm, con compresión labio-lingual baja (en torno a 0,70 en dientes mesiales) a moderada (0,45-0,51 en dientes laterales), y elongación importante en coronas laterales (CHWR hasta 5,13), carina mesial escasamente desarrollada (al menos en dientes mesiales), sección basal subcircular/elíptica (en dientes mesiales) o en forma de "8" (en dientes laterales), carina distal levemente sigmoidal en dientes laterales, esmalte ornamentado con cortas crestas rectilíneas visibles a simple vista (y en algunos materiales, también con ondulaciones transversas), carinas distales con dentículos muy grandes (DC = 5-8, de hecho de entre los más grandes de Theropoda), con surcos interdenticulares inclinados hacia la base del diente, y dentículos mesiales y distales subiguales (DSDI próximo a 1).

Sólo en unos pocos terópodos se registran dientes de un tamaño similar: el ceratosáurido *Ceratosaurus*, el ceratosaurio *Genyodectes*, el megalosáurido *Torvosaurus*, los carcarodontosáuridos *Carcharodontosaurus* y *Giganotosaurus*, y el tiranosáurido *Tyrannosaurus* (Britt, 1991; Bakker & Bir, 2004; Rauhut, 2004; Smith, 2005; Smith *et al*., 2005; Coria & Currie, 2006; Hendrickx *et al*., 2015b; Tabla XI-D).

La combinación de caracteres hace más probable la pertenencia de estos materiales a la familia Megalosauridae (Tabla XI-D), ampliamente distribuida en el Jurásico (e.g. EE.UU., Europa, África). Entre los megalosáuridos, las mayores afinidades parecen ser con el megalosaurino *Torvosaurus* (Tabla XI-E; Figs. XI-20 a XI-22), un terópodo gigante (de hecho, el más grande del Jurásico) registrado en EE.UU. y Portugal, en virtud del gran tamaño de los dentículos y de la morfología de los mismos. Los únicos dientes con una densidad de dentículos similares son un tetanuro indeterminado del Jurásico Tardío de Portugal (Rauhut & Kriwet, 1994) y dientes Jurásico Tardío de Tanzania, descritos originalmente como "*Megalosaurus*" *ingens* (Janensch, 1920, 1925).[24] Todos estos dientes también exhiben surcos interdenticulares inclinados hacia la base del

[24] No obstante, en los dientes de Tanzania la combinación de conspicuas ondulaciones marginales (*wrinkles*) más una carina mesial que llega hasta la base del diente, aunque no es definitiva, parece sugerir afinidades con los carcarodontosáuridos, una familia también representada por material óseo en la Formación Tendaguru (Rauhut, 2011).

diente. La sección basal de FC-DPV 2971 es afín a la reportada en *Afrovenator* (Hendrickx *et al*., 2004:Fig. 2E$_5$).

**Tabla XI-D.** Comparación del material uruguayo con familias de grandes terópodos. Basado en Soto (2010) y referencias, Hendrickx & Mateus (2014) y Hendrickx *et al*. (2015b).

| Familia | Aspecto general | Borde distal | CH≥ 70 mm | DC ≤7 | Carina mesial | Textura del esmalte | Ondulaciones marginales (*wrinkles*) | Surcos inter-denticulares |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Ceratosáuridos | *Blade-like* | Cóncavo | Si | No | Desarrollada, línea media | *Braided* | A veces | ? |
| Abelisáuridos | *Blade-like*, a veces braquiodontes | Recto | No | No | Desarrollada, línea media | Irregular | A veces[2] | Si |
| Megalosáuridos | *Blade-like* | Cóncavo | Si | Si | Restringida, línea media | *Braided* | A veces[3] | Si |
| Carcarodontosáuridos | *Blade-like* | Recto | Si | No | Desarrollada, línea media[1] | *Braided* | Típicamente (en derivados) | Si |
| Alosáuridos | *Blade-like* | Cóncavo | No | No | Desarrollada, torsionada | *Braided* | A veces | Si |
| Tiranosáuridos | *Incrassate* | Cóncavo | Si | Si | Desarrollada, torsionada | *Braided* | A veces | Si |
| Material uruguayo | *Blade-like* | Cóncavo | Si | Si | Restringida | *Braided* | No | Si |

[1] Torsionada en *Acrocanthosaurus*. [2]*Skorpiovenator*. [3]*Megalosaurus*, *Torvosaurus*.

**Tabla XI-E.** Comparación del material uruguayo con megalosáuridos. En verde, afrovenatorinos. En naranja, megalosaurinos. Basado en Hendrickx *et al*. (2015b) y Rauhut *et al*. (2016).

| Género | CH (mm) | CBR | CHLR | CHWR | DC[1] (dent./5 mm) | Ondulaciones transversas | Ondulaciones marginales (*wrinkles*) | Surcos inter-denticulares |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Magnosaurus* | - | 0,61-0,74 | - | - | 11,5-14 | No | No | Si |
| *Afrovenator* | 61,1 | 0,42 | 2,21 | 5,22 | 8-10 | No | Si | Si |
| *Dubreillosaurus* | 14,1-27,7 | 0,36-0,73 | 1,42-2,22 | 2,86-5,53 | 11,5-16 | No | No | Si |
| *Duriavenator* | 29,3-51,7 | 0,38-0,63 | 1,61-2,36 | 3,3-4,92 | 7,5-12,5 | Si, tenues | No | Si |
| *Megalosaurus* | 13-63,9 | 0,39-0,77 | 1,77-2,54 | 3,41-4,29 | 7-14,5 | Si, conspicuas | Si | Si, a veces conspicuos |
| *Torvosaurus* | 43,5-117 | 0,36-0,62 | 1,75-2,8 | 3,17-6,49 | 6-9,5 | Si, conspicuas | Si | Si, conspicuos (>1 mm) |
| *Wiehenvenator* | 42-73 | - | - | - | 7-8 | ? | ? | ? |
| Material uruguayo | 30,43-77 | 0,45-0,71 | 1,74-2,34 | 2,75-5,13 | 5-8,5 | A veces, conspicuas | No | Si, conspicuos |

[1]Se toman en cuenta las densidades del ápice y centro de la carina distal, no así las de la base, que corresponderían a dentículos de menor tamaño y por tanto aumentarían las respectivas densidades.

La forma sigmoidal en vista distal ha sido mencionada frecuentemente para Carcharodontosaurinae (Coria & Currie, 2006; Hone & Rauhut, 2009), pero también está presente en Neovenatoridae (Soto, 2010) y al menos en algunos megalosáuridos, como *Afrovenator* y *Torvosaurus* (Hendrickx *et al*., 2014; Hendrickx & Mateus, 2014).

La textura submilimétrica del esmalte recuerda a la de los megalosáuridos, notablemente a los megalosaurinos *Megalosaurus* y *Torvosaurus* (Hendrickx *et al*., 2014), aunque está presente en otros tetanuros basales. La presencia de ondulaciones transversales en el esmalte ha sido ilustrada o referida para varios grupos de terópodos, incluyendo a los megalosáuridos, particularmente los megalosaurinos *Duriavenator* (tenues), *Megalosaurus* y *Torvosaurus*, estando ausentes en afrovenatorinos (Hendrickx *et al*., 2004).

La presencia de *wrinkles* sólo ha sido reportada por Hendrickx *et al*. (2014) para el único diente conocido de *Afrovenator* (asociadas a la carina mesial), y para algunos dientes de *Megalosaurus* y *Torvosaurus* (en los que son más conspicuas, en ambas carinas o restringidas a la carina distal, en ocasiones dirigidas en diagonal hacia abajo, pudiendo ocurrir simultáneamente a las ondulaciones transversales mencionadas anteriormente).

La forma de los dentículos distales (los únicos que se han podido apreciar claramente, y eso solamente en FC-DPV 1951) también recuerda a los megalosaurinos ilustrados por Hendrickx *et al*. (2014) y Hendrickx *et al*. (2014).

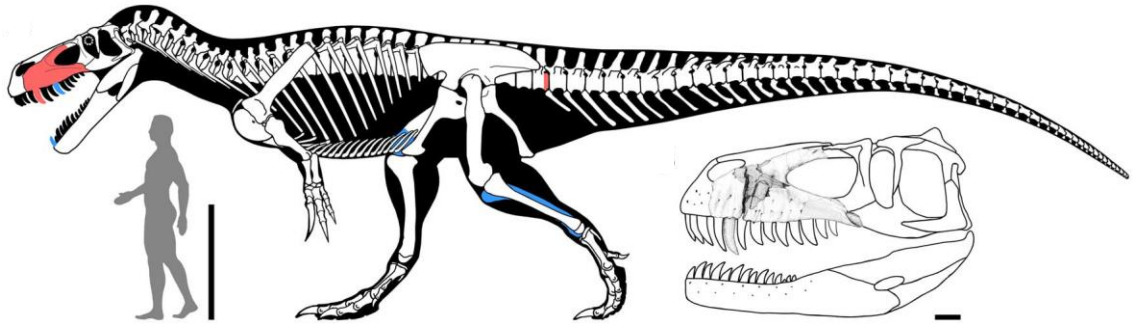


**Figura XI-20**. Reconstrucción del megalosaurino *Torvosaurus gurneyi*. Tomado de Hendrickx & Mateus (2014).

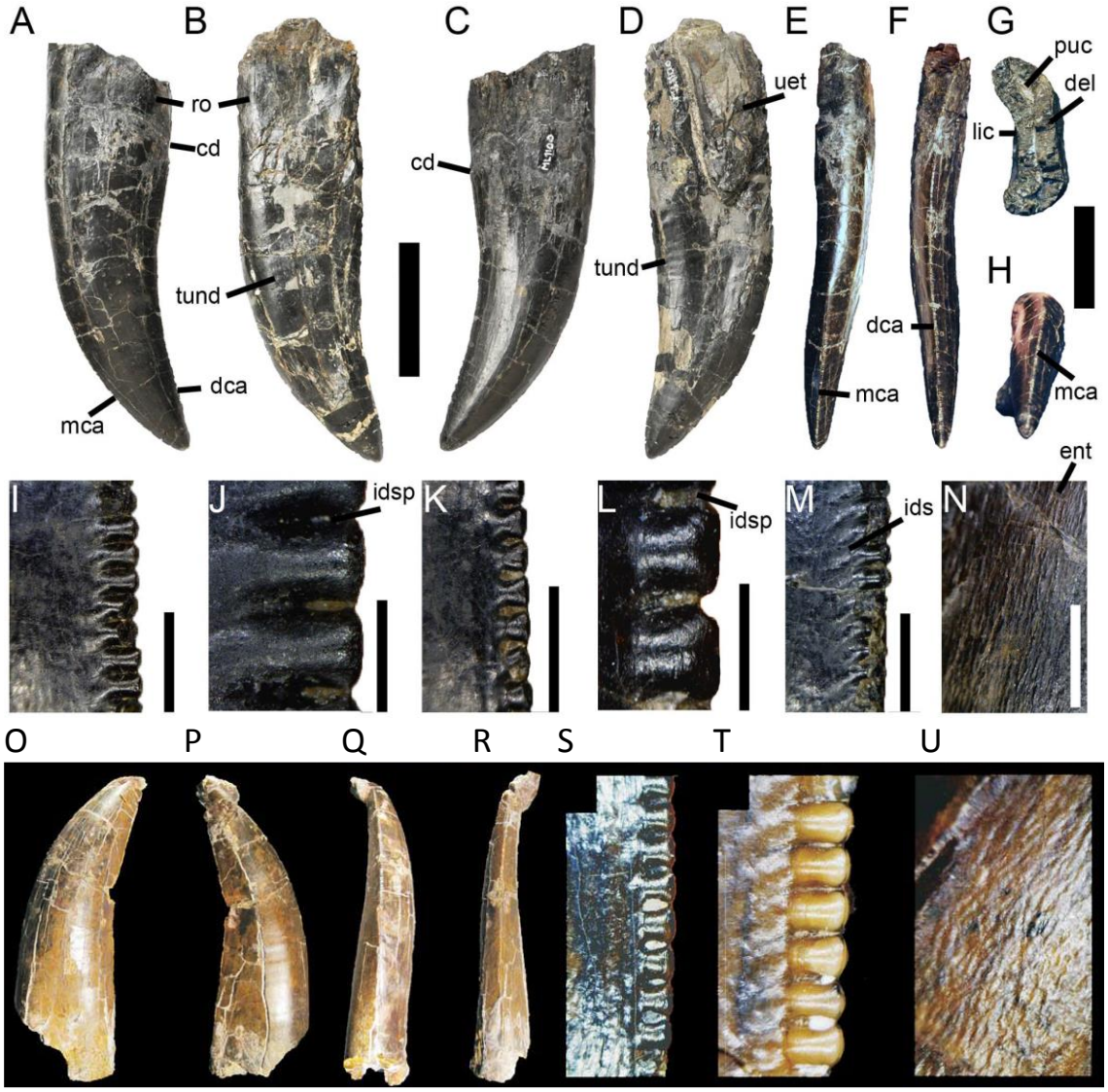



**Figura XI-21**. Dientes del megalosáurido *Torvosaurus gurneyi*. Diente maxilar 2º en vistas labial (A), lingual (C), mesial (E), distal (F), basal (G) y apical (H), y detalles de los dentículos de la carina distal (I, J) y mesial (K, L, M). Diente maxilar 3º (no erupcionado) en vista labial (B) y lingual (D), y detalle de la textura del esmalte (N). Diente aislado referido a *Torvosaurus* cf. *gurneyi* en vistas lingual (O), labial (P), mesial (Q) y distal (R), y detalles de los dentículos de la carina mesial (S) y distal (T) y de la textura del esmalte (U). Tomado de Hendrickx & Mateus (2014) y Hendrickx *et al*. (2015b).

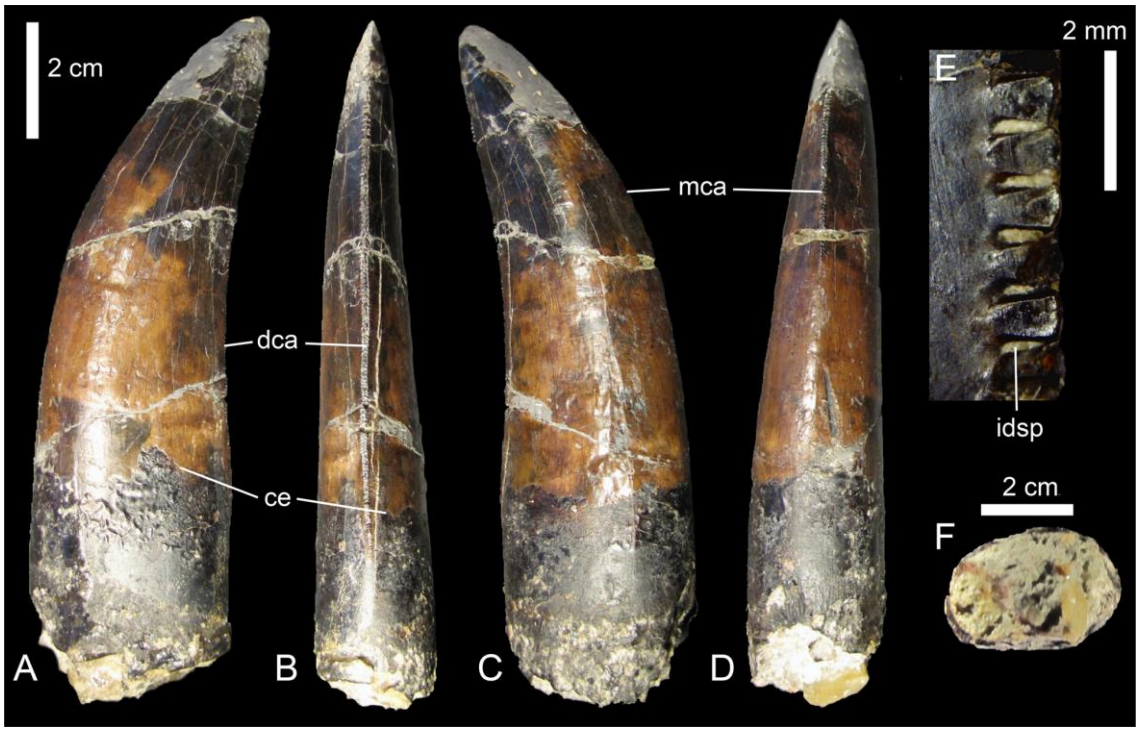



**Figura XI-22**. Diente aislado asignado a *Torvosaurus gurneyi* en vistas labial (A), distal (B), lingual (C), mesial (D) y basal (F), con detalle de los dentículos de la carina distal (E). Tomado de Hendrickx & Mateus (2014).

SPINOSAURIDAE Stromer, 1915

SPINOSAURINAE (Stromer, 1915) Sereno *et al*., 1998

SPINOSAURINAE gen. et sp. indet.

**Materiales**. FC-DPV 2975, corona dentaria incompleta.

**Procedencia**. El nuevo material proviene de la localidad de Cerro de la Aldea. Miembro Batoví (Jurásico Tardío-?Cretácico Temprano) de la Formación Tacuarembó.

**Descripción**. Se trata de una corona dentaria que ha debido ser parcialmente reconstruida. La compresión labiolingual es mínima (CBR = 0,89 en la base reconstruida; la compresión medida en la parte más baja completamente preservada, en la base del tercio apical de la corona, es 0,94), por lo que su sección basal es subcircular (Fig. XI-23E). Como se interpreta esta corona, la curvatura es en sentido lingual, mientras que no hay curvatura distal. A nivel de las carinas el esmalte ha sido

removido por desgaste *ante mortem*. De una de las carinas se desconoce si llegaba hasta la base de la corona; la otra carina preserva intacto solamente su tercio más basal (Fig. XI-23A), teniendo la apariencia de una cresta baja, poco conspicua, sin dentículos diferenciados (Fig. XI-24A).




**Figura XI-23.** FC-DPV 2975 en vista mesial/distal (A), lingual (B), mesial/distal (C), labial (D) y basal (E). Escala = 1 cm.

El ápice del diente está desgastado y exhibe una faceta de desgaste (Fig. XI-23C) producto de un diente de posición inmediatamente mesial o distal. En el resto de la corona, el esmalte exhibe bajo lupa binocular una peculiar ornamentación submilimétrica, consistente en pequeñas crestas paralelas al eje mayor del diente (Fig. IX-24), que se tuercen en dirección a las carinas en la proximidad de las mismas.

**Comentario**. FC-DPV 2975 difiere en sus características de todos los restantes dientes de terópodos de la Formación Tacuarembó, ya que no es zifodonto sino conidonto (*sensu* Hendrickx *et al*., 2015a). El elevado CBR no alcanza a explicarse solamente con la posición mesial inferida para el diente. Los únicos terópodos cuya dentición incluye dientes con elevado CBR son los de Spinosauridae, el dromeosáurido *Austroraptor*, *Allosaurus* y Tyrannosauridae (particularmente *Tyrannosaurus*). La

ornamentación submilimétrica del esmalte ("sculptured" *sensu* Hasegawa *et al*., 2010; "deeply veined" *sensu* Hendrickx & Mateus, 2014; "veined" *sensu* Hendrickx *et al*., 2015a), conformada por pequeñas crestas que se curvan en la vecindad de las carinas, es diagnóstica de los Spinosauridae (Charig & Milner, 1997; Sereno *et al*., 1998; Hasegawa *et al*., 2010; Hendrickx & Mateus, 2014; Fig. XI-26), aunque no llega a apreciarse la textura anastomosada (*sensu* Hendrickx *et al*., 2015a) de *Spinosaurus*.




**Figura XI-24.** Detalle de la carina distal (flecha negra) en FC-DPV 2975 en lupa binocular (izq.) y MEB (der.), mostrando la particular textura del esmalte. Escala = 1 cm.

Si bien es común que los dientes de los espinosáuridos posean conspicuas crestas longitudinales (*flutes*) en su cara lingual (caso de *Baryonyx*) o bien en ambas caras (caso de *Irritator* y *Spinosaurus*), dicha característica no es en modo alguno universal y puede presentar variación tanto intraespecífica como en un mismo individuo (Stromer, 1915; Bouaziz *et al*., 1988; Taquet & Rusell, 1998; Medeiros, 2006; Fowler, 2007; Fig. XI-27), por lo que la ausencia de *flutes* no impide referir el diente FC-DPV 2975 a Spinosauridae.

Entre los Spinosauridae, los Baryonychinae (*Baryonyx* y *Suchomimus*) poseen carinas con dentículos diminutos (5-7/mm, lo que arroja un total en 5 mm de 25-35; Charig & Milner, 1997; Sereno *et al*., 1998; Fig. XI-26)[25], solo comparables a los de unos pocos terópodos como *Coelophysis* y *Saurornithoides*. Los Spinosaurinae (*Spinosaurus*, *Cristatusaurus* e *Irritator*), en cambio, poseen carinas desprovistas de dentículos (Stromer, 1915; Taquet & Russell, 1998; Sues *et al*., 2002). FC-DPV 2975 es por tanto referible a Spinosaurinae. El desgaste a lo largo de las carinas es un rasgo que se ha reportado para dientes de *Spinosaurus* (Benton *et al*., 2000; Milner & Kirkland, 2007).

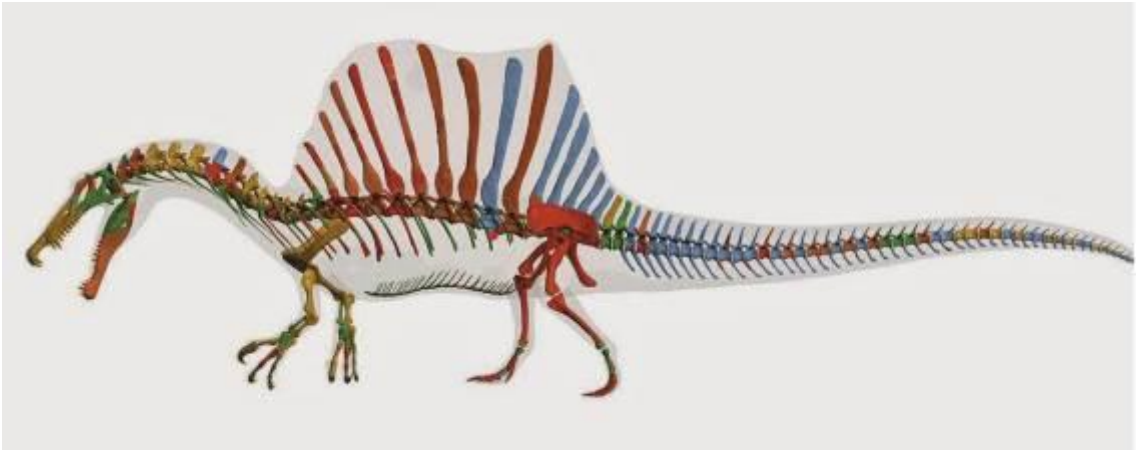
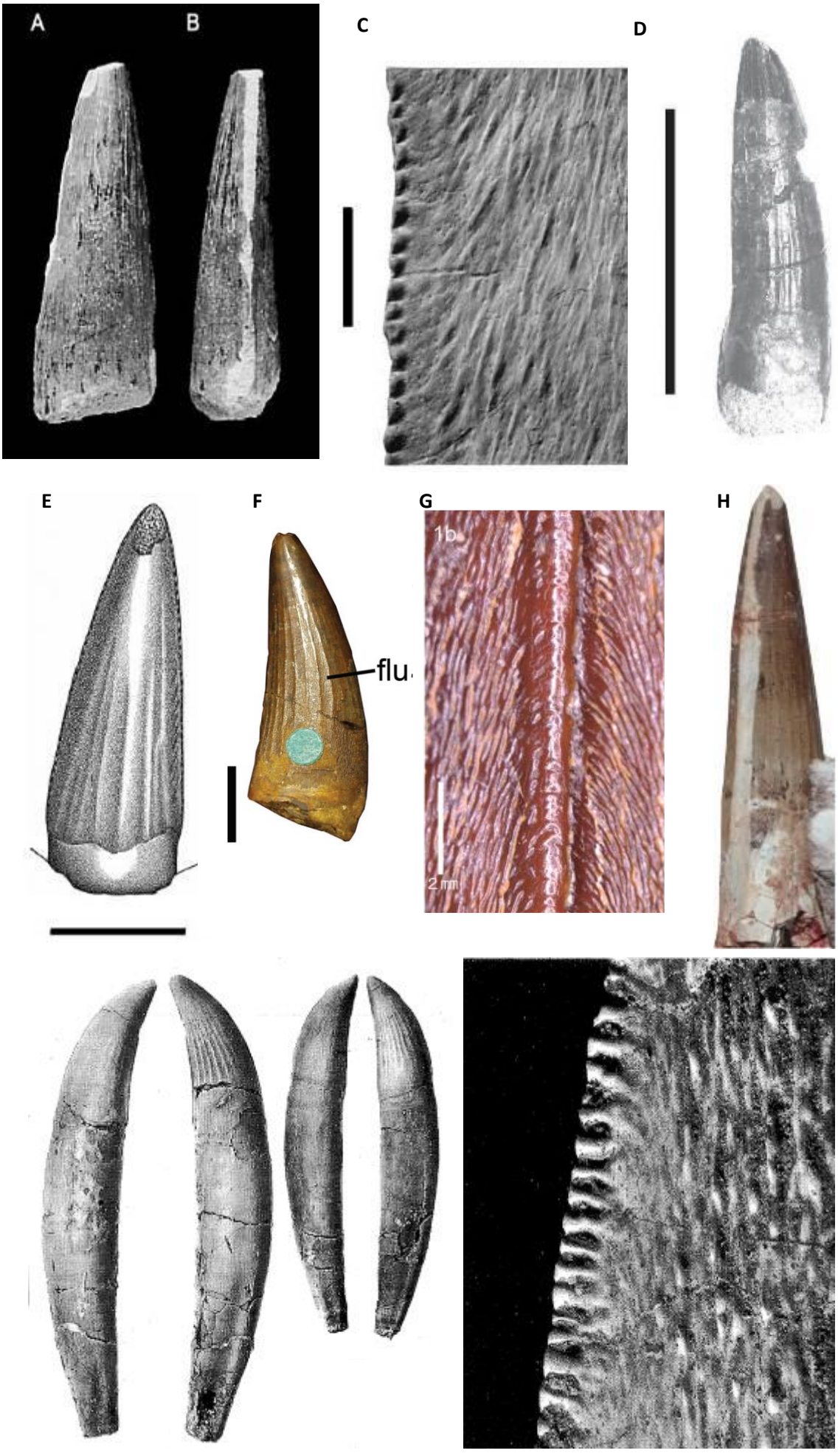


**Figura XI-25**. Reconstrucción de *Spinosaurus*. Tomado de Ibrahim *et al*. (2014).

**Figura XI-26 (pág. siguiente)**. Ejemplos de dentición en Spinosauridae. **A** y **B**, coronas dentarias de *Spinosaurus* en vistas lateral y mesial (sin escala). **C**, detalle de la carina distal de una corona dentaria de *Suchomimus*. Escala = 1 mm. **D**, diente de espinosáurido de Brasil. Escala = 50 mm. **E**, diente maxilar 8º de *Irritator* en vista labial. Escala = 10 mm. **F**, diente de barioniquino. G, textura cercana a la carina de un diente de espinosáurido. Escala = 2 mm. **H**, diente de *Spinosaurus* (sin escala). **I**, diente de *Baryonix en vistas labial y lingual.* **J**, diente de *Baryonyx* en vistas labial y lingual. **K**, detalle de la carina mesial de un diente de *Baryonyx.* Tomado de Benton *et al*. (2000), Charig & Milner (1997), Sereno *et al*. (1998), Sues *et al*. (2002), Medeiros (2006), Milner & Kirkland (2007), Hasegawa *et al*. (2010), Hendrickx *et al*. (2015a).

[25] Dientes aislados referidos a la familia elevan el rango de variabilidad de densidades denticulares (e.g. Ruiz-Omeñaca *et al*., 2005), pero se ha preferido consginar solamente los valores de ejemplares indudablemente pertenecientes a Spinosauridae.


A
B
C
D
E
F
flu
G
1b
2 mm
H

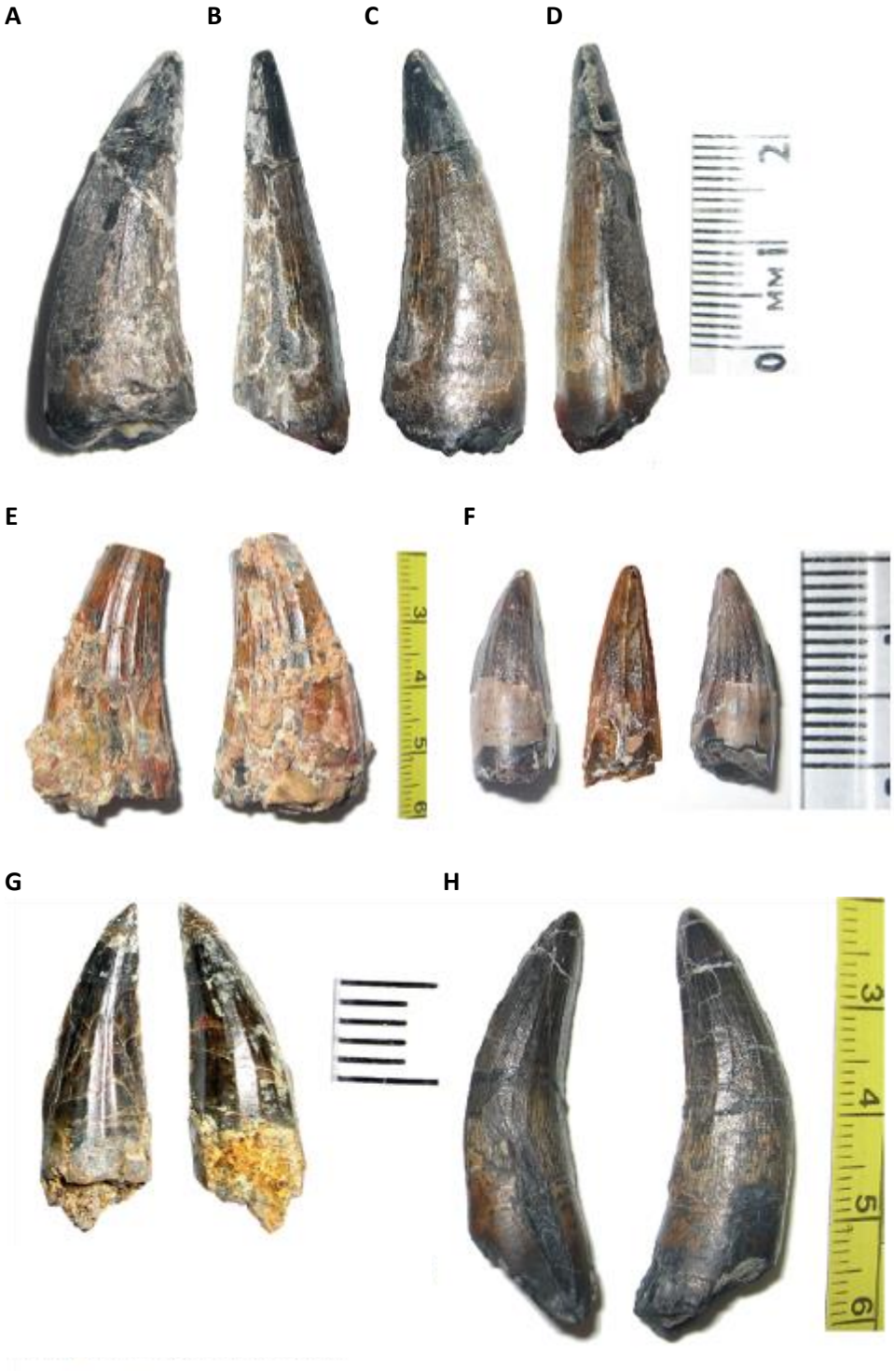



**Figura XI-27**. Variación morfológica en dientes de espinosáuridos: el caso de los barioniquinos de la Isla de Wight. **A-D**, diente lateralmente comprimido y débilmente facetado en vistas lingual (A), distal (B), labial (C) y mesial (D). **E**, **F**. dientes con conspicuas *flutes* en las caras lingual y labial. **G**, diente facetado (pero sin *flutes*) en las caras labial y lingual. **H**, diente con tenues *flutes* en las caras lingual y labial. Tomado de Fowler (2007).

# 4. DISCUSIÓN

## 4.1. Análisis de agrupamiento

Se comentarán debajo los resultados por separado para el espinosáurido FC-DPV 1975 y los megalosáuridos FC-DPV 2971, FC-DPV 2972 y MGT-1139. Al emplear variables asociadas al tamaño más densidades denticulares, FC-DPV 2975 aparece vinculado con un diente del abelisáurido *Carnotaurus* (Figs. XI-28 y 29). Este resultado inesperado puede explicarse probablemente porque se trata de un diente premaxilar de *Carnotaurus*, con escasa compresión labiolingual.

Cuando se emplean variables de forma más densidades denticulares, FC-DPV 2975 aparece claramente vinculado a los Spinosaurinae, sin importar la medida de similitud empleada (Euclídea, Mahalanobis; Figs. XI-30 y 31).

En el caso de los megalosáuridos, MGT-1139 y FC-DPV 2971 aparecen relacionados a *Ceratosaurus*, pero dentro de un agrupamiento de dientes de carcarodontosáuridos (más un diente de *Torvosaurus*), mientras que FC-DPV 2972 aparece dentro de otro agrupamiento de dientes de carcarodontosáuridos (Figs. XI-28 y 29).

Al emplear variables de forma más densidades denticulares, FC-DPV 2971, FC-DPV 2972 y MGT-1139 aparecen dentro del mismo grupo, relacionados a un diente de *Torvosaurus*, sin importar la medida de similitud empleada (Euclídea, Mahalanobis; Figs. XI-30 y 31). Otro diente de *Torvosaurus* y un diente de *Carcharodontosaurus* se recobran como similares a los dientes antes mencionados.

## 4.2. Análisis discriminante

El análisis discriminante sobre la misma base de datos empleada en el análisis de agrupamiento, sólo usando variables de tamaño más densidades denticulares, arrojó los siguientes resultados (Fig. XI-32), con un *hit ratio* de 60,43%:

- FC-DPV 2971 es recobrado como un megalosaurino
- FC-DPV 2972 es recobrado como un megalosaurino

- MGT-1139 es recobrado como un carcarodontosaurino
- FC-DPV 2975 es recobrado como un espinosaurino

Cuando se emplean variables de forma más las densidades denticulares, se obtienen los siguientes resultados (Fig. XI-34), con un *hit ratio* considerablemente menor: 49,28%.

- FC-DPV 2971 es recobrado como un ceratosáurido
- FC-DPV 2972 es recobrado como un ceratosáurido
- MGT-1139 es recobrado como un ceratosáurido
- FC-DPV 2975 es recobrado como un espinosaurino

Cuando se emplean todas las variables (tamaño y forma), se obtienen los siguientes resultados (Fig. XI-36), con un *hit ratio* levemente superior al del primer escenario: 63,31%.

- FC-DPV 2971 es recobrado como un megalosaurino
- FC-DPV 2972 es recobrado como un megalosaurino
- MGT-1139 es recobrado como un carcarodontosáurido basal
- FC-DPV 2975 es recobrado como un espinosaurino.

*Torvosaurus* y los Spinosaurinae están representados sólo cuatro dientes cada uno en la base de datos, respectivamente, lo que claramente es un inconveniente; incluso los dientes de *Torvosaurus* son clasificados fuera de Megalosaurinae por el propio análisis. Pese a este inconveniente, en todos los análisis FC-DPV 2975 es recobrado como un espinosaurino, y en la mayoría de los análisis FC-DPV 2971 y FC-DPV 2972 son recobrados como megalosaurinos. MGT-1139 oscila entre diferentes posibilidades (carcarodontosáurido basal, carcarodontosaurino, ceratosáurido), quizás debido a sus medidas estimadas al poseer el ápice truncado (el diente completo sería más grande y elongado, es decir, poseería mayores valores de AL, CH, CHLR y CHWR).

En las representaciones gráficas, se aprecia cómo FC-DPV 2975 está próximo al polígono de Spinosaurinae, incluso dentro del mismo en dos de los tres escenarios. Los

restantes dientes se encuentran dentro de los polígonos de Carcharodontosaurinae, Ceratosauria basales y (con excepción de MGT-1139) Megalosaurinae, pero estando más próximos a los centroides de los dos primeros grupos. El incremento de la muestra de dientes uruguayos podría contribuir en un futuro a decantarse claramente por alguna de estas tres posibilidades.

Las variables que mejor explican la variabilidad en dientes de terópodos son, en el segundo escenario (Fig. XI-33), las densidades denticulares (MC y DC) en el eje canónico 1 y, en los escenarios primero (Fig. XI-31) y tercero (Fig. XI-35), las variables de altura de la corona (AL y CH) en el eje canónico 2 y nuevamente las densidades denticulares (MC y DC) en el eje canónico 1. A juzgar por las *hit ratios*, el primer escenario (variables de tamaño más densidades denticulares) explica mejor la variación existente que el segundo escenario (variables de forma más densidades denticulares), por lo que se consideran más confiables los resultados del primer escenario. El empleo de todas las variables simultáneamente (tercer escenario) sólo logra incrementar levemente el *hit ratio*.

Se concluye, coincidiendo con Hendrickx *et al*. (2015b), que debe procederse con precaución a la hora de emplear análisis multivariados, que sólo deberían utilizarse como complemento a la observación detallada de caracteres morfológicos.

### 4.3. Implicancias bioestratigráficas y biogeográficas

Los megalosáuridos alcanzaron distribución pangeica, y vivieron mayormente en el Jurásico Medio de Europa. *Torvosaurus* es uno de los pocos géneros que vivió en el Jurásico Tardío, concretamente en EE.UU. (*Torvosaurus tanneri*) y Portugal (*Torvosaurus gurneyi*). De hecho, fue el depredador de mayor tamaño del Jurásico Tardío, comparable a algunos carcarodontosáuridos, espinosáuridos y tiranosáuridos del Cretácico, lo que se refleja incluso en el gran tamaño de sus dientes. En Asia y África los megalosáuridos están escasamente representados, con *Leshansaurus*, del Jurásico Tardío de China, y *Afrovenator* del Jurásico ?Medio-Tardío de Níger. Para el Jurásico Tardío de Tanzania, Rauhut (2011) menciona una tibia (originalmente descrita

como "*Allosaurus*" *tendagurensis*; Janensch, 1925) que podría pertenecer a un megalosáurido o bien a un carcarodontosáurido, mientras que una tibia (en parte originalmente descrita como "*Ceratosaurus*" *roechlingi*; Janensch, 1925) indica la presencia de un megalosauroideo de gran tamaño.

En Sudamérica no se han descrito hasta el momento megalosáuridos, pero sí megalosauroideos basales de la familia Piatnitzkysauridae: se trata de *Piatnitzkysaurus* y *Condorraptor*, ambos del Jurásico Medio de Chubut (Bonaparte, 1979; Rauhut, 2005b). Es interesante mencionar que *Marshosaurus*, del Jurásico Tardío de EE.UU., ha sido recobrado como un miembro de dicha familia (Carrano & Sampson, 2012).

Por tanto, el espécimen uruguayo representa el primer megalosáurido conocido para Sudamérica, expandiendo la distribución geográfica del grupo, y una nueva evidencia de que el Miembro Batoví se depositó mayormente, si no totalmente, en el Jurásico.

Por otra parte, el reconocimiento de un miembro uruguayo de la subfamilia Spinosaurinae indica afinidades con faunas del Cretácico medio de África y Brasil (e.g. Stromer, 1915; Bouaziz *et al*., 1988; Buffetaut, 1989; Benton *et al*., 2000; Taquet & Rusell, 1998; Sues *et al*., 2002; Medeiros, 2006), como ya ocurría con algunos taxones de peces (ver capítulos anteriores). En cambio los Baryonychinae se registran en el Cretácico Temprano de Níger, Inglaterra, península Ibérica y Laos (Charig & Milner, 1997; Sereno *et al*., 1998; Ruiz-Omeñaca *et al*., 2005; Buffetaut, 2007; Mateus *et al*., 2011; Allain *et al*., 2012).

FC-DPV 2975 representaría el espinosáurido más antiguo de Sudamérica, ya que las restantes ocurrencias del continente son mucho más modernas (Aptiense-Cenomaniense de Brasil) y también el más austral, debido a que el supuesto diente de espinosáurido de Patagonia descrito por Salgado *et al*. (2009) no pertenece a esta familia (e.g. es interpretado como un crocodiliforme por Hasegawa *et al*., 2010). En cuanto al Jurásico de Gondwana, como fue mencionado al comienzo del capítulo, solo se han descrito probables espinosáuridos en el Jurásico Tardío de Tanzania (Buffetaut, 2008; pero ver Soto, 2010 y Rauhut, 2011) y Jurásico ?Medio-Tardío de Níger (Serrano-Martínez *et al*., 2015, 2016). Pero el representante de Uruguay es el único con textura

submilimétrica del esmalte típica de los espinosáuridos, y el único que, ya en el Jurásico, muestra la reducción extrema (es decir, la ausencia) del tamaño denticular típica de espinosáuridos derivados. Es altamente probable que los espinosáuridos se hayan originado en el Jurásico de Gondwana Occidental, donde luego alcanzaron gran éxito en el Cretácico, dispersándose también a Europa, Asia y Australia (e.g. Charig & Milner, 1997; Buffetaut, 2007; Buffetaut *et al*., 2008; Barrett *et al*., 2011; Allain *et al*., 2012). No se registran espinosáuridos posteriormente al Cenomaniense, dado que el diente de espinosáurido reportado por Hone *et al*. (2010) no es claramente referible a esta familia. Algunos autores proponen que los Baryonychinae se habrían extinguido en el Aptiense, siendo sucedidos por los Spinosaurinae (e.g. Le Loeuff *et al*., 2012).

Hasta el momento, la fauna de terópodos de la Formación Tacuarembó incluye ceratosáuridos (Soto & Perea, 2008), alosáuridos (Soto, 2010), megalosáuridos (este trabajo) y espinosáuridos (este trabajo), es decir, representantes de grupos que alcanzaron una distribución pangeica. De los taxones mencionados, los alosáuridos y megalosáuridos no han sido registrados (o reconocidos) en Sudamérica más que en Uruguay. De los taxones mencionados, solo los espinosáuridos sobrevivieron hasta el Cretácico, a menos que siguiendo a Rauhut (2004) se considere a *Genyodectes* un ceratosáurido.

La presencia conjunta de ceratosáuridos, alosáuridos y megalosáuridos sugiere Fuertes vínculos con la Formación Morrison de EE.UU. y el Grupo Lourinhã de Portugal. La similitud a nivel de familias e incluso géneros en ambas formaciones incluye a *Ceratosaurus* (*C. nasicornis*, *C. magnicornis*, *C. dentisulcatus*), *Allosaurus* (*A. fragilis* y *A. jimmadseni* en EE.UU., *A. europaeus* en Portugal), *Torvosaurus* (*T. tanneri* en EE.UU., *T. gurneyi* en Portugal) y, entre los tiranosauroideos basales (ausentes en la Formación Tacuarembó) el par *Stokesosaurus/Aviatyrannis* (e.g. Mateus, 2006 y referencias). Las similitudes se extienden a dinosaurios saurópodos (e.g. *Brachiosaurus/Lusotitan*) y ornitisquios, pterosaurios y mamíferos.

### 4.4. Implicancias paleoecológicas

El megalosáurido de Tacuarembó sin duda representa el taxón de mayor tamaño de la unidad, superando los 8 metros de longitud, con lo que sería el depredador tope en los ambientes terrestres, capaz incluso de atacar a los saurópodos, registrados hasta el momento en base a huellas (Mesa & Perea, 2015), o incluso a otros terópodos de menor tamaño. La mayor abundancia de este taxón en la localidad de Cantera Bidegain podría tener una explicación paleoambiental o bien tafonómica.

Los espinosáuridos, en cambio, poseían adaptaciones a un estilo de vida semi-acuático (Ibrahim *et al*., 2014), lo que ha sido comprobado mediante estudios isotópicos (Amiot *et al*., 2010), por lo que probablemente ocupaban un nicho diferente al común en grandes terópodos. No es sorprendente, por tanto, su ocurrencia en unidades de África, Brasil y ahora Uruguay donde existe una rica paleoictiofauna, incluyendo ejemplares de gran tamaño (e.g. *Mawsonia*, *Onchopristis*). El hallazgo de escamas ganoides corroídas en la cavidad abdominal de *Baryonyx* y de una vértebra del pez sierra *Onchopristis* apoya una dieta piscívora (Charig & Milner, 1997; Dal Sasso *et al*., 2005). No obstante, también se hallaron dentro de *Baryonyx* restos óseos de dinosaurios ornitisquios (Charig & Milner, 1997), y se conoce una vértebra de pterosaurio con un diente de espinosáurido incrustado (Buffetaut *et al*., 2004), por lo que probablemente los espinosáuridos eran depredadores generalistas

Más de un taxón de espinosáurido coexistía en algunas unidades de Brasil y África, por lo que se debe ser cauteloso a la hora de asignar dientes aislados a un género en concreto. Asimismo, es posible confundir dientes de espinosáuridos con los de reptiles marinos (pliosaurios, plesiosaurios, ictiosaurios) y con los de algunos crocodiliformes (e.g. Sánchez-Hernández *et al*., 2005; Fowler, 2007; Hasegawa *et al*., 2010), por lo que es imperioso reconocer caracteres diagnósticos del grupo como el esmalte ornamentado con crestas submilimétricas que se tuercen hacia las carinas, y la presencia de carinas con dentículos diminutos o ausentes. Obviamente, la co-ocurrencia de restos óseos diagnósticos sería fundamental.

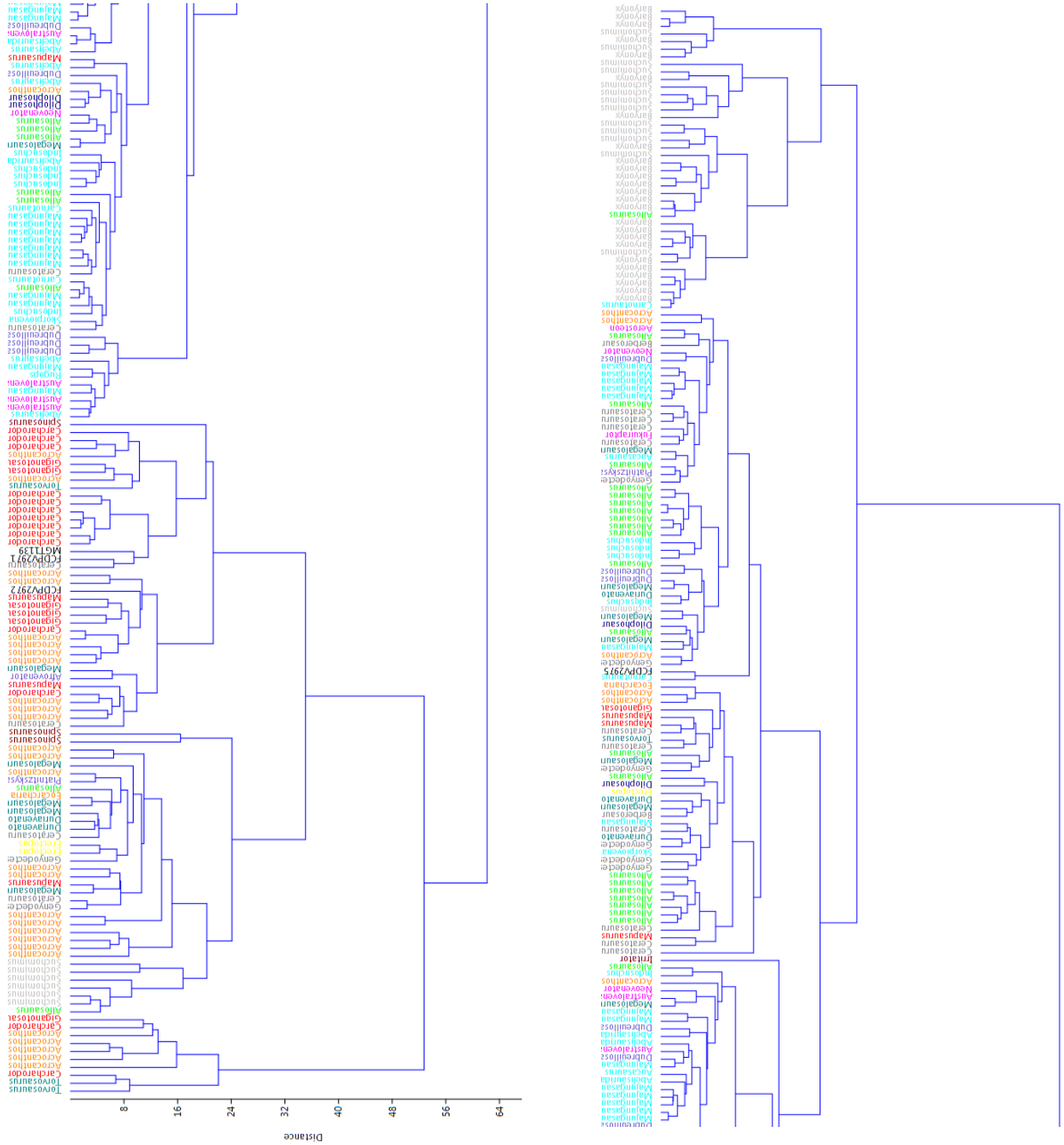



**Figura XI-28.** Análisis de agrupamiento (UPGMA) de dientes de terópodos, empleando sólo variables de tamaño más densidades denticulares. Ver detalles en figura siguiente.

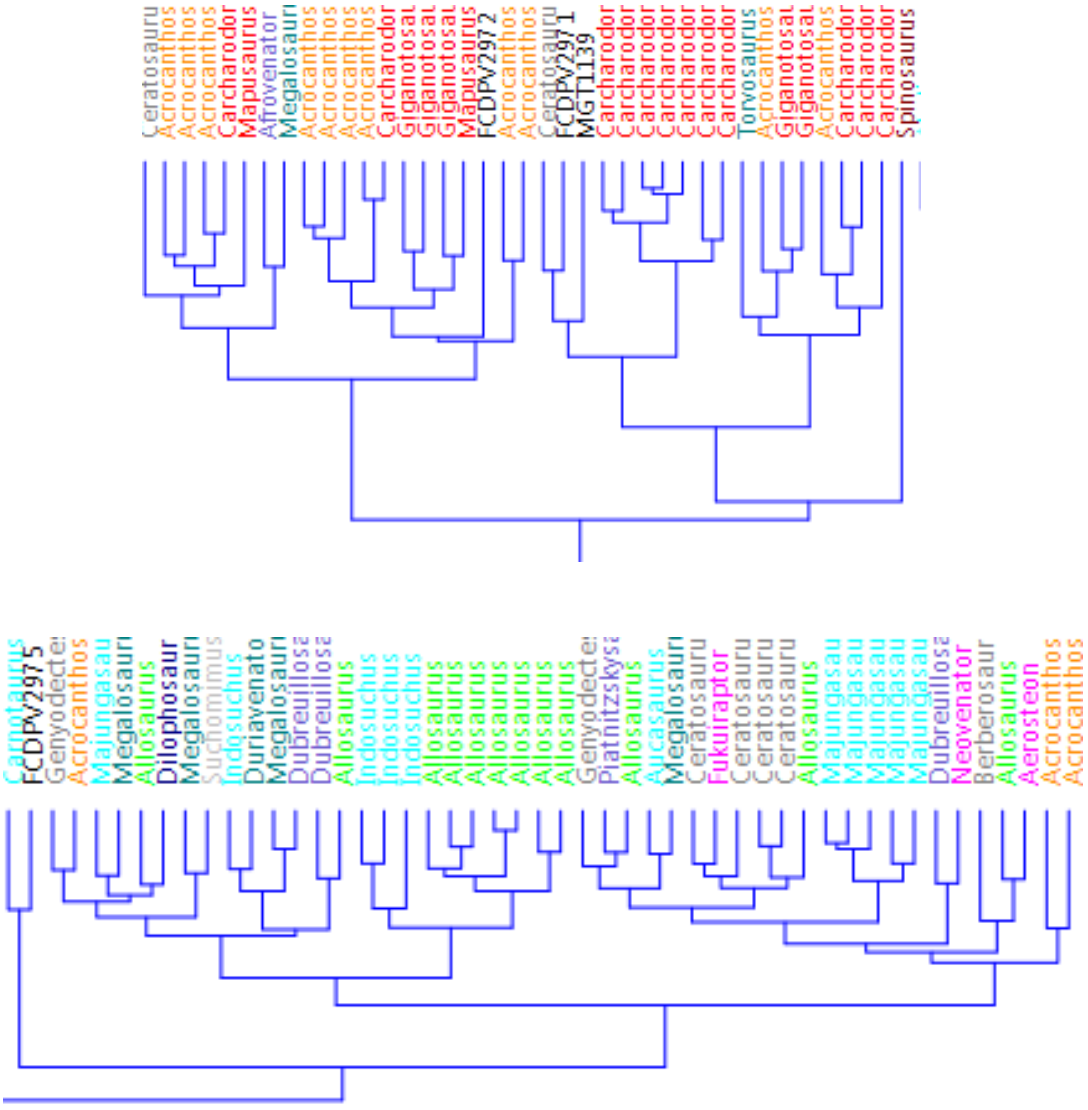



**Figura XI-29.** Detalles de la figura anterior, para una mejor visualización de la posición de FC-DPV 2971, FC-DPV 2972, FC-DPV 2975 y MGT-1139.

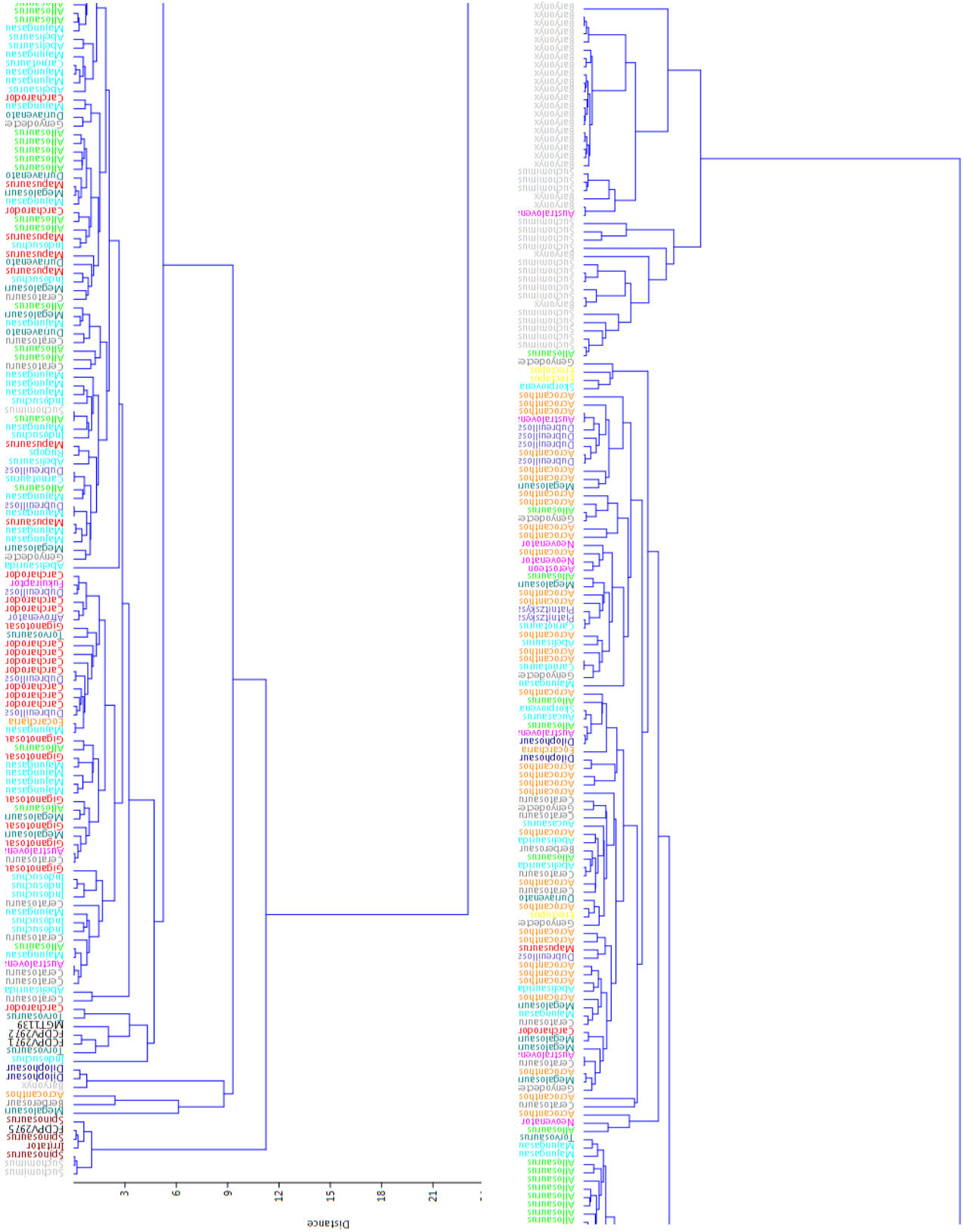



**Figura XI-30.** Análisis de agrupamiento (UPGMA) de dientes de terópodos, empleando sólo variables de forma más densidades denticulares. Ver detalle en figura siguiente.

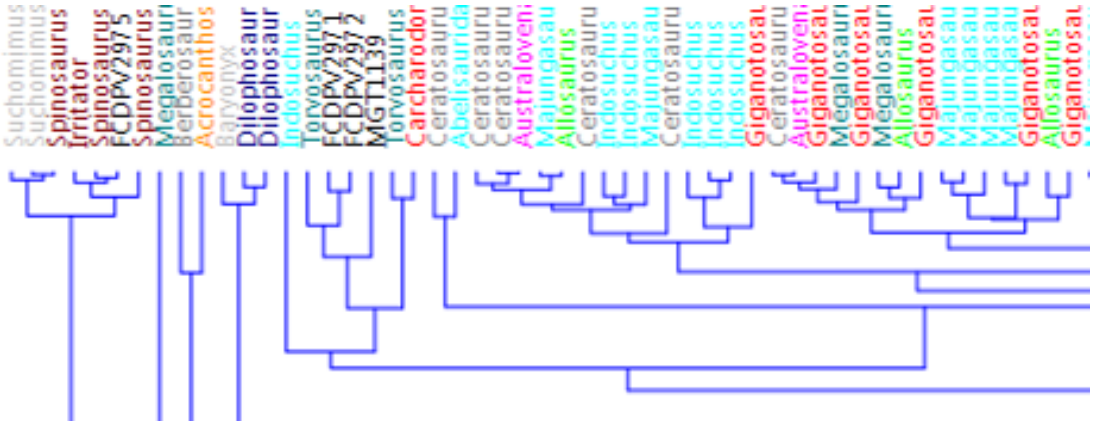
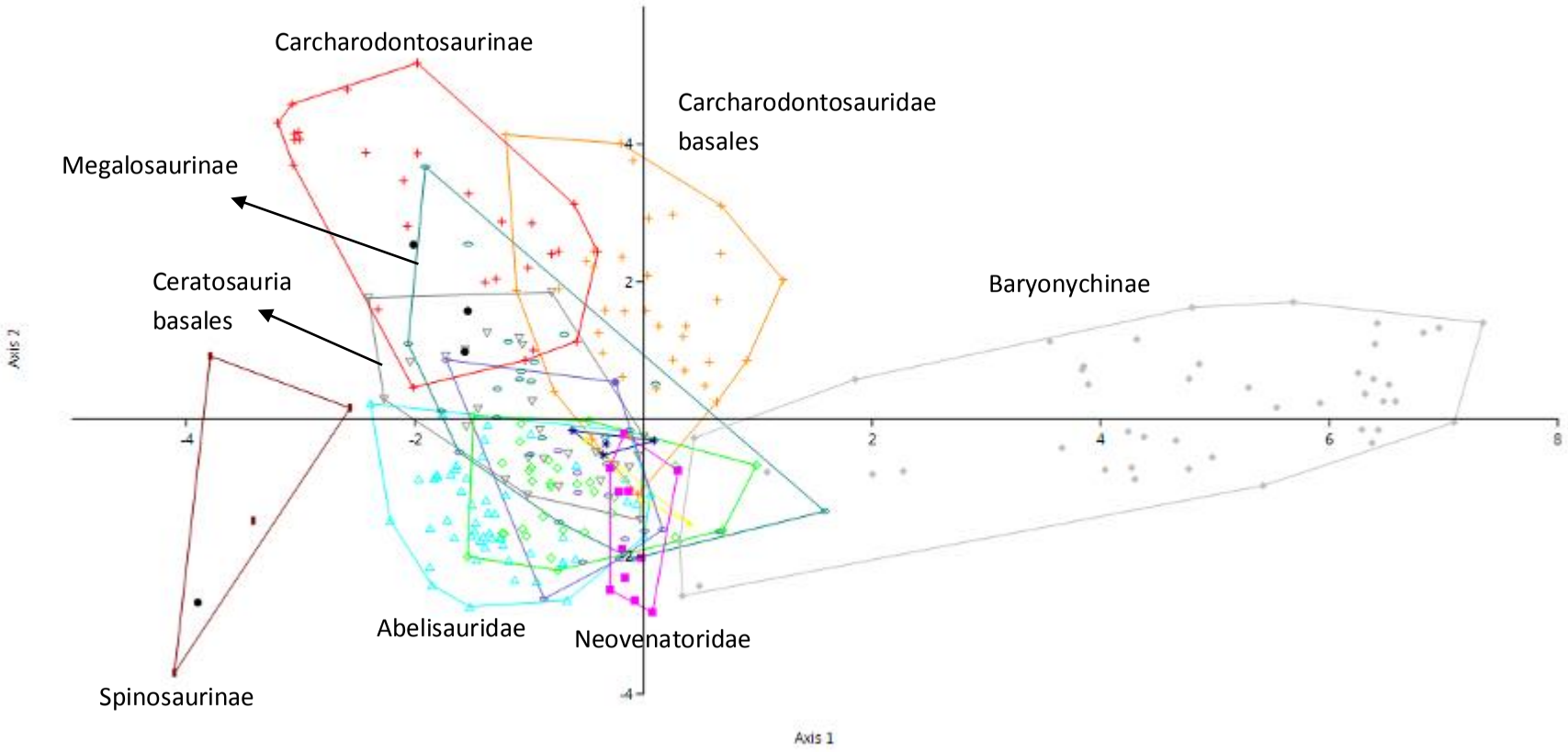



**Figura XI-31.** Detalle de la figura anterior, para una mejor visualización de la posición de FC-DPV 2971, FC-DPV 2972, FC-DPV 2975 y MGT-1139.

**Figura XI-32 (pág. siguiente).** Análisis discriminante de dientes de terópodos, empleando sólo variables de tamaño más densidades denticulares. Puntos negros = dientes de Uruguay.


Carcharodontosaurinae
Carcharodontosauridae basales
Megalosaurinae
Ceratosauria basales
Baryonychinae
Abelisauridae
Neovenatoridae
Spinosaurinae
Axis 1
Axis 2

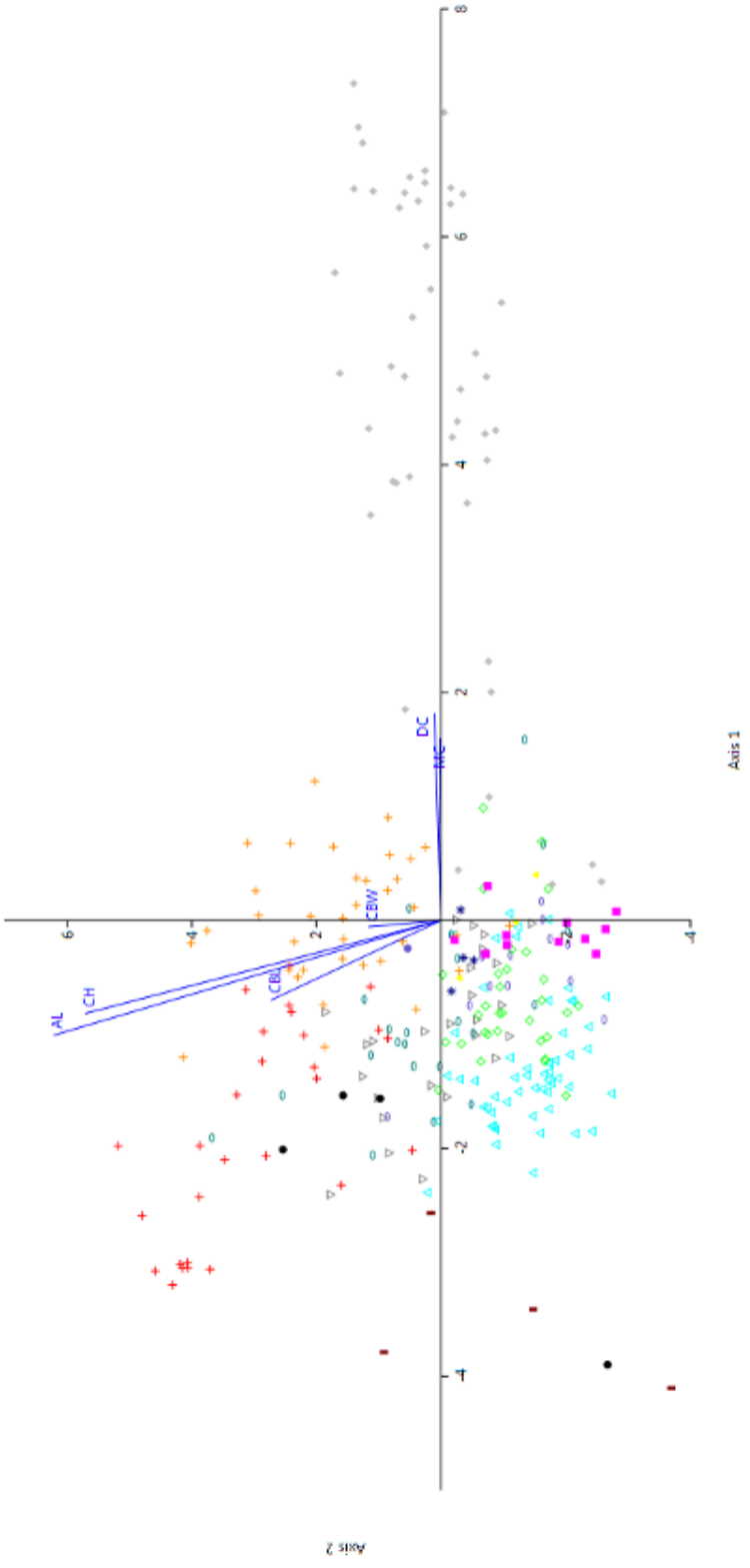
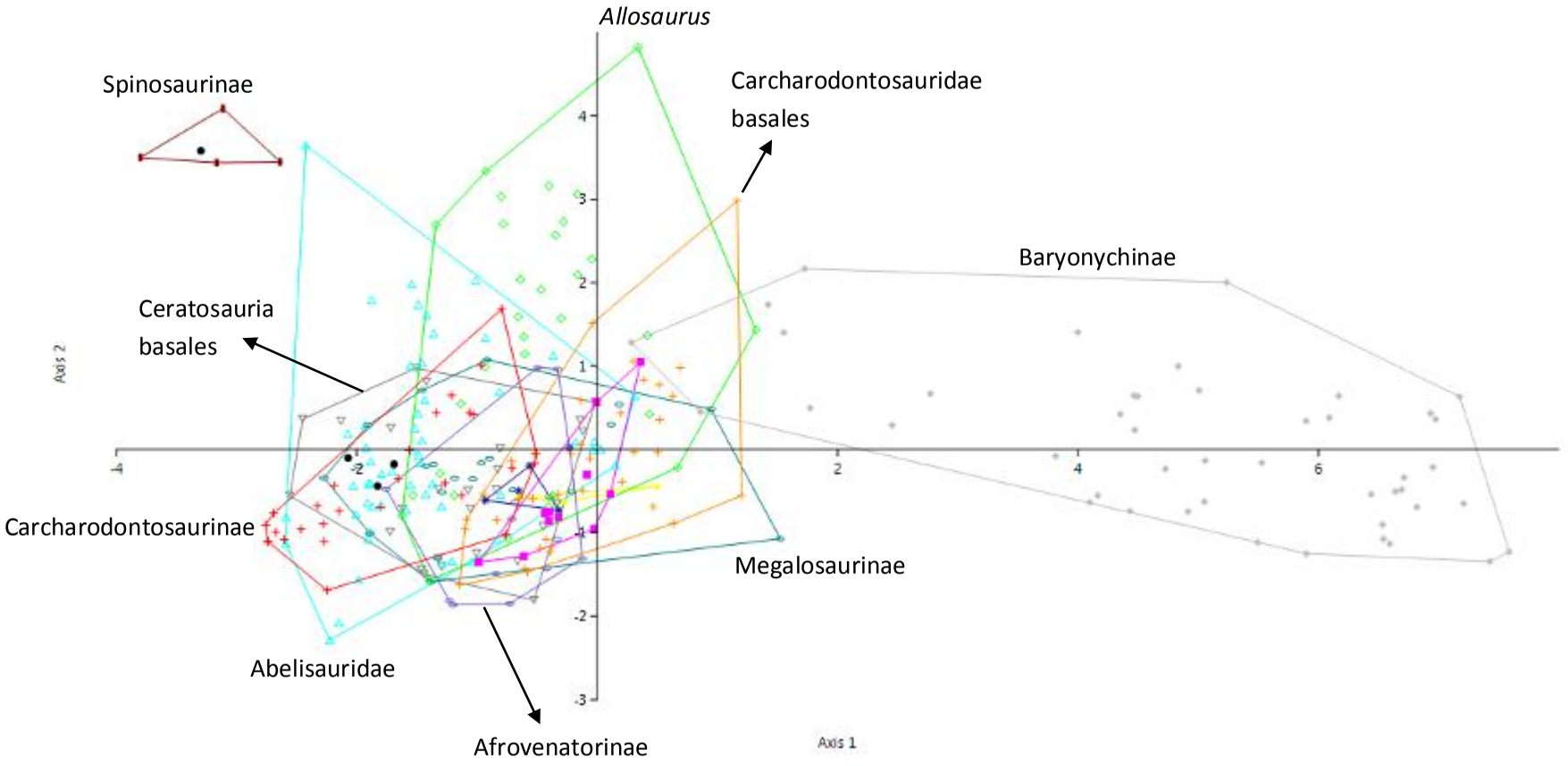



**Figura XI-33.** Idem figura anterior, pero indicando la influencia de las respectivas variables.

**Figura XI-34 (pág. siguiente).** Análisis discriminante de dientes de terópodos, empleando sólo variables de forma más densidades denticulares. Puntos negros = dientes de Uruguay.


*Allosaurus*
Spinosaurinae
Carcharodontosauridae basales
Baryonychinae
Ceratosauria basales
Carcharodontosaurinae
Megalosaurinae
Abelisauridae
Afrovenatorinae
Axis 1
Axis 2

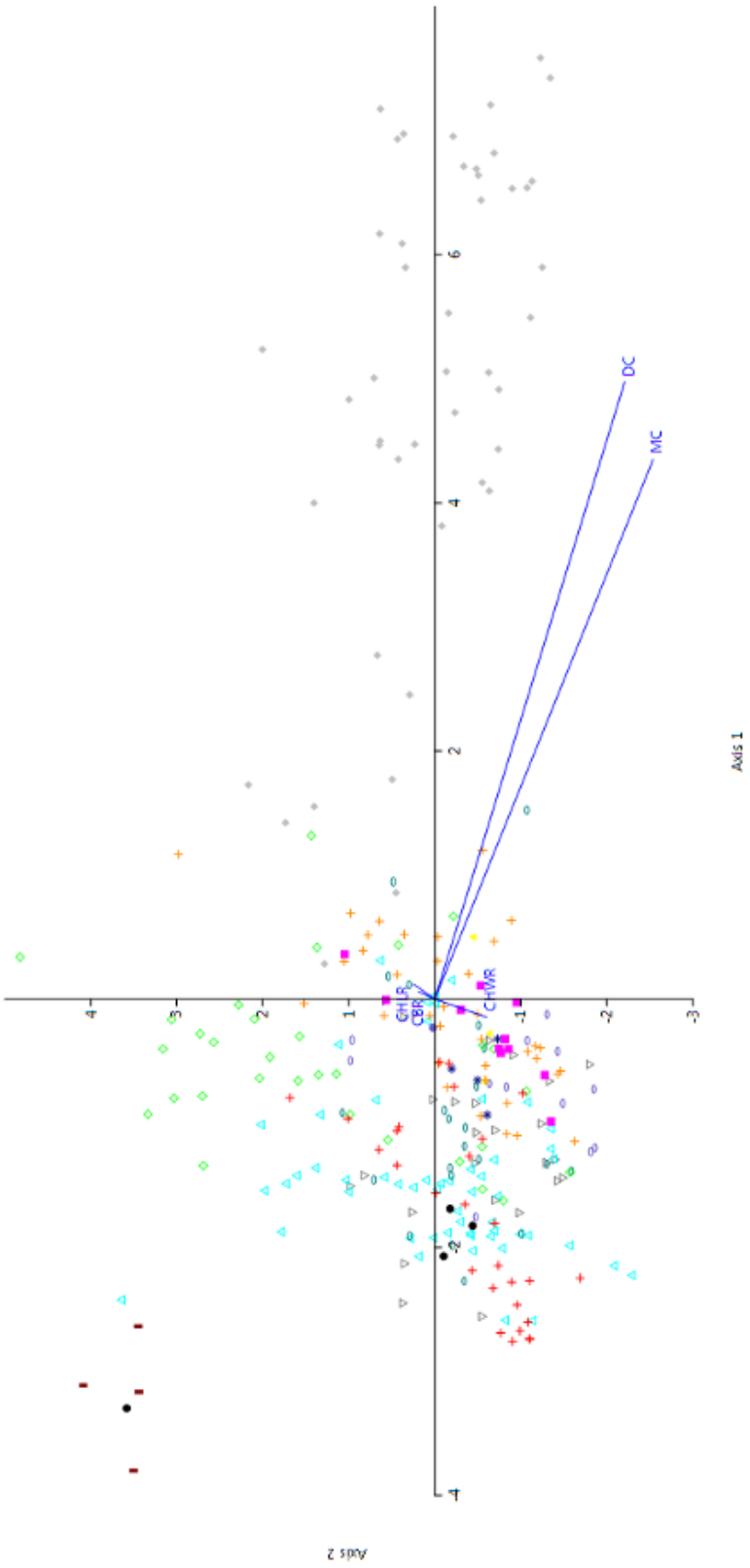
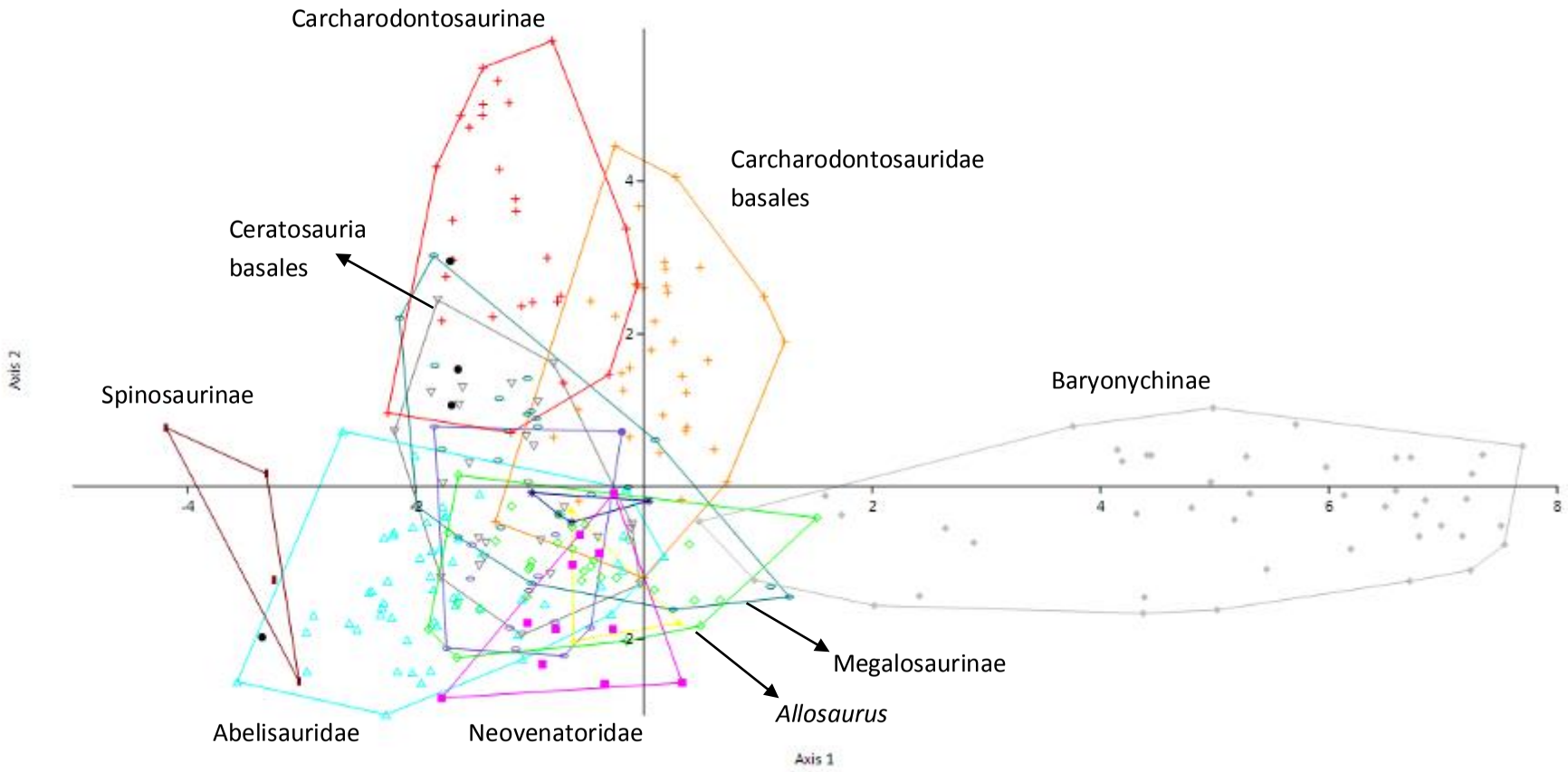



**Figura XI-35.** Idem figura anterior, pero indicando la influencia de las respectivas variables.

**Figura XI-36 (pág. siguiente).** Análisis discriminante de dientes de terópodos, empleando todas las variables. Puntos negros = dientes de Uruguay.


Carcharodontosaurinae
Carcharodontosauridae basales
Ceratosauria basales
Spinosaurinae
Baryonychinae
Megalosaurinae
Allosaurus
Abelisauridae
Neovenatoridae
Axis 1
Axis 2
-4
-2
2
4
6
8
4
2
-2

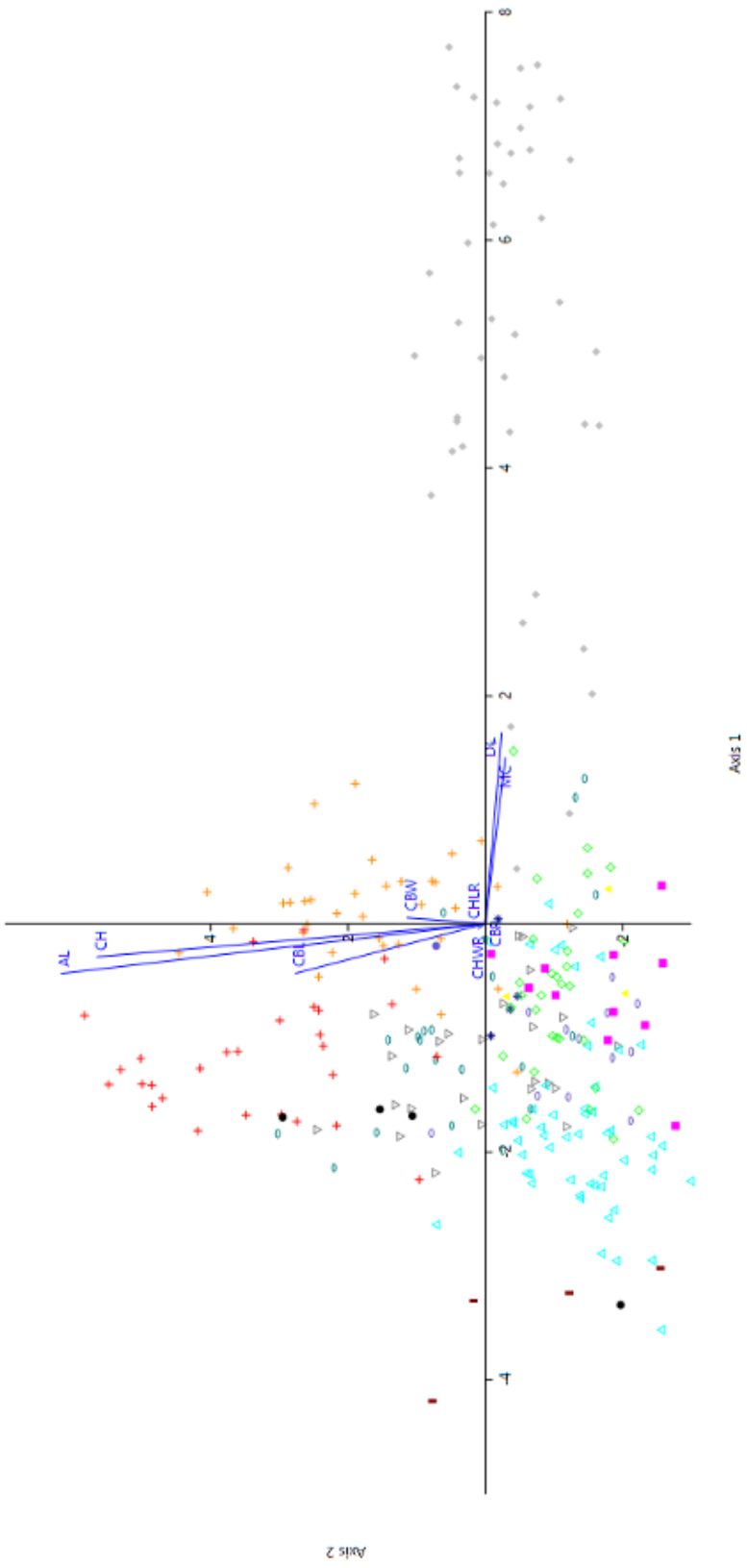



**Figura XI-37.** Idem figura anterior, pero indicando la influencia de las respectivas variables.

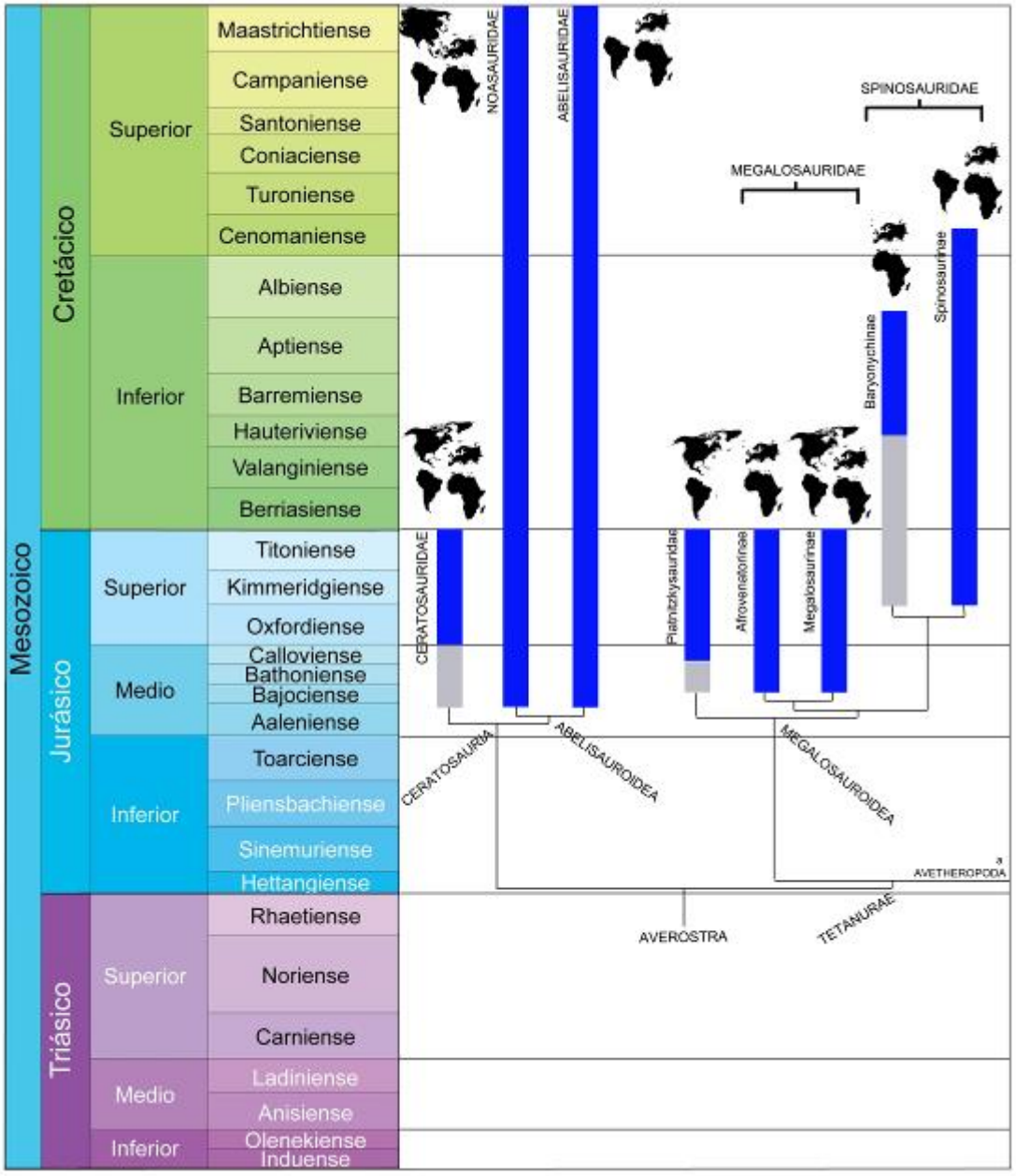



**Figura XI-38.** Filogenia simplificada y temporalmente calibrada de Averostra no Avetheropoda, basada en Carrano *et al*. (2012) y Rauhut & Carrano (2016). Se indica la distribución geográfica de cada taxón. Se agrega Sudamérica y África a la distribución conocida de Megalosaurinae. *Genyodectes* no es considerado un ceratosáurido, siguiendo a Carrano *et al*. (2012). *Icthyovenator* proviene de Asia pero no es claro si es un miembro de Baryonychinae o Spinosaurinae (Evers *et al*., 2015). Los ceratosaurios y tetanuros más antiguos conocidos provienen del Jurásico Temprano (no indicados en la figura).

# CAPÍTULO XII
# DISCUSIÓN

## 1. MODOS TAFONÓMICOS: EL CASO DE LOS BONEBEDS

El estudio detallado de la tafonomía de los fósiles de cuerpo de la Formación Tacuarembó no es uno de los objetivos de esta tesis, por lo que sólo se efectuarán unas breves consideraciones. Perea (2007) y Perea *et al*. (2009) reconocen cuatro modos tafonómicos para la Formación Tacuarembó:

- fragmentos óseos asociados a intraclastos de arcilla, caso de Los Rosanos 2. Comprende escasos dientes de terópodos, de tamaño pequeño a grande, estos últimos mayormente mal preservados.

- restos aislados, articulados y no fragmentados, como en la localidad '*Tacuaremboia*' (valvas de la almeja gigante homónima, incluso conjugadas), Batoví (fragmentos de exoesqueleto MGT-1149), Los Rosanos 1 (*Meridiosaurus*) y una localidad desconocida (el lepisosteiforme MGT-1156). No todos los peces se han preservado de igual forma. El estado de preservación de MGT-1146 es excelente (clase tafonómica 1 de Deesri *et al*., 2009), mientras que MGT-1156 presenta deformación de las filas de escamas tanto dorsal como ventralmente, por lo que corresponderían a la clase tafonómica 2 de Deesri *et al*. (2009). En cuanto al grado de articulación, corresponderían a las categorías 1 y 2 de Grande (2010), respectivamente.

- moldes, notablemente en el camino a Rincón de Giloca, estando dominados por valvas de bivalvos y gasterópodos. Perea (2007) menciona al "pez de Walther" (MGU-119) dentro de este modo tafonómico, y se podría agregar al molde de tortuga MGT-1185 descrito por Perea *et al*. (2014), aunque en ambos casos existen escasos restos óseos asociados.

- bancos osarios (*bone-beds*), caso de las localidades de Martinote, Los Rosanos 1 y Cantera Bidegain. Este modo tafonómico ha aportado la mayor diversidad de fósiles, incluyendo dientes de distintos tipos de vertebrados y escamas y huesos de peces.




**Figura XII-1**. Ejemplos de modos tafonómicos en la Formación Tacuarembó. **A-B**, ejemplares completos articulados. **A**, lepisosteiforme. **B**, almeja *Tacuaremboia caorsii*. **C-D**, moldes. **C**, molde de carapacho de tortuga. **D**, moldes de moluscos.

Perea (2007) consigna la presencia de *bone-beds* cuyos elementos han sido reabsorbidos químicamente. En la localidad de la Pedrera los fósiles aparecen corroídos, como mencionan Soto & Perea (2010).

Dada la importancia que han demostrado tener los *bonebeds*, se desarrollarán a continuación con mayor detalle. Un *bonebed* se define como una acumulación (por encima del valor de fondo de la formación) de restos completos o parciales de vertebrados, provenientes de más de un individuo, a lo largo de un plano de estratificación o superficie erosiva, o bien de un único estrato (Eberth *et al*., 2007:106). Se excluyen de esta definición tanto cuantificaciones de la concentración de fósiles (e.g. 5% de relación fósiles/matriz; Behrensmeyer, 2007) como consideraciones acerca de la extensión lateral de los *bonebeds*.

Según el **tamaño** de los componentes, Eberth *et al*. (2007) distinguen entre *bonebeds* dominados por macrofósiles (75% del NMI representados por restos con dimensión máxima >5 cm), dominados por microfósiles (75% del NMI representado por restos con dimensión máxima <5 cm) o mixtos.

Según su **abundancia relativa**, Behrensmeyer (2007) distingue entre *bonebeds* monoespecíficos (dominan restos de varios individuos de la misma especie), pauciespecíficos (dominan restos de dos o tres especies) y multiespecíficos (restos de más de tres especies); las dos primeras categorías pueden incluir subordinadamente restos de otras especies. Eberth *et al*. (2007) emplean los términos monotáxico (restos de un único taxón) y multitáxico (restos de dos o más taxones), subdividiendo a su vez este último en monodominados (un taxón representa más del 50% del mínimo número de individuos) y multidominados (ningún taxón supera el 50% del mínimo número de individuos).

Según su **génesis**, Eberth *et al*. (2007) distinguen entre concentraciones biogénicas (ya sea extrínsecas o intrínsecas) y concentraciones físicas (hidráulicas, sedimentológicas o mixtas). Behrensmeyer (2007) en cambio distingue entre concentraciones bióticas, abióticas, de atrición pasiva y mixtas.

Siguiendo a dichos autores, los *bonebeds* de la Formación Tacuarembó serían dominados por microfósiles y multitáxicos multidominados (si bien las escamas ganoides dominan los *bonebeds*). En cuanto a la diversidad, ésta sería relativamente baja en cuando al número de taxones involucrados (aunque el hallazgo de nuevos restos, particularmente en Cantera Bidegain, podría cambiar esta situación), pero alta en relación a la diversidad de Formación Tacuarembó, dado que individualmente cada *bonebed* contiene restos de la mayor parte de los taxones registrados en la unidad.

Por su génesis se trataría probablemente de concentraciones físicas de tipo hidráulico, aunque *prima facie* no se ha observado una orientación preferencial de elementos, que aparentan estar distribuidos de forma caótica. No obstante estas características comunes, pueden distinguirse tres *bonebeds* en la Formación Tacuarembó:

► *bonebeds* bioclasto-soportados, con fósiles concentrados en un nivel delgado. Es el caso de Martinote (e.g. Perea *et al*., 2001, 2003), donde los restos se disponen en un nivel de 3 a 6 cm de espesor, dentro de un estrato de arenisca fina con estratificación cruzada de bajo ángulo. El tamaño de los elementos es poco variable, oscilando mayormente entre 1 y 3 cm, siendo excepcionales los restos de mayores dimensiones (e.g. espina de aleta de *Priohyobodus*; pterigoides de *Mawsonia*). La preservación de estructuras anatómicas delicadas es rara. Existe fragmentación y abrasión de gran parte de los restos previa a la depositación, implicando transporte prolongado.

► *bonebeds* matriz-soportados, con fósiles dispersos más laxamente en un estrato de hasta 2 metros de potencia (aunque localmente pueden aparecer tan concentrados como en Martinote). Es el caso de Cantera Bidegain. El tamaño de los elementos es más variable que en el caso de Martinote, y son relativamente frecuentes elementos de gran tamaño (ej. dientes de terópodo de 5-8 cm de largo, opérculos de celacanto de 13 cm de largo, placas gulares de celacantos de 21 cm de largo), desarticulados pero estrechamente asociados espacialmente, así como la preservación de estructuras delicadas (e.g. placas dentarias de dipnoos adheridas al hueso prearticular).

Las escamas y dientes de peces suelen estar completos y poco abrasionados, exhibiendo pocas señales de transporte, a diferencia de Martinote.

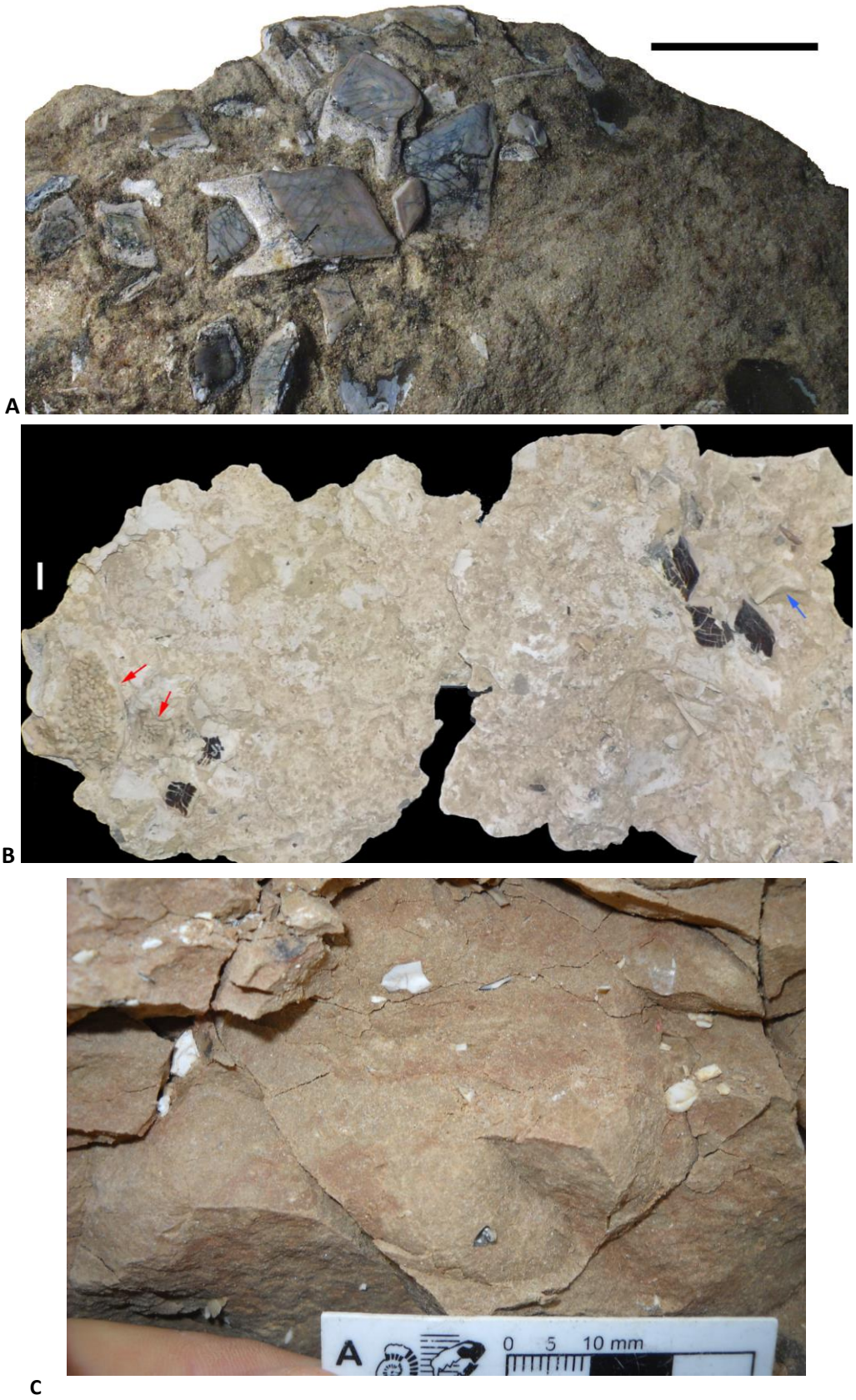



**Figura XII-2**. Ejemplos de modos tafonómicos en la Formación Tacuarembó (2). *Bonebeds*. **A**, Martinote. **B**, Los Rosanos. Las flechas rojas indican huesos craneales de ginglimodios, mientras que la flecha azul ilustra un metapterigoides de celacanto. **C**, Cantera Bidegain. Escala = 2 cm.

Algunos dientes de terópodos de relativamente pequeño tamaño se encuentran completos y preservan todos los dentículos en ambas carinas, mientras que la totalidad de los dientes de grandes dimensiones se encuentran mal preservados.

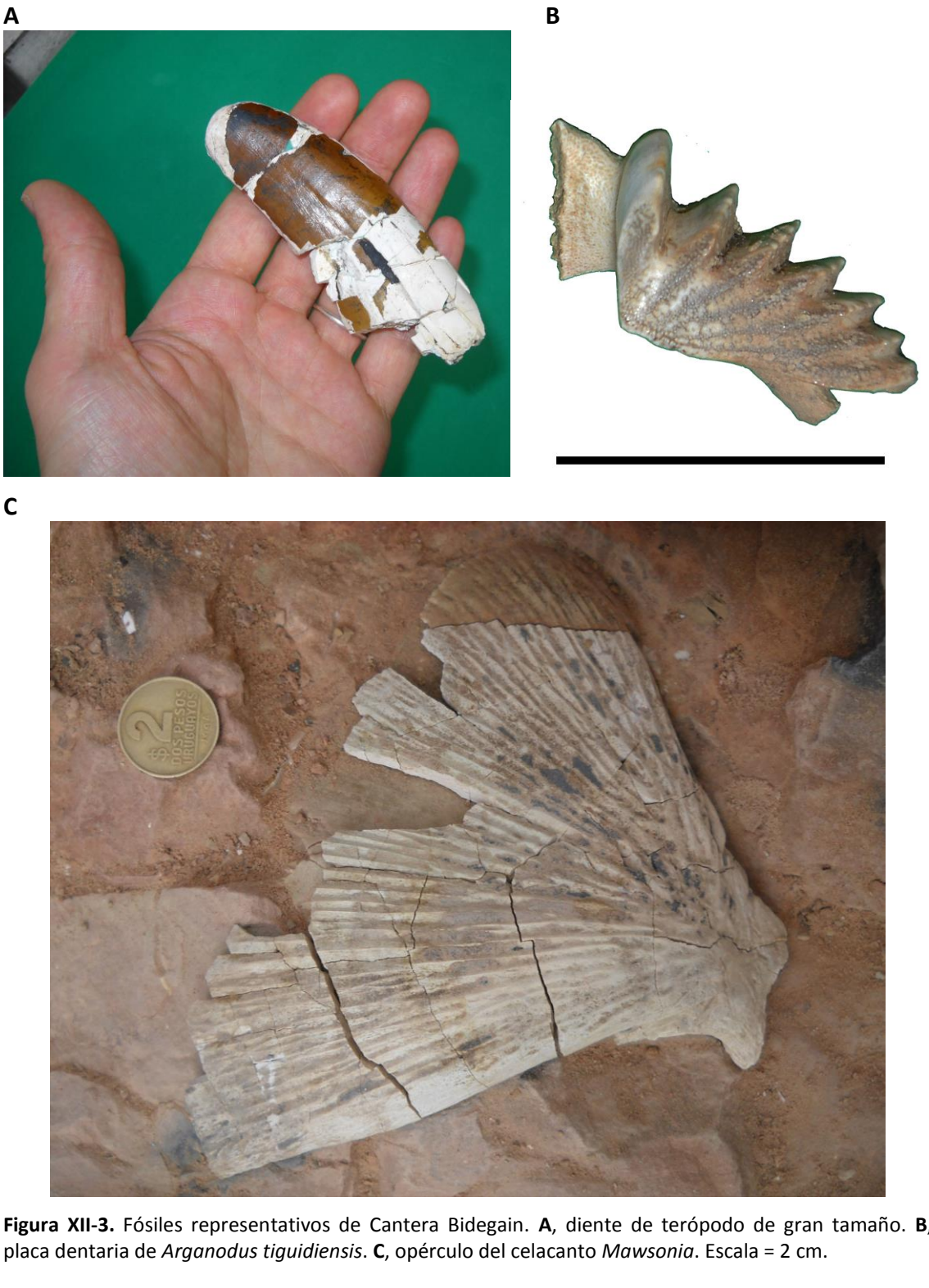



**Figura XII-3.** Fósiles representativos de Cantera Bidegain. **A**, diente de terópodo de gran tamaño. **B**, placa dentaria de *Arganodus tiguidiensis*. **C**, opérculo del celacanto *Mawsonia*. Escala = 2 cm.

El esmalte de los dientes de terópodos se presenta en gran parte removido (y no solamente a nivel de las carinas), presentando muchos de ellos el ápice trunco y posteriormente redondeado (abrasión *ante mortem* en las mandíbulas). Curiosamente, se encuentran ápices aislados, pero sus fracturas frescas hacen más probable que provengan de la rotura *post mortem* de dientes. Es probable que, como en el caso de Martinote, al menos parte de los dientes de terópodos sean componentes alóctonos en las asociaciones.

La existencia de fracturas múltiples en grandes huesos de celacantos puede explicarse por el peso de los sedimentos suprayacentes y/o por la remoción de los mismos al exhumarse los materiales (fracturas de alivio).

Se propone que los restos mejor preservados sufrieron un enterramiento rápido, quizás en vida de los animales, como se representa en la Fig. XII-3, para explicar la existencia de restos completos de celacantos casi en articulación y de parches de escamas semi-articuladas, así como la preservación de placas de dipnoos adheridas al hueso correspondiente. Una alternativa es que las carcasas de peces hayan recorrido una distancia indeterminada río abajo, hasta terminar siendo sepultadas en Cantera Bidegain (D. Perea, com. pers., 2016).

Otras evidencia en favor del enterramiento súbito por algún flujo denso de sedimentos (o bien una corriente que se desaceleró bruscamente al ingresar a un cuerpo de agua) lo constituye la estructura masiva del nivel portador de los fósiles, así como la ocurrencia de un diente de terópodos perpendicular a los planos del estratificación del estrato, a manera de “clasto congelado”, en lugar de estar en una posición de reposo horizontal.

► Un tercer *bonebed*, correspondiente a la localidad de Los Rosanos, no se conoce lo suficiente como para ubicarlo en una de las dos categorías anteriores. Actualmente el *bonebed* no está expuesto, por lo que sólo se dispone de algunas muestras. La concentración de escamas localmente parece menor que en Martinote y, a la inversa, se preservan huesos completos de ginglimodios y celacantos. La abrasión de los restos es menor a la de Martinote y comparable a la de Cantera Bidegain.

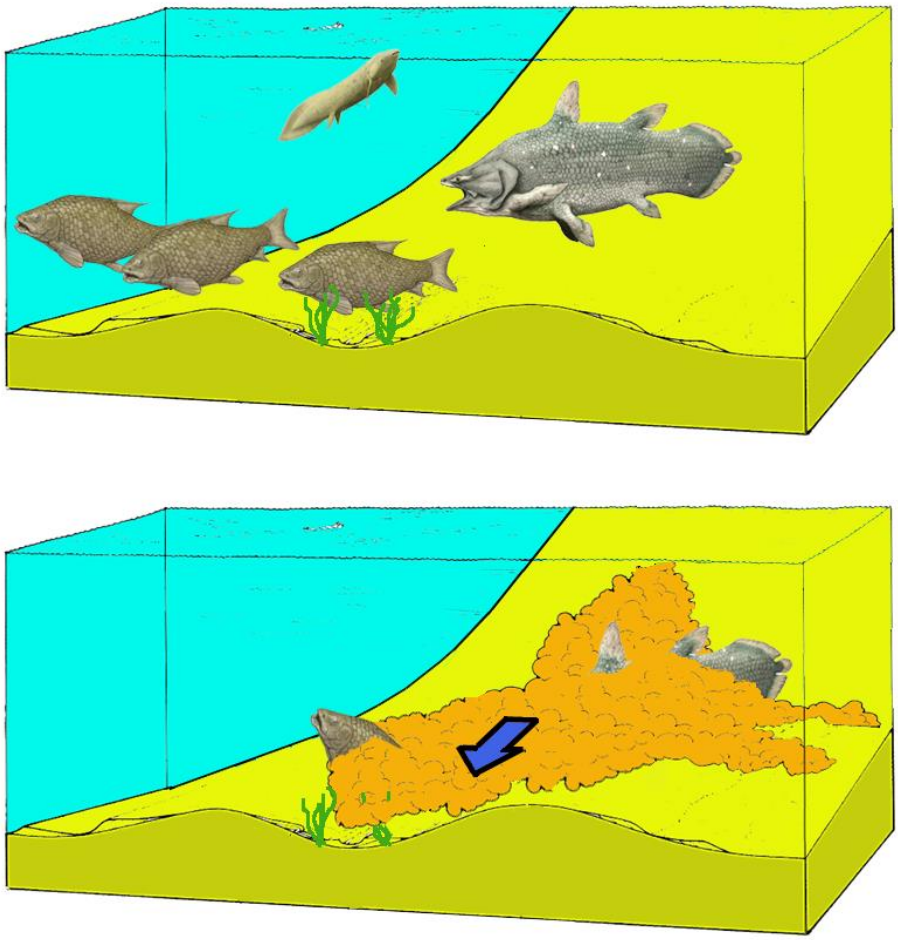


**Figura XII-4**. Diagrama esquemático ilustrando el enterramiento súbito de celacantos y ginglimodios en Cantera Bidegain.

Se procuró cuantificar la composición de la fauna de vertebrados de los *bonebeds* de modo de compararlas entre las tres localidades. Se realizaron conteos de dientes de peces y reptiles, así como de fragmentos óseos de peces identificables. Los resultados se presentan en la Tabla XII-A.

El número de escamas ganoides es difícil de cuantificar, y teniendo en cuenta que su número se estima en cientos a miles, superan al menos en un orden de magnitud a otros taxones en abundancia. Otro tanto sucede con los dientes de los mismos peces, que en Martinote alcanzan el millar (la técnica de *screenwashing* se reveló particularmente útil para recobrarlos). Por tanto, las escamas y dientes de ginglimodios fueron removidos de las comparaciones.

**A**



**B**




**Figura XII-5**. Evidencias de enterramiento súbito en Cantera Bidegain. **A**, escamas semiarticuladas. **B**, gran diente de terópodo perpendicular a la superficie de los estratos. Nótese en ambos casos la estructura masiva del nivel fosilífero.

**Tabla XII-A**. Número de elementos de vertebrados (excepto ginglimodios) recobrados en los *bonebeds* de tres localidades.

| Taxón | Martinote | Cantera Bidegain | Los Rosanos |
|---|---|---|---|
| Tiburones | 300 | 0 | 0 |
| Dipnoos | 1 | 20 | 1 |
| Celacantos | 10 | 50 | 20 |
| Tortugas | 1 | 0 | 0 |
| Crocodiliformes | 50 | 10 | 3 |
| Ceratosáuridos | 3 | 1 | 0 |
| Megalosáuridos | 1 | 10 | 1 |
| Otros terópodos | 60 | 10 | 2 |

De todas formas, es interesante tener en cuenta el número de elementos que puede generar un individuo, como ser escamas y dientes de un ginglimodio o bien dientes de crocodiliformes y terópodos (Tabla XII-B).

Esto podría explicar en parte el elevado número de escamas ganoides presentes en los afloramientos, sin indicar necesariamente que la mayor parte de los individuos de las asociaciones fueran efectivamente ginglimodios, así como, a la inversa, el bajo número de placas dentarias de peces pulmonados. A su vez, pese a lo expresado en la Tabla XII-B, debe tomarse en consideración que los tiburones, crocodiliformes y terópodos podían generar un alto número de dientes a lo largo de su vida.

**Tabla XII-B**. Número teórico de elementos que podrían provenir de un individuo determinado. Se consideran los casos en que se preserva el 10% o el 1% de los elementos de un individuo.

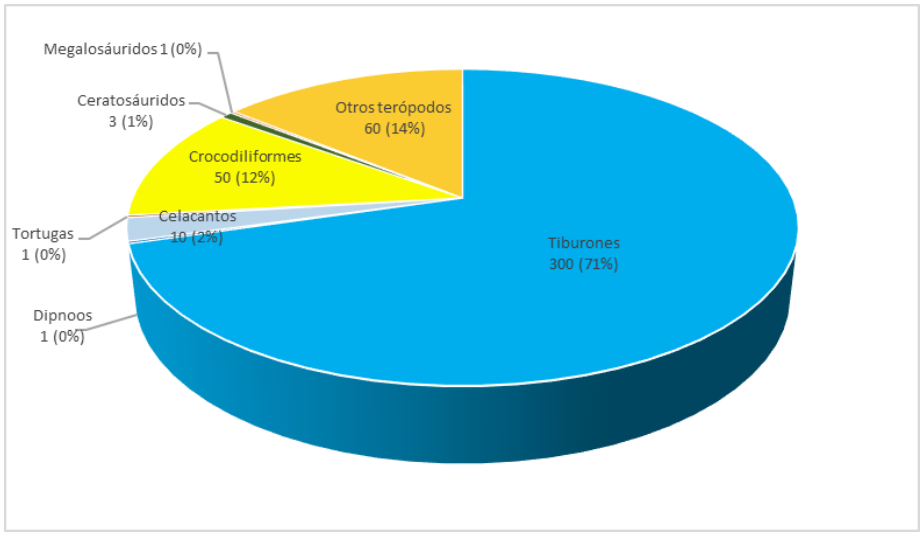
| Fósil | 100% | 1% | 10% | Fuente |
|---|---|---|---|---|
| Dientes de *Priohybodus* | 43 | 0,43 | 4,3 | *Egertonodus basanus* - Maisey (1983: fig. 18) |
| Escamas de ginglimodios | 1.250 | 12,5 | 125 | *Semionotus elegans* - Olsen & McCune (1991:fig. 1A) |
| Dientes trituradores de ginglimodios | 94 | 0,94 | 9 | *Scheenstia maximus* - Jain (1984:fig. 5) |
| Placas dentarias de dipnoos | 4 | 0,04 | 0,4 | *Arganodus atlantis* - Martin (1981b) |
| Dientes de crocodiliformes | 120 | 1,2 | 12 | *Meridiosaurus* (estimado) |
| Dientes rostrales de terópodos | 12<br>20 | 0,12<br>0,2 | 1,2<br>2 | *Ceratosaurus* - Madsen & Welles (2000)<br>*Allosaurus* - Madsen (1976) |
| Dientes laterales de terópodos | 50<br>54 | 0,5<br>0,54 | 5<br>5,4 | *Ceratosaurus* - Madsen & Welles (2000)<br>*Allosaurus* - Madsen (1976) |

A raíz del presente análisis, pueden destacarse algunas tendencias, que deberán ser confirmadas con futuros relevamientos. En Martinote domina la asociación el tiburón *Priohybodus*, ausente en Los Rosanos y Cantera Bidegain, y los terópodos están presentes en mayor número que en otras localidades. Los Rosanos muestra un número bajo de tetrápodos, pero es una localidad poco trabajada. El relativamente elevado número de celacantos se debe a que se trata de fragmentos óseos. Cantera Bidegain, por su parte, muestra una mayor abundancia relativa de restos de dipnoos y de grandes terópodos.

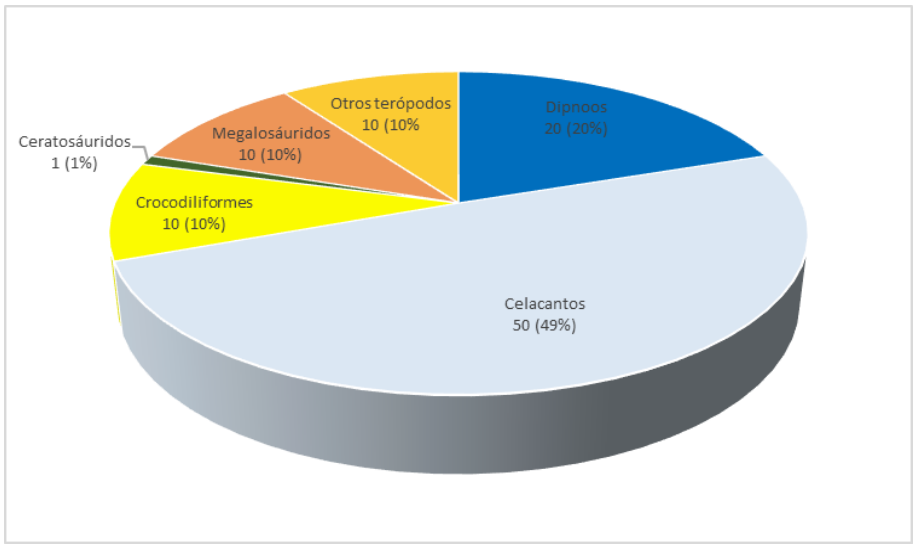
Los restos de tetrápodos (dientes de crocodiliformes y terópodos) suelen estar en proporciones de un 20 a un 30% del número de elementos. La composición de la fauna de terópodos, con los escasos datos disponibles, parece mostrar leves diferencias: existiría una mayor abundancia de megalosáuridos en Cantera Bidegain en comparación a Martinote, donde predominan alosáuridos y otros terópodos. Los ceratosáuridos parecen estar en proporciones bajas en ambas localidades, pero deben realizarse más estudios sobre los dientes de terópodos. Las tortugas están virtualmente ausentes (se conoce sólo un fragmento de placa costal en Martinote).

Sólo en Cantera Bidegain se pudo estimar razonablemente el número mínimo de individuos, para dipnoos (4-5, en base al tamaño de las placas dentarias), terópodos (3-4, en base a diferentes morfotipos y tamaños) y celacantos (4, en base al número de basiesfenoides).

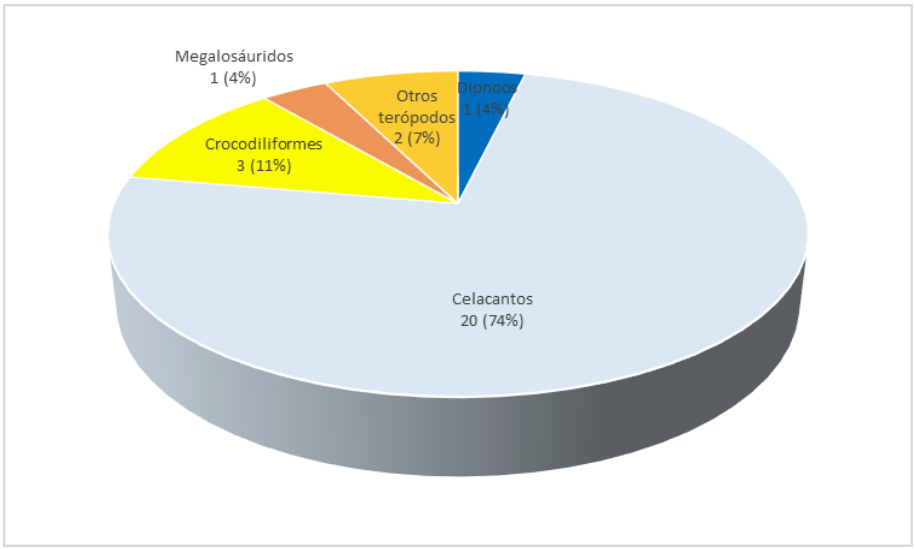
Globalmente, algunas de las diferencias mencionadas podrían explicarse por sesgos de colecta, pero otras podrían deberse a otros factores: hidráulicos (la presencia de huesos completos y no abrasionados de celacantos en Cantera Bidegain, a diferencia de los fragmentos abrasionados de Martinote), paleoecológicos (ausencia de *Priohybodus* en todas las localidades excepto Martinote).




A




B




C

**Figura XII-6**. Comparación de la abundancia de restos de vertebrados (excluyendo ginglimodios) entre distintas localidades de la Formación Tacuarembó. **A**, Martinote. **B**, Cantera Bidegain. **C**, Los Rosanos.

## 2. PALEOFAUNA DE LA FORMACIÓN TACUAREMBÓ: DISTRIBUCIÓN Y RELACIONES TRÓFICAS

### 2.1. Distribución de los taxones

Da Silva (1990) reporta casi una treintena de localidades fosilíferas en la Formación Tacuarembó con restos de ginglimodios. Datos de Da Silva (1990) y presentados en esta tesis permiten confirmar que el resto de los taxones, tanto de invertebrados (bivalvos, gasterópodos, ostrácodos, concostráceos) como de vertebrados (celacantos, dipnoos, tortugas, crocodiliformes y terópodos) se registran en, como máximo, cinco localidades cada uno.

Como se aprecia en la Fig. XII-7, los hibodontiformes, tortugas, crocodiliformes y terópodos no se habían descubierto aún cuando Da Silva (1990) realizó su trabajo, y los celacantos (presentes entre los materiales de ginglimodios) no se habían reconocido.

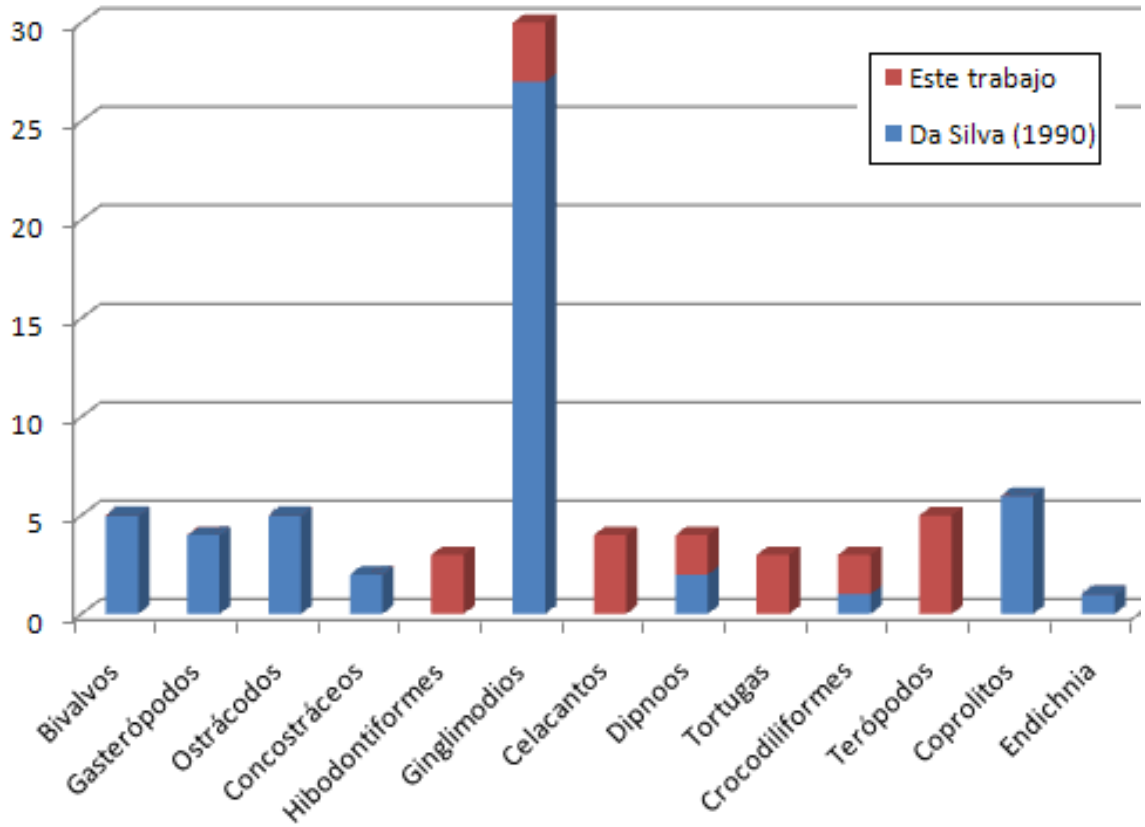



**Figura XII-7**. Comparación de la abundancia de restos de vertebrados (excluyendo ginglimodios)

Enfocándose en las localidades relevadas para esta tesis (ver Cap. IV), se realizó un análisis de agrupamiento mediante el algoritmo UPGMA, empleando la distancia de Dice, apropiada para una matriz de presencia-ausencia integrada exclusivamente por unos y ceros. Sólo se emplearon las ocho localidades donde se hubieran registrado al menos dos taxones de vertebrados, siendo la presencia de ginglimodios compartida por todas ellas (Tabla XII-C).

El dendrograma resultante (Fig. XII-8) muestra dos grandes grupos: uno conformado por las localidades '*Tacuaremboia*' y Camino a Rincón de Giloca, donde se han registrado pocos taxones (pero compartiendo la presencia de tortugas), y otro conformado por el resto de las localidades. En este último grupo se aprecian a su vez dos subgrupos: uno integrado por Cerro de la Aldea y Cerro Batoví (unidos por la presencia compartida de celacantos), y el restante por las cuatro localidades donde se han hallado peces pulmonados: La Pedrera, Martinote, Cantera Bidegain y Los Rosanos, siendo La Pedrera la localidad más disímil a las otras tres, que están a su vez unidas por la presencia compartida de celacantos, crocodiliformes y terópodos megalosáuridos (y también ceratosáuridos en el caso de Martinote y Cantera Bidegain). La estrecha relación entre Martinote, Cantera Bidegain y, en menor medida, Los Rosanos, puede estar influida por el mayor esfuerzo de colecta realizado en ellas, que redunda en la presencia de un mayor número de taxones conocidos.

Algunos taxones han sido registrados en una única localidad, caso del espinosáurido de Cerro de la Aldea (o, entre los invertebrados, de *Tacuaremboia* en la localidad homónima), algo que también podría estar influido por un sesgo de colecta. No obstante, la conspicua ausencia de *Priohybodus* en localidades bien conocidas como Cantera Bidegain es una ausencia real, que debe ser explicada aduciendo o bien factores paleoecológicos (e.g. diferente salinidad del medio, competencia con algún depredador de gran tamaño) o bien una falta de conexión entre los diferentes cursos y cuerpos de agua, que permitiría proponer cierto grado de endemismo. Los dipnoos no estarían restringidos, como los restantes peces, a un curso de agua concreto, pudiendo sortear sin problemas las barreras entre uno y otro.

**Tabla XII-C**. Matriz de presencia-ausencia de taxones empleada en el análisis

| | *Priohybodus* | *Mawsonia* | *Arganodus* | Testudines | *Meridiosaurus* | Ceratosauridae | Spinosauridae | Megalosauridae | Ginglymodi |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Los Rosanos | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| Martinote | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| C° de la Aldea | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| Cantera Batoví | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Cantera Bidegain | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| *Tacuaremboia* | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Rincón de Giloca | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| La Pedrera | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |

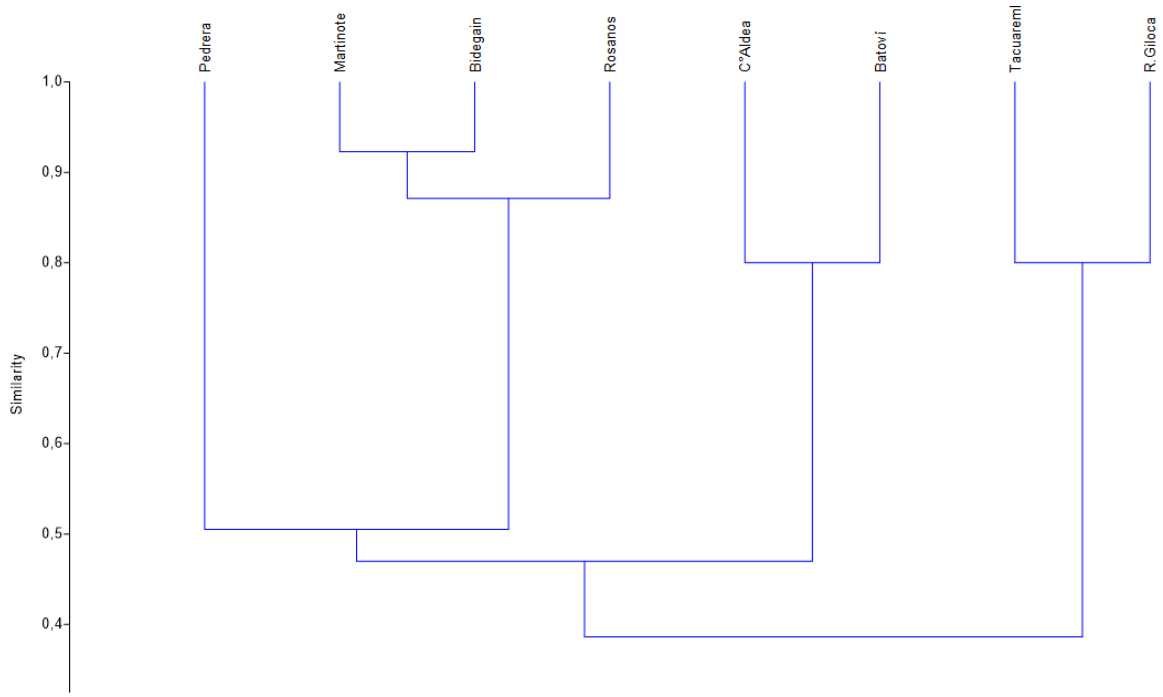



**Figura XII-8**. Dendrograma de localidades de Tacuarembó resultado del análisis de agrupamiento de la matriz presentada en la Tabla XII-D.

A continuación se presentan mapas de distribución de los taxones representados en la Formación Tacuarembó, en las localidades estudiadas. Como puede apreciarse, los ginglimodios están ampliamente distribuidos (se registran en todas las localidades relevadas; Fig. XII-9), seguidos por los crocodiliformes, terópodos, celacantos y peces pulmonados (Figs. XII-10 a XII-12).

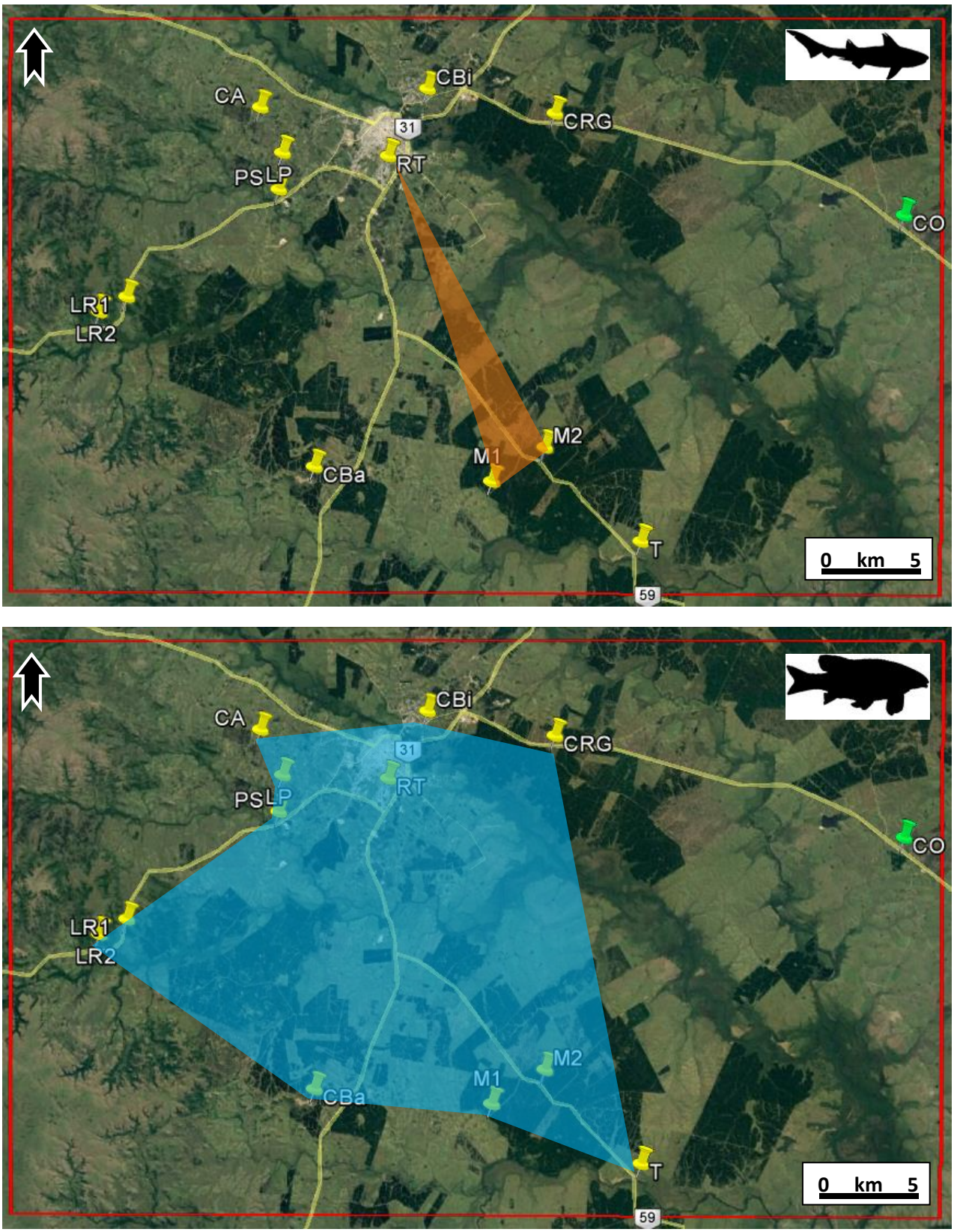



**Figura XII-9.** Distribución del tiburón *Priohybodus arambourgi* (arriba) y de Ginglymodi (abajo) en el área de estudio.

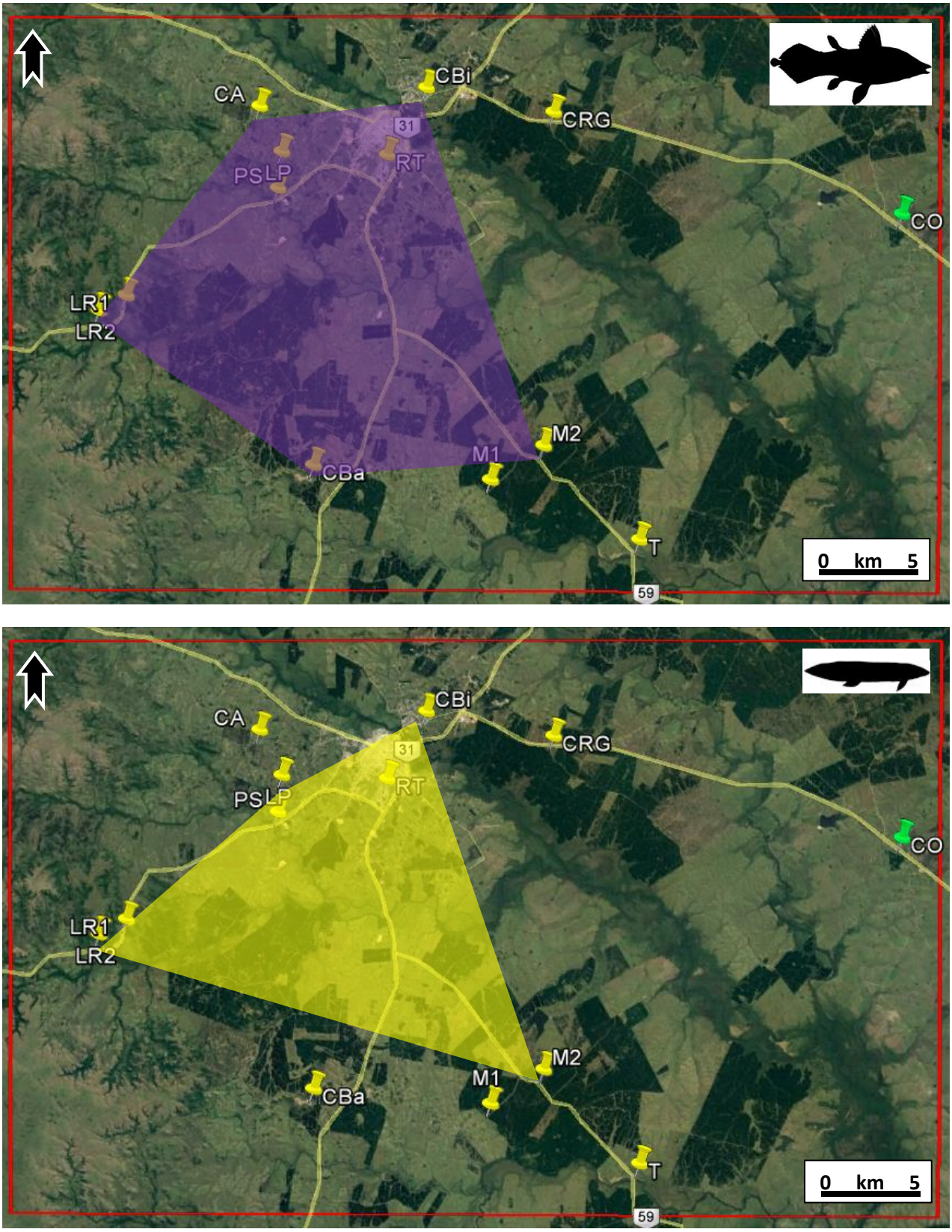



**Figura XII-10.** Distribución del celacanto *Mawsonia* (arriba) y del dipnoo *Arganodus* (abajo) en el área de estudio.

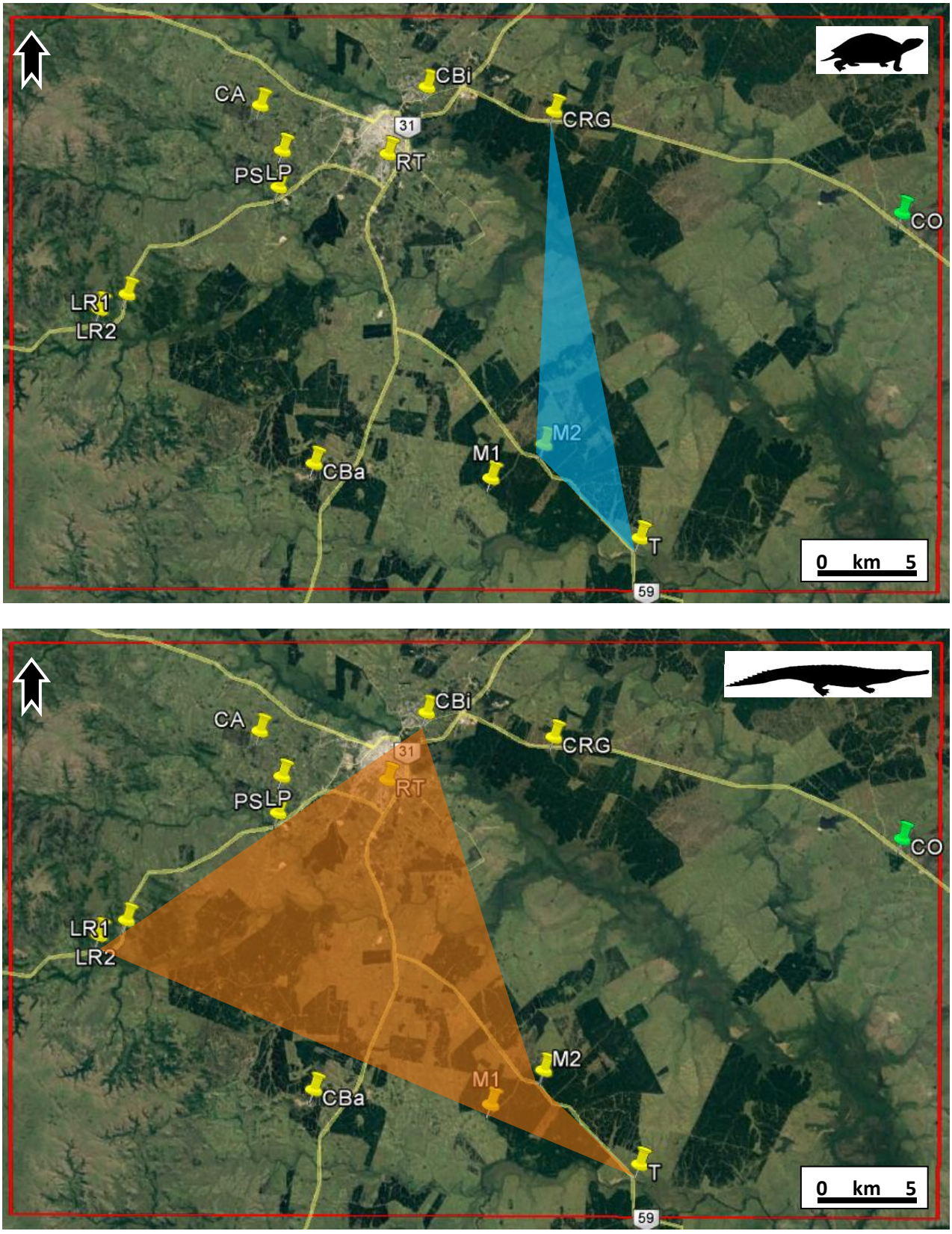



**Figura XII-11.** Distribución de Testudines (arriba) y de crocodiliformes (abajo) en el área de estudio.

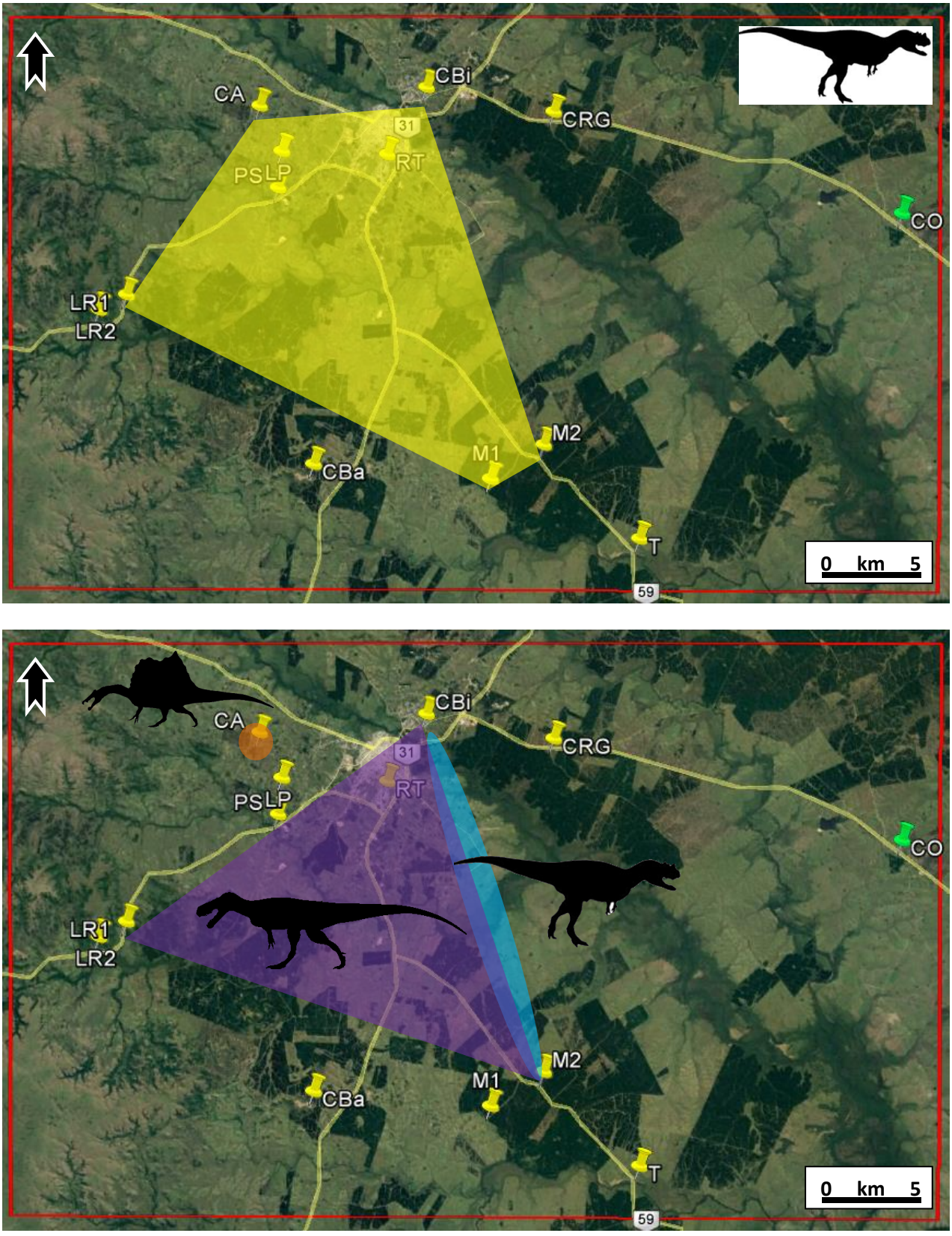



**Figura XII-12.** Distribución de Theropoda (arriba) y de los distintos taxones identificados: Spinosaurinae, Megalosaurinae y Ceratosauridae (abajo).

Los taxones con distribución más restringida son los hibodóntidos (Fig. XII-9) y las tortugas (Fig. XII-11). Dentro de los terópodos, los espinosáuridos se registran hasta el momento en una sola localidad, los ceratosáuridos en dos y los megalosáuridos en tres (Fig. XII-12).

Si se consideran los fósiles hallados en perforaciones estratigráficas realizadas al oeste del área de estudio (ver Cap. IV), la distribución para ginglimodios y crocodiliformes se expande sustancialmente (Fig. XII-13).

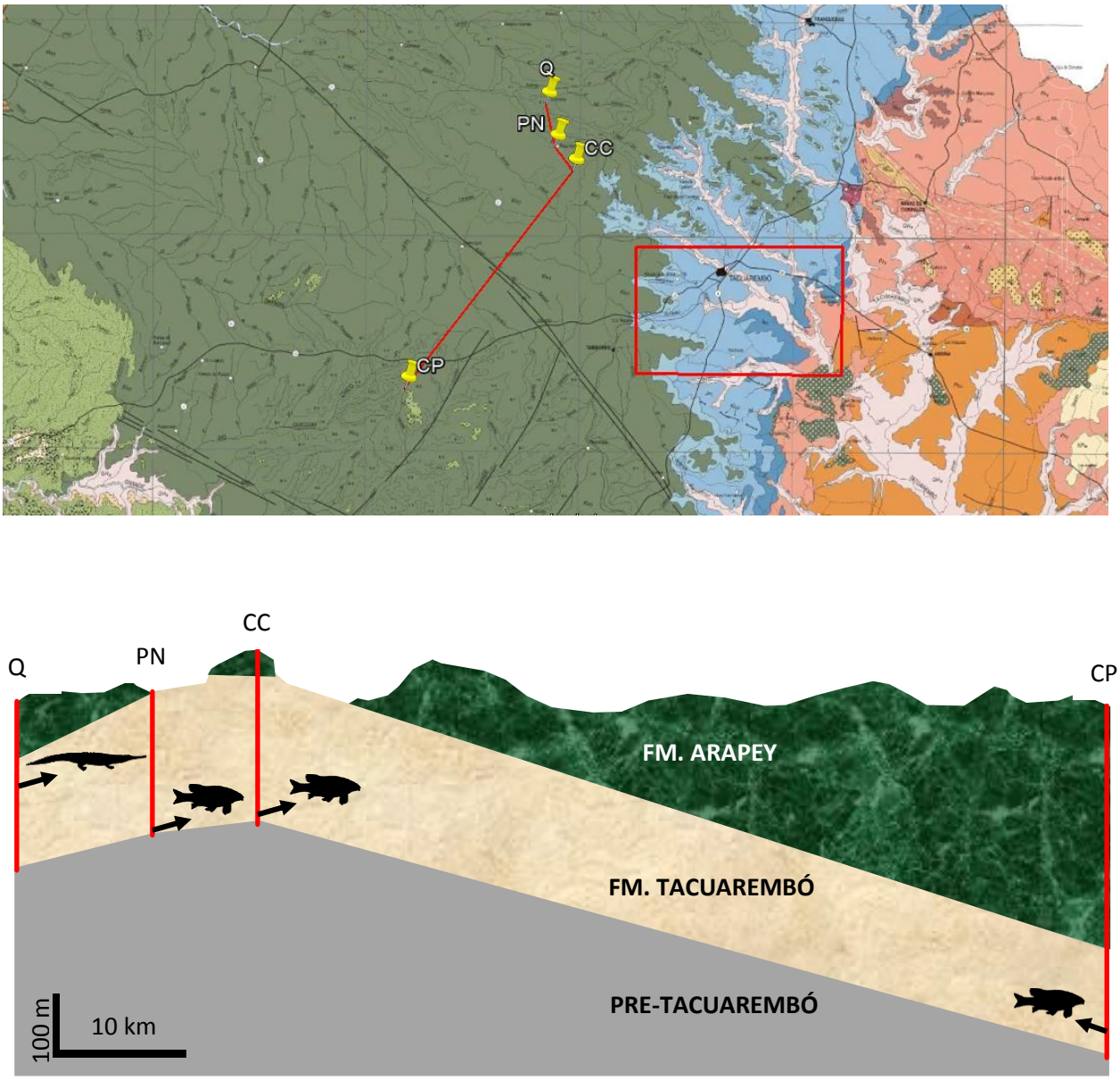



**Figura XII-13.** Ubicación de perforaciones estratigráficas Quintana E1 (Q1), Pepe Núñez E1 (PN), Cañada del Charrúa E2 (CC) y Cerro Padilla (CP), y corte geológico aproximadamente N-S, simplificado (no se representan fallas ni se discriminan las unidades pre-Tacuarembó). Se indica la posición de los niveles fosilíferos en los respectivos pozos.

## 2.2. Relaciones tróficas

En un trabajo clásico, Maisey (1994) documentó detalladamente las relaciones tróficas entre varios taxones de la Formación Santana (Fig. XII-14), mayormente basado en evidencias directas de predación (contenidos estomacales), lo que corresponde a la categoría 1 de confiabilidad propuesta por Boucot (1990).

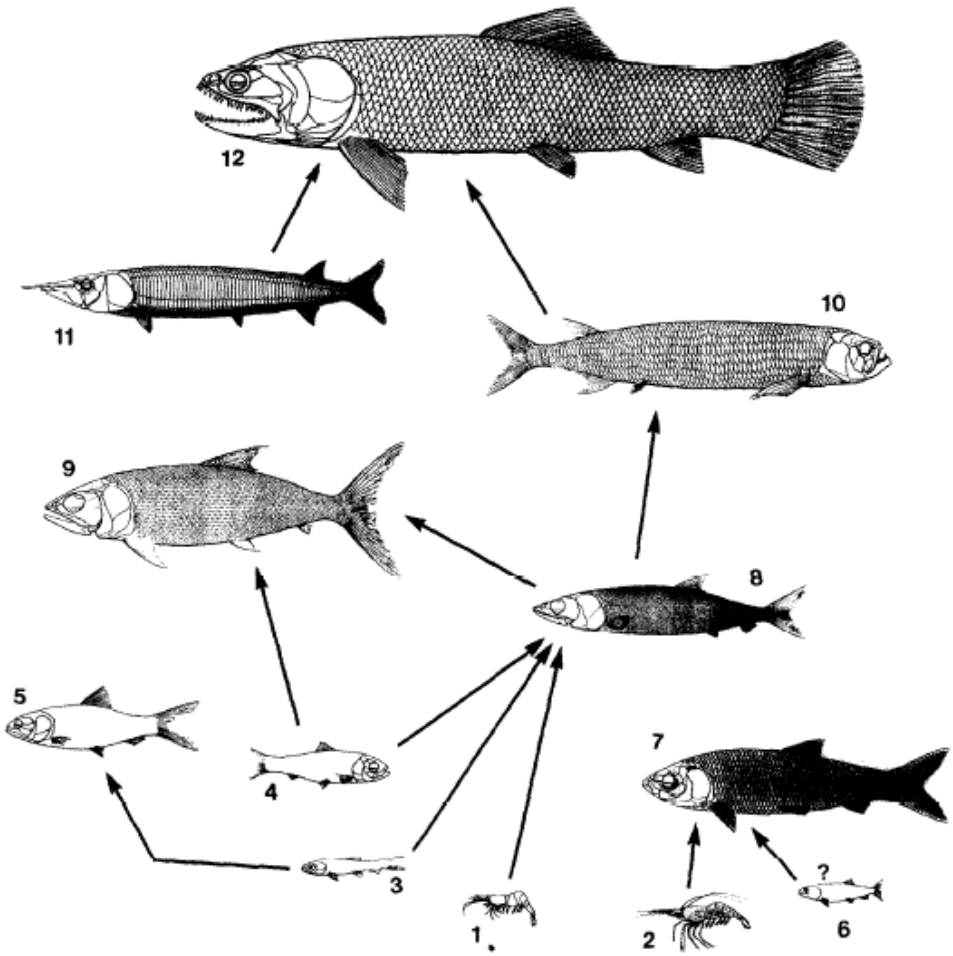



**Figura XII-14**. Relaciones tróficas entre varios taxones de la Formación Santana. 1-2, crustáceos decápodos. 3, gonorinquiforme indeterminado. 4, *Santanichthys*. 5, *Santanacluplea*. 6, teleósteo indeterminado. 7, *Tharrias*. 8, *Rhacolepis*. 9, *Notelops*. 10, *Cladocyclus*. 11, *Vinctifer*. 12, *Calamopleurus*. Tomado de Maisey (1994).

Las relaciones tróficas entre los vertebrados de la Formación Tacuarembó sólo pueden ser hipotetizadas, ya sea por la interpretación de morfologías dentarias y comparación con otros taxones (extintos y vivientes), lo que corresponde a la categoría 2B de Boucot (1990) o, en ausencia de datos, por mera especulación.

En el medio acuático (Fig. XII-15), los dipnoos (*Arganodus*) y los ginglimodios serían representantes del gremio durófago, predando sobre la diversa fauna de invertebrados de la unidad por medio de sus placas dentarias y sus dientes trituradores, respectivamente. Los dipnoos actuales son omnívoros; por ejemplo, los individuos adultos de *Neoceratodus* se alimentan de plantas, invertebrados y pequeños vertebrados (Kind, 2011). Los ginglimodios actuales (Lepisosteidae) son carnívoros (alimentándose de peces y, en una de las especies, también de otros vertebrados), pero la morfología craneana y dentaria es muy diferente a la de sus parientes mesozoicos.

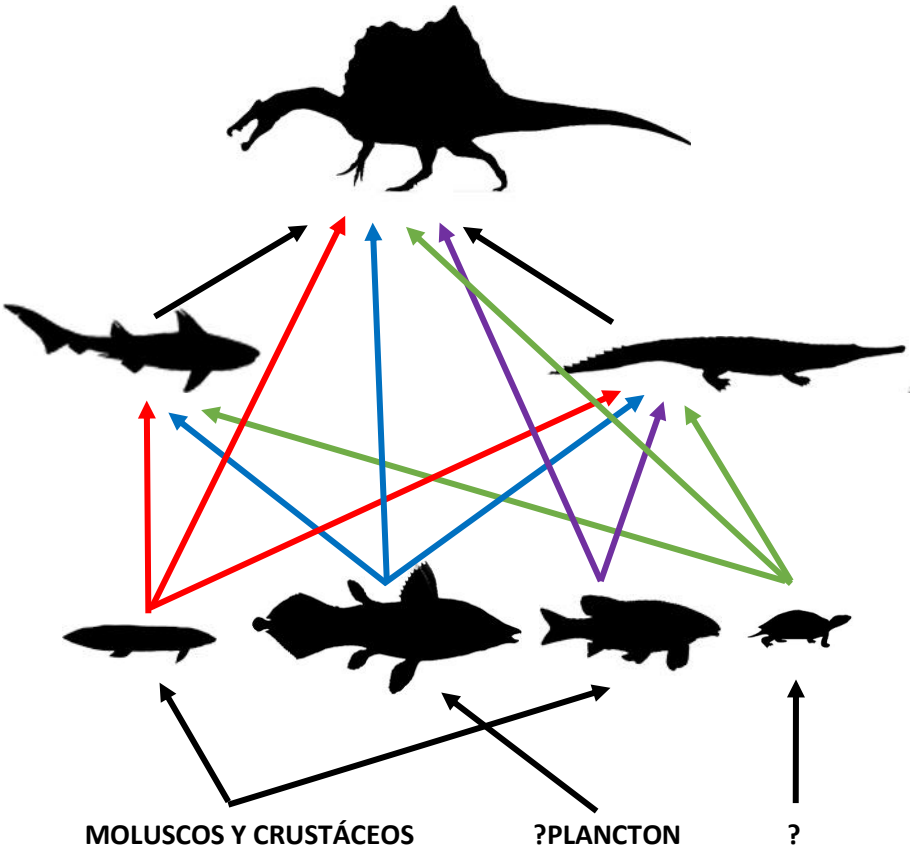



**Figura XII-15**. Relaciones tróficas probables entre los taxones acuáticos de la Formación Tacuarembó. Las siluetas (no necesariamente a escala) corresponden, de arriba hacia abajo y de izquierda a derecha, a: Spinosauridae, *Priohybodus*, *Meridiosaurus*, *Arganodus*, *Mawsonia*, Ginglymodi y *Tacuarembemys*.

Los crocodiliformes (*Meridiosaurus*) y tiburones (*Priohybodus*) predarían a su vez sobre los peces y tortugas, siendo los predadores tope entre los organismos exclusivamente acuáticos. Las características de *Meridiosaurus*, con su largo rostro compuesto por una dentición presumiblemente homodonta, son compatibles con una dieta piscívora (Brochu, 2001). Los especializados dientes de *Priohybodus*, altos, lateralmente comprimidos y de borde aserrado, pertenecen claramente al tipo cortador de Cappetta (1986), pero no parecen ser demasiado aptos para resistir los esfuerzos que impondría atravesar los exoesqueletos de los ginglimodios (Duffin, 2001).

La dieta de los celacantos (*Mawsonia*) constituye una incógnita, al carecer de dientes al igual que otro celacanto gigante del Cretácico Tardío de EE.UU., *Megalocoelacanthus*. Se ha propuesto alternativamente que estas formas serían filtradoras planctívoras (Maisey, 1994; Schwimmer, 2009) o bien carnívoras (Cavin *et al*., 2015). La forma actual *Latimeria* es un carnívoro que se alimenta probablemente por succión, pero presenta una dentición superior (premaxilares, palatopterigoides y vómer) e inferior (dentario y coronoides) desarrollada, con diferentes morfotipos de dientes, incluyendo caniniformes (Forey, 1998).

Una revisión de la evidencia actual en peces edéntulos de agua dulce de tamaño comparable (por lo demás no emparentados con los celacantos) arrojó resultados ambiguos: el esturión beluga, *Huso huso* (Acipenseriformes), es un carnívoro que se alimenta mayormente de peces, mientras que el pez gato del Mekong, *Pangasianodon gigas* (Siluriformes), es un herbívoro que se alimenta de algas y perifiton. No obstante, los juveniles de *P. gigas*, cuya dieta consiste en zooplancton, sí poseen dientes en sus mandíbulas, además de dientes palatinos y faríngeos, que se pierden durante la ontogenia (Kakizawa & Meenakarn, 2003). Aquí se ha optado por seguir la propuesta de Maisey (1994).

Se ha estimado el nivel trófico de algunos taxones de peces, basado en Fish Base (www.fishbase.org; Tabla XII-D), y se ha graficado el promedio de los niveles tróficos vs. el promedio de los tamaños corporales (Fig. XII-16).

**Tabla XII-D.** Estimaciones de largo y nivel trófico para taxones de peces de la Formación Tacuarembó.

| | Largo estimado (promedio) | Nivel trófico estimado |
|---|---|---|
| ***Priohybodus*** | 120 cm | 4,5 |
| **Ginglymodi** | 100 cm | 3,2 |
| ***Mawsonia*** | 120 cm | 2,5 |
| ***Arganodus*** | 80 cm | 3,2 |
| **Promedio total** | 105 cm | 3,58 |

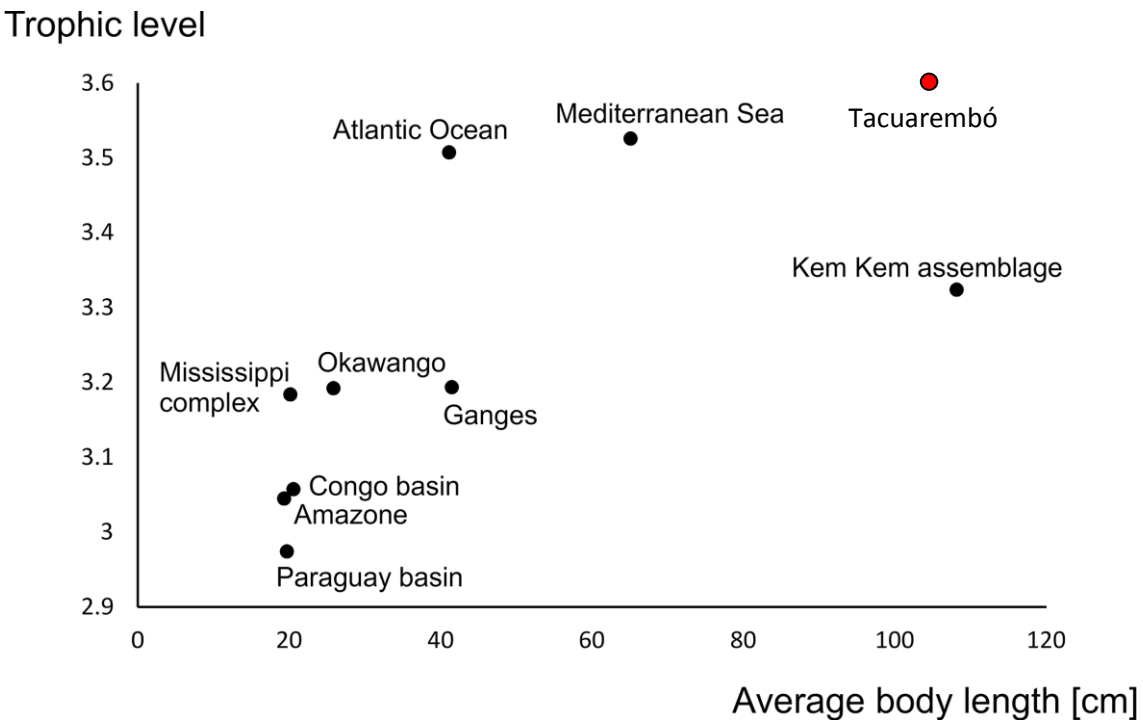



**Figura XII-16**. Nivel trofico promedio vs. tamaño corporal promedio para varias asociaciones selectas. Modificado de Cavin *et al*. (2015).

La paleoictiofauna de la Formación Tacuarembó supera, en cuanto al tamaño corporal promedio, al de las faunas actuales, y es comparable con las Kem Kem Beds (Cenomaniense de Marruecos), pero a su vez su nivel trófico promedio es mayor a la de esta unidad, y similar al de las paleoictiofaunas del Oceáno Atlántico y el Mar Mediterráneo (Fig. XII-16). Esto refleja probablemente el hecho de que existen varios taxones de niveles tróficos inferiores sin reconocer en la Formación Tacuarembó.

En cuanto a los tetrápodos, la dieta de las tortugas (*Tacuarembemys*), al no conocerse restos craneales, es una incógnita y no existen elementos para realizar inferencias.

En el medio terrestre, existe una gran diversidad aparente de dinosaurios terópodos, a juzgar por los dientes (Soto, 2010, este trabajo). Los taxones identificados son ceratosáuridos, espinosáuridos, megalosáuridos y, probablemente, alosáuridos. Como en otras formaciones donde coexisten varios taxones simpátricos de terópodos de gran tamaño, la solución es la partición de nichos (e.g. Henderson, 2000; Farlow & Pianka, 2002). Diferencias en la morfología craneana y dentaria, en el tamaño corporal, en los subambientes colonizados y en las preferencias dietarias serían suficientes para evitar una competencia directa.

Los especializados espinosáuridos, con sus adaptaciones a un estilo de vida semi-acuático (Ibrahim *et al*., 2014) como originalmente sugerían estudios isotópicos (Amiot *et al*., 2010), son un caso aparte de entre las familias mencionadas. Al menos parte de su dieta podría estar conformada por peces (Fig. XII-16), como ha sido verificado para algunos espinosáuridos (Charig & Milner, 1997; Dal Sasso *et al*., 2005), aunque también existen evidencias de que su dieta incluía pterosaurios (Buffetaut *et al*., 2004) y dinosaurios ornitópodos (Charig & Milner, 1997).

Se considera más probable que los restantes terópodos predaran sobre los ornitópodos (Fig. XII-17) y, particularmente los grandes megalosáuridos, también sobre saurópodos (terópodos de menores dimensiones predarían sólo sobre individuos juveniles o enfermos), aunque no se descarta que ocasionalmente se alimentaran de algunos taxones acuáticos. Hasta el momento, las evidencias de ornitópodos y saurópodos para la unidad se restringen a icnitas, descritas por Mesa (2012) y Mesa & Perea (2015). Ambos grupos de dinosaurios herbívoros son evidencia de la existencia de vegetación, probablemente vinculada a los cursos y cuerpos de agua. Cabe recordar que se han reportado troncos de coníferas para el norte del paleodesierto de Botucatú (Pires *et al*., 2011; ver más adelante).

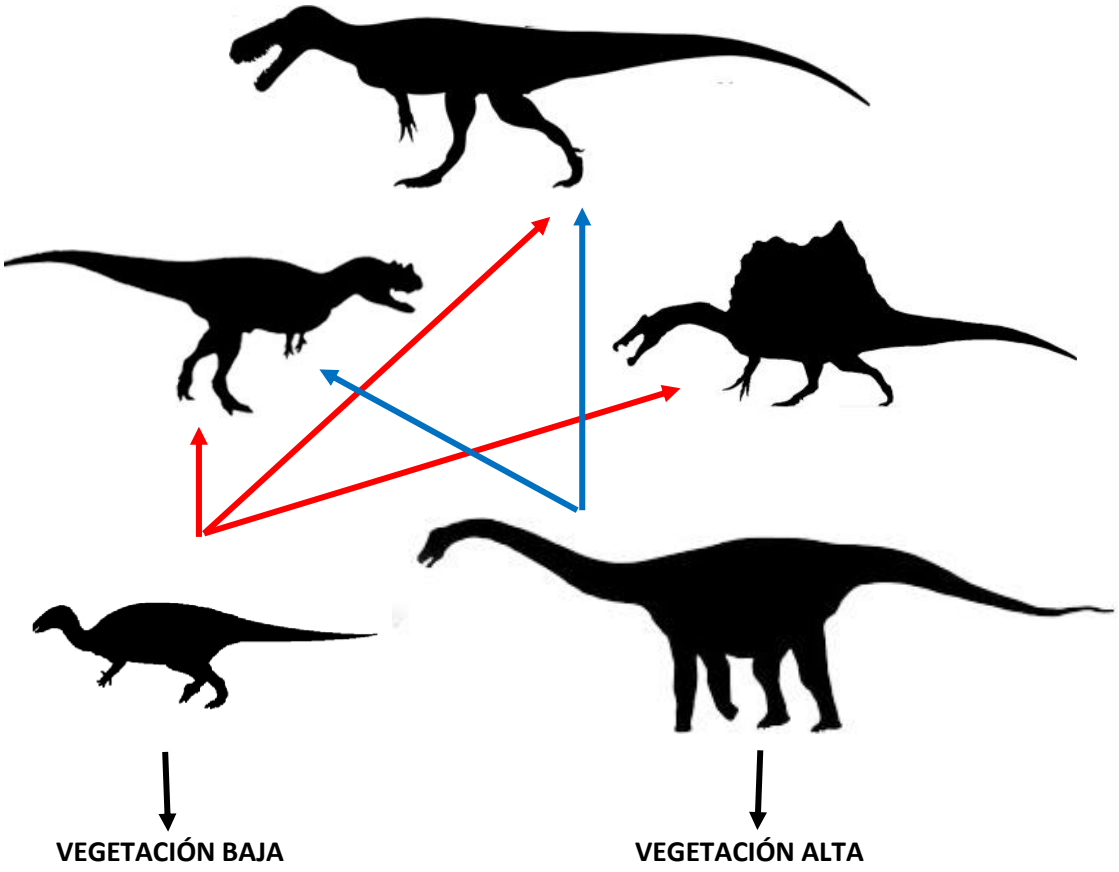



**Figura XII-17**. Relaciones tróficas probables entre los taxones terrestres de la Formación Tacuarembó. Las siluetas (no necesariamente a escala) corresponden, de arriba hacia abajo y de izquierda a derecha, a: Megalosauridae, Ceratosauridae, Spinosauridae, Ornithopoda y Sauropoda.

## 3. INTERPRETACIÓN PALEOAMBIENTAL

Tres líneas de evidencia existen para la reconstrucción paleoambiental: las evidencias geológicas (e.g. asociaciones de facies), la información proporcionada por los propios fósiles, y análisis de isótopos estables. Se comentará sobre los dos primeros puntos.

### 2.1. Evidencias geológicas

En las primeras décadas posteriores a la definición de las "areniscas de Tacuarembó" se le atribuyó a esta unidad un origen fundamentalmente eólico, con

esporádicos episodios fluviales o lacustres intercalados, producto de inundaciones periódicas (Falconer, 1937; Lambert, 1941; Caorsi & Goñi, 1958; Bossi, 1966). Goñi & Hofstetter (1964) los atribuyen a un oasis. El hallazgo del "pez de Walther" constituyó una de las primeras evidencias a favor de la existencia de depósitos de origen subacuático (ver más adelante).

Sprechmann *et al*. (1981) listaron numerosas evidencias sedimentológicas en soporte de dicho origen subacuático. Según Bossi & Navarro (1991), a partir del relevamiento geológico sistemático a escala 1/100.000 y los desmontes carreteros para las Rutas Nacionales Nº 5 y 26 en la década de 1970, pudo reconocerse que los sedimentos de origen subacuático, lejos de representar cuerpos efímeros, "constituían espesos niveles de varias decenas de metros sin solución de continuidad", proponiéndose un espesor mínimo de 80 m.

Estas observaciones fueron la base para la subdivisión, por Bossi *et al*. (1975), de dos miembros (inferior y superior) dentro de la Formación Tacuarembó. Ferrando *et al*. (1987) interpretan que, dada la abundancia de areniscas finas a medias y la existencia de ciclos granodecrecientes, el miembro inferior (su Formación Tacuarembó *sensu stricto*) fue depositado por un sistema fluvial entrelazado distal. Perea *et al*. (2001) sugieren la presencia de sistemas fluviales efímeros (*wadis*).

En trabajos recientes se han reconocido en la Formación Tacuarembó tres asociaciones de facies, de base a tope: fluvio-eólicas, fluvio-lacustres y eólicas (de Santa Ana, 2004; Montaño, 2004; Perea *et al*., 2009), esta última correspondiente al tope de la unidad (Miembro Rivera). Según de Santa Ana (2004), las facies comprendidas en cada una de las mencionadas asociaciones de facies son:

► *Asociación de facies fluvio-eólicas*

Facies de conglomerados y areniscas conglomerádicas
Facies de areniscas finas con estratificación cruzada de alto ángulo y gran porte
Facies de areniscas finas a muy finas, con estratificación horizontal a subhorizontal
Facies de areniscas muy finas, pelíticas, con estratificación horizontal deformada

► *Asociación de facies fluvio-lacustres*

Facies de pelitas verdosas y rojas, macizas y laminadas

Facies de areniscas finas con estratificación cruzada

Facies de areniscas con estratificación cruzada tangencial de bajo ángulo

Facies de areniscas finas verdosas con estratificación cruzada acanalada

► *Asociación de facies eólicas*

Facies de areniscas finas a medias, rojizas, con estratificación cruzada de alto ángulo y gran porte.

De Santa Ana (2004) expresa que en la Formación Tacuarembó se conjugan sistemas fluviales *braided* con depósitos lacustres aislados, existiendo además retrabajamiento eólico. El tope de la unidad se caracteriza por depósitos eólicos cuya distribución en Uruguay, a diferencia de lo que se verifica en Brasil, es de carácter relictual y discontinua (de Santa Ana, 2004). La dirección de los paleovientos varía de un miembro a otro: SE a SSE en el Miembro Batoví, NE en el Miembro Rivera (de Santa Ana, 2004; Fig. XII-18). Las condiciones climáticas, según de Santa Ana (2004), serían húmedas en la base a francamente áridas en el tope.

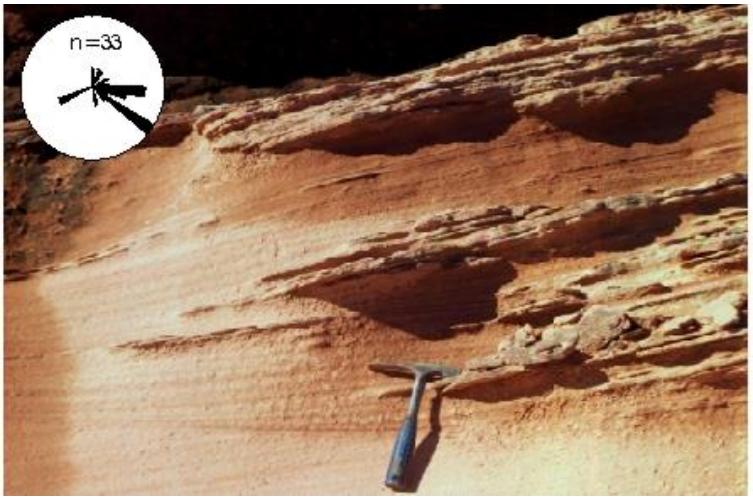
Según Perea *et al*. (2009) el Miembro Batoví se habría depositado, en clima semi-árido, como resultado de la estrecha interacción entre procesos fluviales y eólicos. Así, la parte inferior de dicho miembro incluiría dunas, sábanas de arena y depósitos de interduna; el grueso de la unidad lo constituyen depósitos tanto de origen fluvial, incluyendo canales arenosos y planicies de inundación distales, como posiblemente lacustre-*playa lake*, con intercalación de dunas y sábanas de arena a lo largo de toda la secuencia (Perea *et al*., 2009).

El Miembro Rivera, en cambio, comprendería únicamente dunas y sábanas de arena depositadas en clima árido. Este último fenómeno fue de alcance regional (e.g. Bigarella & Salamuni, 1967), como reconocen Perea *et al*. (2009).

A




B




C

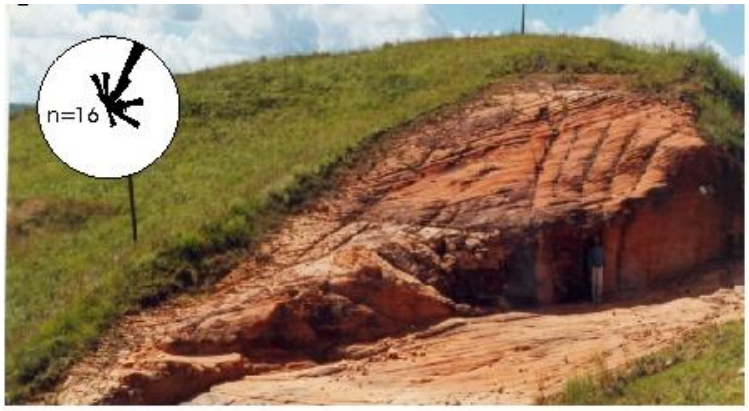



**Figura XII-18.** Paleovientos en tres localidades de la Formación Tacuarembó. **A.B**, Miembro Batoví. **A**, Cuchilla del Ombú, próximo a la Ruta N° 26. **B**, duna sobre la Ruta N° 59. **C**, Miembro Rivera. Subida de Pena, en la Ruta N° 30, próximo a Tranqueras. Tomado de de Santa Ana (2004).

En un estudio reciente del Miembro Batoví de la Formación Tacuarembó, Mesa (2016) identificó varias litofacies. La autora concluyó que, en las localidades relevadas, existe una clara dominancia de facies acumuladas por procesos subácuos (aunque con participación de términos eólicos) en sistemas fluviales tanto permanentes (caso claro de Los Rosanos) como efímeros (poco canalizados o incluso desconfinados). Puntualmente podrían haber existido cuerpos de agua asociados, caso de Cantera Bidegain, aunque no existen evidencias de potentes paquetes pelíticos que sugieran un ambiente lacustre. Aquí se considera que la nueva localidad de Cerro de la Aldea, no relevada por Mesa (2016), podría ser un caso similar.

Sería deseable extender el reconocimiento de las litofacies reconocidas por Mesa (2016) a toda el área aflorante del Miembro Batoví, así como a los pozos profundos de la Cuenca Norte.

En cuanto a las unidades brasileras, según Scherer & Lavina (2006) la depositación de la Formación Guará fue controlada por oscilaciones (que los autores atribuyen a ciclos orbitales) entre condiciones climáticas áridas y semiáridas, mientras que la Formación Botucatú representaría un período de estabilidad climática asociada con condiciones hiperáridas.

La Formación Guará exhibe granulometrías mayores a las del Miembro Batoví, con niveles conglomerádicos, representado un sector más proximal de los sistemas fluviales. La Formación Botucatú, en cambio, se interpreta como extensos campos de dunas, con un espesor y una continuidad que, como ya ha sido mencionado, mucho mayor a los registrados en Uruguay.

### 2.2. Evidencias paleontológicas

Ya fue mencionado que el “pez de Walther” fue la primera evidencia del origen subacuático de la unidad. En palabras de Walther (1933), “a primera vista, causa extrañeza el encontrar restos de habitantes acuáticos de gran tamaño, en depósitos puramente arenosos y, como se supone, de facies eólica”.

Pero son los invertebrados los que aportan más información para la reconstrucción paleoambiental. Los bivalvos *Diplodon* y *Tacuaremboia* se emplazan en los Unionoida, clado estrictamente continental de bivalvos cuyas larvas, parásitas obligadas, dependen de vertebrados dulceacuícolas (generalmente peces) no sólo para su sobrevivencia sino también para su dispersión (e.g. Graf, 2001; Bauer & Wätchler, 2001). El gran tamaño de *Tacuaremboia* y el grosor de sus valvas parecen adaptaciones a un ambiente de alta energía, lo que se confirma por el hecho de que algunas valvas se encuentren desarticuladas y fragmentadas (Martínez *et al*., 1993).

Los concostráceos también son indicativos de agua dulce, siendo su tolerancia a aguas salobres tan reducida que ésta impide la eclosión de los huevos e induce un estado comatoso (e.g. Tasch, 1987 y referencias). Los gasterópos han sido asignados a la familia Viviparidae (Mones & Figueiras, 1981), exclusivamente dulceacuícola. Moldes internos de ostrácodos recientemente descubiertos han sido determinados como Podocopa (F. Cabrera, com. pers., 2016), grupo que tiene representantes tanto marinos como de agua dulce.

Respecto a este último punto, el registro fósil de la Formación Tacuarembó incluye formas estrictamente continentales, con reducida o nula tolerancia al agua salobre (Martin, 1982a, 1984a; Briggs *et al*., 1993; Schultze, 1993; Graf, 2001; Apesteguía *et al*., 2007; Cavin *et al*., 2007), como ser los concostráceos (Herbst & Ferrando, 1985; Shen *et al*., 2004), los bivalvos unionoidos (Martínez & Figueiras, 1991; Martínez *et al*., 1993) y los dipnoos ceratodontiformes (Da Silva, 1990; Mones, 1997; este trabajo). Esto no se contradice con lo que se sabe de los restantes integrantes de la paleofauna de la Formación Tacuarembó: en efecto, las familias Hybodontidae y Semionotidae poseían representantes en agua marinas, salobres y dulceacuícolas (e.g. Jain, 1983; McCune, 1986; Cappetta, 1987; McCune, 1990; Maisey, 1991; Cappetta *et al*., 1990, 1993; Gardiner, 1993; Goodwin *et al*., 1999; Brito & Gallo, 2003), habiéndose propuesto incluso que algunos de sus miembros eran eurihalinos (Maisey, 1983, 1989, 1991a; Duffin, 1985; McCune, 1986; Cuny *et al*., 2003).

Los celacantos surgieron en ambientes marinos del Devónico, y el único género viviente, *Latimeria*, habita ambientes marinos abiertos, a batimetrías de entre 100 y

500 metros (Yabumoto & Uyeno, 2007). No obstante, los miembros de la familia Mawsoniidae parecen haber estado adaptados a ambientes continentales ya desde el Triásico (*Chinlea*). Todas las ocurrencias de *Mawsonia* en el Jurásico Tardío-Cretácico medio son precisamente de ambientes continentales (e.g. Carvaho & Maisey, 2008 y referencias), con la única excepción de la Formación Santana, lo que llevó a Yabumoto (2008) a proponer que se trataba de una forma marina, lo que aquí se rechaza.

Los dipnoos también surgieron en los mares devónicos, y actualmente son formas potamódromas, con *Lepidosiren* siendo menos tolerante a aguas salobres que *Protopterus*, mientras que *Neoceratodus* es menos tolerante aún (Fanti *et al*., 2016 y referencias). Los dipnoos mesozoicos se suelen interpretar como formas continentales (Martin, 1982a, 1984a; Apesteguía *et al*., 2007; Cavin *et al*., 2007), por lo que cuando ocurren en ambiente transicionales se interpretan como producto del transporte de sus restos a través de redes de drenaje (e.g. Fanti *et al*. 2016).

Entre los hibodóntidos, *Priohybodus* en particular es interpretado como una forma de agua dulce (Duffin, 2001; Cuny *et al*., 2004; Anderson *et al*., 2007). De las dos unidades de ambiente transicional en que es reportado, en una de ellas está apenas representado por un fragmento de diente (Goodwin *et al*., 1999), por lo que podría ser un elemento alóctono.

En la Fig. XII-19 se presenta una reconstrucción especulativa de los paleoambientes del Miembro Batoví, integrando datos diversos y asumiéndolos coetáneos. Se representan ríos entrelazados que fluyen hacia el SO, con posibles cuerpos de agua asociados (e.g. Cantera Bidegain), así como, localmente (Cuchilla del Ombú), dunas que indican paleovientos hacia el NE e interdunas húmedas. Se asume que estos ambientes fueron coetáneos. Bordeando los cursos y cuerpos de agua habría existido cierto desarrollo de vegetación. Se han representado las asociaciones de vertebrados recobradas hasta el momento en las principales localidades: Cerro de la Aldea, La Pedrera, Cantera Bidegain, Camino a Rincón de Giloca, Los Rosanos, Martinote, '*Tacuaremboia*' y Cuchilla del Ombú, esta última correspondiendo exclusivamente a icnofósiles (Mesa, 2012; Mesa & Perea, 2015).

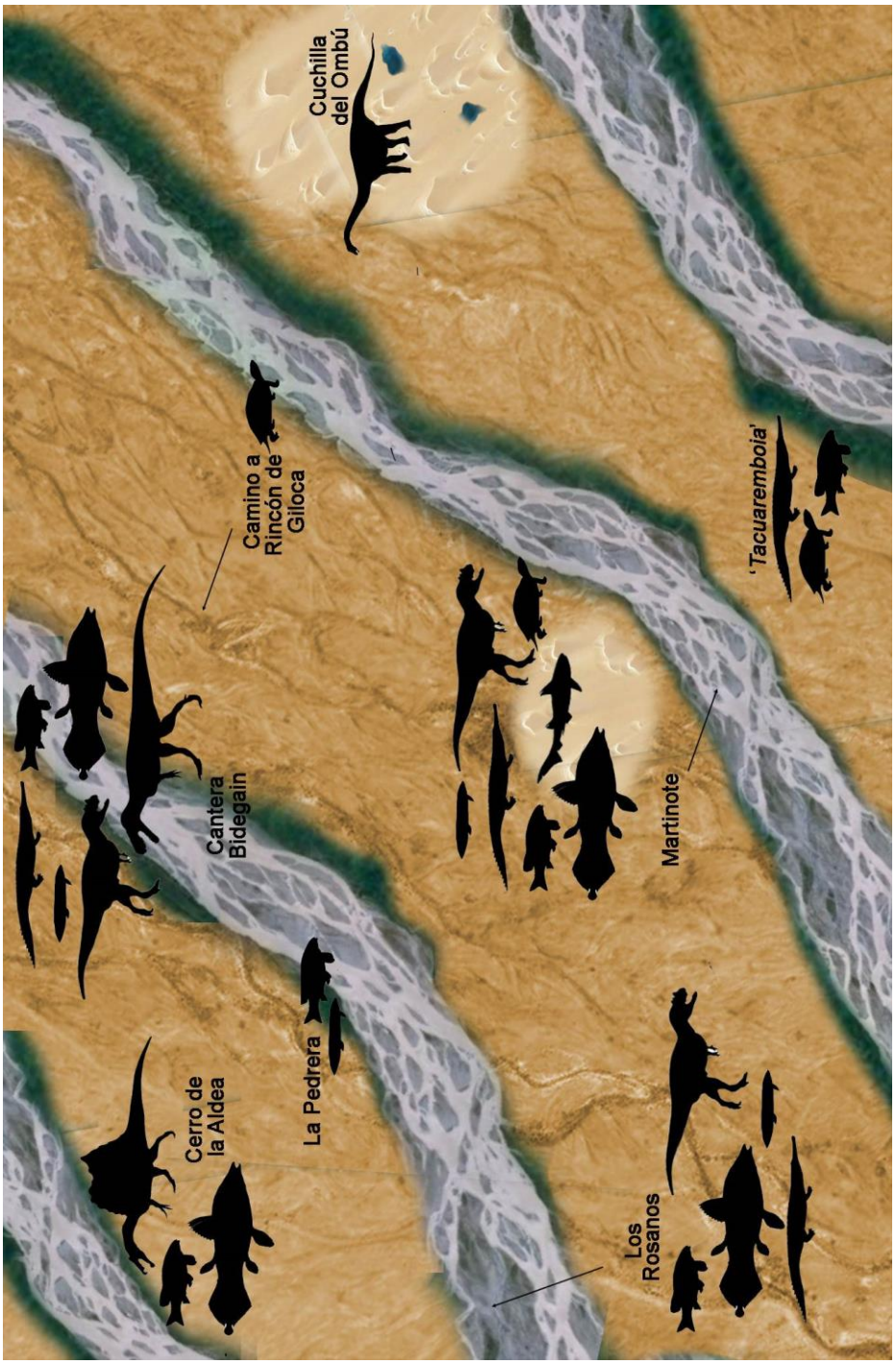



**Figura XII-19.** Reconstrucción hipotética de los paleoambientes del Miembro Batoví. Siluetas no a escala.

En relación a la hiperaridez del Miembro Rivera, el reciente hallazgo de una asociación *in situ* de maderas silicificadas de coníferas en areniscas eólicas de la correlacionable Formación Botucatú (incluyendo troncos de 5 m de largo y raíces) implicaría la presencia de cierta humedad, al menos de manera local y estacional (Pires *et al*., 2011). Características observadas en los anillos de crecimiento implicarían cierta

variabilidad estacional e interanual del crecimiento de las coníferas, así como condiciones de estrés que llevaron a detenciones erráticas de éste (Pires *et al*., 2011).

Es interesante recordar que, en algunos afloramientos y perforaciones se registran, hacia la base de la Formación Arapey, areniscas de intertrap indistinguibles de las de la Formación Rivera, pero que por definición están incluidas dentro de la Formación Arapey, que comienza con el primer derrame de basaltos. Es decir que el paleodesierto de Botucatu coexistió con los primeros derrames basálticos, hasta que las áreas de aporte fueron "ahogadas" por los mismos. Soto (2014) reporta evidencias de interacción magma-sedimento en afloramientos y pozos de la región de Pepe Núñez y Quintana, incluyendo brechas volcánicas, pseudopeperitas, surcos acanalados y preservación de paleodunas por derrames basálticos.




**Figura XII-20**. Tronco de conífera hallado en la Formación Botucatú. Tomado de Pires *et al*. (2011).

## 4. COMPARACIÓN CON OTRAS FAUNAS

Se procederá a una revisión de asociaciones de vertebrados fósiles selectas del Jurásico Medio al Cretácico medio, principalmente de Sudamérica y África (Fig. XII-21), a efectos de compararlas con la fauna de la Formación Tacuarembó por medio de dos análisis de agrupamiento.

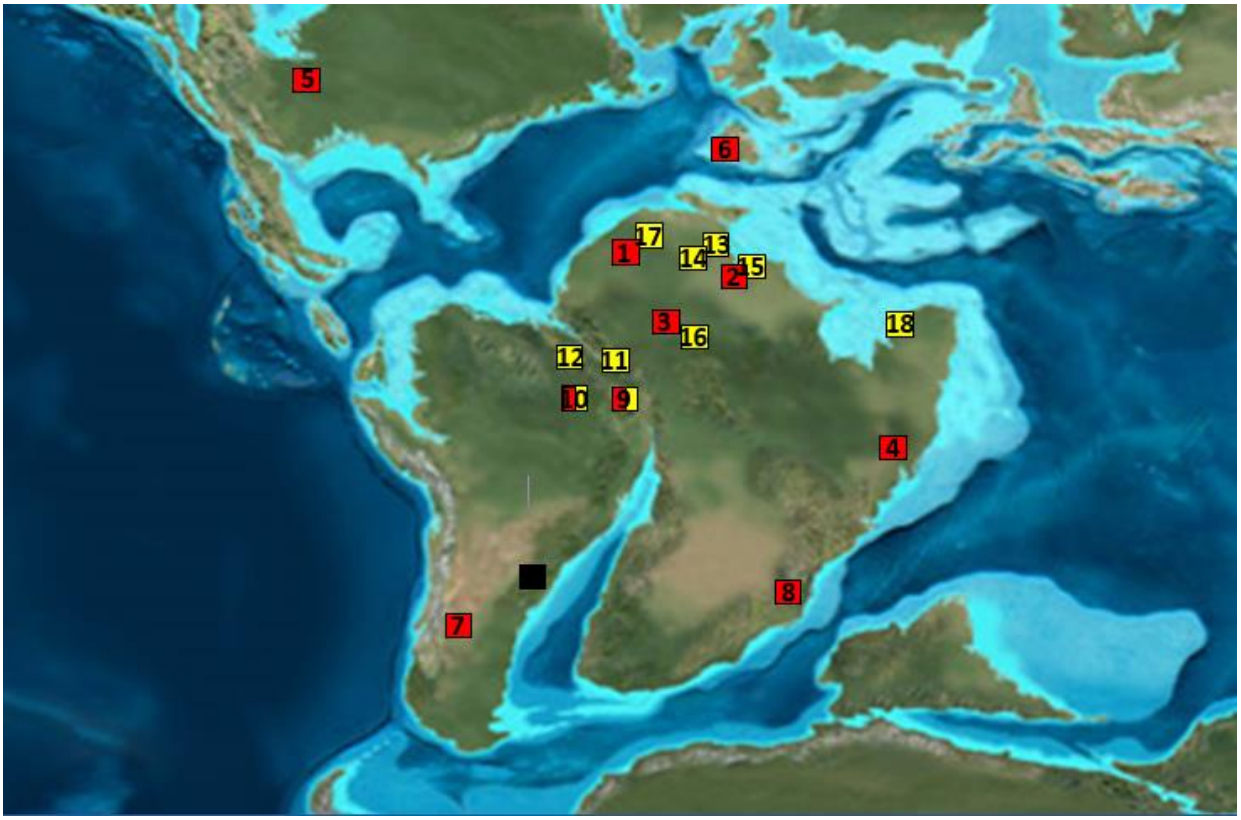



**Figura XII-21**. Mapa del Cretácico Temprano (120 Ma), con énfasis en Gondwana Occidental, mostrando la localización aproximada de las unidades con vertebrados del Jurásico (rojo) y Cretácico (amarillo) mencionadas en el texto. 1, Jurásico Medio de Marruecos (Fm. Anoual). 2, Jurásico Medio de Libia (Fm. Tabkal). 3, Jurásico Medio/Tardío de Níger (Fm. Tiorurarén). 4, Jurásico Tardío de Etiopía (Fm. Mugher Mudstone) y Somalia (Lugh Series). 5, Jurásico Tardío de EE.UU. (Fm. Morrison). 6, Jurásico Tardío de Portugal (Grupo Lourinhã). 7, Jurásico Tardío de Argentina (Fm. Cañadón Calcáreo). 8, Jurásico Tardío de Tanzania (Fm. Tendaguru). 9, Jurásico Tardío (Fm. Missão Velha) y Cretácico Temprano alto de Brasil (Fms. Crato y Santana). 10, Jurásico Tardío (Fm. Pastos Bons) y Cretácico Temprano alto (Fm. Itapecuru) de Brasil. 11, Cretácico Temprano de Brasil (Fm. Malhada Vermelha). 12, Cretácico Tardío bajo de Brasil (Fm. Alcântara). 13, Cretácico Temprano de Túnez (Fm. Douiret). 14, Cretácico Temprano de Túnez (Mbs. Douiret y Oum ed Diab de la Formación Aïn El Guettar). 15, Cretácico Temprano de Libia (Fm. Cabao). 16, Cretácico Temprano a Tardío bajo de Níger (Fms. Elrhaz y Echkar). 17, Cretácico Tardío bajo de Marruecos (Kem Kem Beds). 18, Cretácico Tardío bajo de Egipto (Fm. Bahariya). Mapas paleogeográfico de Ron Blakey, Colorado Plateau Geosystems.

### 4.1. Jurásico Medio de Marruecos, Libia y Niger

En la Formación Anoual (Bathoniense de Marruecos), se han descrito placas dentarias de *Arganodus tiguidiensis*, dientes trituradores tipo "*Lepidotes*" y restos óseos de mawsónidos, junto a otros peces, tortugas, escamados y mamíferos (Haddoumi *et al*., 2016). De la Formación Tabkal (Libia) se han figurado placas dentarias de *Arganodus tiguidiensis* y dientes de *Hybodus* y *Asteracanthus* (Dutheil *et al*., 2010).

La Formación Tiourarén ya ha sido mencionada con anterioridad. Su edad Jurásico Medio-Tardío fue propuesta por Rauhut & López-Arbarello (2009). Ha aportado, entre otros, placas dentarias de *Arganodus tiguidiensis*, restos de mawsónidos, el saurópodo basal *Siphonophorosaurus*, el ceratosaurio basal *Spinostropheus,* el megalosáurido *Afrovenator* y posibles espinosáuridos (Sereno *et al*., 1994, 2004; Rauhut & López-Arbarello, 2009; Remes *et al*., 2009; Serrano-Martínez *et al*., 2015, 2016).

### 4.2. Jurásico Tardío de EE.UU., Portugal y Tanzania

La bien conocida Formación Morrison (EE.UU.) ha aportado una diversa fauna de peces, anfibios, reptiles y mamíferos (por una revisión, ver Chure *et al*., 2006; Foster, 2007). Entre los dinosaurios (Tabla XII-E), se cuentan terópodos (e.g. el ceratosáurido *Ceratosaurus*, el alosáurido *Allosaurus*, el megalosáurido *Torvosaurus*, el tiranosauroideo basal *Stokesosaurus*, los celurosaurios basales *Tanycolagreus* y *Ornitholestes*), saurópodos (e.g. los diplodocoideos *Suuwasea*, *Diplodocus*, *Apatosaurus*; los macronarios *Camarasaurus* y *Brachiosaurus*), ornitópodos, estegosaurios y anquilosaurios.

La fauna del Grupo Lourinhã (Portugal) exhibe estrechas similitudes con la de la Formación Morrison (por una revisión, ver Martin & Krebs, 2000; Mateus, 2006). Entre los dinosaurios se destacan terópodos (el ceratosáurido *Ceratosaurus*, el megalosáurido *Torvosaurus*, los alosauroideos *Allosaurus* y *Lourinhanosaurus*, el tiranosauroideo basal *Aviatyrannis*), saurópodos (el diplodócido *Dinheirosaurus*, el

macronario *Lusotitan*, el eusaurópodo *Turiasaurus*), ornitópodos, estegosaurios y anquilosaurios.

La Formación Tendaguru (Tanzania), ha aportado una fauna de dinosaurios (sin duda la más estudiada del Jurásico de Gondwana) en parte similar a los de las unidades anteriores: terópodos (ceratosáuridos, megalosauroideos y alosauroideos, aunque existen abelisauroideos y los celurosaurios están ausentes; Rauhut, 2005, 2011); saurópodos (los diplocoideos *Dicraeosaurus* y *Tornieria*, los macronarios *Giraffatitan*, *Australodocus*, *Tendaguria* y *Janenschia*, y un posible Mamenchisauridae; Bonaparte *et al*., 2000; Remes, 2006, 2007; Mannion *et al*., 2013); ornitópodos y estegosaurios. Entre los peces se puede mencionar al batoideo *Engaibatis* y al ginglimodio *Callipurbeckia* (Arratia & Schultze, 1999a; López-Arbarello, 2012).

### 4.3. Jurásico Tardío de Argentina

La Formación Cañadón Calcáreo ha aportado restos de saurópodos Dicraeosauridae, Diplodocidae y Brachiosauridae (Rauhut *et al*., 2005; Rauhut, 2006; Rauhut *et al*., 2015), así como el macronario basal *Tehuelchesaurus* (Carballido *et al*., 2011; originalmente descrito como un "cetiosáurido" por Rich *et al*., 1999), una asociación muy similar a la descrita para la Formación Tendaguru. Nuevamente, la imposibilidad de determinar qué taxones produjeron las huellas de la Formación Tacuarembó no permite efectuar comparaciones.

### 4.4. Jurásico Tardío de Somalia, Etiopía y Algeria

En las Lugh Series (Somalia) fueron descritos por primera vez dientes de *Priohybodus arambourgi*, junto a dientes de otros hibodóntidos (*Orthacodus* e *Hybodus*) y picnodontiformes, así como restos de ginglimodios (d'Erasmo, 1960).

---

**Tabla XII-E (pág. siguiente)**. Comparación entre las faunas de dinosaurios de la Fm. Tendaguru, Fm. Morrison y Gr. Lourinhã. Modificado de Mateus (2006) y Soto (2010 y referencias allí citadas). Se descarta la presencia de *Dromaeosaurus* en el Jurásico Tardío de Portugal (*contra* Zinke, 1998) por basarse en caracteres plesiomórficos para Theropoda. Posibles sinonimias: *Saurophaganax* = *Allosaurus*, *Stokesosaurus* = *Aviatyrannis*, *Edmarka* = *Torvosaurus*.

| | | Fm. Tendaguru | Fm. Morrison | Gr. Lourinhã |
|---|---|---|---|---|
| **THEROPODA** | Ceratosauria basales | Ceratosauridae<br>*Elaphrosaurus* | *Ceratosaurus* | *Ceratosaurus* |
| | Abelisauroidea | Abelisauroidea | – | – |
| | Megalosauroidea | ?Spinosauridae | Marshosaurus<br>Torvosaurus<br>*Edmarka* | *Torvosaurus* |
| | Carnosauria | ?Allosauridae<br>Carcharodontosauridae | *Allosaurus*<br>*Saurophaganax* | *Allosaurus*<br>*Lourinhanosaurus* |
| | Coelurosauria basales | – | *Coelurus*<br>*Ornitholestes*<br>*Tanycolagreus* | *Compsognathus* |
| | Tyrannosauroidea | ?Tyrannosauroidea | *Stokesosaurus* | *Aviatyrannis* |
| | Troodontidae | – | *Koparion*<br>Troodontidae | Troodontidae |
| | Otros Maniraptora | – | – | Aff. *Paronychodon*<br>Cf. *Ricardoestesia* |
| **ORNITHISCHIA** | Hypsilophodontidae | – | *Othnielia* | *Phyllodon* |
| | Dryosauridae | *Dryosaurus* | *Dryosaurus* | – |
| | Camptosauridae | – | *Camptosaurus* | *Draconyx* |
| | Stegosauridae | *Kentrosaurus* | *Stegosaurus* | *Dacentrurus*<br>*Miragaia*<br>*Stegosaurus* |
| | Polacanthidae | – | *Gargoyleosaurus*<br>*Myrmooropelta* | *Dracopelta* |
| **SAUROPODA** | Diplodocoidea basales | – | *Suuwasea* | – |
| | Dicraeosauridae | *Dicraeosaurus* | – | – |
| | Diplodocidae | *Tornieria*<br>*Australodocus* | *Amphicoelias*<br>*Apatosaurus*<br>*Barosaurus*<br>*Brontosaurus*<br>*Diplodocus*<br>*Seismosaurus*<br>*Supersaurus* | *Apatosaurus*<br>*Dinheirosaurus* |
| | Camarasauridae | – | *Camarasaurus*<br>*Haplocanthosaurus* | – |
| | Brachiosauridae | *Brachiosaurus* | *Brachiosaurus* | *Lusotitan* |
| | Titanosauria | *Janenschia*<br>*Tendaguria* | – | – |
| | Otros Titanosauriformes | – | – | – |
| | Otros Sauropoda | ¿Turiasauria?<br>Mamenchisauridae | – | *Turiasaurus*<br>*Lourinhasaurus* |

En la Formación Mugher Mudstone (Etiopía) se registran placas dentarias de *Arganodus tiguidiensis* y un fragmento de diente de *Priohybodus arambourgi*, además de dientes tipo "*Lepidotes*" y restos de tortugas, crocodiliformes, ornitópodos, terópodos y mamíferos (Goodwin *et al*., 1999; Clemens *et al*., 2007). Los terópodos son indeterminados (*contra* Goodwin *et al*., 1999).

De la Formación Taouratine (Algeria) se describieron lo que en su momento eran las únicas placas dentarias de *Arganodus tiguidiensis* conocidas para el Jurásico de África (Tabaste, 1963; Martin, 1984a).

### 4.5. Cretácico Temprano de Niger, Túnez y Libia

Los depósitos continentales del norte de África, estratigráficamente comprendidos entre la transgresión del Carbonífero Tardío y la transgresión del Cenonaniense Tardío fueron englobados bajo el concepto, estratigráficamente vago, de "Continental Intercalaire" (Kilian, 1931 *apud* Le Loeuff *et al*., 2012). La edad de estos depósitos ha sido considerada mayormente como Cretácico Temprano-Cenomaniense.

Recientes trabajos proponen una edad algo más antigua, que puede llegar al Aptiense Temprano, Barremiense o incluso al Hauteriviense (Cuny *et al*., 2010; Le Loeuff *et al*., 2010; Fanti *et al*., 2012) para ciertas unidades como la Formación Douiret de Libia o el Miembro Chenini de la Formación Aïn el Guettar de Túnez. Otras unidades, como la Formación Cabao de Túnez, el Miembro Oum ed Diab de la Formación Aïn el Guettar de Túnez, la Formación Kiklah de Libia y la Formación Elrhaz de Níger, se asignan al Aptiense-Albiense (e.g. Sereno & Larsson, 2009; Le Loeuff *et al*., 2012). Finalmente, la Formación Echkar de Niger, las Kem Kem Beds de Marruecos (en particular las formaciones Ifezouane y Aoufous) y la Formación Bahariya de Egipto corresponden al Cenomaniense Temprano (Le Loeuff *et al*., 2012; ver más adelante).

Numerosos trabajos se han ocupado de los fósiles que se recobran en las diferentes unidades (e.g. Tabaste, 1963; Taquet, 1976; Martin, 1981a, 1984a; Sereno *et al*., 1998, 1999; Benton *et al*., 2000; Sereno *et al*., 2001; Cuny *et al*., 2004; Sereno *et al*., 2004;

Brusatte & Sereno, 2008; Sereno & Larsson, 2009; Cuny *et al*., 2010; Le Loeuff *et al*., 2010, 2012; Fanti *et al*., 2012, 2016).

Como ejemplo de la diversidad de arcosaurios, se puede citar a la Formación Elrhaz o El Rhaz (Níger), que posee varios taxones de crocodiliformes (*Anatosuchus*, *Araripesuchus*, *Sarcosuchus*; Sereno *et al*., 2001, 2003; Sereno & Larsson, 2009), saurópodos (*Nigersaurus*, titanosaurios; Sereno *et al*., 1999), terópodos (*Spinostropheus*, *Kryptops*, *Eocarcharia*, *Suchomimus*; Sereno *et al*., 1998; Sereno *et al*., 2004; Sereno & Brusatte, 2008) y ornitópodos (*Ouranosaurus*, *Lurdusaurus*, *Elrhazosaurus*; Taquet, 1976; Taquet & Russell, 1999; Galton, 2009). En esta unidad también se registran los dipnoos "*Ceratodus*" *africanus* y *Arganodus tiguidiensis* el celacanto *Mawsonia* (Wenz, 1975) y el lepisosteiforme *Pliodetes* (Wenz, 1999).

Le Loeuff *et al*. (2012) realizan un valioso intento de correlación entre las diferentes unidades del Cretácico Temprano de África. Dejando de lado las unidades del Cretácico basal, similares a las formaciones Tendaguru y Cañadón Calcáreo, una primera asociación de vertebrados (Hauteriviense-Barremiense) comprende hibodóntidos (*Priohybodus*, *Egertonodus*), crocodiliformes (*Sarcosuchus*, *Araripesuchus*), terópodos (Baryonychynae), saurópodos (*Nigersaurus*) y ornitópodos (grandes iguanodontes), aunque no todos los taxones se encuentran simultáneamente en una misma unidad.

Esta asociación es sucedida por otra (Aptiense-Albiense) donde los hibodóntidos mencionados son reemplazados por *Tribodus tunesiensis*, y los Spinosaurinae sustituyen a los Baryonychinae, mientras que los iguanodontes se mantienen.

Finalmente, una tercera asociación (Cenomaniense Temprano) comprende varios tiburones, como el hibodóntido *Tribodus aschersoni*, los neoseláceos C*archarias amonensis, Squalicorax baharijensis* y *Marckgrafia*, y el esclerorrínquido *Onchopristis*; teleósteos como *Paleonotopterus* y *Concavotectum*; crocodiliformes como *Libycosuchus* y "Stomatosuchidae"; saurópodos como *Rebbachisaurus* y Lithostrotia indeterminados, y terópodos como *Carcharodontosaurus* y *Spinosaurus*.

Aquí se añade que dipnoos como *Arganodus tiguidiensis* y "*Ceratodus*" *africanus*, y celacantos como *Mawsonia* transgreden los límites de esas asociaciones, así como dientes o escamas genéricamente referidos a "*Lepidotes*".

### 4.6. Jurásico Tardío-Cretácico medio de Brasil

Las comparaciones más obvias, con las formaciones correlacionables Guará y Botucatú, se ven obstaculizadas por la existencia exclusivamente de icnitas de vertebrados en ambas unidades: han sido reportadas huellas de terópodos, ornitópodos, saurópodos, anquilosaurios y mamíferos (e.g. Leonardi, 1980, 1981; Dentzien-Dias *et al*., 2007; Francischini *et al*., 2015, 2016). Por tanto, deben realizarse comparaciones con unidades de otras cuencas brasileras.

Para el Jurásico Tardío, en la Formación Brejo Santo se ha descrito "*Neoceratodus sulamericanus*" (Silva & Azevedo, 1992). En la Formación Aliança se ha reportado la presencia de fragmentos óseos de *Mawsonia*, escamas ganoides, dientes y espinas de hibodóntidos, y una placa dentaria de dipnoo (da Silva *et al*., 2011), esta última similar a "*Neoceratodus sulamericanus*". En la Formación Missão Velha se han descrito restos de hibodóntidos (e.g. *Planohybodus* y *Parvodus*), ginglimodios, folidofóridos, dipnoos, tortugas, crocodiliformes y terópodos (Brito *et al*., 1994; Cupello *et al*., 2012, 2016). *Planohybodus* y *Mawsonia* también ocurren junto a escamas de ginglimodios y un osteodermo de crocodiliforme en la Formación Malhada Vermelha (Pinheiro *et al*., 2011, 2013). En la Formación Pastos Bons se han descrito diferentes taxones de ginglimodios ("*Lepidotes*" *piauhyensis* y *Semionotus* sp.), pleurofólidos (*Gondwanapleuropholis*; Brito & Gallo, 2002), celacantos (*Parnaibaia*; Yabumoto, 2008) y neosuquios de afinidades asiáticas (*Batrachomimus*; Montefeltro *et al*., 2013).

Algunas de estas unidades han sido atribuidas al Cretácico pre-Aptiense (Lima & Campos 1980; Cupello *et al*., 2012; Pinheiro *et al*., 2013), aunque otros autores suministran o mencionan evidencias de una edad Jurásica Tardía (Góes & Feijó 1994; Gallo, 2005; Lima *et al*., 2012; Montefeltro *et al*., 2013).

Otras unidades, más claramente asignables al Cretácico Temprano, comparten la presencia de *Mawsonia*, hibodóntidos y escamas de ginglimodios, entre otros restos. La Formación Crato (Aptiense) sorprende, pese a su excelente preservación de los fósiles, por su baja diversidad: domina la fauna el teleósteo *Dastilbe*, con raras ocurrencias de otros taxones, como los teleósteos *Vinctifer* y *Cladocyclus*, el ginglimodio *Araripelepidotes* y el celacanto *Axelrodichthys* (Maisey, 2000; Yabumoto & Brito, 2013).

La suprayacente Formación Santana es un conocido *lagerstätt* (ver Maisey, 1991d) cuyas concreciones preservan exquisitamente una alta diversidad de peces (26 especies nominales; Brito & Yabumoto, 2011), además de otros vertebrados como pterosaurios y terópodos (*Irritator*, *Santanaraptor*). Entre los peces destacan los ya mencionados *Araripelepidotes*, *Mawsonia*, *Axelrodichthys*, *Vinctifer*, *Cladocyclus*, además de representantes de Hybodontidae, Pycnodontidae, Obaichthyidae, etc. (Maisey, 1991d, 2000; Grande, 2010; Brito & Yabumoto, 2011). Si bien se comparten varios taxones con las ligeramente más jóvenes Kem Kem Beds de Marruecos (e.g. *Cladocyclus*, *Araripichthys*, *Tribodus*, *Calamopleurus*, *Dentilepisosteus*, *Obaichthys*), una reciente revisión encontró conexiones con ictiofaunas de México, Venezuela, Colombia, esto es, el Tetis Occidental (Brito & Yabumoto, 2011).

Ya en el Cretácico medio (Albiense-Cenomaniense), se tiene una fauna composicionalmente diferente a las del Jurásico Tardío-Neocomiano en las formaciones Alcântara e Itapecurú (por una revisión, ver Candeiro *et al*., 2011 y Medeiros *et al*., 2014), que incluyen (además de restos de *Mawsonia* y ginglimodios), dientes de peces sierra, placas dentarias de *Arganodus tiguidiensis*, "*Ceratodus*" *africanus* y *Equinoxiodus*, y restos de saurópodos (Titanosauria) y terópodos (Carcharodontosauridae, Spinosaurinae, Baryonychinae). Recientemente se describieron el crocodiliforme *Coringasuchus anisodontis* (Kellner *et al*., 2009), recobrado por Pol *et al*. (2014) como parte de un clado sudamericano de notosuquios derivados, y el espinosáurido *Oxalaia quilombensis*, de gran tamaño y afín a los Spinosaurinae (Kellner *et al*., 2011). Se coincide con Candeiro *et al*. (2011) en cuestionar la validez de algunas asignaciones realizadas a ciertos taxones africanos por

Medeiros & Schultz (2002) y otros en base a materiales poco informativos, máxime cuando el *status* de algunos de esos taxones africanos es controversial (caso de *Bahariasaurus*).

### 4.7. Cenomaniense de Marruecos, Egipto y Níger

Las Kem Kem Beds (Marruecos) han aportado una diversa fauna de vertebrados, de edad Cenomaniense. Una primera asociación (compuesta) de vertebrados continentales corresponde a las formaciones Ifezouane y Aoufous, revisada por Dutheil *et al*. (1999a) y Cavin *et al*. (2010, 2015). Estratigráficamente por encima se registran dos asociaciones de vertebrados de ambiente marino, correspondientes a la Formación Akrabou. Sólo se mencionará la asociación de vertebrados continentales.

Entre los peces destacan los celacantos *Mawsonia* y *Axelrodichthys*, los dipnoos "*Ceratodus*" *africanus*, *Ceratodus humei* y *Arganodus tiguidiensis*, vários géneros de lepisosteiformes Obaichthyidae, así como *Serenoichthys*, el único fósil articulado de Polypteridae conocido hasta el momento (Tabaste, 1963; Martin, 1984; Dutheil *et al*., 1999b; Cavin *et al*., 2010; Grande, 2010). Los restos más abundantes son dientes del pez sierra *Onchopristis* (Cavin *et al*., 2010).

Entre los reptiles, se han recobrado, entre otros, materiales de crocodiliformes (Larsson & Sidor, 1999; Sereno & Larsson, 2009), pterosaurios (Wellnhoffer & Buffetaut, 1999) y terópodos: el carcarodontosáurido *Carcharodontosaurus* (Stromer, 1931; Sereno *et al*., 1996), los espinosáuridos *Spinosaurus* (Stromer, 1915; Ibrahim *et al*., 2014) y *Sigilmassasaurus* (recientemente confirmado como um taxón válido; Evers *et al*., 2015), y *Deltadromeus*, originalmente considerado un celurosaurio (Sereno *et al*., 1996) y actualmente recobrado como un noasáurido (Rauhut & Carrano, 2016) o un neovenatórido (Apesteguía *et al*., 2016).

La Formación Bahariya (Egipto) comparte varios taxones com las Kem Kem Beds (Tabaste, 1963; Martin, 1984; Cavin *et al*., 2010), incluyendo peces (*Mawsonia*, "*Ceratodus*" *africanus*, *Ceratodus humei*) y dinosaurios (*Carcharodontosaurus*,

*Spinosaurus*, *Bahariasaurus*), aunque también posee formas peculiares como el dipnoo *Retodus tuberculatus* (Churcher *et al*., 2006).

La Formación Eckhar (Níger) ha aportado varios taxones de crocodiliformes (*Laganosuchus*, *Kaprosuchus*, *Stolokrosuchus*, *Fortignathus*; Sereno & Larsson, 2009; Young *et al*., 2016) y terópodos (*Spinosaurus*, *Rugops*, *Carcharodontosaurus*; Sereno *et al*., 2004; Brusatte & Sereno, 2007).

### 4.8. Análisis de agrupamiento de localidades

***4.8.1. Peces.*** Se revisó exhaustivamente la bibliografía reciente y se recopiló información de 82 taxones de peces para 21 unidades mesozoicas: 8 jurásicas y 13 cretácicas (Tabla XII-F), con énfasis en Gondwana Occidental (concretamente 9 unidades de Sudamérica y 12 de África).

Los taxones incluyen 25 taxones de condrictios y 57 taxones de osteictios (de los cuales 8 son sarcopterigios, 23 son actinopterigios no teleósteos y 26 son teleósteos; ver Anexos). De las 21 unidades, 13 desafortunadamente sólo tienen 5 o menos taxones. A la inversa, sólo 5 unidades poseen 10 o más taxones, notablemente la Formación Santana y las Kem Kem Beds.

A los efectos de explorar las señales de diferentes grupos de peces, se realizaron cuatro análisis separados: uno exclusivamente con condrictios, otro con sarcopterigios, otro con actinopterigios, y el último reuniendo la totalidad de los taxones. En los respectivos dengrogramas, las unidades jurásicas aparecen en rojo y las cretácicas en verde.

**Tabla XII-F.** Unidades con restos de peces empleadas en el análisis de agrupamiento.

| Unidad | País | Edad | Taxones | Referencia principal |
|---|---|---|---|---|
| Fm. Tiourarén | Niger | Jm/Js | 2 | Rauhut & López-Arbarello (2009) |
| Fm. Tabkal | Libia | Jm? | 3 | Dutheil *et al*. (2010) |
| Mb. Batoví, Fm. Tacuarembó | Uruguay | Js | 3 | Este trabajo |
| Fm. Cañadón Calcáreo | Argentina | Js | 2 | López-Arbarello *et al*. (2013), Sferco *et al*. (2015) |
| Lugh Series | Somalia | Js | 3 | d'Erasmo (1960) |
| Fm. Mugher Mudstone | Etiopía | Js | 4 | Goodwin *et al*. (1999) |
| Fm. Tendaguru | Tanzania | Js | 5 | Arratia & Schultze (1999a), Arratia *et al*. (2002) |
| Fm. Pastos Bons | Brasil | Js-?Ki | 4 | Gallo & Brito (2002), Gallo (2005) |
| Fm. Cabao | Libia | Ki | 3 | Benton *et al*. (2000) |
| Mb. Chenini, Fm. Aïn el Guettar | Túnez | Ki | 6 | Cuny *et al*. (2004), Fanti *et al*. (2016) |
| Fm. Crato | Brasil | Ki | 10 | Brito & Yabumoto (2011) |
| Fm. Douiret | Túnez | Ki | 8 | Benton *et al*. (2000) |
| Fm. Elrhaz | Niger | Ki | 4 | Wenz (1999), Taquet (1976, 2012) |
| Fm. Malhada Vermelha | Brasil | Ki | 2 | Pinheiro *et al*. (2011) |
| Fm. Missao Velha | Brasil | Ki | 4 | Cupello *et al*. (2012, 2016) |
| Fm. Morro do Chaves | Brasil | Ki | 5 | Gallo *et al*. (2010) |
| Mb. Oum ed Diab, Fm. Aïn el Guettar | Túnez | Ki | 15 | Cuny *et al*. (2004), Fanti *et al*. (2012, 2016) |
| Fm. Santana | Brasil | Ki | 25 | Brito & Yabumoto (2011) |
| Fm. Alcantara | Brasil | Ks | 10 | Medeiros *et al*. (2014) |
| Fm. Bahariya | Egipto | Ks | 8 | Le Loeuff *et al*. (2012) |
| Kem Kem Beds | Marruecos | Ks | 27 | Cavin *et al*. (2010, 2015) |

En el primer análisis (condrictios), se distinguen cuatro agrupamientos de unidades: uno reúne unidades del Jurásico de África (formaciones Tendaguru, Tiourarén y Tabkal) que comparten la presencia de *Hybodus*; otro agrupa unidades del Jurásico y Cretácico Temprano que comparten la presencia de *Priohybodus* (formaciones Mugher Mudstone, Cabao y Douiret, Miembro Batoví de la Formación Tacuarembó y Lugh Series); un tercero reúne unidades del Cretácico Temprano y Tardío (Kem Kem Beds y formaciones Alcantara, Aïn el Guettar y Santana), que comparten la presencia de *Tribodus*, entre otros; y el cuarto agrupa a las formaciones del Cretácico de Brasil, Missao Velha y Malhada Vermelha, en las que se registra *Planohybodus*. Los tres primeros grupos son más similares entre sí que con el cuarto.

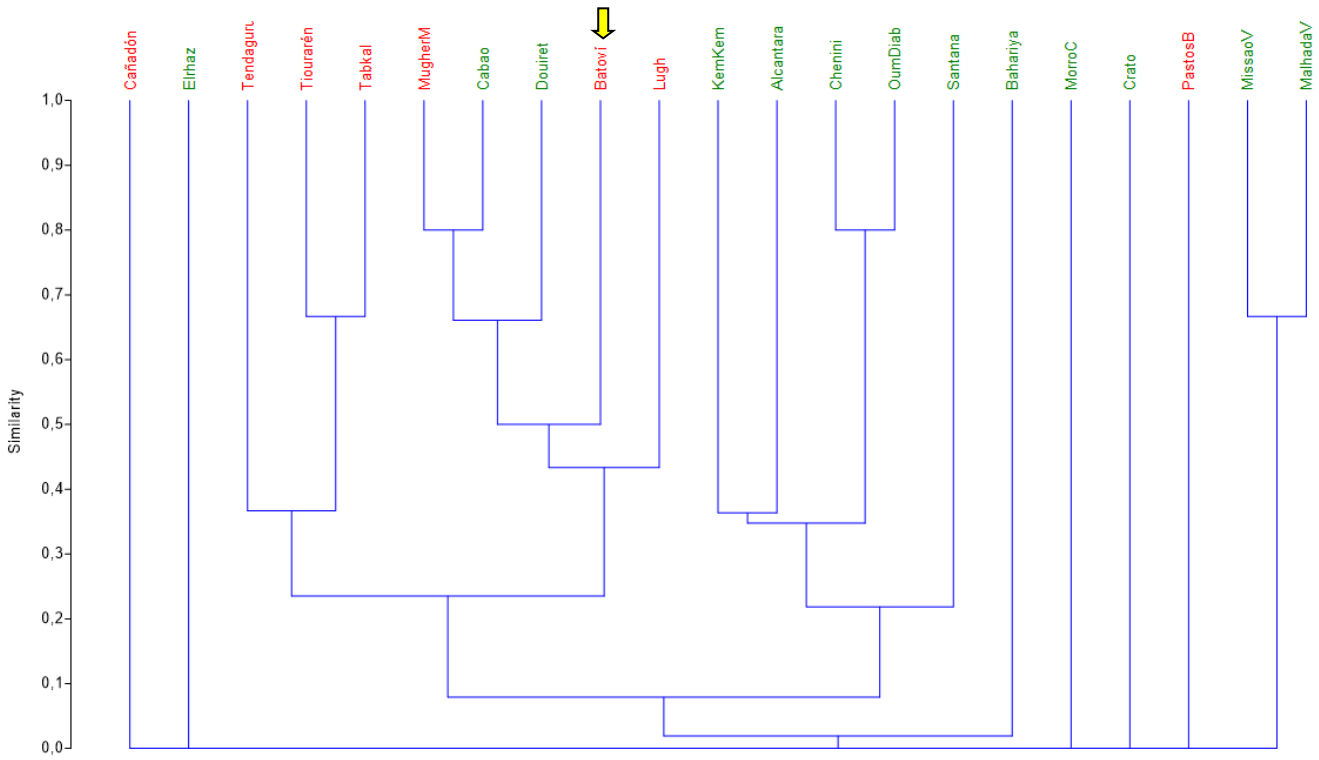



**Figura XII-22.** Dendrograma resultado del análisis de agrupamiento empleando solamente taxones de condrictios.

En el segundo análisis (sarcopterigios), se recobra un gran grupo de unidades jurásicas y cretácicas que comparten la presencia de *Arganodus tiguidiensis* (Kem Kem Beds, Formación Alcantara, Miembro Oum ed Diab, Formación Elrhaz, Miembro Batoví y formaciones Tiourarén, Mugher Mudstone y Tabkal), así como de *Mawsonia* (salvo en las últimas tres unidades).

Otro agrupamiento digno de mención es el de las formaciones brasileras Pastos Bons, Crato y Santana, que comparten la presencia de *Axelrodichthys* (aquí se considera a *Parnaibaia* sinónimo de *Axelrodichtys*). En algunas unidades no se han registrado sarcopterigios, por lo que sus relaciones con otras no están definidas.

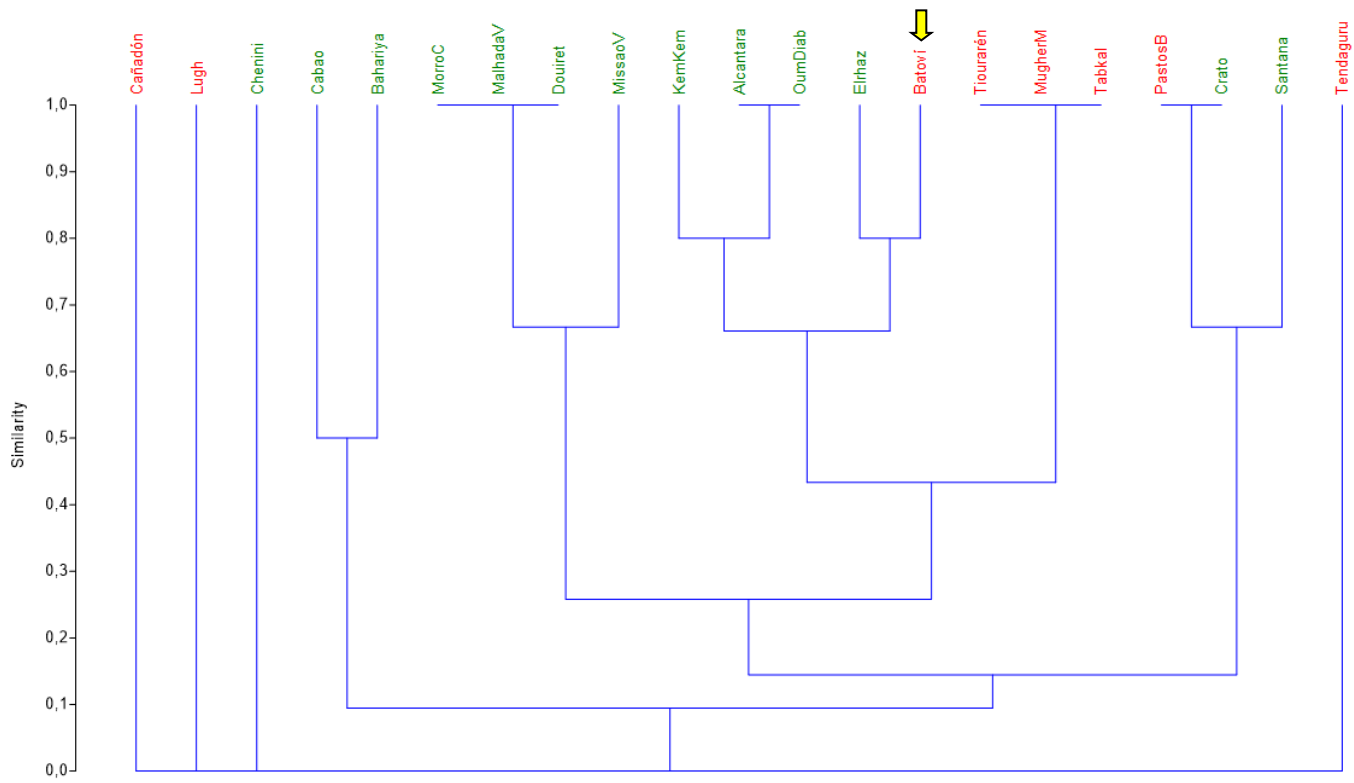



**Figura XII-23.** Dendrograma resultado del análisis de agrupamiento empleando solamente taxones de sarcopterigios.

El tercer análisis (actinopterigios) tiene poca resolución, ya que existe un gran número de taxones pero que no son compartidos por la mayoría de las unidades, con sobrerepresentación de unidades como la Formación Santana y las Kem Kem Beds. Por tanto, sólo se recobran agrupados los dos miembros de la Formación Aïn el Guettar, así como un grupo de unidades cretácicas que muestra la relación existente entre las Kem Kem Beds y la Formación Bahariya, así como entre la Formación Santana y la Formación Crato. En algunas unidades no se han registrado actinopterigios, o sólo se reportan como "*Lepidotes*", lo que no se ha tenido en cuenta para este análisis. Futuros análisis podrían emplear taxones de rango familiar, en lugar de genérico, para incrementar la similitud entre las unidades.

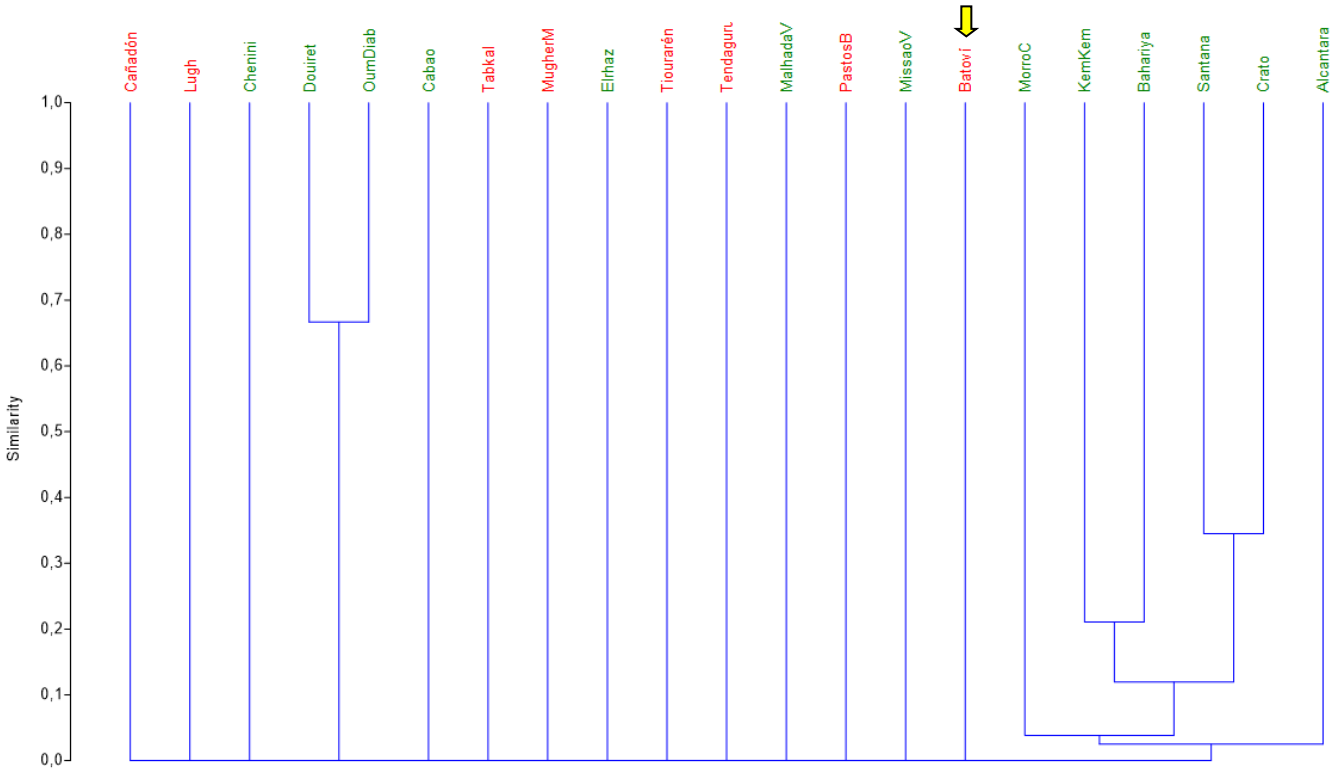



**Figura XII-24.** Dendrograma resultado del análisis de agrupamiento empleando solamente taxones de actinopterigios.

El cuarto análisis, con todos los taxones de peces, tiene buena resolución. Se recobra un grupo de unidades africanas mayormente jurásicas, otro grupo de unidades cretácicas mayormente africanas, un tercer grupo de unidades de África y Sudamérica mayormente cretácicas (donde el Miembro Batoví aparece relacionado a la Formación Elrhaz, en base a la presencia de *Arganodus tiguidiensis*), y un cuarto grupo de unidades jurásicas y cretácicas de Brasil. La Formación Cañadón Calcáreo aparece como muy disímil al resto de las unidades, como se esperaba.

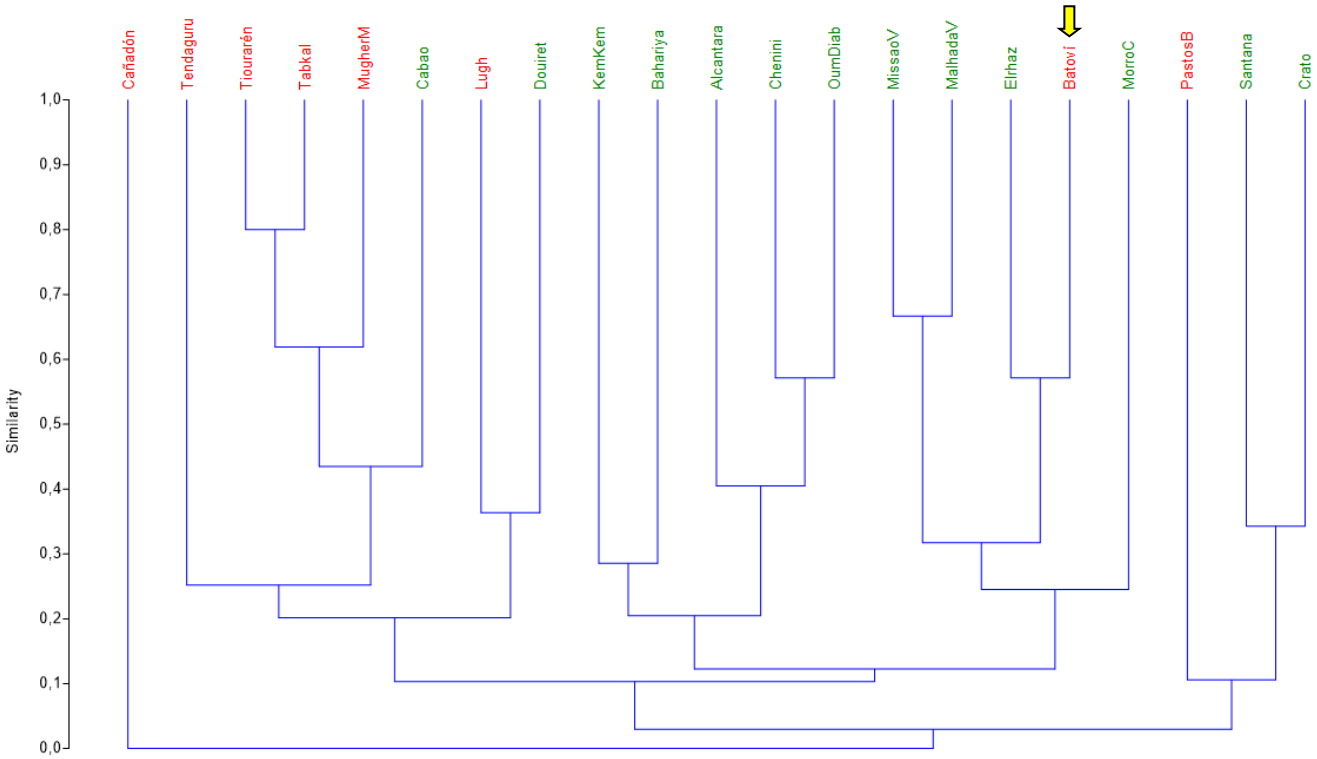



**Figura XII-25.** Dendrograma resultado del análisis de agrupamiento empleando todos los taxones de peces.

***4.8.2. Dinosaurios.*** Se empleó la base de datos de Holtz *et al*. (2004), con algunas modificaciones: se agregaron las formaciones Tacuarembó (Miembro Batoví) y Cañadón Calcáreo, y se agregaron ceratosáuridos, megalosáuridos y alosáuridos en Tendaguru siguiendo a Madsen & Welles (2000), Soto & Perea (2008), Soto (2010) y este trabajo. Los supuestos espinosáuridos de las formaciones Tiourarén y Tendaguru no fueron codificados, dado que la base de datos contempla la división en Baryonychinae y Spinosaurinae, y dichos espinosáuridos jurásicos pueden ser anteriores a dicha dicotomía.

Unidades que estaban representadas por varias filas diferentes en la matriz (Formación Morrison, Formación Cloverly, algunas unidades del Jurásico Tardío de Portugal) fueron combinadas en sendas filas en cada caso. Se eliminaron unidades del Triásico Tardío y Jurásico Temprano, así como del Cretácico Tardío (con excepción de las Kem Kem Beds), por lo que están representadas 4 unidades del Jurásico Medio, 17 del Jurásico Tardío, 55 del Cretácico Temprano y 1 del Cretácico Tardío, en total 75 unidades.

En cuanto a la distribución geográfica, se tiene: 11 unidades de África, 18 de Asia, 2 de Australia, 30 de Europa, 11 de Norteamérica y 5 de Sudamérica. Es decir que la base de datos tiene un sesgo hacia el Cretácico de Laurasia, lo que refleja el pobre conocimiento de las faunas del Jurásico continental de Gondwana.

Los taxones de dinosaurios, mayormente de rango familiar, son 52, un número menor que en la base de datos original, dado que se eliminaron taxones no representados en el intervalo temporal de interés (e.g. Tyrannosauridae, Pachycephalosauridae, Hadrosauridae, Ceratopsidae). La mayoría de las unidades posee menos de 5 taxones, como ocurría con la base de datos de peces, y sólo tres unidades (formaciones Tendaguru, Morrison y Wessex) superan los 10 taxones.

El dendrograma resultante se ilustra en la Fig. XII-26. La señal temporal es muy fuerte: las unidades del Jurásico y las del Cretácico forman dos grupos bien separados (nuevamente las unidades jurásicas aparecen en rojo y las cretácicas en verde),

apoyando la hipótesis de un recambio faunístico a través de la transición Jurásico-Cretácico (e.g. Tennant *et al*., 2016).

**Tabla XII-G.** Unidades con restos de dinosaurios empleadas en el análisis de agrupamiento.

| Edad | Continente | Unidad, estado o país | N° de taxones |
|---|---|---|---|
| Jurásico Medio | Asia | Wucaiwan Fm, Xinjiang | 2 |
| Jurásico Medio | Europa | Lower Oxford Clay, Cambridgeshire | 3 |
| Jurásico Medio | Europa | Chipping Norton Fm, Glouchestershire | 2 |
| Jurásico Medio | Europa | Calcaire de Caen, Calvados | 2 |
| Jurásico Tardío | África | Kadsi Fm, Zimbabwe | 5 |
| Jurásico Tardío | África | Tendaguru Fm, Tanzania | 11 |
| Jurásico Tardío | Asia | Shishuguo Fm, Xinjiang | 4 |
| Jurásico Tardío | Asia | Shashaximiao Fm, Sichuan | 3 |
| Jurásico Tardío | Asia | Suining Fm, Sichuan | 2 |
| Jurásico Tardío | Europa | Kimmeridge Clay, Dorset | 2 |
| Jurásico Tardío | Europa | Portland Stone, Wiltshire | 2 |
| Jurásico Tardío | Europa | Lastres Fm, Asturias | 2 |
| Jurásico Tardío | Europa | Camadas de Alcobaça, Lisboa & Leiria | 6 |
| Jurásico Tardío | Europa | Camadas de Guimarota, Leiria | 6 |
| Jurásico Tardío | Europa | Unidade Amoreira-Porto Novo, Lisboa & Leiria | 4 |
| Jurásico Tardío | Europa | Unidade Sobral, Lisboa & Leiria | 2 |
| Jurásico Tardío | Europa | Unidade Bombarral, Lisboa & Leiria | 4 |
| Jurásico Tardío | Europa | Ober Solnhofen Plattenkalk, Bavaria | 1 |
| Jurásico Tardío | Norteamérica | Morrison Fm, combined | 18 |
| Jurásico Tardío | Sudamérica | Cañadón Calcáreo Fm., Chubut | 3 |
| Jurásico Tardío | Sudamérica | Batoví Mb., Uruguay | 5 |
| Jurásico Medio/Tardío | África | Tiourarén Fm, Niger | 3 |
| Cretácico Temprano | África | Tegana Fm, Morocco | 2 |
| Cretácico Temprano | África | Continental intercalaire, Algeria | 3 |
| Cretácico Temprano | África | Chenini Fm, Tunisia | 2 |
| Cretácico Temprano | África | Elrhaz Fm, Niger | 5 |
| Cretácico Temprano | África | Continental intercalaire, Niger | 3 |
| Cretácico Temprano | África | Koum Fm, Cameroun | 2 |
| Cretácico Temprano | África | Upper Kirkwood Fm, Cape Province | 2 |
| Cretácico Temprano | Asia | Shestakovskaya Svita, Russia | 4 |
| Cretácico Temprano | Asia | Unnamed Early K, Bayankhongor | 2 |
| Cretácico Temprano | Asia | Khukhtekskaya Svita, Övörkhangai | 3 |
| Cretácico Temprano | Asia | Khulsyngolskaya Svita, Dundgov' | 2 |
| Cretácico Temprano | Asia | Shinekhudukskaya Svita, Dundgov' | 3 |
| Cretácico Temprano | Asia | Khukhtekskaya Svita, Dornogov' | 3 |
| Cretácico Temprano | Asia | Tugulu Group, Xinjiang | 2 |
| Cretácico Temprano | Asia | Xinminbao, Gansu | 7 |
| Cretácico Temprano | Asia | Bayin-Gobi Fm, Nei Mongol | 2 |
| Cretácico Temprano | Asia | Ejihoro Fm, Nei Mongol | 3 |
| Cretácico Temprano | Asia | Jiufotang Fm, Liaoning | 2 |
| Cretácico Temprano | Asia | Yixian Fm, Liaoning | 7 |
| Cretácico Temprano | Asia | Sao Khua Fm, Thailand | 2 |

| | | | |
|---|---|---|---|
| Cretácico Temprano | Asia | Kitadani Fm, Japan | 2 |
| Cretácico Temprano | Australia | Toolebuc Fm, Queensland | 2 |
| Cretácico Temprano | Australia | Allaru Fm, Queensland | 3 |
| Cretácico Temprano | Europa | Potton Sands, Bedfordshire | 2 |
| Cretácico Temprano | Europa | Cambridge Greensands, Cambridgeshire | 1 |
| Cretácico Temprano | Europa | Middle Purbeck Beds, Dorset | 4 |
| Cretácico Temprano | Europa | Wessex Fm, Isle of Wight | 11 |
| Cretácico Temprano | Europa | Vectis Fm, Isle of Wight | 3 |
| Cretácico Temprano | Europa | Lower Greensand, Isle of Wight | 2 |
| Cretácico Temprano | Europa | Hastings Beds, West Sussex | 3 |
| Cretácico Temprano | Europa | Weald Clay, West Sussex | 2 |
| Cretácico Temprano | Europa | Hastings Beds, East Sussex | 3 |
| Cretácico Temprano | Europa | Weald Clay, Surrey | 2 |
| Cretácico Temprano | Europa | Urbion Group, Burgos | 2 |
| Cretácico Temprano | Europa | Castellar Fm, La Rioja | 4 |
| Cretácico Temprano | Europa | Camarillas Fm, La Rioja | 4 |
| Cretácico Temprano | Europa | Artoles Fm, La Rioja | 3 |
| Cretácico Temprano | Europa | Calizas de La Huergina, Cuenca | 4 |
| Cretácico Temprano | Europa | Arcillas de Morella, Castellon | 2 |
| Cretácico Temprano | Europa | Obernkirchen Sandstein, Niedersachsen, Germany | 2 |
| Cretácico Temprano | Europa | Bauxite of Cornet, Romania | 3 |
| Cretácico Temprano | Norteamérica | Cloverly Fm, Wyoming | 6 |
| Cretácico Temprano | Norteamérica | Yellow Cat Mbr, Cedar Mt Fm, Utah | 6 |
| Cretácico Temprano | Norteamérica | Ruby Ranch Mbr, Cedar Mt Fm, Utah | 7 |
| Cretácico Temprano | Norteamérica | Unnamed Early K, New Mexico | 2 |
| Cretácico Temprano | Norteamérica | Lakota Fm, South Dakota | 3 |
| Cretácico Temprano | Norteamérica | Antlers Fm, Oklahoma | 5 |
| Cretácico Temprano | Norteamérica | Twin Mountains Fm, Texas | 4 |
| Cretácico Temprano | Norteamérica | Antlers Fm, Texas | 2 |
| Cretácico Temprano | Norteamérica | Paluxy Fm, Texas | 4 |
| Cretácico Temprano | Norteamérica | Arundel Clay, Maryland | 5 |
| Cretácico Temprano | Sudamérica | Santana Fm, Brazil | 3 |
| Cretácico Temprano | Sudamérica | La Amarga Fm, Neuquen | 3 |
| Cretácico Temprano | Sudamérica | Cerro Barcino, Chubut | 2 |
| Cretácico Tardío | África | Upper Kem-Kem Beds, Morocco | 3 |

Sólo unas pocas unidades del Jurásico (Formación Solnhofen, Camadas de Guimarota, Formación Tiourarén) aparecen como más relacionadas con unidades del Cretácico. A la inversa, solamente dos unidades cretácicas (formaciones La Amarga y Upper Kirkwood) aparecen intercaladas con unidades jurásicas. La señal geográfica también es bastante fuerte, como queda demostrado en varios agrupamientos separados de localidades de Asia, Europa, Norteamérica y África, tanto para localidades del Jurásico como del Cretácico, aunque es notable que las unidades de Sudamérica aparecen dispersas a lo largo del dendrograma.

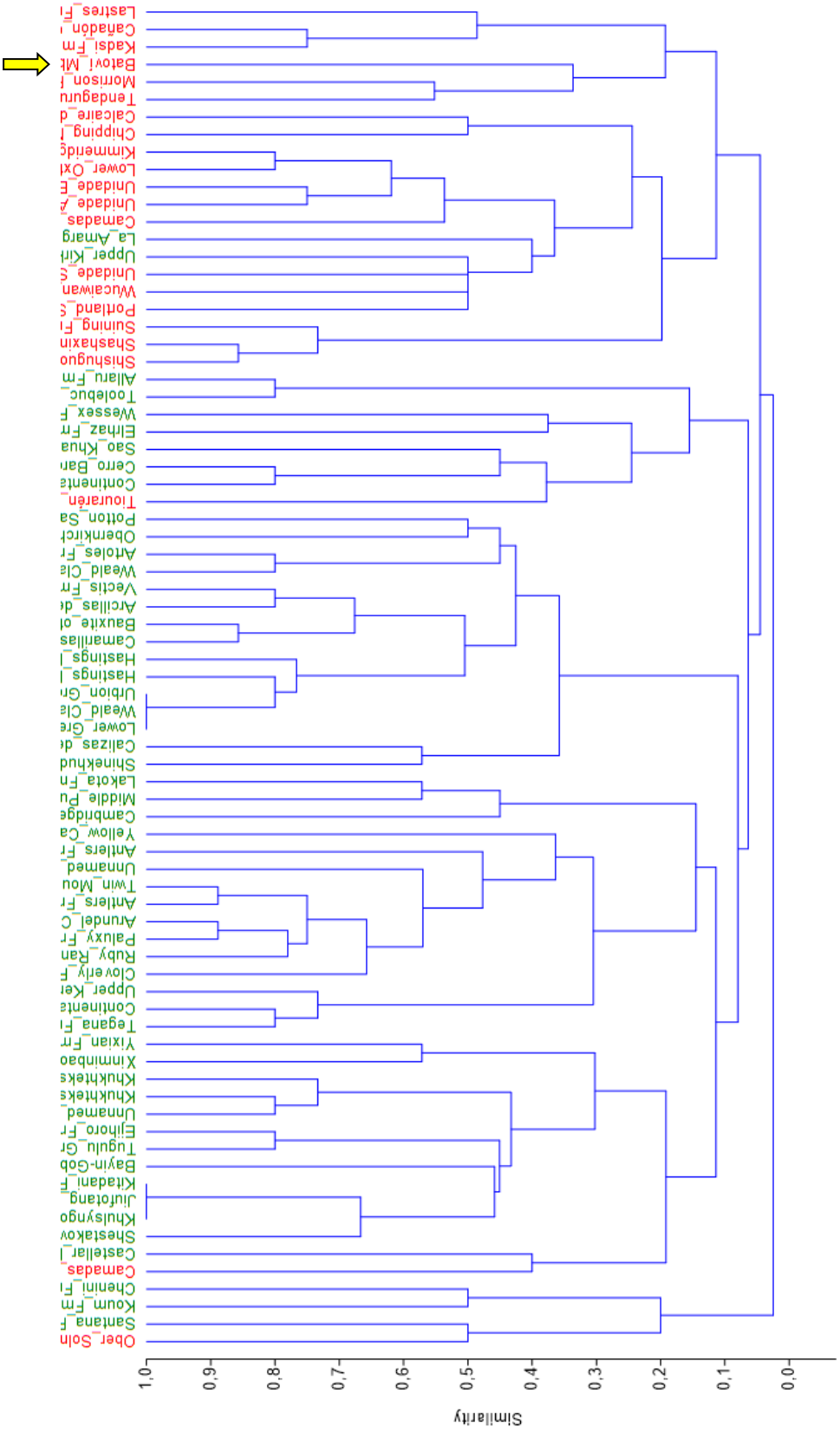



**Figura XII-26.** Dendrograma resultado del análisis de agrupamiento empleando taxones de dinosaurios.

Futuros análisis deben incluir un mayor número de localidades sudamericanas. El Miembro Batoví aparece en un grupo junto a las formaciones Tendaguru y Morrison, como era esperable. La Formación Cañadón Calcáreo se recobra agrupada con las formaciones Kadsi y Lastres (Jurásico Tardío de Zimbabwe y España). Ambos grupos a su vez son similares entre sí.

Algunos agrupamientos ya recobrados por Holtz *et al*. (2004) son dignos de mención: las formaciones Santana y Solnhofen y las Camadas de Guimarota, por compartir la presencia de Compsognathidae; el que representan el "Greater Wealden" (Cretácico Temprano de Europa), con ornitópodos (tanto basales como *Iguanodon*), Nodosauridae y varios linajes de terópodos; la particular fauna del Jurásico Tardío de China, con *Psittacosaurus* y *Mamenchisaurus*; y el que corresponde a las asociaciones típicas del Jurásico Medio y Tardío (más la Formación La Amarga), caracterizado por combinaciones de ceratosaurios, megalosauroideos basales, alosauroideos, estegosaurios y/o varios linajes de saurópodos.

Se cuenta con escasas localidades del Jurásico Medio como para poner a prueba la reciente propuesta de Rauhut *et al*. (2016) de que las faunas dominadas por megalosauroideos del Jurásico Medio habrían dejado paso, en el Jurásico Tardío, a faunas dominadas por alosauroideos y celurosaurios.

***4.8.3. Síntesis de los resultados de los análisis* de agrupamiento.** Ambas bases de datos (peces y dinosaurios) no son fácilmente comparables ni combinables. Globalmente, si se atiende a las unidades con la que el Miembro Batoví comparte al menos tres taxones, la asociación de vertebrados del Miembro Batoví es más similar a las del Jurásico Tardío de EE.UU., Portugal y Tanzania (Ceratosauridae, Megalosaurinae, Allosauridae), Cretácico pre-Aptiense de África (*Priohybodus*, *Arganodus*, *Mawsonia*) y a las del Albiense-Cenomaniense del norte de África y Brasil (*Arganodus*, *Mawsonia*, Lepisosteoidei no Lepisosteidae, Spinosaurinae).

Es decir que el Miembro Batoví documenta una asociación de vertebrados con taxones que no han sido registrados en otras unidades de Sudamérica (caso de Ceratosauridae, Megalosaurinae, Allosauridae y *Priohybodus*), o que sí se han

registrado pero en unidades considerablemente más modernas de Brasil (caso de Lepisosteoidei no Lepisosteidae y Spinosaurinae). *Mawsonia* y *Arganodus tiguidiensis* sí han sido registrados en unidades del Jurásico y Cretácico de Gondwana Occidental.

## 5. EDAD DEL MIEMBRO BATOVÍ

Los biocrones de todos los taxones de vertebrados que han podido identificarse al menos a nivel familiar, más un subgénero de concostráceo (Shen *et al*., 2004), se ilustran en la Fig. XII-27. Como puede apreciarse, globalmente los taxones tienen un rango temporal bastante amplio, que comienza en el Jurásico Medio o Tardío (Jurásico Temprano en el caso de Lepidotidae) y culmina en el Cretácico Temprano alto (Cretácico Temprano bajo en el caso de Lepidotidae) o incluso en el Cretácico Tardío bajo.

El biocrón de *Arganodus tiguidiensis*, *Mawsonia* y Ceratosauridae suele considerarse que comienza en el Jurásico Tardío (Tabaste, 1963; Martin, 1984; Soto & Perea, 2010; Silva *et al*., 2011; Carrano & Sampson, 2007), aunque aquí se admite su extensión hasta el Jurásico Medio en base a algunos hallazgos de Marruecos (Haddoumi *et al*., 2016), Libia (Dutheil *et al*., 2010) y Madagascar (ver interpretación de Soto & Perea, 2008 de dientes descritos por Maganuco *et al*., 2005).

Otro tanto ocurre con el concostráceo *Orthestheria* (*Migransia*), cuya ocurrencia más antigua databa del Kimmeridgiense (Stanleyville Series de la República Democrática del Congo). De hecho, Shen *et al*. (2004) consideraron a la especie uruguaya estrechamente relacionada a formas de las Stanleyville Series y del Kimmeridgiense de China. No obstante, la edad de las Stanleyville Series ha sido llevada al Jurásico Medio (Aaleniense-Bathoniense; Colin, 1994).

El biocrón de *Priohybodus arambourgi* era originalmente considerado como Kimmeridgiense-Albiense (Duffin, 2001), pero las ocurrencias más modernas se dan en unidades africanas reinterpretadas recientemente como Hauteriviense-Barremiense (Le Loeuff *et al*., 2010; Fanti *et al*., 2012).

Curiosamente, son los terópodos los que más contribuyen a precisar la edad del Miembro Batoví de la Formación Tacuarembó, dado que no se registran ceratosáuridos ni alosáuridos en el Cretácico (Carrano & Sampson, 2007; Carrano *et al*., 2012), ni tampoco megalosáuridos desde la reinterpretación de la edad de la Formación Tiourarén (Rauhut & López-Arbarello, 2009).

Cabe recordar las dataciones radioisotópicas de los basaltos de las Formaciones Arapey (132 Ma - Hauteriviense; Féraud *et al*., 1999) y Gaspar (165 Ma – Bathoniense; de Santa Ana & Veroslavsky, 2004), que suprayacen e infrayacen a la Formación Tacuarembó, en el caso de la Formación Gaspar, con interposición de la Formación Itacumbú.

La edad de la Formación Arapey está en línea con la de la correlacionable Formación Serra Geral. Dos hipótesis existen en relación a la duración de la extrusión: o bien se trataría de un evento que habría durado unos 11 Ma, comenzando hace 140 Ma (Turner *et al*., 1994; Stewart *et al*., 1996), o bien habría sido un evento de menos de 1 Ma, en torno a 134,7 Ma (e.g. Renne *et al*., 1992). Una reciente revisión apoya esta última hipótesis (Thiede & Vasconcelhos, 2010).

La datación de un dique básico que recorta al Miembro Batoví y aparenta no tener conexión con el magmatismo de la Formación Arapey (G. Veroslavsky, com. pers., 2016) podría contribuir a acotar dicho rango de edades absolutas.

El conjunto de las evidencias apunta, por tanto, a una edad Jurásico Tardío para el horizonte fosilífero. Como el Miembro Batoví posee cientos de metros de espesor y los fósiles se encuentran próximos a su base, lo que ha sido verificado en los pozos estratigráficos Pepe Núñez E1, Cañada del Charrúa E2 y Cerro Padilla E1 (obs. pers.; Fig. XII-13), cabe la posibilidad de que la depositación haya culminado en el Cretácico Temprano bajo. Si ése fuera el caso, el límite Jurásico-Cretácico se hallaría comprendido dentro del Miembro Batoví.

Dicha transición es un momento importante y aún poco comprendido de la historia de la Tierra. Trabajos recientes (e.g. Tennant *et al*., 2016) sintetizan varios eventos que habrían tenido lugar: impactos de al menos tres meteoritos, eventos anóxicos oceánicos, enormes derrames de lava, efecto invernadero (interrumpido por un episodio de

enfriamiento e incremento de aridez en el Tithoniense tardío), disminución en el nivel del mar, etc. Estos eventos habrían impactado en mayor o menor medida en ecosistemas tanto marinos como terrestres, propiciando profundas reorganizaciones de los mismos.

Es en este contexto que se enmarca la extinción de los Ceratosauridae, Allosauridae y Megalosauridae a fines del Jurásico, entre otros muchos taxones de vertebrados tanto terrestres como marinos.

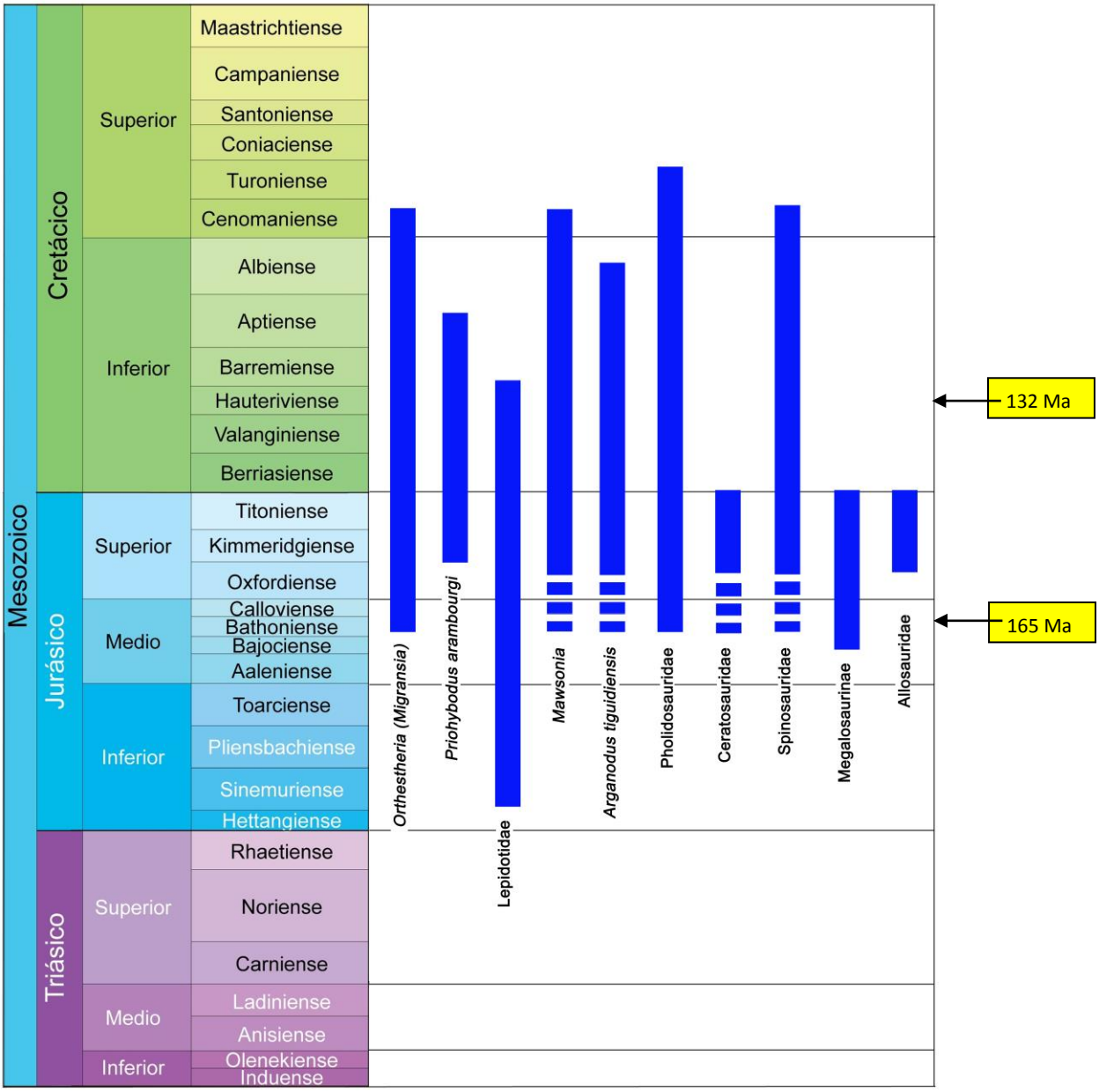



**Figura XII-27.** Biocrones de los principales taxones registrados en la Formación Tacuarembó. Se indican también las dataciones de basaltos de las formaciones Gaspar y Arapey.

## 6. LITOESTRATIGRAFÍA

Existen dos grandes propuestas litoestratigráficas en relación a la Formación Tacuarembó. Por un lado, la de Bossi *et al*. (1975), quienes subdividieron a la Formación Tacuarembó de Bossi (1966) en dos miembros, denominados por Perea *et al*. (2009) en Miembro Batoví (el inferior) y Miembro Rivera (el superior).

Otros autores, en cambio, plantean una división bipartita o tripartita de la Formación Tacuarembó original (Tabla XII-H), de base a tope: formaciones Cuchilla Ombú (*sic*) y Tacuarembó *s*. *str*. (Ferrando & Andreis, 1986), o bien formaciones Cuchilla Ombú, Tacuarembó *s. str*. y Rivera (Ferrando *et al*., 1987), reunidas en el Grupo Batoví Dorado (Bossi & Navarro, 1991). Este criterio ha sido seguido en las más recientes versiones de la Carta Geológica 1:500.000 de Uruguay (Bossi *et al*., 1998; Bossi & Ferrando, 2001). Las formaciones Cuchilla Ombú y Rivera reunirían depósitos eólicos de la base y el tope de la unidad (Fig. XII-28).

**Tabla XII-H**. Propuestas litoestratigráficas para la Formación Tacuarembó.

<table>
<tr><th>Bossi (1966)</th><th colspan="2">Bossi et al. (1975)<br>Perea et al. (2009)</th><th colspan="2">Ferrando &<br>Andreis (1986)</th><th colspan="2">Ferrando et al. (1987)<br>Bossi & Navarro (1991)</th></tr>
<tr><td rowspan="3">Formación<br>Tacuarembó</td><td rowspan="3">Formación Tacuarembó</td><td>Miembro<br>Superior<br>(Rivera)</td><td rowspan="2">Formación Tacuarembó</td><td>Miembro<br>Superior</td><td rowspan="3">Grupo Batoví Dorado</td><td>Formación<br>Rivera</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Miembro<br>Inferior<br>(Batoví)</td><td>Miembro<br>Inferior</td><td>Formación<br>Tacuarembó</td></tr>
<tr><td colspan="2">Formación<br>Cuchilla<br>Ombú</td><td>Formación<br>Cuchilla Ombú</td></tr>
</table>

El autor de esta tesis ha seguido hasta el momento la primera propuesta. Se comentarán algunos problemas de la segunda propuesta.

A

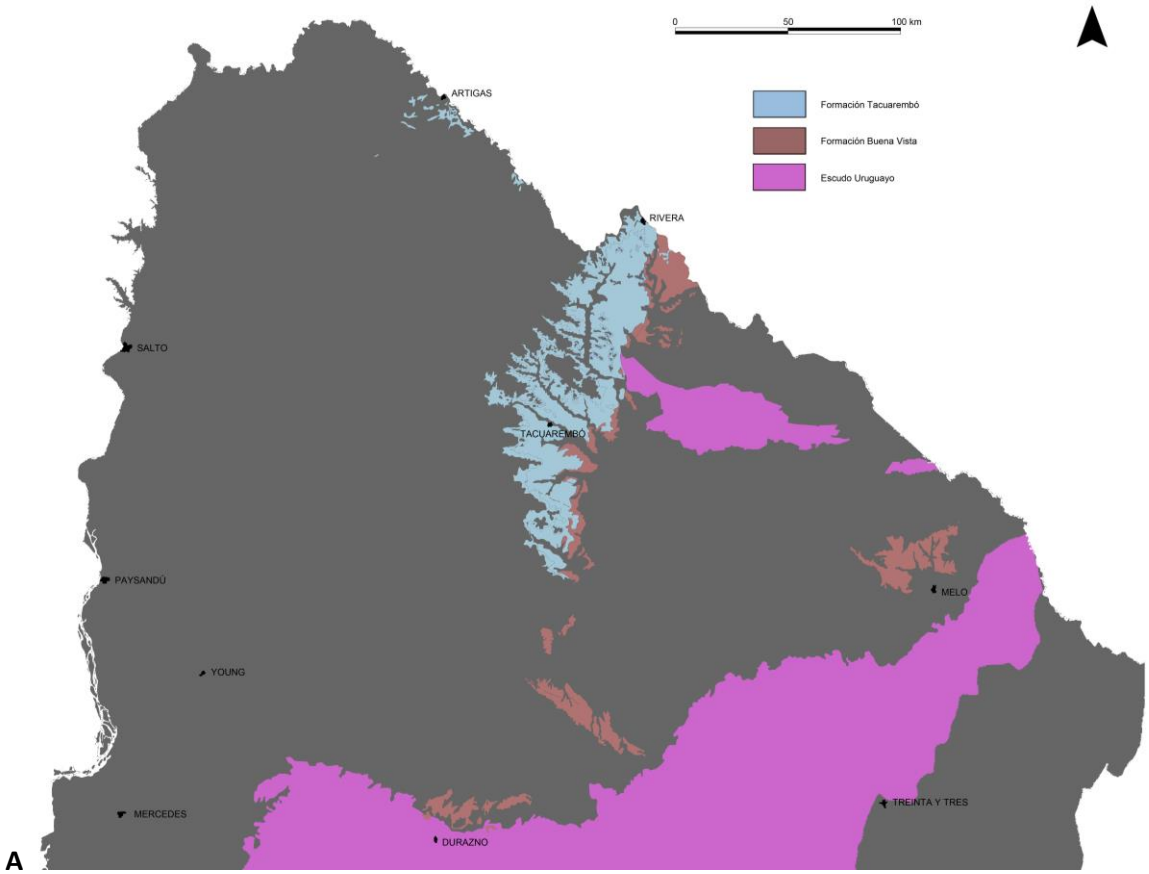


B

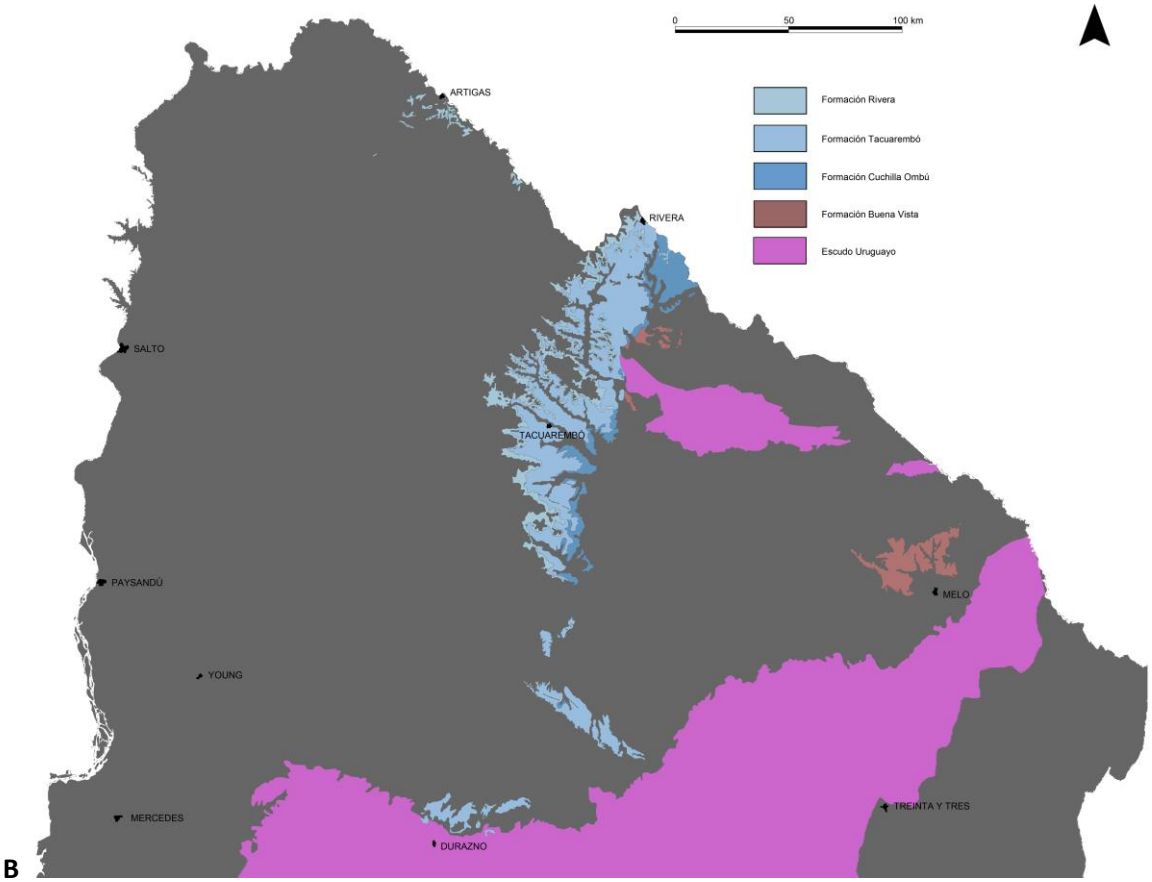


**Figura XII-28. A**, paleoduna eólica sobre la Ruta N° 26, próximo a Cuchilla del Ombú (base del Miembro Batoví de la Fm. Tacuarembó, o Fm. Cuchilla del Ombú). **B**, paleoduna eólica de la Subida de Pena, Ruta N° 30 próximo a Tranqueras (Miembro Rivera de la Fm. Tacuarembó, o Fm. Rivera). Gentileza V. Mesa.

**Figura XII-29 (pág. siguiente).** Mapas geológicos simplificados representando las diferentes propuestas discutidas en el texto. **A**, según de Santa Ana *et al*. (2006a) y Perea *et al*. (2009). **B**, según Bossi & Ferrando (2001).


0
50
100 km
Formación Tacuarembó
Formación Buena Vista
Escudo Uruguayo
ARTIGAS
RIVERA
SALTO
TACUAREMBÓ
PAYSANDÚ
MELO
YOUNG
MERCEDES
DURAZNO
TREINTA Y TRES

A


0
50
100 km
Formación Rivera
Formación Tacuarembó
Formación Cuchilla Ombú
Formación Buena Vista
Escudo Uruguayo
ARTIGAS
RIVERA
SALTO
TACUAREMBÓ
PAYSANDÚ
MELO
YOUNG
MERCEDES
DURAZNO
TREINTA Y TRES

B

Como se aprecia claramente al comparar las Figs. XII-29A y B, las propuestas de Ferrando & Andreis (1986), Bossi & Navarro (1991), Bossi *et al*. (1998) y Bossi & Ferrando (2001) atribuyen, sin evidencias sólidas, gran parte de los afloramientos originalmente incluidos en la Formación Buena Vista en los departamentos de Tacuarembó, Durazno y Cerro Largo a la Formación Cuchilla del Ombú, reduciendo así drásticamente el área aflorante de la primera. No obstante esto no se acepta aquí dado que:

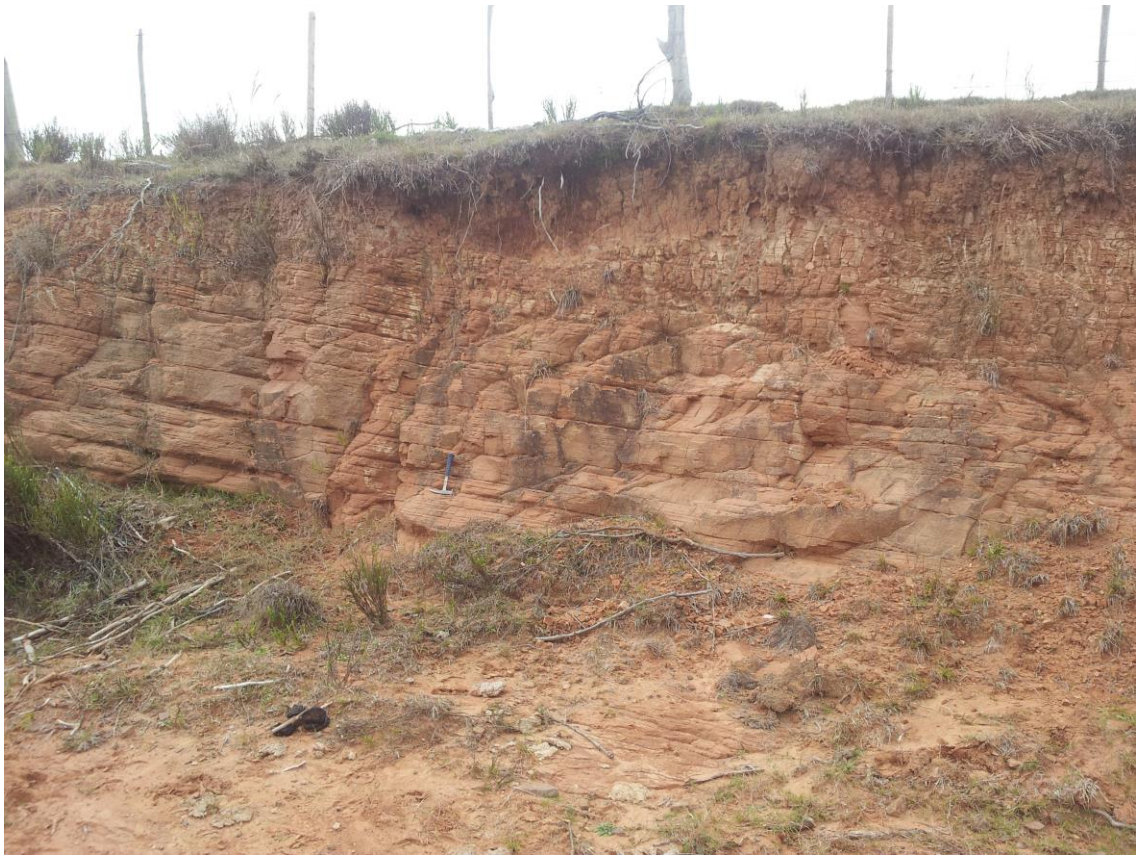
- los afloramientos de la Formación Cuchilla del Ombú son mapeados en el departamento de Tacuarembó por dichos autores en una faja N-S situada inmediatamente al este de la Formación Tacuarembó *s*. *str*.; no obstante, la mayoría de estos afloramientos, como ser los del Arroyo Malo (Fig. XII-30A), coinciden con los mapeados como Formación Buena Vista por Elizalde *et al*. (1970), unidad que posee prioridad. Las areniscas eólicas que afloran en el departamento de Cerro Largo (Cerro Conventos; Fig. XII-30B) tampoco son correlacionables con las que afloran en la localidad de Cuchilla del Ombú (de Santa Ana & Veroslavsky, 2004); de hecho fueron tempranamente identificadas como una facies de la Formación Buena Vista (Falconer, 1937), mostrando relaciones de concordancia con facies subácuas aflorantes en las inmediaciones (Elizalde *et al*., 1970).

- las areniscas eólicas del tope de la Formación Tacuarembó no se desarrollan, en general, al sur de la ciudad de Tacuarembó, como lo expresaran Ferrando *et al*. (1987), pese a lo cual han sido mapeadas hasta las costas del río Negro (e.g. Bossi *et al*., 1998), mapeo que seguramente ha sido influido por curvas de nivel y que ha carecido de verificación en campo. La Hoja San Benito, en los alrededores de la ciudad de San Gregorio, es otro caso claro: se mapea, con cierto grado de detalle, la Formación Tacuarembó, mientras que en campo y perforaciones se ha constatado la presencia únicamente de la Formación Buena Vista (caso de las areniscas conglomerádicas del Cerro de los Dos Hermanos; Fig. XII-31), e incluso, como en la costa del río Negro, de la Formación San Gregorio (pers. obs.; véase también Benvenuto, 2016).

- las areniscas y conglomerados que afloran en el departamento de Durazno ("Areniscas de San Jorge"; Lambert, 1939) son claramente atribuibles a facies aluviales

proximales de la Formación Buena Vista (de Santa Ana & Veroslavsky, 2004). Este tipo de facies no se ha reconocido nunca en el área tipo de la Formación Tacuarembó.

A



B



**Figura XII-30.** Depósitos eólicos de la Formación Buena Vista. **A**, Arroyo Malo, departamento de Tacuarembó. **B**, Cerro Conventos, departamento de Cerro Largo.

A



B




**Figura XII-31.** Cerro de los Dos Hermanos. **A** vista general. **B,** detalle de las areniscas fluviales conglomerádicas en el Cerro de los Dos Hermanos (Formación Buena Vista). Gentileza A. Benvenuto.

Herbst & Ferrando (1985) expresan en dos ocasiones que: “este paquete eólico se intercala, en su parte superior, con los niveles subacuáticos del Miembro Inferior de la Formación Tacuarembó” y “en la ya mencionada Cuchilla Ombú … los perfiles muestran una clara interdigitación con los niveles subacuáticos del mencionado

Miembro Inferior", pese a lo cual autores posteriores (e.g. Bossi & Navarro, 1991; Bossi *et al*., 1998) proponen una relación de discordancia entre ambas unidades. Existen otros puntos donde se ha observado la estrecha relación entre dunas eólicas y las facies subacuáticas del Miembro Batoví (Fig. XII-32).



**Figura XII-32.** Duna éolica en la Ruta N° 59 (Miembro Batoví de la Formación Tacuarembó).

Asimismo, Herbst & Ferrando (1985) interpretan que los concostráceos hallados en dos afloramientos separados 100 km entre sí (Cerro Batoví Dorado y km 396 de la Ruta N° 26), se encuentran "en la misma posición estratigráfica, a unos 3-5 m por debajo del contacto con el Miembro Superior de la Formación Tacuarembó".

No obstante, en el Cerro Batoví Dorado no se expone el Miembro Rivera (obs. pers.; Fig. XII-33); solamente se constata una arenisca de posición estratigráfica superior más consolidada, como ya señalaba Falconer (1937). La coloración rojiza que se observa localmente puede también inducir a error. Por tanto, la elección del nombre Grupo Batoví Dorado por Bossi & Navarro (1991) fue poco feliz.



**Figura XII-33.** Cerro Batoví Dorado, en el departamento de Rivera.

La distribución de la Formación Tacuarembó, representada en las Figs. XII-30A y XII-34, es la que mejor explica la totalidad de los datos disponibles. En efecto, para explicar la omisión de la unidad en los pozos Achar, Salsipuedes, Guichón, Paso Ulleste y Rincón del Bonete, es más parsimonosio asumir que la unidad no se desarrolla (tanto en subsuelo como en superficie) al sur de la latitud de Paysandú, a diferencia de la propuesta de Bossi & Navarro (1991), que se ve obligado a invocar la presencia de una falla (Fig. XII-31). Los pozos anteriormente mencionados sí atravesaron, en cambio, la Formación Buena Vista.

El reconocimiento del límite sur de la unidad tiene importantes implicancias operativas, por ejemplo en lo relacionado a la distribución del Sistema Acuífero Guaraní, como mencionaran de Santa Ana & Veroslavksy (2004).

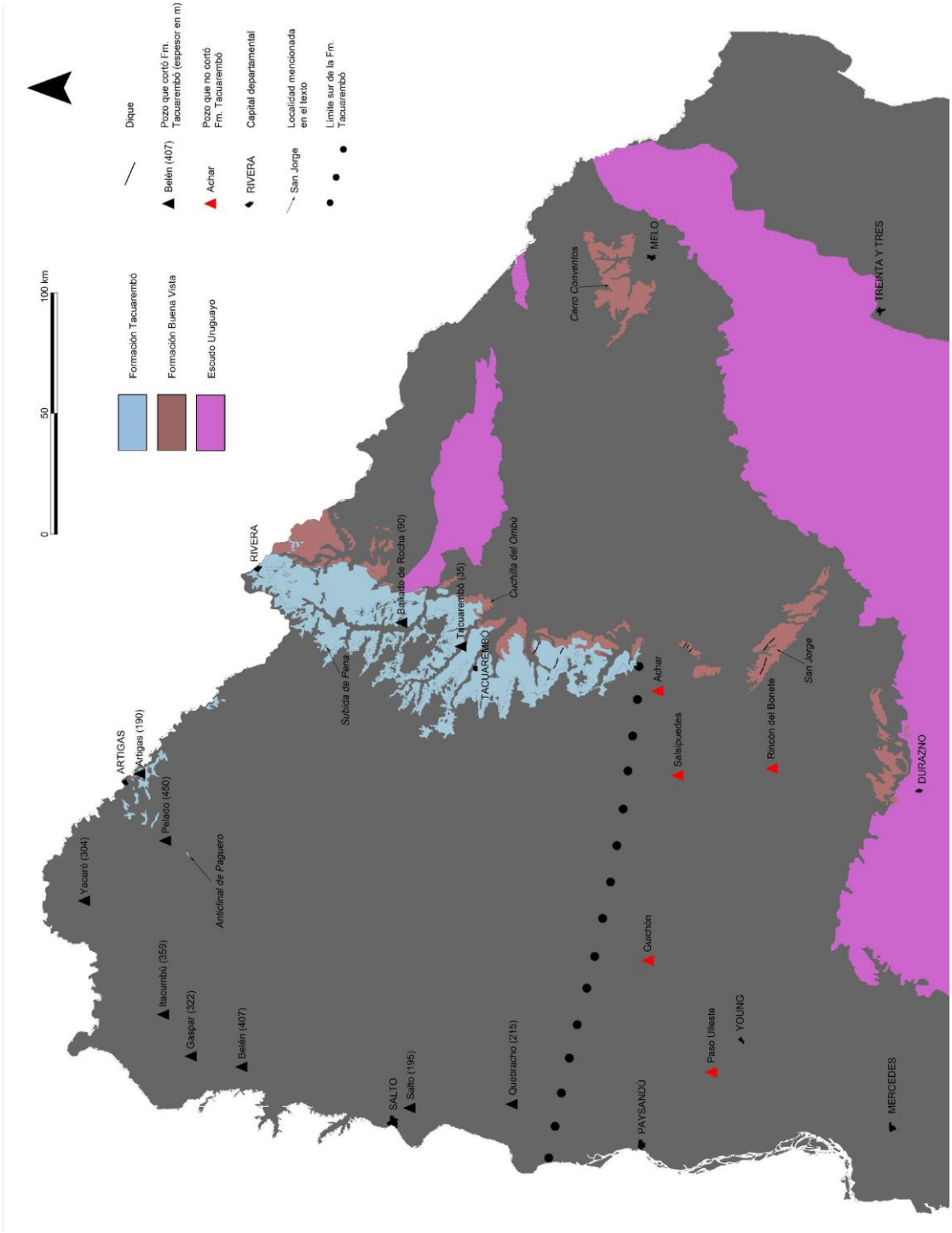



**Figura XII-34.** Distribución de las formaciones Tacuarembó y Buena Vista, incorporando datos de pozo.




**Figura XII-35.** Distribución de la Formación Tacuarembó según Bossi (2006).

No obstante lo anteriormente expresado, vale la pena reflexionar acerca de si se sustenta o no la separación de dos formaciones. Dadas las diferencias apreciables tanto en afloramientos como en testigos de perforación (Fig. XII-36) en cuanto a textura (mayor tamaño de grano y bimodalidad en el Miembro Rivera), composición (mayor participación de feldespatos en el Miembro Rivera) y color (tonos rojizos y amarronados para el Miembro Rivera), parece lógico suponer un cambio en el área de aporte, que se suma a la homogeneidad de estructuras sedimentarias (estratificación cruzada de gran porte y alto ángulo en el Miembro Rivera) y el marcado contraste entre las condiciones de aridez de un miembro y otro. A esto se añade el ya

mencionado cambio en la dirección de los paleovientos, que pasan de SE en el Miembro Batoví (de Santa Ana, 2004) a NE en el Miembro Rivera.




**Figura XII-36.** Comparación entre las formaciones Tacuarembó y Rivera en testigos de pozo. **A**, Formación Tacuarembó en el pozo Quintana E1, 107.5 m.b.b.p. **B**, Formaciíón Rivera en el pozo Cañada del Charrúa E2, 46.5 m.b.b.p. Tomado de Soto (2014).

Asimismo, en afloramientos y pozos se han constatado recientemente evidencias de una discontinuidad, de duración no determinada, entre ambos miembros, lo que es coherente con lo propuesto para las formaciones Guará y Botucatú por Scherer & Lavina (2006). En efecto, en ciertos afloramientos el pasaje entre ambos miembros incluye contactos irregulares con conglomerados basales (C. Goso, com. pers., 2016; Fig. XII-33). En el pozo Cañada del Charrúa E2, por otro lado, se ha reconocido un nivel de paleosuelos superior al metro de potencia entre ambos miembros (obs. pers.).

Estas observaciones, unido a las diferencias mencionadas más arriba, llevan a proponer como conveniente la separación de dos unidades de rango formacional:

Formación Tacuarembó y Formación Rivera, tal como propusieran Ferrando *et al*. (1987), pero debiendo realizarse un mapeo detallado de ambas unidades en superficie, evitando errores cometidos por otros autores.



**Figura XII-37.** Contacto irregular con conglomerados basales entre la Formación Tacuarembó y la suprayacente Formación Rivera. Gentileza C. Goso.

Debe aclararse que la separación de ambas unidades no siempre es fácil. A nivel de pozo, por ejemplo, Soto (2014) solamente reconoce de forma clara el Miembro Rivera en un pozo (el ya mencionado Cañada del Charrúa E2) entre seis analizados en el área de Pepe Núñez-Quintana. Similar problemática ha sido señalada para el resto de la cuenca (de Santa Ana & Veroslavsky, 2004).

De seguirse la propuesta de separación en dos formaciones, la edad de la Formación Tacuarembó *s*. *str*. quedaría con mayor probabilidad (dado el hiato reconocido) restringida al Jurásico Tardío. La edad de la Formación Rivera, teniendo en cuenta las dataciones radioisotópicas de las basaltos suprayacentes existentes en Uruguay y Brasil, sería no más joven que el Valanginiense-Hauteriviense.

## 7. CONCLUSIONES

Como resultado de los estudios llevados a cabo en el marco de esta tesis, se ha incrementado significativamente el número de taxones conocidos para la unidad (ver lista paleofaunística actualizada en Tabla XII-I).

Se ha demostrado que la diversidad de algunos clados es superior a lo que se creía originalmente, caso claro de los ginglimodios y los terópodos. En el primer caso, más allá de vagas referencias en la literatura a semionótidos o semionotiformes, nunca se había realizado un estudio sistemático e incorporando análisis filogenéticos. En este trabajo se ha demostrado la presencia de dos linajes de ginglimodios: Semionotiformes (al que afectivamente pertenecería el "pez de Walther") y Lepisosteiformes. En el segundo caso, se ha identificado en base al estudio morfológico de dientes la presencia de Megalosaurinae y Spinosaurinae, que se suman a los Ceratosauridae y Allosauridae anteriormente descritos (Soto & Perea, 2008; Soto, 2010), determinaciones que han sido ratificadas por análisis multivariados.

Es imperativo colectar nuevos restos de aquellos taxones que sólo pueden ser determinados a niveles muy inclusivos (e.g. Ginglymodi gen. et sp. indet., Testudines gen. et sp. indet., Crocodyliformes gen. et sp. indet.).

Se ha demostrado la importancia de la localidad de Cantera Bidegain, donde se recomienda centrar los esfuerzos prospectivos en el futuro cercano, máxime cuando actualmente se está realizando extracción de material de dicha cantera, poniendo en riesgo futuros estudios. De hecho, en esta localidad se han hallado muy recientemente materiales de posibles prístidos, anfibios y pterosaurios. En particular, el prístido representaría el miembro más antiguo de la familia a nivel mundial (Perea *et al*., 2016).

Colectivamente, la asociación fosilífera (y en particular la presencia de Ceratosauridae, Allosauridae y Megalosaurinae) permite proponer una edad Jurásico Tardío para el horizonte portador de los fósiles, próximo a la base de la unidad. La datación radiosotópica de un dique que recorta al Miembro Batoví y no alcanza a la Formación Arapey (G. Veroslavsky, com. pers., 2016), permitiría testear la edad aquí postulada.

La importancia regional de los fósiles de la Formación Tacuarembó radica en que son prácticamente los únicos fósiles de cuerpo conocidos para el Jurásico Tardío de la Cuenca Paraná-Chacoparaná, y de las pocas asociaciones fosilíferas de ambientes continentales conocidas para dicha época en Sudamérica (y la porción correlata de la cuenca en Namibia).

En efecto, salvo algunos concostráceos no estudiados de la Formación Guará y algunos restos de vertebrados de un *bonebed* del Miembro Krone de la Formación Twyfelfontein (Loffler & Porada, 1998), sólo se han registrado icnitas de invertebrados, dinosaurios y mamíferos en Brasil (e.g. Leonardi, 1980, 1981; Dentzien-Dias *et al*., 2007; Francischini *et al*., 2015, 2016).

Por tal motivo, varios de los taxones registrados en la Formación Tacuarembó representan los registros más antiguos en Sudamérica (caso del dipnoo *Arganodus*) y/o los más australes del mundo (caso del celacanto *Mawsonia* y los Ceratosauridae, Allosauridae, Spinosaurinae y Megalosaurinae). Algunos de los taxones de nivel genérico son hasta el momento endémicos de Tacuarembó, como la almeja gigante *Tacuaremboia*, la tortuga *Tacuarembemys* y el crocodiliforme *Meridiosaurus*.

La asociación de vertebrados muestra globalmente afinidades con asociaciones del Jurásico Tardío de Tanzania, Portugal y EE.UU., Cretácico Temprano a medio de Brasil y Jurásico Tardío a Cretácico medio del norte de África, lo que se ha ratificado mediante análisis de agrupamiento.

La reconstrucción paleoambiental propuesta, basada en evidencias sedimentológicas y geológicas, incluye cursos de agua tanto permanentes como efímeros, así como depósitos eólicos intercalados. Las condiciones ambientales que imperaban al momento de la depositación del Miembro Batoví se interpretan como significativamente menos áridas que las correspondientes al Miembro Rivera. Análisis de isótopos estables (en proceso) contribuirán a refinar la reconstrucción paleoambiental.

Debe realizarse un esfuerzo de mapeo y separación de los miembros (o formaciones) Batoví y Rivera, lo que tendría implicancias en el ámbito hidrogeológico.

**Tabla XII-I**. Lista paleofaunística actualizada (vertebrados) de la Formación Tacuarembó.

Chondrichthyes
  Hybodontidae
    Priohybodontinae
      *Priohybodus*
        ***P. arambourgi*** **(Perea *et al*., 2001, 2009; Soto, 2004; Soto *et al*., 2012a; este trabajo)**
Osteichthyes
  Actinopterygii
    Ginglymodi
      **Ginglymodi gen. et sp. indet. (este trabajo)**
      Semionotiformes
        **Semionotiformes gen. et sp. indet. (este trabajo)**
      Lepisosteiformes
        Lepidotidae
          **Lepidotidae gen. et sp. indet. (este trabajo)**
        Lepisosteoidei
          **Lepisosteoidei gen. et sp. indet. (este trabajo)**
  Sarcopterygii
    Dipnoi
      Arganodontidae
        *Arganodus*
          ***A. tiguidiensis*** **(Soto, 2004; Perea *et al*., 2009; Soto & Perea, 2010; este trabajo)**
    Actinistia
      Mawsoniidae
        Mawsoniinae
          *Mawsonia*
            ***Mawsonia*** **cf. *gigas* (Soto *et al*., 2012b; este trabajo)**
Testudinata
  Testudines
    ***Tacuarembemys kusterae*** **(Perea *et al*., 2014; este trabajo)**
    **Testudines gen. et sp. indet. (este trabajo)**
Crocodyliformes
    Mesoeucrocodylia
      **Mesoeucrocodylia gen. et sp. indet. (Soto, 2004; Perea *et al*., 2009; este trabajo)**
      Pholidosauridae
        Elosuchinae
          *Meridiosaurus*
            ***M. vallisparadisi*** **(Mones, 1980; Fortier *et al*., 2011; este trabajo)**
Dinosauria
  Theropoda
    Ceratosauria
      Ceratosauridae
        **Ceratosauridae gen. et sp. indet. (Soto & Perea, 2008; Soto, 2010)**
    Tetanurae
      Megalosauridae
        Megalosaurinae
          **Megalosaurinae gen. et sp. indet. (este trabajo)**
      Spinosauridae
        Spinosaurinae
          **Spinosaurinae gen. et sp. indet. (este trabajo)**
      Allosauridae
        **Allosauridae gen. et sp. indet. (Soto, 2010)**

# REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS


Agnolin, F. 2010. A new species of the genus *Atlantoceratodus* (Dipnoiformes: Ceratodontidei) from the uppermost Cretaceous of Patagonia and brief overview of fossil dipnoans from the Cretaceous and Paleogene of South America. *Brazilian Geographical Journal: Geosciences and Humanities research medium* 1(2):162–210.

Allain, R.; Xaisanavong, T.; Richir, P.; Khentavong, B. 2012.The first definitive Asian spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the early cretaceous of Laos. *Naturwissenschaften*. 99(5):369–377.

Almeida, F.F.M. de. 1953. Botucatu, a triassic desert of South America. In: IUGS, International Geological Congress, 19, Argel, Argelia. *Comptes Rendus*, Argelia, 19(7):9-24.

Alvarado-Ortega, J., P.M. Brito, H.G. Porras-Múzquiz & I.H. Mújica-Monroy. 2016. A Late Cretaceous marine long snout ‘‘pejelagarto’’ fish (Lepisosteidae, Lepisosteini) from Múzquiz, Coahuila, northeastern Mexico. *Cretaceous Research* 57: 19–28.

Alves, Y.M., Machado, L.P., Bergqvist, L.P. & Brito, P.M. 2013. Redescription of two lungfish (Sarcopterygii: Dipnoi) tooth plates from the Late Cretaceous Bauru Group, Brazil. *Cretaceous Research* 40:243–250.

Amiot, R.; Buffetaut, E.; Lécuyer, C.; Wang, X.; Boudad, L.; Ding, Z.; Fourel, F.; Hutt, S.; Martineau, F.; Medeiros, A.; Mo, J.; Simon, L.; Suteethorn, V.; Sweetman, S.; Tong, H.; Zhang, F.; Zhou, Z. (2010). Oxygen isotope evidence for semi-aquatic habits among spinosaurid theropods. *Geology* 38(2):139–142.

Anderson, P. E., M. J. Benton, C. N. Trueman, B. A. Paterson & G. Cuny. 2007. Palaeoenvironments of vertebrates on the southern shore of Tethys: the nonmarine Early Cretaceous of Tunisia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 243:118–131.

Anquetin J. 2011: Evolution and palaeoecology of early turtles: a review based on recent discoveries in the Middle Jurassic. *Bulletin de la Société Géologique de France* 182(3):235-244.

Anquetin J. 2012: Reassessment of the phylogenetic interrelationships of basal turtles (Testudinata). *Journal of Systematic Palaeontology* 10(1):3-45.

Anquetin, J., P. M. Barrett, M. E. H. Jones, S. Moore-Fay & S. E. Evans. 2009. A new stem turtle from the Middle Jurassic of Scotland: new insights into the evolution and palaeoecology of basal turtles. *Proceedings of the Royal Society B* 276:879–886.

Apesteguia, S., Agnolin, F.L., Cleason, K. 2007. Review of Cretaceous dipnoans from Argentina (Sarcopterygii: Dipnoi) with descriptions of new species. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 9:27–40.

Apesteguía S., Smith N.D., Juárez Valieri R., Makovicky P.J. 2016. An Unusual New Theropod with a Didactyl Manus from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *PLos ONE*11(7): e0157793.

Arambourg, C. & L. Bertin. 1958. Super-ordre des Holosteéns et des Halecostomi (Holostei et Halecostomi). In *Traité de Zoologie: Anatomie, Systématique, Biologie*. 13, ed. P.P. Grassé, 2173–2203.Paris: Masson et Cie.

Arratia, G. & Cione, A. 1996. The Record of Fossil Fishes of Southern South America. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30: 9-72.

Arratia, G. & Schultze, H. P. 1999a. Semionotiform fish from the Upper Jurassic of Tendaguru (Tanzania). *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, geowissenschaftliche Reihe* 2: 135-153.

Argast, S.; Farlow J.O.; Gabet, R.M. & Brinkman, D.L. 1987. Transport induced abrasion of fossil reptilian teeth: implications for the existence of Tertiary dinosaurs in the Hell Creek Formation, Montana. *Geology* 15: 927-930.

Arratia, G. 2009. Identifying patterns of diversity of the actinopterygian fulcra.*Acta Zoologica,* 90 (Supplement 1):220–235.

Arratia, G. & Schultze, H. P. 1999a. Semionotiform Fish from the Upper Jurassic of Tendaguru. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Geowissenschaftliche Reihe* 2:135–153.

Arratia, G. & H.-P. Schultze. 1999b. Mesozoic fishes from Chile; pp. 565–593 in G. Arratia & H.-P.Schultze (eds.), *Mesozoic Fishes 2 — Systematics and Fossil Record*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.

Arratia, G. & Schultze, H. P. 2015. A new fossil actinistian from the Early Jurassic of Chile and its bearing on the phylogeny of Actinistia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 35(5): e98352.

Assine, M. L.; Piranha, J. M. & Carneiro, C. D. R. 2004.Os paleodesertos Pirambóia e Botucatu. Em: *Geologia do Continente Sul-Americano: Evolução daObra de Fernando Flávio Marques de Almeida*, pp. 77-93, São Paulo, Beca.

Bakker, R.T. 2000. Brontosaur killers: Late Jurassic allosaurids as sabre-tooth cat analogues. *Gaia* 15: 145-158.

Bakker, R.T. & Bir, G. 2004. Dinosaur crime scene investigations: theropod behavior at Como Bluff, Wyoming, and the evolution of birdness. Pp. 301-342 in Currie, P.J.; Koppelhus, E.B.; Shugar, M.A. & Wright, J.L (eds.), *Feathered Dragons, Studies on the Transition from Dinosaurs to Birds*. Indiana University Press.

Barrett, P.M., Benson, R.B.J, Rich, T.H., and Vickers-Rich, P. 2011. First spinosaurid dinosaur from Australia and the cosmopolitanism of Cretaceous dinosaur faunas. *Biology Letters.*

Batsch, A. J. G. G. 1788. Versuch einer Anleitung, zur Kenntniß und Geschichte der Thiere und Mineralien. *Akademische Buchhandlung*, Jena, 528 pp.

Bauer, G. and Wächtler K. (eds.). 2001. Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionoida. Springer-Verlag, Berlin

Behrensmeyer, A. K. 2007. Bonebeds through geologic time.Pp. 65-102 in Rogers, R., D. Eberth, and T. Fiorillo (eds.), *Bonebeds: Genesis, Analysis, and Paleobiological Significance*. Chicago: University of Chicago Press

Benson, R.B.J.; Brusatte, S.L.; Hutt, S. & Naish, D. 2009. A new large basal tetanuran (Dinosauria: Theropoda) from the Wessex Formation (Barremian) of the Isle of Wight, England. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 612-615.

Benson, R.B.J.; Carrano, M.T. & Brusatte, S. 2010. A new clade of archaic large-bodied predatory dinosaurs (Theropoda: Allosauroidea) that survived to the latest Mesozoic. *Naturwissenchaften* 97(1): 71-78.

Benson, R. B. J., G. Domokos, P. L. Varkonyi & R. R. Reisz. 2011. Shell geometry and habitat determination in extinct and extant turtles (Reptilia: Testudinata). *Paleobiology* 37:547–562.

Benton, M.J. & Clark, J.M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. Pp. 295-338 *in* Benton, M. J. (ed.), *The phylogeny and classification of the tetrapods,* Vol. 1. Clarendon Press, Oxford.

Benton, M.J.; Bouaziz, S.; Buffetaut, E.; Martill, D.; Ouaja, M.; Soussi, M. & Trueman, C. 2000. Dinosaurs and other fossil vertebrates from fluvial deposits in the Lower Cretaceous of southern Tunisia. *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology* 157: 227-246.

Benvenuto, A. 2016. Geología de la región centro-sur del Departamento Tacuarembó. Trabajo Final de la Lic. en Geología. Facultad de Ciencias, 104 pp.

Bermúdez-Rochas, D.D. 2009. New hybodont shark assemblage from the Early Cretaceous of the Basque-Cantabrian Basin. *Geobios* 42:675-686.

Bermúdez-Rochas, D.D. & F.J. Poyato-Ariza. 2015. A new semionotiform actinopterygian fish from the Mesozoic of Spain and its phylogenetic implications. *Journal of Systematic Palaeontology* 13(4): 265–285.

Bona, P. & M. S. de la Fuente. 2005. Phylogenetic and paleobiogeographic implications of Yaminuechelys maior (Staesche, 1929) new comb., a large long-necked chelid turtle from the early Paleocene of Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25:569–582.

Bonaparte, J.F.; W.-D. Heinrich, & R. Wild, 2000, "Review of *Janenschia* Wild, with the description of a new sauropod from the Tendaguru beds of Tanzania and a discussion on the systematic value of procoelous caudal vertebrae in the Sauropoda", *Palaeontographica Abteilung A* 256(1-3):25-76.

Bonin, F., B. Devaux & A. Dupre. 2006. *Turtles of the World*. John Hopkins University Press, Baltimore, 416 pp.

Bossi, J. 1966. *Geología del Uruguay*. Departamento de Publicaciones de la Universidad de la República, Montevideo. 469 pp.

Bossi, J.; Ferrando, L.A.; Fernández, A.; Elizalde, G.; Morales, H.; Ledesma, J.; Carballo, E.; Medina, E.; Ford, I. & Montaña, J.R. (eds.). 1975. *Carta geológica del Uruguay. Escala 1/1.000.000.* Montevideo. 32 pp.

Bossi, J; Ferrando, L; Montaña, J.; Campal, N.; Morales, H.; Gancio, F.; Schipilov, A.; Piñeyro, D. & Sprechmann, P. 1998. *Carta Geológica del Uruguay*. Escala 1:500.000. Geo Editores SRL, Montevideo. (CD-ROM)

Bossi, J; Ferrando, L; Montaña, J.; Campal, N.; Morales, H.; Gancio, F.; Schipilov, A.; Piñeyro, D. & Sprechmann, P. 2001. *Carta Geológica del Uruguay. Escala 1:500.000.* Geo Editores SRL, Montevideo. (CD-ROM)

Bossi, J. & Navarro, R. 1991. *Geología del Uruguay*. Departamento de Publicaciones de la Universidad de la República, Montevideo. 967 pp.

Bouaziz, S., Buffetaut, E., Ghanmi, M., Jaeger, J.-J., Martin, M., Mazin, J.-M., Tong, H. 1988.Nouvelles découvertes de vertébrés fossiles dans l'Albien du sud tunisien. *Bulletin de la Société Géologique de France* 4:335–339.

Boucot, A.J. 1990. *Evolutionary paleobiology of behaviour and coevolution*.Elsevier, Amsterdam.

Bourdon, J.; Wright, K.; Lucas, S.G.; Spielmann, J.A. & Pence, R. 2011.Selachians from the Upper Cretaceous (Santonian) Hosta Tongue of the Point Lookout Sandstone, central New Mexico.New Mexico Museum of Natural History and Science, *Bulletin* 52, 54 pp.

Bräm, H. 1965. Die Schildkröten aus dem oberen Jura (Malm) der Gegend von Solothurn. *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen* 83:1–190.

Briggs, D.E.G.; Weedon, M.J. & Whyte, M.A. 1993. Arthropoda (Crustacea excluding Ostracoda). Pp. 321-342 *in* Benton, M.J. (ed.), *The Fossil Record 2*. Chapman & Hall, London. xvii + 845 pp.

Brinkman, D. B. & E. L. Nicholls. 1991. Anatomy and relationships of the turtle *Boremys pulchra* (Testudines: Baenidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 11:302–315.

Brinkman, D. B. & J.-H. Peng, 1993. New material of *Sinemys* (Testudines, Sinemydidae) from the Early Cretaceous of China. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30:2139–2152.

Brinkman, D. B., K. Stadtman & D. Smith. 2000. New material of *Dinochelys whitei* Gaffney, 1979, from the Dry Mesa Quarry (Morrison Formation, Jurassic) of Colorado. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20:269–274.

Brito, P. M. &Gallo, V. 2002. A new pleuropholid, Gondwanapleuropholis longimaxillaris n g, n sp.(Actinopterygii, Teleostei) from the Jurassic of north east Brazil. Comptes Rendus Palevol 1(8):697-703.

Brito, P.M. & Gallo, V. 2003. A new species of *Lepidotes* (Neopterygii: Semionotiformes: Semionotidae) from the Santana Formation, Lower Cretaceous of northeastern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23(1):47-53.

Brito, P. M., R. J. Bertini, D. M. Martill & L. O. Salles. 1994. Vertebrate fauna from the Missão Velha Formation (Lower Cretaceous NE, Brazil). *Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil*, Rio Claro, pp. 139–140.

Brito, P. M. & D. Martill. 1999. Discovery of a juvenile Coelacanth in the Lower Cretaceous, Crato Formation, Northeastern Brazil. *Cybium* 23:311–314.

Britt, B.B. 1991. Theropods of Dry Mesa Quarry (Morrison Formation, Late Jurassic), Colorado, with an emphasis on Torvosaurus tanneri. *Brigham Young University Geology Studies* 37: 1-72.

Brochu, C.A. 2001. Crocodylian snouts in space and time: phylogenetic approaches toward adaptive radiation. *American Zoologist* 41:564-585.

Brochu, C. A. 2013. Phylogenetic relationships of Palaeogene ziphodont eusuchians and the status of *Pristichampsus* Gervais, 1853. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh.*

Brochu, C.A.; Bouaré, M.L.; Sissoko, F.; Roberts, E.M. & O'Leary, M.A. 2002. A dyrosaurid crocodyliform braincase from Mali. *Journal of Paleontology* 76(6):1060– 1071.

Brusatte, S.L.; Benson, R.J., Carr, T.C.; Williamson, T.E. & Sereno, P.C. 2007. The systematic utility of theropod enamel wrinkles. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27(4): 1052-1056.

Brusatte, S.L. & Sereno, P.C. 2007. A new species of *Carcharodontosaurus* (Dinosauria: Theropod) from the Cenomanian of Niger and a revision of the genus. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27(4): 902-916.

Buckley, G.A.; Brochu, C.A.; Krause, D.W. & Pol, D. 2000.A pug-nosed crocodyliforms from the Late Cretaceous of Madagascar.*Nature* 405:941–944.

Buffetaut, E. 2007.The spinosaurid dinosaur Baryonyx (Saurischia, Theropoda) in the Early Cretaceous of Portugal.*Geological Magazine* 144:1021–1025.

Buffetaut, E. 2008. Spinosaurid teeth from the Late Jurassic of Tendaguru, Tanzania, with remarks on the evolutionary and biogeographical history of the Spinosauridae. *Mid-Mesozoic Life and Environments*, Cognac, pp. 26-28.

Buffetaut, E. 2013. An early spinosaurid dinosaur from the Late Jurassic of Tendaguru (Tanzania) and the evolution of the spinosaurid dentition*Oryctos* 10, 8 pp.

Buffetaut, E., Suteethorn, V., Tong, H. & Amiot, R. 2008. An Early Cretaceous spinosaurid theropod from southern China.*Geological Magazine* 145:745-748.

Buffetaut, E.& Ford, R.LE. 1979. The crocodilian *Bernissartia* in the Wealden of the Isle of Wight. Palaeontology 22(4):905–912.

Buffetaut, E. & Hutt, S. 1980. *Vectisuchus leptognathus*, n.g. n. sp., a slender-snouted goniopholid crocodilian from the Wealden of the Isle of Wight. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläeontologie Monatshefte* 7:385–390.

Buffetaut, E.; Martill, D. & Escuillié, F. 2004. Pterosaurs as part of a spinosaur diet. *Nature* 430: 33.

Campbell, K. S. W., & R. E. Barwick. 2001. *Diabolepis* and its relationship to the Dipnoi. Journal of Vertebrate Paleontology 21(2):227–241.

Campbell, K.S.W.; Barwick, R.E. & Senden, T.J. 2009.Evolution of dipnoans (lungfish) in the Early Devonian of southeastern Australia. *Alcheringa* 33:59–78.

Canale, J.I.; Scanferla, C.A.; Agnolín, F.L. & Novas, F.E. 2009. New carnivorous dinosaur from the Late Cretaceous of NW Patagonia and the evolution of abelisaurid theropods. *Naturwissenschaften* 96(3): 409-414.

Candeiro, C. R. A., F. Fanti, F. Therrien & M. C. Lamanna. 2011. Continental fossil vertebrates from the mid-Cretaceous (Albian–Cenomanian) Alcântara Formation, Brazil, and their relationship with contemporaneous faunas from North Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 297:439–451.

Caorsi, J. & Goñi, J.C. 1958. Geología uruguaya. Instituto Geológico del Uruguay, *Boletín* 37: 1-73.

Cappetta, H. 1986. Types dentaires adaptatifs chez les sélaciens actuels et post-paléozoïques. *Palaeovertebrata* 16(2):57-76.

Cappetta, H. 1987. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. Pp. 1-193 *in* Schultze, H.-P. (ed.), *Handbook of Paleoichthyology*, Chondrichthyes II, 3B. Gustav Fischer Verlag, Sttutgart. 193 pp.

Cappetta, H.; Buffetaut, E.; Suteethorn, V. 1990. A new hybodont shark from the Lower Cretaceous of Thailand. *Neues Jarbuch für Geologie und Paläontologie*, *Mh*., H. 11: 659-666.

Cappetta, H.; Duffin, C. & Zidek, J. Chondrichthyes. Pp. 593-609 *in* Benton, M.J. (ed.), *The Fossil Record 2*. Chapman & Hall, London. xvii + 845 pp.

Carballido, J.L., Pol, D., Cerda, I. & Salgado, L. 2011.The osteology of Chubutisaurus insignis Del Corro, 1975 (Dinosauria: Neosauropoda) from the 'Middle' Cretaceous of Central Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31:93–110.

Carpenter, K. 2000. Evidence of predatory behavior by carnivorous dinosaurs. *Gaia* 15: 135-144.

Carpenter, K.; Miles, C. & Cloward, K. 2005a. New small theropod from the Upper Jurassic Morrison Formation of Wyoming. Pp. 23-48 *in* Carpenter, K. (ed.), *The Carnivorous Dinosaurs*. Indiana University Press.

Carpenter, K.; Miles, C.; Ostrom, J.H. & Cloward, K. 2005b. Redescription of the small maniraptoran theropods *Ornitholestes* and *Coelurus* from the Upper Jurassic Morrison Formation of Wyoming. Pp. 49-71 *in* Carpenter, K. (ed.), *The Carnivorous Dinosaurs*. Indiana University Press.

Carrano, M.T. & Sampson, S.C. 2008. The phylogeny of Ceratosauria (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Systematic Palaeontology* 6(2): 183-236.

Carvalho, M. S. S. 1982. O gênero *Mawsonia* na ictiofáunula do Cretáceo do estado da Bahia. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 54:519–539.

Carvalho, M. S. S. 2002. O gênero *Mawsonia* (Sarcopterygii, Actinistia), no Cretáceo das bacias Sanfranciscana, Tucano, Araripe, Parnaíba e São Lúıs. Rio de Janeiro. Ph.D. dissertation, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 177 pp.

Carvalho, M.S.S., Gallo, V., Santos, H.R.S. 2013. New species of coelacanth fish from the Lower Cretaceous (Albian) of the Grajaú Basin, NE Brazil. *Cretaceous Research* 46:80-89.

Carvalho, M. S. S. & J. G. Maisey, 2008. New occurrence of *Mawsonia* (Sarcopterygii: Actinistia) from the Early Cretaceous of the Sanfranciscana Basin, Minas Gerais, southeastern Brazil. Pp. 109–144 in L. Cavin, A. Longbottom & M. Richter (eds.), *Fishes and the Break-up of Pangaea*. Geological Society, Special Publications 295, London.

Casier, E. 1961. Matériaux pour la faune ichthyologique Eocrétacique du Congo. *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Série 8, Sciences Géologiques* 39:1–96.

Casier, E. 1969. Addenda aux connaissances sur la faune ichthyologique de la série de Bokungu (Congo). *Annales du Musee Royal de l'Afrique Centrale, Sciences Geologiques* 62:1-24.

Castro, D.F., Toledo, C.E.V., Sousa, E.P., Medeiros, M.A. 2004. Novas ocorrências de *Asiatoceratodus* (Osteichthyes, Dipnoiformes) na Formação Alcântara, Eocenomaniano da Bacia de São Luís, MA, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7:245-248.

Cavin, L. 2008. Palaeobiogeography of Cretaceous bony fishes (Actinistia, Dipnoi and Actinopterygii); pp. 165–183 in L. Cavin, A. Longbottom & M. Richter (eds.), *Fishes and the Break-up of Pangaea*. Geological Society, Special Publications 295, London.

Cavin, L. 2010. Diversity of Mesozoic semionotiform fishes and the origin of gars (Lepisosteidae). *Naturwissenschaften* 97: 1035–1040.

Cavin, L., Boudad, L., Tong, H., Läng, E., Tabouelle, J. & Vullo, R. 2015. Taxonomic composition and trophic structure of the continental Bony fish assemblage from the Early Late Cretaceous of southeastern Morocco. *PLoS One 10* (5).

Cavin, L., U. Deesri & V. Suteethorn. 2013. Osteology and relationships of *Thaiichthys* nov. gen., a Ginglymodi from the Late Jurassic-Early Cretaceous of Thailand. *Palaeontology* 56: 183–208.

Cavin, L. & P.M. Brito. 2001. A new Lepisosteidae (Actinopterygii: Ginglymodi) from the Cretaceous of the Kem Kem beds, southern Morocco. *Bulletin de la Société geólogique de France* 172(5): 661–670.

Cavin, L. & P. L. Forey. 2004. New mawsoniid coelacanth (Sarcopterygii: Actinistia) remains from the Cretaceous of the Kem Kem beds, Southern Morocco; pp. 493–506 in G. Arratia and A. Tintori (eds.), *Mesozoic Fishes 3—Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.

Cavin, L., P. L. Forey, E. Buffetaut & H. Tong. 2005. Latest European coelacanth shows Gondwanan affinities. *Biology Letters* 1:176–177.

Cavin, L., H. Tong, L. Boudad, C. Meister, A. Piuz, J. Tabouelle, M. Aarab, R. Amiot, E. Buffetaut, G. Dyke, S. Hua & J. Le Loeuff. 2010. Vertebrate assemblages from the early Late Cretaceous of southeastern Morocco: an overview. *Journal of African Earth Sciences* 57:391–412.

Cavin, L. & V. Suteethorn. 2006. A new semionotiform (Actinopterygii, Neopterygii) from Upper Jurassic—Lower Cretaceous deposits of North-East Thailand, with comments on the relationships of semionotiforms. *Palaeontology* 49: 339–353.

Cavin, L., Suteethorn, V., Buffetaut, E., Tong, H. 2007. A new Thai Mesozoic lungfish (Sarcopterygii, Dipnoi) with an insight into post-Palaeozoic dipnoan evolution. Zoological Journal of the Linnean Society 149:141–177.

Cavin, L., Valentin, X., & Garcia, G. 2016. A new mawsoniid coelacanth (Actinistia) from the Upper Cretaceous of southern France. *Cretaceous Research* 62:65-73.

Charig A.J. & Milner, A.C., 1997. *Baryonyx walkeri*, a fish-eating dinosaur from the Wealden of Surrey. *Bulletin of the Natural History Museum of London, Geology Series* 53(1): 11-70.

Chen, W., Z. Sun, A. Tintori & D. Jiang. 2014. A new species of *Sangiorgioichthys* Tintori & Lombardo, 2007 (Actinopterygii; Semionotiformes) from the Pelsonian (Anisian, Middle Triassic) of Guizhou Province, South China. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 273(1): 65–74.

Churcher, C.S. & De Iuliis, G. 2001. A new species of *Protopterus* and a revision of *Ceratodus humei* (Dipnoi: Ceratodontiformes) from the Late Cretaceous Mut Formation of Eastern Dakhleh Oasis, Western Desert if Egypt. *Paleontology* 44(2): 305-323.

Churcher, C.S., De Iuliis, G., Kleindienst, M.R. 2006. A new genus for the dipnoan species *Ceratodus tuberculatus* Tabaste, 1963. *Geodiversitas* 28:635–647.

Chure, D.J. 2000. *A new species of* Allosaurus *from the Morrison Formation of Dinosaur National Monument (Utah–Colorado) and a revision of the theropod family Allosauridae*. Ph.D. dissertation. Columbia University, 964 pp.

Chure, D.J. 2001. On the type and referred material of *Laelaps trihedrodon* Cope 1877 (Dinosauria: Theropoda). Pp. 10-18 *in* Tanke, D. & Carpenter, K. (eds.), *Mesozoic Vertebrate Life*. Indiana University Press.

Chure, D.J.; Litwin, R.; Hasiotis, S.T.; Evanoff, E. & Carpenter, K. 2006. The fauna and flora of the Morrison Formation. Pp. 233-249 *in*. Foster, J.R. & Lucas, S.G.R.M. (eds), *Paleontology and Geology of the Upper Jurassic Morrison Formation*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 36:233-249.

Cione, A.L. & Gouiric corregir texto-Cavalli, S. 2012. *Metaceratodus kaopen* comb.nov. and *M. wichmanni* comb. nov., two Late Cretaceous South American species of an austral lungfish genus (Dipnoi). *Alcheringa* 36:203–216.

Cione, A.L., Gasparini, Z., Leanza, H. & Zeiss, A. 1987. Marine oberjurassische Plattenkalke in Argentinien (Ein erster Forschungsbericht).*Archaeopteryx* 5: 13-22.

Cione, A.L.; Gouiric-Cavalli, S.; Gelfo, J.N. & Goin, F.J. 2010.The youngest non-lepidosirenid lungfish of South America (Dipnoi, latest Paleocene-earliest Eocene, Argentina).*Alcheringa* 1-6.

Clark, J. M. 1994. Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. Pp. 84-97 *in* N. C. Fraser, N.C. & Sues, H.-D. (eds.), *In the shadow of the dinosaurs*. Cambridge University Press, New York.

Clément, G. 2005. A new coelacanth (Actinistia, Sarcopterygii) from the Jurassic of France, and the question of the closest relative fossil to *Latimeria*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25:481–491.

Clemens W.A.; Goodwin, M.B., Hutchison JH, Schaff, C.R., Wood, C.B. & Colbert, M.W.. 2007. First record of a Jurassic mammal (?"Peramura") from Ethiopia.*Acta Palaeontologica Polonica* 52:433–439.

Cloutier, R. 1991. Interrelationships of Palaeozoic actinistians: Patterns and trends. Pages 379-426 in (Chang M.-M., Zhang G., & Liu Y. (eds.), *Early vertebrates and related problems of evolutionary biology*. Science Press, Beijing.

Coates, M. I. & Gess, R. W. 2007. A new reconstruction of *Onychoselache traquairi*, comments on early chondrichthyan pectoral girdles and hybodontiform phylogeny. *Palaeontology* 50: 1421-1446.

Colin, J.-P. 1994. Mesozoic-Cenozoic lacustrine sediments of the Zaïre Interior Basin. Pp. 31-36 *in* Gierlowski-Kordeschand, E. & Kelts, K. (eds.), *Global Geological Record of Lake Basins*. I.G.C.P. Project 324. Cambridge University Press, Cambridge.

Cope, E. D. 1871. Contribution to the ichthyology of the Lesser Antilles. *Transactions of the American Philosophical Society* 14:445–483.

Cope, E.D. 1872. Observations of the systematic relations of the fishes. *Proceedings of the American Association for the Advancement of Scienc*e 20: 317–343.

Coria, R. A.; Currie, P. J. 2006. A new carcharodontosaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Upper Cretaceous of Argentina. *Geodiversitas* 28(1):71–118.

Cúneo, R. & S. Bowring. 2010. Dataciones geocronológicas preliminares en la Cuenca Cañadon Asfalto, Jurásico de Chubut, Argentina. Implicancias geológicas y paleontológicas; p. 153 in Abstracts, *X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de PaleontologÍa*, 20–24 September 2010, La Plata.

Cunha, F.L. de S. & Ferreira, C.S. 1980. *Um dipnoi na Formaçao Itapecurú (Cenomaniano), Maranhao, Brasil*. II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología, Buenos Aires, Actas (2): 1-9.

Cuny,G. 1998. Primitive neoselachian sharks: a survey. *Oryctos* 1:3-21.

Cuny, G., Cavin, L., Suteethorn, V. 2009. A new hybodont with a cutting dentition from the Lower Cretaceous of Thailand. *Cretaceous Research* 30:515-520.

Cuny, G., Cobbet, A.M., Meunier, F.J., Benton, M.J. 2010. Vertebrate microremains from the Early Cretaceous of southern Tunisia. *Geobios* 43:615-628.

Cuny, G., Ouaja, M., Srarfi, D., Schmitz, L., Buffetaut, E., Benton, M.J. 2004. Fossil sharks from the Early Cretaceous of Tunisia. *Revue de Paléobiologie* 9:127-142.

Cuny, G. & S. Risnes 2005. The enameloid microstructure of the teeth of synechodontiform sharks (Chondrichthyes: Neoselachii). *Journal ofVertebrate Palaeontology* 3(2):8-19.

Cuny, G.; Suteethorn, V.; Buffetaut, E. & Philippe, M. 2003. Hybodont sharks from the Mesozoic Khorat Group of Thailand. *Mahasarakham University Journal* 22: 49-68.

Cuny, G., Suteethorn, V., Kamha, S., Buffetaut, E. 2008. Hybodont sharks from the Lower Cretaceous Khok Kruat Formation of Thailand, and hybodont diversity during the Early Cretaceous. In: Cavin, L., Longbottom, A., & Richter, M. (Eds.), *Fishes and the Break-up of Pangaea*. Geological Society, London, Special Publication 295, pp. 93-107.

Cupello, C.; Batista, T.A.; Fragoso, L.G. & Brito, P.M. 2016. Mawsoniid remains (Sarcopterygii: Actinistia) from the lacustrine Missão Velha Formation (Lower Cretaceous) of the Araripe Basin, North-East Brazil. *Cretaceous* Research 65:10-16.

Cupello, C.D., Bermúdez-Rochas, D.D., Martill, D.M., Brito, P.M. 2012. The hybodontiformes (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Missão Velha Formation (?Lower Cretaceous) of the Araripe Basin, North-East Brazil. *Comptes Rendus Palevol* 11: 41-47.

Currie, P.J. 1995. New information on the anatomy and relationships of *Dromaeosaurus albertensis* (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology* 15: 576-591.

Currie, P.J. & Azuma, Y. 2006. New specimens, including a growth series, of Fukuiraptor (Dinosauria, Theropoda) from the Lower Cetaceous Kitadani Quarry of Japan. *Journal of the Paleontological Society of Korea* 22(1): 15-27.

Currie, P.J.; Rigby, J.K. (Jr.) & Sloan, R.E. 1990. Theropod teeth from the Judith River Formation of southern Alberta, Canada. Pp. 107-125 *in* Carpenter, K. & Currie, P.J. (eds.), *Dinosaur Systematics: Perspectives and Approaches*. Cambridge University Press, Cambridge.

d'Erasmo, G. 1960. Nuovi avanzi ittiolitici della "serie di Lugh" in Somalia conservati nel Museo Geologico di Firenze. *Palaeontographica Italica* 55: 1-23.

Da Silva, J.S. 1990. *Paleontología de la Formación Tacuarembó (Uruguay). Avance 1989*. I Congreso Uruguayo de Geología, Montevideo, Actas (2): 27-31.

Dal Sasso, C.; Maganuco, S.; Buffetaut, E. & Méndez, M.A. 2005. New information on the skull of the enigmatic theropod *Spinosaurus*, with remarks on its sizes and affinities. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25:888-896.

Dalla Vecchia, F.M. 1995. Second record of a site with dinosaur skeletal remains in Libya (northern Africa). *Natura Nascosta* 11: 16-19.

Danilov, I. G. & J. F. Parham. 2007. The type series of '*Sinemys*' *wuerhoensis*, a problematic turtle from the Lower Cretaceous of China, includes at least three taxa. *Palaeontology* 50:431–444.

Datta, P. M., P. Manna, S. C. Ghosh & D. P. Das. 2000. The first Jurassic turtle from India. *Palaeontology* 43:99–109.

Broin, F. de L. de.2002, *Elosuchus*, a new genus of crocodile from the Lower Cretaceous of the North of Africa.*Comptes Rendus Palevol* 1:275-285.

de la Fuente, M. S., L. Salgado, A. Albino, A. M. Báez, J. F. Bonaparte, J. O. Calvo, L. Chiappe, L. S. Codorniú, R. Coria, Z. Gasparini, B. J. González Riga, F. E. Novas & D. Pol. 2007. Tetrápodos continentales del Cretácico de la Argentina: una s_ıntesis actualizada. *Ameghiniana* (Publicación especial) 11:137–153.

de la Fuente, M. S., A. M. Umazano, J. Sterli & J. L. Carballido. 2011. New chelid turtles of the lower section of the Cerro Barcino Formation (Aptian–Albian?), Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 32:527–537.

de Santa Ana, H. 2004. *Análise Tectono–estratigráfica das Seqüências Permotriassica e Jurocretácea da Bacia Chacoparanense Uruguaia ("Cuenca Norte"*).Tese de Doutorado. UNESP, Rio Claro, 274 pp. [inédito]

de Santa Ana, H., Goso, C. & Daners, G. 2006a. Cuenca Norte: Estratigrafía del Carbonífero-Pérmico. En: Veroslavsky, G., Ubilla, M. & Martínez, S (eds.), *Cuencas Sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales- Paleozoico*. DIRAC-Facultad de Ciencias, Montevideo, pp. 209-256.

de Santa Ana, H. & Gutiérrez, L. 2000. Formación Mangrullo (Cuenca Norte, Uruguay): estratigrafía y recursos minerales asociados. *Revista de la SociedadUruguaya de Geología* 7:2-14.

de Santa Ana, H. & Veroslavsky, G. 2004. La tectosecuencia volcanosedimentaria de la Cuenca Norte de Uruguay. Edad Jurásico-Cretácico Temprano. Pp. 53-76 *in* Veroslavsky, G.; Ubilla, M. & Martínez, S. (eds.), *Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales. Mesozoico.* 2a Ed. DIRAC, Montevideo.

de Santa Ana, H., Veroslavsky, G., Fúlfaro, V. & Rossello, E. 2006b. Cuenca Norte: Evolución tectónica y sedimentaria del Carbonífero-Pérmico. En: Veroslavsky, G., Ubilla, M. & Martínez, S (eds.), *Cuencas Sedimentarias de Uruguay:geología, paleontología y recursos naturales - Paleozoico*. DIRAC-Facultad de Ciencias, Montevideo, pp. 209-256.

Deesri, U., Cavin, L., Claude, J., Suteethorn, V., & Yuangdetkla, P. 2009.Morphometric and taphonomic study of a ray-finned fish assemblage (*Lepidotes buddhabutrensis*, Semionotidae) from the Late Jurassic–earliest Cretaceous of NE Thailand. Pp. 115–124 in E. Buffetaut, G. Cuny, J. Le Loeuff, & V. Suteethorn (eds.), *Late Palaeozoic and Mesozoic Continental Ecosystems in SE Asia*. Geological Society, London.

Deesri, U., K. Lauprasert, V. Suteethorn, K. Wongko & L. Cavin. 2014. A new species of the ginglymodian fish Isanichthys from the Late Jurassic Phu Kradung Formation, northeastern Thailand. *Acta Palaeontologica Polonica* 59(2):313–331.

Dentzien-Dias, P.C.; Schulz, C.L.; Scherer, C.M.S. & Lavina, E.L.C. 2007. The trace fossil record from the Guará Formation (Upper Jurassic?), southern Brazil.*Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 65(4): 585-600.

Dubiel, R.F., Blodgett, R.H., & Bown, T.M.. 1987. Lungfish burrows in the Upper Triassic Chinle and Dolores Formations, Colorado Plateau.*Journal of Sedimentary Petrology* 57:12-21.

Duffin, C.J. 1985. Hybodont selachian genus *Lissodus* Brough (1835).*Palaeontographica Abteilung*, A 188: 105-152.

Duffin, C.J. 2001. The hybodont shark, *Priohybodus* d'Erasmo 1960 (Early Cretaceous, northern Africa). *Zoological Journal of the Linnean Society* 133: 285-301.

Duffin, C.J., & Cuny, G. 2008. *Carcharopsis prototypus* and the adaptations of single crystallite enameloid in cutting dentitions. *Acta Geologica Polonica* 58:181-184.

Dutel, H., Herbin, M. & Clément, G. 2015. First occurrence of a mawsoniid coelacanth in the Early Jurassic of Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology* 35 (3).

Dutheil, D. B. 1999a. An overview of the freshwater fish fauna from the Kem Kem beds (Late Cretaceous: Cenomanian) of southeastern Morocco; pp. 553–563 in G. Arratia and H.-P. Schultze (eds.), *Mesozoic Fishes 2—Systematics and Fossil Record*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.

Dutheil, D.B. 1999b. The first articulated fossil cladistian: Serenoichthys kemkemensis, gen. et sp. nov., from the Cretaceous of Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19(2):243-246

Dutheil, D.B.; Métais, E. & Moureau, F. 2010.Basal vertebrate diversity from the Mesozoic of northern Libya. 4th French Congress on Stratigraphy,A Paris.

Dutra, M.F.A. & Lima, M. C. S. 2001.Peixes do Albiano-Cenomaniano do GrupoItapecuru no estado do Maranhão, Brasil. Pp. 191-208 *in*Rossetti, D. de F.; Goés, A.M. & Truckenbrodt, W. (eds.),*O Cretáceo na Bácia do São Luis-Grajaú*. Museo Paraense Emílio Goeldi.

Dutra, M. F. A. & M. C. S. L. Malabarba. 2001. Peixes do Albiano–Cenomaniano do Grupo Itapecuru no estado do Maranhão, Brasil; pp. 191–208 in D. de F. Rossetti, A.M. Góes & W. Truckenbrodt (eds.), *O Cretáceo na Bacia de São Luis–Grajaú*. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém.

Eberth D.A., Shannon, M., & Nolan, B.G. 2007. A bonebeds database: Classification, biases, and patterns of occurrence. Pp. 103-221 in Rogers, R.R., Eberth, D.A., and Fiorillo, A.R. (eds.),

*Bonebeds: Genesis, Analysis, and Paleobiological Significance*.University of Chicago Press, Chicago.

Elizalde, G.; Eugui, W.; Verdesio, J.; Stapff, M. & Tellechea, J. 1970. *Carta geológica del Uruguay a escala 1/100.000.3 segmento Aceguá sector XXX*. Boletín Nº 3 Dpto. de Publicaciones, Universidad de la República. p. 1-127. Montevideo.

Ernst, C. H., R. G. M. Altenburg & R. W. Barbour. 2006. *Turtles of the World*. Available at http:// nlbif.eti.uva.nl/bis/turtles.php. Acceso 15 de enero de 2013.

Evers, S. W.; Rauhut, O. W. M.; Milner, A. C.; McFeeters, B. & Allain, R. 2015. A reappraisal of the morphology and systematic position of the theropod dinosaur *Sigilmassasaurus* from the "middle" Cretaceous of Morocco. *PeerJ*. 3: e1323.

Falconer, J. D. 1931. *Terrenos gondwánicos del Departamento de Tacuarembó*. Memoria explicativa del mapa geológico, 1-17.

Falconer, J.D. 1937. La Formación de Gondwana del nordeste del Uruguay. Instituto de Geología y Perforaciones, *Boletín* 23: 1-122.

Fanti. F.; Conte, G.L.; Angelicola, L. & Cau, A. 2016. Why so many dipnoans? A multidisciplinary approach on the Lower Cretaceous lungfish record from Tunisia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 449:255–265.

Fanti, F., Contessi, M. & Franchi, F. 2012. The 'Continental Intercalaire' of southern Tunisia: stratigraphy, palaeontology, and palaeoecology. *Journal of African Earth Sciences* 73-74:1–23.

Fanti, F. & Therrien, F. 2007. Theropod tooth assemblages from the Late Cretaceous Maevarano Formation and the possible presence of dromaeosaurids in Madagascar. *Acta Paleontologica Polonica* 52(1): 155-166.

Farlow, J.O. & Pianka, E.R. 2002. Body size overlap, habitat partitioning, and living-space requirements of terrestrial vertebrate predators: implications for large-theropod paleoecology. *Historical Biology* 16: 21-40.

Féraud, G.; Bertrand, H.; Martínez, M.; Ures, C.; Schipilov, A. & Bossi, J. 1999.*$^{40}$Ar/$^{39}$Ar age and geochemistry of the southern extension of Paraná traps in Uruguay*. II Simposio Sudamericano de Geología Isotópica, Córdoba, Actas: 57-59.

Fernandes, M. A., L. B. dos R. Fernandes & P. R. de F. Souto. 2004. Occurrence of urolites related to dinosaurs in the Lower Cretaceous of the Botucatu Formation, Paraná Basin, S˜ao Paulo State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7:263–268.

Ferrando, L. & Andreis, R.R. 1986. *Nueva estratigrafía en el Gondwana de Uruguay*. I Congreso Latinoamericano de Hidrocarburos, ARPEL, Buenos Aires, Actas: 295-323.

Ferrando, L.; Andreis, R.R. & Montaña, J. 1987. *Estratigrafía del Triásico-Jurásico uruguayo en la Cuenca de Paraná*. III Simpósio Sul-Brasileiro de Geologia, Curitiba, Atas (1): 373-378.

Flynn, J.J., Fox, S.R., Parrish, J.M., Ranivoharimanana, L. & Wyss, A.R. 2006. Assessing diversity and paleoecology of a Middle Jurassic microvertebrate assemblage from Madagascar.*New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 37:476-489.

Forey, P. L. 1998.*History of the Coelacanth Fishes*. Chapman & Hall, London, 419 pp.

Forey, P.L., A. López-Arbarello & N. MacLeod. 2011. A new species of *Lepidotes* (Actinopterygii: Semiontiformes) from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Morocco. *Palaeontologia Electronica* 14(1):1–12.

Fortier, D.; Perea, D. & Schultz, C. 2011. Redescription and phylogenetic relationships of *Meridiosaurus vallisparadisi*, a pholidosaurid from the Late Jurassic of Uruguay. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163:S257–S272.

Foster, J. 2007. *Jurassic West: The Dinosaurs of the Morrison Formation and Their World*. Indiana University Press. 389pp.

Fowler, D. 2007. Recently rediscovered baryonychine teeth (Dinosauria Theropoda): new morphologic data, range extension and similarity to ceratosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27(3, sup.): 76A. http://www.denverfowler.com/scientificarticles/SVP2007 fowler.pdf

França, A.B, Milani, E.J., Schneider, R.L., López-Paulsen, O., López, J.M., Suárez-Soruco, R., de Santa Ana, H., Weins, F., Ferreiro, O., Rossello, E.A., Bianucci, E.H., Aramayo-Flores, R.F., Vistalli, M.C., Fernández-Seveso, F.A., Fuenzalida, R.P.& Muñoz, N. 1995.*Phanerozoic correlation inSouthern South America*. Pp.129-161 in Tankard AJ, Suárez-Soruco R & Welsink HJ(eds),*Petroleum basins of South America*. AAPG Memoir N° 62. Tulsa.

Francis, J.C. 1975. *Esquema bioestratigráfico regional de la República Oriental del Uruguay*. I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Tucumán, Actas (2):539-568.

Francischini, H.; Dentzien-Dias, P.C.; Fernandes, M.A. & Schultz, C.L. 2015. Dinosaur Ichnofauna of the upper Jurassic/lower Cretaceous of the Paraná basin (Brazil and Uruguay). *Journal of South American Earth Sciences* 63:180-190.

Francischini, H.; Sales, M.A.F.; Dentzien-Dias, P. & Schultz, C.S. 2016.Primer registro de huellas de pisadas de dinosaurios anquilosaurios para el Jurásico Tardío del Sur de Brasil. *XXX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, 17 al 20 de mao de 2016, Buenos Aires, Libro de Resúmenes: p. 23.

Friedman, M. & Coates, M.I. 2006. A newly recognized fossil coelacanth highlights the early morphological diversification of the clade. *Proceedings of the Royal Society B*273(1583):245-50.

Frey, R.W. 1975. *The Study of Trace Fossils*. Springer-Verlag, New York.562 pp.

Gaffney, E.S. 1975. A phylogeny and classification of the higher categories of turtles.*Bulletin of the American Museum of Natural History* 155: 389–436.

Gaffney, E. S. 1979. The Jurassic turtles of North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 162:93–135.

Gaffney, E. S. 1990. The comparative osteology of the Triassic turtle *Proganochelys*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 194:1–263.

Gaffney, E. S., H. Tong & P. A. Meylan. 2006. Evolution of the sidenecked turtles: the families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 300:1–318.

Gaffney, E. S., J. H. Hutchison, F. A. Jenkins & L. J. Meeker. 1987. Modern turtle origins: the oldest known cryptodire. *Science* 237:289–291.

Gaffney, E. S., L. Kool, D. B. Brinkman, T. H. Rich & P. Vickers-Rich. 1998. *Otwayemys*, a new cryptodiran turtle from the Early Cretaceous of Australia. *American Museum Novitates* 3233:1–28.

Gaffney, E. S., T. H. Rich, P. Vickers-Rich, A. Constantine, R. Vacca & L. Kool. 2007. *Chubutemys*, a new eucryptodiran turtle from the Early Cretaceous of Argentina, and the relationships of the Meiolaniidae. *American Museum Novitates* 3599:1–35.

Gallo, V. 2005. Redescription of ‘‘*Lepidotes piauhyensis*’’ Roxo and Löfgren, 1936 (Neopterygii, Semionotiformes, Semionotidae) from the ?Late Jurassic-Early Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25(4): 757–769.

Gallo, V. & Azevedo. 1992. Um dipnóico da Formaçao Brejo Santo, Jurássico da Chapada do Araripe, Ceará, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 64(4):419-420.

Gallo, V. & Azevedo. 1996. Um dipnoi da Formação Brejo Santo, Eocretáceo da Chapada do Araripe, Ceará, Brasil. *Acta Geologica Leopoldensia* 43(9):43-58.

Gallo, V. & Brito, P.M. 2004.An overview of Brazilian semionotids.Pp. 253-264 in Arratia, G. & Tintori, A. (eds.), *Mesozoic Fishes 3 - Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*.Verlag Dr. Friedrich Pfeil.

Gallo, V., M. S. S. de Carvalho & H. R. S. Santos. 2010. New occurrence of Mawsoniidae (Sarcopterygii, Actinistia) in the Morro do Chaves Formation, Lower Cretaceous of the Sergipe-Alagoas Basin, Northeastern Brazil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi* 5:195–205.

Gallo, V., H. M. A. Silva, R. R. C. Ramos, R. Petra & P. S. R. Romano, 2009. A tartaruga Pleurodira mais antiga do Brasil. *Livro de Resumos do Congresso Brasileiro de Paleontologia* 21:180–181.

Galton, P. 2009. "Notes on Neocomian (Late Cretaceous) ornithopod dinosaurs from England – *Hypsilophodon*,*Valdosaurus*, "Camptosaurus", "Iguanodon" – and referred specimens from Romania and elsewhere. *Revue de Paléobiologie* 28(1):211–273.

Gasparini, Z. B. de. 1996. Biogeographic Evolution of the South American Crocodilians: *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30: 159–184.

Gayet, M. 1982. Nouvelle extension géographique et stratigraphique du genre *Lepidotes*. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* (Paris), s. II, 294: 1387-1390.

Gayet, M. & Meunier, F.J. 1986. Apport de l'étude de l'ornementation microscopique de la ganoïne dans la détermination de l'apparence générique et/ou spécifique des écailles isolées. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, Série II, 13: 1259–1262

Gerke, O. & Wings, O. 2016. Multivariate and Cladistic Analyses of Isolated Teeth Reveal Sympatry of Theropod Dinosaurs in the Late Jurassic of Northern Germany. *PloS ONE* 11(7): e0158334.

Gibson, S.Z. 2013.A new hump-backed ginglymodian fish (Neopterygii: Semionotiformes) from the Upper Triassic Chinle Formation of southeastern Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33: 1037–1050.

Ginter, M., Hampe, O., Duffin, C.J. 2010. *Handbook of Paleoichthyology*, Vol. 3D: Chondrichthyes e Paleozoic Elasmobranchii: Teeth. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 168 pp.

Góes, A.M.O. & Feijó, F.J. 1994, Bacia do Parnaíba. *Boletim de Geociências da Petrobrás* 1(8):57-67.

Godoy, P.L., Montefeltro, F.C., Norell, M.A. & Langer, M.C. 2014.An additional Baurusuchid from the cretaceous of Brazil with evidence of interspecific predation among crocodyliformes.*PLoS One* 9(5), e97138.

Goloboff, P., J. Farris & K. Nixon. 2008a. *TNT: tree search using new technology, version 1.1* (Willy Hennig Society Edition). Available at www.zmuc.dk/public/pylogeny/tnt. Acceso 15 de enero de 2013.

Goloboff, P., J. Farris & K. Nixon. 2008b. TNT: a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24:774–786.

Goñi, J.C. & Hoffstetter, R. 1964. *Uruguay*. Lexique Stratigraphique International, 5 (Amérique Latine, 9a): 1-200. CNRS, Paris.

Goodwin, M.B.; Clemens, W.A.; Hutchison, H.J.; Wood, C.B.; Zavada, M.S.; Kemp, A.; Duffin, C.J. & Schaff, C.R. 1999. First mesozoic terrestrial vertebrates with associated palynostratigraphic dates from the Northwestern Ethiopian Plateau. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 728-741.

Goso, C. 1995. *Análise estratigráfica da Formação São Gregorio na borda leste da Bacia Norte uruguaia*. Dissertação de Mestrado. UNESP, Rio Claro, 214pp. [inédito]

Goso, C. 1999. *Análise estratigráfica do Grupo Paysandú (Cretáceo) na Bacia do Litoral Uruguai.* Tese de Doutoramento. UNESP, Rio Claro, 184 pp. [inédito]

Goso, C. & Perea, D. 2004. El Cretácico post-basáltico de la Cuenca litoral del río Uruguay: geología y paleontología. Pp. 143-171 *in* Veroslavsky, G.; Ubilla, M. & Martínez, S. (eds.), *Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales. Mesozoico.* 2ª Ed. DIRAC, Montevideo.

Gottfried, M. D., R. R. Rogers & K. Curry Rogers. 2004. First record of Late Cretaceous coelacanths from Madagascar; pp. 687–691 in G. Arratia, M. V. H. Wilson & R. Cloutier (eds.), *Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates*. Dr. Verlag Friedrich Pfeil, Munich.

Gottfried, M.D.; Stevens, N.J.; Roberts, E.M.; O'Connor, P.M.O. &Chami, R. 2009: A new Cretaceous lungfish (Dipnoi: Ceratodontidae) from the Rukwa Rift Basin, Tanzania. *African Natural History* 5:31-36.

Graf, D.L. 2001. A Phylogenetic Perspective on the Evolution of the Unionoida (Mollusca Bivalvia Palaeoheterodonta): Using Pattern to Test Hypotheses of Macroevolutionary Process. Ph.D. Dissertation. University of Michigan, Michigan. http://clade.acnatsci.org/graf/dissert.html.

Grande, L. 2010. An empirical synthetic pattern study of gars (Lepisosteiformes) and closely related species, based mostly on skeletal anatomy. The resurrection of Holostei. Supplementary issue, *Copeia* 10. American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication 6, 871 pp.

Grande, L. & W.E. Bemis. 1998. A comprehensive phylogenetic study of amiid fishes (Amiidae) based on comparative skeletal anatomy. An empirical search for interconnected patterns of natural history. *Memoirs of the Society of Vertebrate Paleontolog*y 4: 1–690.

Haddoumi, H., Allain, R., Meslouh, S., Metais, G., Monbaron, M., Pons, D., Rage, J.-C., Vullo, R., Zouhri, S. & Gheerbrant, E. 2016. Guelb el Ahmar (Bathonian, Anoual Syncline, eastern Morocco): first continental flora and fauna including mammals from the Middle Jurassic of Africa. *Gondwana Research* 29:290–319.

Hammer, Ø.; Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. 2001. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9 pp.

Hasegawa, Y., G. Tanaka, Y. Takakuwa & S. Koike. 2010. Fine sculptures on a tooth of Spinosaurus (Dinosauria, Theropoda)

from Morocco. *Bulletin of Gunma Museum of Natural History*14:11–20.

Henderson, D.H. 2000. Skull and tooth morphology as indicators of niche partitioning in sympatric Morrison Formation theropods. *Gaia* 15: 219-226.

Hendrickx, C., &Mateus, O. 2014a. Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from the Late Jurassic of Portugal and dentition-based phylogeny as a contribution for the identification of isolated theropod teeth. *Zootaxa* 3759:1–74.

Hendrickx, C., & Mateus, O. 2014b.*Torvosaurus gurneyi*n. sp., the largest terrestrial predator from Europe, and a proposed terminology of the maxilla anatomy in nonavian theropods. *PLoS ONE* 9:e88905.

Hendrickx, C.; Mateus, O. & Araújo, R. 2015a.A proposed terminology of theropod teeth (Dinosauria, Saurischia).*Journal of Vertebrate Paleontology* 35(5).

Hendrickx, C., Mateus, O.& R. Araújo, R. 2015b. The dentition of megalosaurid theropods.*Acta Palaeontologica Polonica* 60:627–642.

Herbst, R. & Ferrando, L. A. 1985. *Cyzicus* (*Lioestheria*) *ferrandoi* n. sp. (Conchostraca, Cyzicidae) de la Formación Tacuarembó (Triásico Superior) de Uruguay. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 16(1): 29-47.

Hill, R.V. 2010. Osteoderms of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(6, Supplement):154-176.

Hirayama, R., D. B. Brinkman & I. G. Danilov.2000. Distribution and biogeography of non-marine Cretaceous turtles. *Russian Journal of Herpetology* 7:181–198.

Holtz, T.R., Jr.; Chapman, R.E. & Lamanna, M.C. 2004. Mesozoic Biogeography of Dinosauria. Pp. 627-642 *in*Weishampel, D.B.; Dodson, P. & Osmólska, H. (eds.). *The Dinosauria*. Second Edition. University of California Press.

Hone, D.W.E. & Rauhut, O.W.M. 2009. Feeding behaviour and bone utilization by theropod dinosaurs. *Lethaia* 43:232–244.

Hua, S.; Buffetaut, E.; Legall, C. & Rogron, P. 2007. *Oceanosuchus boecensis* n. gen., n. sp., a marine pholidosaurid (Crocodylia, Mesosuchia) from the Lower Cenomanian of Normandy (western France). *Bulletin de la Société Géologique de France*. 178(6):503–513.

Ibrahim, N.; Sereno, P.C.; Dal Sasso, C.; Maganuco, S.; Fabri, M.; Martill, D. M.; Zouhri, S.; Myhrvold, N.; Lurino, D. A. 2014. Semiaquatic adaptations in a giant predatory dinosaur. *Science* 345(6204):1613–1616.

Jain, S. L. 1974. *Indocoelacanthus robustus* n. gen., n. sp. (Coelacanthidae, Lower Jurassic), the first fossil coelacanth from India. *Journal of Paleontology* 48:49–62.

Jain, S.L. 1983. A review of the genus *Lepidotes* (Actinopterygii: Semionotiformes) with special reference to the species from the Kota Formation (Lower Jurassic), India. *Journal of the Palaeontological Society of India* 28: 7-42.

Jain, S. L. 1985. Some new observations on *Lepidotes* maximus (Holostei: Semionotiformes) from the German Upper Jurassic.*Journal of the Palaeontological Society of India* 30:18-25.

Janensch, W. 1920.Über *Elaphrosaurus Bambergi* und die Megalosaurier aus den Tendaguru–Schichten Deutsch–Ostafrikas. *Sitzungsberichte der Gessellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin*, 225–235.

Janensch, W. 1925.Die Coelurosaurier und Theropoden der Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrikas.*Palaeontographica* Supplement 7:1–99.

Joyce, W. G. 2000. The first complete skeleton of *Solnhofia parsonsi* (Cryptodira, Eurysternidae) from the Upper Jurassic of Germany and its taxonomic implications. *Journal of Paleontology* 74:684–700.

Joyce, W. G. 2007. Phylogenetic relationships of Mesozoic turtles. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 48:3–102.

Joyce, W. &Gauthier, J. 2004. Paleoecology of Triassic stem turtles sheds new light on turtle origins. *Transactions of Royal Society of London* B, 271:1-5.

Joyce, W. G., J. F. Parham & J. A. Gauthier. 2004. Developing a protocol for the conversion of rank based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. *Journal of Paleontology* 78:989–1013.

Joyce, W. G., Lucas, S. G., Scheyer, T. M., Heckert, A. B., & Hunt, A. P. 2009. A thin-shelled reptile from the Late Triassic of North America and the origin of the turtle shell. *Proceedings of the Royal Society of London B, 276*:507–513.

Joyce, W. G., S. D. Chapman, R. T. J. Moody & C. A. Walker. 2011. The skull of the solemydid turtle *Helochelydra nopcsai* from the Early Cretaceous of the Isle of Wight (UK) and a review of Solemydidae. *Special Papers in Palaeontology* 86:75–97.

Kakizawa, Y. & Meenakarn, W. 2003.Histogenesis and disappearance of the teeth of the Mekong giant catfish, *Pangasianodon gigas* (Teleostei).International Journal of Oral Science.45(4):213-221.

Kear, B.P., Rich, T.H., Vickers-Rich, P., Ali, M.A., Al-Mufarreh, Y.A., Matari, A.H.2013.First dinosaurs from Saudi Arabia.*PLoS ONE* 8(12):e84041.

Kellner, A.W.A.; Pinheiro, A.E.P.; Azevedo, S.A.K.; Henriques, D.D.R.; de Carvalho, L.B.; Oliveira, G.R. 2009. A new crocodyliform from the Alcântara Formation (Cenomanian),Cajual Island, Brazil. *Zootaxa*. 2030:49–58.

Kellner, A.W.A.; S.A.K. Azevedeo, E.B. Machado, L.B. Carvalho & D.D.R. Henriques. 2011. A new dinosaur (Theropoda, Spinosauridae) from the Cretaceous (Cenomanian) Alcântara Formation, Cajual Island, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83(1):99-108.

Kemp, A. 1977. The pattern of tooth plate formation in the Australian lungfish, *Neoceratodus forsteri* Krefft.*Zoological Journal of the Linnean Society* 60(3):223–258.

Kemp, A. 1991. Australian Mesozoic and Cainozoic lungfish. Pp. 465-498 *in* Vickers-Rich, P.; Monaghan, J.M.; Baird, R.F. & Rich, T. (eds.), Vertebrate paleontology of Australasia. Melbourne, Pioneer Design Studio.

Kemp, A. 1993. *Ceratodus diutinus*, a new ceratodont from Cretaceous and Late Oligocene-Medial Miocene deposits in Australia. *Journal of Paleontology* 67(5): 883-888.

Kemp, A. 1997a. Four species of *Metaceratodus* (Osteichthyes: Dipnoi: family Ceratodontidae) from Australian Mesozoic and Cenozoic deposits. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17(1): 26-33.

Kemp, A. 1997b. A revision of Australian Mesozoic and Cenozoic lungfish of the family Neoceratodontidae (Osteichthyes: Dipnoi), with a description of four new species. *Journal of Paleontology* 71(4): 713-733.

Kemp, A. 1998. Skull structure in post-Paleozoic lungfish. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18(1): 43-63.

Kemp, A. 2001. Petrodentine in derived dipnoan dentitions. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21(3): 422-437.

Kemp, A. 2002. Unique dentition of lungfish. *Microscopical Research Techniques* 59(5): 435-448.

Kemp, A. 2003. Developmental anomalies in the tooth plates and jaw bones of lungfish. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23(3): 517-531.

Kikugawa, K., Katoh, K., Kuraku, S., Sakurai, H., Ishida, O., Iwabe, N. & Miyata, T. 2004. Basal jawed vertebrate phylogeny inferred from multiple nuclear DNA-coded genes. *BMC Biology* 2:3.

Kind, P. K. 2011.The natural history of the Australian lungfish *Neoceratodus forsteri* (Krefft 1870).Pp. 61–96 in J. M. Jorgensen & J. Joss (eds.),*The Biology of Lungfishes*. CRC Press, Enfield.

Khozatsky, L. I. 1997. Large turtles from the Late Cretaceous of Mongolia. *Russian Journal of Herpetology* 4:148–154.

Krause, D.W.; O'Connor, P.M.; Curry Rogers, K.; Sampson, S.D.; Buckley, G.A. & Rogers, R.R. 2006. Late Cretaceous terrestrial vertebrates from Madagascar: implications for Latin American biogeography. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93: 178-208.

Kriwet, J. 2003. Neoselachian remains (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Middle Jurassic of SW Germany and NW Poland. *Acta Palaeontologica Polonica* 48(4): 583-594.

Kumazawa, Y. & Nishida, M. 1999. Complete mitochondrial DNA sequences of the green turtle and blue-tailed mole skink: statistical evidence for archosaurian affinity of turtles. *Molecular Biology and Evolution*16:784-792.

Lambert, R. 1939.*Memoria explicativa del mapa geológico de los terrenos sedimentarios y las rocas efusivas del Departamento de Durazno*. Boletín del Instituto de Geología y Perforaciones 25:1-37.

Lambert, R. 1941.*Estado actual de nuestros conocimientos sobre la geología de la República O. del Uruguay*. Boletín del Instituto Geológico del Uruguay 29:1-89.

Lapparent de Broin, F. de. 2000. African chelonians from the Jurassic to the Present: phases of development and preliminary catalogue of the fossil record. *Palaeontologia Africana* 36:43–82.

Lapparent de Broin, F. de & X. Murelaga. 1999. Turtles from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava* 14:135–211.

Larsson, H.C.E. & C. A. Sidor. 1999. Unusual crocodyliform teeth from the Late Cretaceous (Cenomanian) of southeastern Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19(2):398-401.

Laurin, M. & Reisz, R.R. 1995. A re-evaluation of early amniote phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society* 113:165–223.

Lavina, E.L.; Azevedo, S.A.K.; Barberena, M.C. &Ferrando, L. 1985. Contribuçao à estratigrafía e paleoambiente da Formaçao Tacuarembó no nordeste do Uruguai. *Pesquisas* 17:5-23.

Lecuona, A. & Pol, D. 2008. Tooth morphology of *Notosuchus terrestris* (Notosuchia: Mesoeucrocodylia): New evidence and implications. *Comptes Rendus Palevol* 7: 407-417.

Lee, M.S.Y. 1993. The origin of the turtle body plan: bridging a famous morphological gap. *Science* 264:1716-1719.

Leonardi, G. 1980. On the discovery of an abundant ichno-fauna (vertebrates and invertebrates) in the Botucatu Formation in Araraquara, São Paulo, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 52:559–567.

Leonardi, G. 1981. Novo icnogênero de tetrápode Mesozóico da Formação Botucatu, Araraquara, SP. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 53:793–805.

Lehman, T. M. & S. L. Wick. 2010. *Chupacabrachelys complexus*, n. gen. n. sp. (Testudines: Bothremydidae), from the Aguja Formation (Campanian) of West Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30:1709–1725.

Le Loeuff, J., 1991. The Campano–Maastrichtian vertebrate faunas from Southern Europe and their relationships with other faunas in the world: Palaeobiogeographical implications. *Cretaceous Research* 12:93–114.

Le Loeuff, J.; Läng, E.; Cavin, L. & Buffetaut, E. 2012. Between Tendaguru and Bahariya: on the age of the Early Cretaceous dinosaurs sites from the Continental Intercalaire and other African formations. *Journal of Stratigraphy* 36: 1–18.

Le Loeuff, J. E. Métais, D. B. Dutheil, J. L. Rubino, E. Buffetaut, F. Lafont, L. Cavin, F. Moreau, H. Tong, C. Blanpied & A. Sbeta. 2010. An Early Cretaceous vertebrate assemblage from the Cabao Formation of NW Libya. *Geological Magazine* 147:750–759.

Leonardi, G. 1989. Inventory and statistics of the South American dinosaurian ichnofauna and its paleobiological interpretation. Pp. 165-178 *in* Gillette, D.D. & Lockley, M.G. (eds). *Dinosaur tracks and traces*. Cambridge University Press.

Leonardi, G.; Carvalho, I. de S. & Fernandes, M.A. 2007. The desert ichnofauna from Botucatu Formation (Upper Jurassic – Lower Cretaceous). Pp. 379-391 *in* Carvalho, I. de S. *et al*. (eds.), *Paleontologia*, *Cenários de Vida*, Volumen 1. Editora Interciência.

*Li, C.; X.-C. Wu; O. Rieppel; L.-T. Wang; L.-J. Zhao 2008. An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. Nature 456(7221):497–501.*

Lima, M.C. de S. & García, A.J.V. 1990. Peixes (Semionotidae e Hybodontidae) do Jurássico e Cretáceo da Bacia Sergipe-Alagoas, Brasil. *Paula Coutiana* 4: 61-77.

Lima, M. R. & Campos, D. A. 1980. Palinologia dos folhelhos da fazenda Muzinho, Floriano, Piauí. Geodiversitas, São Paulo, v. 11, p. 149 – 154. 1980.

Löffler, T. & Porada, H. 1998. Tonttiten ("Mud curls") aus der Etjo Formation am Gr. Waterberg (Namibia) und dem Germanischen Buntsandstein - Über die Erhaltungsbedingungen von aufgerollten Trockenriß-Segmenten. *Freiberger Forschungsheft* C475:201-221.

Lombardo, C. & A. Tintori. 2008. A new semionotid fish (Actinopterygii, Osteichthyes) from the Late Triassic of the Northern Italy. Pp. 129–142 in G. Arratia, H.-P. Schultze & M.V.H. Wilson(eds.), *Mesozoic Fishes 4 — Homology and phylogeny*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil.

Long, J. A. 1995. *The rise of fishes: 500 million years of evolution*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 223 pp.

López-Arbarello, A. 2008. Revision of Semionotus bergeri Agassiz, 1833 (Upper Triassic, Germany), with comments on the taxonomic status of Semionotus (Actinopterygii, Semionotiformes). *Paläontologische Zeitschrift* 82(1): 40–54.

López-Arbarello, A. 2012. Phylogenetic interrelationships of ginglymodian fishes (Actinopterygii: Neopterygii). *PLoS One* 7(7).

López-Arbarello, A. & J. Alvarado-Ortega. 2011. New semionotiform (Neopterygii) from the Tlayuá Quarry (Early Cretaceous, Albian), Mexico. *Zootaxa* 2749: 1–24.

López-Arbarello, A. & L. Codorniú. 2007. Semionotids (Neopterygii, Semionotiformes) from the Lower Cretaceous Lagarcito Formation, San Luis Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27:811–826.

López-Arbarello, A., Rauhut, O.W.M. & Möser, K. 2008. Jurassic fishes of Gondwana. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 63:586-612.

López-Arbarello, A. & E. Sferco. 2011. New semionotiform (Actinopterygii: Neopterygii) from the Late Jurassic of southern Germany. *Journal of Systematic Palaeontology* 9:197–215.

López-Arbarello, A., Z.-Y. Sun, E. Sferco, A. Tintori, G.-H. Xu, Y.-L.Sun, F.-X. Wu & D.-Y. Jiang. 2011. New species of Sangiorgioichthys Tintori and Lombardo, 2007 (Neopterygii, Semionotiformes) from the Anisian of Luoping (Yunnan Province, South China). *Zootaxa* 2749:25–39.

López-Arbarello, A. & Wencker, L. C. M.. 2016. New callipurbeckiid genus (Ginglymodi: Semionotiformes) from the Tithonian (Late Jurassic) of Canjuers, France. *Paläontologische Zeitschrift* 90:543-560.

Lyson, T. E., W. G. Joyce, G. E. Knauss & D. A. Pearson. 2011. *Boremys* (Testudines, Baenidae) from the latest Cretaceous and early Paleocene of North Dakota: an 11-million-year range extensión and an additional K/T survivor. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31:729–737.

Madsen J.H.J. & Welles, S.P. *Ceratosaurus* (Dinosauria, Theropoda) a revised osteology.*Utah Geological Survey Miscellaneous Publication*, 80 pp.

Maisey, J.G. 1978. Growth and form of finspines in hybodont sharks. *Palaeontology* 21: 657-666.

Maisey, J.G. 1982. The anatomy and interrelationships of Mesozoic Hybodont sharks. *American Museum Novitates* 2724: 1-48.

Maisey, J.G. 1983. Cranial Anatomy of *Hybodus basanus* Egerton from the Lower Cretaceous of England. *American Museum Novitates* 2758: 1-64.

Maisey, J.G. 1986a. Anatomical revision of the fossil shark *Hybodus fraasi* (Chondrichthyes: Elasmobranchii). *American Museum Novitates* 2857:1-16.

Maisey, J. G. 1986b. Coelacanths from the Lower Cretaceous of Brazil. *American Museum Novitates* 2866:1–30.

Maisey, J.G. 1987. Cranial anatomy of the Lower Jurassic shark *Hybodus reticulatus* (Chondrichthyes: Elasmobranchii), with comments on hybodontid systematics. *American Museum Novitates* 2878:1-39.

Maisey, J.G. 1989. *Hamiltonichthys mapesi*, g. & sp. nov. (Chondrichthyes: Elasmobranchii), from the Upper Pennsylvanian of Kansas. *American Museum Novitates* 2931: 1-42.

Maisey, J.G. 1991a. *Araripelepidotes* Silva Santos, 1985. Pp. 118-123 *in* Maisey, J.G. (ed.), *Santana Fossils*: *An Illustrated Atlas*. T.F.H., Neptune. 459 pp.

Maisey, J. G. 1991b. *Axelrodichthys*; pp. 302–316 in J. G. Maisey (ed.), *Santana Fossils. An Illustrated Atlas*. T.F.H. Publications, Neptune City, New Jersey.

Maisey, J. G. 1991c. *Mawsonia*; pp. 317–323 in J. G. Maisey (ed.), *Santana Fossils. An Illustrated Atlas*. T.F.H. Publications, Neptune City, New Jersey.

Maisey, J.G. (ed.). 1991d. *Santana Fossils. An Illustrated Atlas*. T.F.H. Publications, Neptune City, New Jersey.

Maisey, J.G. 1994. Predator-prey relationships and trophic level reconstruction in a fossil fish community. *Environmental Biology of Fishes* 40(1):1-22.

Maisey, J. G. 2000. Continental break-up and the distribution of fishes of Western Gondwana during the Early Cretaceous. *Cretaceous Research* 21:281–314.

Maisey, J. G. 2011. Northeastern Brazil: out of Africa?; pp. 545–559 in I. S. Carvalho, N. K. Srivastava, O. Strohschoen Jr. & C. C. Lana (eds.), *Paleontologia: Cenários de Vida*. Volume 4. Interciência, Rio de Janeiro.

Maisey, J.G.; Naylor, G.J.P. & Ward, D.J. 2004. Mesozoic elasmobranchs, neoselachian phylogeny and the rise of modern elasmobranch diversity. Pp. 17-56 in Arratia, G. & Tintori, A. (eds.), *Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.

Maisch, M.W.; Matzke, A.T. & Stohr, H. 2003. *Sunosuchus* (Archosauria, Crocodyliformes) from the Toutunhe Formation (Middle Jurassic) of the Southern Junggar Basin (Xinjiang, NW-China). *Geobios* 36(4):391-400.

Madsen, J.H., Jr. 1976. *Allosaurus fragilis*: a revised osteology. *Utah Geological Mining Survey Bulletin* 109: 1-163.

Madsen, J.H., Jr. & Welles, S.P. 2000. *Ceratosaurus* (Dinosauria, Theropoda), a revised osteology. *Utah Geological Survey Miscellaneous Publications* (MP-00-2): 80 pp.

Maganuco, S.; Cau, A. & Pasini, G. 2005. First description of theropod remains from the Middle Jurassic (Bathonian) of Madagascar. Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale, 146 (II): 165-202.

Malabarba, M. C. de S. L. & A. J. V. García. 2000. Actinistian remains from the Lowermost Cretaceous of the Araripe Basin, Northeastern Brazil. *Comunicacões do Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul* 13:177–199.

Martill, D.M.; Cruickshank, A.R.I.; Frey, E.; Small, P.G. & Clarke, M. 1996. A new crested maniraptoran dinosaur from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of Brazil. Journal of the Geological Society, London 153:5-8.

Martin, M. 1979. *Arganodus atlantis* et *Ceratodus arganensis*, deux nouveaux Dipneustes du Trias supérieur continental marocain. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* (Paris), D, 289: 89-92.

Martin, M. 1981a. Les Ceratodontiformes (Dipnoi) de Gadoufaoua (Aptien supérieur, Niger). *Bulletin du Musée national d'Histoire naturelle* (Paris), 4e sér., 3(C): 267-282.

Martin, M. 1981b. Les Dipneustes mésozoiques malgaches, leurs affinités et leur intérêt paléiobiogéographiques. *Bulletin de la Société géologique de France*, XXVIII, 6: 579-585.

Martin, M. 1982a. Nouvelles données sur la phylogénie et la systématique des Dipneustes postpaléozoiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* (Paris), s. II, 294: 611-614.

Martin, M. 1982b. Nouvelles données sur la phylogénie et la systématique des Dipneustes postpaléozoiques, consequences stratigraphiques et paléogéographiques. *Geobios*, mémoire spécial, 6:53-64.

Martin, M. 1984a. Révision des Arganodontidés et des Néocératodontidés (Dipnoi, Ceratodontiformes) du Crétacé africain. *Neues Jarbuch für Geologie und Paläontologie*, *Abh*., 169(2): 225-260.

Martin, M. 1984b. Deux Lepdosirenidae (Dipnoi) crétacés du Sahara, *Protopterus humei* (Priem) et *Protopterus protopteroides* (Tabaste). *Paläontologische Zeitschrift* 58:265–277.

Martin, T. & Krebs, B. (eds.). 2000. *Guimarota - A Jurassic Ecosystem*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.

Martin, J. E.; Lauprasert, K.; Buffetaut, E.; Liard, R. & Suteethorn, V. 2014. A large pholidosaurid in the Phu Kradung Formation of north-eastern Thailand. *Palaeontology* 57(4):757-769.

Martínez, S. & Figueiras, A. 1991. Two new species of Mesozoic *Diplodon* (Bivalvia: Hyriidae: Hyriinae) from Uruguay. *Walkerana* 5: 217-223.

Martínez, S.; Figueiras, A. & Da Silva, J. 1993. A new Unionoidea [*sic*] (Mollusca, Bivalvia) from the Tacuarembó Formation (Upper Triassic-Upper Jurassic), Uruguay. *Journal of Paleontology* 67: 962-965.

Mateer, N.J. 1987. New report of a theropod dinosaur from South Africa. *Palaeontology* 30(1): 141-145.

Mateus, O. 2006. Late Jurassic dinosaurs from the Morrison Formation (USA), the Lourinha and Alcobaca formations (Portugal), and the Tendaguru Beds (Tanzania): A comparison. Pp. 223-231 *in* Foster, J.R. & Lucas, S.G.R.M. (eds), *Paleontology and Geology of the Upper Jurassic Morrison Formation*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 36.

Mateus, O.; Maidment, S.C.R. & Christiansen, M.A. 2009. A new long-necked 'sauropod mimic' stegosaur and the evolution of the plated dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society of Sciences B*.

Mateus, O.; Walen, A. & Antunes, M.T. 2006. The large theropod fauna of the Lourinhã Formation (Portugal) and its similarity to the Morrison Formation, with a description of a new species of *Allosaurus*. Pp. 1-7 *in* Foster, J.R. & Lucas, S.G.R.M. (eds), *Paleontology and Geology of the Upper Jurassic Morrison Formation*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 36.

Mateus, O., Araújo, R., Natário, C. & Castanhinha, R. 2011. A new specimen of the theropod dinosaur *Baryonyx* from the early Cretaceous of Portugal and taxonomic validity of *Suchosaurus*. *Zootaxa* 2827:54–68.

Matzke, A. T., M. W. Maisch, G. Sun, H.-U. Pfretzschner & H. Stöhr. 2004. A new xinjiangchelyd turtle (Testudines, Eucryptodira) from the Jurassic Qigu Formation of the Southern Junggar Basin, Xinjiang, North-West China. *Palaeontology* 47:1267–1299.

Mawson, J. & A. S. Woodward. 1907. On the Cretaceous formation of Bahia (Brazil) and on vertebrate fossils collected therein. *Quarterly Journal of the Geological Society* 63:128–139.

McCune, A.R. 1986. McCune, A. R. 1986. A revision of *Semionotus* (Pisces, Semionotidae) from the Triassic and Jurassic of Europe. *Palaeontology* 29(2): 213-233.

McCune, A.R. 1990. Evolutionary novelty and atavism in the *Semionotus* complex: Relaxed selection during colonization of and expanding lake. *Evolution* 44(1): 71-85.

McCune, A.R. 1996. Biogeographic and stratigraphic evidence for rapid speciation in semionotid fishes. *Paleobiology* 22(1): 34-48.

Medeiros, M.A.A. 2006. Large theropod teeth from the Eocenomanian of Northeastern Brazil and the occurrence of Spinosauridae. *Revista Brasileira de Paleontologia* 9(3): 333-338.

Medeiros, M. A., M. S. S. de Carvalho, M. A. M. da Silva, A. A. Pereira, M. N. Araujo, N. N. Ferreira & I. Vilas Bôas. 2011. O senhor dos rios: *Mawsonia gigas* (Mawsoniidae) do Cenomaniano do Maranhão, Brasil; pp. 575–583 in I. S. Carvalho, N. K. Srivastava, O. Strohschoen Jr. & C. C. Lana (eds.), *Paleontologia: Cenários de Vida*. Volume 4. Interciência, Rio de Janeiro.

Medeiros, M.A., Freire, P.C., Pereira, A.A., Santos, R.A.B., Lindoso, R.M., Coelho, A.F.A., Passos, E.B., Júnior, E.S. 2007. Another African dinosaur recorded in the Eocenomanian of Brazil and a revision on the paleofauna of the Laje do Coringa. In: Carvalho, I.S., Cassab, R.C.T., Schwanhe, C., Carvalho, M.A., Fernandez, A.C.S., Rodrigues, M.A.C., De Carvalho, M.S.S., Arai, M., Oliveira, M.E.Q. (Eds.), *Paleontologia: Cenários de Vida*, Vol. 1. Interciência, Rio de Janeiro, pp. 413-423.

Medeiros, M.A., Schultz, C.L. 2001. Uma paleocomunidade de vertebrados do Cretáceo médio, bacia de São Luís. In: Rossetti, D.F., Góes, A.M., Truckenbrodt, W. (Eds.), *O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú*. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém (Brasil), pp. 209-221.

Medeiros, M.A., Schultz, C.L. 2002. A fauna dinossauriana da Laje do Coringa, Cretáceo Médio do Nordeste do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional* 60(3):155–162.

Mesa, V. 2012. Icnofósiles de la Formación Tacuarembó (Jurásico Tardío-Cretácico Temprano) de Uruguay: descripción, tafonomía e inferencias paleoambientales. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. PEDECIBA. 138 pp. [inédito]

Mesa, V. 2016. *Caracterización litofaciológica y análisis paleoambiental del Miembro Batoví de la Formación Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano) en los alrededores de la*

*ciudad de Tacuarembó*. Trabajo Final de la Licenciatura en Geología. Facultad de Ciencias. [inédito]

Mesa, V. & D. Perea. 2015. First record of theropod and ornithopod tracks and detailed description of sauropod trackways from the Tacuarembó Formation (Late Jurassic- ?Early Cretaceous) of Uruguay. *Ichnos* 22:109-121.

Meunier, F.J. & Brito, P.M. 2004.Histology and morphology of the scales in some extinct and extant teleosts.*Cybium* 28:225–235.

Meylan, P. A. 1996. Skeletal morphology and relationships of the Early Cretaceous side-necked turtle, *Araripemys barretoi* (Testudines: Pelomedusoides: Araripemydidae), from the Santana formation of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16:20–33.

Meylan, P. A. & E. S. Gaffney 1991. *Araripemys* Price, 1973; pp. 326–334 in J. G. Maisey (ed.), *Santana Fossils: An Illustrated Atlas*. TFH Publications, Neptune, New Jersey.

Milani, E.J. 1997. Evolução tectono-estratigráfica da Bacia do Paraná e seu relacionamento com a geodinâmica fanerozóica do Gondwana sulocidental. 1997. 2 v. Tese Doutorado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1997.

Milani, E.; de Melo, J.H.E.G.; de Souza, P.A.; Fernandes, L.A. & França, A.B. 2007. Bacia do Paraná. *Boletim de Geociências da Petrobras* 15(2):265-297.

Milani, E.J. & Thomaz Filho, A. 2000. Sedimentary Basins of South America. 31º International Geological Congress. Cordani U.G., Milani, E.J., Thomaz Filho A. Campos, D.A. (Eds) Tectonic Evolution of South America: 389-449.

Milner, A. R. 2004. The turtles of the Purbeck Limestone Group of Dorset, Southern England. *Palaeontology* 47:1441–1467.

Milner A.R.C. & Kirkland, J.I. 2007. The case for fishing dinosaurs at the St. George Dinosaur Discovery Site at Johnson Farm. *Utah Geological Survey Notes* 39:1–3.

Mones, Á. 1980. *Nuevos elementos de la paleoherpetofauna del Uruguay (Crocodilia y Dinosauria)*. II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología, Buenos Aires, Actas (1): 265-277.

Mones, Á. 1997. Los vertebrados mesozoicos del Uruguay y sus relaciones con los de áreas vecinas. Pp. 205-222 *In* Arroyo Cabrales, J. & Polaco, O.J. (coords.). Homenaje al Profesor Ticul Álvarez. *Colección Científica* 357: 205-222. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.

Mones, Á. & Figueiras, A. 1981. A geo-paleontological synthesis of the Gondwana formations of Uruguay. Pp. 47-52 *in* Cresswell, M.M. & Vella, P. (eds.), *Gondwana V*. Balkema, Rotterdam.

Montaña, J.R. 1990. *Carta Geológica del Uruguay a escala 1/100.000*. *Hoja H-12 Cuchilla del Ombú.* Facultad de Agronomía, Facultad de Ciencias, Dirección Nacional de Minería y Geología. Montevideo.

Montaño, J. 2004. Recursos hídricos subterráneos. El Sistema Acuífero Guaraní (SAG). Pp. 193-214inVeroslavsky, G.; Ubilla, M. & Martínez, S. (eds.), *Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales. Mesozoico.* 2ª Ed. DIRAC, Montevideo.

Moody, R.T.J. & Sutcliffe, P.J.C. 1991. The Cretaceous deposits of the Iullemmeden Basin of Niger, central West Africa. *Cretaceous Research* 12:137-157.

Müller, J. 2003. Early loss and multiple return of the lower temporal arcade in diapsid reptiles. *Natuswissenchaften* 90:473-476.

Müller, M.K. 2011. The fish fauna of the Late Jurassic Solothurn Turtle. *Swiss Journal of Geosciences* 104:133-146.

Muzio, R. 2004. El magmatismo mesozoico en Uruguay. Pp. 77-101inVeroslavsky, G.; Ubilla, M. & Martínez, S. (eds.), *Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales. Mesozoico.* 2ª Ed. DIRAC, Montevideo.

Nascimento, P.M. & Zaher, H. 2010. A new species of *Baurusuchus* (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous of Brazil, with the first complete postcranial skeleton described for the family Baurusuchidae. *Papéis Avulsos de Zoologia* 50:323–361.

Nobre, P.H. & Carvalho, I.S. 2006. *Adamantinasuchus navae*: a new Gondwanan Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. *Gondwana Research* 10: 370–378.

Normark, B.B.; McCune, A.R. & Harrison, R.G. 1991. Phylogenetic relationships of neopterygian fishes inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Biology and Evolution* 8:819-834.

Novas, F.E. 1997.South American Dinosaurs.Pp. 678-689 *in* Currie, P.J. & Padian, K. (eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, San Diego.

*Novas, F.E.; F. L. Agnolín; M. D. Ezcurra; J. I. Canale & J. D. Porfiri. 2012. Megaraptorans as members of an unexpected evolutionary radiation of tyrant-reptiles in Gondwana. Ameghiniana 49(Suppl.): R33.*

Novas, F. E.; Salgado, L.; Suárez, M.; Agnolín, F. L.; Ezcurra, M. N. D.; Chimento, N. S. R.; de la Cruz, R.; Isasi, M. P.; Vargas, A. O. & Rubilar-Rogers, D. 2015. An enigmatic plant-eating theropod from the Late Jurassic period of Chile. *Nature* 522:331–334.

Novas, F.E.; Rolando, A.M.A. & Agnolin, F.L. 2016. Phylogenetic relationships of the Cretaceous Gondwanan theropods *Megaraptor* and *Australovenator*: the evidence afforded by their manual anatomy. *Memoirs of Museum Victoria* 74:49–61.

O'Connor, P.M.; Sertich, J.W.; Stevens, N.J.; Roberts, E.M.; Gottfried, M.D.; Hieronymus, T.L.; Jinnah, Z.A.; Ridgely, R.; Ngasala, S.E.; & Temba, J. 2010. The evolution of mammal-like crocodyliforms in the Cretaceous Period of Gondwana». *Nature* 466(7307): 748-751.

Olsen, P.E. 1984. The skull and pectoral girdle of the parasemionotid *Watsonulus eugnathoides* from the Early Triassic Sakamena Group of Madagascar, with comments on the relationships of the holostean fishes. *Journal of Vertebrate Paleontology* 4:481-499.

Olsen, P.E. & McCune, A.R. 1991. Morphology of the *Semionotus elegans* species group from the Early Jurassic part of the Newark Supergroup of Eastern North America with comments on the family Semionotidae (Neopterygii). *Journal of Vertebrate Paleontology* 11(3): 269-292.

Ortega, F. J.; Z. B. Gasparini; A. D. Buscalioni & J. O. Calvo. 2000. A new species of *Araripesuchus* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Lower Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(1):57–76.

Pascual, R. & Bondesio, P. 1976. *Notas sobre vertebrados de la frontera Cretácica-Terciaria. III. Ceratodontidae (Peces Osteichthyes, Dipnoi) de la Formación Coli-Toro y de otras unidades del Cretácico Tardío de Patagonia y sur de Mendoza. Sus implicancias paleobogeográficas*. VI Congreso Geológico Argentino, Bahía Blanca, Actas 1: 565-577.

Patterson, C. 1973. Interrelationships of holosteans. Pp. 233–305 in Greenwood, P.H., Miles, R.S. & Patterson, C. (eds.), Interrelationships of fishes. Academic Press, London.

Patterson, C. 1975. The distribution of Mesozoic freshwater fishes. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* 88:156-173.

Patterson, C. 1982. Morphology and interrelationships of primitive actinopterygian fishes. *American Zoologist* 22: 241–259.

Peng, G. 1996. A Late Jurassic Protosuchian *Sichuanosuchus huidongensis* from Zigong, Sichuan Province. *Vertebrata PalAsiatica* 34(4):269-278.

Perea, D. 2007. La formación Tacuarembó (Jurásico tardío-Cretácico temprano) - una aproximación tafonómica. *Revista de la Sociedad Uruguaya de Geología* 14:19-25.

Perea, D. & Martínez, S. 2004. La Formación Tacuarembó. Su fauna y su edad Jurásico Tardío-Cretácico Temprano. Pp. 103-115*in* Veroslavsky, G.; Ubilla, M. & Martínez, S. (eds.),

*Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales. Mesozoico.* 2ª Ed. DIRAC, Montevideo.

Perea, D.; Soto, M.; Sterli, M.; Mesa, V.; Toriño, P.; Roland, G. & Da Silva, J. 2014. *Tacuarembemys kusterae* gen. et sp. nov., a new Late Jurassic-?earliest Cretaceous continental turtle from Western Gondwana. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34(6):1329-1341.

Perea, D., Soto, M., Veroslavsky, G., Martínez, S. & Ubilla, M. 2009.A Late Jurassic assemblage in Gondwana: biostratigraphy and correlations of Tacuarembó Formation, Paraná Basin, Uruguay. *Journal of South AmericanEarth Sciences* 28(2):168-179.

Perea, D.; Soto, M.; Toriño, P. & Maisey, J.G. 2016.A new sawfish from the Late Jurassic of Uruguay: the oldest known pristid? *XXX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, 17 al 20 de mao de 2016, Buenos Aires, Libro de Resúmenes: p. 39.

Perea, D.; Ubilla, M.; Rojas, A. & Goso, C. 2001. The West Gondwanan ocurrence of the hybodontid shark *Priohybodus* and the Late Jurassic-Early Cretaceous age of Tacuarembó Formation, Uruguay. *Palaeontology* 44: 1227-1235.

Perea, D; Ubilla, M. & Rojas, A. 2003. First report of theropods from the Tacuarembó Formation (Late Jurassic-Early Cretaceous), Uruguay. *Alcheringa* 27(2): 79-83.

Pérez-García, A. 2012. The European Lower Cretaceous *Chitracephalus dumonii* (Testudines: Cryptodira) and the diversity of a poorly known lineage of turtles. *Acta Palaeontologica Polonica* 57:575–588.

Pérez-García, A. & F. Ortega. 2011. *Selenemys lusitanica*, gen. et sp. nov., a new pleurosternid turtle (Testudines: Paracryptodira) from the Upper Jurassic of Portugal. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31:60–69.

Peri, V.G; Naipauer, M.; Pimental, M. & Barcelona, H. 2016. Eolian deposits of the southwestern margin of the Botucatú paleoerg: Reconstruction of the Gondwana landscape in Central Northern Argentina. Sedimentary Geology 339:234–257.

Pinheiro, F.L., Figueiredo, A.E.Q., Fortier, D.C., Viana, M.S.S. & Schultz, C.L., 2011. Fauna
de Vertebrados Eocretácicos de um afloramento da Bacia de Lima Campos, Ceará, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 14: 189-198.

Pinheiro, F.L.; de Figuereido, A.E.Q. de; Dentzien-Dias, P.C.; Fortier, D.C.; Schultz, C.L.; Viana, M.S.S. 2013. *Planohybodus marki* sp. nov., a new fresh-water hybodontid shark from the Early Cretaceous of northeastern Brazil. *Cretaceous Research* 41:210-216.

Pires, E.F.; Guerra-Sommer, M.; Scherer, C.M. dos S. & Cardoso, E. 2011. Early Cretaceous coniferous woods from a paleoerg (Paraná Basin, Brazil). Journal of South American Earth Sciences 32(1):96-109.

Pol, D. & Gasparini, Z. 2009. Skull anatomy of *Dakosaurus andiniensis* (Thalattosuchia: Crocodylomorpha) and the phylogenetic position of Thalattosuchia. *Journal of Systematic Paleontology* 7(2):163-197.

Pol, D. & Larsson, H.C.E. 2011. 1ST Symposium on the evolution of crocodyliforms. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163:S1-S6.

Pol, D. & Rauhut, O.W.M. 2012. A Middle Jurassic abelisaurid from Patagonia and the early diversification of theropod dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B* 279(1741):3170-3175

Pol, D., Nascimento, P.M., Carvalho, A.B., Riccomini, C., Pires-Domingues, R.A. & Zaher, H. 2014. A new Notosuchian from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of advanced notosuchians. *PLoS ONE* 9(4):e93105.

Porfiri, J. D., Novas, F. E., Calvo, J. O., Agnolín, F. L., Ezcurra, M. D. & Cerda, I. A. 2014. Juvenile specimen of *Megaraptor* (Dinosauria, Theropoda) sheds light about tyrannosauroid radiation. *Cretaceous Research* 51:35–55.

Pouyaud, L., S. Wirjoatmodjo, I. Rachmatika, A. Tjakrawidjaja, R. Hadiaty, & W. Hadie. 1999. Une nouvelle espèce de coelacanthe: preuves génétiques et morphologiques. *Comptes Rendus de l'Académie des sciences Paris, Sciences de la vie / Life Sciences* 322(4):261-267.

Prasad, G.V.R. & De Broin, F. 2002. Late Cretaceous crocodile remains from Naskal (India): comparisons and biogeographic affinities. *Annales de Paléontologie* 88: 19-71.

Preciozzi, F.; Spoturno, J.: Heinzen, W. & Rossi, P. 1985. *Carta geológica del Uruguay a escala 1:500.000*. Dirección Nacional de Minería y Geología, Ministerio de Industria y Energía, Montevideo. 90 pp.

Price, L.I. 1959. Sobre um crocodilideo notossuquio do Cretacico Brasileiro». *Boletim Divisao de Geologia e Mineralogia Rio de Janeiro* 118:1–55.

Price, L. I. 1973. Quelônio amphichelydia do Cretáceo inferior do nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências* 3:84–96.

Pritchard, P. C. H. 2007. Evolution and structure of the turtle shell; pp. 45–83 in J. Wyneken, M. H. Godfrey & V. Bels (eds.), *Biology of Turtles*. CRC Press, Boca Raton, Florida.

Puértolas-Pascual, E.; R. Rabal-Garcés & J. I. Canudo. 2015. Exceptional crocodylomorph biodiversity of "La Cantalera" site (lower Barremian; Lower Cretaceous) in Teruel, Spain. *Palaeontologia Electronica* 18.2.28A:1-16.

Qiao, T. & Zhu, M. 2015. A new Early Devonian lungfish from Guangxi, China, and its palaeogeographic significance. *Alcheringa 39*.

Rabi, M., W. G. Joyce & O. Wings. 2010. A review of the Mesozoic turtles of the Junggar Basin (Xinjiang, Northwest China) and the paleobiogeography of Jurassic to Early Cretaceous Asian testudinates. *Paleobiology and Paleoenvironments* 90:259–273.

Rauhut, O.W.M. 2004. Provenance and anatomy of *Genyodectes serus*, a large toothed ceratosaur (Dinosauria, Theropoda) from Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24(4): 894-902.

Rauhut, O.W.M. 2005a. Post-cranial remains of 'coelurosaurs' (Dinosauria, Theropoda) from the Late Jurassic of Tanzania. *Geological Magazine* 142: 97-107.

Rauhut, O.W.M. 2005b. Osteology and relationships of a new theropod dinosaur from the Middle Jurassic of Patagonia. *Palaeontology* 48(1): 87-110.

Rauhut, O.W.M. 2005c. Theropod dinosaurs from the Late Jurassic of Tendaguru, Tanzania. *Kaupia* 14: 94.

Rauhut, O.W.M. 2006.A brachiosaurid sauropod from the Late Jurassic Cañadón Calcàreo ormation of Chubut, Argentina. *Fossil Record* 9(2): 226-237.

Rauhut, O.W.M. 2011. Theropod dinosaurs from the Late Jurassic of Tendaguru (Tanzania). *Special Papers in Palaeontology* 86:195-239.

Rauhut, O.W.M. 2012. A reappraisal of a putative record of abelisauroid theropod dinosaur from the Middle Jurassic of England. Proceedings of the Geologists' Association 123(5):779-786.

Rauhut, O.W.M. & Carrano, M.T. 2016. The theropod dinosaur *Elaphrosaurus bambergi* Janensch, 1920, from the Late Jurassic of Tendaguru, Tanzania. *Zoological Journal of the Linnean Society*.

Rauhut, Oliver W.M., Hübner, T. R. & Lanser, K.-P. 2016. A new megalosaurid theropod dinosaur from the late Middle Jurassic (Callovian) of north-western Germany: Implications for theropod evolution and faunal turnover in the Jurassic. *Palaeontologia Electronica* 19.2.26A:1-65.

Rauhut, O.W.M. & Kriwet, J. 1994. Teeth of a big theropod dinosaur fromPorto das Barcas (Portugal). *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen* (E),13: 179-185.

Rauhut, O.W.M. & López-Arbarello, A. 2009 Tiourarén

Rauhut, O.W.M.; Remes, K.; Fechner, R.; Cladera, G. & Puerta, P. 2005. Discovery of a short-necked sauropod dinosaur from the Late Jurassic period of Patagonia. *Nature* 435: 670-672.

Rauhut, O.W.M. & Werner, C. 1995. First record of the family Dromaeosauridae (Dinosauria: Theropoda) in the Cretaceous of Gondwana (Wadi Milk Formation, northern Sudan). *Paläontologische Zeitschrift* 69(3/4): 475-486.

Rauhut, O.W.M.[; Carballido, J.L. & Pol, D. 2015. A diplodocid sauropod dinosaur from the Late Jurassic Cañadón Calcáreo Formation of Chuburt, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 35(5):e982798.

Rees, J. 1998. Early Jurassic selachians from the Hasle Formation on Bornholm, Denmark. *Acta Palaeontologica Polonica* 43:439-452.

Rees, J. 2008. Interrelationships of Mesozoic hybodont sharks as indicated by dental morphology e preliminary results. *Acta Geologica Polonica* 58:217-221.

Rees, J. & Underwood, C.J. 2002. The status of the shark genus *Lissodus* Brough, 1935, and the position of nominal *Lissodus* species within the Hybodontoidea (Selachii). *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(3): 471-479.

Rees, J. & Underwood, C.J. 2008. Hybodont sharks of the English Bathonian and Callovian (Middle Jurassic). *Palaeontology* 51:117-147.

Regan, C.T. 1923. The skeleton of Lepidosteus, with remarks on the origin and evolution of the lower Neopterygian Fishes. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1923: 445–461.

Reif, W.-E. 1973. Morphologie und Ultrastruktur des Hai-"Schmelzes". *Zoologica Scripta* 2:231-250.

Remes, K. 2006. Revision of the Tendaguru sauropod *Tornieria africana* (Fraas) and its relevance for sauropod paleobiogeography. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26(3):651–669.

Remes, K. 2007. A second Gondwanan diplodocid dinosaur from the Upper Jurassic Tendaguru Beds of Tanzania, East Africa. *Palaeontology* 50(3):653-667.

Remes, K.; Ortega, F.; Fierro, I.; Joger, U.; Kosma, R. & Ferrer, J.M.M. 2009. A new basal sauropod dinosaur from the Middle Jurassic of Niger and the early evolution of sauropoda. *PLoS ONE* 4(9): e6924.

Renne, P.R.; Ernesto, M.; Pacca, I.G.; Coe, R.S.; Glen, J.M.; Prevot, M. & Perrin, M., 1992. The age of Paraná flood volcanism, rifting of Gondwanaland, and the Jurassic-Cretaceous boundary. *Science* 258:975-979.

Rich, T.H.; Vickers-Rich, P.; Giménez, O.; Cúneo, R.; Puerta, P. & Vacca, P. 1999. A new sauropod dinosaur from Chubut Province, Argentina. Pp. 61-84 *in* Tomida, Y.; Rich, T. & Vickers-Rich, P. (eds.), Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium. *National Science Museum Monographs* 15.

Richter, M. & Toledo, C.E.V. 2008. The first Triassic lungfish from South America (Santa Maria Formation, Paraná Basin) and its bearing on geological correlations within Pangaea. Pp. 43-54 in L. Cavin, A. Longbottom & M. Richter (eds.), *Fishes and the Break-up of Pangaea*. Geological Society, Special Publications 295, London.

Rieppel, O. & De Bragga, M. 1996. Turtles as diapsid reptiles. *Nature* 394:453-455.

Riff, D. & Kellner, A.W.A. 2001. On the Dentition of Baurusuchus Pachecoi Price (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil. *Boletin do Museu Nacional, Nova Série, Geologia* 59:1-15.

Rosen, D.E.; Forey, P.L.; Gardiner, B.G. & Patterson, C. 1981. Lungfishes, tetrapods, paleontology and plesiomorphy. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 167:159-276.

Ruiz-Omeñaca, J.I.; Canudo, J.I.; Cruzado-Caballero, P.; Infante, P. & Moreno-Azanza, M. 2005. Baryonychine teeth (Theropoda: Spinosauridae) from the Lower Cretaceous of La Cantalera (Josa, NE Spain). *Kaupia* 14: 59-63.

Rusconi, C. 1933. Sobre reptiles cretáceos del Uruguay (*Uruguaysuchus* Aznarezi, n.g.n.sp.) y sus relaciones con los notosúquidos de Patagonia. Instituto de Geología y Perforaciones, *Boletín* 19:1-64.

Russell, D.A., 1993. The role of Central Asia in dinosaurian biogeography. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30, 2002–2012.

Saint-Seine, P. de. 1955. Poissons fossiles de l'étage de Stanleyville (Congo belge). Premiére partie; la faune des argiles et schistes bitumineux. *Annales du Musée Royal du Congo belge, Série 8, Sciences Géologiques* 14:1–126.

Salas-Gismondi, R., Flynn, J.J., Baby, P., Tejada-Lara, J.V., Wesselingh, F.P., Antoine, P-O. 2015. A Miocene hyperdiverse crocodylian community reveals peculiar trophic dynamics in proto-Amazonian mega-wetlands. *Proceeding of the Royal Society B* 282:20142490.

Sallan, L.C. 2014. Major issues in the origins of ray-finned fish (Actinopterygii) biodiversity. *Biological Reviews* 89:950–71.

Sánchez-Hernández, B.; Benton, M.J. & Naish, D. 2007. Dinosaurs and other fossil vertebrates from the Late Jurassic and Early Cretaceous of the Galve area, NE Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 249: 180-215.

Santos, M.E. de C.M. & Carvalho, M.S.S. de 2009. *Paleontologia das Bacias do Parnaíba, Grajaú e Sao Luís. Reconstituçoes paleobiológicas*. CPRM, Serviço Geológico do Brasil, Rio de Janeiro, 215 pp.

Schaeffer, B. & D.H. Dunkle. 1950. A semionotid fish from the Chinle Formation, with consideration of its relationships. *American Museum Novitates* 1457: 1–30.

Scherer, C.M.S., Goldberg, K. 2007. Paleowind patterns during the latest Jurassic-earliest Cretaceous in Gondwana: evidence from aeolian cross strata of the Botucatu Formation, Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 248:1-10.

Scheyer, T. M. 2007. *Comparative bone histology of the turtle shell (carapace and plastron): implications for turtle systematics, functional morphology and turtle origins*. Ph.D. dissertation, University of Bonn, Bonn, Germany, x C 343 pp.

Scheyer, T. M. & M. Sander. 2004. Histology of ankylosaur osteoderms: implications for systematics and function. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24:874–896.

Schröder, K.M., A. López-Arbarello & M. Ebert. 2012. *Macrosemimimus* gen. nov. (Actinopterygii, Semionotiformes) from the Late Jurassic of Germany, England and France. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32(3):512–529.

Schultze, H.P. 1981. Das Schadeldach eines ceratodontidien Lungenfisches aus der Trias Suddeutschlands (Dipnoi, Pisces). Stuttgarter Beitrage für Naturkunde B 70:1-31.

Schultze, H.-P. 1992. Lungfish from the El Molino (Late Cretaceous) and Santa Lucia (Early Paleocene) formations in southcentral Bolivia, In: R. Suárez-Soruco, R. (ed.), *Fósiles y facies de Bolivia*. Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos 12(3-4):441-448.

Schultze, H.P. 1993. Osteichthyes: Sarcopterygii. Pp. 657-663 *in* Benton, M.J. (ed.), *The Fossil Record 2*. Chapman & Hall, London. xvii + 845 pp.

Schultze, H.P. 1996. The scales of Mesozoic actinopterygians. Pp. 83-93 in Arratia, G. & Viohl, G. (eds)., *Mesozoic Fishes - Systematics and Paleoecology*. Verlag Dr. F. Pfeil.

Schultze, H.P. 2004. Mesozoic sarcopterygians. Pp. 463-492 in Arratia, G. & Tintori, A. (eds.), *Mesozoic Fishes 3 — Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*. Verlag Dr. Freidrich Pfeil.

Schultze, H.P. & González-Rodríguez, K.A. 2016. Actinistian gular plates from the Cretaceous of Mexico and the problems assigning gular plates taxonomically. Fossil Record 19:101–117.

Schwimmer, D. 2002. King of the Crocodylians: The Paleobiology of *Deinosuchus*. Indiana University Press.

Schwimmer, D.R.; Stewart, J.D. & Williams, G.D. 1994. Giant fossil coelacanths of the Late Cretaceous in the eastern United States. *Geology* 22(6):503-506.

Schwimmer, D.R. 2009. Giant coelacanths as the missing planktivores in Southeastern Late Cretaceous costal seas. *Geological Society of America Abstracts with Programs* 41:6.

Sereno, P.C. 1999a. Definitions in phylogenetic taxonomy: critique and rationale. *Systematic Biology* 48:329-351.

Sereno, P.C., 1999b. Dinosaurian biogeography: vicariance, dispersal and regional extinction. In: Tomida, Y., Rich, T.H., Vickers-Rich, P. (Eds.), Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium. National Science Museum, Tokyo, pp. 249–257.

Sereno, P.C.; Beck, A.L.; Dutheil, D.B.; Gado, B.; Larsson, H.C.E.; Lyon, G.H.; Marcot, J.D.; Rauhut, O.W.M.; Sadleir, R.W.; Sidor, C.A.; Varricchio, D.D.; Wilson, G.P. & Wilson, J.A. 1998. A Long-Snouted Predatory Dinosaur from Africa and the Evolution of Spinosaurids. *Science* 282: 1298-1302.

Sereno, P.C. & Brusatte, S.L. 2008. Basal abelisaurid and carcharodontosaurid theropods from the Lower Cretaceous Elrhaz Formation of Niger. *Acta Palaeontologica Polonica* 53(1): 15-46.

Sereno, P.C., Wilson, J.A., Larsson, H.C.E., Dutheil, D.B. & Sues, H-D. 1994. Early Cretaceous dinosaurs from the Sahara. *Science* 266:267-270.

Sereno, P.C., Sidor, C.A., Larsson, H.C.E. & Gado B. 2003. A new notosuchian from the Early Cretaceous of Niger. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23(2):477-482.

Sereno, P. C.; Beck, A. L.; Dutheil, D. B.; Larsson, H. C.; Lyon, G. H.; Moussa, B.; Sadleir, R. W.; Sidor, C. A.; Varricchio, D. J.; Wilson, G. P. & Wilson, J. A. 1999. Cretaceous sauropods from the Sahara and the uneven rate of skeletal evolution among dinosaurs. *Science* 286(5443): 1342-1347.

Sereno, P.C.; Dutheil, D.B.; Iarochene, M.; Larsson, H.C.E.; Lyon, G.H.; Magwene, P. M.; Sidor, C.A.; Varricchio, D.J. & Wilson, J.A. 1996. Predatory dinosaurs from the Sahara and Late Cretaceous faunal differentiation. *Science* 272: 986–991.

Sereno, P. C. & S. J. ElShafie. 2013. A new long-necked turtle, Laganemys tenerensis (Pleurodira: Araripemydidae), from the Elrhaz Formation (Aptian–Albian) of Niger; pp. 215–250 in D. B. Brinkman, P. A. Holroyd & J. D. Gardner (eds.), *Morphology and Evolution of Turtles*. Springer, Dordrecht.

Sereno, P.C. & Larsson, H.C.E. 2009. Cretaceous crocodyliforms from the Sahara. *ZooKeys 28: 1–143.*

Sereno, P.C.; Larsson, H.C.E.; Sidor, C.A. & Gado, B. 2001. The giant crocodyliform *Sarcosuchus* from the Cretaceous of Africa. *Science* 294: 1516–1519.

Sereno, P.C.; Wilson, J.A. & Conrad, J.L. 2004. New dinosaurs link southern landmasses in the Mid-Cretaceous. *Proceedings of the Royal Society B* 271: 1325-1330.

Serrano-Martínez, A.; Ortega, F.; Sciscio, L., Tent-Manclús, J.E.; Fierro Bandera, I. &Knoll F. 2015. New theropod remains from the Tiourarén Formation (?Middle Jurassic, Niger) and their bearing on the dental evolution in basal tetanurans. *Proceedings of the Geologists' Association* 126(1):107–18.

*Serrano-Martínez, A.; Vidal, A.; Sciscio, L.; Ortega, F. & Knoll, F. 2016. Isolated theropod teeth from the Middle Jurassic of Niger and the early dental evolution of Spinosauridae.* Acta Palaeontologica Polonica *61(2):403-415.*

Sferco, E., A. López-Arbarello & A.M. Baéz. 2015. Phylogenetic relationships of *Luisiella feruglioi* (Bordas) and the recognition of a new clade of freshwater teleosts from the Jurassic of Gondwana. *BMC Evolutionary Biology* 15(268).

Schwarz, D. & Salisbury, S.W. 2005. A new species of *Theriosuchus* (Atoposauridae, Crocodylomorpha) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Guimarota, Portugal. *Geobios* 38(6):779-802.

Shen, Y.B.; Gallego, O.F. & Martínez, S. 2004. The conchostracan subgenus *Orthestheria* (*Migransia*) from the Tacuarembó Formation (Late Jurassic-?Early Jurassic, Uruguay) with notes on its geological age. *Journal of South American Earth Sciences* 16: 631-638.

Shubin N. H. & Sues D. 1991. Biogeography of early Mesozoic continental tetrapods: patterns and implications*. Paleobiology* 17*:*214–230*.*

Smith, J.L.B. 1939. A living fish of Mesozoic type. *Nature* 143:455-456.

Smith, E. T. 2010. Early Cretaceous chelids from Lightning Ridge, New South Wales. *Alcheringa* 34:375–384.

Smith, J.B. 2005. Heterodonty in Tyrannosaurus rex: implications for the taxonomic and systematic utility of theropod dentitions. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 865-887.

Smith J.B. & Dodson, P. 2003. A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 1-14.

Smith, J.B. & Dalla Vecchia, F.M. 2006. An abelisaurid (Dinosauria: Theropoda) tooth from the Lower Cretaceous Chicla formation of Libya. Journal of African Earth Sciences 46:240-244.

Smith, E. T. & B. P. Kear. 2013. *Spoochelys ormondea* gen. et sp. nov., an archaic meiolaniid-like turtle from the Early Cretaceous of Lightning Ridge, Australia; pp. 121–146 in D. B. Brinkman, P. A. Holroyd & J. D. Gardner (eds.), *Morphology and Evolution of Turtles*. Springer, Dordrecht.

Smith, J.B. & Lamanna, M.C. 2006. An abelisaurid from the Late Cretaceous of Egypt: implications for theropod biogeography. *Naturwissenschaften* 93: 242-245.

Smith, J.B.; Vann, D.R. & Dodson, P. 2005. Dental morphology and variation in theropod dinosaurs: Implications for the taxonomic identification of isolated teeth. *The Anatomical Record Part A* 285: 699–736.

Soto, M. 2004. *Los vertebrados de la Formación Tacuarembó: implicancias geocronológicas, paleobiogeográficas y paleoecológicas.* Trabajo para la obtención del grado en la Licenciatura en Ciencias Biológicas - Orientación Paleontología, Facultad de Ciencias, 105 pp. [inédito]

Soto, M. 2005. La especializada dentición de *Priohybodus* (Chondrichthyes, Hybodontidae). In: *Actas de las VIII Jornadas de Zoología del Uruguay*, Montevideo p. 108.

Soto, M. 2010. Estudio de los dientes de terópodos (Dinosauria, Saurischia) de la Formación Tacuarembó, Jurásico Tardío-Cretácico Temprano (Uruguay). Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, PEDECIBA, 275 pp. [inédito]

Soto, M. 2013. El "pez de Walther" (Actinopterygii: Ginglymodi) a 80 años de su descripción. *Revista de la Sociedad Uruguaya de Geología* 18:1-9.

Soto, M. 2014. Geología, geofísica y geoquímica de la región de Pepe Núñez, Cuenca Norte (Uruguay). Maestría en Geociencias. 249 pp. + anexos

Soto, M.; de Carvalho, M.S.S.; Maisey, J. G.; Perea, D. & Da Silva, J. 2012a. Coelacanth remains from the Late Jurassic–?earliest Cretaceous of Uruguay: the southernmost occurrence of the Mawsoniidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32(3):530-537.

Soto, M. & Perea, D. 2005. Caracterización morfológica de dientes de terópodos de la Formación Tacuarembó (Jurásico Tardío-Cretácico Temprano), Uruguay. *Actas de las VIII Jornadas de Zoología del Uruguay*, 24 al 28 de octubre de 2005, Montevideo, p. 107.

Soto, M. & Perea, D. 2008. A ceratosaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Late Jurassic-Early Cretaceous of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28(2):439-444.

Soto, M. & Perea, D. 2010. Late Jurassic lungfishes (Dipnoi) from Uruguay, with comments on the systematics of Gondwanan ceratodontiforms. *Journal ofVertebrate Paleontology* 30(4):1049-1058.

Soto, M.; Perea, D. & Toriño, P. 2012b. New remains of *Priohybodus arambourgi* (Hybodontiformes: Hybodontidae) from the Late Jurassic-?earliest Cretaceous of Uruguay. Cretaceous Research 35:118-123.

Soto, M.; Pol, D. & Perea, D. 2011. A new specimen of *Uruguaysuchus aznarezi* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the middle Cretaceous of Uruguay and its phylogenetic relationships. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163:S173-198.

Sousa, de, E.P., Medeiros, M.A., Toledo, C.E.V., Bertini, R.J., Pereira, A.A. & Lindoso, R.M. 2015. A new species of *Equinoxiodus* (Dipnoi: ?Neoceratodontidae) from the Late Cretaceous of Brazil. *Zootaxa* 3905(3):397–406.

Sprechmann, P.; Bossi, J. & Da Silva, J. 1981. Cuencas del Jurásico y Cretácico de América del Uruguay. Pp. 239-270 *in* Volkheimer, W. & Mussachio, E. A. (eds.), *Cuencas sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur*. Comité Sudamericano para el Jurásico y Cretácico, Buenos Aires. 351 pp.

Sterli, J. 2008. A new, nearly complete stem turtle from the Jurassic of South America with implications for turtle evolution. *Biology Letters* 4:286–289.

Sterli, J. 2010. Phylogenetic relationships among extinct and extant turtles: the position of Pleurodira and the effects of the fossils on rooting crown-group turtles. *Contributions to Zoology* 79:93–106.

Sterli, J. & M. S. de la Fuente. 2013. New evidence from the Palaeocene of Patagonia (Argentina) on the evolution and palaeobiogeography of Meiolaniformes (Testudinata, new taxon name). *Journal of Systematic Palaeontology* 11:835–852.

Sterli, J., M. S. de la Fuente & A. M. Umazano. 2015. New remains and new insights on the Gondwanan meiolaniform turtle *Chubutemys copelloi* from the Lower Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Gondwana Research* 27(3):978-994.

Sterli, J., D. Pol & M. Laurin. 2012. Incorporating phylogenetic uncertainty on phylogeny-based palaeontological dating and the timing of turtle diversification. *Cladistics* 29:233–246.

Stewart, K.; Turner, S.; Kelley, S.; Hawkesworth, C.; Kirstein, L. & Mantovani, M. 1996. $^{40}$Ar-$^{39}$Ar geochronology in the Paraná continental flood basalt province. *Earth and Planetary Science Letters* 143:95-109.

Stromer, E. 1915. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 3. Das Original des Theropoden *Spinosaurus aegyptiacus* nov. gen., nov. spec. *Abhandlungen der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Physikalische Klasse* 28(3):1-32.

Stromer, E. 1931. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 10. Ein Skelett-Rest von *Carcharodontosaurus* nov. gen. *Abhandlungen der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Physikalische*, *Abt*., N.F. 9:1-23.

Sues, H.-D.; Frey, E.; Martill, D.M. & Scott, D. 2002. *Irritator challengeri*, a spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(3): 535-547.

Sukhanov, V. B. 2000. Mesozoic turtles of Middle and Central Asia; pp. 307–367 in M. J. Benton, M. A. Shishikin, D. M. Unwin & E. N. Kurochkin (eds.), *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

Sukhanov, V. B. 2006. An archaic turtle, *Heckerochelys romani* gen. et sp. nov., from the Middle Jurassic of Moscow region, Russia; pp. 104–111 in I. G. Danilov and J. F. Parham (eds.), *Fossil Turtle Research*. Russian Journal of Herpetology.

Sweetman, S.C. 2004. The first record of velociraptorine dinosaurs (Saurischia, Theropoda) from the Wealden (Early Cretaceous, Barremian) of southern England. *Cretaceous Research* 25(3): 353-364.

Sweetman, S.C. & Underwood, C.J. 2006. A neoselachian shark from the non-marine Wessex Formation (Wealden Group: early Cretaceous, Barremian) of the Isle of Wight, southern England. *Palaeontology* 49(2):457-465.

Tabaste, N. 1963.Étude des restes de Poissons du Crétacé Saharien.*Memoires de l'Institut Français d'Afrique Noire* 68: 437-486.

Taquet, P. 1976. Géologie et Paléontologie du gisement de Gadoufaoua (Aptien du Niger). *Cahiers de Paléontologie* 1–191.

Tamrat, E. & Ernesto, M. 2006. Paleomagnetic constraints on the age of the Botucatu Formation in Rio Grande do Sul, Southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 78:591-605.

Tasch, P. 1987. Fossil Conchostraca of the southern hemisphere and continental drift. *Geological Society of America Memoir* 165:1-290.

Tavares, S.A.S.; Ricardi-Branco, F. & Carvalho, I. de S. 2015. Osteoderms of *Montealtosuchus arrudacamposi* (Crocodyliformes, Peirosauridae) from the Turonian-Santonian (Upper Cretaceous) of Bauru Basin, Brazil. *Cretaceous Research* 56:651-661.

Tennant, J.P.; Mannion, P.D.; Upchurch, P.; Sutton, M.D. & Price, G.D. 2016. Biotic and environmental dynamics through the Late Jurassic–Early Cretaceous transition: evidence for protracted faunal and ecological turnover. *Biological Reviews*.

Thiede, D. S. & Vasconcelos, P. M. 2010. Paraná flood basalts: rapid extrusion hypothesis confirmed by new $^{40}Ar/^{39}Ar$ results. *Geology* 38(8):747-750.

Thies, D. 1989. *Lepidotes gloriae*, sp. nov. (Actinopterygii: Semionotiformes) from the Late Jurassic of Cuba. *Journal of Vertebrate Paleontology* 9(1): 18-40.

Thies, D. & Mudroch, A. 1996. Actinopterygian teeth from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of N Germany. Pp. 105-114 in Arratia, G. & Viohl, G. (eds.), *Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil.

Tintori, A. & C. Lombardo. 2007. A new early Semionotidae (Semionotiformes, Actinopterygii) from the Upper Ladinian of the Monte San Giorgio area (Southern Switzerland and Northern Italy). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 113: 369–381.

Toledo, C.E.V. & Bertini, R.J. 2005. Occurrences of the fossil Dipnoiformes in Brazil and its stratigraphic and chronological. *Revista Brasileira de Paleontologia* 8(1):47–56.

Toledo, C.E.V., Sousa, E.P.,Medeiros, M.A. & Bertini, R.J. 2011. A new genus of Dipnoiformes from the Cretaceous of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*83, 1181–1192.

Tong, H. & J. Mo. 2010. *Jiangxichelys,* a new nanhsiungchelyid turtle from the Late Cretaceous of Ganzhou, Jiangxi Province, China. *Geological Magazine* 147:981–986.

Tong, H., E. Buffetaut & V. Suteethorn. 2002. Middle Jurassic turtles from southern Thailand. *Geological Magazine* 139:687–697.

Tong, H.; Claude, J.; Naksri, W.; Suteethorn, V.; Buffetaut, E.; Khansubha, S.; Wongko, K. & Yuangdetkla, P. 2009. *Basilochelys macrobios* n. gen. and n. sp., a large cryptodiran turtle from the Phu Kradung Formation (latest Jurassic-earliest Cretaceous) of the Khorat Plateau, NE Thailand. Pp. 229-243 in Buffetaut, E.; Cuny, G.; Le Loeuff, J. & Suteethorn, V. (eds.). *Late Palaeozoic and Mesozoic Ecosystems in SE Asia*. Geological Society, London, Special Publications.

Tykoski R.S., Rowe, T.B., Ketcham, R.A. & Colbert, M.W. 2002. *Calsoyasuchus valliceps*, a new crocodyliform from the Early Jurassic of Kayenta Formation of Arizona. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22:593–611.

Turner, C.E. & Peterson, F. 1999. Biostratigraphy of Dinosaurs in the Upper Jurassic Morrison Formation of the Western Interior, U.S.A. Pp. 77-114 *in* Gillette, D. D. (ed.), *Vertebrate Paleontology in Utah*. Miscellaneous Publication 99-1, Utah Geological Survey.

Turner, S.; Regelous, M.; Kelley, S.; Hawkesworth, C. & Mantovani, M. 1994. Magmatism and continental break-up in the South Atlantic: high precision $^{40}Ar$-$^{39}Ar$ geochronology. *Earth and Planetary Science Letters* 121:333-348.

Ubilla, M.; Veroslavsky, G. & Martínez, S. 2004. El Mesozoico. Pp. 13-34*in* Veroslavsky, G.; Ubilla, M. & Martínez, S. (eds.), *Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales. Mesozoico.* 2ª Ed. DIRAC, Montevideo.

Underwood, C.J. & Rees, J. 2002. Selachian faunas from the lowermost Cretaceous Purbeck Group of Dorset, southern England. *Special Papers in Paleontology* 68:83-101.

Upchurch, P., Hunn, C.A. & Norman, D.B. 2002. An analysis of dinosaurian biogeography: evidence for the existence of vicariance and dispersal patterns caused by geological events. *Proceedings of the Royal Society B* 269:613–621.

Uyeno, T. & Yabumoto , Y. 2007. Origin of extant coelacanths. Pp. 24-26 in *The coelacanth, phatom the mistery.* Proceedings of the Aquamarine Symposium.

Van der Lubbe, T.; Richter, U. & Knötschke, N. 2009. Velociraptorine dromaeosaurid teeth from the Kimmeridgian (Late Jurassic) of Germany. *Acta Paleontologica Polonica* 54(3): 401-408.

Veroslavsky, G. 1994. *Análise faciológica e estratigráfica do Devoniano da borda sul da bacia do Paraná, Uruguai*. Dissertação de Mestrado. UNESP, Rio Claro,208 pp. [inédito]

Veroslavsky, G., Daners, G. & de Santa Ana, H. 2003. Rocas sedimentarias pérmicas en la plataforma continental uruguaya: el *prerift* de la Cuenca de Punta del Este. *Geogaceta* 34:203-206.

Veroslavsky, G., Fúlfaro, V. & de Santa Ana, H. 2006. El Devónico en Uruguay: estratigrafía, correlación geológica y recursos minerales. En: Veroslavsky, G., Ubilla, M. & Martínez, S (eds.), *Cuencas Sedimentarias de Uruguay: geología,paleontología y recursos naturales - Paleozoico*. DIRAC-Facultad de Ciencias, Montevideo, pp. 107- 132.

Vorobyeva, E.I. 1967. Triassic ceratod from South Fergana and remarks on the systematic and phylogeny of ceratodontids. *Palaeontologisk Zhurnal* 1967: 102-111. [En ruso. Traducido en *Paleontological Journal* 1967:80-87.]

Vorobyeva, E.I. & Minikh, M.C. 1968.Experimental application of biometry to the study of ceratodontid dental plates. *Palaeontologisk Zhurnal* 1968: 76-87. [En ruso. Traducido en *Paleontological Journal* 1968: 217-222.]

Walther, K. 1910. Sobre areniscas y rocas efusivas en los departamentos de Tacuarembó y Rivera. *Revista Agronomía* 7: 213-227.

Walther, K. 1911. Über permotriassische Sandsteine und Eruptivdecken aus der Norden der Republik Uruguay. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie, und Paläontologie* 31:575–609.

Walther, K. 1932. Ueber Reste eines grossen Ganoidfische aus dem Obergondwana von Uruguay. *Zentralblatt für Mineralogie*, *Geologie und Paläontologie*, B(9): 449-461.

Walther, K. 1933. Restos de un Pez Ganoide de gran tamaño, proveniente del Neogondwana Uruguayo. Instituto de Geología y Perforaciones, *Boletín* 19: 65-72.

Weiler, W. 1935.Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Aegyptens. II. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 16. Neue Untersuchungen an den Fischresten. *Abhandlungender Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Abteilung* 32, 1–57.

Wen, W., Q.Y. Zhang, C.Y. Zhou, J.Y. Huang, Z.Q. Chen & M.J. Benton. 2012. A new genus of basal actinopterygian fish from the Anisian (Middle Triassic) of Luoping, Yunnan Province, Southwest China. *Acta Palaeontologica Polonica* 57(1):149–160.

Wenz, S. 1975. Un nouveau coelacanthidé du Crétacé inférieur du Niger, remarques sur la fusion des os dermiques. *Colloques Internationaux de Centre National de la Recherche Scientifique* 218:175-190.

Wenz, S. 1980. A propos du genre Mawsonia, Coelacanthe géant du Crétacé inférieur d'Afrique et du Brésil. *Mémories de la Société géologique de France* 39:187–190.

Wenz, S. 1999. *Pliodetes nigeriensis*, gen. nov. et sp. nov., a new semionotid fish from the Lower Cretaceous of Gadoufaoua (Niger Republic): phylogenetic comments. Pp. 107-120 in Arratia, G. & Schultze, H.-P. (eds.): *Mesozoic fishes – 2, Systematics and fossil record*. Verlgar Dr. Friedrich Pfeil.

Wenz, S. 2003. Les *Lepidotes* (Actinopterygii, Semionotiformes) du Crétacé inférieur (Barrémien) de las Hoyas (Province de Cuenca, Espagne). *Geodiversitas* 25(3): 481-499.

White, M.A.; P. R. Bell; A. G. Cook; S. F. Poropat & D. A. Elliott. 2015. The dentary of *Australovenator wintonensis* (Theropoda, Megaraptoridae); implications for megaraptorid dentition. *PeerJ* 3:e1512.

Wiman, C. 1930. Fossile Schildkroten aus China. *Palaeontologia Sinica*, Series C 6:5–53.

Woodward, A.S. 1888. On two new lepidotoid ganoids from the Early Mesozoic deposits of Orange Free State, South Africa. *Quarterly Journal of the Geological Society* 44: 138–143.

Woodward, A. S. 1908. On some fossil fishes discovered by Prof. Ennes de Souza in the Cretaceous Formation at Ilheós (State of Bahia), Brazil.Quarterly Journal of the Geological Society of London64:358–362.

Woodward, A.S. 1916-1919. The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck formations. London. *The Palaeontographical Society.*

Wu, X.-C.; Sues, H.-D. & Dong, Z.-M. 1997. *Sichuanosuchus shuhanensis*, a new ?Early Cretaceous protosuchian (Archosauria: Crocodyliformes) from Sichuan (China), and the monophyly of Protosuchia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17(1): 89–103.

Wu, X.-C.; Russell, A. P. & Cumbaa, S. L.. 2001. *Terminonaris* (Archosauria: Crocodyliformes): new material from Saskatchewan, Canada, and comments on its phylogenetic relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21(3): 492–514.

Xu, G.-H. & F.-X. Wu. 2012. A deep-bodied ginglymodian fish from the Middle Triassic of eastern Yunnan Province, China, and the phylogeny of lower neopterygians. *Chinese Science Bulletin* 57(1):111–118.

Xu, X., Clark, J.M., Mo, J., Choiniere, J., Forster, C.A., Erickson, G.M., Hone, D.W.E., Sullivan, C., Eberth, D.A., Nesbitt, S., Zhao, Q., Hernandez, R., Jia, C.-K., Han, F.-L., & Guo, Y. 2009. A Jurassic ceratosaur from China helps clarify avian digital homologies. *Nature* 459(18):940–944.

Yabumoto, Y. 2002. A new coelacanth from the Early Cretaceous of Brazil (Sarcopterygii, Actinistia). *Paleontological Research* 6:343-350.

Yabumoto, Y. 2008. A new Mesozoic coelacanth from Brazil (Sarcopterygii, Actinistia). Paleontological Research 12:329-343.

Yabumoto, Y. & T. Uyeno, 2005. New materials of a Cretaceous coelacanth, Mawsonia lavocati Tabaste from Morocco. *Bulletin of the National Science Museum Tokyo*, Japan (31):39-49.

Yagüe, P.; Dantas, P.; Ortega, F.; Cachão, M.; Santos, F.A.M.; Gonçalves, R. & Lopes, S. 2006. New Sauropod Material from the Upper Jurassic of Praia da Areia Branca (Lourinhã, Portugal). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 240(3): 313-342.

Young, M. T., Hua S., Steel L., Foffa D., Brusatte S. L., Thüring S., Mateus O., Ignacio-Ruiz Omeñaca J., Lepage Y., Havilk P., & Andrade M. B. 2014. Revision of the Late Jurassic teleosaurid genus *Machimosaurus* (Crocodylomorpha, Thalattosuchia). *Royal Society Open Science* 1(140222), 1-42.

Young, M.T.; Hastings, A.K.; Allain, R. &Smith, T.J. 2016.Revision of the enigmatic crocodyliform *Elosuchus felixi* de Lapparent de Broin, 2002 from the Lower–Upper Cretaceous boundary of Niger: potential evidence for an early origin of the clade Dyrosauridae. *Zoological Journal of the Linnean Society*. doi:10.1111/zoj.12452

Zangerl, R. 1969. The turtle shell; pp. 311–339 in C. Gans, A. Bellairs & T. S. Parsons (eds.), *Biology of the Reptilia*, Volume 1. Academic Press, London and New York.

Zinke, J. 1998. Small theropod teeth from the Upper Jurassic coal mine of Guimarota (Portugal). *Paläontologische Zeitschrift* 72(1/2): 179-189.

# ANEXO I

A continuación se adjuntan las publicaciones en revistas arbitradas relacionadas directamente con esta tesis.

**A. *Priohybodus* (Soto *et al*., 2012a)**

**B. *Mawsonia* (Soto *et al*., 2012b)**

**C. "Pez de Walther" (Soto, 2013)**

**D. *Tacuarembemys* (Perea *et al*., 2014)**

# ANEXO II

## A. HYBODONTIFORMES

### A1. Caracteres

La siguiente es la lista de caracteres empleados, mayormente adaptados de Rees (2008).

**Carácter 1.** Desarrollo de ornamentación de la corona
0 – bien desarrollada, 1 – débil o ausente

**Carácter 2.** Patrón de ornamentación de la corona
0 – estrías o pliegues simples, 1 – compleja

**Carácter 3.** Orientación de cúspides laterales respecto a la cúspide central en coronas mesiales
0 – paralela o con bases no confluentes, 1 – divergente con bases confluentes

**Carácter 4.** Orientación de cúspides laterales respecto a la cúspide central en coronas distales
0 – paralela o con bases no confluentes, 1 – divergente con bases confluentes

**Carácter 5.** Morfología de la cúspide central
0 – no comprimida labiolingualmente, 1 – estrecha y con moderada compresión labiolingual, 2 – triangular y con fuerte compresión labiolingual

**Carácter 6.** Altura de la corona
0 – baja, 1 – alta

**Carácter 7.** Simetría de las coronas distales
0 – asimétricas, 1 – simétricas

**Carácter 8**. Coronas laterales de tamaño incrementado.
0 – ausente, 1 - presente

**Carácter 9.** Corona con cresta oclusal aserrada
0 – ausente, 1 – parcial o totalmente presente

**Carácter 10**. Tipo de dentina de la corona.
0 – ortodentina, 1 – osteodentina columnar, 2 – osteodentina no columnar

**Carácter 11.** Raíz
0 – pequeños forámenes no diferenciados, 1 – forámenes bien definidos, 2 – porosa

**Carácter 12.** Espinas cefálicas
0 – ausentes, 1 – presentes

**Carácter 13.** Cúspides laterales en espinas cefálicas
0 – presentes, 1 – ausentes

**Carácter 14.** Forma de la placa basal de espinas cefálicas

0 – ancha y plana, 1 – forma de T, con lóbulo posterior largo y dorsoventralmente deprimido, 2 – forma de T, con lóbulo posterior corto y redondeado

**Carácter 15.** Forma de pared posterior de espinas de aletas dorsales
0 – cóncava , 1 – convexa

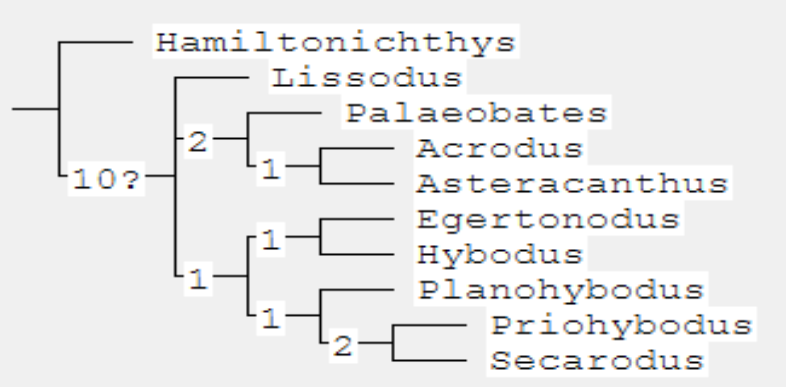
**Carácter 16**. Posición de series de dentículos en espinas de aletas dorsales
0 – posterolaterales, 1 – adyacentes a la línea media

**Carácter 17**. Ornamentación de espinas de aletas dorsales
0 – costillas, 1 - tubérculos

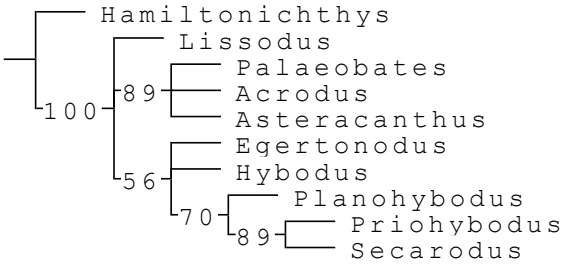
## A2. Matriz

| | |
|---|---|
| Hamiltonichthys | 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 1 0 |
| Lissodus | 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 1 0 |
| Asteracanthus | 0 1 0 0 0 0 0 1 0 1 1 1 1 2 1 1 1 |
| Acrodus | 0 1 0 0 0 0 0 1 0 1 2 1 1 2 1 1 0 |
| Palaeobates | 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 1 1 1 2 1 1 0 |
| Hybodus | 0 0 0 0 1 1 0 0 0 2 2 1 1 2 1 1 0 |
| Egertonodus | 0 0 0 0 1 1 0 0 0 2 2 1 1 2 1 1 0 |
| Planohybodus | 0 0 0 0 2 1 0 0 1 2 0 1 1 2 1 1 0 |
| Secarodus | 1 0 1 0 2 1 0 0 1 2 0 ? ? ? ? ? 0 |
| Priohybodus | 1 0 1 1 2 1 1 0 1 2 0 ? ? ? 1 1 0 |

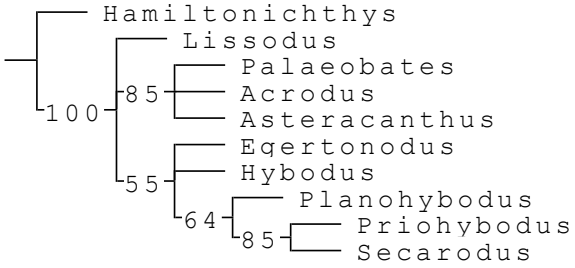
## A3. Soporte Bremer



### A4. Bootstrap




### A5. Jackknife




### A6. Sinapomorfías no ambiguas

Hybodontidae
12(1) – Cúspides laterales en espinas cefálicas ausentes
13(2) – Placa basal de espinas cefálicas en forma de T, con lóbulo posterior corto y redondeado

Acrodontinae
1(1) – Patrón de ornamentación de corona complejo
7(1) – Coronas laterales de tamaño incrementado
10(1) – Raíz con forámenes bien definidos

*Asteracanthus* + *Acrodus*
9(1) – Osteodentina no columnar

Hybodontinae + Priohybodontinae
5(1) – Corona alta
9(2) – Osteodentina no columnar

Hybodontinae
10(2) – Raíz porosa

Priohybodontinae
8(1) – Cresta oclusal parcial o totalmente aserrada

*Secarodus* + *Priohybodus*
0(1) – Coronas con ornamentación débil o ausente
2(1) – Coronas mesiales con cúspides laterales divergentes

## A7. Autapomorfías

*Asteracanthus*
16(1) – Espinas de aletas dorsales ornamentadas con tubérculos

*Acrodus*
10(2) – Raíz porosa

*Lissodus*
13(1) – Placa basal de espinas cefálicas en forma de T, con lóbulo posterior largo y dorsoventralmente deprimido

*Priohybodus*
3(1) – Coronas distales con cúspides laterales divergentes
6(1) – Coronas distales simétricas

## B. GINGLYMODI

### B1. Matriz

La matriz es modificada de López-Arbarello & Wencker (2016). Se codificó el material uruguayo MGU-119 (en negrita).

Amia_calva
31000 00000 10043 10001 00000 ----0 0-120 001-- ----1 00001 00000 01001 10011 11000 0111? ???0? ?0200 00030 010

Araripelepidotes_temnurus
21110 000?? ?000? ?1101 0000? ??1?0 20220 ?1020 0000? 0?100 1?000 -2001 11011 10001 00000 00010 20202 00112 1-0

Atractosteus_spatula
10[0,1]11 01001 21121 00200 11104 11111 4022[0,1] 11032 00001 112?0 ?1001 02101 10100 ?0101 00000 20001 11211 10013 2-0

Callipurbeckia_minor
0?1?0 0?0?? 3001? 00002 11003 10000 30000 00010 1-001 00011 10110 01000 11111 00001 10001 11100 20001 010[1,2]0 100

Camerichthys_lunae
????? ??0?? ?003? 00??? 11?0? 10010 40020 00031 01001 00011 00110 01000 110?1 00??? ????? ???0? ????? ??01? ?00

Dentilepisosteus_laevis
10101 11101 01021 02100 11104 11010 5?22? ?1032 00001 11101 00010 12001 10001 10100 ?0000 20011 10212 1000? 2-0

Isanichthys_palustris
0???? 0?0?? ???3? ?0100 00?0? 11110 21021 ?0031 0000? ??001 00?10 01000 11011 0000? ????0 ??00? ?0101 ?001? 1-?

Kyphosichthys_grandei
0???? 0?0?? ??031 00102 ????? 00?00 20200 01010 1-101 00001 0?0?0 01000 11011 00?0? ?0?0? 00100 1?200 00021 110

Lepidotes_gigas
0???? 0?0?0 00031 01000 00002 10110 21010 00031 10001 00001 00110 01000 11011 00001 10?00 00001 20111 00011 100

Lepidotes_semiserratus
0?1?0 0001? ?0031 00000 00002 1?110 31010 00031 10001 0?001 00110 ?1000 11011 000?? 100?? ??001 20111 0000? ?0?

Lepisosteus_osseus

10111 01001 21121 00100 11104 11111 30220 11032 00001 112?0 ?1001 02101 10000 ?0101 00000 20001 11211 10013 2-0

Lophionotus_chinleana
0???? 0?0?? ?0001 01000 0001? 11000 30200 ?100- 1-001 0000? 0?110 01000 11011 10?00 ?0001 1?200 ?0001 0001? 000

Lophionotus_kanabensis
0???? 0?0?0 ?0001 ?1000 0101? ???00 ??2?0 ?000- 1-001 00001 1?110 11000 11011 00??? ???01 ??200 ??000 000?? ??0

Lophionotus_sanjuanensis
0???? 0?0?? ?0001 ?0000 0001? 11000 30200 ?100- 1-001 0000? 0?110 02000 11011 10?11 00001 ?1200 10000 0001? 000

Luoxiongichthys_hyperdorsalis
0???? ??0?? 30031 ?0??0 10?13 10000 20100 ?1031 0001? 0?011 00010 01000 1??01 00??? ?0010 01000 0???1 0002? ?10

Macrosemimimus_fegerti
0???0 0?01? 30011 01?10 12103 00000 40000 00010 1-001 00001 10110 01000 11111 00?01 10001 11000 ?000- 01000 101

Macrosemimimus_lennieri
01110 00010 ?0011 00000 12103 00100 30000 00010 1-001 00001 10110 01000 11111 00?01 10001 ??00? 20001 0101? ?01

Macrosemius_rostratus
3?111 0000? 10012 01-12 12003 00?00 30000 001-- --??1 00000 00100 01010 11011 10000 1111- 1?-00 0020- 0000? 000

Masillosteus_janeae
1??1? 0?0?? 0101? 00100 00?04 11110 5022[0,1] 11032 00001 1?2?0 ?1000 12101 10000 ?0101 00000 20001 21211 10003 200

Notagogus_denticulatus
3???? ??0?? ?0012 01-12 1200? 00000 ?000? 001-- --??1 00000 00000 01010 11011 10000 1[0,1]110 1?000 0020- 0000? 100

Obaichthys_decoratus
101?1 1110? 01023 02100 01104 110?0 6021? ?1032 00001 1110? 00000 12001 11011 10100 00000 ??010 1?202 10013 2-0

Occitanichthys_canjuersensis
0???0 1?0?0 30012 00000 11003 00000 50000 00020 0-001 00001 10110 01000 1101? ?0?0? 100?1 1?000 20003 0?020 101

Paralepidotus_ornatus

3???? 0?00? 30011 ?0002 11?03 00000 10100 0000- 1-00? 0???? 1?1?0 01000 11111 000?? 10010 01000 10?01 000?? ??0

Perleidus
01000 ?00?? ???40 -0000 00001 0-000 0-000 0000- 0-000 --000 00100 00001 0--00 -?000 00000 00000 00000 000?- 0-0

Pliodetes_nigerienesis
2???? 0?00? ?0001 ?2101 00?01 11110 ?0120 ?1032 00001 111?0 10-00 12001 11000 ?0001 ?0000 ??010 10202 00112 1-0

Propterus_elongatus
3???1 0?00? ?0011 01-12 12003 00000 30000 001-- --??1 00000 00000 01010 11011 10000 11010 11000 0020- 0000? 100

Sangiorgioichthys_aldae
0???? 0?0?? ?000? ?0000 10?03 00000 10200 00031 00111 00001 1??10 01000 11011 00?0? ?0?00 ?2100 00001 00021 0?0

Sangiorgioichthys_sui
0???? 0?0?0 ?0031 001[0,1]0 10003 00000 10[1,2]00 00021 1-011 00001 [0,1]0110 01000 11011 00?00 10000 02100 00001 00011 010

Scheenstia_laevis
????? 0?0?? ??03? ?0200 10?0? 11110 40020 00031 0100? 0?11? 10210 ?1000 10011 0??11 ?00?? ??00? ?0111 0000? 101

Scheenstia_mantelli
01100 0?01? 0000? ?0200 10?0? 11110 30020 00031 01001 0?111 10?10 ?1000 11011 00011 10000 00000 20111 00011 101

Scheenstia_maximus
0???? 0?010 ??03? ?0200 00?0? 11110 40020 00031 01001 00??? ?0210 01000 10011 00?11 ?0000 0000? 20??1 0001? ??1

Scheenstia_zappi
0???? 0?0?0 ?0001 00200 00?02 111?0 40010 00031 01001 00??? ?0110 01000 11011 00?11 1?000 0000? ?0111 00001 101

Semiolepis_brembanus
0???? ??0?? ?0011 ?0202 11?0? 00000 30200 0000- 1-001 00001 00110 01000 11111 10001 10000 01100 10??1 0002? 100

Semionotus_bergeri
0???? 1?0?? ?000? 00000 11?1? 10000 30100 0000- 1-001 00??? 000?0 01000 11011 00?0? 10001 1?200 10000 0000? ?00

Semionotus_capensis

0???? 1?0?0 30001 01100 11?13 00000 ?0100 0000- 1-001 00001 ??010 01000 11011 00?01 ?0001 11200 10000 0000? 0?0

Semionotus_elegans
0?11? 10000 30001 01000 11013 10000 20000 0000- 1-001 00001 00010 01000 11011 00000 10001 11200 ?0000 00000 100

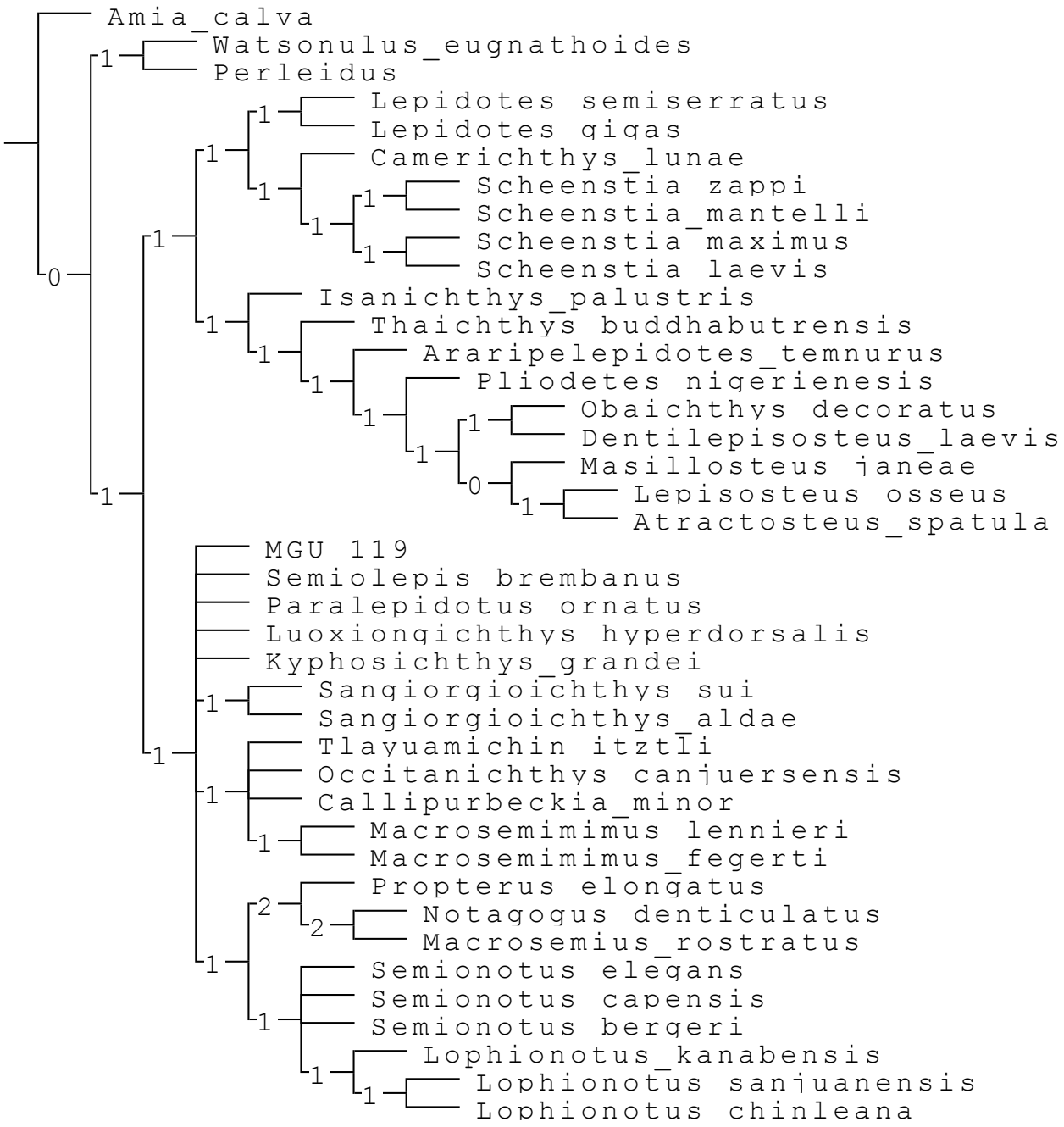
Thaiichthys_buddhabutrensis
00?01 0?00? ?00[0,3]1 01201 00?01 10110 30220 11010 1-001 00100 001?0 12000 10011 ?000? ?0000 0?10? 20211 0000? 1-0

Tlayuamichin_itztli
0???? 1?00? 3001? 00102 11003 00000 70000 00020 00101 00011 10110 01000 11111 00001 10001 1110? 20001 00021 100

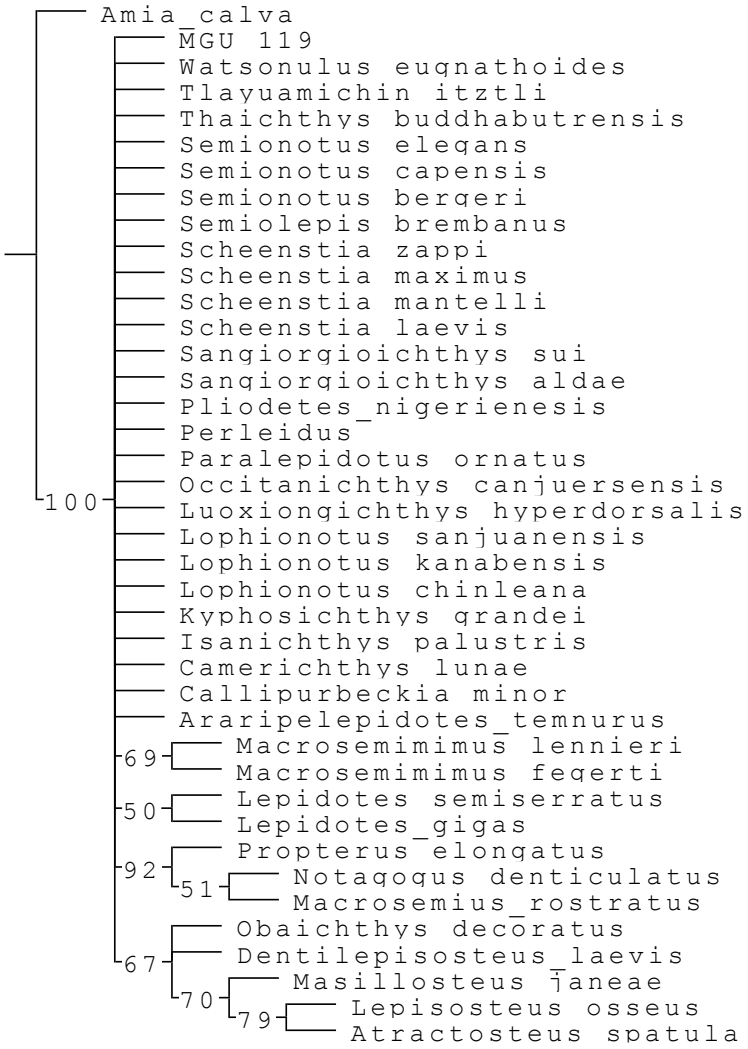
Watsonulus_eugnathoides
0100- 00000 00043 10002 00001 1-000 0-100 001-- ----1 00001 00010 00001 0??01 11000 00000 00000 00000 00031 000

**MGU_119**
**0????**
**????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ??00? 01?0? ????? ????? ???**

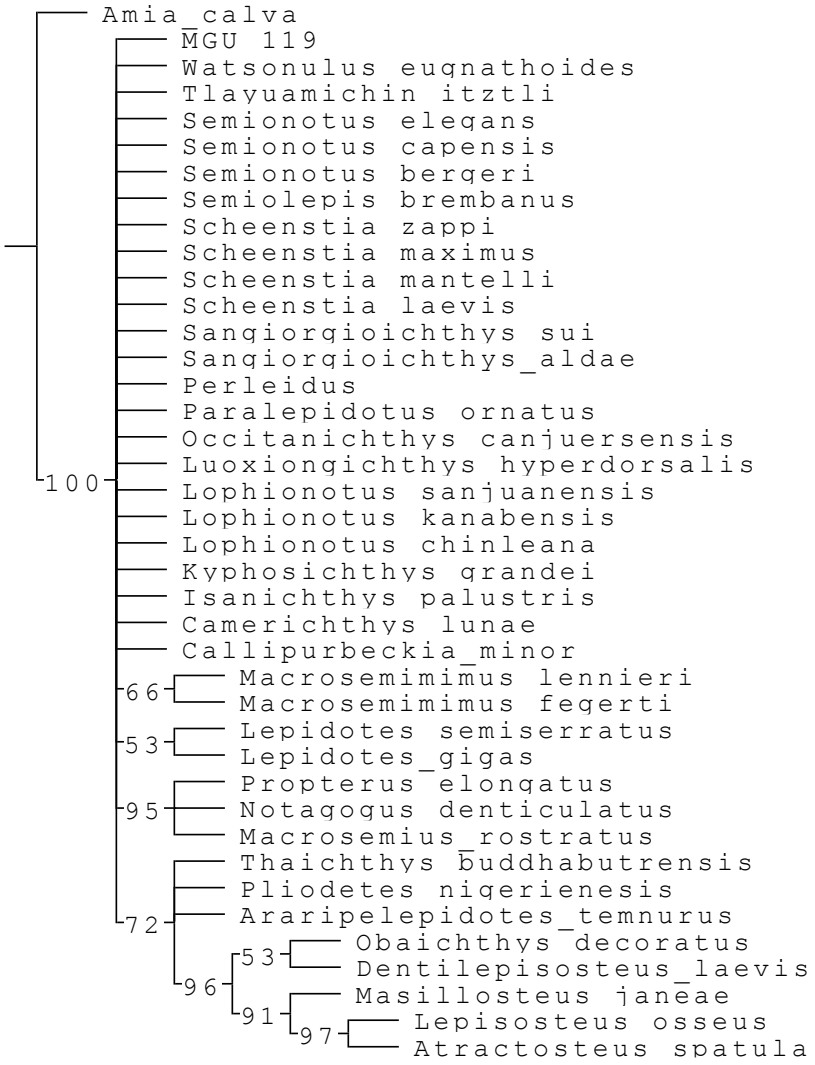
**B2. Soporte Bremer**



**B3. Bootstrap**



**B4. Jackknife**



**B5. Matriz**

Idem B1 pero codificando el material uruguayo MGU-1156 (en negrita).

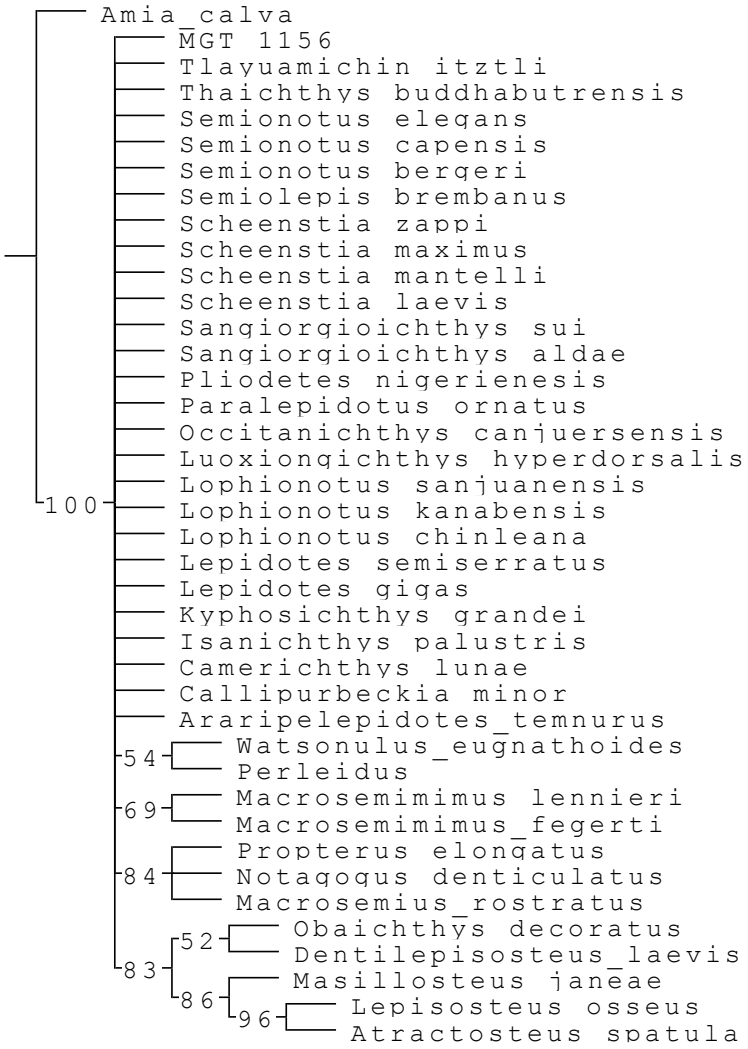
**MGT_1156**

**????? ????? ????? ?1??? ????? ????? ????? ??0?? 0???? ????? ????? ?1??1 1??1? ????? ????? ???0? ????? ????? ???**

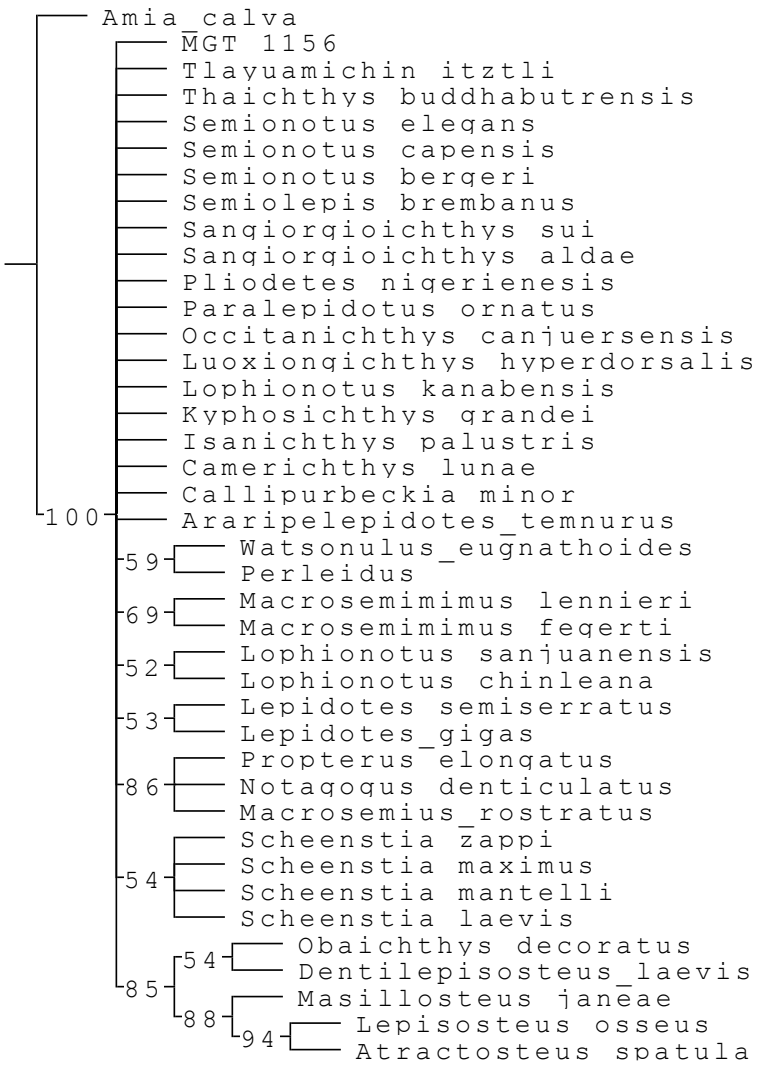
**B6. Soporte Bremer**



**B7. Bootstrap**



**B8. Jackknife**



**A continuación se brinda los árboles de consenso estricto, el soporte Bremer y los resultados de los remuestreos Bootstrap y Jackknife para el caso en que la matriz B1 es modificada codificando el carácter 81 de MGU-119 con el estado 2 en lugar de ? (doble articulación anterior de los escamas).**

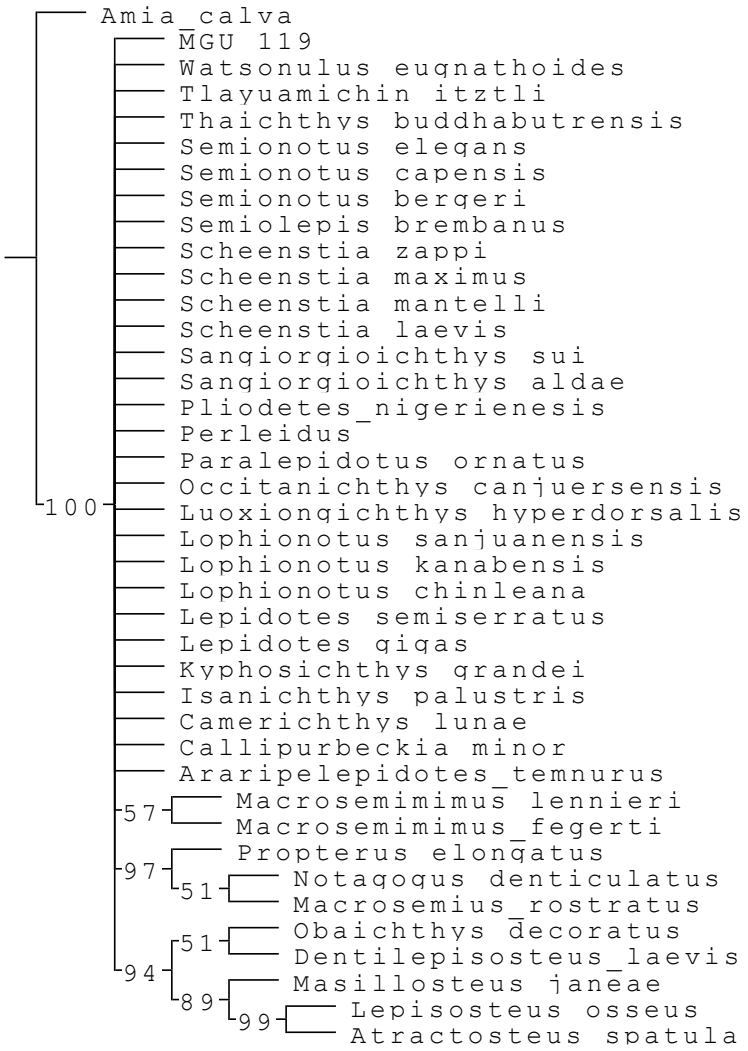
**B9. Consenso estricto**



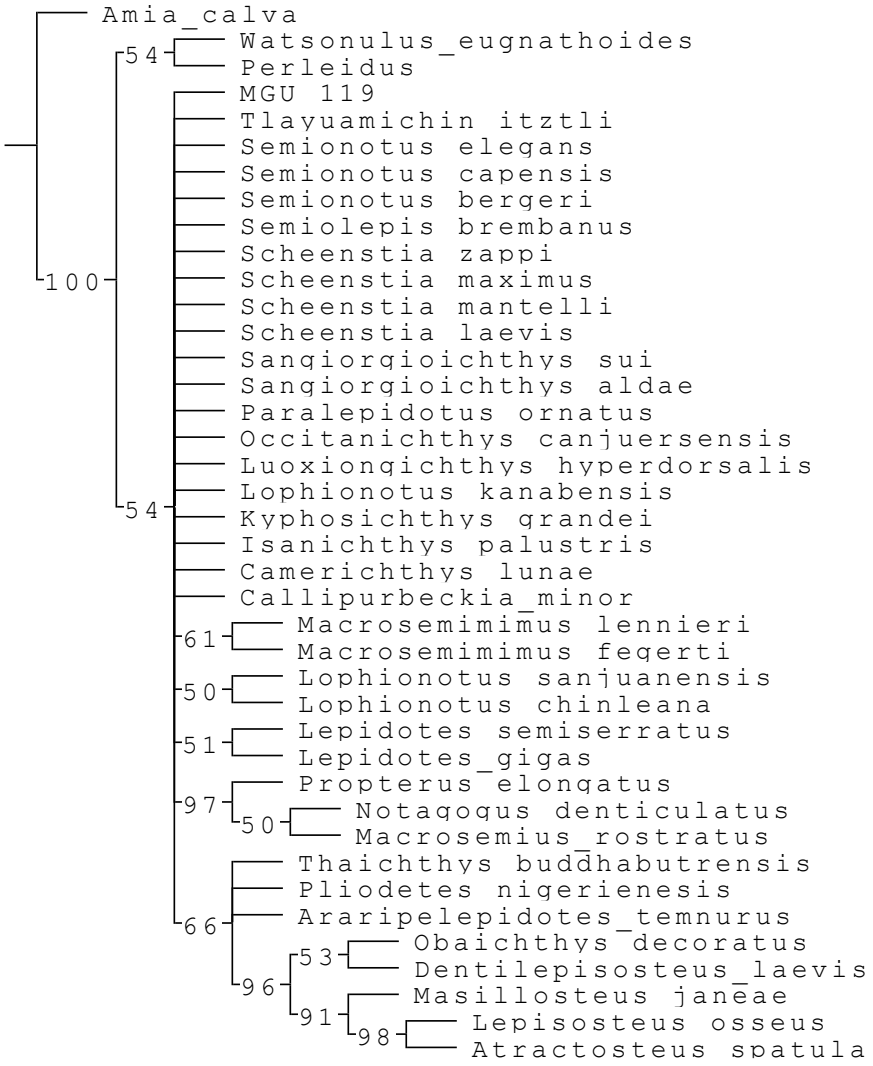
**B10. Soporte Bremer**



**B11. Bootstrap**

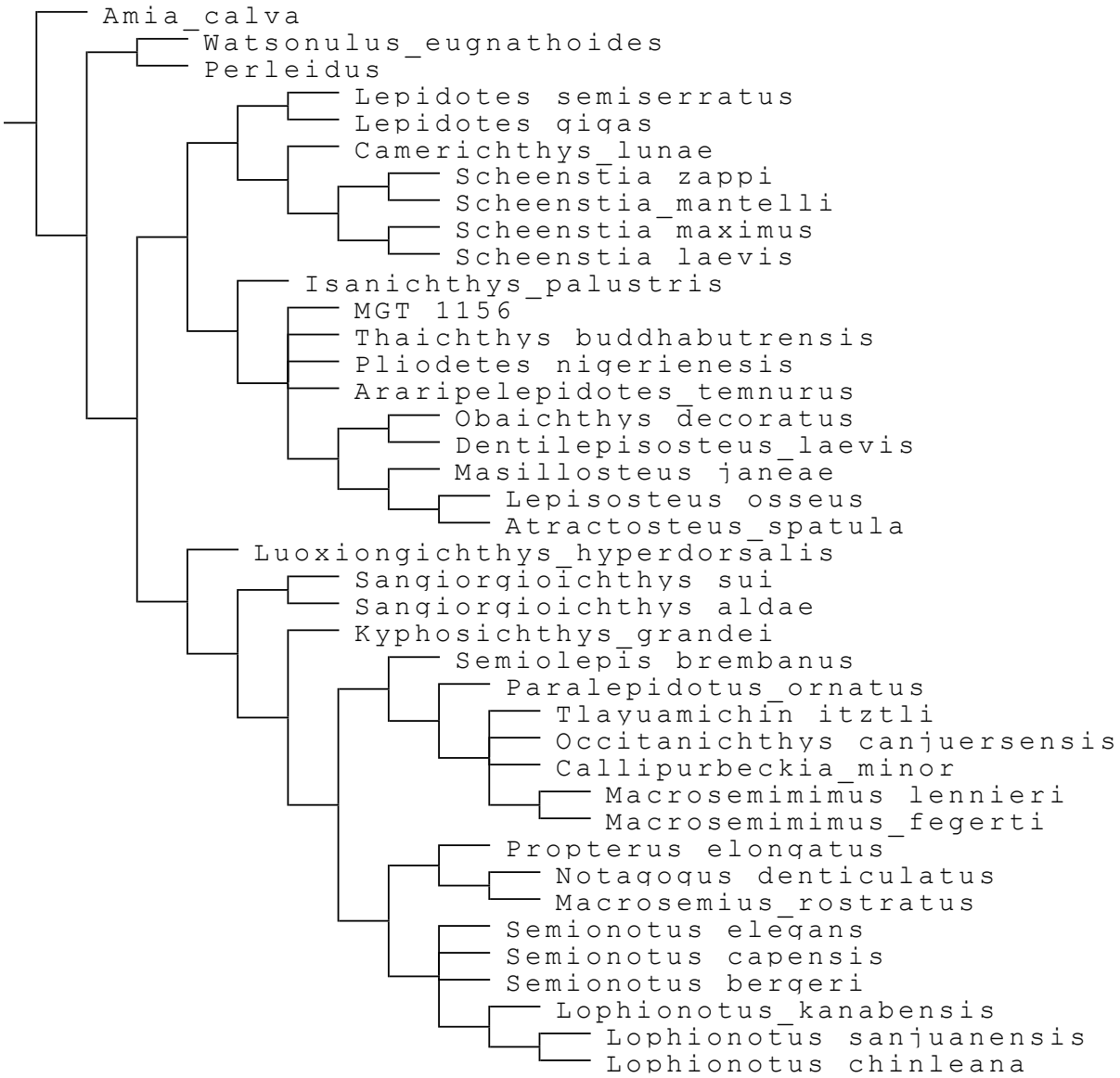


**B12. Jackknife**



**A continuación se brinda los árboles de consenso estricto, el soporte Bremer y los resultados de los remuestreos Bootstrap y Jackknife para el caso en que la matriz B1 es modificada codificando el carácter 81 de MGU-1156 con el estado 2 en lugar de ? (doble articulación anterior de los escamas).**

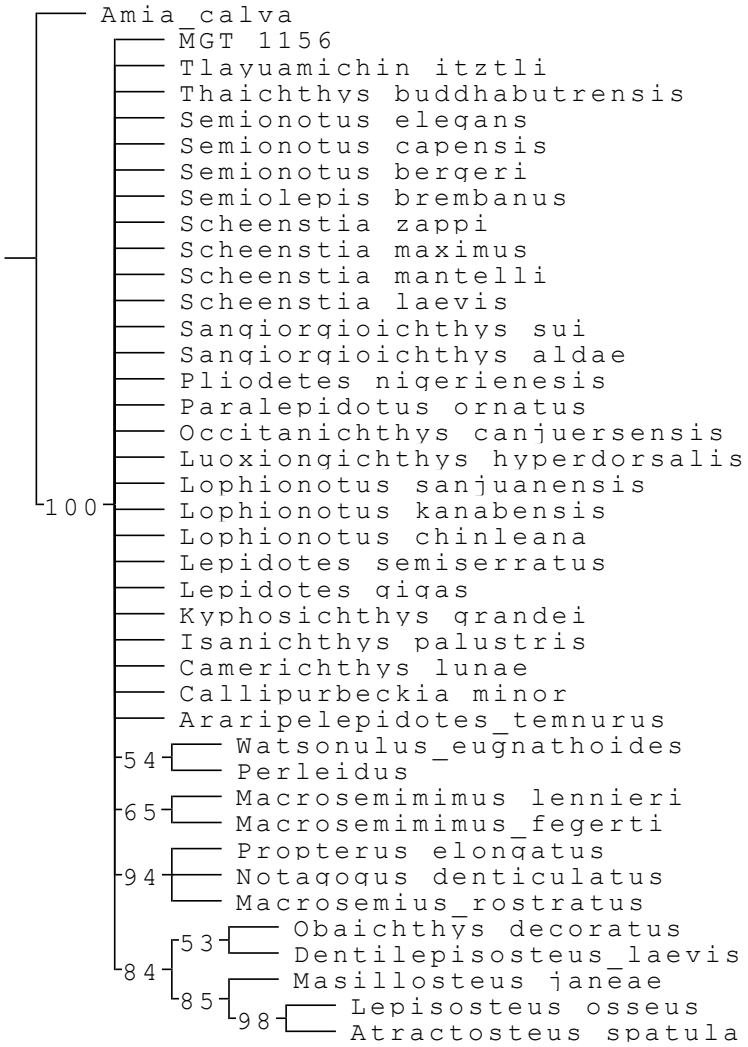
**B13. Consenso estricto**



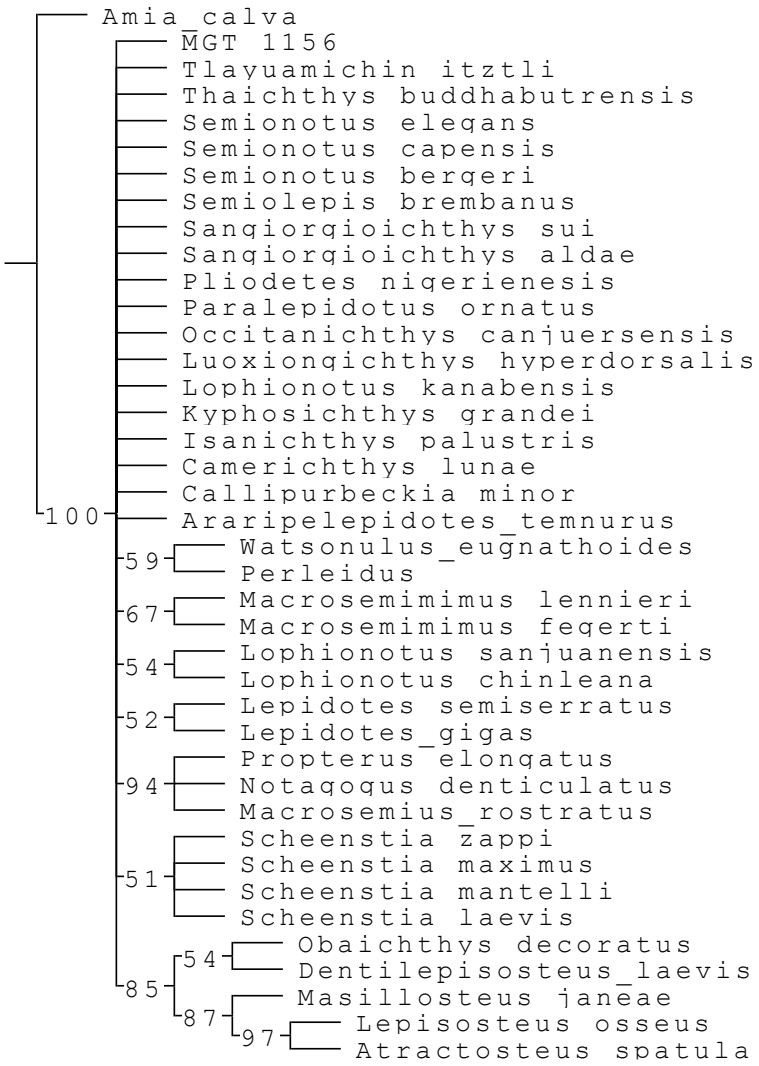
**B14. Soporte Bremer**



**B15. Bootstrap**



**B16. Jackknife**



**B17. Sinapomorfías no ambiguas**

Se listan sinapomorfías de algunos clados selectos. Por otras sinapomorfías, ver información suplementaria de López-Arbarello & Wencker (2016).

**Ginglymodi**

3. Extensión anterior del exoccipital alrededor del nervio vago presente.

14. Articulación de la mandíbula posicionada al nivel del borde posterior de la órbita.

15. Cuadradoyugal independiente.

16. Ausencia de involucramiento del simpléctico en la articulación mandibular.

31. Dos o más infraorbitales anteriores.

60. Opérculo más profundo que largo.

66. Interopérculo grande, aproximadamente tan largo como el brazo ventral del preopérculo.

67. Gular medio ausente.

85. Dermopterótico de largo equivalente al del parietal.

**Lepisosteiformes**

28. Supraorbitales de gran tamaño en relación a la órbita.

29. Supraorbital más anterior de forma trapezoidal, contactando más de un infraorbital.

33. Infraorbital en la esquina posteroventral de la órbita no agrandado.

34. Infraorbitales en el borde posterior de la órbita grandes, expandidos posteriormente, en torno a la mitad del
diámetro orbital.

70. Suplacleitro con una faceta articular cóncava para la articulación con el posttemporal.

81. Escamas del flanco con articulación longitudinal doble.

83. Canal sensorial supraorbital corriendo casi en el borde lateral de los parietales.

**Lepidotidae**

9. Vómer co-osificados en adultos.

25. Nasales anteriormente anchos, adelgazándose posteriormente, en forma aproximada de media luna.

84. Surco profundo conteniendo la línea de *pits* medios en dermopterótico y parietal.

**Lepisosteoidei**

18. Dos pares de extrascapulares.

**Semionotiformes**

11. Ectopterigoides en forma de media luna, con borde ventral cóncavo.

21. Relación largo/ancho del frontal en adulto igual o mayor a 3.

25. Nasales muy delgados, separados medialmente.

**Semionotidae**

14. Articulación mandibular posicionada al nivel del centro de la órbita.

20. Largo de los parietales entre 1/3 y 1/2 del largo de los frontales.

24. Expansión triangular lateral de la porción anteorbital del frontal.

26. Supraorbitales contactan a los infraorbitales cerrando la órbita.

75. Grandes fulcros basales en las aletas dorsal y anal.

78. *Dorsal ridge scales* conspicuas, con una espina alta.

**Callipurbeckiidae**

53. Coronas dentarias del dentario gráciles, con forma de lápiz.

63. Proceso ascendente del subopérculo más de la mitad del largo del borde dorsal del hueso.

70. Suplacleitro con una faceta articular cóncava para la articulación con el posttemporal.

## B18. Autapomorfías

Se listan autapomorfías de algunos taxones selectos. Por otras autapomorfías, ver información suplementaria de López-Arbarello & Wencker (2016).

***Scheenstia***

27. Borde ventral de la serie infraorbital se curva abruptamente en sentido dorsal en el margen anterior de la órbita.

48. Maxilar corto, que no alcanza el proceso coronoides.

51. Dientes maxilares ausentes.

93. Dientes molariformes en pterigoides, coronoides o vómer presentes.

### *Lepidotes*

32. Infraorbital más anterior más alto que los elementos posteriores.

34. Infraorbitales en el borde posterior de la órbita de forma aproximadamente cuadrangular.

41. Gran suborbital cubriendo casi la totalidad del área entre los infraorbitales y el preopérculo.

80. Articulación vertical *peg-and-socket* en escamas del flanco reducida o ausente.

### *Macrosemimimus*

20. Largo de los parietales entre 1/3 y 1/2 del largo de los frontales.

22. Porción anteorbital del frontal tubular.

23. Lámina sagital etmoidal presente.

93. Dientes molariformes en pterigoides, coronoides o vómer presentes.

## C. TESTUDINATA

### C1. Matriz

La matriz es modificada de Sterli & De La Fuente (2013). Se codificó el material uruguayo MGT-1185 (en negrita). Los caracteres 6, 18, 26, 39, 41, 49, 51, 58, 66, 80, 81, 89, 98, 120, 130, 139, 160, 177, 200, 214 y 215 fueron considerados ordenados.

Sphenodon_punctatus
0000100101000-0----0-00-000-10100-00?----00000?00----0-00120-0000000---00-0100000-10000-???0--0-1124?1----------000--0----------010-00----------0-00----100000--00--??0?1-1-10--00110000100-5

Simosaurus_gaillardoti
0110?01111100-0--?-1000-010000100-000----00100000----0-0212--1020-01--001-01-1100??----????????-?????1----------000--0----------0?00?0--------?-00----1???00--00--?????-0??1--0??1?????????

Owenetta_kitchingorum
000100010102?-0--?0000000000?0000000?----0000??0000000-0?000-000000?-0-00-?-0?000000000????0--0-1124?1----------010--0----------0??-??--------?-0-----1???00--00--??0?1-???0--00?1?????????

Anthodon_serrarius
0000??0000020-0--?000000000000000000----00000000000-0-?0020-0000000-0-000010?000000000????0--0-1124?1----------010--0----------??????--------?-0-----100000--00--01--0-1-10--00?1?00???0??

Odontochelys_semitestacea
0000??01?000??0?-?0?00??0?000?00??00?-0--??0????0000?0-0?000-00?0??002-00-?00???????000????0-??-??????????????????????010--0-----00----------100--0??0000?-0-0--00??????????????????000?00--------?00?----100000--01-0??0010100?--???0100???01?

Proganochelys_quenstedti
0000?00000000-0--?000000000000000000001-0000010000000-0?000-000001000-00-000100000000000?00--0?000000011110-011100001100010-00??000000??--000-?000--0000000?00?00?000000001000000???010000--------00000000000000-001000000001000--00?000000000?

Proterochersis_robusta
????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????0010-?????00??0??-0110??000--0010000?00?00?100000000000000000-????????????????????????????????10??????1?0?1??00???????????

Palaeochersis_talampayensis

0000?00100000-1--?0100000000000000?00??00-0?1?0?0110000-0?110-000001000000-
000?1110?0000????0--0???0??????????????????1100010-?0????0??0??--?????000--
0010000?00?00?0000???0???????0???110000--------000000?0100000--
01000?00121000???0?0000???00?

Australochelys_africanus
???????10??0??1--?0?00?00?000??0??00?001-?0??01?110000-0??10-00000?00?00?-
????1110?00??????0--
0???0??????????????????11????????????????????????????????????????????????????
????????????????????????????????????????????????????????????

Kayentachelys_aprix
0010001111000-0--?010000000000?10?000001-1010000120110-00010-000000002000-
0010101101000?1000--0?000000?????????????????1110010-00000[0 1]1000000021000100--
0010000?000000000000010000000000-0?0?00--------??0000001?0000--111?0?00?01001--
00?1?00??????

Condorchelys_antiqua
??????????????0?-?0???????000?????????????????????120?10-0?110-00?0?000[0 2]0??-
?01?1011?1000????0--0?0000?????????????????????1?0010-????0?1?0001????00??10--
001000??????????0???????0?0??????010?00?-??----0?00?0??1?00?0--
11??0000?0100????0?1?????????

Heckerochelys_romani
0??00???1100??0?-?01????0??0???1?????????1?1????12??1??0?110-00?0?200200?-
??1?10120?000????11-0?0000?????????????????????0010-00000?10?00100?10?0110--
1100001?000000000000010000000000-?????0--------???????0?????0--?11??????0????--
???1?????????

Eileanchelys_waldmani
00000?111100??0?-10100000?0000?100000?0??1?1000?1202?0-0?12?-00????00?00?-
?0001012?1000??0011-0-?????????????????????1100?10-??0001?00001002100???0--
1??0000??0?0??000?00???00?0???0?????????????????????????????????1?????????????
??????????

Indochelys_spatulata
????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
??????????????????????????????????????0010-??000??00001??2100???0--
0??0000??0?0??000????1?????????????????????????????????????????1?????????????
??????????

Siamochelys_peninsularis
????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
??????????????????????????????????00111?000111000010021110100--
1?10000??0100100000001000000000-
?????????????????2????????????????????????????????????

Niolamia_argentina
000000011000??0?010100010120?0110?000001-10101102200?100[0
1]12101000?000111100010101??00[0 2]01??01??0-0101?00000[0 1]00[0 1]000[0
1]1101100?10-
????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????0???
?101??????????????????????????????

Ninjemys_oweni
0????????1?????0???0?0?????20???1??00?00211?1011??2?????????????0????????1?0????????
??????????????????????011000000011001111????????????????????????????????????????????
????????????????????????????????????????????0????101??????????????????????????????

Warkalania_carinaminor
??????????????????0????????????????????????????????20031????????????????????????????
??????????????????????011101--
011????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
????????????????????????????????????????????????

Meiolania_platyceps
0000000110001-000101000101200011000000021101011022003100012111000[0
1]000111000101012000[0 2]011001[0 1]?0-0101001111111011110111100010-
000??10000??00210?1110--
1010000?0?1?0000000001000????????010001112000000000000?00122011111100000001001
--00??000??000?

Chubutemys_copelloi
???00001100011100??0?000?00?00?11??????0??111000?120211?0?122-000000000?1?-
?00?101200010????11-
0?????????????????????????11?0?1?????????0????????????????????????????????????????
??????????1?1?????????0????0????????11????????????????????????????

Mongolochelys_efremovi
0010000110001?000?0100000110001100000002110101101202110001 22-
000000000111000111012?0021?10011-0-00100000001--011-00001100010-
000001?000000021010110--1010001?000000000000010000000000-
000001111100000000000000111200--1111000010?0?1--00??100?1000?

Peligrochelys_walshae
???0?????00?????01????????1?0??????????1-????????20?1100[0 1]?22-
0?????0??11???0101012?0021110011-0-
0?1??0???????????000011????????????????????????????????????????????????????????????
????????????????????????????????????????????????????????????????

Patagoniaemys_gasparinae
????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
????????????????????????????????????0010-000?0??0?00?00?10??110--

????????0???0???0???????0?00?????010?01112100000?0?1??0112100--?1???????0?0?1--
00?1?????????

Otwayemys_cunicularius
??????????????????[0 1]??????????????????????0-??????????2?1?????????????????-
??????????????????0????????????????????????????????0001???0????00?00???2?0??110--
1???00???0?2020000000000000001?00-
00??011??10???000?1??0?12?0????1????????????????????????????

Kallokibotion_bajazidi
00?0??011?0010?00?0100000?000?100?00??0??111?1?0220231001122-
1??0?00011100?0111?1?00020?10011-0?0010?0??????????????1100010-
00001?000001?0?100??00--1?10000??001?200000001000?000000-?00000--------0?0??????0-
-00--?1110000001001--00???????????

Platychelys_oberndorferi
??????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
??????????????????????????????????????0010-1000011000000111000010--
1110000?10111110001001100000001--110??11???----1?0?0010?????0--
?1???????11?110000???????????

Caribemys_oxfordiensis
??????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
??????????????????????????????????????001??10000?0??00???2????010--
11?0000?101111?000100110000001--1????1????----??0??0???????0--
?1????0?11100?10?0???????????

Notoemys_laticentralis
???????????????-?????????000??????????????????3202?0-
0??2??0?????00?0???01001?02?0000?10011-0?1123?????????????????????0010-
100001000001002100010--11?0000?1011?010001001?00000001--110?11?-------
1?0?201??????0--?1????0011????11?0??????1????

Prochelidella_cerrobarcinae
??????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
??????????????????????????????????????0010-??10110010000021110100--
11100001?0?1??10001001000000001--
????????????????????????????????????????????0???????????

Elseya_dentata
0110111111001100-?0101--10000111000011020101100032023O-02122-01000-00-010-
0100100200000110111-??112301----------110001??10?0-1?1200?10211-0000--
1110000?10021010001001?00?00001--10?0111131000010?0201011??10--
1122??0??1???11100?110011????

Myuchelys_latisternum

0110111111001100-10101--1000011100001100-1011000320230-02122-01000-00-010-
0100100201000110111-0?112301----------110001??1010-1?1200010211-0000--
1110000110021110001001000000001--1000111131000010002010111110--
1122?000110011110001100 11????

Chelodina_colliei
0110111111111100-12101--1000011100001100-101?000320230-12122-01000-00-
0000110010020000011 0111-2?112301----------11100110101001?1200000211-0000--
1110000110120110001011000000001--1000111131000010102010111110--
1122110011001111000110011 00??

Chelodina_longicollis
0110111111111100-12101--1000011100001100-1011000320230-12122-01000-00-
0000110010020000011 0111-2?112301----------111001101010-111200000211-0000--
1110000110120110001011000000001--1000111131000010102010111110--
1122110011001111000110011 00002

Yaminuechelys_maior
0?1?????1100??0?-?2??????1000?1????0??0?????????????0-???22-?????-00-
0000?10?100??0000????11-??1123?1----------1110011010001 1?010000021110110--
1110000110111010001001000000001--100?1111310000101020101????0--
11?2??0??1????01???1?????????

Phrynops_geoffroanus
0110111111001100-12101--1000011100001100-1011000320230-02122-01000-00-
0000110010020000011 0111-2?112301----------1110010-1010111010000021110000--
1110000110121010001001000000001--1000111131000010002010111110--
1122100011001111000110011 0006

Chelus_fimbriatus
1--0101111001100-12101--1000011110000100-1010000320230-02122-01000-00-
0000110010020000011 0111-2-112301----------1110210-1010011001000021110000--
1110000110121111001020100100001--1011111131000010102010111110--
1122100011001111000110011 0000

Araripemys_barretoi
1--1??011101110?-12110001000011100 00?000-?11??0?3212?0-02122-01010-00-
0???01001002??000??0111-0-1123????????????????????1110211210101100110010 21110110--
1111011110120110001 1---00000101--100?1111000000 10102??0111110--
11221?0011?????????110011000?

Erymnochelys_madagascariensis
1--1110111011100-?0100001000011100000010202111-00321230-12122-01000-01-
0100010?100200000110?11-?-112-00----------1100010-1010111010001021110000--
1110000110011010001001100100001--1000111100000010002010 11??10--
112???0??100111100?110011????

Pelomedusa_subrufa
1--1110111011100-12100001000011100000102021111-00321230-[0 1]2122-01000-00-
0100010010020000011011 1-0-112300----------1100010-10101110100010211100 00--
1110000110111010001001000000001--10001111000000100020101111 10--
1122100011001111000110011000 5

Podocnemis_expansa
1--1110111011100-10100001000011100001102121110003212 30-12122-01001-01-
0100010010020000011011 1-2?112-00----------1100010-10101110100010211100 00--
1110000110111010001001000100001--10001111000000100020101111 10--
1122110011001111000110011000 5

Dorsetochelys_delairi
0010001111001?0???01000000000?110?000100-10100??220211?01122-100002002000-
000?1012?1020?10?11-0?1120?1----------
11?????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
????????????????????????????????????????

Pleurosternon_bullockii
0110??1111011100??01000000000?110000???0-1?10??0220211?01122-
?00102?020?0?0???10120002 0?10??????001011----------
11?00111?00011?000001021011000--1??0000??0101000001001000000000-00???0--------
??0?00???????????1???????0???1--00???????????

Glyptops_plicatulus
01100?11110?11?0??0100?0??00??110?01?001-1?1??00220211?01112-10010200200?-
?01?102200020010011-2?0010?1----------1100011110001 1?000010021011000--
1110000110101000000001000000000 0-?00010--------??0?001010???0--1112000010???1--
00?1?????????

Dinochelys_whitei
0?10??11110???00??0100000?00???10?01?????????????20?11?????2-
???????0?0?????????0??0?????10????????????????????????????11000111??0011?000010021
011000--1110000??000?0000000010000000[0 1]1--00???0--------
????0?1?1????????11??????0??????????10011????

Neurankylus_eximius
???0??11?10?11?00?1??????000?01?????????????????220?11002122-
10?0??00?000001001?2200010010011-
??11221?????????????????11?00111100011?000010021111000--
1110000?10?01??00000010000000000-?????????????????101??????????1???????0????--
?????????????

Trinitichelys_hiatti
0010002111011100??1100000000001100 00?100-101?0002202110?2122-
1000020020000010?1022000?0010011-0?112211----------

1100011110?01??0?0??002111?000--1110000?10?01??0000001100000?00-??00?0--------
??????10?????????1???????0???????????????????

Plesiobaena_antiqua
0010002111011100?1100000000001100000100-1010000220211002122-
1000020020000011?102200010010011-??112211----------
1100011110001 1?0000?0021110000--1110000?10?01?00000021?000000100-
0000?11???????????101010??00--?1???????0???1--0??110011????

Boremys_pulchra
0010002111011100?1100000000001100000?1???101?0?0220211002122-
10001?00?000001?0102200010010 01????112211----------
1100011110001 1?000012121110000--1110000?10?01??0000021?000000?00-010010--------
????1010112100--?12??????0????--?????????????

Baena_arenosa
???0002111001100?0100000000001100000001-1010000220211002122-100002002000-
011?102200010010?11-??112210??????????????1100011110101 1?000002121110000--
1110000?10111?000000211000000100-?10?10--------000?1010112200--11220000101001--
0011?????????

Chisternon_undatum
0010002111001100??1100000000001100000101-1010000220211002122-
1000120020000011?102200010010011-0?112211----------110001??100011?0000?21211-
?000--1110000?10?01?000000211000000010???000?1112?0000??0?101011??00-
??1?2?000101001--0011?????????

Portlandemys_macdowelli
00110001110?10010?1??????000001100000101-1010000220211001122-
1000021020???0100101200010010011-
0?112100??????????????????110?????????????????????????????????????????????????????????
????????????????????????????????????????????????????????????????????

Plesiochelys_etalloni
00110001110[0 1]10010?1100000000?01100000101-1010000220211001122-
1010020020100 01?0101200010010 0?????????????????1100010?100011?0000120
210100[0 1]0--1110000?10?2100000000100000000000-
??????????????????0010????????11????0010???1--0??110011????

Solnhofia_parsonsi
00110001110[0 1]10000?110000?00000110000-110-1110--0220211001122-
1000001010100011010220001001 0011-0?112100?????????????????1100010-
??0011?000020?2101?110--???0011?0002000000??????000?00???110?00--------
??????1?10??????11?2??0010?0??--???110011000?

Thalassemys_moseri

0010001111001101O?1100000000001100000?01-1110000220211001122-1010-
?102000001?110220001?010011-
0?112100??????????????11?001??10001??0?0????2?0???10--
????????1?02????00??????0?0?0????11??00--------
0?0?1????????????1?????????????????????????

Santanachelys_gaffneyi
0010000111011000??0100000000?0110?00?101-1110000220211O0?122-1010-
?002010?01??102??001?010?1?????????0?????????????????110001???00011?00100?02100?1
10--
1110010?00120?00?0?????????????????11???????????0????0?1?1???????11?2?????0????--
0??111011?1??

Chengyunchelys
??????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
??????????????????????????????????????0011-?000???0000?2021101100--
1110000?000000000000000000000010??????????????????????????????????????????????????
???????????

Xinjiangchelys_latimarginalis
??????????????????????????0?????????????????????2??????????2?????????????????1???????
10??????????????????????????????????????001??10001110000000021111100--
1110000?000200000000010000000100-110010--------1???201011??00--111??????0???1--
0??1?????????

Hangaiemys_hoburensis
00110001110011000?1100000000001100000010??101000022?21100?122-
100102002010001?01022?102?01001??0?0111?0?????????????????11?001??10?0?1?0000?00
2111?100--1110001?00?20?000001-1?000000[0 1]00-
110??111200000????2?10?????????1???????0??????????????????

Judithemys_sukhanovi
???1??01110?1100??110000?0000011???0??0??101?00?220211?0?122-
100002?020100000?10220101001001??0?0111?1----------
110001??100011?000010021110100--1110011?000200000001-1?000000[0 1]00-
?11?011120000010012?10111210--11?2000010???1--00?11001100??

Dracochelys_bicuspis
???10?0111011100??210000?000??1100000001-101000?220?11001122-
100002102010?010?1022??01001001??0?0111?1----------
110001??100011?00001?0?111?110--????011?000200000?????????????????0111?110-
0000010?00010?????0--11?20?0010???????????00-?????

Ordosemys_leios
00100001110?1100??2?0000?000?0110000?????1010??0220211??1112-
10000??0?010?00??1022010??010??????0?1?????????????????11?0010-

10001110000100211101?????00?-?0002000000???10?0?0?0100-
01?00111210000?00?0?10111210--11?20?001000?1--00?1?????????

Sinemys_lens
0010??11110111000?210000?000??11??00???0-??1????22022110?122-
00000?002010?00001022?10?001001??0?011101----------
110001??10001110000110211101[0 1]0--111001-
?0002000000???1??0?000?0?????0?????0????????0???1????????1???????0??????????1001
1000?

Toxochelys_latiremys
1011000111011?000111000000000101100000100-101000022021100?122-
10000210201000100102200110010011-0?1121??----------1100010-
2000110001010?21110110--
11100111002201010O???1??0???010??11?10111200??0?????01011??00--11???????00???--
0??111011?1??

Caretta_caretta1

--100011[0 1]00120001010000000010110100-110-1011000220111101122-1020-
01010100011010221011001O011-0?11?100----------1100010-200010000101002111O110--
1110011100220?010001---10?00000??11110111200011100020111111110--1122111-100111--
0001120110103

Chelonia_mydas
1--1?00111001200010100000000010110101-11201011000220111001122-1020-
01010100011010221011001O011-0?112100----------1100010-200010000101002111O110--
1110011100220?010001---10?0?000??11110111200011100120111111110--1122111-100111--
000112011O1?3

Mesodermochelys_undulatus
??????????????????????????????????????????????????????????????????10??????????
??????????????????????????????????????01010-200011000100??2???-110--
1110011?00?20?011----------11100111200000000020101111110--1122111-101111--
0001?20???1??

Dermochelys_coriacea
1--1010110000-00-10000000000101100000001-1010000220110-02122-1020-
00010100010010221001O010011-0?112201----------110201-?20-0-300-1----2----11-
??1110011?0??20?011----------11110111200011000020-0111110--1122111-101111--
000112011?1??

Macroclemys_schmidti
1??1??011001110?0121000000000?110?010100-101000?220241001122-
1000?21020100010010??0010?100101001121?0??????????????????????????????????????

????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
????????????????

Macroclemys_temminckii
1--10001100111000121000000000001100010100-1010000220221001122-
100?12102010001001022000100100101001121 00????????????????1100010-
11000100000000011110110--11100111002201000001-1-00?001100-
11110111200101110120111122 00--11221000100001--001110011 10?1

Protochelydra_zangerli
1--10?0110?11100???100000000?0110000?????101????220?21???122-
10001????010?0???10???0???010??????????0?????????????????11???1???????????0???????
?0100--11100?1?0??20?0000?1-1-
00?0?110????????????????????????????????????12??????0???1--0????????????

Chelydra_serpentina
1--10001100111000?2100000000000110001010 0-1010000220221001122-
100012102010001001022000100100 10??0112100????????????????1100010-
11000100000200211101 10--1110011?002201000001-1-0010?1100-
11110111200101110120111112 00--11221000100011--00?110011???1

Platysternon_megacephalum
1--10001100111000101001000000001100010100-1010000220221001122-
100012102010001001022100100100101001121 01----------1100010-
10000110000100211101 00--1110000100220210000 1-1-000000000-
11010111210101110020111112 00--11220000100011--001110011 00?2

Mongolemys_elegans
1--[0 1]000111011100?12100000000001100000002010100002202110011 22-
100000002010??000102200010010 01??0?011101----------1100010-
10?0?10000??0021110000--1110000?101210100001-1-00?000000-
?????111210101110 12?111???00--112??????0???1--0??1100??????

Gopherus_polyphemus
1--10001110111001121000010000011000000020101011022022100112 2-
100010002010001001022000100100101001121 01----------1100010-
10100100001100211100 00--1110000010021010000 1-1-
00001000101111011121010111012011111110--11220001101011--001100011100[1 2]

Eurotestudo_hermanni
1--10001110111001?2100001000001100000002010101102202210011 22-
100010002010001011022000100100101001121 01----------1100010-
10100100001100211100 00--1110000010020010000 1-1-
00001000101111011121010111012011111110--11221001101011--001100011100?

Chelonoidis_gringorum

??????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
??????????????????????????????????????0010-??10010000111001110000--
11100000?0?2??100001-1-
0000100010?????????????????????????????????????1?0?101?????????????????

Chelonoidis_chilensis
1--10001110111001121000010000011000000020101011022022100112 2-
10001000201000100102200010010010100112101----------1100010-
1010010000111021100000--1110000000021?100001-1-
0000100010110101112101011101201111111 0--1122[0 1]001101011--0001000111001

Stylemys_nebraskensis
1--1??0111011?0???21000010000?11??????0????1?????202?1?0?122-
?0?????0?????????10????0??????????01121?1?????????????11?0010-
?0?0?10000010021110000--1110000110122?100001-1-
0000100010?????????????????????????????11?2100111100?--??1100011000?

Chrysemys_picta
1--10001110111001121000010000011000000020101000022021100112 2-
00001200201000101102200010010010100112101----------1100010-
1010110000000021110000--1110000110121010000 1-1-
0000100010111101112111011101201111111 0--11221001101011--0011100110000

Trachemys_scripta
1--10001110011001121000010000011000000021101000022021100112 2-
10001200201000101102200010010010100112101----------1100010-
1010110000100021110000--1110000110121010000 1-1-000000001011?-0--
1211101110?2011--??-0-----21001101011--0011-----0000

Emys_orbicularis
1--10001100111001121000 0?000001100000?00-1010000220211001122-
00001200201000101102200010010010100112101----------1100010-
1010110000000021110101001010000100120100000 1-1-
0010000???111101112101011101201111111???11221001101?11--00?1100110000

Geoclemys_hamiltonii
1--10001100111001121100010000011000000000-1010110220211001122-
10001210201000101102200010010010100112101----------1100110-
1010111000010021110000--1110000010121110000 1-1-
0010100010111101112101011101201111111 0--11221001101011--001110011000?

Echmatemys_wyomingensis
??????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
??????????????????????????????????????0010-101011?0000?0021110000--
11100001100211100001-1-0010000010?????????????????201?????????112??????0???1--
?0???????????

Emarginachelys_cretacea
1--1000111?111000??100001000?0110000?????1010??1220211??1122-
100012????10?01??102200???010???????????1----------
11?011??11?0?1?000????21110100--11100?0?0??20?000001-1-
00????00??11???111????????????1?????????11?2?????0???1--01?110011????

Baptemys_wyomingensis
1--10001110111000?2100001000001100000002?1010001220211001122-1000[0
1]?002?10001?01022?001?0-2-1??0?112101----------1100110-100011?0000?0021110000--
1110000110121?000001-1-001100000-11?1?111???????????2?1111??1???1122?????01??1--
1??110011????

Dermatemys_mawii
1--100011[0 1]0111000?2100001000001100000002010100012202110011122-
1000120020100011010220001 00-2-1010?112101----------1100010-1[0
1]00111010000021110000--1110000?101200100001-1-100100000011110110-
0010111012011 11??10--11221001101101--00?1100110003

Xenochelys_formosa
1--10?01100?1100112??????00????10?010000-1?10?0?2????1?01122-?020-
0??20??????0?????001??110?????1121?1----------11?0110-1?10121010000021110000--
1110000100220110000 1-1-00-1-
20011??????????????????????????????????????????????????????????

Staurotypus_triporcatus
1--1000110011100112110101000001100 01?000-1010001220211101122-
1000100020100010010220001001101010111210 1----------1100210-11001210[0
1]0000021110001011110010100220100000 1-1-00-1-200111111011110010111012 1-1111?10-
-11221001100101--110110011???3

Sternotherus_odoratus
1--1000110011100112100101000001100000000-1010001220211101122-
1000100020100010010220001001101010111210 1----------1100110-
1100121110000021110001 01---?1--1002201000001-1-11-1-200111111011110010111012 1-
1111110--11221001101101--1101100110003

Kinosternon_flavescens
1--1000110011100112100101000001100000000-1010001220211101122-
1000100020100010010220001001101??01112101----------1100110-
1100120110000021110001 11---?1--1002201000001-1-11-1-200111111011110???1110121-
1111110--11221001101111--1101100110 03?3

Basilemys_variolosa
1--1??0111?1??00???10000100?00110?00???????1?????20?21???122-
?0??????????????10??????????????????????????????????????1100011210111 1?0[0

1]0000?21111000--1110000100?20?000100[0 2]11001000001011?1?1?0-
0??????????????????????12??????01011--00?1000??000?

Yehguia_tatsuensis
????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
????????????????????????????????????????00112????11???000?02???1000--
1110000??0?2??000100010000000000-
??????????????????????????????11???????0????????11?????????

Adocus_beatus
1--10001110111001121000010010011000001021101000122021110112 2-
100012102?10101?010220001?010011-1?011100??????????????1100010-101111?0[0
1]00?0021111000--11100001000200000100010001010000-1111?100-
0010111012?111???????11220001101011--011110011????

Hoplochelys_crassa
????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
????????????????????????????????????????0210-11?0?1?000??0?21110000--
1110000000020?000001-1-00-1-1000-?????????????????201?????????1122??????????--
????????????

Apalone_spinifera
1--10101110111001121100010010011121010 01-1111001220221101122-
100112101010101001022000100100 11-12112101----------1102011210001300 1-03-------
110--111101-100-20-0-1----1----------11010120-001011100201-111110--11221101100111--
0001101110014

Plastomenus_aff._thomassii
1--10?011101110?11211000100?0?11----1000-111100?220221101122-
100112101010101001022?0010??00101121121?1----------1102011210001300 1-03-------
100--?????101-0-2--??1----------
??????????????????20??1????????????????????????????????????

Pelodiscus_sinensis
1--10101110111001121100010010011?2??1000-1111001220221101122-
100102101010101001022000100100 11-1?1121?1----------11?20112100013001-03-------
110--11110101-0-2--001----------110?0120-00?01110020--11??10--
?1????0??????????????????001?

Lissemys_punctata
1--10101110111001121100010010011121010 00-1111001220221101122-
100110101010101001022000100100100 12112101----------1102011210001300 1-03-------
110--111101-101-20-0-1----1----------11010120-001011100201-11--10--11221101100111--
0101101110014

Shachemys_laosiana

1--1??011101??0?11[1 2]??????00???11??????????????????2????????122-
10001??0?0????10110???0010?1?0?????1121?????????????????11?0010-??10-1?[0
1]200010210-0100--1110000?000201000000010001000000-
??????????????????????1?????????????????????????????????????

Anosteira_ornata
1--1??0111?1??001??10000100??011?200?????1111???220221???122-1001[0
1]0?0?010?01??1022?0???010??????????01----------11?10112100012001003002l1?-100--
11100101002201001----1----------?????????????????????????????????1????????????--
???110211????

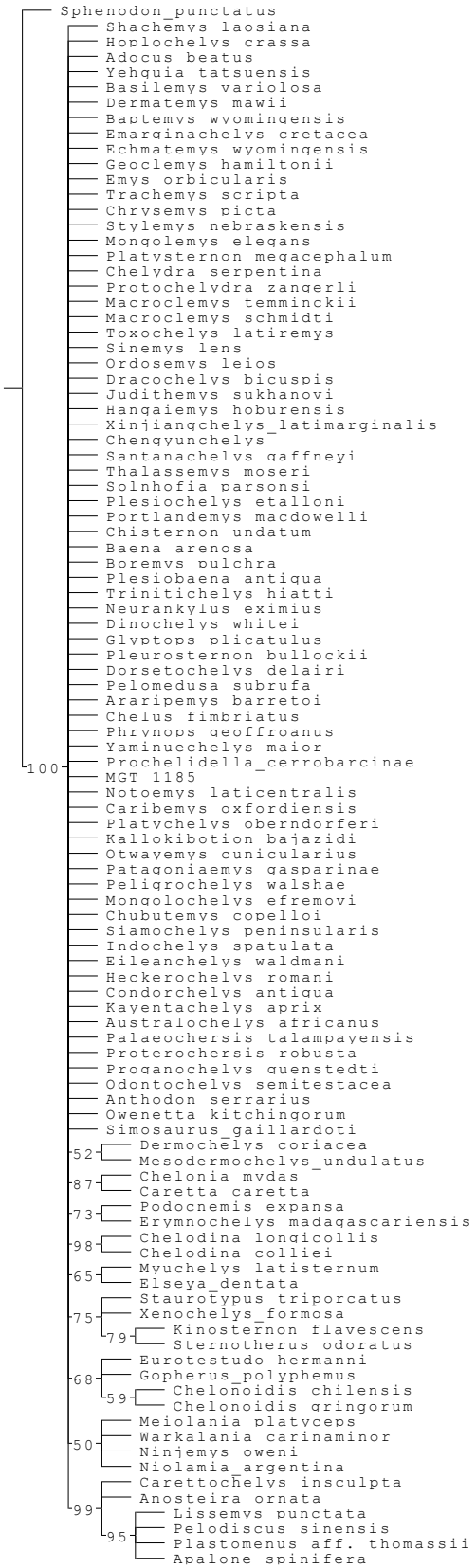
Carettochelys_insculpta
1--10101110111001121001010010011120000000-1111001220221101122-
10011010101010100102200010010011-1?112101----------1101011210001200l000--2----
100--11100101002201001----1----------11010110-00101110020111111110--1122001-100111—
0101102110004

**MGT_1185**
**????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????**
**??????????????????????????????????????0010??001??0000?112?110????????????????????**
**????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????**

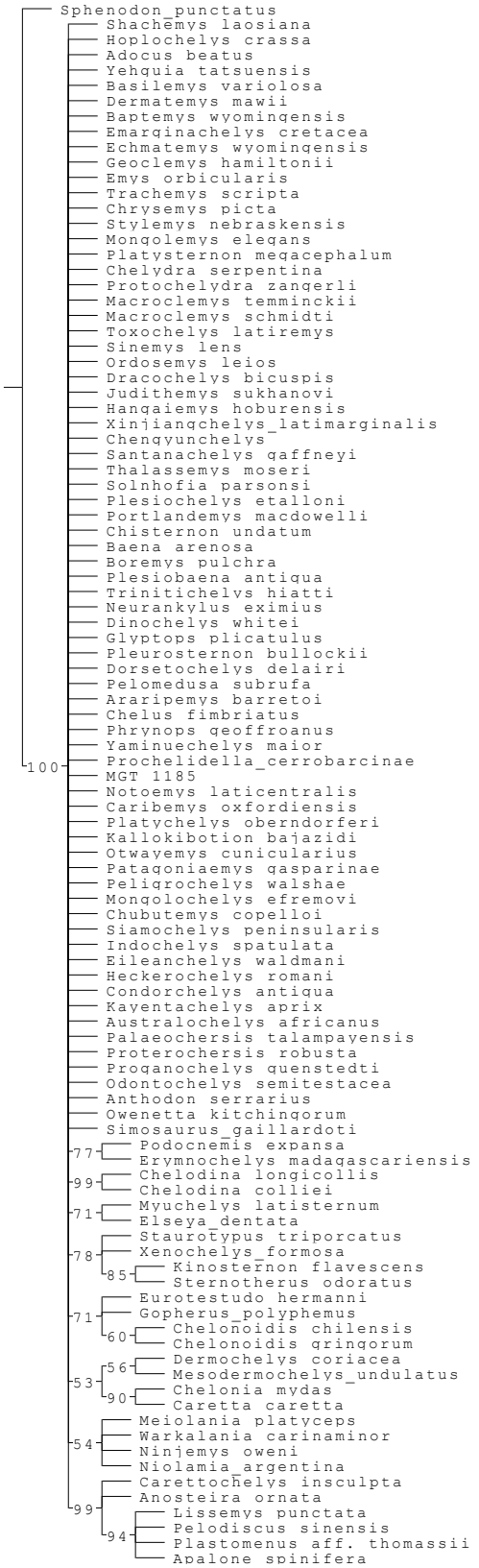
## C2. Soporte Bremer



## C3. Bootstrap



## C4. Jackknife



## D. CROCODYLIFORMES

### D1. Matriz

A continuación se presenta la matriz empleada en el análisis filogenético, modificada de Fortier *et al*. (2011) en los estados de tres caracteres para *Meridiosaurus vallisparadisi* (indicados en negrita), anteriormente codificados como ?. Los caracteres 1, 3, 6, 23, 37, 43, 45, 49, 65, 67, 69, 73, 77, 79, 86, 90, 91, 96, 97, 104, 105, 106, 108, 126, 142, 143, 149, 167, 182, 197 y 226 se trataron como ordenados.

Gracilisuchus_stipanicicorum
000000??0?000000000000?0?000000000?0??0?0?00000?000???0000?0???0?000?100000?00
000000?0???0000?0?0000013012?00?0????0?01?01000??1?01???000001002?0???0000????
000???00000?0000????000???0????0???????0000?00000?0?000000000?0?0000?00?0?0??0?
0??0000?0?00??1?0?0?00???????

Terrestrisuchus_gracilis
000??00??0??000000?000?0?00?000?110?00000?00000?000??0?000?000????00???010??0?
000000?010?0000?02000001301??0110??00000?00100??10?00?110?0?0??[0,1]110???00000
???000???00100?000??000?00???0????0??????00????00??0?0??0?0?????????????0?????????
0?????0?????????????0?00???????

Dibothrosuchus_elaphros
000?00?020??001???000000??????00110000000?00000?0000?00000?0?0102000?010100?0
010?000?????2000?0?????013010?0110?0?00000001001?10?00?1?000101011100??000001?
??00?0??0?10000001000000000?000??00?0?0010000100010 0?0?000000000?000000?0?0000?
?0??000000?0000?00?0?0?001010000

Protosuchus_richardsoni
2100000120?0000110100021000001000100010 10?00201001111110010101103011?1102100
01010100001100[1,2,3,4]00?120011010011102101010000[0,1]000000?01??01??10010[0,1]0
101000000???011000000000000000001?00000000?0???0000?0100120000011110??001000?01
0?0000?0?0000??0?0000000?000000001000001000000

Hemiprotosuchus_leali
?00?00?10??????10010?0??00?0010?11?0??01??0020?00?11?1100101??1?3?11??1?21????0
1?????????0????1200?1?1001??0?????????000?000??10?00???00000??10?????00???????0?
0??0??00?0??????0?0000?0????0???0???12???001??10?00?00?01??00???0???0?????0?????
00???00???00????00?1??0?0

Orthosuchus_stormbergi
21100001201?0001001000[0,1]10000010001000?000?00201100111110 0??1?1?03011?0?0?0
?00100010001110000 0?120010013021142101?10010?100000001?0101000000?000?0???000
01??0000???1010000001?0?000000?0????0??000?012?000011110?0001000?0?000?00?00?0
?0??0?000?0?0?0000?000100?001000000

Kayenta_form

[1,2]01110?1200000?10010?0??00????0?0???11110?00201001111110000101l?3011?01021
00?1010??0????00??0?120010110011l2????0????01100?00?01000111?101001?01?1000000
0010??01?1?????????1?????00???0????4?00010112??00011??0?010???00?????????000????
?0???????0?????0???1???00???0000

Edentosuchus_tienshanensis
201?????[1,2]????0??[0,1]0??1?0100??0?????02?110?00??????????????????????[2,3]?311???
?10?01010?????????[2,3,4]???????????0???1[2,3]?????????00110??1?01?1???1000110?11?1
????????01??001?1?1?00?????0????00?0?0????4??0?101??1????11??0??1??00000??0???0?
??0?????0???0???0?00?0??0?1?0?001?100??

Zaraasuchus_shepardi
10?????????????1?01?01?1000001?10?02?????????????????????????????3?????1??010?????
?????????[1,2,3,4]0??1010??0???????????0?????????????????????????0?????1??1?????????10
????????0000???????0???0?????0?????1?????1?00???0???0???11111111111?????????????
??????0?????00?????????????

Gobiosuchus_kielanae
101000?110000011001?[0,1][0,1]?1?00001?10?0201000?00201120111110000?0????301???1?
20100[0,1]010?0?1???????0?1010110[0,1]3012002?0000???0010[0,1]00001000000?0000100
1211?0000???11000000001?00000?1?0010000000???00?0?01?012100011?00?00?0011111
111111?000000??000000000?0000?00010??0011?0000

Sichuanosuchus_shuhanensis
[1,2]01??0?1200[0,1]00?10010[0,1]1?110???1?00?021?10?00020?1?011?1100???????3?11??
??1?000011?1??1?????000????????10?11?0?1???0??100100??1??10?0????0011?[0,1]1210?
?00?????1??000??00100?00?10???000?0?00???0?00110?1110111111100?1010000100?1???0
???0?00??00??0?000???00??001???001?10000

Shantungosuchus_hangjinensis
2?1????1?0???0?1??1????11???????????21?1[0,1]100020?1?011?1100?10????????101?1?000
??10???????0?????????????0?1??????1?????00100??????00??10?00???11211??001??????0
0000000??0????1???10?00??0????0??????0??1011111??0?1[0,1]10??0???1?????????????0
?????????????????0??0??1?00??

Zosuchus_davidsoni
201??0?1200000??001010[0,1]110?001110?02211010012?1??011?11000?0?1?0311110????0
?01111?????????????????????10?12?3???1?????00100011011?0001?0?0010112?[0,1]?0001?
??0?0?0010001[0,1]000?[0,1]111????0??0?00???000?1000111??1011?101101000000100???
0?000?000?0000000?0?00?0?000100?00110000?

Fruita_form
201??0012001000100001001000001100102211?11?0120112?1???0?0??0??1?3?31?????1?011
1101011?1?00011112?0??1?0??[0,1]00??1?1001?001?0?0100100??101?0011?01110??0??00
?10?????001?00?0????000?0000?0????0????110???000????101??0?00000?000??0??00???0
??00?????0???????0?100?00???????

Hsisosuchus_chungkingensis
211?0???????000000100001100011000?022?101001[1,2]??12?11?10000?0?1?0[2,3]?11114?00[0,1]01?1??10???????000?1000???0?01?1021?1?????01001?????0?0000??000?1011?1??001????10???0??0?00020?010???000?0?000000?00?10??[0,1]00?00011111100[0,1]?0000?1000?0???000?0?10??0???0??000?0001?0?00000?1??

Notosuchus_terrestris
101?00110101001110001111110011000102211011002111201 1?1000010?1103111112?0101110001[0,1]112?1?200001000??01122011??1100101[0,1]1101[0,1]0100100000011111111111?000111100101000000110000111 00?0?001000?11100001110101100001110 11?000000000000000?1000001111[0,1]100000?0000?0001000001100001

Comahuesuchus_brachybuccalis
103??0?101??00?????0112????????0010?2????1?011?1??????????????????131??????0?10101?????????????????????0??[0,1]13??1??????0?10?101201?01????011??0?1????11???11??020??00[0,1]0?0011?0[0,1]?0?0?00?1011?000??110?0??000???100???0?000??0????0?1?011110?1[0,1][0,1]00000?0??0??0?100?001000001

Mariliasuchus_amarali
101?00?10100001110001[0,1]011100011001022110110121?12011?1000010?1?0313111210[0,1]0?11000?????????????????????????22111??11?????0[0,1]0001010010?1100[0,1]0011110110?0011???01??????1?????0?????0?????1????1??0???0?1?100100001?1010?0000000000???0????11110?10100000?00?00000100?001?000??

Uruguaysuchus_aznarezi
201?00?101??00??10??1??1????1???01022?10110011????11?1010??0???0[2,3]11121[1,2]1000110100??1?2??1[1,2][1,2,3,4]00000?0??010?1100210?00?000100[0,1]10101?00??001?0111?01??0?011???01110000101?00?0??100?0?0000?000110101?110??0?00001?10010??000???00???01[0,1]??00?0?1?00?000?0??0?????10??001?00001

Chimaeresuchus_paradoxus
101?0001111?00?????????????????????????????????????????????????????????12??0110?01010??1?1?????2100?00????11?[1,2]?31421??00?0100111111011??????0?0110??????????10?11??00???00???????1?????0????0????30?????????????????1?00????0??????????0?10000?????00?0?00?????????1????0???0?01

Malawisuchus_mwakayasyunguti
101?00?1110000?[0,1]10001[0,1][0,1]1100?110001?22110100011??20???1000?10?1?03?111[0,1]2?0101110001????1??210000010??011[1,2]2111??01?0???01100101?11000???110110101?0?0001???0?01000?101000001?10??0?00?0?000012?00111010?1000011100000000000000???0?[0,1]?0??00?1000???00???00??001?0?001?1000?

Candidodon_itapecurense
????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????1??????????????????0??0??????????????????????1????

?????????????????????2????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????

Simosuchus_clarki
1030101100000010001011111 0?0110001021?10100011?11011?1000010?1?0301121210101 10000???????02100?2010?100202010??01??????1101101212000010100111002110012 0???210?0000101[0,1]00[1,2]011100?0?0000[0,1]0?[0,1]1110011110101100 1[0,1]1?10001000000 0010000001000000?10[0,1][0,1]00100?00000000100?001100000

Sphagesaurus_huenei
101?000101??00??100?????110?????????21101?00?????011?1000????????13?2????????10 0????????1?????????????1??312???0???????1111110111111111111111001110111 1?0?10?? 0??100??0?0??????0?00???0????00?01110?0?10??01??0000000?00???????0?100000??1?00 ?000000???????10??00???0001

Bretesuchus_bonapartei
1[0,1]0??01121??00???????????0??????????2???10011????????1011?1??????13?1??1?[0,1] 0?10110????????????????????2??100???1?????1?01??0????01??0???0??1?0??????????[0, 1]0??2[2,3]01[0,1]10??0????????0?001??00??1000??01????1??001??00????????????0?????1? 1??01?1?10?1010??0??????10??0????0000

Baurusuchus_pachecoi
100??0?121??00?1101????111?0110?????2?10110011112011?1000?10??10??311121010111 111?????????????????????212103???1??10?1101110101011100110011110 11[0,1]?0111???[ 0,1]0012201[0,1]00?00101??0100?001??000010000101010 1?00001?00010000?000000???0? 20?000111111?000000????00010?000???????

Iberosuchus_macrodon
1?0?00012?0?00111000111111?01?000?02??10100111?12??1?101??10?1????111??10?0?10 11011??????[1,2][1,2,3,4]00??00???0?2?[1,2][0,1]0?2?0000???1100110101 0?1?0??100?1100 1?0??101???[0,1]0?0?201[0,1]00100101??0100?01?100000?00000010101?0??01?1000?010? 0000??0??0?201000??1?10?0000??0?0?0001???00???????

Lybicosuchus_brevirostris
201000?101??00??10?010?1???011000?0?2?101????11120?1?10?0??0???0?011??210001?1 000?????????????????????1[0,1][0,1]2010?????????01?011?????????????011?00??1???01??? ??0?000??01?00?01?1?0???0000?0???0000?011010????001?100??01??????00???0?[1,2]00? ????1?[0,1]0?000?????0??00?00?0??1?00?0

Araripesuchus_gomesii
2010001101000011100010111111011[0,1]00102211010001111201 1?10000?0?110301121210 001101[0,1][0,1]1[0,1]11211?1[2,3,4]000100010010111002101001010100100100100000100 11000210000110?00111010?101002[0,1]001100?00100011000101?1101011010000011100?0 0000000000000010?00000?10000000000000000010000011000000

Araripesuchus_patagonicus

201000?1010000?1[0,1]000101111?0111001022?10100011?12?11?1000??0?1?03?11212?0?
011[0,1]1??1?1??????????1000??01011100??01???0?01?01101?010000??100110102?0??01?
???0???0??0?0?001[0,1]001100?00[0,1]000?000110?011?101?0100001110?00000000000000
0010?0?000?10[0,1]00?000?0?00?000100000110?0??

Araripesuchus_buitreraensis
[1,2]01????1?1???0??10001?0111?0110?0???2?1010001?????????????????[2,3]??12????0
??1?100?????????????????????[0,1]???0[0,1,2,3]??0??????11??1??10?100??0???0?10?02???
???????01???[0,1]00?0?1?0?0????0?0?1000?10[0,1]1?0?01?010??110??01?1?0?0????00?0??
???00??0??00?100????????0????????0??0???????

Araripesuchus_wegeneri
??1??0?10???00?????????????????????2????????????????????????????????????0???10[1,2]
?????????????????????????0??[0,1]00??????????1?01??????00??????0?11?????????????0????
00?10?????????????1????100??0?0??1?????????????00????0?????????????00?0???????0
000??0??????1????0???????

Lomasuchus_palpebrosus
201????1211?00?11000101111??110001022?1010001??12??1?100??1??1??3?21????00??0[
1,2]11?????????????????????1????00??00?????0?00???1?110?00???00011?0??1??0??????0?
?????10000?0???10????00?0?00???0??0?01?1??10??01?10000??11000??0???0???0?0?0?10
0?0???0000?0??00100?0011?000?

Peirosaurus_torminni
201?011??1??00??????10?1????????0???2?10?????????????????????????1??????????[1,2
]1?????????????????????????000???????????0????1???0???????0?1?????????????[0,1]???
??????0?????????????00????????000?????????????????00???1??????????0?0?????????00??
0???????????1????0???0000

Theriosuchus_pusillus
201101111101001100001101111100110011?211010001?11?01111000?????1?20211?4100101
010110112110001111200100130100 02?0?10?110110[0,1]001?1100?00?0?00110??01??0?00
??10[0,1]00210100[0,1]02000?100?0?10001110[0,1]?0??0?0101?010??01?1000?0??0000???
???0?0?0???0?10??0000?0???000??100?000?00001

Alligatorium
?0??????1?0000?1000010?111??0?100?1????0??00??11??1??1000???????20?1????00101?1
01?011211000???1?00100???????????10??1?????????????????????0?????????????????????1
?????????????????????????????0?????????????????????????0?????????????????????????0???
????????1???00???????

Pelagosaurus_typus
202?[0,1]111?1001102010[0,1][0,1]00000000000[0,1]1002110100000011011?1001001?1000
1201?300000200001101?1?000000120001 11?011002100???101?101??1??10000??00001010
100??[0,1]00???100000??0001102000100?000200?0??0?0?0000101101000011000000 1??00
00000??0???10?00?10[0,1]00000021000[0,1]100110?00100?000

Steneosaurus_bollensis
[0,2]02?[0,1]111?10011020100[0,1]000100000001100211010000?0011011?1001011?1?00120
103?000?20000110111100000?120001[0,1]1?011?02100[0,1]001001101??10?10000??0?001
0?1?00??000001100000100001l0?0001001000200?0?000000000101[1,2]01000[0,1]1100010
010?0000000000?0010?00?100000000?1000010?0[0,1]01001001000

Metriorhynchus_superciliosus
[0,2]02?1[1,2]11010011?201001000100000001100211010000?0011011?1001011?1?001201?3
0001020000??01111?0000??????0?0?012?02?100001?11101??10?10000??0?0010????0???0
00????0000?0000110?00?00010?0200?0?000000000101101000?1100000010?000000???0?0
010000?100000000200111111010101001010000

Metriorhynchus_casamiquelai
0?2?1[1,2]?10?0011?20?0010?010??00?????02?101001?0??1?1??????0?????0?1201????010
?0000?????????????????????0?01??0??10??????1101??1??1?0??????0010????????0????????
?0???00110??0?0?????0??0?0?0??0?00?0???1????0?1?00??001????0??????0???1?????1?0?
00?00???111?110?0?00???????

Geosaurus_araucanensis
002012?10100111201001000100000001100211010O?00?1101??10010[0,1]1?1?000200?3?00
1020000????????0000????????0?012?0?01000???11101??10?1001???0?0010?[0,1]2?00??00
???0?0?0010000110?00000010?0??0[0,1]0?00?000?00???1?1000?1?000?0010?000000???0?
0010000???0000000211111111O?1?001000000

Geosaurus_suevicus
0?2012?10???11??01?0100010?000001?00??????????????????????????????00[2,3]0??3??0102
0000?????????????????????????0?[1,2]?0??1?????011101??1??1??????0?0010?02?0???0?0010
??000???00110????0???0?0??0?0????0????0???????00??1?0??00?0?000?00???0?0?10?0???
?0?00000???11?11?0?1?00???????

Dakosaurus_maximus
001?12?1????11??0??010?0???00?001????????????????????????????????01?0?????01??000
0?????????????????????????2?0??1??????1?00???1??1??????0?0011?????????????????000??
00011?????????0?0????0????0????0????????????00???????????00???0?0????00?????00001
??1?1????0111001?00000

Dakosaurus_andiniensis
001????1010011?20000100010000000l?002?10100?00??1?1?????[0,1]0???1?00?200???001
0?0000?????????????????????0?012?0??10?????11001??1??1?01???010011112?0???00001??
0?00??000110?00?00??0?0??0?0????0???00???[0,1]?1?0001?00??00???000?0????0???100?
??1????0001?111111110?1?000010000

Rhabdognathus
202??????100??11100010011011010011012110101101112011?1011010?1?11?302?????????
0?????????????????????????1?10??00???????100?????00??000??0[0,1]10020?001?00?????

1?????0?01[0,1]22000?0??0?000000????0??00?1010010??01?1000001?0000??????0???000?
??112?1???010??00000000?11010?0??

Sokotosuchus_ianwilsoni
2?2??21111??10????001001???101001?012?1??????1112?11?1?11??0???1?1?0?????????01
??????????????????????????????1?0???????????1???????0????????0?10????????0???????????
??0?????????????1?????????0????????0??????????????1???????????0???????????2??000??
???0??001?0?11???????

Dyrosaurus_phosphaticus
202?12?101?010?110?010011??10100[0,1]?012?101011?1112011?1011?10?101113021???0
0?2?000??????????00???????????1?10??00???????10??????00???00??0010020?0???0?????
?1000?00001?0200?????0?0?00?0????00000010?0??000?1??00?001??000000???0?0?0??00?
11201000010??000000?0??10100000

Hyposaurus_rogersii
?02?12?101??1????0??1????0?101??????2????????1?12011?101??10?1?1??3?????0???2?00
0??112?????00??????????01??0???0???1?0110?????????????0?1002??0???00???1?10001
00?0????00???0?0??????0?000000?00???0?????????0???01?????0?????0???????????2?????
0?????0???0????1???????

Pholidosaurus_purbeckensis
212?121101??1??1110[0,1]10011?10010001012110101?01112?11?1010?10?100?131[1,2]???
0???1?0????1?2???0??0??200?????????0??0??????0?1?1??10110?????0?001001??1???00??
????000?0010102?100????0?0000?0???000?00?10?0?10??01?100?0010???0??????0??00???
0?102?1011?1???0?0001?0?00001101?

Sarcosuchus_imperator
203?12110100101?10001001100101000101 2?10101[0,1]01?12?1??10100?0?100?131213??0
00210101?112????[0,1]00?1200?00??010[0,1]0??00[0,1]001?0?101??121100??00000010010
11???00???110?0[0,2]11010[0,1]022100?0000?000000?000000?00?01001000?1?100?0010?0
0000000?0?0100000?100011110100?0?000100?101011111

Terminonaris_robusta
202?[0,1]2?1010010?11??01001??01010001012?1010[0,1]1??????11?1010??0??0??13[0,1][1
,2]13?000?2100011112??00000?1200?10??0?010210?1001001101??12010??0??0?0010???1
1???0000011100?0?1?101[0,1]2[1,2]10?????0?0000?0?0000?0001?0?00?0?0?11100?00?0??0
0???00?0?0100?00?1020111101?0?0?00?100??00011011

Goniopholis
203?12111100101110001 0[0,1]111?0010001002?101000?1112011?1010?10?1?021312?4100
00[1,2]02011?1??1??0?00?1200?11?300000210010?1101101??101100?000010010001?1???0
000111000311000102210 0?10?001000111??0000000101001000011110?0010000001100 00?
0000000?10000[0,1]000000?0?000100?001110000

Eutretauranosuchus_delfsi

203????1?10010111000100111?00?0001001110?000?1112011?1010??0?1?0?131204?00001
020111???1??0??0?1???????3??000??00?????0?101????110???????0??00???1???0????11??
?[0,2]?1??01022100?1????10?0??1???00000010?0??000?1?110??01?0000000???0?000?00??
100?0?000?00?0??00100?000?0?0??

Bernissartia_fagessi
203??21111??00111000?00111?001000?002?????0?01112?11?10100?0?1???1?1??41001010
2011?1?21??0200211101101300000??0????????1????1????????0??0?10???01???0????1?0?
?31?10010221O?1100001000111??000??0?1?????0??????00???10000??0?0??0???0???0?10?
??0???????0??001?0?000?00001

Hylaeochampsa_vectiana
00???????11???11????1?01???0????0?002?1?1021?????????101??1??1?????10???????????
??????????????????????????????0???????10????????????0??0??????0??????????????????
?01022?01???????00?1?????0??????????????????????????????????0???????0?1???0??????
?????00??0???110?0??

Borealosuchus_formidabilis
203?12111100101110001001l1?00100010021101021111121111101001O?110?13100310001
102011111211113111?110?10?300000210?100100?101??11110??000000010001?1???00001
10000310?00?022101??????1000[1,2]11??0000?00101001000011100000100000000000?00
0???0?100??000000??00?00100000010000?

Gavialis_gangeticus
212?12110100111111011011111001000100211010210111201111011010111011310031000l
200000111211013111211110O?300000210?10010[0,1]?101??121100?0000000100010l?1?00
001?000001000010221O1?1?0000000[1,2]1??00000?00101001000011100000l?00000000000
?000??00?100010000[1,2]00?000001000100001001

Crocodylus_niloticus
203012111100[0,1]011100010211110010001002110?021111120111101001011101131003l0
0010020121111211013111202110O?3000002100100100?101??121100?00000001001101010
0001?0000310?001022101?100011000211??000000010100100001110000010000000000000?
0000000?1000?0000?00?000001000000100001

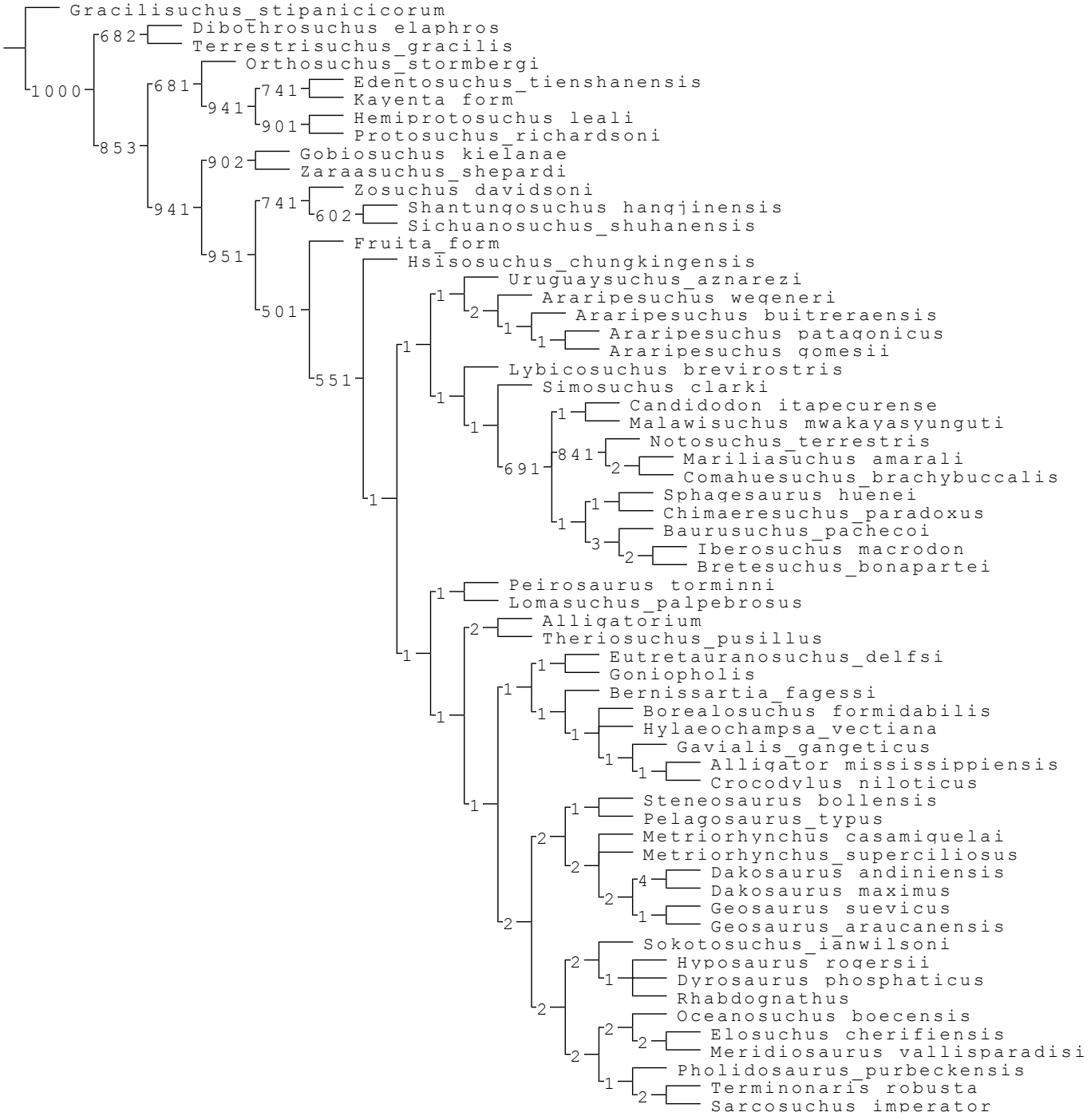
Alligator_mississippiensis
203112?101?000111000102111100l000?00211010211111201111010010111010312031000l
002012111211113111202110O?3000002100100100l101??111000?00000001001[1,2]0101?0
00011?000310100102200O?100011000211??000000010100100001110000010000000000000?
0000000?100000000000?000001000000100000

Elosuchus_cherifiensis
203?12111100001?1??010????11????01012?????????????????????0??????????1????????112?
??????????????????0????????0????0??????0???1???010?????????????0?11?????????????0?
1??02?0????????1????1?????????????????????????????????????????????????0????????2??001???
???????1?????1011101

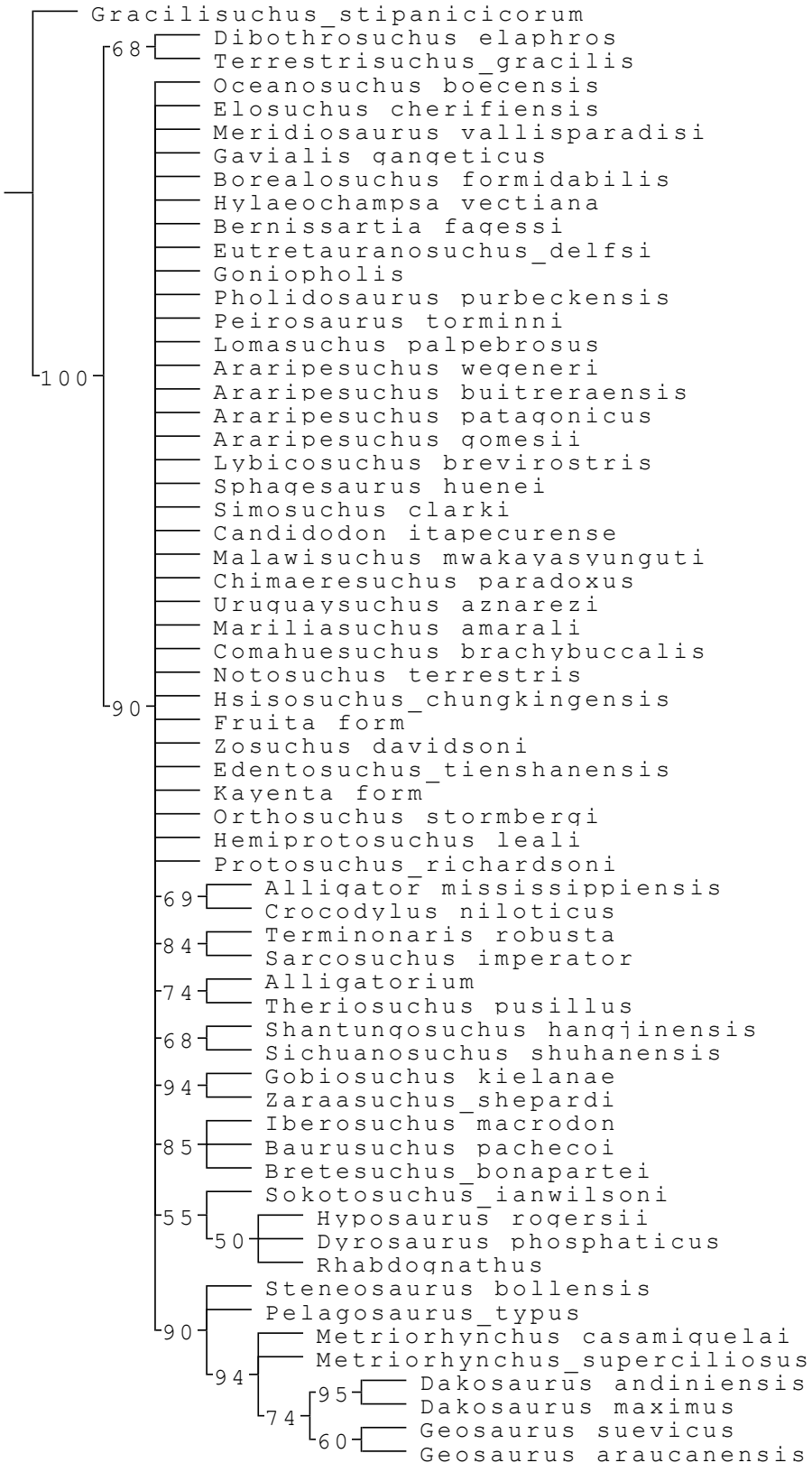
Oceanosuchus_boecensis
202?12110100101????11001???101??01012????????????????????0??????????1????????1?00???1?????????????????????0????0??????0???1???110????????????????????????????????0?1??0???????????0????0????????????????????????????????????????????0????????2??001?????????1?????1011111

Meridiosaurus_vallisparadisi
2?2?121111??11??????**1**0????????????????????????????????????????????1???????????12?????????????????????????010???????????1??0?11????????0?0010????????????????????010???????????0?1????11???0????????????????????0????????????????????00???0????20?001?????????1?????**1**?**1**1?11

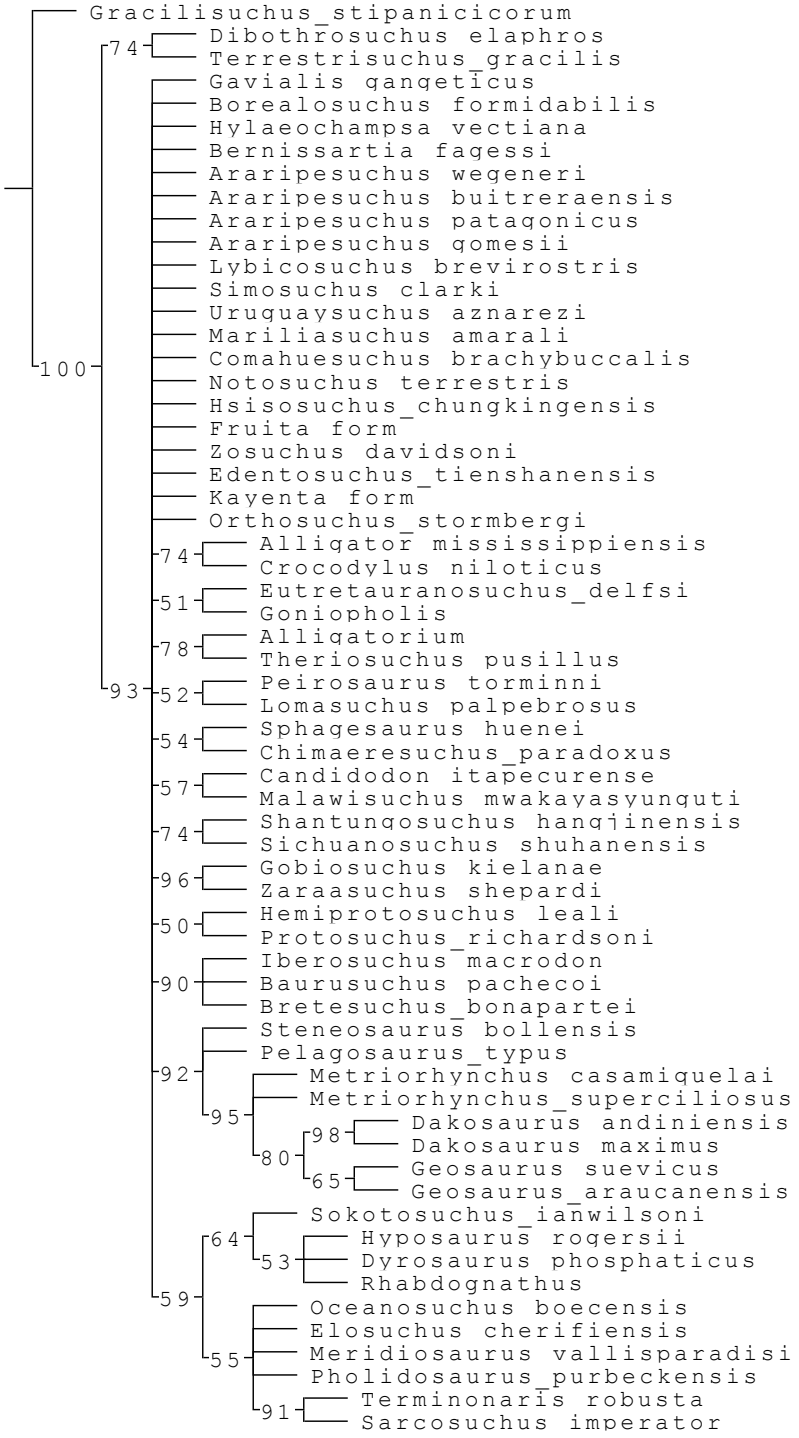
**D2. Soporte Bremer**



**D3. Bootstrap**



**D4. Jackknife**



## D5. Sinapomorfías no ambiguas

Pholidosauridae

78(1) – Dientes premaxilares posteriores mucho más largos que los dientes premaxilares anteriores.

163(1) – Borde ventral del premaxilar localizado más profundamente que el borde ventral del maxilar, con el contorno dorsal de la parte anterior fuertemente cóncavo.

241(1) - Última posición dentaria del premaxilar anterolateral en relación a la hilera dentaria.

260(1) - Margen medial de la órbita en vista dorsal formado mayormente por el prefrontal, con el frontal excluido o participando sólo ligeramente.

261(1) - Ancho máximo del premaxilar mayor que el ancho máximo del rostro al nivel del 4° o 5° alveólo.

263(1) - Distancia entre la extremidad del rostro y la posición más anterior de la sutura premaxilar-maxilar en vista dorsal menor a la distancia entre ésta y el extremo posterodorsal del premaxilar.

264(1) - Margen anterodorsal de las narinas externas sin proyección dorsal premaxilar.

Pholidosaurinae

169(1) - Espina cuadradoyugal en el margen caudal de la fenestra infratemporal presente.

240(1) - Hilera dentaria premaxilar orientada en ángulo de 120° posterolateralmente.

*Terminonaris* + *Sarcosuchus*

27(0) - Abertura vascular en la superficie dorsal de la barra postorbital presente.

126(2) - Sutura premaxilar-maxilar en vista palatal, medial a la región alveolar, dirigida posteromedialmente.

161(1) - Esplenial dorsalmente robusto posterior a la sínfisis.

227(1) - Depresiones paramedianas circulares presentes y localizadas anteriormente en el premaxilar.

239(1) - Margen alveolar anterior del premaxilar y orientación de los dientes vuelta hacia adentro.

Elosuchinae

258(1) - Proceso anterior del frontal extendiéndose posteriormente al margen anterior de las órbitas.

262(1) - Maxilar terminando anteriormente a la órbita.

*Meridiosaurus + Elosuchus*

9(1) - Escotadura ventralmente abierta en borde ventral del rostro en el contacto premaxilar-maxilar presente como una gran fenestra.

79(2) - Dientes maxilares de tamaño incrementado curvados en dos olas (festoneados).

178(1) - Contorno lateral del rostro en vista dorsal de forma sinusoidal.

183(1) - Borde ventral del maxilar en vista lateral de forma sinusoidal.

## D6. Autapomorfías

*Meridiosaurus vallisparadisi*

14(1) - Contacto premaxilar-nasal ausente.

*Elosuchus cherifiensis*

3(3) - Rostro de proporciones platirostrales.

13(0) - Nasal contribuyendo al borde narial.

263(0) - Distancia entre la extremidad del rostro y la posición más anterior de la sutura premaxilar-maxilar en vista dorsal mayor a la distancia entre ésta y el extremo posterodorsal del premaxilar.

*Oceanosuchus boecensis*

20(1) - Ancho frontal entre las órbitas el doble del ancho de los nasales.

## E. ANÁLISIS *CLUSTER*

### E1. Peces

| Unidad | País | Edad | *Arganodus tiguidiensis* | *"Ceratodus" africanus* | *Ceratodus humei* | *Equinoxiodus* | *Retodus tuberculatus* | *"Neoceratodus sulamericanus"* | *Mawsonia* | *Axelrodichthys* | *Hybodus* | *Egertonodus* | *Priohybodus* | *Planohybodus* | *Lissodus* | *Tribodus* | *Parvodus* | *Lonchidion* | *Asteracanthus* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Mb. Batoví | Uruguay | Js | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Santana | Brasil | Ki | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Missao Velha | Brasil | Ki | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Pastos Bons | Brasil | Js-?Ki | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Crato | Brasil | Ki | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Morro do Chaves | Brasil | Ki | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Malhada Vermelha | Brasil | Ki | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Tendaguru | Tanzania | Js-?Ki | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Kem Kem | Marruecos | Ks | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Alcantara | Brasil | Ks | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Tiourarén | Niger | JT/KT | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Elrhaz | Niger | Ki | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Mugher Mudstone | Etiopía | Js | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Tabkal | Libia | Jm? | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Cabao | Libia | Ki | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Douiret | Túnez | Ki | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Mb. Chenini | Túnez | Ki | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Mb. Oum ed Diab | Túnez | Ki | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Lugh Series | Somalia | JT | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Bahariya | Egipto | Ks | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Cañadón Calcáreo | Argentina | Js | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| *Rhinobatos* | *Iansan* | *Engaibatis* | *Distobatus* | *Onchopristis* | *Atlanticopristis* | *Peyeria* | *Orthacodus* | *Diabodus* | *Stephanodus* | *Serratolamna* | *Marckgrafia* | *Cretodus* | *Scapanorhynchus* | *Leptostyrax* | *Protolamna* | *Condorlepis* | *Gyrodus* | *Neoproscinetes* | *Iemanja* | *Semionotus* | *"Lepidotes" piauhyensis* | *"Lepidotes" alagoensis* | *"Lepidotes" wenzae* | *"Lepidotes" pankowskii* | *Callipurbeckia* | *Araripelepidotes* | *Pliodetes* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| *Obaichthys* | *Dentilepisosteus* | *Oniichthys* | *Serenoichthys* | *Bawitius* | *Bartstchichthys* | *Gondwanapleuropholis* | *Stromerichthys* | *Diplospondichthys* | *Cratoamia* | *Calamopleurus* | *Caturus* | *Placidichthys* | *Oshunia* | *Vinctifer* | *Belonostomus* | *Cladocyclus* | *Notelops* | *Rhacolepis* | *Brannerion* | *Paraelops* | *Bullichthys* | *Tharrias* | *Dastilbe* | *Beurlenichthys* | *Santanacluplea* | *Santanaichthys* | *Araripichthys* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| *Erfoudichthys* | *Palaeonotopterus* | *Plethodus* | *Concavotectum* | *Diplomystus* | *Enchodus* | *Atolvorator* | *Aidachar* | *Luisiella* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

## E2. Dinosaurios

| Epoch | Continent | Locality | Cerat | Elaphr | Abeli | Spino | Bary | Megalo | Eustr | Bahar | Marsh | Lour |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Middle Jurassic | Asia | Wucaiwan Fm, Xinjiang | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Middle Jurassic | Europe | Lower Oxford Clay, Cambridgeshire | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Middle Jurassic | Europe | Chipping Norton Fm, Glouchestershire | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Middle Jurassic | Europe | Calcaire de Caen, Calvados | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Late Jurassic | Africa | Kadsi Fm, Zimbabwe | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Late Jurassic | Africa | Tendaguru Fm, Tanzania | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Late Jurassic | Asia | Shishuguo Fm, Xinjiang | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Late Jurassic | Asia | Shashaximiao Fm, Sichuan | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Late Jurassic | Asia | Suining Fm, Sichuan | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Late Jurassic | Europe | Kimmeridge Clay, Dorset | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Late Jurassic | Europe | Portland Stone, Wiltshire | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Late Jurassic | Europe | Lastres Fm, Asturias | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Late Jurassic | Europe | Camadas de Alcobaça, Lisboa & Leiria | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Late Jurassic | Europe | Camadas de Guimarota, Leiria | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Late Jurassic | Europe | Unidade Amoreira-Porto Novo, Lisboa & Leiria | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Late Jurassic | Europe | Unidade Sobral, Lisboa & Leiria | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Late Jurassic | Europe | Unidade Bombarral, Lisboa & Leiria | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Late Jurassic | Europe | Ober Solnhofen Plattenkalk, Bavaria | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Late Jurassic | North America | Morrison Fm, combined | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Late Jurassic | South America | Cañadón Calcáreo Fm., Chubut | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Late Jurassic | South America | Batoví Mb., Uruguay | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Middle/Late Jurassic | Africa | Tiourarén Fm, Niger | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Africa | Tegana Fm, Morocco | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Africa | Continental intercalaire, Algeria | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Africa | Chenini Fm, Tunisia | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Africa | Elrhaz Fm, Niger | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Africa | Continental intercalaire, Niger | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Africa | Koum Fm, Cameroun | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Africa | Upper Kirkwood Fm, Cape Province | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Asia | Shestakovskaya Svita, Russia | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Asia | Unnamed Early K, Bayankhongor | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Asia | Khukhtekskaya Svita, Övörkhangai | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Asia | Khulsyngolskaya Svita, Dundgov' | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Asia | Shinekhudukskaya Svita, Dundgov' | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Asia | Khukhtekskaya Svita, Dornogov' | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Asia | Tugulu Group, Xinjiang | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Asia | Xinminbao, Gansu | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Asia | Bayin-Gobi Fm, Nei Mongol | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Asia | Ejihoro Fm, Nei Mongol | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Asia | Jiufotang Fm, Liaoning | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Asia | Yixian Fm, Liaoning | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Asia | Sao Khua Fm, Thailand | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Asia | Kitadani Fm, Japan | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Australia | Toolebuc Fm, Queensland | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Australia | Allaru Fm, Queensland | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Europe | Potton Sands, Bedfordshire | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Early Cretaceous | Europe | Cambridge Greensands, Cambridgeshire | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Europe | Middle Purbeck Beds, Dorset | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Europe | Wessex Fm, Isle of Wight | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Europe | Vectis Fm, Isle of Wight | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Europe | Lower Greensand, Isle of Wight | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Europe | Hastings Beds, West Sussex | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Europe | Weald Clay, West Sussex | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Europe | Hastings Beds, East Sussex | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Europe | Weald Clay, Surrey | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Europe | Urbion Group, Burgos | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Europe | Castellar Fm, La Rioja | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Europe | Camarillas Fm, La Rioja | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Europe | Artoles Fm, La Rioja | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Europe | Calizas de La Huergina, Cuenca | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Europe | Arcillas de Morella, Castellon | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Europe | Obernkirchen Sandstein, Niedersachsen, Germany | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | Europe | Bauxite of Cornet, Romania | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | North America | Cloverly Fm, Wyoming | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | North America | Yellow Cat Mbr, Cedar Mt Fm, Utah | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | North America | Ruby Ranch Mbr, Cedar Mt Fm, Utah | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | North America | Unnamed Early K, New Mexico | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | North America | Lakota Fm, South Dakota | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | North America | Antlers Fm, Oklahoma | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | North America | Twin Mountains Fm, Texas | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | North America | Antlers Fm, Texas | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | North America | Paluxy Fm, Texas | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | North America | Arundel Clay, Maryland | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | South America | Santana Fm, Brazil | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | South America | La Amarga Fm, Neuquen | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Early Cretaceous | South America | Cerro Barcino, Chubut | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Late Cretaceous | Africa | Upper Kem-Kem Beds, Morocco | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| Sinrap | Allos | Carch | Paron | Rich | Comps | Olest | Stokes | Coelu | Omim | Theriz | Ovirap | Trood | Drom | Lourin | Mamen | Rebb | Dicrae | Diplo | Atlas | Camar | Haploc | Brach | Titan | Stegos | Minmi | Nodos | Polac | Ankyl | Hetero | Zephyr |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| Othnia | Hypsilo | Tenon | Dryo | Mutt | Campto | Ouran | Iguan | Proba | Pachy | Psitt |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |