
Tesina de grado: *LICENCIATURA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS*
Orientación: *PALEONTOLOGÍA*

**La dieta de los Mesosauridae (Amniota: Proganosauria) del
Pérmico temprano de Uruguay**

Alejandro Rafael Ramos García

ORIENTADORA:

Dra. Graciela Piñeiro

*Instituto de Ciencias Geológicas/Departamento de Evolución de Cuencas
Sección Bioestratigrafía y Paleoecología*

TRIBUNAL:

MSc. Melitta Meneghel

*Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales
Laboratorio de Sistemática e Historia Natural de Vertebrados*

Dr. Michel Laurin

*CNRS/MNHN/UPMC, Centre de Recherches sur la Paleodiversité et les Paléoenvironnements, Muséum
national d'Histoire naturelle, Département Histoire de la Terre, Bâtiment de Géologie*

Dra. Graciela Piñeiro

*Instituto de Ciencias Geológicas
Departamento de Evolución de Cuencas/Sección Bioestratigrafía y Paleoecología*

1. RESUMEN

Los mesosaurios son amniotas basales que habitaron la región Gondwánica de Pangea durante el Período Pérmico, hace aproximadamente 280 Ma. La familia Mesosauridae cuenta actualmente con tres géneros monoespecíficos, de los cuales únicamente *Mesosaurus tenuidens* Gervais 1864, ha sido descrito para Uruguay. Pese a la existencia de numerosos ejemplares de mesosaurios colectados, muchas de las interrogantes que los envuelven sólo han podido ser recientemente respondidas, como el tipo de ambiente en el que vivían, su modo de reproducción y su anatomía craneana. Asimismo, varias cuestiones en torno a su paleobiología aún quedan por resolverse, entre ellas el régimen alimentario que ostentaban, tema en el cual diversos autores han postulado varias teorías, algunas de las cuales corresponden a interpretaciones muy contrapuestas. Con la finalidad de esclarecer esta temática, el tema de estudio de este trabajo es la dieta de los reptiles mesosaurios. Para la investigación se relevaron restos fósiles uruguayos de coprolitos y contenidos estomacales, describiéndose y analizándose los elementos presentes mediante lupa binocular y microscopio electrónico de barrido (MEB), y comparándolos con ejemplares equivalentes de Brasil. Como resultado de esta actividad se observó que los crustáceos pigocefalomorfos con tamaños menores a un centímetro de largo representan la presa predilecta de los mesosaurios. Asimismo se desestimó la hipótesis de que la predilección se produjera por la distinta composición química del caparazón de los crustáceos, dado que el análisis bajo MEB no reveló diferencias (p. ej. presencia/ausencia de CaCO_3) entre caparazones de ejemplares de diferentes tamaños, por consiguiente de diferentes edades. Por otro lado se comprobó la ocurrencia de canibalismo como una actividad bastante habitual en los mesosaurios de Uruguay, probablemente a través del desarrollo de hábitos carroñeros. La presencia de restos de vegetales verificada en los contenidos estomacales, sugiere que eventualmente eran ingeridos por estar adheridos a los restos de mesosaurios muertos que caían en el fondo del lago, o bien durante el filtrado e ingestión de pigocefalomorfos. Se destaca como hallazgo sumamente novedoso un espécimen depositado en la Colección Paleontológica de la Universidad de São Paulo, Brasil, que consiste en una aglomeración de huesos pequeños mal conservados (digeridos?) asociados a numerosos dientes de un individuo adulto con buena preservación. Éste y otros materiales similares hallados en la Formación Mangrullo de Uruguay, podrían representar el primer registro de una

regurgitación de mesosaurio, el cual sería el caso más antiguo del mundo y el primero y único para todo el Paleozoico.

2. INTRODUCCIÓN

2.1. Sobre los mesosaurios.

Los mesosaurios fueron amniotas basales de hábitos acuáticos (Carroll, 1988; Laurin & Reisz, 1995, Canoville & Laurin, 2010), que vivieron durante el Pérmico temprano hace aproximadamente 280 millones de años (Piñeiro, 2006).

Dentro de este grupo de amniotas se han descrito tres géneros monoespecíficos: *Mesosaurus tenuidens* Gervais, 1864; *Stereosternum tumidum* Cope, 1886 y *Brazilosaurus sanpauloensis* Shikama & Ozaki, 1966. Los mismos se diferencian principalmente por la relación existente entre el tamaño del cráneo y del cuello, variación en el conteo falangeal, diferencias en la morfología dentaria y la presencia/ausencia de paquiestosis (Araújo, 1976). El reconocimiento de tres géneros monoespecíficos de mesosaurios ha sido apoyado por sucesivos autores que han estudiado el grupo (e.g. Oelofsen, 1981; Modesto, 1999, Sedor & Ferigolo, 2001; Soares, 2003; Modesto, 2006, 2010). Sin embargo, esta distribución taxonómica ha sido cuestionada por Piñeiro (2002), quien encontró solamente dos morfotipos de mesosaurios presentes en Uruguay.

En lo que refiere a la distribución geográfica de este grupo, éste se restringe a la región Gondwánica de Pangea, más precisamente a los actuales territorios de Uruguay, Paraguay, Brasil, Sudáfrica y Namibia. En nuestro país sus restos se encuentran únicamente en la Formación Mangrullo, aflorante en la región noreste del territorio, en los departamentos de Cerro Largo, Tacuarembó y Rivera (Piñeiro, 2002). Hasta el momento para nuestro territorio sólo se ha podido constatar la presencia del género *Mesosaurus* (Morosi, 2011).

En cuanto a los hábitos alimentarios de los mesosaurios ha existido históricamente una gran controversia. Diferentes autores han postulado regímenes distintos, algunos los han definido como piscívoros por la forma alargada y delgada de sus dientes (McGregor, 1908), y otros consideran que se habrían alimentado como filtradores, usando sus largos dientes para atrapar pequeñas presas, como los crustáceos que se encuentran asociados a sus restos (p. ej. Romer, 1966; Carroll, 1982, Raimundo-Silva, 1999; Piñeiro, 2002, 2004; Piñeiro et al., 2012a). Inclusive se ha postulado un

posible grado de canibalismo, por haberse hallado restos de mesosaurios muy pequeños dentro de un espécimen adulto que preservó parte de su tubo digestivo (Raimundo-Silva, 1999; Raimundo-Silva & Ferigolo, 2000). También la forma de cráneo, hocico y dientes han sido ampliamente discutidas, particularmente en lo que refiere a su biomecánica y los factores que habrían favorecido uno u otro hábito de alimentación. Sin embargo, estas teorías respecto de los hábitos alimentarios no están debidamente fundamentadas y hasta el momento no existen estudios biomecánicos que las sustenten. Recientemente, Pretto (2012) y Pretto et al. (2014) han realizado avances en el conocimiento de la estructura histológica de los dientes, particularmente enfocados en la forma de inserción de los mismos en la mandíbula.

Este trabajo será por tanto una importante contribución para la identificación del tipo de presas de mayor preferencia para los mesosaurios y redundará en una más y mejor argumentada determinación de los hábitos alimentarios de estos amniotas antiguos.

2.2. Sobre la Fm. Mangrullo.

La Formación Mangrullo, con una antigüedad de unos 280 Ma. -Pérmico temprano (Piñeiro, 2002; Basei et al., 2006)-, forma parte de la Cuenca Norte en lo que refiere a Uruguay, y de la Cuenca del Paraná, considerando un contexto más regional (França et al., 1995); por tanto esta última se extiende sobre los territorios de Argentina, Brasil, Uruguay y Paraguay.

La Formación Mangrullo consta principalmente de pelitas con estratificación plano paralela, constatándose la presencia de esquistos bituminosos, y de al menos cinco niveles de bentonitas (Piñeiro et al., 2012a) (Fig. 1). En lo que refiere al ambiente depositacional, han sido planteadas hipótesis muy diferentes. Las mismas abarcan desde ambientes dulceacuícolas hasta marinos. Recientemente se ha propuesto que la Fm. Mangrullo correspondería a un ambiente depositacional de tipo lagoon, que habría alcanzado cierto grado de hipersalinidad en los momentos en los que el aporte de agua dulce hacia la cuenca habría sido más restricto, ya sea por reducción de las precipitaciones o del aporte de ríos y torrentes (Morosi et al., 2010; Piñeiro et al., 2012a).

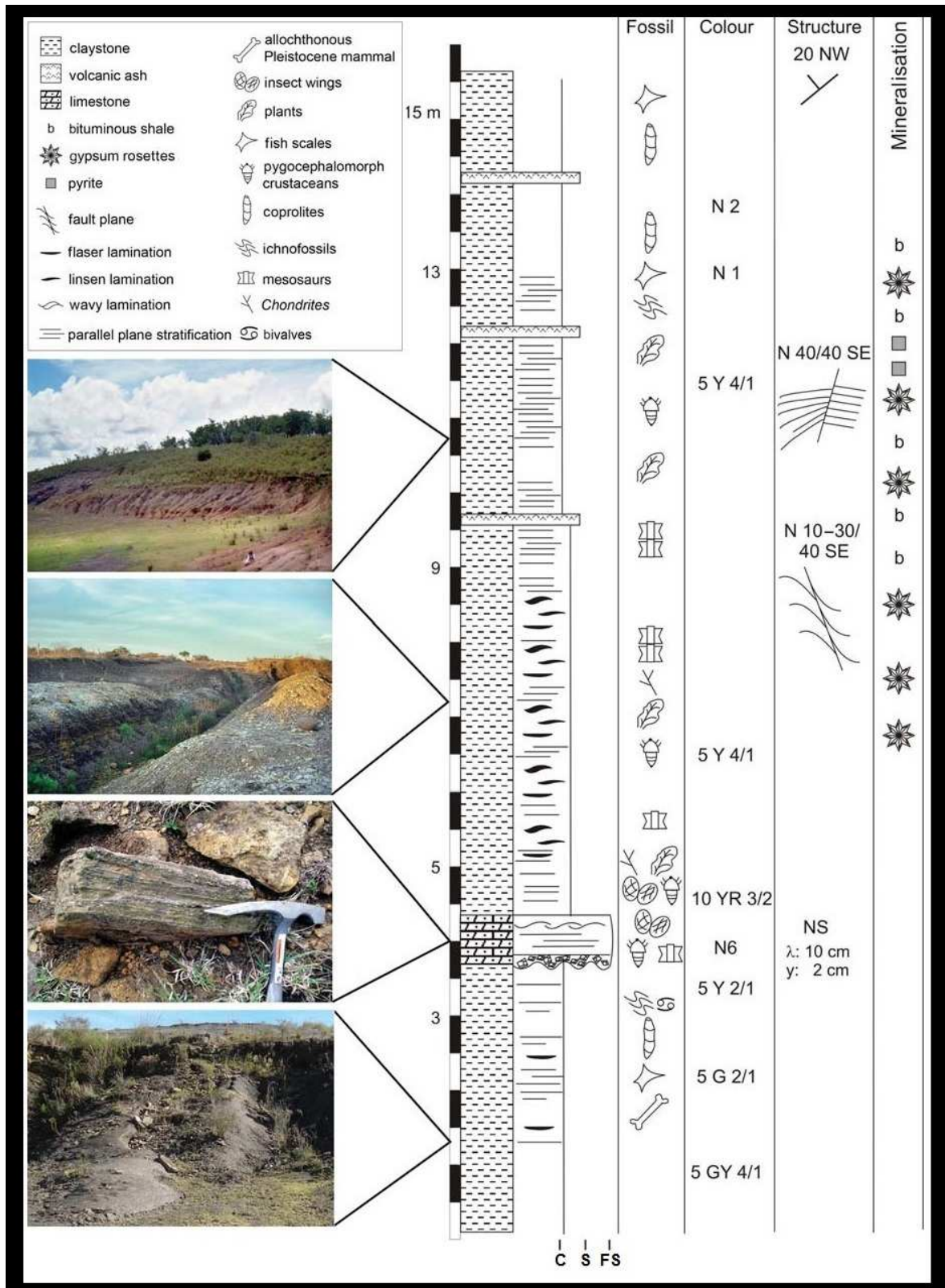


Figura 1. Perfil estratigráfico de la Fm. Mangrullo. Modificado de Piñeiro *et al.* 2012a.
Abreviaturas: C: clay (arcilla); S: silt (limo); FS: fine sand (arena fina).

La asociación fosilífera de esta Formación es muy particular, ya que consta únicamente de cuatro grupos autóctonos en lo que refiere al cuerpo de agua: los mesosaurios, los crustáceos pigocefalomorfos, diversos tipos de algas y una traza fósil llamada *Chondrites*, cuyo productor es aún desconocido. A su vez, como componentes de una comunidad parautóctona, se han constatado para esta unidad restos vegetales, que incluyen troncos petrificados e impresiones de hojas y conos de reproducción de gimnospermas (Piñeiro, 2002) y restos de insectos que incluyen alas membranosas y élitros (Pinto et al., 2000; Viviana Calisto, com pers.).

Es de destacar el alto potencial de preservación de la Formación Mangrullo evidenciado en la cantidad y calidad de los fósiles que ha proporcionado. Los mismos pueden ocurrir en forma de fósiles de cuerpo, así como también impresiones, carbonizaciones y moldes. El grado de detalle que exhiben algunos de los materiales es tan elevado que han podido ser descritas estructuras anatómicas internas muy poco comunes de ser encontradas en el registro fósil, como el nervio trigémino de los mesosaurios y el intestino en algunos pigocefalomorfos (Piñeiro et al., 2010; 2012a,c). Es por esa razón que Mangrullo ha sido denominada como una *Konservat-Lagerstätte*, la primera de Uruguay y la más antigua de América del Sur (Piñeiro et al., 2010; 2012a).

3. OBJETIVOS

📖 **General:** Estudiar coprolitos y especímenes de mesosaurios que preservaron contenido estomacal, provenientes de la *Lagerstätte* de Mangrullo, a fin de esclarecer las preferencias alimentarias para este grupo de amniotas basales.

📖 **Específicos:**

1. Revisar los restos de artrópodos (crustáceos pigocefalomorfos) presentes en contenidos estomacales y coprolitos, a fin de determinar el tamaño medio de las presas escogidas.
2. Estudiar, siempre que sea posible, mediante la utilización de Microscopio Electrónico, la composición química del caparazón de los crustáceos pigocefalomorfos hallados en estos contenidos estomacales, comparándolos con ejemplares preservados fuera de ellos que provienen de los mismos niveles sedimentarios.

3. Evidenciar la frecuencia con la cual ocurren restos de mesosaurios juveniles o recién nacidos en contenidos estomacales o coprolitos, a fin de constatar o desestimar la hipótesis de canibalismo en lo que refiere a los mesosaurios de Uruguay.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Los materiales.

Los principales materiales de estudio corresponden a fragmentos esqueléticos articulados y semiarticulados de reptiles mesosaurios provenientes de la región noreste del territorio uruguayo. Entre estos materiales se incluyen coprolitos y restos de contenidos estomacales, los cuales fueron identificados, ya sea por estar asociados a restos de mesosaurios parcialmente articulados, como por la mala preservación de los diferentes elementos -cabe mencionar que dado el tamaño de los coprolitos, se estima que los mismos habrían pertenecido a ejemplares adultos o adultos jóvenes, cuyos tamaños rondaban los 60 cm, esto podría deberse a que las muestras estudiadas procederían de la parte más profunda de la cuenca, en la cual no es común hallar restos de ejemplares pequeños-.

A su vez se analizaron también para este estudio algunos ejemplares de crustáceos pigocefalomorfos preservados con su cuerpo comprimido dorso-ventralmente y otros que conservaron su estructura tridimensional.

Algunos de estos materiales estudiados pueden apreciarse en la Fig. 2.

Los ejemplares mencionados anteriormente provienen de la Formación Mangrullo y se encuentran depositados en la Colección de Paleontología de la Facultad de Ciencias de la Universidad de la República (FC-DPV y FC-DPI). Asimismo, mediante la revisión de dos importantes colecciones brasileñas, la del Museu de Ciências Naturais - Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCN-PV) y la del Instituto de Geociências - Universidade de São Paulo (GP/2E), se pudo realizar un estudio comparativo con algunos especímenes de mesosaurios de la Formación Iratí, la unidad correlativa de la Formación Mangrullo en el vecino país.

4.2. Los métodos.

Las técnicas de trabajo incluyeron en una primera instancia una extensa revisión bibliográfica sobre la temática, para posteriormente proceder al fotografiado, análisis y descripción de los materiales mediante la utilización de lupa binocular y Microscopio Electrónico de Barrido (MEB). Para el procesamiento de las imágenes se utilizó el programa informático ArcSoft Photo Studio. Asimismo, también mediante MEB se realizaron estudios de composición química -EDS (Energy Dispersive Spectroscopy)- de algunos especímenes de crustáceos -que constituyen fósiles de cuerpo-, asociados a los materiales de estudio, así como de restos de estos artrópodos hallados dentro de coprolitos y contenidos estomacales, a fin de poder realizar comparaciones entre los mismos.

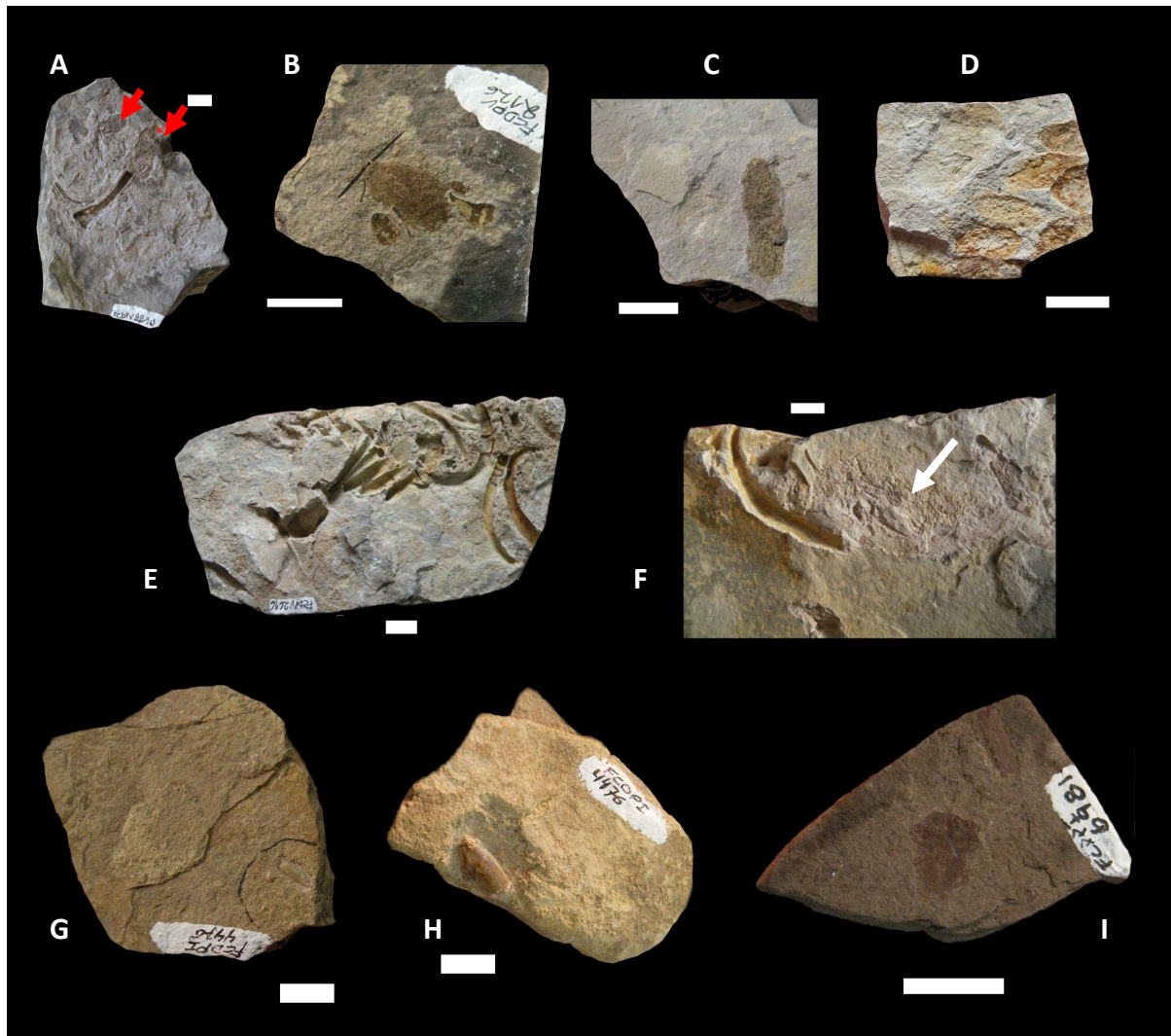


Figura 2. Fotografías de algunos de los materiales estudiados provenientes de la Formación Mangrullo.

A-D: coprolitos, en A se señalan con flechas rojas, nótese la importante concentración de coprolitos presente presente en D; **E-F:** contenidos estomacales, en F se señala la zona central con una flecha blanca (este material ha sido previamente publicado como contenido estomacal en Piñeiro *et al.*, 2012a); **G-I:** crustáceos pigocefalomorfos, G y H se hallan preservados en forma tridimensional, en tanto I es una carbonización de un ejemplar comprimido dorso-ventralmente.

Materiales (en orden de aparición): FC-DPV 2210; 2126; 2633; 2610; 2616; y 2156. FC-DVI 4470; 4476; 6981.

Finalmente, con los datos previamente obtenidos se elaboraron tablas, figuras y gráficos -utilizando los programas Excel y Calc-, los cuales reflejan los resultados y conclusiones más relevantes. En el caso de los estudios de EDS, los datos brindados por el MEB se muestran en gráficos nuevos en lugar de utilizar los gráficos directamente brindados por la computadora del microscopio, puesto que estos últimos representan una relación entre la ocurrencia del elemento químico y el peso del mismo (Silvia Villar, com pers.). Esto significa que al comparar directamente elementos livianos y pesados los resultados podrían estar falseados por este hecho, produciendo que los elementos más pesados se vean más representados en el gráfico de lo que en realidad ocurre (Silvia Villar, com pers.).

5. RESULTADOS

Se relevaron un total de 27 muestras las cuales se discriminaron entre coprolitos y contenidos estomacales, en algunos casos existiendo más de un coprolito por muestra (Tabla 1).

Tabla 1. Discriminación de los materiales analizados. Los materiales se encuentran clasificados como **C**: Coprolitos (numerados en los casos de existir más de un ejemplar por muestra) y **CE**: Contenido Estomacal. A su vez se destaca la presencia de restos de crustáceos pigocefalomorfos y de reptiles mesosaurios en estos elementos. Los casos en los cuales no se marca ninguna de las dos columnas se debe entender que no se identificaron este tipo de restos, siendo en dicho caso un coprolito de materia amorfa. Asimismo, cuando una misma muestra presentara más de un coprolito con similar composición estos no fueron discriminados individualmente, se indicará con un guión la cantidad de coprolitos presentes.

Presencia de restos de				Presencia de restos de			
Diagnosis	Pygocephalomorpha	Mesosauridae		Diagnosis	Pygocephalomorpha	Mesosauridae	
FC-DPV 2616	CE	x	x	FC-DPV 2611	CE	x	x
	C	x		FC-DPV 2629	C1		
FC-DPV 2617	CE	x	x		C2	x	
FC-DPV 2619	C	x			C3		
FC-DPV 2620	C1		x		C4	x	
	C2	x		FC-DPV 2210	C1	x	
FC-DPV 2443	C1	x			C2		
	C2				C3		
FC-DPV 2621	CE	x	x	FC-DPV 2608	CE	x	x
FC-DPV 2545	CE?		x	FC-DPV 2609	C	x	x
FC-DPV 2623	C			FC-DPV 2610	C1-7		
FC-DPV 2624	C1	x	x	FC-DPV 2612	C	x	
	C2	x		FC-DPV 2156	CE	x	x
	CE?	x		FC-DPV 2126	C		x
FC-DPV 2625	C			FC-DPV 2613	C	x	
FC-DPV 2626	CE	x	x	FC-DPV 2633	C		
FC-DPV 2627	C		x	FC-DPV 2635	C	x	x
FC-DPV 2628	CE	x		FC-DPV 2636	CE	x	
				FC-DPV 2607	C 1-10	x	

El relevamiento mostró que un 46% de las muestras, entre coprolitos y contenidos estomacales, presentaban restos de crustáceos pigocefalomorfos (Figs. 3, 4 y 5). Su presencia representa casi un cien por ciento para los contenidos estomacales, sugiriendo que los restos de crustáceos presentan una mayor probabilidad de preservación en los contenidos estomacales que en los coprolitos -heces fósiles-, en los cuales se preservan los restos resultantes del proceso completo de digestión-. Las partes del cuerpo de los crustáceos mayormente representadas corresponden a segmentos abdominales, céfalos y antenas (Figs. 3, 4 y 5). Estos mismos elementos fueron hallados en coprolitos de Brasil, algunos de los cuales parecen representar un crustáceo completo parcialmente digerido, que preserva algunos elementos que se mantienen casi en su posición original. No obstante, en la mayoría de los casos sólo se aprecian algunas partes del cuerpo de los crustáceos que son de difícil digestión -como ejemplo ver la Figura 6, que muestra un fragmento de antena dentro de un coprolito-. Es de destacar que los restos suelen ser fragmentarios y no suelen representar individuos completos.

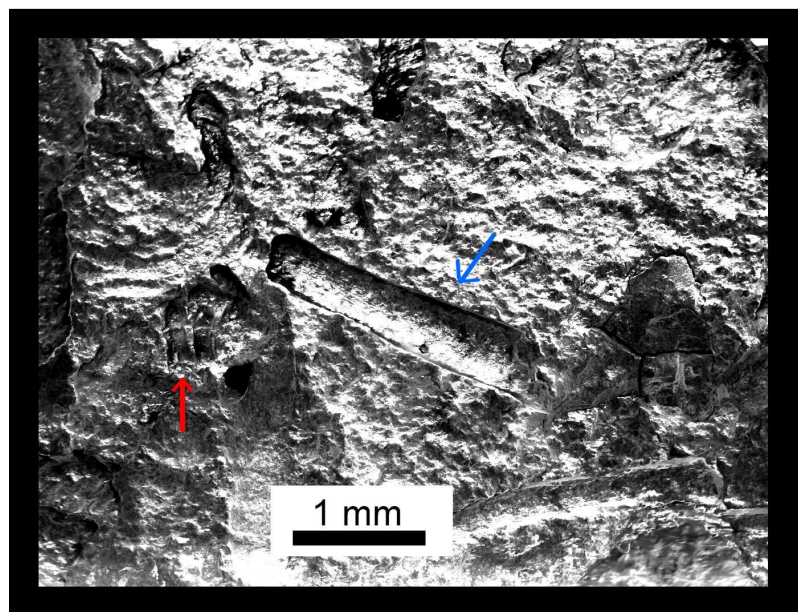


Figura 3. Detalle de un contenido estomacal. Fotografía tomada mediante Microscopio Electrónico. La flecha roja señala restos de segmentos de un crustáceo pigocefalomorfo; la flecha azul señala un fragmento de hueso de mesosaurio con signos de desgaste por los procesos de la digestión. FC-DPV 2608.

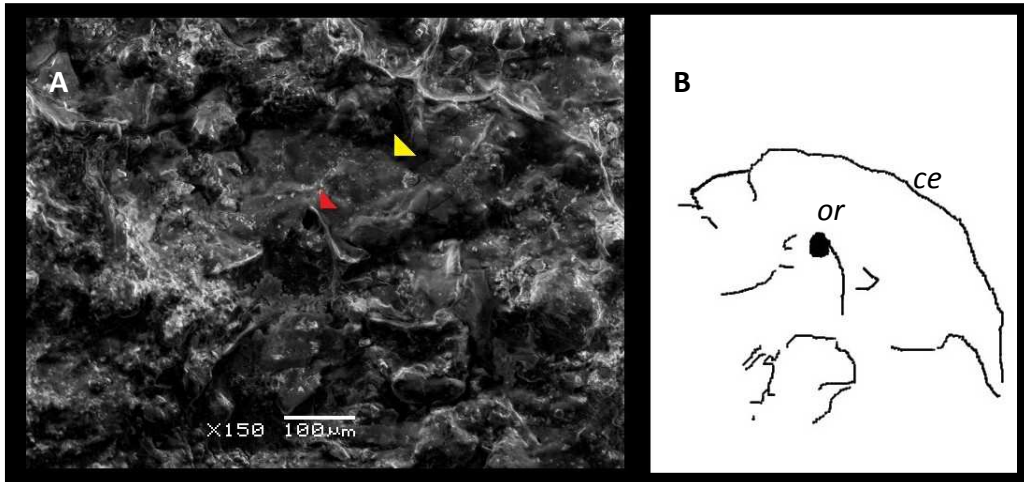


Figura 4. Detalle de un contenido estomacal. **A:** Fotografía tomada mediante Microscopio Electrónico, en ella se aprecia un céfalo de crustáceo pigocefalomorfo. La marca amarilla señala el borde anterior de la caparazón; la flecha roja señala un orificio claramente delimitado en el céfalo (boca?). **B:** Dibujo interpretativo, *ce*: céfalo, *or*: orificio indet. FC-DPV 2612.

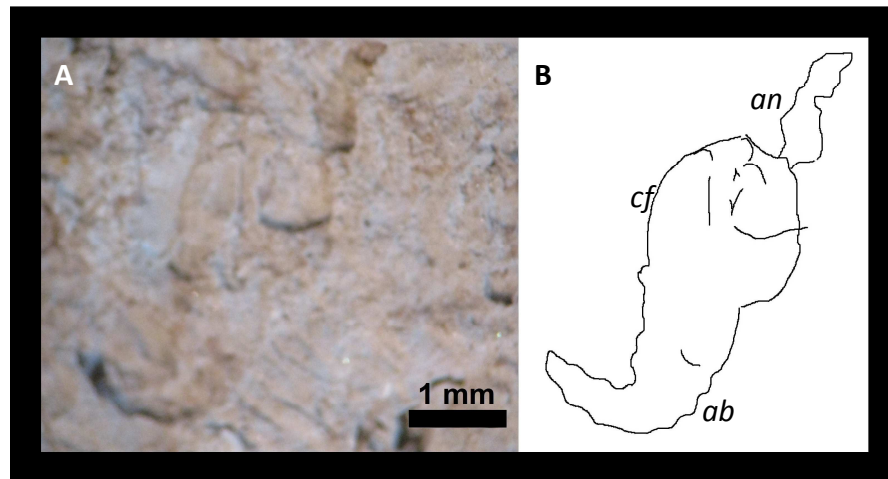


Figura 5. Restos de un crustáceo pigocefalomorfo dentro de un contenido estomacal. **A:** fotografía del material tomada mediante lupa binocular. **B:** reconstrucción esquemática del crustáceo. Se pueden apreciar claramente las diferentes regiones del artrópodo: *ab*: abdomen, *cf*: cefalotórax y *an*: antena. FC-DPV 2609.

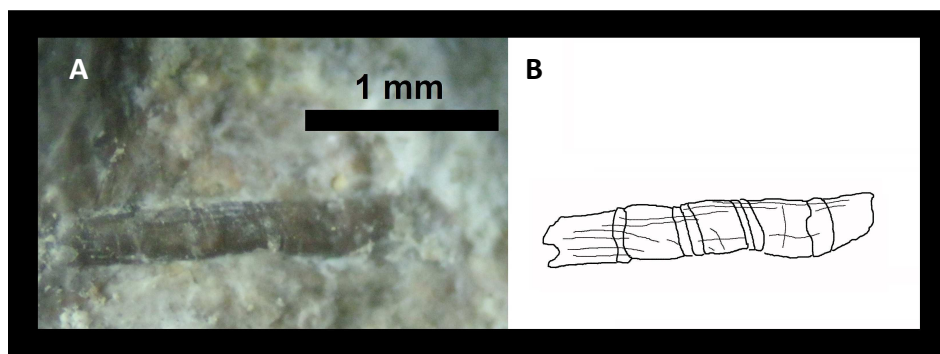


Figura 6. Detalle de coprolito de la Fm. Iratí (Brasil) depositado en la Fundación Zoobotánica de Rio Grande del Sur (FZB), en el que se aprecia un fragmento de antena. **A:** fotografía del material. **B:** reconstrucción esquemática. MCN-PV 2121

El rango de tamaño de los crustáceos hallados en las muestras de Uruguay se encuentra entre unos pocos milímetros (en el entorno de los 3 mm) hasta aproximadamente los dos centímetros de largo como límite superior. Por tratarse de restos fragmentarios es difícil obtener el tamaño real sin error máximo o mínimo, por tanto, su tamaño es estimado, agrupándose los crustáceos en dos conjuntos de tamaños. Posteriormente se confeccionó una tabla (Tabla 2) que incluye los materiales que presentan restos de crustáceos pigocefalomorfos y su tamaño. Con la finalidad de facilitar la distinción de tamaños hallados se los clasificó según dos grupos: menores de 1 cm de largo constituyen el grupo A y aquellos con tamaños entre 1 y 2 cm, el grupo B. Como resultado se vio que el 68% de los restos de crustáceos hallados pertenecieron a ejemplares que no superaban el centímetro de largo (Fig. 7).

Tabla 2. Detalle del tamaño estimado de los pigocefalomorfos hallados en los contenidos estomacales. Para una fácil agrupación se los dividió en dos categorías (debido a que no se registraron pruebas de crustáceos de más de 2 cm de largo): **A:** tamaños menores a 1 cm; y **B:** tamaños entre 1 y 2 cm. En algunos casos se observó la presencia de crustáceos correspondientes a las dos categorías.

	Diagnosis	Longitud de los pigocefalomorfos
FC-DPV 2616	CE	B
	C	B
FC-DPV 2617	CE	B
FC-DPV 2619	C	B
FC-DPV 2620	C2	A
FC-DPV 2624	C1	A
	C2	A
	CE?	A
FC-DPV 2626	CE	A
FC-DPV 2628	CE	A
FC-DPV 2611	CE	A
FC-DPV 2629	C2	A
	C4	B
FC-DPV 2621	CE	A
FC-DPV 2443	C1	A
FC-DPV 2210	C1	A
FC-DPV 2608	CE	A
FC-DPV 2609	C	B
FC-DPV 2612	C	A
FC-DPV 2156	CE	A y B
FC-DPV 2613	C	A
FC-DPV 2633	C1	A y B
	C2	A y B
FC-DPV 2636	C	A
FC-DPV 2607	C	A

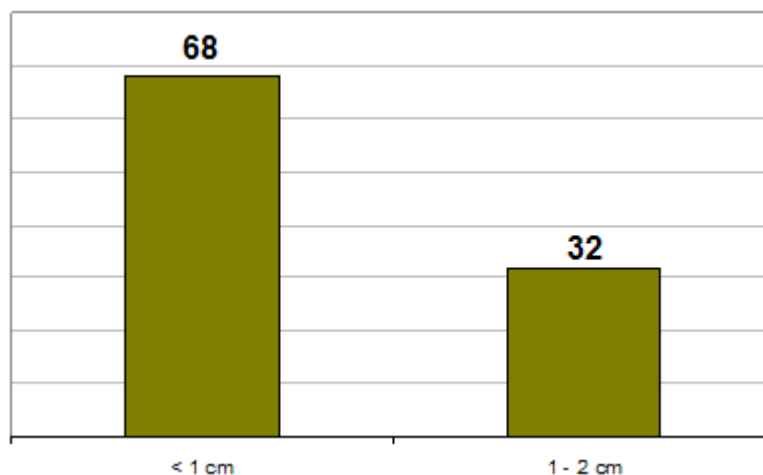


Figura 7. Representación gráfica en base al análisis de coprolitos y contenidos estomacales que muestra la preferencia de los mesosaurios sobre crustáceos pigocefalomorfos menores a un centímetro.

A fin de contrastar los resultados obtenidos sobre el tamaños de los crustáceos hallados en los contenidos estomacales y los coprolitos, con los correspondientes a los crustáceos hallados en asociación a los mesosaurios, se midieron 25 pigocefalomorfos pertenecientes a la Fm. Mangrullo, que no se encontraban formando parte de coprolitos ni de contenidos estomacales.

Dicha medición permitió obtener una idea aproximada de los tamaños de los crustáceos de la comunidad (Tabla 3). Los criterios de rango de tamaño fueron los mismos que los usados anteriormente y los ejemplares se seleccionaron al azar.

Los resultados obtenidos muestran una gran similitud con los tamaños de los crustáceos hallados en los coprolitos y los contenidos estomacales (Fig. 8). La primer columna indica el número de material, la segunda el crustáceo del cual se trata (cuando la muestra cuenta con más de uno), y la tercera el rango de tamaño dentro del cual estaría contenido (A: hasta un centímetro; B: mayor a un centímetro).

Tabla 3. Detalle del tamaño de un conjunto de pigocefalomorfos elegidos azarosamente.

Material	Individuo	Rango de tamaño
FCDPI 3553	1	B
	2	B
FCDPI 3492		B
FCDPI 4641	1	B
	2	A
FCDPI 4382	1	B
	2	A
	3	A
	4	A
	5	B
FCDPI 4366		B
FCDPI 7676	1	B
	2	A
	3	A
	4	A
	5	A
FCDPI 3512		B
FCDPI 4405	1	A
	2	A
	3	A
	4	A
	5	A
	6	A
	7	A
	8	A

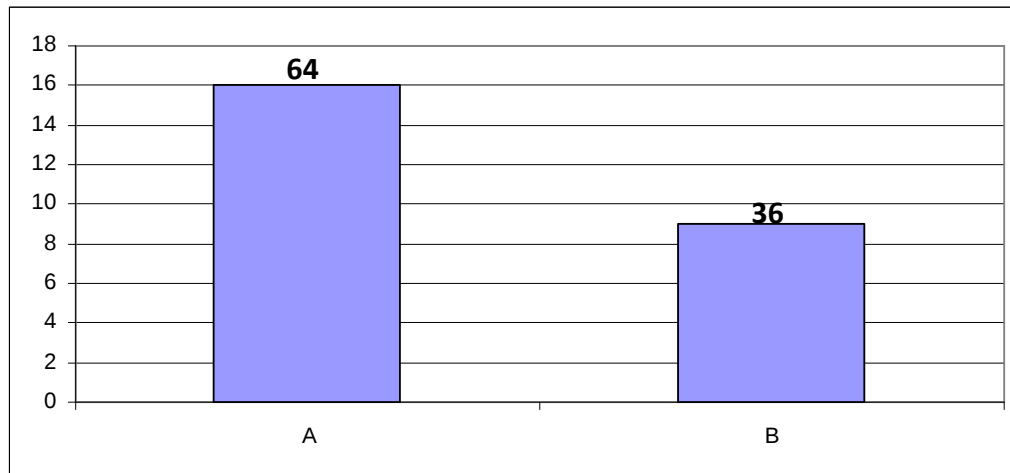


Figura 8. Representación gráfica del muestreo de tamaño de los crustáceos hallados en asociación con los mesosaurios. El 64% de los especímenes estudiados pertenecen a la categoría A (menores a un centímetro) en tanto el restante 36 % pertenece a la categoría de tamaños mayores a un centímetro.

El relevamiento de los coprolitos y los contenidos estomacales mostró que un 26% del total de los ejemplares presenta restos de mesosaurios muy pequeños (Figs. 3, 9, 10 y 11). Dentro de estos restos los dientes parecen ser predominantes y conservan un mejor estado de preservación, que al menos permite su identificación (Fig. 9). Se destaca además que cuando se hallan dientes asociados a otros restos de mesosaurios en un mismo coprolito o contenido estomacal, aquellos difieren notoriamente en tamaño, lo que lleva a pensar que no habrían pertenecido al mismo individuo. Si bien un mesosaurio puede tener dientes de distinto tamaño en sus mandíbulas debido a su recambio constante, los restos de huesos que están asociados son siempre muy pequeños, sugiriendo que podrían pertenecer a mesosaurios muy jóvenes o a recién nacidos (Figs. 10 y 11). Esta particularidad fue también evidente cuando se estudiaron los especímenes de la colección de São Paulo, donde se encuentra depositado un ejemplar que consta únicamente de dientes grandes de un individuo adulto, asociados a fragmentos de huesos -un fémur es claramente distinguible- de un mesosaurio pequeño (Fig. 12). Este caso es de relevancia porque corresponde a una estructura bastante redondeada compuesta por un cúmulo de dientes grandes, en comparación con el pequeño tamaño de los fragmentos desgastados de huesos a los que están asociados. Esta estructura se halla completamente aislada de cualquier otro hueso o porción del esqueleto.

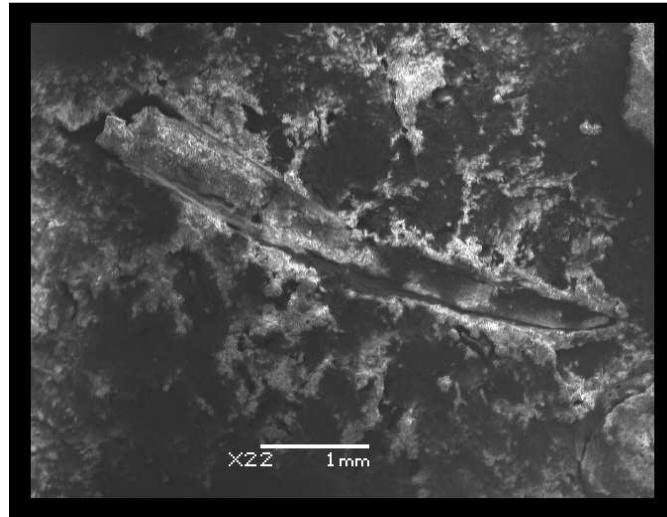


Figura 9. Detalle de un diente dentro de un contenido estomacal. Fotografía tomada mediante Microscopio Electrónico, en ella se aprecia claramente que se trata de un diente de mesosaurio.

FC-DPV 2610.

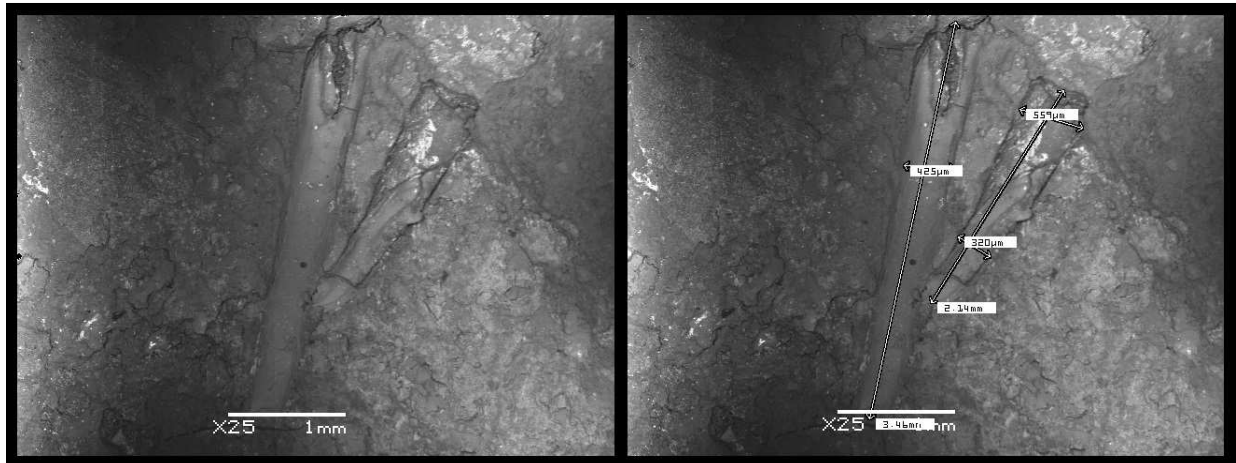


Figura 10. Detalle de un contenido estomacal. Fotografía tomada mediante Microscopio Electrónico, en ella se aprecia claramente dos huesos largos (cúbito y radio?) de un mesosaurio muy pequeño.

FC-DPV 2610.

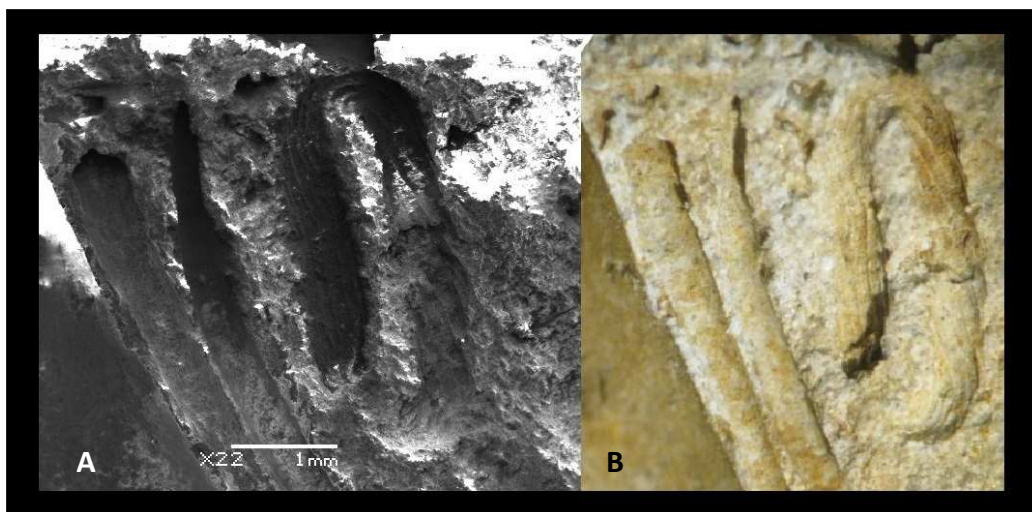


Figura 11. Detalle de un contenido estomacal, **A:** fotografía mediante Microscopio Electrónico. **B:** fotografía tomada mediante lupa binocular. En ambas imágenes se aprecian dos huesos de un mesosaurio pequeño junto a una estructura casi circular, con forma de cordón torneado que presenta estriaciones. Ese cordón fue interpretado como un resto vegetal.

FC-DPV 2608.

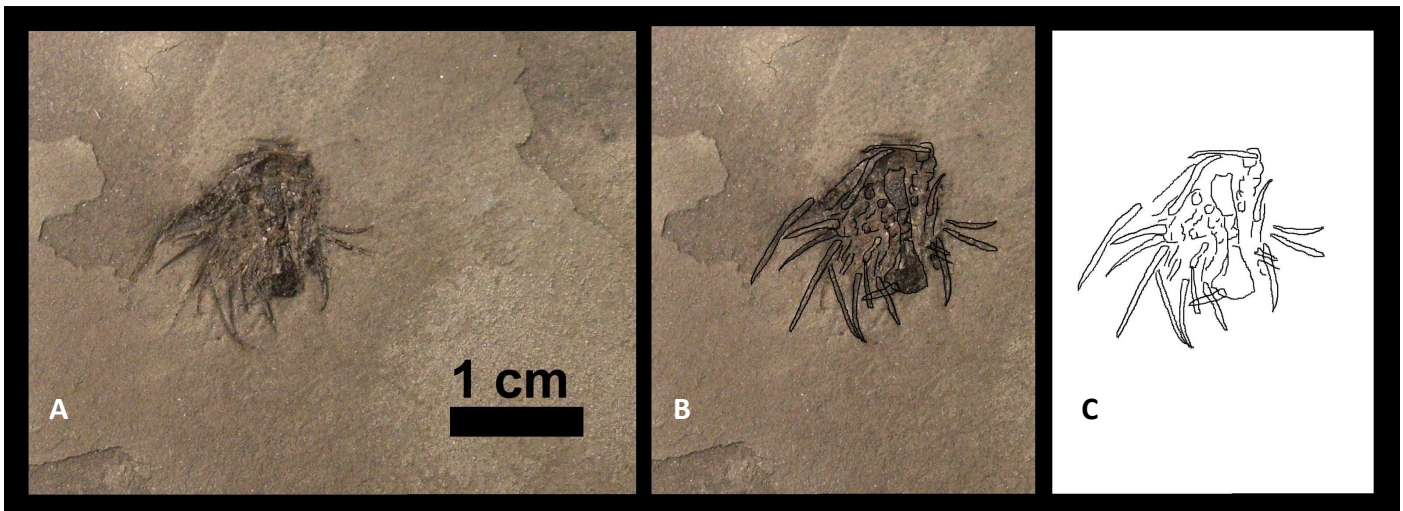


Figura 12. Ejemplar del Instituto de Geociencias de la Universidad de São Paulo. **A:** material original; **B:** material con un bosquejo de los elementos que lo constituyen; **C:** representación de los elementos constitutivos del material. Se puede apreciar que se trata de un cúmulo que incluye principalmente dientes, pero que contiene también un hueso muy deteriorado (probablemente un fémur) de un mesosaurio. Su tamaño indica que pertenecía a un individuo mucho más pequeño que el portador de los dientes que se hallan asociados a él.

GE-19A.

Además de restos de crustáceos pigocefalomorfos y reptiles mesosaurios se hallaron algunas otras estructuras que podrían asignarse a restos vegetales, principalmente un elemento de unos 5 mm de largo y aproximadamente medio milímetro de ancho, el cual presenta estrías longitudinales siguiendo el sentido del eje mayor, a la vez de presentarse contorneado sobre sí mismo y plegado formando una especie de “U” (Fig. 11).

Se constató además que en ocasiones se hallan numerosos coprolitos asociados en una misma muestra (Fig. 2 figs. A y D). Lo mismo fue observado en Brasil donde un ejemplar no sólo presentaba un gran cúmulo de coprolitos, sino que a su vez, éstos estaban ordenados siguiendo una suerte de fila india que tiende a alejarse de la zona media del animal (Fig. 13). Este ordenamiento podría sugerir que ellos se preservaron tal cual estaban en el intestino del animal cuando murió (Jorge Ferigolo, com pers.).

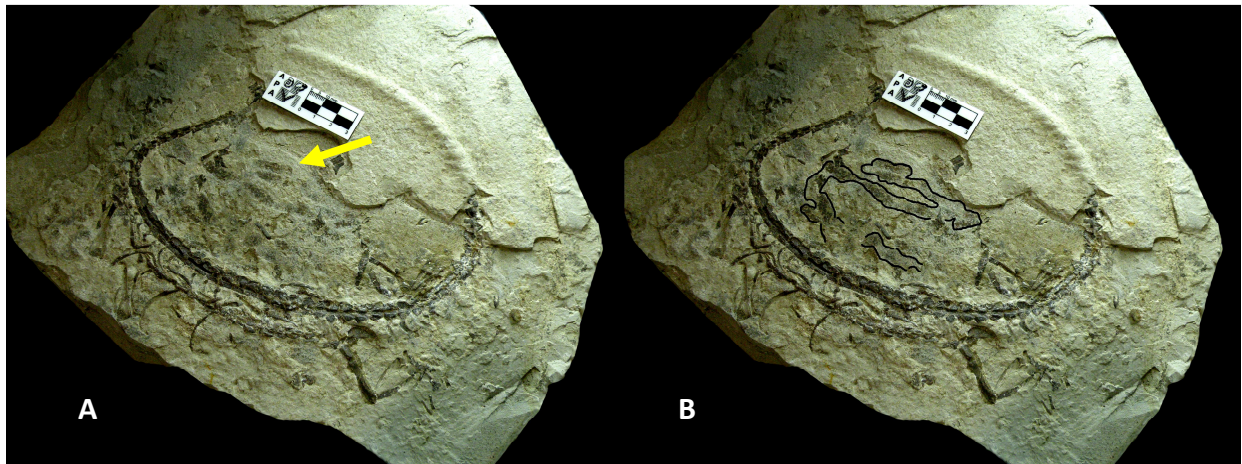


Figura 13. Esqueleto de mesosaurio hallado en Brasil (Colección de la FZB) que presenta asociados muchos coprolitos (indicados con la flecha). **A:** fotografía del material indicando los coprolitos. **B:** detalle del material reconstruyendo la disposición de los coprolitos para mostrar que siguen un cierto ordenamiento. MCN-PV 2150.

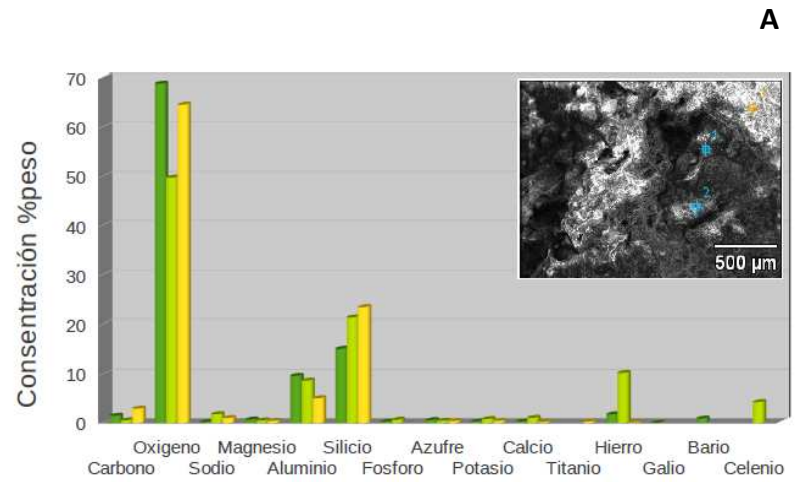
Los estudios realizados mediante el MEB revelaron que la composición de los fragmentos de crustáceos hallados en los contenidos estomacales se caracteriza por: oxígeno -casi siempre superando el 60%-, silicio, aluminio y hierro, apareciendo ocasionalmente -en bajas concentraciones- otros elementos químicos como el carbono, magnesio, sodio y selenio (Fig. 14). En lo que refiere a los crustáceos bi y tridimensionales utilizados como elementos de comparación, los resultados indican que en el caso de la preservación bidimensional la composición química se caracteriza por: oxígeno -superando siempre el 60%-, carbono, silicio y aluminio como elementos predominantes (Fig. 15A). En los crustáceos tridimensionales, en ambos casos y más allá de su diferencia de tamaño, el caparazón se caracterizó por contener: oxígeno - rondando el 50%-, calcio, carbono, magnesio, hierro; y para el crustáceo de menor tamaño también silicio -en una concentración muy baja- (Fig. 15B,C). Se destaca, para éste último caso, la aparición del calcio como un elemento abundante, particularmente en el crustáceo de mayor tamaño. No obstante, su concentración es sumamente importante en ambos, puesto que en el menor de los casos su ocurrencia representa casi un 17% de composición del fósil.

Weight %

	C-K	O-K	Na-K	Mg-K	Al-K	Si-K	P-K	S-K	K-K	Ca-K	Ti-K	Fe-K	Ga-K	Ba-L	Ce-L
ce(1) _pt1	1.4	68.	0.1	0.6	9.6	15.	0.2	0.5	0.2	0.2		1.7	0.0	0.9	
	9	82	7	9	1	13	5	9	8	7		6	2	2	
ce(1) _pt2	0.5	49.	1.8	0.5	8.6	21.	0.6	0.4	0.8	1.0		10.			4.2
	6	72	0	2	4	26	6	6	1	8		22			7
ce(1) _pt3	2.9	64.	1.0	0.4	5.0	23.		0.4	0.4	0.2	0.2	1.2			
	6	51	3	5	8	35		2	5	0	6	6			

Weight % Error (+/- 1 Sigma)

	C-K	O-K	Na-K	Mg-K	Al-K	Si-K	P-K	S-K	K-K	Ca-K	Ti-K	Fe-K	Ga-K	Ba-L	Ce-L
ce(1) _pt1	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-		+/-	+/-	+/-	
	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	
1	8	9	2	4	8	6	2	2	2	2		4	3	6	
ce(1) _pt2	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-		+/-			+/-
	0.3	0.3	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0		0.1			0.2
2	6	0	5	4	3	3	4	2	6	7		7			7
ce(1) _pt3	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-		+/-			
	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0		0.0			
3	8	8	6	3	6	6	2	1	1	2	3				

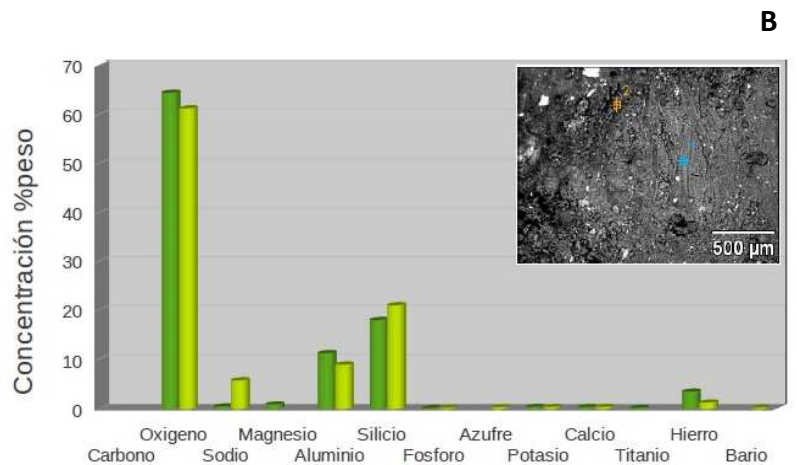


Weight %

	C-K	O-K	Na-K	Mg-K	Al-K	Si-K	P-K	S-K	K-K	Ca-K	Ti-K	Fe-K	Ba-L
ce(6) _pt1	0.00	64.5	0.50	0.92	11.3	18.0	0.15			0.40	0.37	0.19	3.54
		4			8	1							
ce(6) _pt2	0.00	61.3	5.79	0.00	8.97	21.0	0.20	0.32	0.38	0.40		1.27	0.23
		5				9							

Weight % Error (+/- 1 Sigma)

	C-K	O-K	Na-K	Mg-K	Al-K	Si-K	P-K	S-K	K-K	Ca-K	Ti-K	Fe-K	Ba-L
ce(6) _pt1	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-
	0.00	0.20	0.03	0.03	0.08	0.08	0.02		0.02	0.03	0.01	0.06	
ce(6) _pt2	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-
	0.00	0.20	0.07	0.00	0.07	0.08	0.02	0.02	0.03	0.03		0.05	0.03



Weight %

	C-K	O-K	Na-K	Mg-K	Al-K	Si-K	P-K	S-K	K-K	Ca-K	Ti-K	Fe-K	Nd-L
ce(7)_p t1	0.22	63.4	0.18	0.67	10.4	18.2	0.43	0.37	0.49	0.43	0.33	4.63	0.17
		1			0	7							

Weight % Error (+/- 1 Sigma)

	C-K	O-K	Na-K	Mg-K	Al-K	Si-K	P-K	S-K	K-K	Ca-K	Ti-K	Fe-K	Nd-L
ce(7) _pt1	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-
	0.21	0.20	0.08	0.04	0.09	0.08	0.02	0.02	0.02	0.03	0.03	0.06	0.03

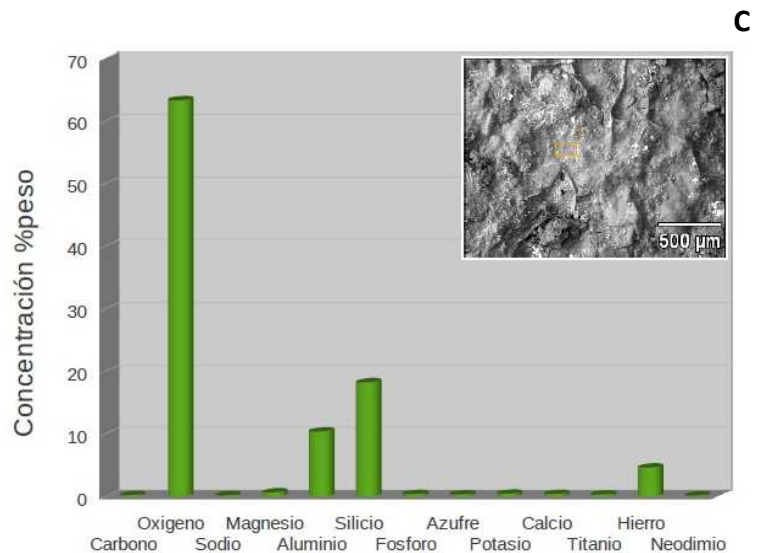


Figura 14. Estudios de composición química realizados a diferentes restos de crustáceos pigocefalomorfos hallados en un contenido estomacal. En cada caso se presenta: a la *izquierda* la tabla de componentes químicos hallados en la muestra, indicando su concentración y su error asociado; a la *derecha* el gráfico realizado a partir de esos datos, los gráficos presentan además la foto del área analizada en el margen superior derecho. Como es de notar en algunos casos se realizó más de un análisis sobre el mismo material, lo que aumenta la fidelidad de los datos obtenidos.

Se destaca que a pesar de los valores propios de cada fragmento, todos éstos presentan una predominancia de oxígeno, silicio, aluminio y hierro como elementos más abundantes.

Weight %														
	C-K	O-K	Na-K	Mg-K	Al-K	Si-K	P-K	S-K	K-K	Ca-K	Ti-K	Fe-K	Cu-K	Zn-K
p2d(1)_pt1	10.11	68.37	0.90	0.62	6.15	11.51	0.88	0.55	0.37	0.19		0.16	0.17	
p2d(1)_pt2	10.63	69.66	0.92	0.64	6.30	9.67	1.00	0.59	0.22	0.20			0.16	
p2d(1)_pt3	17.54	64.93	0.55	0.46	5.38	8.55	1.09	0.61	0.27	0.26	0.05	0.11	0.13	0.08
p2d(1)_pt4	13.47	63.05	0.79	0.65	5.76	13.48	0.85	0.58	0.59	0.19		0.30	0.14	0.16

Weight % Error (+/- 1 Sigma)														
	C-K	O-K	Na-K	Mg-K	Al-K	Si-K	P-K	S-K	K-K	Ca-K	Ti-K	Fe-K	Cu-K	Zn-K
p2d(1)_pt1	+/- 0.4	+/- 0.2	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0
p2d(1)_pt2	+/- 1.5	+/- 3.2	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 1.3	+/- 0.0	+/- 0.0
p2d(1)_pt3	+/- 8.1	+/- 3.3	+/- 3.6	+/- 7.5	+/- 1.1	+/- 1.2	+/- 2.1	+/- 3.3	+/- 2.3	+/- 3.3	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0
p2d(1)_pt4	+/- 0.3	+/- 0.2	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0
p2d(1)_pt5	+/- 3.3	+/- 5.6	+/- 2.5	+/- 6.5	+/- 1.1	+/- 1.2	+/- 2.1	+/- 3.3	+/- 2.3	+/- 3.3	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0
p2d(1)_pt6	+/- 0.2	+/- 0.2	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.1	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0
p2d(1)_pt7	+/- 6.7	+/- 3.3	+/- 2.8	+/- 8.0	+/- 0.7	+/- 1.3	+/- 3.3	+/- 2.3	+/- 3.3	+/- 4.4	+/- 3.3	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.0

Weight %														
	C-K	O-K	Mg-K	Al-K	Si-K	S-K	K-K	Ca-K	Mn-K	Fe-K	Cu-K	Zn-K		
pc3d(1)_pt1	15.13	54.22	6.04	0.88	2.34	0.17	0.30	16.48	0.61	2.17	1.01	0.65		

Weight % Error (+/- 1 Sigma)														
	C-K	O-K	Mg-K	Al-K	Si-K	S-K	K-K	Ca-K	Mn-K	Fe-K	Cu-K	Zn-K		
pc3d(1)_pt1	+/- 1.00	+/- 0.76	+/- 0.13	+/- 0.15	+/- 0.09	+/- 0.03	+/- 0.03	+/- 0.14	+/- 0.06	+/- 0.14	+/- 0.11	+/- 0.12		

Weight %														
	C-K	O-K	Mg-K	Al-K	Si-K	S-K	Ca-K	Mn-K	Fe-K	Cu-K	Zn-K			
pg3d(2)_pt1	7.77	49.76	0.77	0.15			38.09	1.17	0.72	0.81	0.75			
pg3d(2)_pt2	9.06	50.34	2.44	0.14	0.15	0.07	33.05	0.95	2.86	0.92				

Weight % Error (+/- 1 Sigma)														
	C-K	O-K	Mg-K	Al-K	Si-K	S-K	Ca-K	Mn-K	Fe-K	Cu-K	Zn-K			
pg3d(2)_pt1	+/- 0.15	+/- 0.50	+/- 0.02	+/- 0.02			+/- 0.13	+/- 0.07	+/- 0.04	+/- 0.12	+/- 0.07			
pg3d(2)_pt2	+/- 0.18	+/- 0.60	+/- 0.06	+/- 0.03	+/- 0.02	+/- 0.02	+/- 0.13	+/- 0.08	+/- 0.10	+/- 0.13				

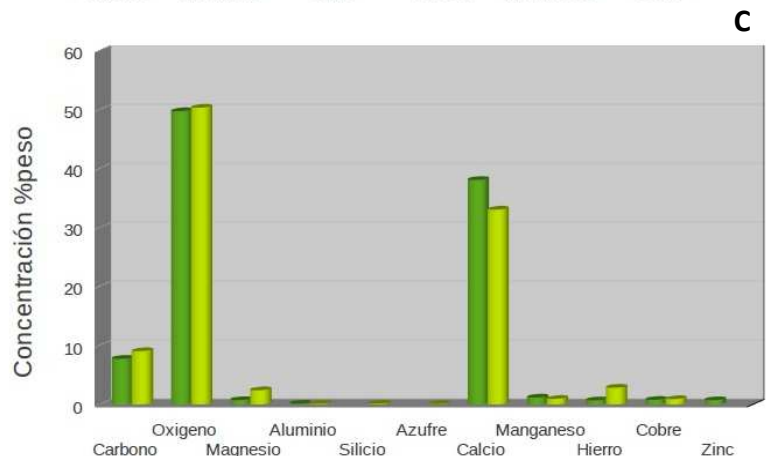
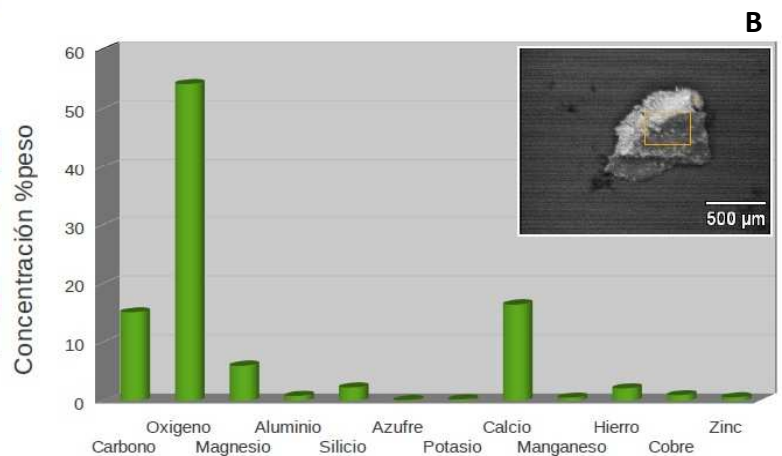
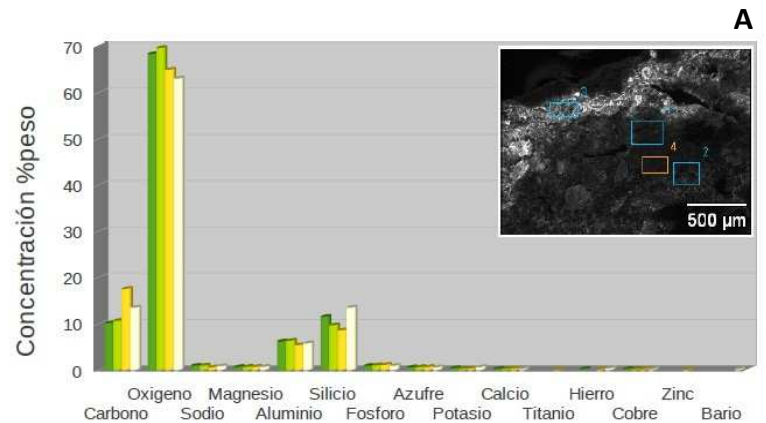


Figura 15. Estudios de composición química realizados a los crustáceos pigocefalomorfos mostrados en la Figura 2 G–I, caracterizados por poseer diferentes tipos de preservación: el conjunto -tabla y gráfico- superior (A) corresponde a los crustáceos preservados en modo bidimensional, el del medio (B) a un crustáceo tridimensional pequeño, y el inferior (C) a un crustáceo tridimensional de mayor tamaño.

En cada caso se presenta: a la *izquierda* la tabla de componentes químicos hallados en la muestra, indicando su concentración y su error asociado; a la *derecha* el gráfico realizado a partir de esos datos, los gráficos presentan además la foto del área analizada en el margen superior derecho -salvo para el tercer caso, para el cual lamentablemente no se obtuvo fotografía-. Como es de notar en algunos casos se realizó más de un análisis sobre el mismo material, lo que aumenta la fidelidad de los datos obtenidos.

Se destaca que el crustáceo bidimensional tiene una predominancia de oxígeno, carbono, silicio y aluminio como elementos mayormente representados, en tanto para los crustáceos preservados tridimensionalmente la predominancia es por oxígeno, calcio, carbono, magnesio y hierro.

6. DISCUSIÓN

6.1. Sobre el tamaño de las presas -crustáceos pigocefalomorfos-.

Contrariamente a lo que se esperaba, el hallazgo de restos de pigocefalomorfos que superan los 10 mm de largo, en los coprolitos y en los contenidos estomacales desestima la idea de que los mesosaurios se alimentaban únicamente de artrópodos diminutos. Sin embargo, la aparente baja ocurrencia de estos crustáceos de mayor tamaño en los coprolitos y contenidos estomacales hace pensar que los mismos no eran las presas preferidas por este grupo de reptiles. Probablemente, un artrópodo de gran tamaño con caparazón más quitinizada y con presencia de procesos espinosos más desarrollados representaba una ecuación deficitaria en lo que refiere a costo/beneficio, es decir, sería mucho más “rentable” metabólicamente hablando, ingerir presas más fácilmente apresables, que ofrecieran menor capacidad de resistencia y que fueran en esencia más fácilmente digeribles.

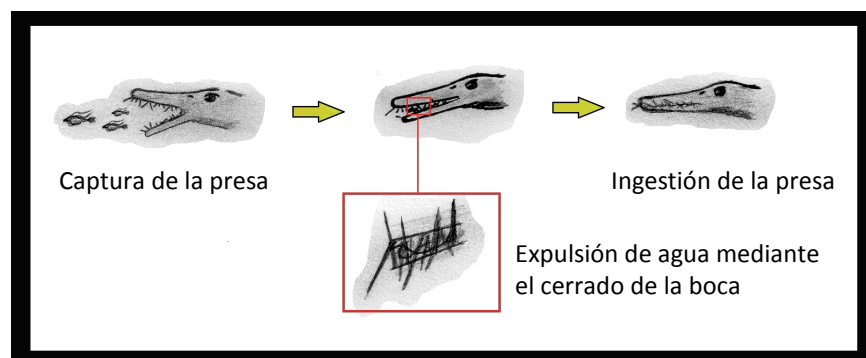
Por otro lado, el hallazgo de restos de crustáceos de mayor tamaño hizo posible estimar que el rango de las presas comprende animales pequeños de 0.3 cm hasta aquellos que llegan a los 2 cm, aproximadamente, como tamaño máximo detectado - aunque no se puede descartar que mesosaurios de mayor tamaño pudiesen ingerir crustáceos un tanto mayores-. Las dimensiones de las presas fueron estimadas en base a los restos de contenidos estomacales y coprolitos, algunos de ellos analizados mediante MEB. Es de destacar que los restos de pigocefalomorfos correspondientes a animales de pequeño tamaño se hallan preferentemente en los contenidos estomacales y no en los coprolitos. Esto implica que en los últimos, los restos han sufrido un proceso completo de digestión y por ello no se ven tan frecuentemente. Sin embargo, la historia es diferente para los contenidos estomacales, ya que estos representan “fotografías digestivas” de diferentes momentos del proceso digestivo de los mesosaurios y, por tanto, sería lógico esperar hallar restos de las presas en diferentes estados de la digestión. Esto facilitaría la preservación de estructuras más delicadas, en este caso crustáceos pequeños, que habrían estado menos afectados por la acción de los ácidos gástricos al momento de la muerte del reptil.

Dada la baja concentración de crustáceos de mayor tamaño en los contenidos estomacales y coprolitos, se concluiría que los mesosaurios poseían capacidad de preñar sobre artrópodos relativamente grandes, los cuales sin embargo no habrían sido el tipo de presa preferida por ellos, sino que representarían presas más esporádicas, quizás las

preferidas cuando los artrópodos pequeños escaseaban. Es posible incluso que los mesosaurios se viesen incapacitados para predar sobre crustáceos muy grandes debido a limitantes anatómicas, como el ancho del esófago. Sin embargo, a la luz de que el muestreo del tamaño de los artrópodos hallados en asociación a los mesosaurios estaría indicando una relación de tamaños similar, lo hallado en los restos digeridos podría representar simplemente un muestreo de la población, lo que referiría a que los mesosaurios no elegirían activamente a sus presas. Esta última idea es desestimada por dos razones: la primera es que se han hallado ejemplares de crustáceos de tamaños que superan los cinco centímetros, en tanto tamaños tan grandes de crustáceos no fueron encontrados en coprolitos ni en contenidos estomacales; la segunda razón es que, al establecer los tamaños de los crustáceos hallados en los restos digeridos, se describió el tamaño de los mismos pero no cuántos había de cada uno -puesto que al ser tan fragmentarios esto conllevaría a un error muy grande-, por tanto esto subestima el valor de los crustáceos más deteriorados, es decir los más pequeños, lo cual hace suponer que, de ser contabilizados individualmente, inclinarían más la balanza hacia los tamaños pequeños. La captura de gran cantidad de crustáceos pequeños en una única ingesta podría haberse debido a un desplazamiento de ellos en conjunto, facilitando así la captura de un gran número de individuos en un solo movimiento.

A partir de estos resultados, y del conocimiento previo respecto a que la dentición de los mesosaurios no tiene una estructura especializada para masticar y la boca probablemente no se cerraba totalmente dada la inclinación lateral de los dientes, se retoma la idea previamente vertida por Araújo (1976) de que los mesosaurios habrían capturado a sus presas de forma similar a como lo haría una ballena filtradora. Por tanto, una vez en contacto con sus presas cerrarían la boca, atrapando a los pigocefalomorfos y a una cierta cantidad de agua, la cual posteriormente habría sido expulsada mediante el entrecerrado de la boca, pudiendo así tragar las presas que quedaban atrapadas, pegadas contra la pared interna de los dientes. La figura 16 esquematiza el proceso aquí propuesto.

Figura 16.
Descripción del
estilo de caza
sugerido para los
mesosaurios



6.2. Sobre la composición química del exoesqueleto de los pigocefalomorfos.

Desestimada la idea de que los mesosaurios sólo habrían podido alimentarse de crustáceos muy pequeños debido a que los grandes hubiesen tenido caparazones más duros, mineralizados, es de esperar entonces que no hubiesen diferencias significativas entre la composición de los exoesqueletos de los crustáceos más grandes y los más pequeños, es decir, que no se hallaran grandes concentraciones de sales en los caparazones de los artrópodos de mayor tamaño. Los datos recabados de los análisis de EDS realizados en el Microscopio Electrónico sustentarían esta idea, al mostrar que la composición del caparazón es similar más allá del tamaño de los especímenes.

En una primera etapa se analizaron los restos de crustáceos mediante diferentes muestras, es decir, un crustáceo bidimensional y dos tridimensionales, y además se estudiaron los restos hallados dentro de los contenidos estomacales. Esto reveló que la composición química de los restos de crustáceos hallados en los contenidos estomacales está caracterizada principalmente por oxígeno, silicio, aluminio y hierro -en orden decreciente de abundancia- (Fig. 14). Esta composición es bastante similar a la encontrada en los crustáceos bidimensionales, preservados por compresión, y que sufrieron un proceso de carbonización, donde los componentes principales -para los pigocefalomorfos en este modo de preservación- fueron, al igual que en el caso anterior: oxígeno, silicio y aluminio, más una importante concentración de carbono que ronda promedialmente un 13% (Fig. 15A), la cual no se halla presente en los crustáceos de los contenidos estomacales. Tal vez el carbono ha sido eliminado por los procesos de la digestión. Asimismo se destaca para ambos casos la baja concentración de calcio, la cual en casi la totalidad de los casos -tanto en los contenidos estomacales como en los especímenes comprimidos o carbonizados - no llega al 1 %.

Por otro lado, se notó también una importante relación en los resultados de los análisis realizados a los materiales tridimensionales, donde los componentes predominantes fueron oxígeno, calcio, carbono, de mayor a menor concentración respectivamente, y en el caso del individuo más pequeño, también el magnesio (Fig. 15B,C). Es de destacar que ni el aluminio ni el silicio son elementos predominantes en ninguno de estos ejemplares, y que el calcio no sólo aparece como un elemento abundante, sino que es el segundo elemento más abundante tanto en el individuo más pequeño como en el más grande, y amén de que las cantidades de calcio presentes varíen sustancialmente, en ambos casos se mantiene esta relación, es decir, que el calcio es el segundo elemento mayormente presente en estos ejemplares.

Este último dato es de relevancia en lo que refiere a que, como fue planteado por Piñeiro et al. (2012c), probablemente en realidad existía una única composición en las caparazones, la cual no variaba sustancialmente al crecer el individuo -más allá de una incipiente quitinización normal-, lo que hace pensar que los diferentes tipos de preservación (bidimensional y tridimensional) dependen más del tipo de sustrato en el que se produce la fosilización y los minerales que éste puede aportarle, que a variaciones propias de los individuos. Esto es a su vez coherente con la presencia de una única especie de crustáceos pigocefalomorfos en Uruguay (Piñeiro et al., 2012c). Vale destacar que otras hipotéticas diferencias interespecíficas como la posición del abdomen retraído o extendido al momento de la fosilización ya han sido desestimadas como tales durante la presentación del trabajo de Ramos y colaboradores en las IX Jornadas de Zoología del Uruguay (Ramos et al., 2008; ver también Piñeiro, 2002, 2006; Piñeiro et al., 2012c), lo que, sumado a estos resultados, apoya aún más la presencia de *Hoplita ginsbourgui* Piñeiro et al. (2012c) como la única especie hasta el momento presente en la Formación Mangrullo y para la cual los procesos tafonómicos cobran relevante importancia al momento de su identificación y análisis.

A fin de poder corroborar que el tipo de sedimento influía más que las variaciones propias del individuo se procedió a analizar los sedimentos que contenían estos materiales con preservación diferente y nuevamente a los materiales. Sin embargo, se presentó el problema de que para esta segunda instancia de análisis el Microscopio Electrónico de Barrido había recibido mantenimiento y se le habían cambiado algunos de sus filamentos sensores, lo que dio como resultado lecturas poco coherentes con los resultados esperados y con los resultados previamente obtenidos y por tanto debieron ser desestimadas.

El estudio de los materiales durante la primera sesión reveló, como ya fue mencionado, que los crustáceos pigocefalomorfos no presentan variaciones novedosas en sus caparazones -desde el punto de vista de su composición química- durante su desarrollo ontogenético. Esto sería coherente con los aspectos discutidos en el punto 6.1, ya que en conjunto desestiman la idea de que los crustáceos de gran tamaño podrían haber presentado caparazones altamente enriquecidas en sales, las cuales les hubiesen conferido una característica estructural que probablemente los excluyera de la dieta de los reptiles mesosaurios. Con esta idea desestimada y los datos recientemente analizados se esgrime ahora la hipótesis de que los crustáceos pigocefalomorfos eran presas esenciales para los mesosaurios, más allá del tamaño que ostentasen estos

artrópodos. No obstante, un crustáceo de mayor tamaño presentaría *per se* una caparazón algo más dura por ser de mayor tamaño, a la vez de poseer procesos espinosos más desarrollados, lo que podría quizás hacerlo una presa algo menos deseable que un crustáceo -o grupo de crustáceos- más pequeños.

6.3. Sobre el canibalismo en los mesosaurios.

El hallazgo de huesos de mesosaurios de pequeño tamaño, tanto en los contenidos estomacales como en los coprolitos (Raimundo-Silva, 1999; Raimundo-Silva & Ferigolo, 2000; Piñeiro et al., 2012a), pone de manifiesto la ocurrencia de canibalismo para este grupo de reptiles. Esta hipótesis se sustenta en que los huesos hallados en los contenidos estomacales y en los coprolitos siempre están mal preservados, mostrando un alto grado de erosión, lo que los diferencia claramente de los huesos que pueden corresponder a embriones o juveniles desarticulados (Piñeiro et al., 2012a). La pregunta que inmediatamente surge frente a estos resultados es “¿los mesosaurios cazaban a otros mesosaurios o simplemente carroñaban sobre sus cadáveres?”.

La pregunta planteada, aunque simple en esencia, es muy difícil de responder ya que tal vez la caza no fuese un hecho común pero asimismo podría haber ocurrido ocasionalmente y no haber quedado documentado en el registro fósil, No obstante quizás lo común era cazar pequeños mesosaurios en las temporadas de cría. ¿Cómo diferenciar mediante el tipo de fósiles si se trata de una u otra situación? Tal vez sea imposible obtener una respuesta cien por ciento certera a estas preguntas, sin embargo es probable que tengamos algunos datos que nos puedan ser útiles a la hora de establecer conclusiones.

En primera instancia debemos analizar lo referente al tamaño de las presas, con respecto a los mesosaurios, donde los individuos más pequeños serían los más propicios a ser predados. El hallazgo de un embrión de mesosaurio (Piñeiro et al., 2012b) en avanzado estado del desarrollo, pero aún en su huevo (Piñeiro et al., en preparación), nos indicaría que estos reptiles tendrían un tamaño -del hocico hasta el final de la cola- de unos quince centímetros de largo al momento de nacer, al menos para la especie *Mesosaurus tenuidens*, que es la única descrita para el territorio uruguayo. Teniendo en cuenta el pequeño tamaño de los cráneos de los individuos adultos, el cual no tiende a superar el largo de una cría recién nacida, comer crías enteras sería algo bastante improbable (Graciela Piñeiro, com pers.). No obstante cazar crías sería posible si su

dentición le permitiera no solo apresarlas, sino también poder asirlas para luego desmembrarlas, tal cual hacen los cocodrilos.

Aunque hasta el momento no hay datos claros sobre la fuerza de mordida y la resistencia a la tensión de los dientes para los mesosaurios -actualmente el equipo de la Dra. Piñeiro se encuentra realizando estudios biomecánicos en esta materia- se desprende del estudio anatómico que no eran dientes para asir presas como los presentes en los cocodrilos, puesto que su estructura era sumamente delicada al tratarse de dientes largos y muy delgados.

Los datos brindados por los fósiles nos indican que muy difícilmente un mesosaurio podría predar sobre un congénere, sin embargo carroñar es otra historia. En primer lugar, el animal del cual se pretende alimentar está muerto y por tanto no ofrecerá ningún tipo de resistencia. Por otro lado el cuerpo en putrefacción se hallaría con los tejidos más laxamente unidos por lo que arrancar un trozo de carne, o una extremidad en el caso de un pequeño mesosaurio, resultaría más fácil que en un animal fresco. Es probable que, si el acto de carroñar se desarrolló en los mesosaurios, éstos se alimentaran de cadáveres, tanto de animales grandes como de pequeños. El hecho de que se hallen únicamente huesos de pequeños en los contenidos estomacales y los coprolitos podría deberse a que, cuando se alimentaban de animales grandes, tragaban trozos de material blando -por ejemplo de los muslos-, pero cuando tomaban restos de pequeños no podrían haber separado el músculo del hueso, o simplemente no lo necesitaban hacer, dado el tamaño de la presa. Por tanto, es más probable que tragaran secciones enteras de los juveniles muertos, por ejemplo una pata entera y no solo el músculo del muslo. Este tipo de alimentación carroñera es observado en muchos carnívoros actuales, más aún en momentos de baja abundancia de alimentos.

La alta abundancia de restos de dientes en los materiales estudiados habría referido posiblemente al hecho de ser polifiodontos, presentando un recambio dentario constante, lo cual es evidenciado en numerosos materiales de cráneo y hocico que muestran dientes grandes mezclados con otros muy pequeños (Graciela Piñeiro com pers.; Pretto et al., 2014), esto haría posible que algunos de ellos, en proceso de recambio, se desprendieran al momento de carroñar otros mesosaurios.

Que los dientes sean ingeridos accidentalmente, y que posteriormente se acumulen en el estómago parece poseer cierta factibilidad. Por estar recubiertos de esmalte, los dientes presentan una mayor resistencia al desgaste durante la digestión que los huesos, lo que explicaría el buen estado de preservación que muestran algunos

ejemplares, p. ej. el diente de la figura 9, perteneciente a un contenido estomacal. La pregunta que surge entonces es ¿cómo se deshacen los mesosaurios de estos elementos acumulados en el estómago? La presencia de dientes en varios coprolitos sugiere que la expulsión rectal sería una vía de eliminación. Sin embargo como se mencionó anteriormente, existen muchos más dientes aislados en los contenidos estomacales que en los coprolitos, ¿es posible entonces que los mesosaurios hubiesen desarrollado otro mecanismo de eliminación de los dientes ingeridos accidentalmente? Un ejemplar proveniente de la Colección de la Universidad de São Paulo y varios ejemplares hallados en Uruguay parecerían sugerir que sí habría podido existir otro mecanismo posible, el cual veremos mejor desarrollado en el próximo ítem.

6.4. ¿Regurgitación en los mesosaurios?

En la sección *resultados* se describe una estructura que no corresponde a un coprolito ni a un contenido estomacal, a la vez de no corresponder tampoco a un individuo desarticulado. Esta estructura, tal y como se puede apreciar en la figura 12 está constituida por huesos mal preservados, destacándose un fémur de un mesosaurio de pequeño tamaño -probablemente un juvenil-, así como por un cúmulo de dientes, los cuales llegan casi a alcanzar el tamaño del pequeño fémur. Esto nos sugiere que ambos pertenecieron a diferentes animales, más aún, nos indica que los dientes corresponden a un mesosaurio adulto. Como se vio previamente -en el ítem 6.3- el hecho de que los dientes se preserven en un mejor estado que el húmero no genera ninguna problemática difícil de discernir, simplemente se explica por su estructura, los dientes son mucho más resistentes a la digestión que los huesos.

Dada su característica amorfa y el hecho de hallarse completamente aislado, este material muy difícilmente se podría catalogar como un coprolito o bien como un contenido estomacal. Se compone básicamente de un acúmulo de dientes englobando algunos fragmentos de huesecillos mal preservados. Teniendo en cuenta lo que sabemos hasta ahora sobre el hábito alimentario de este grupo de reptiles -los mesosaurios- podría tratarse probablemente de un conjunto de materiales de desecho que no pudieron ser digeridos, pudiendo tratarse de un coprolito resultante de una expulsión semilíquida o bien de una regurgitación.

6.5. Restos vegetales en los contenidos estomacales.

En la figura 11 se mostró una estructura hallada dentro de un contenido estomacal que no corresponde a un resto de crustáceo ni tampoco a un resto de mesosaurio. La estructura de varios milímetros de largo presenta una estriación longitudinal que sigue su eje mayor, a la vez de presentar un torneado sobre sí misma, lo que nos estaría indicando un importante grado de flexibilidad, lo que es coherente con el hecho de que a su vez se ubique curvada formando una “U” muy cerrada. A primera vista la estructura hace recordar un cordón, la pregunta era ¿de qué? A fin de poder ver con mayor claridad su estructura se la fotografió mediante el uso de una lupa binocular y el microscopio electrónico (Fig. 11). Posteriormente, ya con una buena noción de su morfología, se pudo discernir de qué se trataba.

Durante una salida de campo a la localidad de Mangrullo -zona de la cual provienen los materiales uruguayos aquí referidos- hallamos algo que nos llamó la atención, un fragmento de planta acuática que se encontraba atorada sobre una mata algal en la orilla de una charca (Fig. 17). Su estructura era sumamente similar a la del elemento contorneado hallado en el contenido estomacal, esto nos hizo pensar que muy probablemente dicha estructura hubiese correspondido a un fragmento vegetal.

Dadas las condiciones paleoambientales de Mangrullo, considerado un lagoón con condiciones de salinidad elevada y abundantes cúmulos de matas algales (Piñeiro et al., 2012a), considero que la situación en torno a ese fragmento de planta podría haber sido similar al visto en la charca, es decir, que la planta se hubiese hallado flotando y hubiese sido “atrapada” por una mata de algas flotantes (Fig. 17), donde posteriormente habría sido ingerida accidentalmente por un mesosaurio que persiguiera un grupo de pigocefalomorfos, o bien que estuviera carroñando sobre la orilla donde la mata y la plantita habían “encallado”, tal como se aprecia en nuestro caso actual de la charca.

Una posterior revisión de otros materiales que preservan contenido estomacal, ha

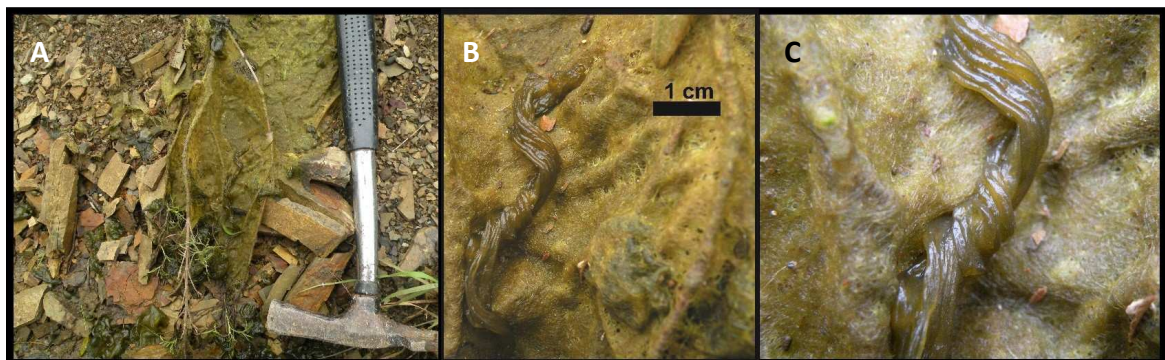


Figura 17. Planta acuática en la orilla de una charca. **A.** Imagen de la mata algal en que se halla la planta. **B.** Detalle de la planta. **C.** Detalle del torneado de la planta.

demostrado que los fragmentos vegetales parecerían hallarse con bastante frecuencia en los restos de contenidos estomacales, lo cual no presenta ningún problema puesto que esto podría deberse a una consecuencia de la captura mediante filtrado (Fig. 16) -en la cual fácilmente podrían ingerirse fragmentos vegetales en suspensión-.

6.6. Implicancias del ambiente en las características de las heces de los mesosaurios.

Por tratarse de animales acuáticos que vivían en un ambiente hipersalino (Piñeiro et al., 2012a) y para los cuales hasta el momento no se ha podido comprobar que pudiesen desplazarse libremente fuera del agua, es de considerar entonces que cumplían sus funciones dentro -o próximo- al cuerpo de agua donde vivían. Posiblemente entonces los mesosaurios nacían, crecían, se reproducían y se alimentaban en el agua... pero ¿bebían esa agua? Esta es una muy simple pregunta, que hasta ahora no había sido planteada, y a la luz de los datos paleoambientales recientemente publicados por Piñeiro y colaboradores (Piñeiro et al., 2012a), la respuesta parece evidente: no, no bebían agua del lagoon de Mangrullo puesto que eso los mataría. No obstante, en caso de que ocasionalmente esto sucediese, los excesos de sal habrían podido ser excretados por una glándula de la sal conectada al exterior mediante el foramen nariale-obturatum (ver Piñeiro et al., 2012a). El hecho de que no hubiesen podido beber agua frecuentemente, podría haber conllevado a que hubiesen tenido un sistema fisiológico muy eficiente en cuanto a la utilización de este recurso, de alguna forma similar a la de los animales marinos, en la que el agua proviene de los alimentos. Por lo tanto, el vital elemento sería aprovechado al máximo, lo que significa que no se podía desperdiciar ni desechar innecesariamente. Basándonos en esta premisa, es posible entonces que las deposiciones de los mesosaurios hubiesen sido bastante consistentes y “secas”. Pero hasta el momento, con la información disponible sobre los mesosaurios, esto no es más que una especulación personal.

No obstante, de verificarse esta idea podría significar que el acúmulo de heces asociado a un esqueleto casi completo de mesosaurio mostrado en la figura 13 -y que procede de la Colección de Paleontología de la Fundación Zoobotánica de Brasil- podría mostrar la disposición de la materia fecal compacta y relativamente uniforme a lo largo de lo que alguna vez fue el intestino del animal. De ser así, se habría preservado una porción del intestino del mesosaurio, evidenciada mediante las heces que contenía (Jorge Ferigolo, com pers.). Este dato no solo es curioso e interesante, sino que nos

brinda algo más de información, y por qué no, nuevas interrogantes para plantearnos a futuro, p. ej. “¿qué tanto habría podido comer un mesosaurio?”.

7. CONCLUSIONES

- 1- Se obtuvo un conocimiento mejor documentado sobre la dieta de los reptiles mesosaurios, se comprobó que la dieta consiste tanto de crustáceos pigocefalomorfos como de otros reptiles mesosaurios.
- 2- El carroñar pudo haber sido un comportamiento habitual en los mesosaurios, en particular en épocas de estrés ambiental y escasez de recursos.
- 3- Se describe por primera vez en reptiles basales un posible comportamiento de regurgitación de partes no digeribles.
- 4- Las variaciones en las composiciones de las caparazones de los crustáceos pigocefalomorfos pudieron deberse más a variaciones tafonómicas que a diferencias propias de los individuos.

8. AGRADECIMIENTOS

Agradezco enormemente a:

Graciela Piñeiro, mi orientadora de tesis, por brindarme siempre su tiempo y dedicación pero especialmente por darme la oportunidad de conocer y trabajar con un grupo de vertebrados cuya importancia científica trasciende las barreras de la Biología, a la vez de ser ¡los reptiles acuáticos más antiguos del mundo!

Fernando González, Florencia Barcos, Mariana Peralta, Carolina Ferrer y Victoria Arias, infalibles amigos con los que siempre se puede contar.

Daniel Picchi, Natalia Martino, Analía Olivera, Guillermo Roland y Elizabeth Morosi compañeros de trabajos, de charlas, de vivencias, por siempre darme buenas ideas y buenos consejos.

Ana María Ribeiro y Jorge Ferigolo, destacados investigadores de la Fundação Zoobotânica de Porto Alegre, por su hospitalidad y excelente trato durante mi visita a la fundación, así como también por las pláticas en torno a la temática de mi tesis, que sin lugar a duda, me brindaron importantes herramientas a la hora de redactar esta monografía. Pero sobre todo, por ser muy buenas personas.

Juliana Lemes, Thomas Fairchild, y demás colegas paleontólogos del Instituto de Geociências de la Universidad de São Paulo, por su amplia disposición y excelente trato durante mi visita a sus instalaciones.

Irajá Damiani Pinto por su hospitalidad e inmensa amabilidad durante mi estadía en Porto Alegre.

Viviana Calisto, Magela Castro y Carolina Allen, por la colaboración en el acondicionamiento y fotografiado de parte de los materiales utilizados en esta monografía.

Silvia Villar y Alejandro Márquez, encargados del Microscopio Electrónico de Barrido de la Facultad de Ciencias, por su dedicación y útiles ideas.

Tribunal evaluador, por los comentarios y las sugerencias realizadas.

ANII (Agencia Nacional de Investigación e Innovación) por financiar mis estudios a través del programa de Becas de Iniciación a la Investigación: *INI_2012_4192*.

Mi familia toda, especialmente a mis padres LILIAN y CARLOS, y a mi hermana MICAELLA, por comprender y alentar mis sueños y ambiciones, dándome siempre la fuerza necesaria para continuar progresando.

9. BIBLIOGRAFÍA

ARAÚJO, D.C. 1976. Taxonomia e relações dos Proganosauria da Bacia do Paraná. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 48(1): 91–116.

BASEI M.; ROCHA CAMPOS A. & NUTMAN A.P. 2006. Idade e proveniência de zircões de rochas neopaleozóicas do Brasil: resultados preliminares. *Simposio 40 anos de Geocronologia no Brasil, Boletim de Resumos 9*. USP, São Paulo, Brasil.

CANOVILLE, A. & LAURIN, M. 2010. Evolution of humeral microanatomy and lifestyle in amniotes, and some comments on palaeobiological inferences. *Biological Journal of the Linnean Society*. 100: 384–406.

CARROLL, R.L. 1982. Early evolution of reptiles. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 13: 87–109.

CARROLL, R.L. 1988. Vertebrate paleontology and evolution. *W.H. Freeman and Company*. New York. 698 pp.

FRAN□A, A.; MILANI, E.; SCHNEIDER, R.; LOPEZ, M.; SUÁREZ, S.; SANTAANA. H.; WIENS, F.; FERREIRO, O.; ROSSELLO, E.; BIANUCCI,

- H.; FLORES, R., VISTALLI, M.; FERNÁNDEZ-SEVESO, F.; FUENZALIDA, R. & MUÑOZ, N. 1995. Phanerozoic correlation in Southern South America. pp.: 129–161. En: A.J. TANKARD, R. SUÁREZ & H. WELSINK (eds.). *Petroleum basins of South America. American Association Petroleum Geologist, Memoir N° 62*, Tulsa. 792 pp.
- LAURIN, M. & REISZ, R.R. 1995. A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 113: 165–223.
- MACGREGOR, J.H. 1908. On *Mesosaurus brasiliensis* nov. sp. from the Permian of Brazil. pp.: 301–336. En: I.C. WHITE (ed.) *Comissão dos Estudos das Minas de Carvão de Pedra do Brasil, Parte II. National Press*. Rio de Janeiro.
- MODESTO, S.P. 1999. Observations on the structure of the early permian reptile *Stereosternum tumidum* Cope. *Palaeontologia Africana*. 35: 7–19.
- MODESTO, S.P. 2006. The cranial skeleton of the Early Permian aquatic reptile *Mesosaurus tenuidens*: implications for relationships and palaeobiology. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 146: 345–368.
- MODESTO S.P. 2010. The postcranial skeleton of the aquatic parareptile *Mesosaurus tenuidens* from the Gondwanan Permian. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 30(5): 1378–1395.
- MOROSI, E.; RAMOS, A.; GOSO, C.; SCARABINO, F. & PIÑEIRO, G. 2010. Highly variable salinity conditions at the Early Permian Mangrullo Formation (northeastern Uruguay): effects on the biota. *Publicaciones del X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía & VII Congreso Latinoamericano de Paleontología*. p.: 187.
- MOROSI, E. 2011. Estudio comparativo del cráneo en Mesosauridae de la Formación Mangrullo (Pérmico Temprano) de Uruguay. *Tesis de Maestría*. PEDECIBA, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay. 137 pp.
- OELOFSEN, B. 1981. An anatomical and systematic study of the Family Mesosauridae (Reptilia, Proganosauria) with especial reference to its associated fauna and paleoecological environment in the Whitehill Sea. *Ph.D.Thesis. University of Stellenbosch*. South Africa. 250 pp.
- PINTO, I.D.; PIÑEIRO, G.; & VERDE, M. 2000. First fossil insects from Uruguay. *Pesquisas*. 27: 89–96.

- PIÑEIRO, G. 2002. Paleofaunas del Pérmico-?Eotriásico de Uruguay. *Tesis de Maestría*. PEDECIBA, *Universidad de la República*. Montevideo, Uruguay. 195 pp. + 28 Figs.
- PIÑEIRO, G. 2004. Faunas del Pérmico y Permo-Triásico de Uruguay: Bioestratigrafía, Paleobiogeografía y Sistemática. *Tesis de Doctorado*. PEDECIBA, *Universidad de la República*. Montevideo, Uruguay. 215 pp.+ 25 Figs.
- PIÑEIRO, G. 2006. Nuevos aportes a la paleontología del Pérmico de Uruguay. pp. 257–279. En: G. VEROSLAVSKY; M. UBILLA & S. MARTÍNEZ (Eds.) *Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales – Paleozoico*, DI.R.A.C./FCien, Uruguay.
- PIÑEIRO, G.; RAMOS, A., MOROSI, E. & LAURIN, M. 2010. A Konservat Lagerstätte from the lower Permian of Uruguay. *Publicaciones del X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía & VII Congreso Latinoamericano de Paleontología*. p.: 199.
- PIÑEIRO, G.; RAMOS, A.; GOSO, C.; SCARABINO, F. & LAURIN, M. 2012a. Unusual environmental conditions preserve a mesosaur-bearing Konservat Lagerstätte from Uruguay. *Acta Palaeontologica Polonica*. 57(2): 299–318.
- PIÑEIRO, G.; FERIGOLO, J.; MENEGHEL, M. & LAURIN, M. 2012b. The oldest known amniotic embryos suggest viviparity in mesosaurs. *Historical Biology*, 24 (6): 630–640.
- PIÑEIRO, G.; MOROSI, E.; RAMOS, A. & SCARABINO, F. 2012c. Pygocephalomorph crustaceans from the Early Permian of Uruguay: constraints on taxonomy. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 15 (1): 33–48.
- PIÑEIRO, G., FERIGOLO, J., DEEMING, C., VELOZO, P., MENEGHEL, M., VILLAR, S. & LAURIN, M. en preparación. The mesosaur reproductive biology. *Frontiers in Earth Science*.
- PRETTO, F.A. 2012. Estudo da osteologia craniana e de aspectos microestruturais da dentição de *Stereosternum tumidum* Cope 1886, um mesossaurídeo da Formação Irati (Artinskiano), Bacia do Paraná. *MSc. Thesis. Instituto de Geociências. Programa de Pós-graduação em Geociências. Universidade Federal do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre, Brasil. 92 pp.
- PRETTO, F.A., CABREIRA, S.F., AND SCHULTZ, C.L. 2014. Tooth microstructure of the Early Permian aquatic predator *Stereosternum tumidum*. *Acta Palaeontologica Polonica*. 59 (1): 125–133.

- RAIMUNDO-SILVA, R. 1999. Hábito alimentar de *Brazilosaurus sanpauloensis* (Reptilia, Mesosauridae), Formação Irati, Estado de Goiás, com base em conteúdo digestivo e coprólitos. *Unpublished M.Sc. thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre. 149 pp.
- RAIMUNDO-SILVA, R. & FERIGOLO, J. 2000. Direct evidence of *Brazilosaurus sanpauloensis* (Reptilia: Mesosauridae) diet from Iratí Formation, Goiás State, Brazil. *Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*. p.:16
- RAMOS, A.; COLINA, M. & PIÑEIRO, G. 2008. Estudio morfológico en crustáceos Pygocephalomorpha de Uruguay. *Publicaciones de las IX Jornadas de Zoología del Uruguay, Sociedad Zoológica Uruguaya*. p. 67.
- ROMER, A.S. 1966. Vertebrate paleontology. *University of Chicago Press*, Chicago. 468 pp.
- SEDOR, F. & FERIGOLO, J. 2001. A coluna vertebral de *Brazilosaurus sanpauloensis* Shikama & Ozaki, 1966 da Formação Irati, Permiano da Bacia do Paraná (Brasil) (Proganosauria, Mesosauridae). *Acta Biológica Paranaense*. Curitiba, 30 (1, 2, 3, 4): 151-173.
- SOARES, M.B. 2003. A taphonomic model for the Mesosauridae assemblage of the Iratí Formation (Paraná Basin, Brazil). *Geologica Acta*. 1: 349–361.