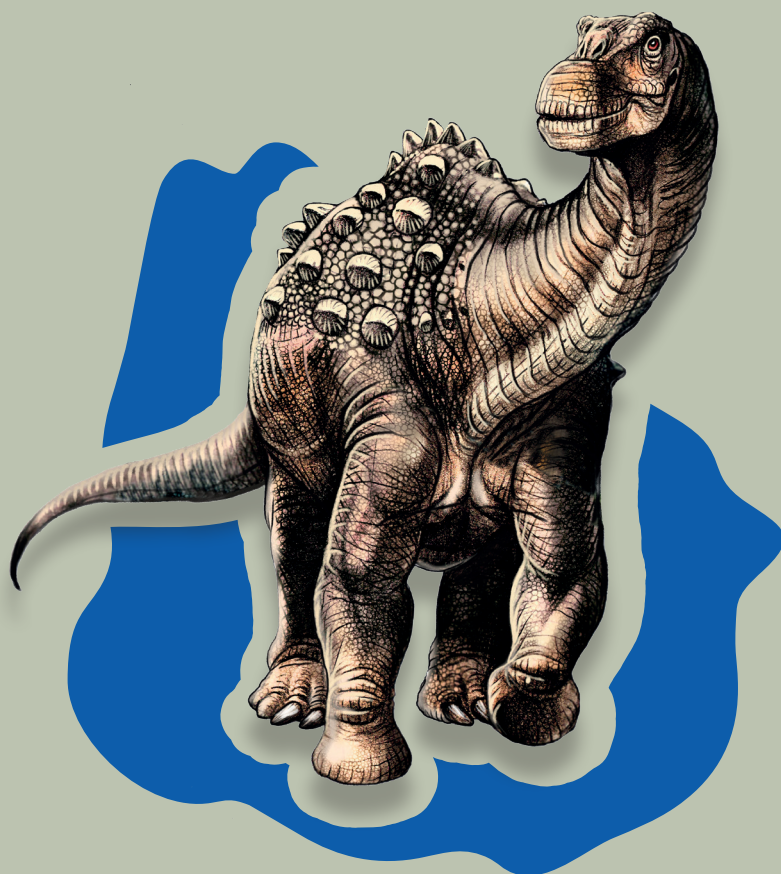


SEBASTIÁN APESTEGUÍA Y MATÍAS SOTO

EL URUGUAY de los DINOSAURIOS



AZARA
FUNDACIÓN DE HISTORIA NATURAL

MNHN
MUSEO NACIONAL DE
HISTORIA NATURAL

 MUSEO
HISTORIA NATURAL
"DR. CARLOS A.
TORRES DE LA LLOSA"

 FACULTAD DE
CIENCIAS
UDELAR | fcien.edu.uy

umai Universidad
Maimónides

EL URUGUAY de los DINOSAURIOS

SEBASTIÁN APESTEGUÍA Y MATÍAS SOTO

CON ILUSTRACIONES DE FELIPE MONTENEGRO

AZARA
FUNDACIÓN DE HISTORIA NATURAL

MNHN
MUSEO NACIONAL DE
HISTORIA NATURAL



umai Universidad
Maimónides

EL URUGUAY — de los — DINOSAURIOS

Ilustración de tapa: Saltasaurino. Realizado por el paleoartista Jorge A. Gonzalez.

Ilustraciones interior: Felipe Montenegro y Jorge A. González

Diseño gráfico: Mariano Masariche.

AZARA
FUNDACIÓN DE HISTORIA NATURAL

Fundación de Historia Natural Félix de Azara

Centro de Ciencias Naturales, Ambientales y Antropológicas

Universidad Maimónides

Hidalgo 775 P. 7º - Ciudad Autónoma de Buenos Aires

(54) 11-4905-1100 int. 1228 / www.fundacionazara.org.ar

Se ha hecho el depósito que marca la ley 11.723. No se permite la reproducción parcial o total, el almacenamiento, el alquiler, la transmisión o la transformación de este libro, en cualquier forma o por cualquier medio, sea electrónico o mecánico, mediante fotocopias, digitalización u otros métodos, sin el permiso previo y escrito del editor. Su infracción está penada por las leyes 11.723 y 25.446.

El contenido de este libro es responsabilidad de sus autores

Apesteuguía, Sebastián

El Uruguay de los dinosaurios / Sebastián Apesteuguía ; Matías Soto. - 1a ed. - Ciudad Autónoma de Buenos Aires : Fundación de Historia Natural Félix de Azara, 2023.

Libro digital, PDF

Archivo Digital: descarga y online

ISBN 978-987-8989-17-4

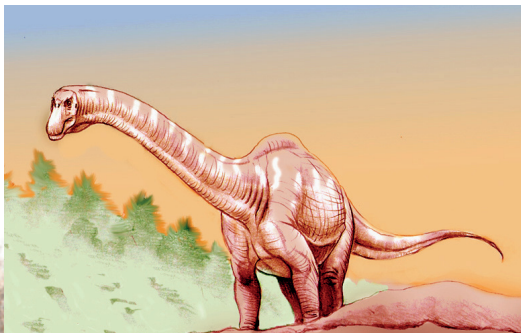
1. Paleontología. I. Soto, Matías. II. Título.

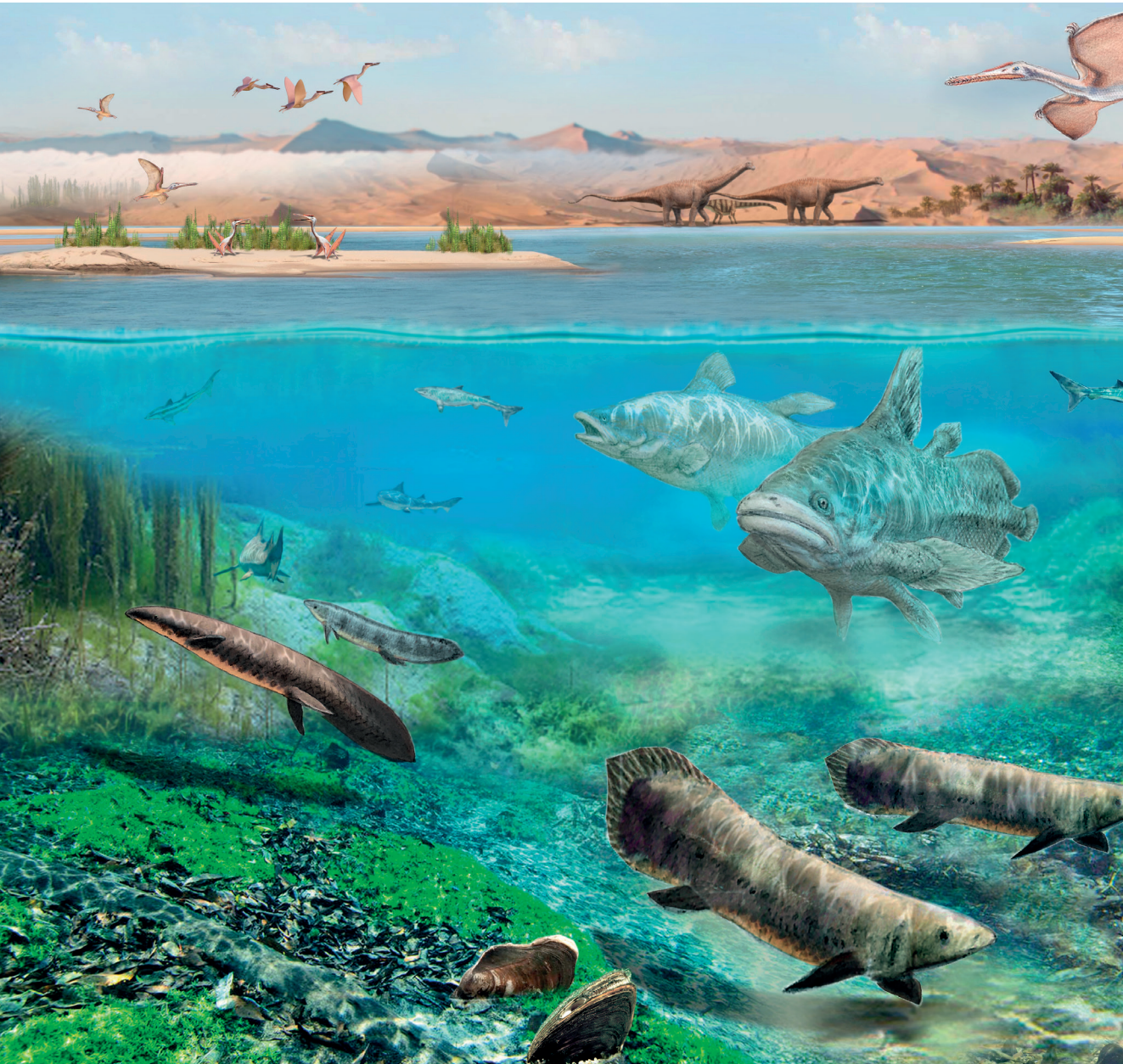
CDD 567.98

Fecha de catalogación: Abril 2023

CONTENIDO

- 1 **ANTES DE LOS DINOSAURIOS**
- 19 **LOS DINOSAURIOS, LA LAVA Y LAS FLORES**
- 21 LA FORMACIÓN TACUAREMBÓ
- 37 LA FORMACIÓN RIVERA
- 41 LA FORMACIÓN GUICHÓN
- 49 LA FORMACIÓN MERCEDES
- 55 LA FORMACIÓN ASENCIO
- 60 LA FORMACIÓN QUEGUAY
- 62 DINOSAURIOS CRETÁDICOS SIN PROCEDENCIA
- 65 **¿EL FIN DE LOS DINOSAURIOS?**
- 66 **LECTURAS COMPLEMENTARIAS**





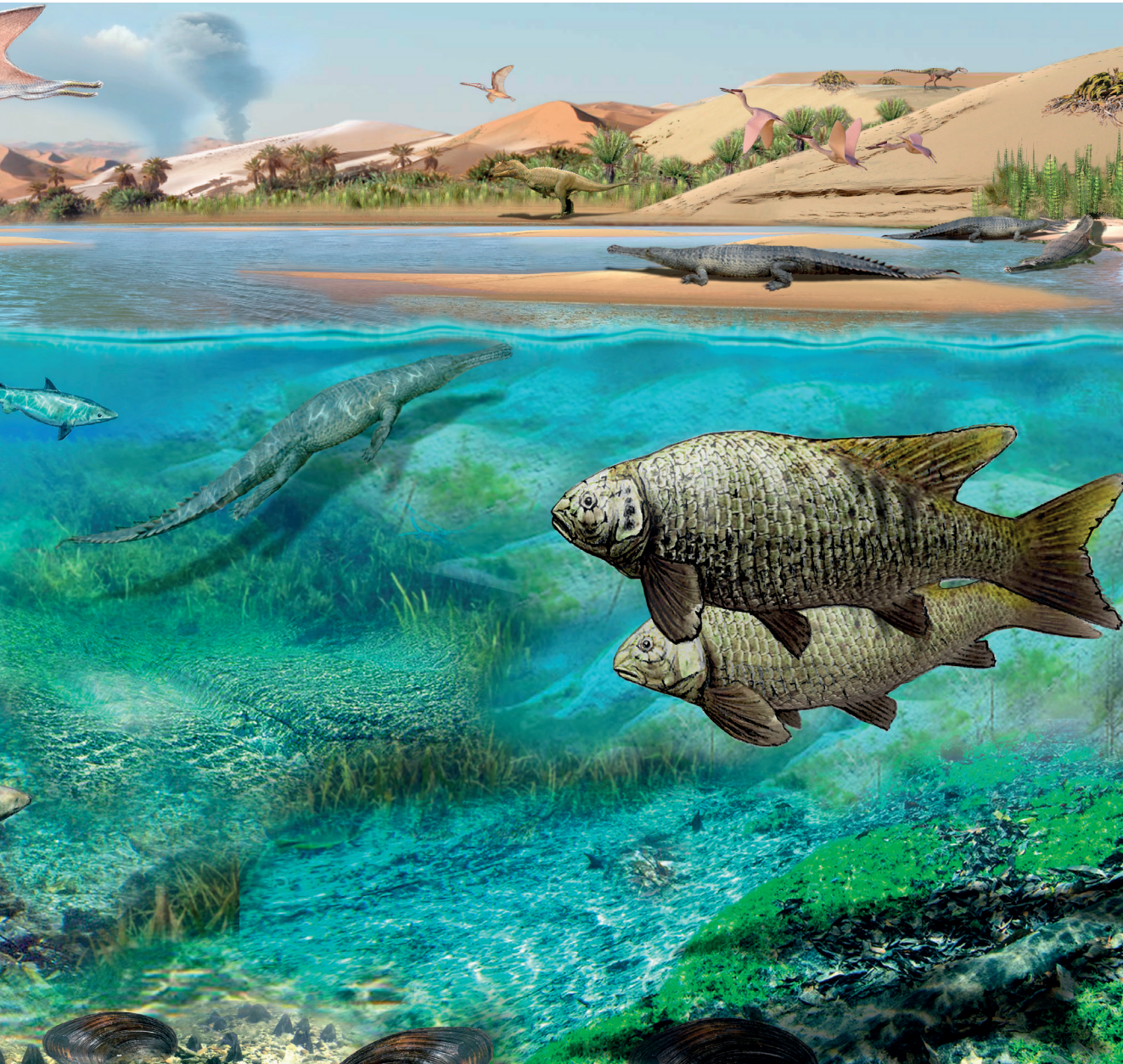


Ilustración: Mauricio Álvarez.





ANTES DE LOS DINOSAURIOS

Hace 300 millones de años (Ma), durante el período Carbonífero, los países que hoy están más al norte, en especial norteamericanos y europeos, pasaban unos agradables años cálidos atravesados por la franja ecuatorial del planeta. Sus territorios estaban cubiertos de bosques frondosos y pantanos donde prosperaban grandes insectos y arácnidos, y numerosos anfibios, cuyos magníficos fósiles hoy adornan las vitrinas de numerosos museos. A la vez sus bosques, convertidos en carbón (de ahí el nombre del período), sustentaron sus máquinas durante la Revolución Industrial y la Primera Guerra Mundial. Pero... ¿qué pasaba aquí en el sur?

Los fiordos uruguayos

A fines del período Carbonífero, nuestra región, Gondwana, se hallaba formando parte del supercontinente Pangea y mayormente localizada en la posición del polo sur, por lo que el avance de los hielos dejó marcas en toda su geografía. Pero no se confunda el lector, no estamos hablando de la Era de Hielo de hace diez mil años con mastodontes y dientes de sable, ni tampoco de la del Criogeniano que ocurrió antes de que existieran los animales. Hablamos de una glaciación que ocurrió en el Carbonífero, hace 300 Ma, es decir, 70 millones



de años antes de que surgieran los primeros dinosaurios, y que afectó el sur de Gondwana: la glaciación Gondwánica.

La masa descomunal de los glaciares reptando sobre las rocas dejó profundas estrías mientras que bajo el mar cercano a la costa quedaban formas rocosas conocidas como “lomos de ballena”, que hoy pueden verse en los departamentos de Durazno y Cerro Largo, en rocas de la Formación San Gregorio.

También se formaron allí por la influencia glaciaria unas concreciones esferoidales fosfático-calcáreas de 3 a 22 cm de diámetro, conocidas como “bochas”. Estas concreciones se han formado por rodamiento de núcleos duros, que suelen incluir fósiles excelentemente preservados de organismos microscópicos como los radiolarios, espículas de esponjas marinas, cefalópodos (nautilus y amonitas), braquiópodos y peces, así como esporas y polen de plantas del cercano continente. Los radiolarios colectados incluyen a *Albaillella spinosa*, una especie indicadora de la edad Carbonífera Tardía.

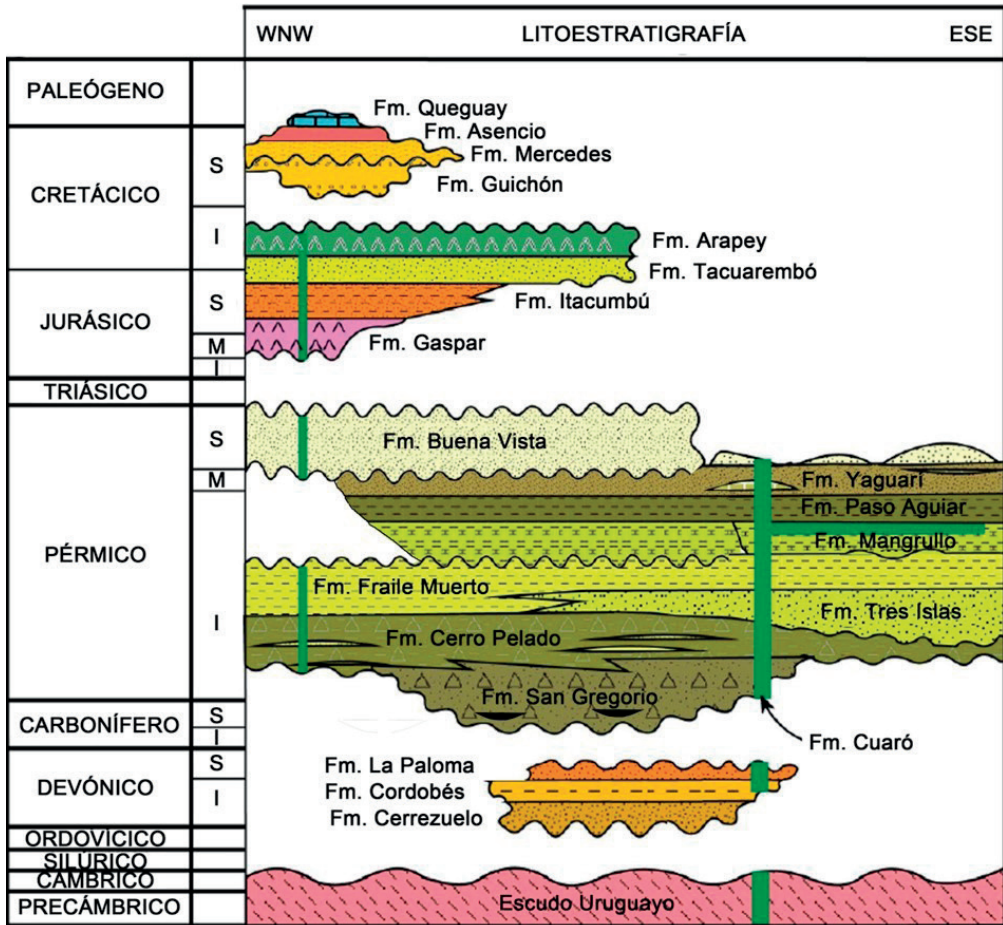
Entre los restos de esponjas marinas se hallaron espículas asignadas a una nueva familia, las hemidiscélidas, con las especies *Itararella gracilis* y *Microhemidiscia ortmanni*. Los moluscos cefalópodos hallados, parientes de los pulpos y calamares, están representados por el nautilo *Suerocheras chubutense* y el amonite *Glaphyrites rionegrensis*, tan bien preservado, que conserva en forma tridimensional su masa bucal, incluyendo una rádula (estructura espinosa de corte del alimento) y tejidos blandos desconocidos hasta ahora para estos cefalópodos. Fueron estudiados por Darcy Closs en la década de 1960. Otros restos de invertebrados incluyen a un braquiópodo inarticulado afín a *Orbiculoidea* y un caracol.

Los peces de estos helados mares carboníferos han sido bien estudiados a lo largo de varias décadas por la paleontóloga francesa Laurence Beltan. Ella fundó con esos materiales especies de varias familias de actinopterigios tempranos como los acrolepídidos, cosmoptíquidos, eloníctidos, radiníctidos y cococefalíctidos. Especies hasta ahora endémicas del Uruguay, excepto el pez *Irajapintoseidon uruguayensis* que se ha registrado también en Brasil.

La Formación San Gregorio es sucedida por la Formación Cerro Pelado, y por encima la Formación Tres Islas y la Formación Fraile Muerto, que brindaron algunos restos fragmentarios de organismos marinos. En el mismo momento en que el sur de Pangea se hallaba



bajo los influjos de la glaciación Gondwánica que se terminaba, la parte central de Pangea formaba parte de un inmenso desierto. Los glaciares habían tenido su gran momento durante el período Carbonífero haciendo que el agua quedase retenida como hielo en los polos, pero ahora que se terminaba, el agua volvía e inundaba las costas de Pangea y las cuencas disponibles y la región central del continente se reseca aún más.



Columna estratigráfica de las formaciones geológicas de la Cuenca Norte del Uruguay.





Afloramientos de las formaciones Tres Islas y Frayle Muerto. Foto: Matías Soto.



El mar de los mesosaurios

Durante principios del período Pérmico, hace 270 Ma, el sureste de Sudamérica, unida con África y la Antártida, encerraba un mar interior, el Mar de Iratí-Whitehill que ocupaba aproximadamente cinco



Mesosaurios en el Mar de Iratí en el momento de una gran erupción. En el agua se mueven también crustáceos pigocefalomorfos. Ilustración: Roman Yevseyev, Pablo Núñez Demarco y Graciela Piñeiro.



millones de km² y existió como tal durante unos cuatro millones de años. Aún faltaban muchos años para que se desarrollara el océano Atlántico y el territorio uruguayo formaba parte del supercontinente de Pangea, en continuidad con el sudoeste africano.

Una de esas cuencas, ocupando el noreste del Uruguay, el este del Paraguay, el sur de Brasil y parte de Namibia y Sudáfrica, quedó inundada. En ese vasto cuerpo de agua habitaron pequeños crustáceos del grupo de los pigocefalomorfos, que tuvieron representantes mayormente en ambientes dulceacuícolas pero también salobres. En 2012 se creó el nuevo género uruguayo *Hoplita* (por *hoplon*, escudo; de hecho, los hoplitas eran la infantería pesada de los antiguos griegos).

Numerosos insectos vivían en las periferias del Mar de Iratí-Whitehill. Se hallaron pequeñas alas de insectos hemípteros (aquellos que succionan savia o fluidos de animales, como los pulgones, cigarras y chinches de las camas) de las especies *Paracicadopsis mendezal-zolai* y *Perlapsocus formosoi*. También, hace muy poco, una nueva especie de cucaracha, *Barona arcuata*.

En estas unidades mencionadas es común encontrar troncos de helechos con semilla (glossopteridales), de hasta 15 metros de largo. Entre los peces, se hallaron restos en varias de las unidades, incluyendo algunas algo más tempranas, como la Formación Frayle Muerto, depositada durante un momento de máximo aumento del nivel del mar (que en Brasil llaman “Mar Palermo”). También aparecieron restos de peces en las formaciones Mangrullo, Paso Aguiar y Yaguarí. Paso Aguiar, correspondiente al sector oriental de la cuenca, también proveyó de moluscos. El material en general se halla representado por escamas rómbicas, a veces ornamentadas y dientes con pliegues en la dentina. Estos restos muestran similitudes con los descritos para unidades brasileras y corresponden a osteictios (peces óseos) del grupo de los paleonisciformes. También han quedado marcadas en el sedimento las espinas de las aletas de otros peces, los “tiburones” espinosos o acantodios cuya marca fósil (icnofósil) es conocida como *Undichna insolentia*, preservada en la Formación Mangrullo. Otros peces presentes son los celacantos, cuyas escamas, rómbicas, con la parte anterior lisa y la posterior ornamentada, quedaron en la Formación Yaguarí.

Quizas la joya de la Formación Mangrullo sea la presencia de un grupo extrañísimo de vertebrados: los mesosaurios. Estos animales también



son importantes debido a que son los tetrápodos (vertebrados terrestres) más antiguos de Sudamérica.

Los mesosaurios eran amniotas, es decir, no eran parte del grupo de los anfibios, como los sapos, salamandras y cecilias, sino parte de los vertebrados terrestres, con características particulares, como el huevo amniota, de tres membranas, que les permitían desovar en tierra firme. No obstante, dentro de la primera gran radiación de los amniotas, los mesosaurios representan a un linaje, quizás el primero, cuya evolución lo llevó a aprovechar la vida acuática.

Estos animales, de hasta dos metros de longitud, conocidos ya desde 1892, eran acuáticos, con una larga cola lateralmente comprimida, manos y pies con membranas y fosas nasales altas, colocadas cerca de los ojos.

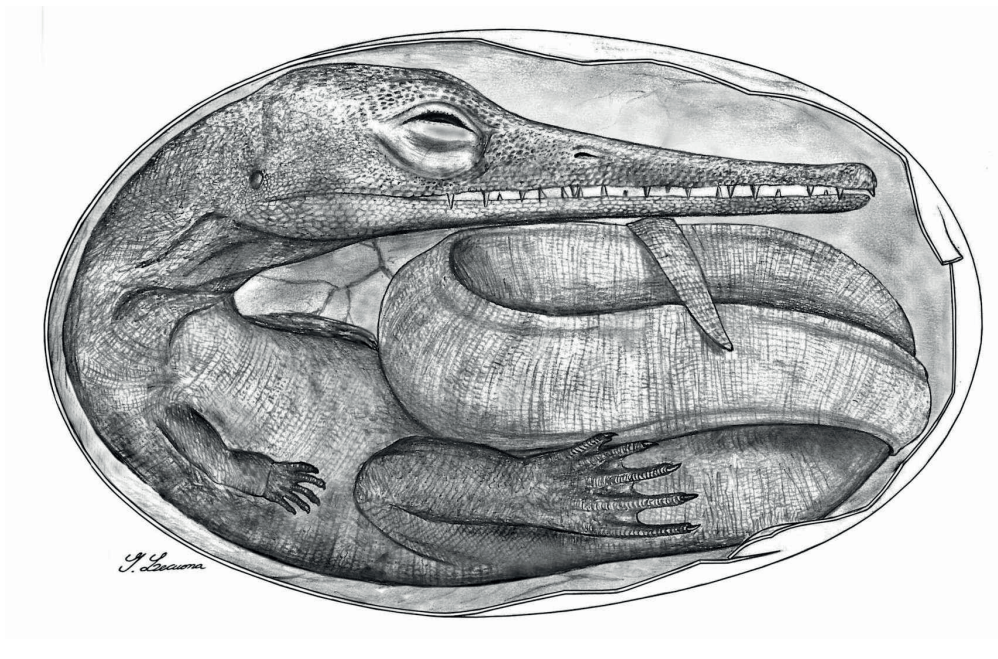
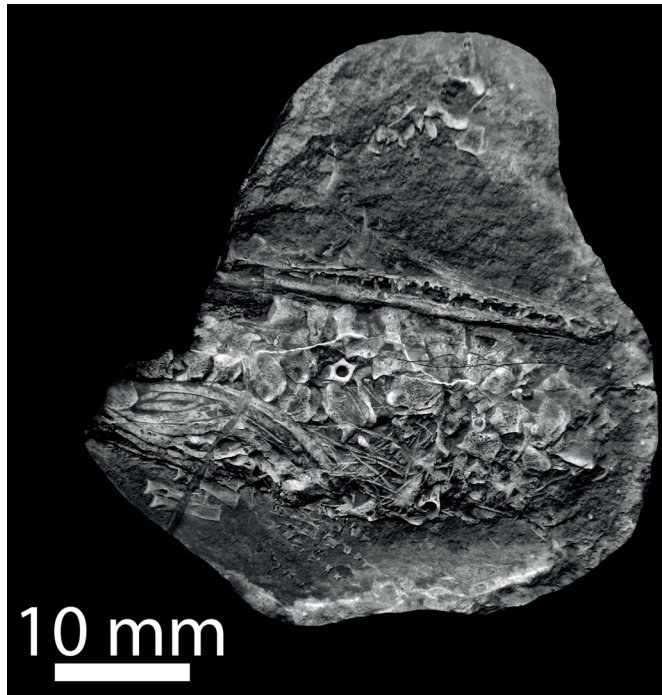
En 1941 el gran anatomista alemán Friedrich von Huene notó que en algunos mesosaurios se veía una única ventana en la región temporal (lateral posterior) del cráneo, lo que ligaba a este grupo con los sinápsidos, el mismo grupo de vertebrados al que pertenecemos los mamíferos! No obstante, esto podría ser también la condición ancestral para los reptiles. Distintos autores han propuesto posiciones alternativas para los mesosáuridos dentro de los reptiles: en la base de los parareptiles, en la base de los anápsidos o en la base de los saurópsidos (término más o menos equivalente a reptil, pero que incluye a las aves).

Se conocen muchos especímenes de mesosaurios, incluyendo adultos muy maduros y también algunos por nacer. En 2012, se describió un embrión perfectamente preservado (de hecho, los embriones amniotas más antiguos conocidos). Como no había cáscara preservada, se postuló que podrían haber sido vivíparos u ovovivíparos, aunque también es posible que tuvieran una cáscara no calcárea, como de papel, que probablemente serían desovados en un estadio muy avanzado, con una incubación muy breve.

Se alimentaban principalmente de invertebrados, aunque no podrían descartarse algunos de los peces paleonisciformes que habitaban el cuerpo de agua encerrado del Mar de Iratí, que tuvo ambientes de golfos y bahías, así como profundidades y salinidades extremadamente variables, cuyos sedimentos están representados hoy en el cuerpo de roca formado en su fondo que los geólogos llaman en Brasil Subgrupo Iratí.

En el Uruguay sus restos quedaron bien preservados en los apenas 35 metros de espesor de la Formación Mangrullo, donde la hipersali-





Huevo de mesosaurio con el embrión en su interior. Abajo, su reconstrucción por Gustavo Lecuona.

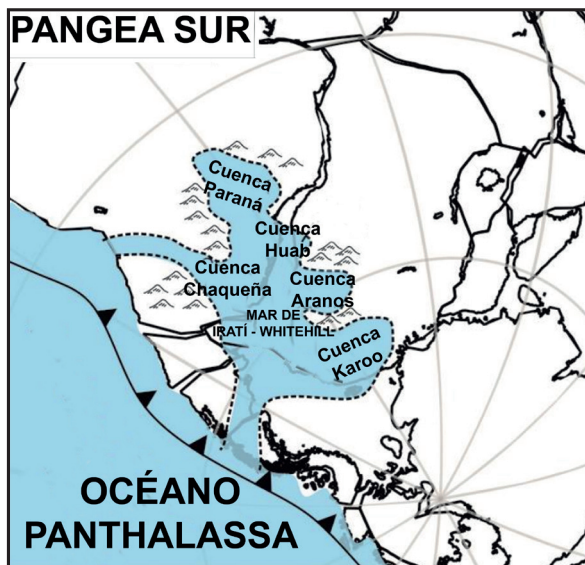


nidad del mar interior y las frecuentes lluvias de cenizas habrían contribuido a su buena preservación, aunque no a su articulación, como sí ocurre en la Formación Iratí de Brasil. La Formación Mangrullo es considerada como un *Konservat Fossil-Lagerstätte*, es decir, como un sitio de preservación excepcional de fósiles a nivel mundial.

Ya tempranamente, en 1908, el geólogo Israel Charles White hallaba al mesosaurio *Mesosaurus brasiliensis* mientras estudiaba las minas de carbón de piedra de Brasil, en las oscuras rocas marinas con materia orgánica que él llamara “negro pizarra Iraty”. El animal fue clasificado por Mac Gregor y reconoció su similitud con un fósil encontrado en el sur de África.

Los mesosaurios fueron un fuerte soporte para la propuesta de Wegener de la “deriva continental”. Dado que no podían afrontar el océano abierto, su presencia en Sudamérica (Brasil, Uruguay y Paraguay) y en África (Sudáfrica y Namibia) constituyeron en su momento una evidencia en favor de la deriva continental.

El estudio anatómico de detalle indica que los mesosaurios eran completamente acuáticos, como muestran sus narinas de posición



El Mar de Iratí en sus momentos de conexión con el Panthalassa y a la derecha Alfred Wegener (hacia el año 1925), quien propuso la deriva continental utilizando, entre otras evidencias, la de los mesosaurios.



retrasada, sus extremidades largas con dedos palmeados, el pie largo, la cola larga y comprimida lateralmente y los huesos hinchados (paquiostosis y osteosclerosis) que les daba una flotabilidad neutra en la parte alta de la columna de agua.

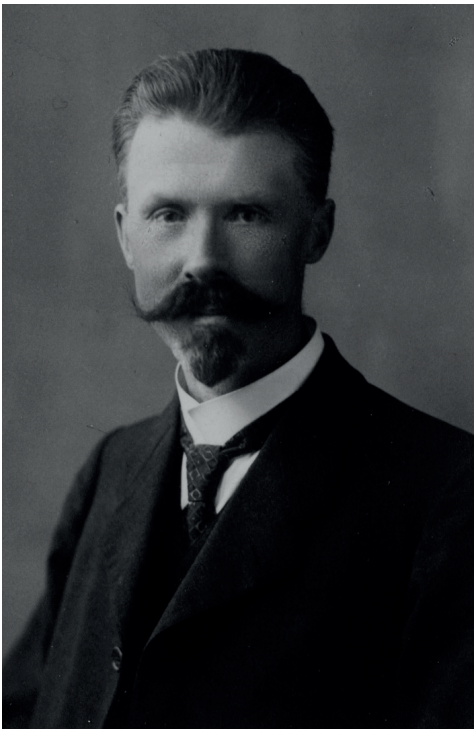
Se discute qué tanto hubieran podido moverse en tierra, dado que sus codos y tobillos tenían muy poca movilidad. En 2018 se propuso que los individuos adultos serían sólo semiacuáticos, pasando parte de su vida en tierra, lo que explicaría la escasez de individuos adultos o de gran tamaño, así como características de la cadera y el talón.

Restos craneanos muy bien conservados en rocas formadas con cenizas volcánicas permitieron la preservación de partes blandas fosfatizadas, como el nervio principal de la mandíbula (rama mandibular del nervio trigémino).

El número de géneros y especies válidas de mesosaurios ha sido objeto de discusión. Tal como fuera planteado entre principios y mediados del siglo XX por Alfred Sherwood Romer y Friedrich von Huene, y sostenido por estudios recientes de Graciela Piñeiro, *Mesosaurus tenuidens*, descrito por Gervais en 1865, sería la única especie válida

de *Mesosaurus*. Con ello pasaron a ser sinónimos (nombres no válidos) los géneros *Stereosternum* y *Brazilosaurus*, llevando la diversidad de los mesosáuridos a un número menor al inicialmente propuesto.

Como es lógico, este mar encerrado se iba tornando cada vez más salado por evaporación y concentración, con un fondo poco oxigenado, dificultando las condiciones para los seres vivos pero mejorando sus condiciones de preservación. Su alto contenido de materia orgánica (más del 13%) le daba su color negro y un



Friederich von Huene. Foto: Friereich y Erika von Huene.



olor característico, permitiendo usarla como combustible fósil (son las llamadas lutitas pirobituminosas).

A la vez, el establecimiento del supercontinente Pangea y su gran continentalidad hicieron que se diera un período de clima muy árido, aumentando la evaporación del cuerpo de agua. A la vez, cuenta Graciela Piñeiro que la circulación vertical de las aguas removía la mate-



Dra. Graciela H. Piñeiro.

ria orgánica del fondo haciendo que las bacterias y algas lo aprovecharan más hasta terminar por convertir al mar en un caldo verde y muy salado, de un modo semejante a lo que ocurre hoy en el mar de Aral (Kazajistán-Uzbekistán) o en el lago Urmia (Irán).

El Mar de Iratí-Whitehill se originó como un mar verdadero, luego pasó a ser un mar cerrado, perdiendo su conexión con el océano y donde los momentos de renovación del agua manejaban las condiciones ambientales.

Una capa de ceniza volcánica atrapada en el fondo del mar permitió una datación (por método de Uranio-Plomo) que dio 277 Ma, que se ha relacionado con el volcanismo del Pacífico que tenía entonces lugar en el sur de Mendoza, Argentina, así como la activación del Cinturón Plegado del Cabo-Sierra de la Ventana, en Sudáfrica y la Argentina.

El Pérmico fue uno de los momentos de mayor actividad volcánica. En Siberia y China llegaron a causar hacia fin del período la mayor extinción conocida, hace 250 millones de años, pero Gondwana no estaba quieta, y la región occidental de Pangea estaba en intensa actividad por el magmatismo Choiyoi.



Buena Vista Fossil Club

Al terminar de cerrarse y colmatarse el Mar de Iratí-Whitehill el territorio se convirtió en una zona continental cuya sedimentación queda representada en las formaciones rocosas Yaguarí, del Pérmico Medio, correlacionable con la Formación Rio do Rasto de Brasil, y la Formación

**BUENA VISTA
FOSSIL CLUB**

Buena Vista, en la cual se halla enmarcado el increíble sitio de Colonia Orozco (Cerro Largo), cuya edad más probable es de fines del Pérmico (257 millones de años). De allí



Afloramientos de la Formación Buena Vista. Depósitos fluviales (arriba) y eólicos (abajo). Foto: Matías Soto.



se han colectado fósiles de una gran calidad de anfibios temnospóndilos, reptiles procolofonoideos y arcosauromorfos, así como sinápsidos basales afines a los pelicosaurios.

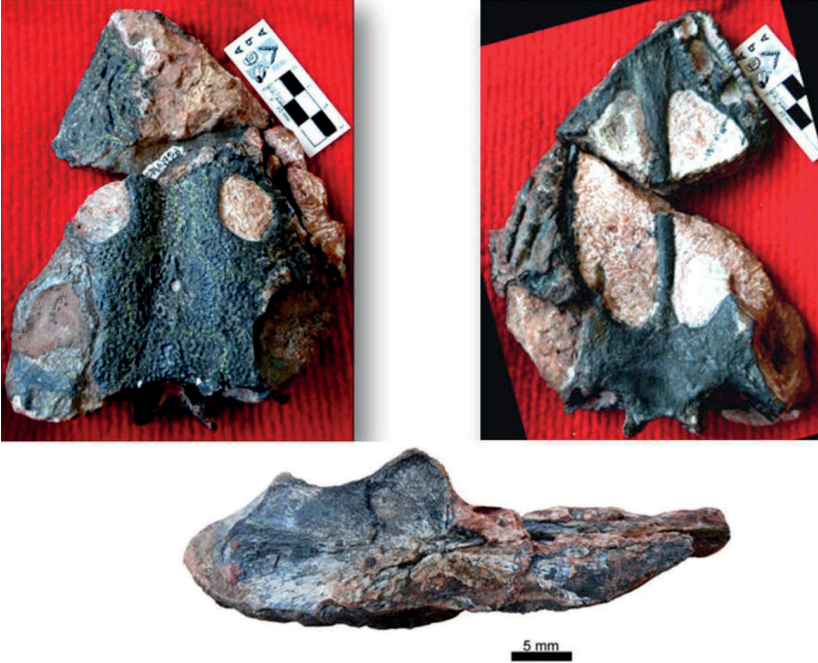
Las rocas de la Formación Buena Vista muestran fuertes colores rojos continentales de arenas depositadas por ríos y vientos, oxidadas. Representa el momento de mayor continentalización y aridez del Pérmico. La unidad comienza con depósitos fluviales y termina con depósitos eólicos, con buenos afloramientos en Cerro Largo, Rivera y Tacuarembó. Pueden apreciarse variaciones en la aridez, con momentos más húmedos con rastros fósiles (icnofósiles) y otros más áridos con dunas fosilizadas. Durante las escasas lluvias los desbordes de ríos y arroyos barrían la planicie de inundación incorporando al sedimento los huesos de animales muertos antes o aquellos atrapados por el agua.

Los restos más abundantes de la fauna de Colonia Orozco corresponden a anfibios temnospóndilos. El grupo sigue existiendo hoy a través

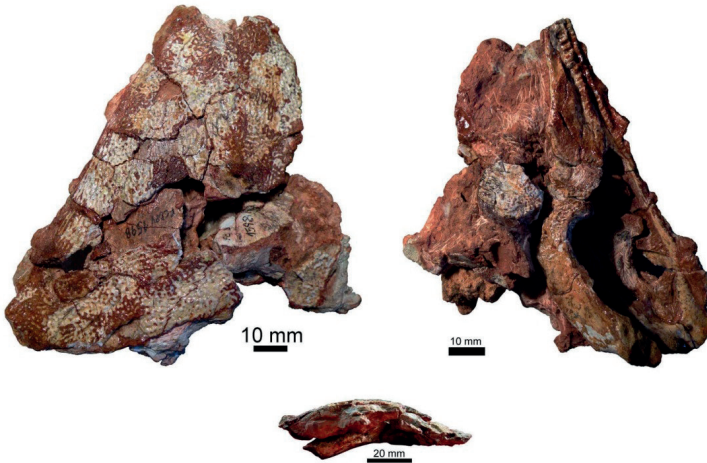


Rocas rojizas de la Formación Buena Vista en el Departamento de Cerro Largo (noreste del Uruguay). Foto: Graciela Piñeiro.





Arachana nigra, un temnospóndilo basal posiblemente relacionado a los rinesúquidos del Pérmico, descrito en el año 2012 por el equipo de Graciela Piñeiro.



El temnospóndilo laidlérido (aunque podría ser también un dvinosáurido) *Uruyiella liminea*, descrito por Graciela Piñeiro y colaboradores en el año 2007.



de formas enanas muy modificadas, los anuros y urodelos. Los temnospóndilos han vivido en los continentes australes desde el Carbonífero hasta al menos principios del Cretácico, en que su rol de predadores



Anfibios temnospóndilos del Triásico. En la imagen, arriba, un anfibio reconstruido por Joschua Knuppe. Abajo, dos Metoposaurus del Triásico, reconstruidos por Cullen Townsend.



de las aguas dulces comenzó a ser disputado por los cocodrilos. De Colonia Orozco provienen restos de varios grupos, como mastodontosáuridos, dinosaurios, y dos temnospóndilos del grupo de los estereospóndilos que estaban lo suficientemente bien preservados como para ameritar ser nombrados: *Uruiella liminea* y *Arachana nigra*, en ambos casos descritos por un grupo encabezado por Graciela Piñeiro. Estas especies muestran cráneos triangulares, de huesos ornamentados y con grandes órbitas. Se trata de animales de alrededor de un metro de largo.

Los temnospóndilos de Colonia Orozco aparecen en rocas formadas por paquetes arenosos que incluyen fragmentos aislados de arcilla (intraclastos), que representan suelos duros de ambientes áridos arrancados por la fuerza de una crecida e incorporados así al lecho del río. Dentro de estos clastos es que se hallan ocasionalmente los huesos de estos anfibios.

También se han hallado varios cráneos bien preservados, algunos con el resto del esqueleto asociado, de un procolofonio. Los procolofonios



Reconstrucción en vida de un procolofonio por Marta Zaher





Los paleontólogos brasileños Lewellyn Igor Price e Irajá Damiani Pinto, en Candelária (Brasil), en el año 1945. Foto: UFRGS.

eran unos pequeños reptiles cosmopolitas parecidos a pesados lagartos de no más de 20 centímetros de longitud (aunque técnicamente, no son lagartos). Algunas especies tienen una mejilla con alguna espina o cuerno de función probablemente defensiva y relacionada a la interacción sexual. Se supone que se alimentaban de fibra vegetal y artrópodos. En el Uruguay se halló a *Pintosaurus magnidentis*, descrito por Graciela Piñeiro y colaboradores en 2004, como homenaje al Profesor Irajá Damiani Pinto.

Algunos suponen que vivían en cuevas excavadas por ellos mismos, como sugieren sus cráneos compactos y triangulares y sus garras fuertes.

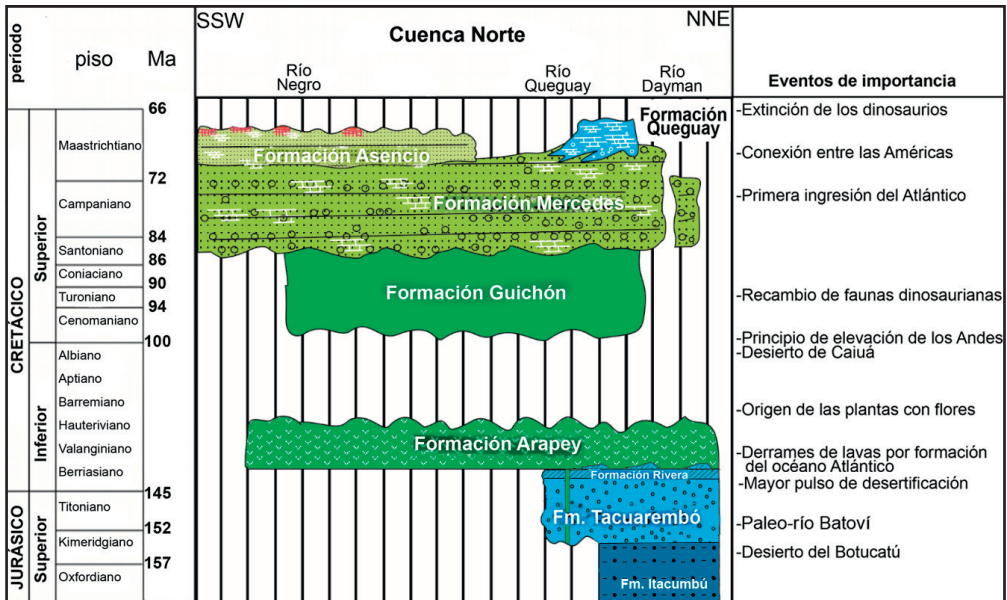
Otros restos hallados incluyen vértebras de pelicosaurios (sinápsidos tempranos), similares a los de los varanópodos y esfenacodóntidos. Un fragmento de caja craneana que recuerda a *Proterosuchus* y una vértebra evidencian la presencia de dos tipos diferentes de arcosauromorfos. Tanto los pelicosaurios como los arcosauromorfos de este período son muy poco conocidos en Sudamérica, remarcando la importancia de la Formación Buena Vista.





LOS DINOSAURIOS, LA LAVA Y LAS FLORES

El Jurásico uruguayo está representado por varias unidades. La Formación Gaspar está representada por un puñado de coladas de lavas del Jurásico Medio depositadas hace 165 Ma, y es seguida por los 200 metros de espesor de areniscas micáceas de la Formación Itacumbú del Jurásico Medio a Superior, depositada hace entre 160 y 150 Ma. La tercera unidad jurásica, la Formación Tacuarembó, tiene al menos 250 metros y es la única fosilífera.



Principales unidades mesozoicas del Uruguay. Modificado por Matías Soto y Sebastián Apesteeguía.



LA FORMACIÓN TACUAREMBÓ

(Jurásico Superior, 150 a 135 Ma)

Durante fines del período Jurásico y principios del Cretácico, el supercontinente Gondwana, la mitad sur del mundo, se dividía en un sector oeste, dominado por Sudamérica y la Antártida, y un sector este, dominado por África. Como es de esperarse, el Uruguay representó un punto central en esa fragmentación y afrontó las temidas consecuencias: decenas de derrames de lavas que, uno tras otro, causaron innumerables devastaciones locales sobre la flora y la fauna seguidas de tiempos más benignos en que los seres vivos volvían a proliferar.

En el continente sudamericano se mostraba el desarrollo de un vasto desierto, conocido como Desierto de Botucatú. El viento predominante del noreste hacía migrar las grandes dunas hacia el sudoeste desde el sur de Brasil, mientras que los vientos registrados en el Uruguay soplaban en sentido opuesto, hacia el noreste, enviando arena a Brasil. Los granos de arena del desierto revelaron proceder de rocas antiguas, de unos 1.000 Ma.

El Botucatú está representado, claro, por arena, que se ha solidificado y transformado en areniscas hoy mayormente subterráneas, que pueden verse en superficie en algunos sitios. Las areniscas, conocidas originalmente como areniscas de Tacuarembó, parecen estar divididas en dos cuerpos de roca que representan dos momentos bien diferenciados, y se conocen como las rocas de las Formaciones Tacuarembó y Rivera (o sus equivalentes brasileños Guará y Botucatú). Las areniscas están bien representadas en la región norte del Uruguay, precisamente en los departamentos uruguayos de Tacuarembó y Rivera, donde se muestra como una franja dispuesta de norte a sur de unos 115 km de largo y unos 35 de ancho, aflorando también en la ciudad de Artigas.

Los ambientes representados por esta unidad incluyen las arenas del desierto pero también los ríos efímeros o wadis que los surcaban en épocas más húmedas. Sin embargo, las rocas y su contenido fosilífero evidencian claramente la presencia de ríos permanentes, de tipo entrelazado.

Los primeros fósiles de la Formación Tacuarembó fueron estudia-





Una de las canteras fosilíferas de la Formación Tacuarembó. En el centro de la imagen se aprecia un canal fluvial en corte. Foto: Matías Soto.

dos por el geólogo y docente alemán Karl Walther Ziegler (1878-1948), que vivió en el Uruguay desde 1908, donde fundó la Facultad de Agronomía, escribió cincuenta artículos científicos y reconoció los principales rasgos geológicos del Uruguay. Los más comunes consisten en escamas aisladas, dientes, espinas y moldes de huesos. Muchos de ellos han sido hallados por el profesor de Geografía, y en su momento director del Museo de Geociencias de Tacuarembó, Jorge Da Silva.





Izquierda, Karl Walther Ziegler en su despacho a principios del siglo XX. Publicada en El Día el 27 de abril del año 1948. Derecha, Profesor Jorge S. Da Silva.

El paleo-río Batoví

La Formación Tacuarembó muestra características del desierto con sus dunas eólicas, mantos de arena y *wadis*, depositadas durante una época de clima árido a semiárido, así como evidencias de ríos permanentes, un sistema fluvial que, como distintos ríos, permaneció por varios millones de años, y que aquí unificamos como paleo-río Batovía. La condición dulceacuícola es también apoyada por el hallazgo de conostracos del género *Orthestheria* y bivalvos unionoides, tanto los pequeños *Diplodon* como la gigantesca *Tacuarembogia caorsii* (que con 35 cm de largo es la almeja de agua dulce más grande del mundo). Peces como el tiburón *Priohybodus*, el pez pulmonado *Arganodus* y el celacanto *Mawsonia* son también conocidos casi exclusivamente de ambientes dulceacuícolas.

Uno de los fósiles más característicos de esta unidad, aunque hallado sólo en unas pocas localidades, es *Priohybodus arambourgi*, tiburón de agua dulce de poco más de un metro de longitud, parte del linaje de los hibodóntidos, con espinas en las aletas, ya conocidos de capas del Jurásico Superior-Cretácico Inferior del Sahara y el sur de

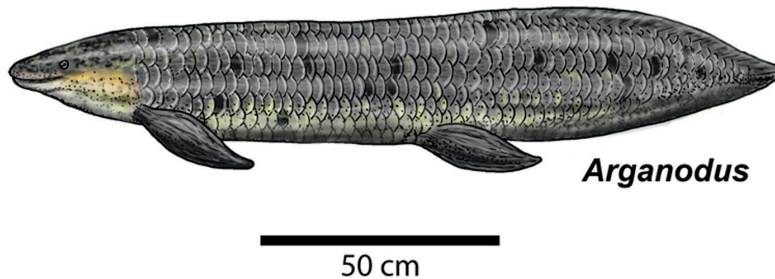




Figura 18. Diente de tiburón *Priohybodus*, placa dentaria de dipnoo *Arganodus* y diente y escama de pez ganoide. Figura: Matías Soto.

la Península Arábiga. Estos antiguos tiburones se vieron restringidos a las aguas dulces frente a la expansión en los mares de los tiburones modernos, los neoseláceos, poseedores de dientes de tres capas. A pesar de que *Priohybodus* no poseía la estructura compleja de capas de los tiburones modernos, poseía dientes complejos, con muchas cúspides y borde aserrado, suficientemente efectivos para cortar la carne de sus presas, siempre que no fueran muy duras. De las dos espinas que poseían en sus aletas, se conoce una espina ornamentada de aleta dorsal, publicada en 2001 junto a los dientes.

Los dipnoos o peces pulmonados han aparecido en esta unidad desde 1990 a partir del hallazgo de sus duras placas dentarias, pero fueron descritas recién en 2010. Estas placas triangulares, asignadas a *Arganodus tiguidiensis*, un dipnoo ya conocido del Jurásico Superior al Cretácico Medio de África y Brasil, miden como máximo 4 cm de largo y portan 7-8 crestas radiantes. Los peces pulmonados actuales viven en Sudamérica, África y Australia, y usan estas placas para triturar el alimento o romper las conchillas de los caracoles. Como los peces pulmonados actuales, es posible que *Arganodus tiguidiensis*



Dipnoo *Arganodus*. Ilustración: Jeff Martz. Wikimedia Commons.



tuviera la capacidad de estivar, es decir, que en la estación seca se introduce en el lodo formando un capullo y, con las funciones corporales menguadas, espera la llegada de las lluvias.

Los celacantos fueron reportados por primera vez para el Uruguay en 2012 y se han hallado materiales abundantes en la Laguna de las Lavanderas. Sus huesos incluyen materiales de cráneo, gruesos y con ornamentaciones compuestas por crestas o tubérculos. Trabajos sistemáticos a lo largo de los años permitieron a Pablo Toriño reconstruir incluso el cráneo casi completo de un ejemplar de algo más de 1 metro de longitud total. Pertenecían al grupo de los celacantos mawsonídeos.

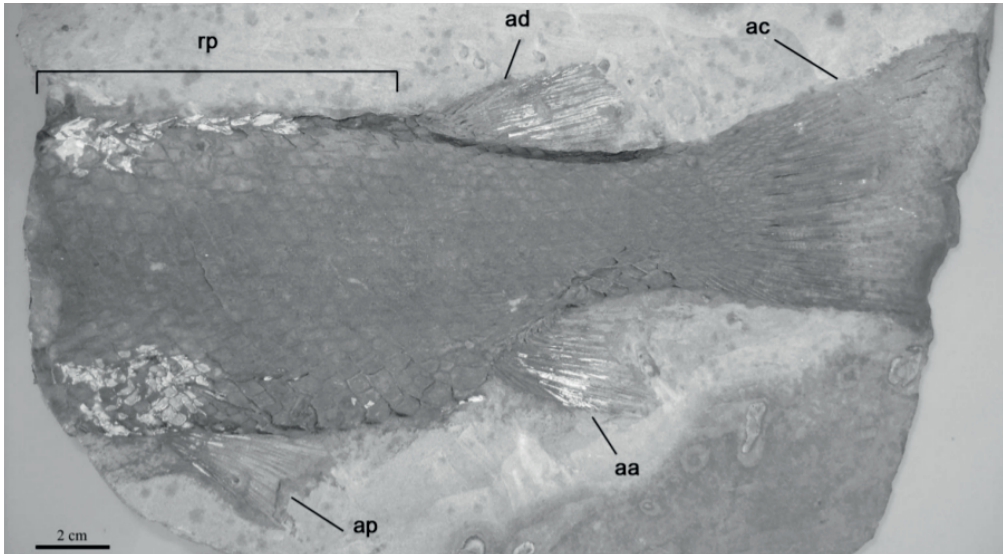


Cráneo del celacanto *Mawsonia gigas* estudiado por Pablo Toriño (derecha) y colaboradores. Fuente: Toriño *et al.*, 2020.

Los peces ganoides, los fósiles más abundantes de la unidad, están representados por miles de escamas aisladas de tipo ganoide, constituidas por una gruesa capa de hueso y una fina capa de esmalte brillante, la ganoína. También aparecieron pequeños dientes trituradores hemisféricos, así como algunos huesos craneales ornamentados y radios de aletas cubiertos por ganoína.

Hay algunos raros ejemplares que muestran parches de escamas, e incluso peces articulados casi completos con sus aletas, como el “pez de Walther”, primer fósil conocido para la unidad, hallado por el geólogo Karl Walther en 1933. Como el material carece de cráneo, su deter-





El “pez de Walther”, hallado en el año 1933. Fuente: Soto, 2013.

minación es complicada y Walther dudaba en asignarlo a *Lepidotes* o *Semionotus*, dos peces con tipos de escamas comparables, que hoy se sabe que no pertenecían a la misma familia. En Tacuarembó parecen



Reconstrucción del ambiente y los integrantes del paleo-río Batoví de la Formación Tacuarembó. Ilustración: Mauricio Álvarez.





Molde de caparazón de la tortuga acuática *Tacuarembemys kusterae*. Gentileza: Daniel Perea.

haber existido dos grupos de peces óseos reconocibles, los semionotiformes y los “peces-cocodrilo” o lepisosteiformes.

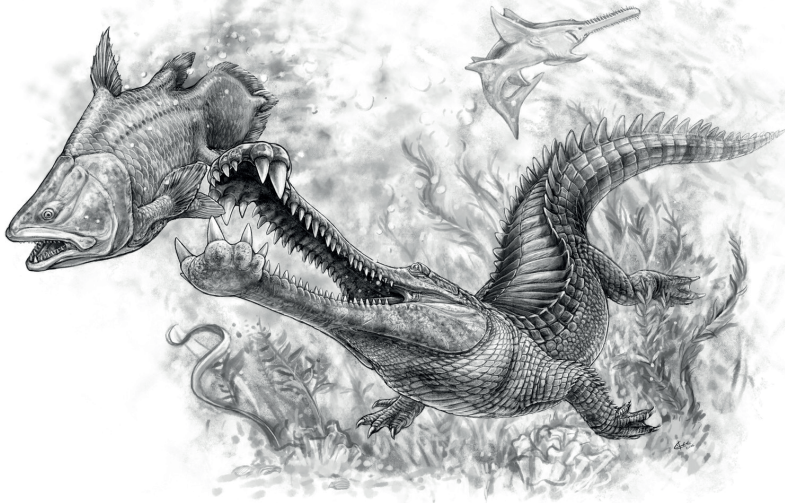
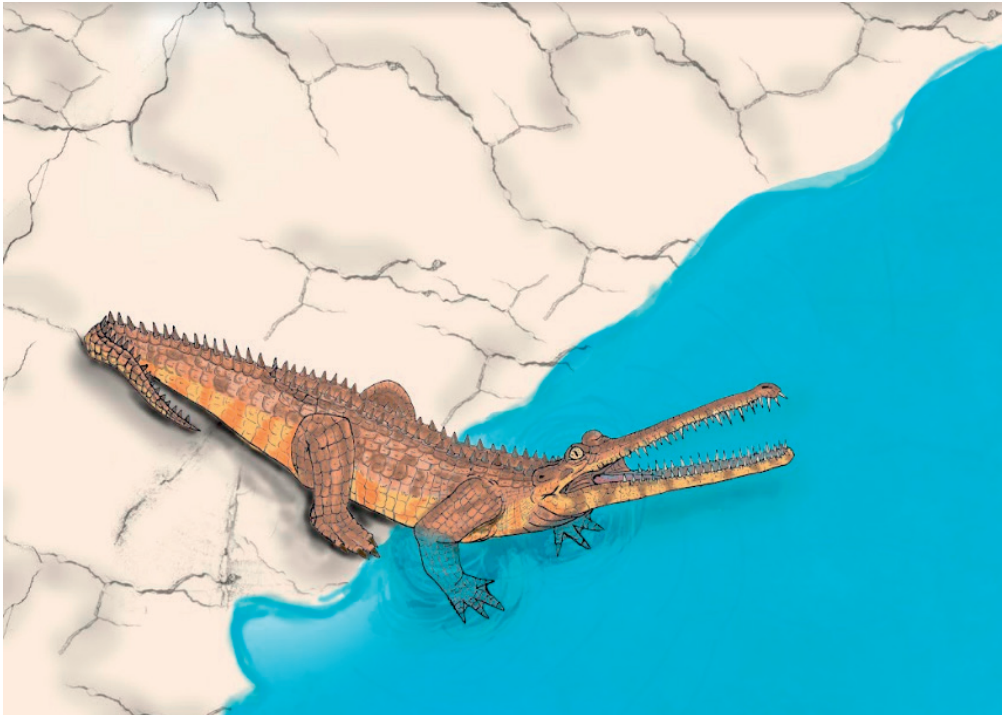
También se recuperaron los restos de una tortuga acuática, *Tacuarembemys kusterae* (nombrada así en honor a su descubridora, Selva Kuster), con un caparazón caracterizado por su escotadura nugal, que probablemente se alimentara de los moluscos abundantes en el paleo-río Batoví.

Asimismo se conoce el cráneo de un cocodrilo de rostro largo, *Meridiosaurus vallisparadisi*, hallado en Valle Edén, el famoso sitio que han propuesto como lugar de nacimiento de Carlos Gardel. *Meridiosaurus* fue nombrado por el paleontólogo Álvaro Mones en 1980, quien propuso afinidades con los folidosáuridos. Esta hipótesis pudo ser comprobada en 2011, cuando se estudiaron en detalle las relaciones de este animal con otros cocodrilos. Su largo rostro, con narinas dorsales ubicadas en la punta expandida del hocico nos recuerdan a su pariente, el colosal *Sarcosuchus* africano, o al actual gavial del Ganges. Sus numerosos dientes muy similares entre sí son característicos de los animales piscívoros,



Rostro del cocodrilo *Meridiosaurus*.





Reconstrucción de *Meridiosaurus* por Felipe Montenegro (arriba) y *Elosuchus* por Danielle Dufault (abajo).



como los actuales gaviales. En 2009, se dieron a conocer varios dientes sueltos, cónicos y con estrías, asignables a *Meridiosaurus*.

Con respecto a los pterosaurios en 2018 se publicó un fragmento de rostro cercano al Cerro Batoví, representando el primer pterosaurio conocido para el Uruguay. Pese a lo fragmentario del material, se lo pudo asignar a la familia de los ctenocasmátidos, grupo de pterosaurios con una dentición muy especial, dirigida en diagonal hacia adelante, que permite suponer una alimentación filtradora. Recientemente se describió un fragmento extra, precisamente el molde de la espátula (que preservaba impresiones de un sistema neurovascular útil para percibir a las presas), además de nuevos materiales de la Laguna de las Lavanderas, incluyendo dientes. Esto permitió describir un nuevo género y especie, *Tacuadactylus luciae*.

Tanta abundancia de animales acuáticos tiene que tener, lógicamente, un correlato en la materia fecal que esos animales producían y en general, en ambientes acuáticos, hay buenas posibilidades de que este material se conserve y fosilice. Así, Felipe Montenegro realizó estudios sobre este material.

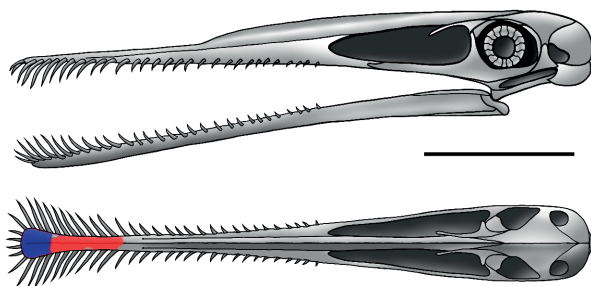


Reconstrucción hipotética del pterosaurio *Tacuadactylus luciae* por Felipe Montenegro.

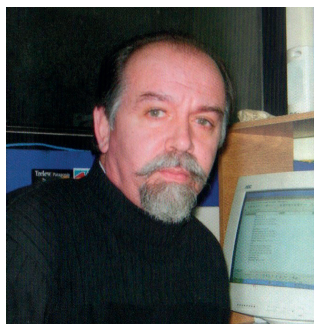




Reconstrucción hipotética del pterosaurio *Tacuadactylus luciae* por Felipe Montenegro.



Los carnívoros



Daniel Perea, uno de los grandes formadores de la paleontología mesozoica del Uruguay.

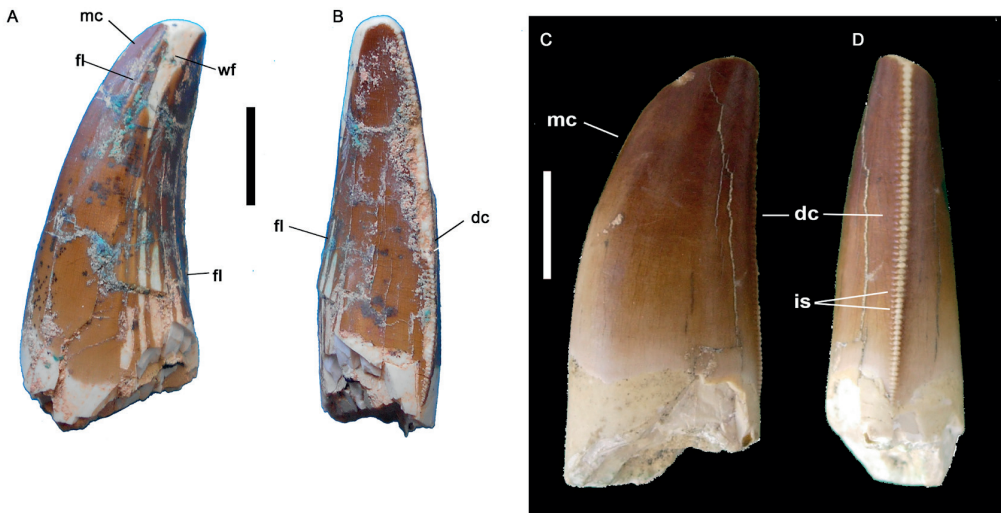
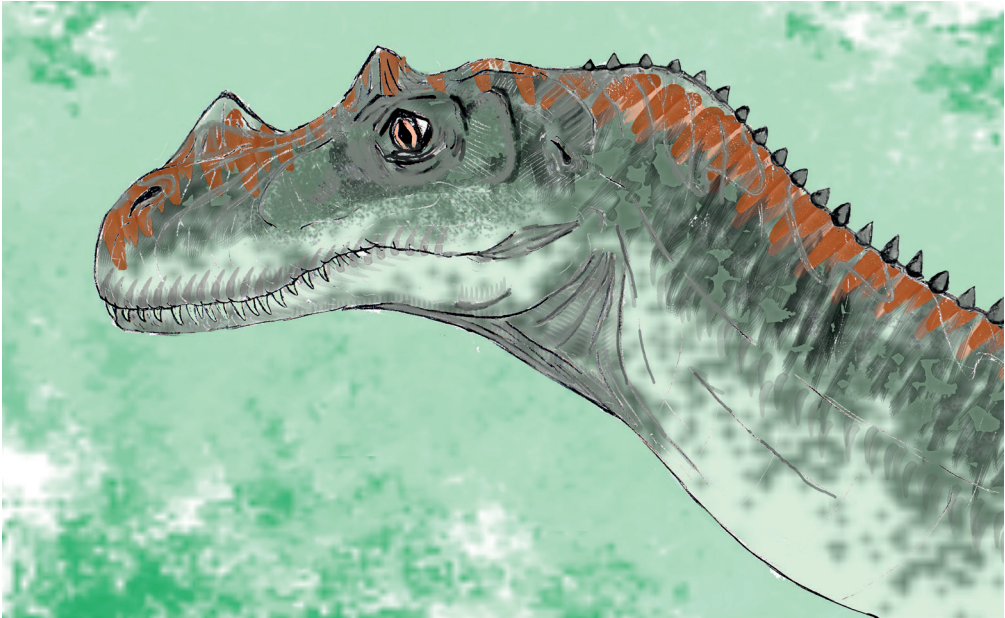
Un material sumamente importante hallado en años recientes es el de dientes de dinosaurios terópodos del grupo de los ceratosaurios y los megalosaurios.

Los primeros reportes fueron dados a conocer por Daniel Perea y colaboradores en 2003.

Los terópodos o dinosaurios bípedos carnívoros (aunque algunos se especializaron en incorporar plantas a su dieta) tuvieron un momento de gran dispersión de formas en el período Triásico en que se distribuyeron sin barreras por el continente único: Pangea. Los grupos principales que aparecieron en el Ju-

rásico se clasifican en dos grandes grupos: los tetanuros, que incluyen a megalosáuridos, alosáuridos, tiranosáuridos, raptors (o rapaces) y las aves; y los ceratosaurios, que incluyen a los abelisáuridos y los ceratosáuridos.





Dinosaurio ceratosáurido (ilustración: Felipe Montenegro) y diente asignado a *Ceratosaurus*. Fuente: Soto et al., 2020b.

Los principales ceratosáuridos, como *Ceratosaurus*, proceden del Jurásico Superior de Norteamérica y Europa, y siempre se consideraron como buenos indicadores del Jurásico. De acuerdo a la presencia del hocico del gran carnívoro argentino *Genyodectes*, de fines del



Cretácico Superior, a un diente aislado registrado en la vecina Entre Ríos, así como los más modernos noasáuridos y abelisáuridos, parece estar claro que el grupo de los ceratosaurios tuvo larga vida en el sur.

Los megalosáuridos, en cambio, son comunes en el Jurásico Medio y Superior de Norteamérica, Europa y África (Niger). Algunos mega-

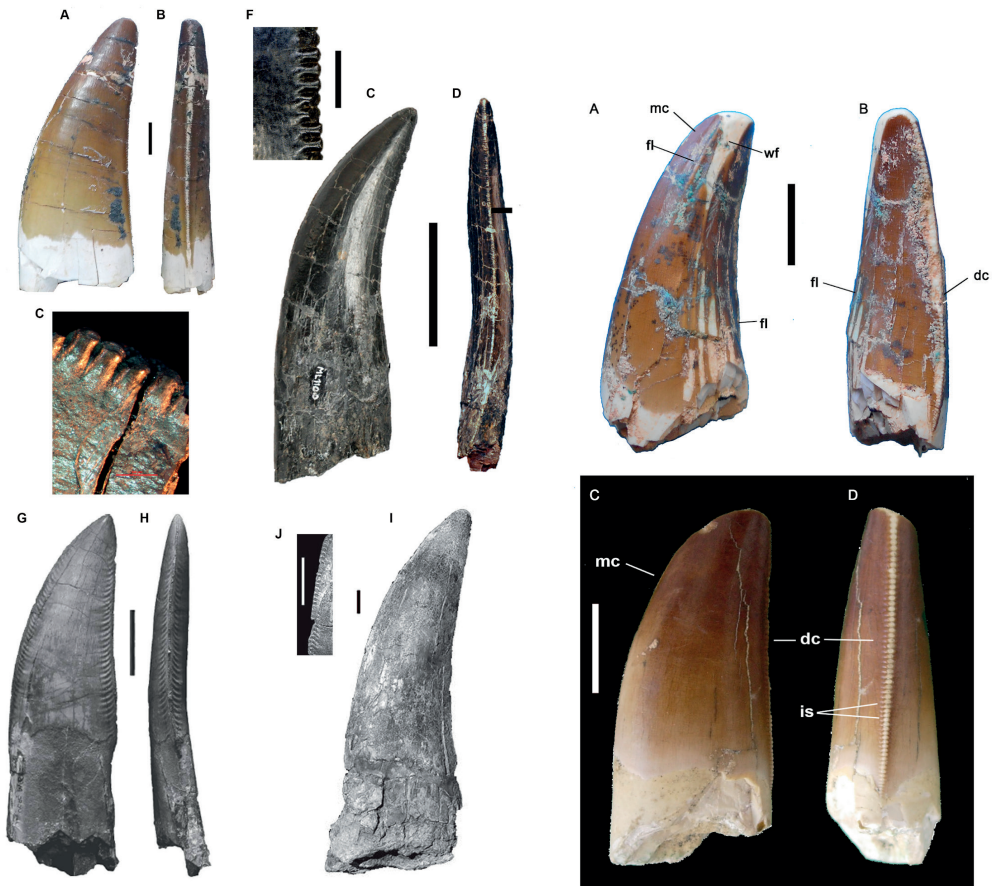


Dinosaurio megalosáurido. Ilustración: Jorge A. González.



losáuridos conocidos son *Afrovenator*, *Duriavenator*, *Megalosaurus* y *Torvosaurus*. En Sudamérica esta familia no se había registrado hasta el momento, pero existían parientes más tempranos del Jurásico Medio, como *Piatnitzkysaurus* y *Condorraptor*, ambos de Chubut.

Los dientes hallados corresponden a dinosaurios terópodos de diversos tamaños. Se conocen dientes de la punta del hocico (dientes rostrales) y dientes más posteriores (dientes laterales). Fueron estudiados principalmente por uno de los autores de este libro (M.S.). Los más conocidos corresponden a grandes terópodos, y se pudieron identificar dos familias y dos géneros anteriormente sólo conocidos en Estados Unidos y Europa: *Torvosaurus* y *Ceratosaurus*.



Distintas vistas de dientes asignados al megalosáurido *Torvosaurus*. Fuente: Soto et al., 2020a.



Si se comparan los dientes rostrales hay claras diferencias: los dientes de *Torvosaurus* tienen una cara lingual lisa y un borde aserrado (o carina) posterior que es recto y sigue la línea media del diente. En cambio, los dientes de *Ceratosaurus* muestran una cara lingual recorrida por crestas y surcos verticales y un borde aserrado posterior curvo y desplazado hacia la cara labial.

Algunos dientes de *Torvosaurus* del Uruguay, correspondientes al costado de la boca, alcanzan casi 8 cm de alto, con un denticulo por milímetro, son verdaderamente impresionantes. Su grado de compresión lateral hace que parezcan cuchillos de cocina.

Estas diferencias dentarias, así como otras diferencias a nivel del cráneo, las manos y el tamaño (*Ceratosaurus* tenía unos 6 metros de largo, pero *Torvosaurus* prácticamente lo duplicaba, siendo el carnívoro de mayor tamaño del Jurásico) revelan que estos dos terópodos tal vez no competían directamente por las presas del paleodesierto de Botucatú.

El descubrimiento de estos dos animales en el Uruguay y probablemente también en Tanzania, mostró que las familias estuvieron mucho más extendidas de lo que se pensó originalmente. Además, refuerzan la idea de que el nivel fosilífero de la Formación Tacuarembó de donde provienen se depositó en el Jurásico tardío (aunque recientemente se publicó un *Torvosaurus* más antiguo, del Jurásico Medio de Alemania).

El ambiente

A principios del Cretácico, la separación de África y Sudamérica resultó entonces en numerosos derrames de lavas que forman una amplia capa de basalto (lava solidificada), formando hacia el norte el gran escalón de las viejas lavas que forma las Cataratas del Iguazú. Este cataclísmico ciclo basáltico se produjo como un derrame de 1,3 millones de kilómetros cuadrados de lava entre Brasil, Paraguay, Uruguay y Argentina, y se lo conoce como la provincia magmática Paraná-Etendeka, por su contraparte en Namibia y Angola. Estas erupciones fisurales, donde la lava se desparrama a partir de fracturas, tuvo lugar a lo largo de unos 10 eventos, en los que la lava viajó hasta 650





Formación Arapey, paquetes de lavas endurecidas (basaltos) que fluyeron sobre el Uruguay en el Cretácico más temprano. Foto: Matías Soto.

kilómetros y la alta atmósfera se cubrió de ceniza y aerosoles de azufre produciendo varios largos inviernos.

Al cubrir el basalto impermeable la arena del desierto porosa produjo la situación ideal para conservar en sus poros un gran reservorio de agua: el Acuífero Guaraní, uno de los tres acuíferos más grandes del mundo.

Las huellas de Batoví

En 2010, la paleoicnóloga Valeria Mesa publicó con Daniel Perea el hallazgo de pisadas fósiles. Dada la importancia del material, Valeria Mesa terminó realizando su tesis acerca de las huellas de dinosaurios





Valeria Mesa en campo.

de los depósitos de interduna de la Formación Tacuarembó, que comprenden huellas aisladas y pistas correspondientes a saurópodos de porte mediano a grande, de ornitópodos y terópodos de pequeño tamaño en los ambientes del sector uruguayo del paleodesierto de Botucatu.

Las mejor preservadas son las de los saurópodos. Estos fueron un grupo de dinosaurios que vivieron en los tres períodos, aunque en el Triásico no eran más grandes que un caballo y desde principios del Jurásico hasta el

momento de la extinción alcanzaron los mayores tamaños conocidos para un vertebrado terrestre. Las rastrilladas de saurópodos muestran que eran grandes animales que se desplazaban a una velocidad de alrededor de 1 km/h pero de distinto tamaño. En ambos casos, las huellas, que sólo representan a los pies (las huellas de las manos eran bo-

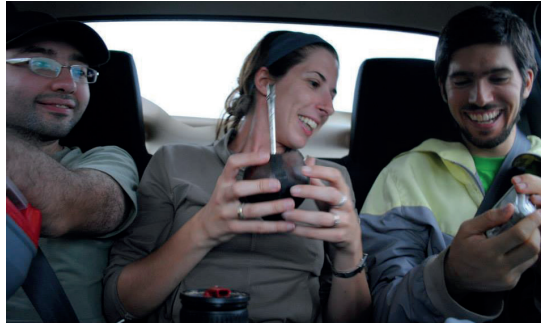


Un grupo de grandes diplodocoideos se mueven entre las dunas del Jurásico Superior sudamericano. Ilustración: Raúl O. Gómez.

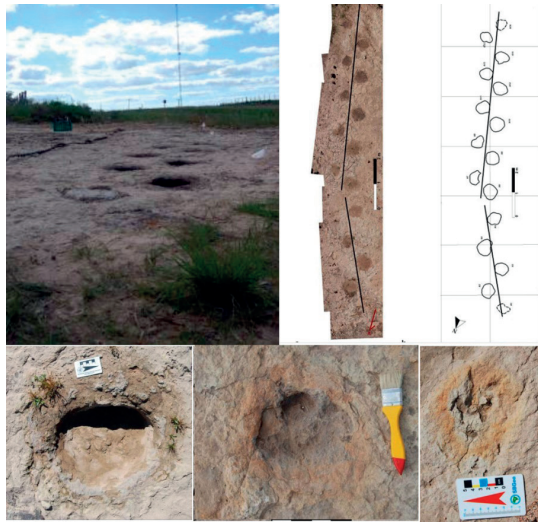


rradas por los propios pies), están cerca de la línea media. Mientras que el productor de la rastrillada A tenía su cadera a casi 3 metros de altura (el tamaño de un elefante), lo que con cuello y cola nos daría una longitud de unos 13 metros aproximadamente, el de la rastrillada B tenía su cadera a 5,5 metros de altura, lo que llevaría su longitud a 26 metros! Aunque resulta un método discutible para asignar tipos de saurópodo, el hecho de que las huellas se hallaran muy cerca de la línea media, indicaría, para algunos investigadores/as, que se trataría de un saurópodo del grupo de los diplodocoideos, como los rebaquisáuridos, dicreosáuridos y diplodócidos, y no del grupo de los macronarios, como los braquiosaurios y titanosaurios. Un diplodocoide de 26 metros de largo no parece compatible con lo que conocemos de dicreosaurios ni de rebaquisaurios, por lo que bien podría ser un diplodócido, grupo del que hay apenas un escaso registro en el Jurásico de Chile y la Argentina y el Cretácico más temprano de la Argentina.

Unas huellas de un pequeño terópodo cuya cadera alcanzaba un metro de altura han permitido calcular una velocidad de desplazamiento de 5,4 km/h.



El equipo en viaje, con el infaltable mate. De izquierda a derecha: Pablo Toriño, Valeria Mesa y Matías Soto.



Huellas de dinosaurios jurásicos registradas en el Uruguay. Arriba una rastrillada de saurópodo. Abajo huellas individuales de saurópodo, ornitópodo y terópodo. Fuente: Mesa, 2012.



LA FORMACIÓN RIVERA

(Jurásico Superior, 135 a 132 Ma)

El desierto Rivera

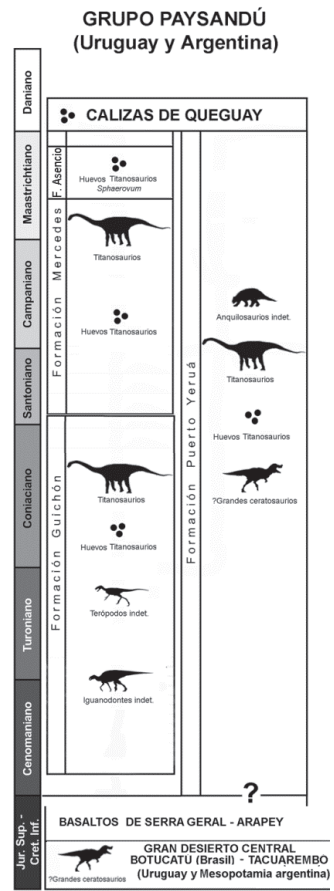
La Formación Rivera está únicamente constituida por depósitos del desierto con dunas de tipo barján o en media luna depositadas durante una época de clima hiperárido. A diferencia de la brasileña Botucatu, esta unidad es bastante delgada (no más de 30 metros de espesor) y se la halla en el Uruguay en forma discontinua.

Aunque el máximo de aridez de la Era Mesozoica ocurrió durante el Triásico Medio, el pico de calor del Cretácico Inferior (Hauteriviano) alcanzó temperaturas hasta 14° más altas que las actuales. Hasta el momento no ha brindado fósiles. Por encima de la Formación Rivera se extiende como una tapa o cobertura dura los basaltos de la Formación Arapey, equivalentes a los que en Brasil se llaman de Serra Geral, depositados hace exactamente 132 Ma.



Paleoduna en Subida de Pena (departamento de Rivera). Estratotipo de la Formación Rivera. Foto: Matías Soto.





Sudamérica entre fines del Jurásico y principios del Cretácico, en que el desierto reinaba en el centro de Sudamérica y el océano Atlántico se abría. Es posible que África estuviera más cerca de lo mostrado aquí. A la derecha, equivalencias propuestas de la fauna de la Cuenca Norte del Uruguay y la Argentina. Modificado de: Apesteguía *et al.*, 2013.

Cocodrilos y dinosaurios cretácicos de Paysandú

Después de la efusión de las lavas, que dejaron duras rocas basálticas, y tras un período en el que no se registraron (o no se preservaron) depósitos, en la Cuenca Norte se sucedió un conjunto de formaciones durante el Cretácico tardío: Guichón, Mercedes y Asencio, reunidas



en el Grupo Paysandú. Se depositaron gravas, arena y fangos en lo que podemos llamar paleo-valle de Paysandú, además de los cuerpos de algunos de los organismos que la habitaron.

Estas rocas, en conjunto, no superan los 300 metros de espesor, siendo más potentes en la Mesopotamia argentina. Los ríos que las depositaron corrían hacia el suroeste u oeste, con momentos de mayor energía (dejando las gravas de Guichón, y las gravas y arenas gruesas de Mercedes) y momentos de menor energía (depositando los fangos en Guichón y Mercedes y las areniscas finas de Asencio).

En estas unidades, los huesos de dinosaurios aparecen desarticulados y rotos, tal vez debido al transporte en ríos de alta energía. Además, se preservan muy silicificados (el material original ha sido reemplazado por sílice), lo que los hace muy pesados.

Lamentablemente, muchos de los huesos colectados en tiempos antiguos carecen de procedencia. Por ejemplo, los fósiles que estaban en la Dirección Nacional de Minería y Geología (DINAMIGE), donados hace unas tres décadas a la Facultad de Ciencias, llegaron sin datos,



El geólogo Gerardo Veroslavsky recorriendo afloramientos de la Formación Mercedes al costado de la ruta. Foto: Sebastián Apesteguía.



por lo que es casi imposible reconocer la procedencia, salvo tal vez con estudios sobre el sedimento que aún conserven adherido.

El estudio geológico de las rocas mesozoicas del Uruguay ha sido abordado por muchos autores, pero nueva información y dataciones están surgiendo del trabajo intenso desarrollado por el equipo liderado por Gerardo Veroslavsky, quien usa como base la comparación con las unidades equivalentes aflorantes en la cuenca de Baurú, Brasil.



LA FORMACIÓN GUICHÓN

(Cretácico tardío bajo, 100 a 85 Ma)

Esta unidad se halla principalmente representada entre los lineamientos de Daymán (a la altura de Salto) y Queguay (a la altura de Guichón). Fue reconocida por los geólogos Lambert en 1940 y Bossi en 1966. Está representada por algo más de 100 m de espesor de finos conglomerados, areniscas arcillosas rojizas de grano mediano localmente bioturbadas (modificadas por organismos vivos) y material fino (pelitas).

La Formación Guichón fue depositada en un sistema fluvial entrelazado, no muy lejano a las nacientes del río. Lagos efímeros y cortas inundaciones son evidenciadas por unos pocos paquetes masivos de barro. En su última etapa aparecen depósitos de arenas realizados



Costa de Paysandú durante una bajante del río Uruguay. Hacia el centro de la imagen, un fémur de saurópodo asomando del sedimento. Foto: Alfredo Ernst.

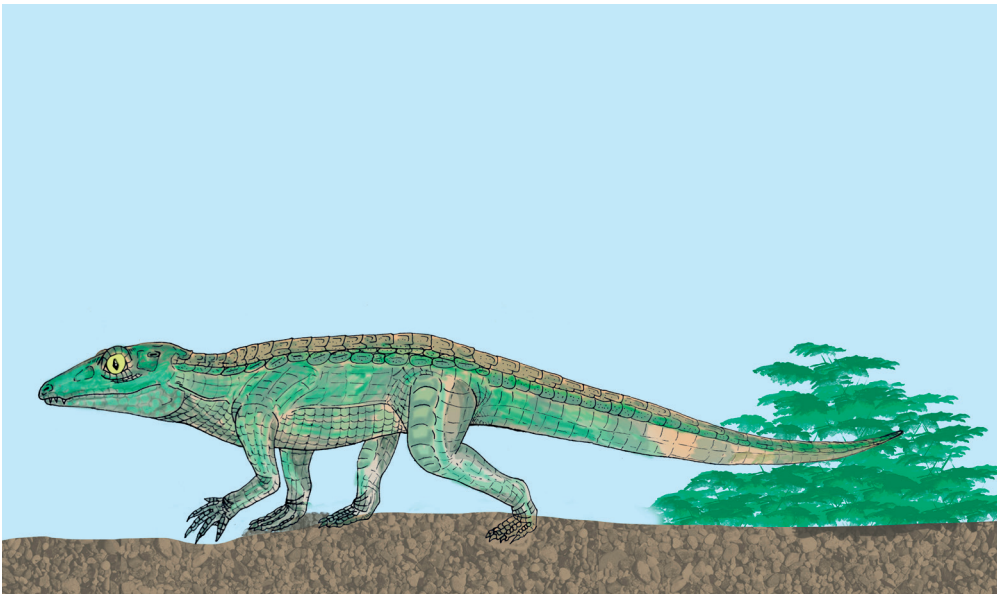


por el viento en zona árida, probablemente en relación al desierto de Caiuá.

Entre los esqueletos de animales hallados se encuentran el cocodrilo *Uruguaysuchus aznarezi*, así como huesos de saurópodos titanosaurios (saltasáuridos) y dientes de herbívoros (iguanodontes) y carnívoros (terópodo de afinidades inciertas). También se descubrieron huevos de dinosaurios (*Sphaerovum* sp.).

Uruguaysuquios: los cocodrilos que odiaban el agua

El ingeniero Jorge Aznárez (1904-1968) fue un gran buscador de fósiles de principios del siglo XX. En 1932 dio con los restos de un grupo de esqueletos correspondientes a pequeños cocodrilos en las “areniscas de Guichón”, en la ciudad del mismo nombre, departamento de Paysandú. Al año siguiente, el Instituto Geológico del Uruguay convocó al paleontólogo argentino Carlos Rusconi, quien publicó una extensa monografía, describiendo dos especies: *Uruguaysuchus aznarezi*, con varios esqueletos y cráneos, y *Uruguaysuchus terrai*, re-



El cocodrilo terrestre *Uruguaysuchus*. Ilustración: Felipe Montenegro.





El Dr. Matías Soto, autor de la revisión de *Uruguaysuchus* y de la presente obra.

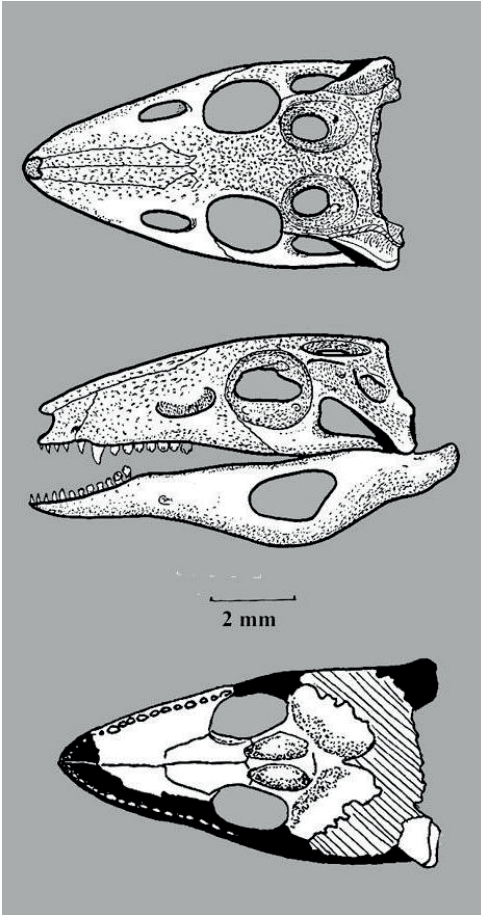
presentado por un cráneo que mostraba algunas diferencias con la otra especie en la dentición.

Uruguaysuchus es un cocodrilo modesto, que escasamente superaba el metro de largo y que es, por ahora, exclusivo del Uruguay. Es un integrante de un grupo de cocodrilos terrestres conocidos como notosuquios (“cocodrilos del sur”). Los notosuquios eran muy diferentes a los cocodrilos acuáticos. Tenían hocicos cortos y grandes órbitas, narinas en el frente del hocico (como un perro) y las patas situadas bien debajo del

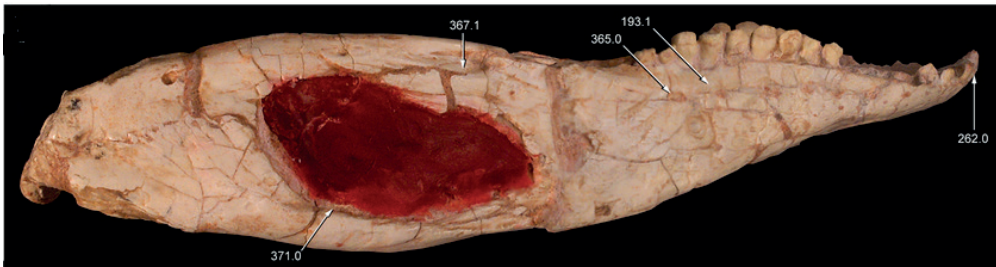
cuerpo. A la vez, había muchos tipos diferentes de notosuquios, con una gran variedad de formas de cráneo, tipos de dentición y estilos de masticación que hacen sospechar que los había carnívoros, otros omnívoros ie incluso herbívoros!

Hubo que esperar hasta 2011 para que uno de los autores (M.S.) y colaboradores describieran nuevos restos de *Uruguaysuchus*, una mandíbula y un cráneo incompleto que aportaron mucha información. Con esto se pudo confirmar que el pariente más cercano de *Uruguaysuchus* sería *Araripesuchus*, otro cocodrilo terrestre presente en la Patagonia argentina, Brasil, Madagascar y África. Ambos tenían un cráneo corto con huesos ornamentados y dientes de formas variadas (heterodoncia). En ese trabajo se comprobó asimismo que las supuestas diferencias entre las dos especies de *Uruguaysuchus* no eran tales, por lo que la única especie válida actualmente es *Uruguaysuchus aznarezi*. El hecho de hallar varios individuos juntos en un espacio reducido permite pensar en la posibilidad de que los uruguaysuquios podrían haber habitado en cuevas y, por supuesto, que les gustaba vivir en grupo, cosas que se han propuesto también para otros notosuquios.





Dibujos del cráneo y el esqueleto del holotipo de *Uruguaysuchus* por Felipe Montenegro, redibujados de Rusconi, 1933. Fuente: paleofile.com.



Mandíbula del ejemplar más recientemente descrito de *Uruguaysuchus*. Fuente: Pol et al., 2014.



Los dientes misteriosos

Allá por la misma época del hallazgo de los cocodrilos y a apenas a un kilómetro del lugar del hallazgo, se encontraron tres dientes de dinosaurio. Fueron estudiados en 1934 por el investigador alemán de quien ya hemos hablado, Friedrich von Huene, y redescritos a partir de la bibliografía, pues los originales se han extraviado.

Uno de ellos es un fragmento de diente puntiagudo con un margen aserrado que muy probablemente pertenezca a un dinosaurio carnívoro (o quizás a un sebecosuquio, un grupo de cocodrilos terrestres que tenían dientes similares a los de los dinosaurios carnívoros, y en cuyo engaño cayó años atrás el propio Carlos Ameghino).

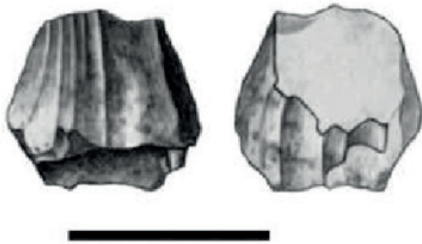


Ilustración de los dientes de iguanodontes descritos por von Huene, hoy extraviados. Los mismos fueron ilustrados por Jorge A. González en Apesteguía et al., 2013).

Los otros dos dientes corresponderían a dinosaurios ornitisquios, es decir, herbívoros de cuello corto, muy probablemente del grupo de los iguanodontes elasmarios, que son bien conocidos en la Argentina (*Anabisetia*, *Talenkauen*, *Macrogryphosaurus*).

El saltasaurio de Quebracho

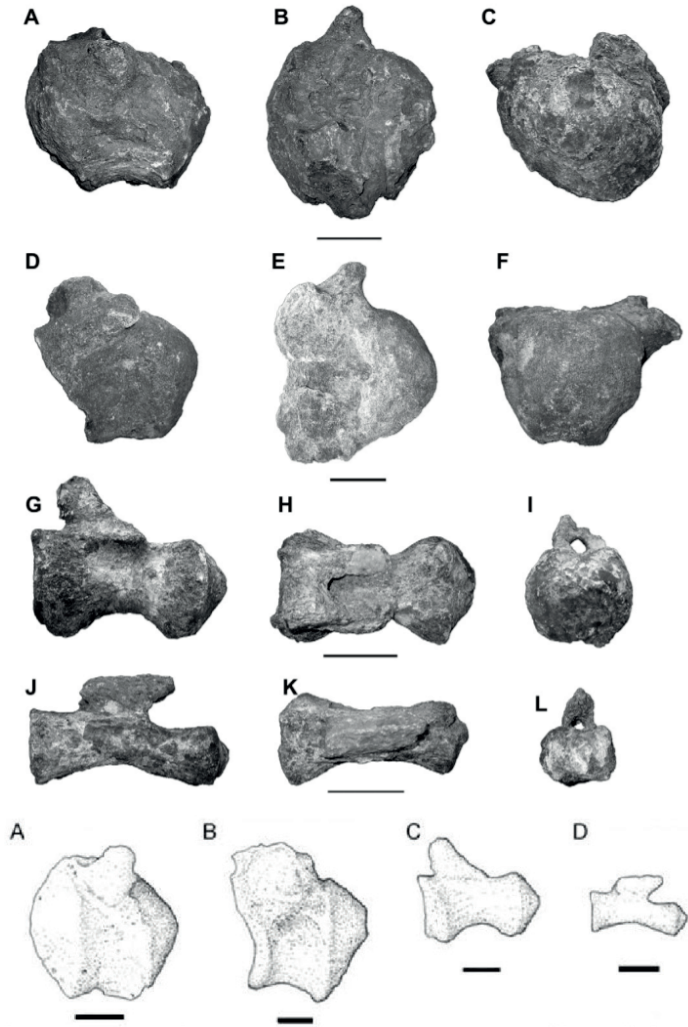
La Formación Guichón no es demasiado abundante en hallazgos pero cada tanto provee de grandes alegrías. También en el departamento de Paysandú, pero cerca del pueblo de Quebracho, se realizó el hallazgo más llamativo hasta el día de hoy de restos de dinosaurios del Uruguay.

En una gran cárcava producto de la erosión se encontraron en 2006 más de sesenta vértebras desarticuladas de las colas de dinosaurios saurópodos (más de un individuo) del grupo de los titanosaurios, junto a fragmentos de huesos de las extremidades, osteo-



dermos (escudos que iban implantados en el cuero) y cáscaras de huevos.

Los titanosaurios se originaron a principios mismos del Cretácico, al calor de las lavas de Serra Geral y el desierto de Botucatú, y prosperaron en el hemisferio sur convirtiéndose, al principio, en los principa-



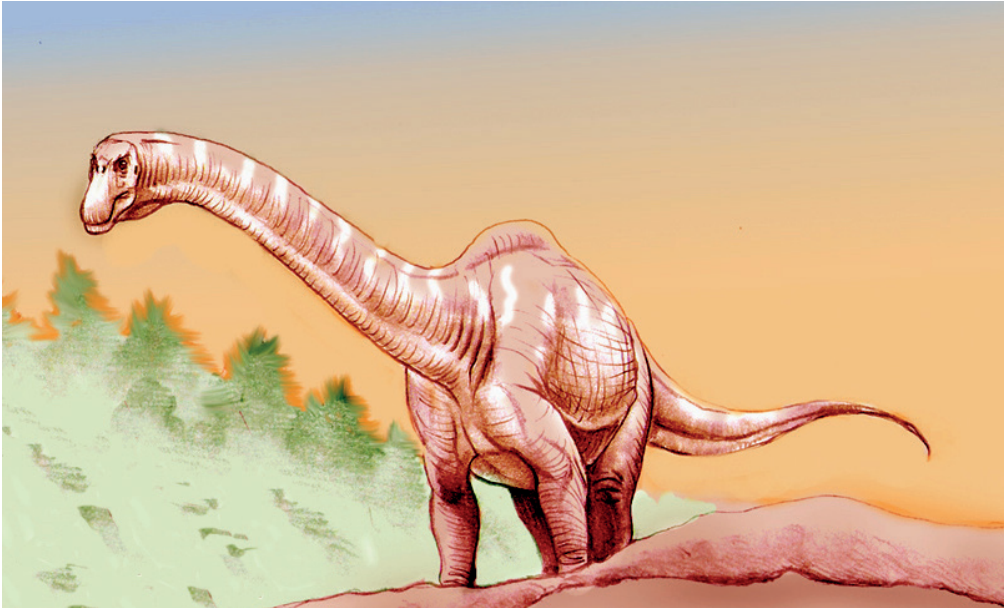
Algunas de las vértebras colectadas en rocas de la Formación Guichón, incluyendo la biconvexa del comienzo de la cola (A-C), una de la primera parte de la cola (D-F), una de la mitad de la cola (G-I), y una del final de la cola (J-L). La barra representa 5 cm. Fuente: Soto *et al.*, 2012.



les saurópodos del sur y, desde hace 100 Ma, en los únicos saurópodos del mundo.

Había titanosaurios gigantes, de hasta 35 metros de largo, con dientes gruesos, como *Argentinosaurus* o *Patagotitan*, que vivieron en la denominada Edad de los Gigantes (100 a 90 Ma) y otros de tamaños moderados a pequeños, sin dedos en las manos, que vivieron al final del Cretácico (90 a 65 Ma), como *Neuquensaurus*, *Saltasaurus*, *Rocasaurus*, el francés *Ampelosaurus*, el español *Lirainosaurus* y el húngaro *Magyarosaurus*, de tiempos en los que el grupo se dispersó por todo el mundo. Las vértebras de la cola de los titanosaurios son muy características. La cara anterior es cóncava y la posterior bien convexa, lo que se conoce como condición procélica, un tipo de articulación igual a la del cuerpo de las serpientes, que permite una gran movilidad.

Además, entre el material de Quebracho se halló una vértebra que es convexa de ambos lados, o sea, biconvexa, la condición típica de la primera vértebra de la cola (o última del sacro) de un grupo de dinosaurios titanosaurios de fines del Cretácico, como se da también en *Pellegrinisaurus* de la Argentina, *Baurutitan* de Brasil, *Yamanasaurus*



Titanosaurio saltasáurido de Quebracho. Ilustración por Jorge A. González.



de Ecuador y *Alamosaurus* de Estados Unidos. Junto a las vértebras aparecieron fragmentos de otros huesos, como la tibia, el tobillo (astrágalo) y la planta del pie (metatarsianos). La forma y aspecto del titanosaurio de Quebracho nos indica que se trata de un saltasáurido (o alguna forma afín, con su primer caudal biconvexa) de mediano tamaño, con una longitud que rondaría los 12 a 15 metros. Unas cáscaras de huevos halladas parecen ser similares a las ya conocidas como *Sphaerovum*.

Los últimos dinosaurios del Cretácico Superior

Durante la última parte del Cretácico Superior se dio un importante reemplazo de fauna que ocurrió hace unos 80 millones de años. Con la extinción de los colosales carcarodontosáuridos, los abelisaurios se convirtieron en los predadores tope, junto con los más escasos pero presentes neovenatóridos (también conocidos como megaraptores). Entre los carnívoros de menores dimensiones, destacan los unenlaginos, más próximos a las aves y parientes del asiático *Velociraptor*, así como alvarezsáuridos. Con la extinción de los últimos saurópodos

diplodocoideos, los titanosaurios se convirtieron en los herbívoros dominantes del hemisferio sur. Entre los ornitiscios, el Cretácico Superior sudamericano desarrolló varias formas autóctonas como los iguanodontes elasmarios y algunos anquilosaurios. Hacia fines del Cretácico Superior se incorporarían los hadrosaurios, o dinosaurios de pico de pato, llegados de Norteamérica.



Algunos de los principales integrantes del grupo de estudios mesozoicos del Uruguay. De izquierda a derecha: Andrés Batista, Matías Soto, Daniel Perea y Valeria Mesa.



LA FORMACIÓN MERCEDES

(Cretácico tardío alto, 85 a 70 Ma)

La Formación Mercedes, de casi 100 metros de espesor, está constituida por areniscas finas, medianas y gruesas, así como conglomerados con clastos de variado tamaño. Los sedimentos más finos (pELITAS) son escasos. Fue depositada en el contexto de canales fluviales entrelazados y poco sinuosos.

La unidad rocosa ha sufrido transformaciones a lo largo del tiempo, por ejemplo procesos de calcretización (impregnación de carbonatos) y silicificación (impregnación de sílice). En los sitios donde hay mayor silicificación, los afloramientos son más evidentes porque resisten la erosión. En el litoral del Uruguay, las zonas poco silicificadas que conservan su porosidad, contienen agua (Acuífero Mercedes).

Los fósiles hallados en el Uruguay considerados como procedentes de la Formación Mercedes, incluyen caracoles terrestres y de agua dulce, principalmente cerca de Algorta, así como huesos de titano-



La Meseta de Artigas, en la provincia de Paysandú. Se aprecia el contacto entre la Formación Guichón (debajo, rojiza) y la Formación Mercedes. Foto por Matías Soto.



saurios, cáscaras de huevos atribuidas a saurópodos titanosaurios, microfósiles (diminutos artrópodos conocidos como ostrácodos, estructuras reproductivas de algas caráceas) y varios icnofósiles.

Los caracoles corresponden a grupos que existen hoy, como los bionfaláridos, físidos, succinéidos, bulimúlidos y otros.

El dinosaurio del arroyo Insaurreal, en Florida

Desde que don Alejandro Berro, buscador de fósiles del litoral, encontrara los primeros restos de dinosaurios del Uruguay, se han producido hallazgos esporádicos. En efecto, Berro colectó varios huesos principalmente en los departamentos de Soriano -donde hoy está el museo que lleva su nombre-, Río Negro y Paysandú. Los hallazgos incluyen principalmente vértebras de la cola, fragmentos de huesos largos y metacarpales (huesos de la mano).

El primer estudio fue obra del ya nombrado paleontólogo alemán von Huene, que venía de escribir una obra monumental sobre dinosaurios de la vecina orilla.

En el Uruguay, a partir de restos escasos y fragmentarios colecta-



Parte de una fibula, un fémur y de un sacro procedentes de la Formación Mercedes. Fotos: Matías Soto.



dos por Berro, creyó reconocer la presencia de cuatro especies de titanosaurios, tanto grandes (*Argyrosaurus superbus*, *Antarctosaurus whichmannianus*, *Laplatasaurus araukanicus*) como pequeños (*Titanosaurus australis*, hoy *Neuquensaurus australis*).

No obstante, estos y otros restos son poco diagnósticos, siendo fragmentarios. Las vértebras halladas en distintas zonas del país permiten solamente confirmar la presencia de titanosaurios, al ser cóncavas por delante y convexas por detrás.

Hace algunas décadas, se encontraron en un campo cercano al arroyo Insaurreal (departamento de Florida) numerosos huesos que fueron



Vértebras caudales de titanosaurio procedentes de Florida. Foto: Matías Soto.



donados al Museo Nacional de Historia Natural. Entre ellos destacan un fragmento de sacro (vértebras fusionadas que están por detrás de la zona lumbar), un fragmento de fíbula (hueso que en los humanos se llama peroné) y parte de un fémur. Hace una década se visitó el lugar y se recuperaron más restos, entre ellos varios fragmentos de fémures y tibias, así como vértebras de la cola. Los huesos fueron hallados al momento de realizar un tajamar, indudablemente en areniscas conglomerádicas correspondientes a la Formación Mercedes.



Parte del equipo buscando fósiles en zonas donde se realizan remociones del suelo.

Las nidadas del Uruguay



Huevo *Sphaerovum erbeni*, tradicionalmente atribuidos a dinosaurios titanosaurios.

Tradicionalmente, los huevos esféricos de dinosaurios han sido clasificados en dos familias principales: los faveooloolítidos y los megaloolítidos (apodados “faveolos” y “megalos”, para simplificar), de acuerdo a la estructura microscópica de su cáscara.

Los del Uruguay, como el de Entre Ríos y algunos de la Patagonia son faveolos y varios de ellos pertenecen a la especie *Sphaerovum erbeni*, nombrada por Álvaro Mones en 1980. Tienen gran tamaño (incluso





Nidada de titanosaurios. Ilustración: Jorge A. González.

más de 20 cm de diámetro), cáscara gruesa (casi 5 mm de espesor) y un sistema de poros llamado multicanaliculado. Los megalos, en cambio, tienen cáscara fina (en torno a 1-2 mm) y un sistema de poros tubocanalicular. Curiosamente, la ornamentación en ambas familias es similar, consistente en pequeños mamelones redondeados, y se conoce como compactituberculosa.

Huevos tipo megalos se han hallado en la Patagonia, incluyendo em-



briones con piel fosilizada, mostrando que fueron puestos por saurópodos del grupo de los titanosaurios. No tenemos evidencia de qué tipo de dinosaurio puso los huevos tipo faveolo, pero dado los lugares y la edad de las rocas en las que aparecen, también es probable que hayan sido de titanosaurios.

En el Uruguay, son comunes los hallazgos de fragmentos de cáscaras o incluso huevos casi completos, pero sólo en uno o dos lugares (Algorta y Palmitas) parece haber existido nidos. En algunos casos se conocen ejemplares con múltiples cáscaras una adentro de la otra, algo que pasa aún hoy en aves y cocodrilos estresados. En la actualidad, todo este material está siendo estudiado por Andrés “Checho” Batista.



Andrés Batista sosteniendo un huevo faveolo (*Sphaerovum erbeni*).



LA FORMACIÓN ASENCIO

(Cretácico tardío alto, 70 a 66 Ma)

La Formación Asencio es una unidad de poco espesor, apenas unos 20 metros, que fue registrada originalmente por Serra en 1945 y nombrada por Bossi en 1966. Se trata de un paquete de areniscas finas, blancas, masivas y friables, que se desgranar fácilmente, y que se depositaron por encima de la Formación Mercedes. Localmente estas areniscas también muestran calcretización o silicificación. En el tope, estas areniscas se tornan rojizas por un proceso de ferrificación (producidos en un clima relativamente cálido y húmedo). Las areniscas muestran motas de óxidos de hierro o incluso se presentan totalmente ferrificadas, formando corazas y columnas. En aquellos lugares donde la arenisca no está ferrificada es más débil y por la erosión se forman grutas.

Bossi (1966) la subdividió en dos partes, el Miembro Yapeyú (areniscas blancas) y el Miembro Del Palacio (areniscas ferrificadas). Algunos autores han considerado que la Formación Asencio o al menos



Gruta de Reyes, mostrando las capas ferrificadas de la Formación Asencio. Foto: Matías Soto.



una parte de ella, debería ser considerada como una parte de la Formación Mercedes.

En base a la abundante y diversa fauna de icnofósiles (cámaras pupales y nidos de insectos) contenida en los paleosuelos ferrificados algunos atribuyen una edad Eocena a la unidad, pero la depositación de las areniscas claramente sucedió en el Cretácico, como muestran los restos de dinosaurios hallados. El fenómeno de ferrificación podría haber ocurrido posteriormente, entre fines del Cretácico y principios de la Era Cenozoica.

Entre los icnofósiles descubiertos en Florida, Soriano y Durazno se encuentran los géneros *Uruguay*, *Teisseirei*, *Corimbatichnus*, *Ellipsoideichnus*, *Palmiraichnus*, *Rebuffoichnus*, *Monesichnus* y *Coprinisphaera*. Pequeños caracoles de agua dulce también fueron hallados cerca de Trinidad, como *Biomphalaria* y *Bulimulus*. De la misma zona proceden microfósiles, como los minúsculos artrópodos conocidos como ostrácosos y las estructuras reproductivas de las algas caráceas.

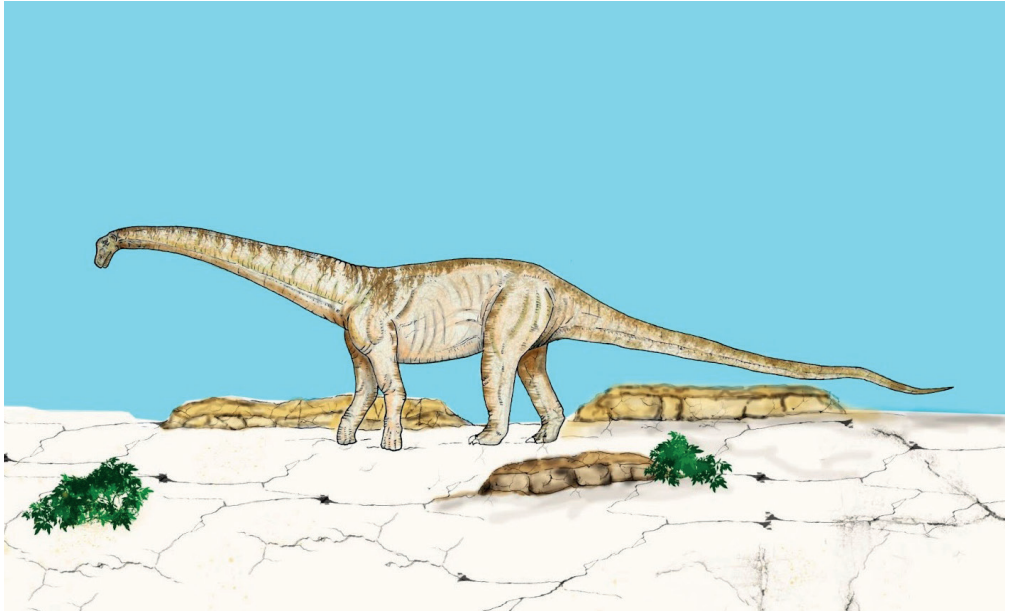
El eolosaurio de Young (Río Negro)

En la década de 1980 se descubrió, en el arroyo Gutiérrez Chico (cercano a Young, departamento de Río Negro) una vértebra de la cola de un dinosaurio. El estudio detallado de este material por uno de los autores (M.S.) y colaboradores demostró que era muy similar a las vértebras ya conocidas del dinosaurio *Aeolosaurus*, un titanosaurio presente en el norte de la Patagonia argentina. Fue nombrado así en honor a Eolo (*Aeolos*), dios griego del viento, en referencia a los poderosos y constantes vientos que azotan esas regiones australes.



Vértebra de *Aeolosaurus* del Uruguay. Ilustración: Felipe Montenegro.





Reconstrucción de un dinosaurio eolosaurio. Ilustración: Felipe Montenegro.

Aeolosaurus es un saurópodo de unos 14 metros de largo y un peso de alrededor de 6 toneladas.

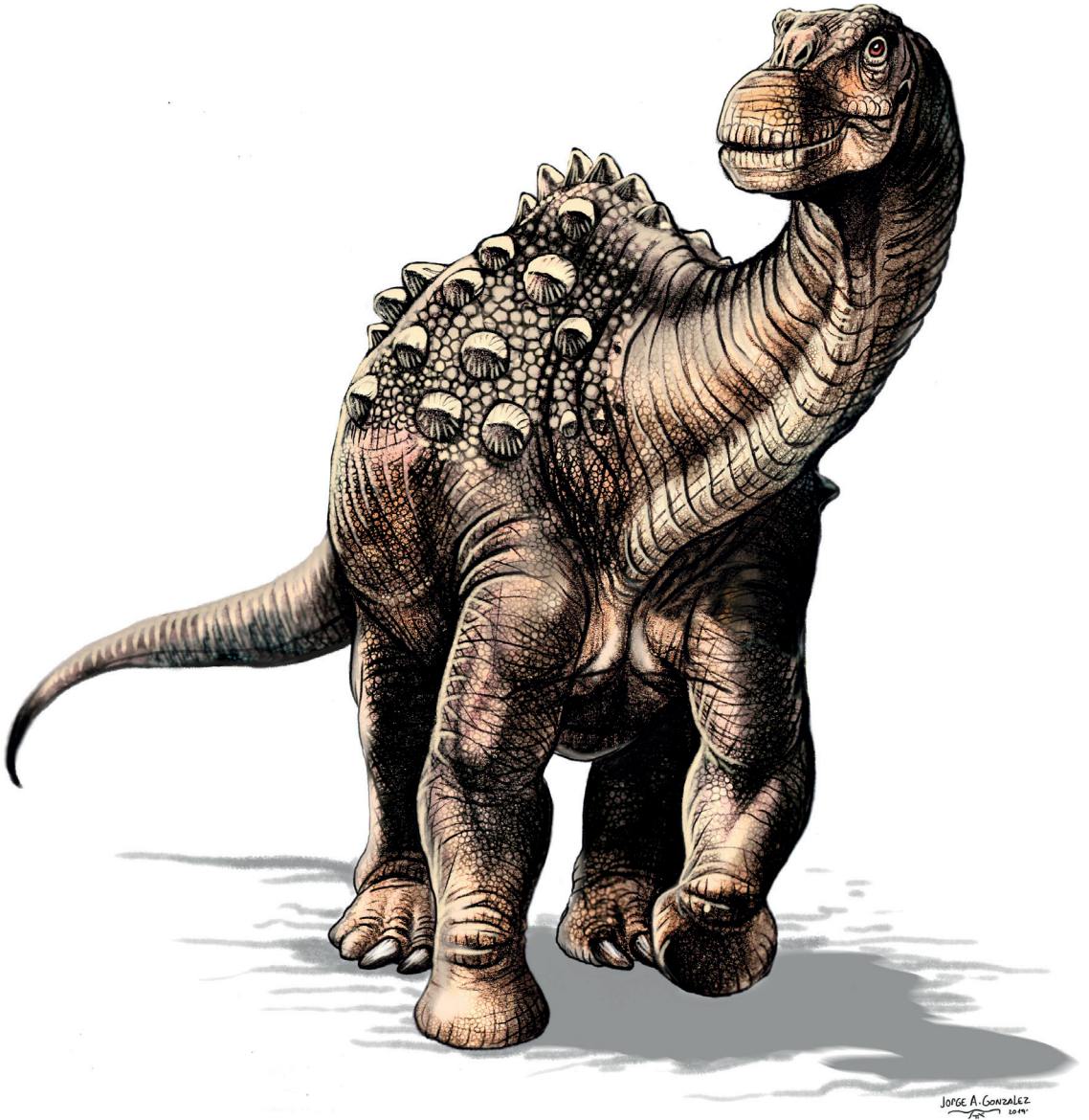
Aeolosaurus, junto con sus parientes de la Patagonia (*Overosaurus*) y el noroeste argentino (los recientemente descritos *Punatitan* y *Bravasaurus*), así como los de Brasil (*Arrudatitan*, *Gondwanatitan*, *Trigonosaurus*, *Uberabatitan*), forman parte de un grupo local de titanosaurios conocidos como eolosaurinos, que vivieron exclusivamente en el sur de Sudamérica a fines del Cretácico. Una de las características más llamativas es que la cara anterior de la vértebra se inclina fuertemente hacia adelante.

¿Un saltosaurino del Río Negro?

Procedentes de la misma región se han hallado algunas vértebras mucho más bajas y achatadas que las de los eolosaurios. Esas son características comunes entre los saltosaurinos, otro grupo de titanosaurios de pequeño tamaño hasta ahora registrados en la Patagonia, el norte argentino y Ecuador. Estos pequeños titanosaurios, propuestos en oca-



siones como verdaderos dinosaurios enanos, se hallaban protegidos con placas de hueso (osteodermos), de cuyo material las hembras extraerían el calcio para formar la cáscara de sus huevos.



Saltosaurino. Ilustración: Jorge A. González.



Nidadas en Algorta

La caída de un árbol en la zona de Algorta reveló la presencia de numerosas cáscaras de huevos y hasta huevos completos! El material está actualmente en estudio, pero estudios preliminares muestran que su estructura es de tipo faveolo, lo que confirma que la región litoral era usada como sitio de nidificación por dinosaurios saurópodos, muy probablemente titanosaurios (los únicos que vivían en esos momentos).



Hallazgo de los nidos de Algorta y detalle de un huevo en muy buen estado.



LA FORMACIÓN QUEGUAY

(Cretácico tardío alto, 70 a 66 Ma)

La Formación Queguay, de no más de 25 metros de espesor, está formada por calizas de alta pureza (95% de carbonato de calcio), por lo que es explotada para la fabricación de cemento. Fue estudiada por Goso y Bossi en 1966. Originalmente compuesta de arenas, los minerales fueron reemplazados por carbonato de calcio en importantes procesos de calcretización de origen subterráneo, aunque también Lambert en 1940 ha descrito varios niveles de carbonatos palustres (originados en pantanos). Localmente se da también un reemplazo por sílice, dando por ejemplo un mineral de color rojo carne denominado precisamente carneolita. En algunos sectores, sin embargo, se han preservado las areniscas preexistentes.



A la derecha, el geólogo Gerardo Veroslavsky explicando el origen de las calizas del Queguay en la misma cantera donde se explotan. A la izquierda, uno de los autores, Sebastián Apesteguía.



En la Formación Queguay se han preservado icnofósiles similares a los de la Formación Asencio, en especial caracoles de agua dulce y también endocarpos asignados al árbol tala (*Celtis*). Los gastrópodos han sido estudiados por Fernanda Cabrera, Sergio Martínez y Mariano Verde, de la Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Recientemente se han reportado cáscaras de huevo de saurópodos, confirmando la edad Cretácica.

La edad de la Formación Asencio ha sido muy discutida, aunque la opinión predominante es que se habría depositado durante el Paleoceno, primer momento de la Era Cenozoica. No obstante, una reciente datación absoluta con método Uranio/Plomo indica que el proceso de calcetización se habría dado a fines del Cretácico (Maastrichtiano), lo que indicaría que la Formación Queguay podría ser simplemente un equivalente lateral de la Formación Asencio, lo que estaría avalado por su contenido fosilífero. Los mismos procesos de cementación y/o sustitución carbonática afectaron también a las rocas sedimentarias siliciclásticas de la Formación Marília (Maastrichtiense) en la Cuenca Baurú en Brasil, de acuerdo a los estudios liderados por el geólogo Gerardo Veroslavsky.

Es de destacar que ambas unidades no coexisten espacialmente: Queguay se desarrolla principalmente en el valle del río del mismo nombre, mientras que Asencio se desarrolla al sur de dicho lineamiento.



Las calizas del Queguay (abajo), de edad presumiblemente Maastrichtiana con una datación de 70 Ma son cubiertas por la Formación Fray Bentos, del Oligoceno (encima). ¿Se hallará el límite Cretácico/Paleógeno representado en estas calizas? Foto: Sebastián Apesteguía.

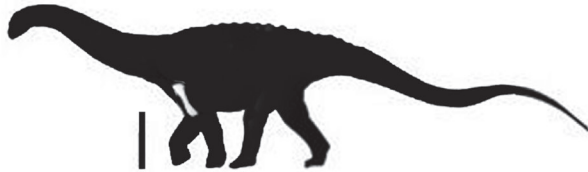
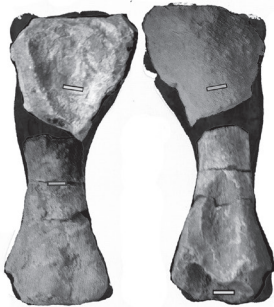


DINOSAURIOS CRETÁVICOS SIN PROCEDENCIA

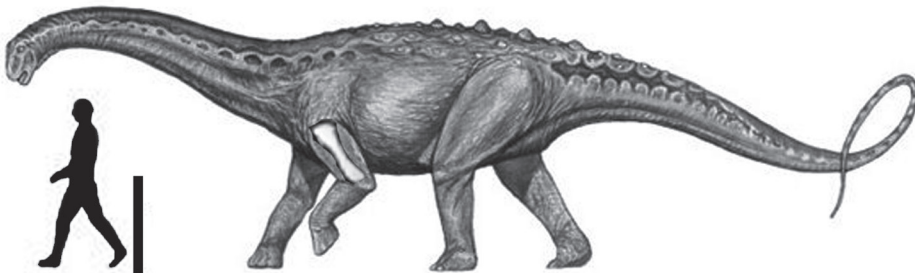
Brazo fuerte

En la colección de la Facultad de Ciencias, Universidad de la República, hay decenas de huesos de dinosaurios donados hace años por la Dirección Nacional de Minería y Geología. Lamentablemente, no tienen procedencia, por lo que podrían pertenecer a cualquiera de las unidades cretácicas descritas, las formaciones Mercedes o Asencio, e incluso la Formación Guichón.

Entre los materiales está la parte de arriba (proximal) de una ulna (hueso que en los humanos llamamos cúbito), un fragmento de fíbula (tibia) y la parte de abajo (distal) de un fémur. Pero el hueso que más destaca es un húmero casi completo, de hecho el hueso de dinosaurio más completo del Uruguay.



húmero: 72 cm
titanosaurio: 11 m



El excelente húmero conservado en la Facultad de Ciencias, su posición, reconstrucción, y escalado de tamaño de su portador original. Titanosaurio ilustrado por Bernardo González Riga.



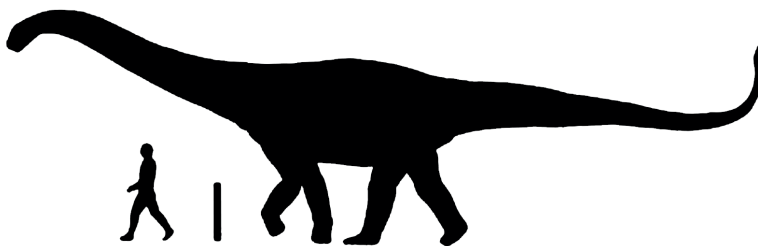
El rey dinosaurio

De la localidad de Carlos Reyles, muchos años atrás, procede un fragmento distal de un gran fémur de saurópodo titanosaurio. Lamentablemente no se conoce la procedencia exacta pero al menos sabemos que en la localidad de procedencia sólo hay afloramientos de las formaciones Mercedes y Asencio, por lo que concretamente es del Cretácico más superior.

El fragmento de fémur de dinosaurio de Reyles (“El Rey”), mide unos 45 centímetros, lo que llevado a las proporciones de un fémur de un titanosaurio del Cretácico más tardío, como *Rocasaurus*, de Patagonia, da una medida estimada total de 133 centímetros. A la vez, llevada esta medida a las proporciones de titanosaurios generalizados, nos da una medida que promedia los 20 metros de longitud.



Parte del fémur de El Rey mostrando su tamaño frente a una escala de 20 centímetros.



Siluetas de El Rey al lado de un humano. El tamaño calculado para este espécimen es de unos 20 metros de largo.



Existe una especie, *Tacuarembovum oblongum*, también nombrada por Mones y originalmente asignada a dinosaurios ornitiscuios. Sin embargo, recientes estudios llevados a cabo por Andrés Batisa en ese huevo y otros similares (cuya procedencia estratigráfica lamentablemente es incierta) muestran que pertenecerían a dinosaurios carnívoros. Serían de la familia de los elongatoolítidos. Los “elonga” son de forma oblonga y elongada, tienen cáscara fina con una estructura de varias capas similar a la de los huevos de aves, y una ornamentación de tubérculos alargados o ramificados, dependiendo de la zona del huevo.



Huevo elongatoolítido atribuido a terópodos maniraptores y un deinonico saurio naciendo ilustrado por Jorge A. González.





¿EL FIN DE LOS DINOSAURIOS?

Según algunos estudios, el momento del fin de la época de los dinosaurios, con la caída del asteroide hace 66 Ma en la península de Yucatán, estaría probablemente representado en las rocas uruguayas de la Formación Queguay, donde una datación a mitad del espesor dio 71,7 Ma.

La caída del meteorito produjo localmente, además del cráter (en la zona de Chicxulub), la formación de vidrio y minerales de alta presión.



Reconstrucción de los primeros tiempos después la caída del asteroide. Ilustración: Jorge A. González.

En Norteamérica existen evidencias de incendios forestales y tsunamis relacionados con este impacto. Y a nivel mundial, se preserva una capa con concentraciones anómalas de iridio, un metal raro en la superficie de nuestro planeta pero común en asteroides.

La nube de polvo que se levantó como consecuencia del impacto habría bloqueado la luz del sol unos meses, tiempo suficiente para bajar la temperatura y, sobre todo, impedir que las plantas y el plancton realizaran fotosíntesis, lo que repercutió en toda la pirámide alimentaria. Como resultado, varios grupos de invertebrados y vertebrados tanto marinos (por ejemplo rudistas, ammonites, plesiosaurios, pliosaurios, mosasaurios) como terrestres (por ejemplo dinosaurios, pterosaurios) se extinguirían o se harían muy escasos. En el caso de los dinosaurios, se extinguió la mayoría, a excepción de un grupo de pequeños dinosaurios emplumados capaces de volar, las aves, que hoy con sus 10.000 especies duplican las especies existentes de mamíferos. No obstante, no todas las aves sobrevivieron; linajes enteros de aves cretácicas, como las enantiornitas, desaparecieron para siempre.

Nuevos estudios quizás puedan determinar dónde exactamente se halla el límite y si puede detectarse en las rocas preservadas en el Uruguay, para sumar evidencias de lo que ocurrió al final del Cretácico con los más espectaculares animales que hayan vivido sobre la Tierra.



GLOSARIO

Actinopterigios. Son aquellos peces con aletas formadas por radios o “radiadas”, uno de los dos grandes grupos de peces óseos.

Aerosoles de azufre. Conjunto de diminutas gotitas de ácido sulfúrico y agua suspendidas en la estratósfera como consecuencia de la descomposición de los gases de erupciones volcánicas con columnas de humo muy altas (de magmas félsicos). Al reflejar la luz solar, contrarrestan el efecto invernadero y enfrían.

Aflorante / afloramiento. Rocas o sedimentos que aparecen en la superficie de la Tierra.

Amniota. Grupo de vertebrados con importantes adaptaciones a la vida terrestre, entre las que destaca el huevo amniota. Se dividen en dos linajes: sinápsidos (ej. mamíferos) y saurópsidos (reptiles y aves).

Amonite. Molusco cefalópodo (pariente de pulpos y calamares) de caparazón arrollado típico de los mares de la Era Mesozoica.

Anápsidos. Saurópsidos con un cráneo de paredes sólidas, sin ventanas u orificios temporales. Incluye a algunos de los primeros amniotas, como los pariasaurios y los mesosaurios, pero sus integrantes están cada vez más discutidos. Las tortugas ya no se consideran parte de este grupo.

Anquilosaurio. Dinosaurios herbívoros de cuello corto, cuadrúpedos, cubiertos por una coraza de escudos dérmicos y púas. Algunos tenían una maza en la punta de la cola. Junto con los estegosaurios forman parte de los ornitomisquios tireóforos. En Sudamérica hubo dos grupos de anquilosaurios, uno muy basal y nativo, los paranquilosaurios, y otro, los nodosauridos, inmigrantes del Hemisferio Norte.

Arcillita. Roca formada por partículas de grano fino, compuesta por partículas tamaño arcilla (<4 micras)

Arcosauromorfo. Vasto grupo de saurópsidos (reptiles) que se originaron a mediados del Pérmico y continúan hoy como aves (dinosaurios) y cocodrilos. Comprende a numerosos grupos como los protosaurios, trilofosaurios, rincosaurios y arcosauriformes, estos últimos incluyendo a varias formas acorazadas con aspecto de cocodrilos y a los arcosaurios, el grupo que incluye a las aves y sus ancestros (ornitodiro) y a los cocodrilos y sus ancestros (pseudosuquios).

Arenisca. Roca formada por partículas de grano medio, de tamaño arena (entre 63 micras y 2 mm).

Barján. Duna en forma de medialuna.

Basal. Cercano al origen de un grupo. Las primeras divisiones de un árbol cualquiera de parentesco.

Basalto. Roca ígnea producto de la consolidación de una lava pobre en sílice.

Biconvexa (vértebra). Vértebra con ambas caras de articulación convexas o semiesféricas.

Bioturbado. Sedimento alterado por la actividad de seres vivos. En general es posible distinguir rastros individuales como galerías, pistas, etc. pero cuando está en alto grado de bioturbación se ven muchas marcas sin sentido.

Bivalvo unionoide. Almejas exclusivas de agua dulce, de tamaño pequeño a gigante.

Botucatú. Extenso desierto que se desarrolló durante el Jurásico Superior, hace entre 150 y 130 Ma, en la parte central de Sudamérica y se continuaba con un desierto similar en África.

Braquiópodos (y braquiópodo inarticulado). Animales marinos de pequeño tamaño similares a los bivalvos por el hecho de poseer dos valvas, pero no emparentados con ellos. Tienen una valva inferior y otra mas pequeña a modo de tapa. Se alimentan por filtración del agua marina a través de un aparato de hiperfiltración: el lofóforo. Hoy no llegan a 400 especies pero se conocen mas de 15.000 especies fosiles.

Caiuá. Desierto que se desarrolló durante el Cretácico Superior, hace entre 90 y 70 Ma, en la parte centro-oriental de Brasil. Está representado por las unidades del Grupo Baurú, en la Cuenca de Paraná.

Calcáreo. Que tiene mayormente carbonato de calcio.

Caliza. Roca compuesta en más de un 50% por carbonato de calcio.

Calcretización. Proceso por el cual los minerales originales de una roca son reemplazados por carbonato de calcio.

Cara lingual / cara labial (de diente). El lado del diente que da hacia la lengua (interior) o hacia el labio (exterior), respectivamente.

Carbonato de calcio. Mineral blanquecino del grupo de los carbonatos, formado por carbono, oxígeno y calcio. Se identifica fácilmente porque burbujea si se le vierte ácido clorhídrico.

Carina (de diente). Borde aserrado. La mayoría de los dientes tienen dos carinas, una adelante y otra detrás.

Carneolita. Mineral color rojo carne.

Celacanto. Pez sarcopterigio o “de aletas carnosas”. En el Mesozoico eran abundantes y alcanzaron grandes tamaños. Se los creyó extintos hasta que en la década de 1930 se capturó un ejemplar vivo en el Océano Índico y luego varios más en los alrededores.



Ceratosáurido. Una de las familias de dinosaurios terópodos, perteneciente al gran grupo de los ceratosaurios. El más conocido, *Ceratosaurus*, tenía un cuerno en la nariz.

Ceratosaurio. Grupo de dinosaurios terópodos. Incluye a los ceratosáuridos, noasáuridos y abelisáuridos.

Choiyoi, magmatismo. Entre el Pérmico Medio y el Triásico Tardío, tuvo lugar en Sudamérica un ciclo magmático que esparció sus lavas por 500.000 km², entre los 28° y 38° LS. Abarcó desde el oeste argentino-chileno hasta Perú, donde se lo conoce como Grupo Mitu y se extendió hacia la Patagonia y la Antártida en el Jurásico.

Compactituberculosa. Ornamentación externa de la cáscara de algunos huevos de dinosaurios saurópodos, consistente en pequeños mamelones o montículos dispersos.

Concostracos o clam shrimp (Conchostraca). Se trata de diminutos crustáceos del grupo de los branquiópodos, que poseen un caparazón de dos valvas donde protegen todo su cuerpo. Forman tres grupos, los espinicaudados, los ciclostéridos y los levicaudados. Son bien conocidos en el registro fósil por sus pequeñas valvas de alrededor de 20 mm.

Concreción. Estructura rocosa de acumulación por precipitación de minerales (sílicea, carbonática, fosfática) en una roca sedimentaria porosa. Son comunes las de forma esférica.

Conglomerado. Roca de grano grueso, compuesta por rocas, huesos, o fragmentos individuales de tamaño mediano a grande, desde gravas (más de 2 mm) hasta clastos de más de 25 centímetros.

Ctenocasmático (Ctenochasmatidae). Familia de pterosaurios, reptiles voladores mesozoicos. Varios de ellos poseían numerosos dientes alargados a manera de peine y estaban especializados en una dieta filtradora.

Dentina. Tejido que se encuentra en los dientes, por debajo del esmalte.

Dentículo. Pequeñas estructuras cortantes que se encuentran alineadas en el esmalte de un diente, formando un borde apto para cortar carne o plantas, según el animal.

Deriva continental. Teoría según la cual los continentes no estuvieron siempre en su posición actual. Propuesta por Wegener a principios del siglo XX, quien sostenía el movimiento de los continentes (SiAl) flotando sobre el fondo oceánico (SiMa). Fue reemplazada por la Tectónica de Placas a partir de 1960.

Diplodocoideo. Grupo de dinosaurios saurópodos de largos cuellos y colas, pecho estrecho y manos con uñas que incluye a los rebaquisáuridos y a los flagelicaudados, grupo compuesto por dicreosáuridos y diplodócidos. Oscilaron entre los 6 y 25 metros de longitud y se extinguieron antes del inicio del Cretácico Superior.

Dipnoo o pez pulmonado. Pez del grupo de los sarcopterigios o “de aletas carnosas”. A diferencia de otros peces, poseen un pulmón que les permite sobrevivir las estaciones secas formando un capullo subterráneo (estivados).

Efusión de lavas. Derrame de lavas a partir de fracturas o volcanes.

Elongatoolíticos (“elongas”). Familia de huevos atribuidos a dinosaurios terópodos.

Eólico. Producido por el viento, como una duna.

Eolosaurio (Aeolosaurus). Género de dinosaurio saurópodo que vivió en Argentina y Uruguay durante el Cretácico Superior.

Escotadura nugal (de caparazón de tortuga). Muesca que algunas tortugas tienen en su caparazón por detrás de la cabeza.

Espículas (de esponjas). Unidad formadora del esqueleto interno de las esponjas marinas. También conocidas como escleritas, pueden ser calcáreas o síliceas.

Esporas. Células capaces de generar por multiplicación (mitosis) a un individuo completamente nuevo aunque idéntico al que emitió la espora (el esporofito o esporozoo). Facilitan la dispersión y la supervivencia en condiciones difíciles. En las especies más tempranas, tanto bacterianas, protistas, fúngicas y vegetales, era el método principal de multiplicación. Luego, la reproducción sexual con reducción (meiosis) fue ganando importancia.

Estivación. Comportamiento de algunos animales como los peces pulmonados, de reducir su actividad vital hasta que aparecen condiciones más favorables.

Faveooloolíticos (“faveolos”). Familia de huevos atribuidos a dinosaurios. Se caracterizan por un morfotipo filiferulítico (hecho de pequeñas esferas que convergen una con otra dejando poros que las rodean) y un sistema de poros multicanaliculados.

Ferrificación. Proceso en el que los minerales originales del hueso o fósil se reemplazan por minerales de hierro, lo que puede dar un color rojo y gran dureza.

Folidosáurido. Familia de cocodrilos extintos de hocico largo emparentados con los cocodrilos modernos (neosuquios).

Formación. Paquete de rocas que se puede separar de otros en base al tipo de roca: tamaño de grano, composición, etc. Es un tipo de unidad litoestratigráfica. En general lleva el nombre de la ciudad, río, cerro o pozo donde mejor se puede apreciar (ej. Formación Mercedes, Formación Queguay). Eventualmente varias formaciones pueden reunirse en un Grupo. A su vez, una formación puede subdividirse en miembros.

Fosfático. Los depósitos fosfáticos o fosforitas son los que contienen grandes cantidades de fósforo y calcio, aunque



también tierras raras, uranio, flúor y vanadio. Suelen estar asociadas a rocas de grano muy fino, en general de fondos marinos o lacustres de poco oxígeno (pelitas negras), ricas en materia orgánica y relacionadas a los hidrocarburos. Su importancia económica se relaciona a que son uno de los componentes fundamentales de los fertilizantes.

Fosilífero. Que tiene la capacidad de preservar fósiles.

Ganoides. Escamas típicamente rómbicas, compuestas por una gruesa capa de hueso cubierta por un esmalte brillante particular, la ganoína. Pueden tener una o varias prolongaciones de hueso que articulan entre sí.

Ganoína. Esmalte brillante vítreo, a veces de varias capas, que recubre al hueso en las escamas ganoides, pero también huesos craneanos y radios de aletas. Se encuentra en peces actinoptérigios tempranos o basales, como los peces-cocodrilo, bichires y celacantos.

Gavial. Los gaviales son parte de una de las tres familias de cocodrilos modernos. Hoy solo viven en la región india y poseen una boca muy angosta con la cual se especializaron en la dieta piscívora. Antiguamente su distribución era mucho mayor y había gaviales en Sudamérica.

Glaciación. Son etapas de temperaturas globales bajas causadas por razones diversas (alejamiento del sol, disminución de gases de efecto invernadero) en las que los hielos continentales y los casquetes polares se expanden, reteniendo el agua y provocando un descenso del nivel del mar. Duran millones de años y tienen ciclos internos glaciares e interglaciares. La última glaciación, dentro de la cual aún nos encontramos, comenzó hace unos 2 millones de años, pero el último ciclo glacial ocurrió hace 10.000 años y nos hallamos dentro de un ciclo interglacial.

Gravas. partículas de grano grueso, de un tamaño de entre 2 mm y 64 mm, consecuencia de la destrucción meteórica de rocas mayores.

Hadrosaurio. Dinosaurio herbívoro de cuello corto del grupo de los ornitíscuos ornitópodos, comúnmente llamado "pico de pato".

Hiperárido. Que tiene condiciones climáticas de gran aridez, como se interpreta para la Formación Rivera. Mientras que un clima árido ronda los 250 mm de precipitación anual, un hiperárido ronda los 50 mm.

Hipersalino. Que tiene un contenido en sal mayor al del agua de mar.

Iconofósil. Son estructuras sedimentarias consecuencia de la actividad vital de un organismo. Pueden ser pistas, huellas, galerías, huevos, nidos, excrementos fósiles, etc. Son de importancia etológica porque manifiestan algún comportamiento.

Iguanodonte. Dinosaurio herbívoro de cuello corto del grupo de los ornitíscuos ornitópodos. El grupo de los iguanodontes contiene a varias familias, como los iguanodóntidos, drosáuridos, camptosáuridos y hadrosáuridos,

Interduna. Zona que se encuentra entre las dunas. Pueden ser interdunas secas o húmedas. Estas últimas son las mejores para preservar huellas.

Intraclasto. Pedazo de arenisca o pelita, en general formando un suelo compactado, que es arrancado por un río y vuelto a depositar. Como suelen ser blandos no sobreviven un largo transporte sin destruirse.

Iridio. Elemento metálico de transición, del grupo del platino, de color blanco plateado, duro y pesado con el número 77 de la tabla periódica. Aunque común en el universo, es raro en la superficie de la Tierra pues en sus épocas tempranas se hundió y agrupó en el centro metálico del planeta. En la década de 1980 se descubrió un alto contenido de iridio en ciertas capas de todo el mundo, que se interpretó como evidencia del impacto de un asteroide hace 66 millones de años.

Lepisosteiforme. Los lepisosteiformes son miembros de un antiguo orden de peces supervivientes de los Ginglymodi, un antiguo grupo de peces de aletas radiadas que apareció por primera vez durante el Triásico, hace más de 240 millones de años. Hoy habitan las aguas dulces y excepcionalmente marinas de la franja central de las Américas, donde se los conoce como pejelagartos, catánes, manjuaríes, gaspares o gares. Sus fósiles se hallan en Europa, Asia y las Américas, incluida Sudamérica, donde prosperaron durante el Jurásico y Cretácico.

Limolita. Roca de grano fino, compuesta por partículas tamaño limo (entre 4 y 63 micras).

Linaje. Línea de ancestros y descendientes. En humanos se utiliza para seguir la línea alternativa de hombres o de mujeres, pero en biología se refiere a la relación filogenética.

Lutita. Roca sedimentaria de grano muy fino formada por detritos clásticos minúsculos, a veces cargadas de materia orgánica.

Ma (abreviatura). Millones de años

Macronario. Grupo de dinosaurios saurópodos de cuellos robustos, pecho ancho (y huellas de amplitud espaciada) y manos con dedos reducidos o inexistentes, que incluye a los camarasáuridos, braquiosáuridos y titanosaurios. Oscilaron entre los 3 y 35 metros de longitud y vivieron hasta el final del Cretácico Superior.

Mar de Irati-Whitehill. Antiguo mar interior formado en el sur de Pangea representado hoy en niveles de las cuencas de Paraná (Sudamérica) y Karoo (Sudáfrica) y de una antigüedad de 276 Ma.

Mastodontosáurido. grupo extinto de anfibios temnospóndilos del Triásico de Europa y África.

Megaloolitidos o megalos. Familia de huevos atribuidos a dinosaurios. Se caracterizan por una forma esferoidal, y una



cáscara formada por unidades en forma de abanico, que en corte delgada se forma mediante líneas de acreción, y con pequeños nódulos en superficie.

Multicanaliculado. Huevos de dinosaurios con poros de canales abundantes, grandes, bifurcados y poco espaciados. Se contraponen a los compactituberculados.

Nautilo. Moluscos cefalópodos de gran distribución y diversidad en las eras Paleozoica y Mesozoica. Poseen una concha externa espiralada dividida en varios septos, con el animal viviendo en la cámara más reciente y externa, la mayor. En otros cefalópodos la concha se halla reducida, como en las sepias y calamares, donde es interna, o en los pulpos, que no conservan nada. Presentan decenas de tentáculos, son carnívoros y atacan a otros moluscos, en especial bivalvos. llenando la concha de gas o de agua, regulan su flotabilidad. Algunos nautilos del pasado tenían conchas rectas.

Neurovascular. Relacionado al sistema nervioso y vasos circulatorios asociados.

Notosuquio. Grupo diverso de cocodrilos terrestres muy común en el Cretácico de los continentes australes.

Órbita. Cavidad del cráneo donde se sitúa el ojo.

Ornitisquio. Dinosaurio herbívoro de cuello corto, como los ornitópodos. Algunos poseían armaduras (anquilosaurios), placas (estegosaurios), cuernos (ceratopsios) o cabezas engrosadas (paquicefalosaurios).

Ornitópodo. Dinosaurio herbívoro de cuello corto. Carecen de púas o defensas evidentes, pero suelen presentar crestas en la cabeza. Muchos podían andar tanto en dos como en cuatro patas.

Osteodermo. Placa de hueso que tienen muchos animales, en general con función defensiva, presente en muchos lagartos, cocodrilos y dinosaurios.

Ovovivíparo. Animal con un desarrollo embrionario a través del cual los huevos se desarrollan normalmente pero quedan retenidos en el cuerpo de la hembra hasta el desarrollo total del embrión, produciéndose entonces la eclosión y emergiendo los embriones de un modo muy similar al viviparismo.

Paleodesierto. Desierto del pasado, hoy reconocible por las areniscas en las que se transformaron los depósitos de arena del pasado, preservando en muchos casos parte de las estructuras características, como grandes dunas de arena fosilizadas.

Paleorío. Río del pasado. Como agente de acarreo y deposición de sedimentos, los ríos dejan fuertes evidencias de su historia, y es así posible reconocer sus reorridos y las distintas partes de un río antiguo.

Paleosuelos. Los suelos tienen diferentes capas, elementos y composiciones que nos permiten reconocerlos y clasificarlos. Antiguos suelos que se formaron (en un momento de estabilidad, donde no hubo deposición de sedimentos) y no fueron erosionados, quedan preservados en el registro.

Paleovalle. En su recorrido, los ríos de una cuenca discurren por un valle. Los valles del pasado se caracterizan por depósitos distintivos y una geomorfología particular que puede ser reconocida en las rocas millones de años después.

Parareptiles. Grupo de amniotas en general considerados como reptiles tempranos y desprovistos de ventanas temporales en el cráneo. Hoy el grupo está siendo revisado.

Pelicosaurios. Amniotas sinápsidos tempranos, generalmente provistos de una vela dorsal.

Pelita. Roca de grano fino, compuesta por partículas de menos de 63 micras. Incluye a las limolitas y a las pelitas.

Pigocefalomorfos. Grupo de crustáceos eumalacostracos de pequeño tamaño, rondando el centímetro.

Piscívoro. Que se alimenta de peces.

Placas dentarias. Son placas óseas que funcionan como conjuntos de dientes que permiten quebrar alimentos duros.

Procélica. Vértebra con una cara articular cóncava por delante y otra por detrás.

Procolofonio. Grupo de parareptiles o anápsidos de tamaño pequeño con aspecto de lagartos robustos y cráneos anchos. Se alimentaban de plantas que cortaban con un pico y machacaban con sus baterías dentarias.

Pterosaurio. Reptil volador de la Era Mesozoica. Están lejanamente emparentados con los dinosaurios y se originaron en el mismo momento. Se extinguieron con la caída del asteroide hace 66 Ma

Radiolario. Grupo de organismos unicelulares eucariotas emparentados con las amebas. Producen esqueletos minerales de exquisitos diseños simétricos. Son parte del plancton en el océano.

Sacro. Punto de contacto de la columna vertebral con la pelvis. Puede estar formado por una sola vértebra o un par de decenas, pues transmiten el movimiento de las piernas al resto del cuerpo.

Saltosaurino. Grupo de dinosaurios saurópodos de pequeño tamaño en que las vértebras neumáticas llegan hasta la cola. No tienen dedos en las manos y sus caderas son sumamente anchas. Poseen osteodermos de función presuntamente defensiva. Vivieron hasta el final del Cretácico Superior.

Saurópodo. Grupo de dinosaurios cuadrúpedos herbívoros, la mayoría de gran tamaño y cuello y cola alargados.

Saurópsidos. Grupo de amniotas que incluye a los reptiles y las aves.

Semionotiforme. Grupo extinto de peces actinoptergios, muy común en el Mesozoico. Estaban cubiertos por gruesas escamas rombicas.



Silicificación. Proceso por el que se reemplazan los minerales originales de un hueso o una roca por sílice, lo que le da gran dureza.

Sinápsidos. Grupo de amniotas que incluye, entre otros, a los mamíferos.

Surco labial (de diente). Surcos que se observan en la cara de un diente que mira hacia la lengua.

Temnospóndilos. Grupo de anfibios de patas cortas con cráneos de forma triangular, aplanados y con los ojos situados en la parte superior de la cabeza, detrás de las fosas nasales. Eran mayores que los anfibios modernos, de alrededor de un metro, aunque el colosal *Prionosuchus* alcanzaba los 9 metros. Durante el Pérmico Inferior fueron formas bastante terrestres, y hacia finales, los acuáticos se hicieron dominantes y cazadores, con un rol semejante al de los actuales cocodrilos, incluso con formas marinas. Durante el Triásico de San Juan y el Cretácico Inferior de Australia, en el límite Triásico-Jurásico se acabaron los temnospóndilos conspicuos, posible origen de los sapos y ranas.

Terópodo. Dinosaurios bípedos, mayormente carnívoros, aunque algunos se hicieron omnívoros u herbívoros.

Tetanuros. Grupo de dinosaurios carnívoros, que incluye a las aves. Muchos tenían distintos tipos de plumas. Incluye desde animales gigantescos (ej. carcarodontosáuridos, tiranosáuridos) a pequeños (ej. la mayoría de los raptores y aves).

Titanosaurio. Dinosaurio del grupo de los saurópodos. Los titanosaurios fueron muy abundantes en el Cretácico y los únicos saurópodos en sobrevivir hasta fines del Cretácico.

Unidad litoestratigráfica. Paquete de rocas que se puede separar de otros en base al tipo de roca: tamaño de grano, composición, etc. Hay varios tipos de unidades litoestratigráficas, siendo la más común la formación.

Vivíparo. Animal que pare a sus crías vivas.

Wadi. Río efímero, formado en épocas de lluvias torrenciales, que posteriormente se seca.



LECTURAS ADICIONALES

- Apesteuguía, S., Gallina, P., Gianechini, F., Soto, M. y Perea, D. 2013. Dinosaurios cretácicos del Triángulo Minero (Grupo Baurú, Brasil), el Grupo Paysandú (Uruguay Occidental) y la Cuenca Neuquina (Grupo Neuquén, Argentina). Fósseis de Vertebrados e Plantas do Período dos Dinossauros da Região do Triângulo Mineiro. Letra Capital.
- Bossi, J. 1966. Geología del Uruguay. Departamento de Publicaciones de la Universidad de la República, Montevideo. 469 pp.
- Bossi, J. y Ferrando, L. 2001. Carta geológica del Uruguay. Escala 1:500.000. Edición Geoeditores SRL (CD-ROM). Montevideo.
- Faccio, G. 1994. Dinosaurian eggs from the Upper Cretaceous of Uruguay. In: Carpenter, K., J. Horner and K. F. Hirsch (eds.), Dinosaur eggs and babies. Cambridge University Press, 7-55.
- Faccio, G., Ford, I. y Gancio, F. 1990. Primer registro fósil in situ de huevos de dinosaurios del Uruguay (Fm. Mercedes). Facultad de Agronomía, Boletín de Investigación, 26: 1-20.
- Faccio, G. y Montaña, J. 1994. Registro fósil in situ de huevos de dinosaurios del Cretácico Superior de Durazno y la presencia de Faveoololithidae (Zhao et Ding 1976) en huevos de dinosaurios del Uruguay. Paleociencias Serie Didáctica, 2: 16-18.
- Goso, C. y Perea, D. 2004. El Cretácico post-basáltico de la Cuenca litoral del río Uruguay: geología y paleontología; In: Veroslavsky, G., Ubilla, M. y Martínez, S. (eds.), Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales. Mesozoico. 2nd ed. DIRAC, Montevideo, 143-171.
- Huene, F. von. 1929. Terrestrische Oberkreide in Uruguay. Zentralblatt für Geologie, Mineralogie und Paläontologie, Ab., B. 4: 107-112.
- Huene, F. von. 1934. Nuevos dientes de saurios del Cretáceo del Uruguay. Boletín del Instituto Geológico de Uruguay, 21: 13-20.
- Mesa, V. y Perea, D. 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.
- Mones, Á. 1980. Nuevos elementos de la paleoherpetofauna del Uruguay (Crocodylia 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. In: Arroyo Cabrales, J., Polaco, O.J. (coords.), homenaje al Profesor Ticul Álvarez. Colección Científica 357. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, 205-222.
- Perea, D. 2007. La Formación Tacuarembó (Jurásico Tardío-Cretácico Temprano): una aproximación tafonómica. Revista Sociedad Uruguaya de Geología, 14: 52-91.
- Perea, D., Soto, M., Sterli, J., Mesa, V., Toriño, P., Roland, G. y Da Silva, J. 2014. *Tacuarembemys kusteriae*, 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., Toriño, P., Mesa, V. y Maisey, J. G. 2018. A Late Jurassic-?earliest Cretaceous ctenochasmatid (Pterosauria, Pterodactyloidea): the first report of pterosaurs from Uruguay. Journal of South American Earth Sciences, 298: 306.
- Perea, D., Soto, M., Veroslavsky, G., Martínez, S. y Ubilla, M. 2009. A Late Jurassic assemblage in Gondwana: biostratigraphy and correlations of Tacuarembó Formation, Paraná Basin, Uruguay. Journal of South American Earth Sciences, 28 (2): 168-179.
- Perea, D. y Ubilla, M. 1994. Tetrápodos pre-cenozoicos del Uruguay II: comentarios sobre nuevos restos de Titanosauridae (Depto. de Río Negro). Paleociencias: Serie Didáctica, 2: 13-14.
- Perea, D, Ubilla, M. y Rojas, A. 2003. First report of theropods from the Tacuarembó Formation (Late Jurassic-Early Cretaceous), Uruguay. Alcheringa, 27 (2): 79-83.



- Perea, D., Ubilla, M., Rojas, A. y Goso, C. 2001. The West Gondwanan occurrence of the hybodontid shark *Priohybodus* and the Late Jurassic-Early Cretaceous age of Tacuarembó Formation, Uruguay. *Palaeontology*, 44: 1227-1235.
- Powell, J. E. 2003. Revision of South American titanosaurid dinosaurs: palaeobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects. *Records of the Queen Victoria Museum*, 111: 1-173.
- Soto, M. 2016. Fósiles de cuerpo de vertebrados de la Formación Tacuarembó (Jurásico Tardío-Cretácico Temprano), Uruguay: implicancias bioestratigráficas, biogeográficas y paleoambientales. PhD dissertation, PEDECIBA. 436 pp. + anexos [unpublished].
- Soto, M., Cambiaso, A. y Perea, D. 2012. First sauropod (Dinosauria: Saurischia) remains from the Guichón Formation, Late Cretaceous of Uruguay. *Journal of South American Earth Sciences*, 33: 68-79.
- Soto, M., Carvalho, M. S. S., Maisey, J. G., Perea, D. y Da Silva, J. 2012. 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., Montenegro, F., Mesa, V. y Perea, D. 2021. A new ctenochasmatid (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the late Jurassic of Uruguay. *Journal of South American Earth Sciences*.
- Soto, M. y 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. y Perea, D. 2010. Late Jurassic lungfishes (Dipnoi) from Uruguay, with comments on the systematics of Gondwanan ceratodontiforms. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(4):1049-1058.
- Soto, M., Pol, D. y Perea, D. 2011. A new specimen of *Uruguaysuchus aznarezi* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Cretaceous of Uruguay and its phylogenetic relationships. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163: S173-S198.
- Soto M., Perea D. y Toriño. 2012. New remains of *Priohybodus arambourgi* (Hybodontiformes: Hybodontidae) from Late Jurassic-earliest Cretaceous deposits in Uruguay. *Cretaceous Research*, 35: 118-123.
- Soto, P., Toriño, P. y Perea, D. 2020a. A large sized megalosaurid (Theropoda, Tetanurae) from the Late Jurassic of Uruguay and Tanzania. *Journal of South American Earth Sciences*, 98. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102458>.
- Soto, P., Toriño, P. y Perea, D. 2020b. *Ceratosaurus* (Theropoda, Ceratosauria) teeth from the Tacuarembó Formation (Late Jurassic, Uruguay). *Journal of South American Earth Sciences*, 103. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102781>.
- Toriño, P., Soto, M. y Perea, D. 2021. New findings of the coelacanth *Mawsonia* Woodward (Actinistia, Latimerioidei) from the Late Jurassic-Early Cretaceous of Uruguay: Novel anatomical and taxonomic considerations and an emended diagnosis for the genus. *Journal of South American Earth Sciences*, 107. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.103054>.
- Verde, M. y Soto, M. 2005. Sobre una asociación de huevos de dinosaurios y coprolitos del Cretácico Superior de Uruguay. XXI Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Plaza Huincul, Actas: 42.
- Veroslavsky, G., Aubet, N., Martínez, S. A., Heaman, L. M., Cabrera, F. y Mesa, V. 2019. Late Cretaceous stratigraphy of the southeastern Chaco - Paraná Basin ("Norte Basin" - Uruguay). The Maastrichtian age of the calcretization process. *Geociências*: 427-449.





AZARA
FUNDACIÓN DE HISTORIA NATURAL

MNHN
MUSEO NACIONAL DE
HISTORIA NATURAL

 MUSEO
HISTORIA NATURAL
"DR. CARLOS A.
TORRES DE LA LLOSA"

 FACULTAD DE
CIENCIAS
UDELAR | fcien.edu.uy

umai Universidad
Maimónides

ISBN 978-987-8989-17-4



9 789878 989174