



UNIVERSIDAD NACIONAL DE SAN JUAN

Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Departamento de Biología

Trabajo Final de Licenciatura en Biología, orientación Ecología

Gastrolitos asociados a un esqueleto de dinosaurio herbívoro (Dinosauria, Sauropodomorpha) del Triásico-Jurásico de la Provincia de San Juan, Argentina

José Ignacio Guzmán Gómez

Directora: Dra. Cecilia Apaldetti

Co-Directora: Dra. Claire Peyre de Fabrègues

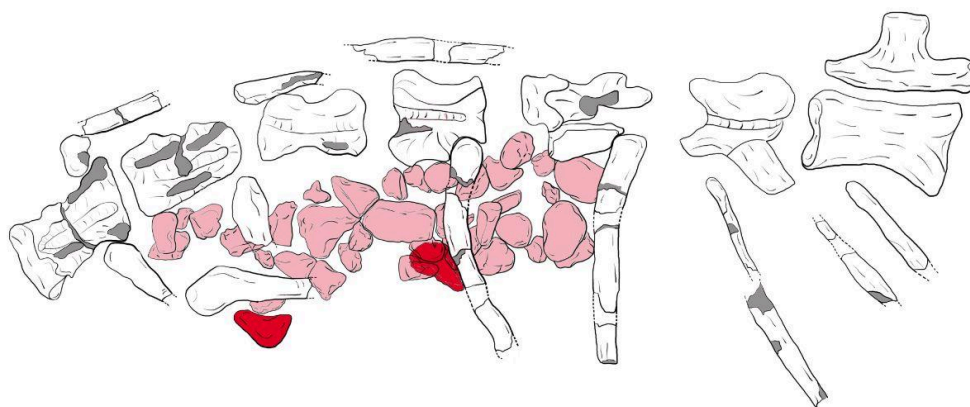


Ilustración de la región torácica del espécimen PVSJ 1108 en vista laterodorsal. Nótese en rojo y rosa los clastos interpretados como gastrolitos, ubicados debajo de la serie de vértebras dorsales D1-D7 y costillas. Las áreas en gris oscuro indican zonas de fractura o material faltante.

AGRADECIMIENTOS

La paleontología es una ciencia que nos permite reconstruir la historia de la vida en nuestro planeta, y nos demuestra la conexión evolutiva que compartimos con todas las especies. En este sentido, el estudio de los fósiles es fundamental para comprenderlos y valorarlos como componentes esenciales de nuestra cultura e historia. Es por ello que agradezco a mis directoras, Ceci y Clara, por permitirme estudiar un fósil de mi localidad (Caucete) y contribuir de esta manera a la valoración del patrimonio biocultural de nuestra provincia, la cual conserva un excepcional valor paleobiológico. Gracias por confiar no sólo en el tema de trabajo, sino también por confiar en mí para llevarlo a cabo. Gracias por sus enseñanzas, su acompañamiento, por hacerme sentir parte del equipo y confiar en mí en todo momento.

Este trabajo no hubiera sido posible de realizar sin el apoyo incondicional de todo el equipo de trabajo:

- Ulises Sosa, paleoartista del Instituto y Museo de Ciencias Naturales (IMCN), FCEFN - UNSJ, quien colaboró con el modelado 3D del fósil y aportó sus grandes ideas y curiosidad en la investigación, llevando a cabo técnicas novedosas que mejoraron en gran medida el apartado visual del trabajo y permitieron un mayor análisis a partir de la digitalización 3D del material.

- Milena Montero y Gimena Pereyra, paleoartistas del IMCN, quienes llevaron a cabo la impresión 3D y el posterior procesamiento del molde.

- Estrella Belén Guevara, ilustradora científica y gran compañera de la carrera, quien se destacó en la elaboración de las ilustraciones presentadas en el presente trabajo, las cuales fueron de gran utilidad para obtener una representación esquemática del fósil. Sus ilustraciones científicas mejoraron en gran medida el apartado visual del trabajo y permitieron dejar en evidencia de forma clara los resultados.

- Diego Abelín, curador y preparador del material fósil del IMCN, quien actuó como instructor y guía en la preparación del material de estudio. Sus enseñanzas me permitieron comprender y conocer al espécimen PVSJ 1108 desde una

perspectiva más completa. La preparación del fósil representó un gran desafío debido a la escasa preservación del material. En este sentido, sus ideas fueron fundamentales para lograr una íntegra y correcta preparación y posterior estudio.

- Cecilia Apaldetti y Claire Peyre de Fabrègues, investigadoras del CIGEOBIO y del IMCN, FCEFN - UNSJ, directoras del presente trabajo que, a través de sus conocimientos acerca de la anatomía y filogenia de los sauropodomorfos, me permitieron cumplir con las metas planteadas en la investigación. Además, su guía y acompañamiento durante el proceso de escritura y presentación fueron de extrema ayuda para llegar a la meta.

A mis evaluadores Laura León, Jimena Trotteyn, Ricardo Martínez y Fernando López por tomarse el tiempo y la dedicación de realizar las sugerencias correspondientes para enriquecer al presente trabajo final de Licenciatura. Gracias por su predisposición y pronta atención en el último paso a dar.

A Oscar Alcober y a todo el IMCN por brindarme el espacio y permitirme utilizar las instalaciones de la institución y hacer uso del instrumental del laboratorio de Paleontología. Así como también gracias al equipo que descubrió y recolectó el material de estudio de la presente tesina en el 2016.

A Paula Santi Malnis, geóloga del IMCN, por brindar sus saberes y colaboración en la descripción de los clastos interpretados como gastrolitos. Su experiencia de trabajo en el sitio del hallazgo nos permitió ampliar el análisis sedimentológico y tafonómico del espécimen, aspectos muy necesarios en el contexto del estudio de los gastrolitos.

A Ignacio Cerda, por compartirme su trabajo final de licenciatura, titulado "*Piedras estomacales (gastrolitos) en Gasparinisaura cincosaltensis Coria & Salgado 1996 (Dinosauria, Ornithopoda), Cretácico Tardío, Provincia de Río Negro*". Su trabajo fue de gran utilidad para ampliar el aspecto metodológico a realizar en la presente investigación.

Al Consejo Interuniversitario Nacional (CIN), que a través de las Becas de Estímulo a las Vocaciones Científicas (becas EVC-CIN) y a la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad de San Juan que por medio de las becas CICITCA en la

categoría de estudiante avanzado, me otorgaron un estipendio económico mensual, financiando la elaboración de este proyecto de investigación.

A la Asociación Paleontológica Argentina y a la Fundación Bunge & Born, quienes seleccionaron esta propuesta para otorgarle un subsidio que fue de gran utilidad para solventar diversos gastos inherentes a la investigación.

Al Departamento de Biología, Ceci Montani, Leticia Rodriguez y Rodrigo Gomez Alés por acompañarme durante mi formación académica y tener siempre las puertas abiertas del departamento.

A mis amigos y compañeros, Estrella Guevara, Sabrina Gomez, Marcela García, Milagros Silva Illanes, Nicolás Vega, Nicolás Damiani, Marcos Nieto, Celia Olivera, Romina Carricondo, Eugenia Paez y Agustina Cabello por acompañarme durante esta aventura. Especialmente a Estre, Sabri, Marce y Mili por acompañarme desde el día uno.

A mis profesores de la Licenciatura en Biología, por haberme formado tanto como persona como profesionalmente, llevaré por siempre sus enseñanzas y experiencias. Especialmente a las profes Laura Reuss, Veronica Blanco, Anabela Espín, Verónica Marinero, Marisel Inojosa, Estela Pereyra y al profe Leo Díaz por permitirme formar parte de sus proyectos de investigación y extensión. Así como también a la Biblioteca Dr. Emiliano Pedro Aparicio por acompañarme durante estos años.

A mis compañeros de la Facultad de Ingeniería de la Universidad Nacional de Asunción y mi familia de Paraguay y Colombia quienes me acompañaron y ayudaron durante mi estancia de intercambio a través del Programa de Intercambio Latinoamericano (PILA). Así como a la Secretaría de Posgrado y Relaciones Internacionales de la UNSJ quienes me permitieron vivir una experiencia única a través de la movilidad estudiantil.

A todos los docentes, no-docentes y personal de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales quienes luchan día a día para crear una facultad al servicio de la sociedad. Así como también a toda la sociedad argentina que sostiene nuestra universidad.

A mis amigas Lucía Julio y Valentina Arce por acompañarme desde el secundario.

Y sobre todo a mi familia, quienes fueron mis pilares durante estos años y me permitieron priorizar mis estudios sin ninguna otra preocupación. A mis abuelos Nono, Chichí, Tata e Irma quienes me enseñaron lo importante que es el estudio para una persona, por acompañarme, aconsejarme y ayudarme tanto en lo material como en lo afectivo. A mi Nona Clyde quien me acompaña siempre en los recuerdos. A mis tíos por estar siempre presente y especialmente a mi tío Ricki por sus sabios consejos. A mis mascotas por ser mis compañeros incondicionales y ángeles de la guarda en las largas noches de estudio. A mis hermanos Julián, Sebastián y Santiago por acompañarme, ayudarme y tenerme paciencia en todo momento. Y principalmente a mis padres Marcela y Julio, quienes me sostienen y me enseñaron a esforzarme y trabajar arduamente para cumplir con todo lo que uno se propone.

ÍNDICE

RESUMEN.....	10
 CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN	
1.1. Introducción.....	12
1.2. Hipótesis.....	14
1.3. Objetivos.....	14
 CAPÍTULO II. MARCO TEÓRICO	
II.1. Paleogeografía del Triásico - Jurásico.....	15
II.2. Extinción Masiva del Triásico - Jurásico.....	16
II.3. Sauropodomorpha.....	17
II.3.1. Paleobiología: hábitos alimenticios en Sauropodomorpha.....	22
II.4. Gastrolitos.....	25
II.4.1. Definición de gastrolito.....	25
II.4.2. Función de los gastrolitos.....	27
II.4.3. Antecedentes de litofagia en vertebrados.....	29
II.4.3.1. Evidencias en vertebrados actuales.....	29
II.4.3.2. Evidencias en vertebrados fósiles.....	33
 CAPÍTULO III. MARCO GEOLÓGICO	
III.1. Cuenca Marayes-El Carrizal.....	36
III.1.1. Formación Quebrada Del Puma.....	42

CAPÍTULO IV. MATERIALES Y MÉTODOS

IV.1. Materiales.....	44
IV.2. Métodos.....	44
IV.2.1. Recopilación bibliográfica.....	44
IV.2.2. Preparación mecánica en laboratorio.....	45
IV.2.3. Elaboración de modelos 3D e impresión del molde.....	46
IV.2.4. Descripción anatómica del PVSJ 1108.....	47
IV.2.5. Análisis filogenético.....	47
IV.2.6. Estimación del tamaño y masa corporal.....	48
IV.2.7. Análisis de los clastos.....	48
IV.2.8. Interpretaciones tafonómicas del espécimen.....	52
IV.3. Abreviaturas institucionales.....	53
IV.4. Definiciones filogenéticas de Sauropodomorpha utilizadas en este estudio.....	53

CAPÍTULO V. RESULTADOS

V.1. Descripción anatómica de PVSJ 1108.....	55
V.1.1. Esqueleto axial.....	55
V.1.2. Cintura escapular.....	60
V.1.3. Miembro anterior.....	60
V.2. Análisis filogenéticos para el espécimen PVSJ 1108.....	70
V.3. Estimación del peso y tamaño corporal.....	73
V.4. Análisis de los clastos.....	74
V.5. Características sedimentológicas e interpretación tafonómica.....	80

CAPÍTULO VI. DISCUSIÓN

VI.1. Anatomía y filogenia del PVSJ 1108.....	85
VI.2. Características de los gastrolitos del PVSJ 1108.....	86
VI.3. Evidencia de litofagia en Sauropodomorpha.....	91
VI.4. Paleoecología e implicancias de la litofagia en Sauropodomorpha	94

CAPÍTULO VII. CONCLUSIÓN.....	96
--------------------------------------	-----------

CAPÍTULO VIII. BIBLIOGRAFÍA.....	99
---	-----------

CAPÍTULO IX. ANEXOS.....	126
---------------------------------	------------

RESUMEN

Sauropodomorpha es un clado de dinosaurios herbívoros que habitó los ecosistemas terrestres desde el Triásico Tardío hasta fines del Cretácico, siendo el primer grupo de dinosaurios en radiar y alcanzar una amplia distribución mundial durante más de 140 millones de años. Los sauropodomorfos aparecen como formas pequeñas y gráciles, algunas omnívoras, tendiendo a una herbivoría especializada y al aumento de su masa corporal, convirtiéndose en los animales gigantes más grandes conocidos en la historia de la vida en la Tierra. En Argentina, el registro fósil de este grupo es sumamente variado y abundante, abarcando desde formas tempranas, formas sauropodiformes no-saurópodos, y hasta las formas más derivadas representadas por los gigantes saurópodos. Particularmente en la provincia de San Juan, la Cuenca de Marayes-El Carrizal preserva una excepcional fauna de dinosaurios sauropodomorfos en sus niveles triásicos y jurásicos, con registros que incluyen tanto formas basales de pequeño porte a robustos saurópodos.

En el marco del presente Trabajo Final de Licenciatura, se propone el estudio del espécimen PVSJ 1108 correspondiente a un nuevo dinosaurio sauropodiforme representado por un esqueleto parcialmente articulado, descubierto en la Formación Quebrada del Puma (Triásico-Jurásico), de la Cuenca de Marayes-El Carrizal, Provincia de San Juan, Argentina. El espécimen preserva parte del esqueleto axial (vértebras cervicales y dorsales), cintura escapular (ambas placas esternales, escápula y coracoide izquierdos) y miembro anterior incompleto (húmero y fragmentos de radio y ulna izquierdos y ambas manos incompletas). El análisis anatómico y filogenético sugiere que este ejemplar corresponde a una forma basal de Sauropodiformes, estrechamente emparentada con los sauropodiformes no-saurópodos *Leoneerasaurus* y *Mussaurus* del Jurásico de Patagonia.

En íntima asociación espacial con la región torácico-abdominal (asociada a las vértebras dorsales D1-D8 y contenida por la caja torácica), se identificó *in situ* una inusual agrupación de 42 clastos interpretados como gastrolitos, rocas que se alojan en el estómago de diversos vertebrados actuales y fósiles. Estos clastos exhiben una forma marcadamente redondeada, están compuestos en más del 85%

por cuarzo y suman una masa total aproximada de 350 g, equivalente al 0,3% de la masa total del ejemplar (estimada en ~113 kilogramos). Esto coincide con la estrecha correlación existente entre la masa corporal de animales litófagos con la masa de los clastos que ingieren (p. ej., ornitópodos, aves actuales). Dado que la acumulación de clastos fue hallada en el área anatómica correspondiente al tracto gastrointestinal y contenida por una caja torácica parcialmente articulada, se concluye que los clastos asociados al PVSJ 1108 representan gastrolitos, productos de una conducta de litofagia. A nivel global, este hallazgo representa el primer reporte de litofagia para un sauropodiforme basal y el primer registro indiscutido de gastrolitos en un Sauropodomorfo no-saurópodo para todo el continente americano. Junto con los hallazgos históricos de *Gyposaurus* en África y *Sellosaurus-Plateosaurus gracilis* en Europa, el espécimen PVSJ 1108 representa una de las tres únicas evidencias directas que documentan esta conducta entre las formas no saurópodas, la cual podría haber influenciado en la radiación evolutiva de los primeros grandes herbívoros terrestres.

Desde un enfoque paleobiológico, los gastrolitos habrían intervenido en la trituración mecánica del alimento, posiblemente alojados en una estructura anatómica similar a una molleja o molino gástrico. Esto podría haber representado una estrategia digestiva para asimilar nutrientes y compensar la carencia de una dentición especializada para el procesamiento oral del material vegetal. En el escenario de reestructuración de los ecosistemas asociado a la extinción masiva del Triásico-Jurásico, esta estrategia biológica podría haber sido clave para permitir a este linaje procesar eficientemente la vegetación y sentar las bases fisiológicas para el posterior camino evolutivo hacia el gigantismo en las formas derivadas de Sauropodomorpha.

CAPÍTULO I

I.1. INTRODUCCIÓN

El Período Triásico se encuentra comprendido entre dos extinciones masivas, el evento de fines del Pérmico (ca. 252 millones de años atrás; Shen et al. 2011) y la crisis del límite Triásico-Jurásico (ca. 201 Millones de años atrás; Blackburn et al. 2013). El Triásico Tardío es crucial en la historia evolutiva de los vertebrados terrestres debido a que ocurrieron extinciones y diversificaciones que reestructuraron los ecosistemas (Bonaparte 1982; Benton 1983; Ezcurra y Butler 2018). Entre los nuevos linajes que surgieron durante este momento, los dinosaurios tuvieron un papel central, evolucionando en numerosas formas que ocuparon diferentes nichos. Sauropodomorpha es el grupo de dinosaurios herbívoros de cuello largo, conocidos por ser los animales terrestres que alcanzaron el mayor tamaño corporal en toda la historia de la vida, y dominaron la mayoría de los ecosistemas terrestres durante más de 140 Ma, desde el Triásico Tardío hasta el Cretácico Tardío (Galton y Upchurch 2004; Upchurch et al. 2004; Langer et al. 2010; Carballido et al. 2017).

En la provincia de San Juan, el registro triásico-jurásico de sauropodomorfos está limitado a los afloramientos de la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión, el depocentro de Mogna y la Cuenca Marayes-El Carrizal. El yacimiento fosilífero Balde de Leyes (Cuenca Marayes-El Carrizal) ubicado en el Departamento de Caucete, al sureste de la Provincia de San Juan, constituye un sitio de excepcional valor paleontológico. Este yacimiento preserva una riqueza y diversidad extraordinarias de animales fósiles, que abarca un periodo de entre 210 y 195 Millones de años (Martínez et al. 2015; Apaldetti et al. 2018; Colombi et al. 2021), reflejando un momento clave en la historia evolutiva de los vertebrados terrestres.

Recientemente, el equipo de paleontología del IMCN (Instituto y Museo de Ciencias Naturales de la FCEFN-UNSJ), descubrió en la Formación Quebrada del Puma un esqueleto de dinosaurio con rasgos peculiares (PVSJ 1108), correspondiente a un dinosaurio sauropodomorfo aún inédito, articulado y parcialmente conservado con una llamativa acumulación de clastos en la región

abdominal. El material óseo consta del miembro anterior izquierdo preservando la escápula articulada al húmero, costillas, vértebras dorsales, y ambas manos parcialmente completas. En la región abdominal de PVSJ 1108, entre las costillas y vértebras dorsales del espécimen, se hallaron cuarenta y dos clastos redondeados de tamaño pequeño a mediano (2 a 5 cm). Cabe destacar que no se observan clastos similares a su alrededor ni en los sedimentos de grano fino que contienen el espécimen. Esto sugiere que los clastos se encontraban en la región abdominal del animal previo a su muerte, producto de una conducta de litofagia.

Los gastrolitos (rocas estomacales) son comunes en varios grupos de vertebrados actuales, como cocodrilos, tortugas, lagartos y aves (Wings y Sander 2004), y también han sido reportados en algunos grupos extintos (Taylor 1993; Whittle y Everhart 2000; Wings y Sander 2007; Cerda 2008). Existen diferentes hipótesis para explicar este comportamiento de litofagia (ingesta de rocas), aunque la trituración de alimentos, como ocurre en aves actuales, es lo más frecuente en la naturaleza (Wings 2007).

El hallazgo de PVSJ 1108 representa un novedoso registro en la literatura científica acerca de gastrolitos preservados en un esqueleto fosilizado, siendo el primer registro de gastrolitos en un dinosaurio sauropodiforme no-saurópodo. Entre las formas basales de dinosaurios sauropodomorfos, existen dos evidencias de gastrolitos. Estas corresponden a especímenes del Sur de África (Bond 1955; Raath 1974) y de Alemania (Huene 1932); mientras que otras evidencias sólo son comentadas en la bibliografía (Whittle y Everhart 2000). Entre las formas derivadas, algunas otras escasas evidencias han sido reportadas (Gillette 1994; Bonaparte y Mateus 1999; Sanders et al. 2001).

I.2. Hipótesis

Hipótesis 1. El PVSJ 1108 corresponde a un miembro basal de dinosaurio Sauropodiforme no-Sauropoda, no conocido para Argentina.

Hipótesis 2. Los clastos encontrados en la región abdominal de PVSJ 1108 son gastrolitos, evidenciando un comportamiento de litofagia.

Hipótesis 3. Los gastrolitos asociados al dinosaurio PVSJ 1108 tenían como función la trituración mecánica del alimento.

I.3. Objetivos

I.3.1 Objetivo general:

Determinar la presencia de gastrolitos preservados en la zona abdominal del ejemplar de dinosaurio PVSJ 1108 de la Formación Quebrada del Puma (Triásico-Jurásico, Cuenca de Marayes-El Carrizal, San Juan), mediante la caracterización y el estudio anatómico-filogenético del espécimen, para contribuir al conocimiento de la paleobiología y evolución de los dinosaurios sauropodomorfos durante el período Triásico-Jurásico (~200 Ma).

I.3.2 Objetivos específicos:

- Caracterizar y describir la anatomía del PVSJ 1108 asignado *a priori* a una forma basal de Sauropodiforme no-saurópodo.
- Evaluar las relaciones filogenéticas del PVSJ 1108 en el contexto de Sauropodomorpha.
- Caracterizar los clastos preservados en la zona abdominal de PVSJ 1108, interpretados como gastrolitos.
- Determinar la presencia de gastrolitos e interpretar su función y rol paleobiológico entre las formas basales de Sauropodiformes.
- Generar un registro tridimensional del ejemplar PVSJ 1108 con los clastos abdominales asociados.

CAPÍTULO II

MARCO TEÓRICO

II.1. Paleogeografía del Triásico - Jurásico

La Era Mesozoica, comprendida por los períodos Triásico, Jurásico y Cretácico, representa un momento crucial en la reconfiguración de la corteza terrestre, comenzando hace aproximadamente 250 millones de años (Ma) y finalizando hace unos 66 Ma. Durante el Triásico, los continentes estaban unidos en el supercontinente conocido como Pangea. Esta masa terrestre se centraba en el ecuador, extendiéndose latitudinalmente desde los 85°N hasta los 90°S, rodeada por el océano global Panthalassa y penetrada al este por el golfo oceánico del Tetis (Ziegler et al. 1983). La dinámica geológica de este período estuvo marcada por un régimen tectónico extensional que culminaría con la fragmentación del supercontinente, siendo esta la última vez en la que los continentes estarían unidos (Ziegler 1982; Veevers 1994). A partir del Triásico temprano, el proceso de rifting desencadenó la ruptura progresiva de Pangea, acompañada de una intensa actividad volcánica (Ziegler 1982; Veevers 1994; Withjack et al. 1998; Golonka y Ford 2000; Veevers 2004; Golonka 2007). Este contexto tectónico fue determinante para el margen suroeste de Gondwana, donde la deformación intracratónica propició la apertura de una serie de cuencas extensionales tipo rift, entre las que se origina la Cuenca Marayes-El Carrizal (Uliana y Biddle 1988; Ramos y Kay 1991; Spalletti 1999).

Simultáneamente, en los márgenes activos del supercontinente, la subducción de corteza oceánica generó el "Cinturón de Fuego de Pangea", un arco magmático activo durante el Triásico y Jurásico que favoreció la acreción de terrenos y el desarrollo de cuencas de retroarco (Golonka y Ford 2000; Golonka 2004, 2007). Esta configuración continental tuvo un profundo efecto en la circulación atmosférica global, desarrollando un régimen climático conocido como el "Mega-Monzón Pangeico" (Parrish 1993). La vasta extensión de masas continentales interrumpió el transporte de humedad hacia el interior del continente, generando un efecto de continentalidad extrema. Esto resultó en vastas zonas

áridas y semiáridas en las latitudes medias y una estacionalidad hídrica muy marcada, con alternancia drástica entre estaciones húmedas y secas (Frakes 1992).

II.2. Extinción Masiva del Triásico - Jurásico

El límite Triásico-Jurásico, hace 201 Ma (Blackburn et al. 2013), marca una de las cinco mayores extinciones masivas del Eón Fanerozoico (Benton 1995; Olsen et al. 2002). Este evento no solo corresponde a la transición entre períodos, sino que representa un punto de inflexión macroevolutivo que reestructuró los ecosistemas en todo el mundo (Bonaparte 1982), resultando en la desaparición de aproximadamente el 75% de las especies (Raup y Sepkoski 1982; Raup 1994; Ros-Franch et al. 2020). Los patrones de cambio en los ecosistemas terrestres a lo largo del límite Triásico-Jurásico aún son poco comprendidos y probablemente fueron una combinación compleja de eventos a diferentes escalas, en lugar de un único evento de extinción masiva (Benton 1991; Irmis 2010; Apaldetti et al. 2021).

Actualmente, el mecanismo desencadenante aceptado vincula esta crisis biótica con la actividad de la Provincia Magmática del Atlántico Central (CAMP). Esta gran provincia ígnea, asociada al rifting inicial de Pangea y la apertura del Atlántico Central, generó erupciones masivas de basaltos en el supercontinente (Marzoli et al. 1999; Knight et al. 2004). La actividad volcánica liberó volúmenes catastróficos de gases de efecto invernadero (CO_2 , metano) y volátiles tóxicos tales como dióxido de azufre (SO_2) y halógenos a la atmósfera (McElwain et al. 1999; Deenen et al. 2010; Van de Schootbrugge et al. 2009). El rápido aumento del CO_2 atmosférico provocó un calentamiento global estimado entre 3° y 4°C, la acidificación de los océanos y una alteración del ciclo del carbono ocasionaron el colapso de las cadenas tróficas (Bonis y Kürschner 2012; McElwain et al. 1999; Tanner et al. 2004; Whiteside y Ward 2011). En el medio terrestre, esto generó una inestabilidad climática severa, favoreciendo un recambio en la flora y vertebrados dominantes, alterando la productividad primaria y por consiguiente el flujo de materia y energía de los ecosistemas (Lindström et al. 2017; Singh et al. 2021). Esto dio origen a nuevos ecosistemas con una configuración de biota diferente, donde los dinosaurios, especialmente los herbívoros Sauropodomorpha, dominaban prácticamente todos los ambientes terrestres.

II.3. Sauropodomorpha

Los dinosaurios no avianos habitaron la Tierra durante aproximadamente 160 millones de años, desde el Triásico Tardío (Carniano, aproximadamente 231 Ma.) hasta el Cretácico Tardío (Maastrichtiense, 66 Ma.), siendo uno de los grupos de vertebrados terrestres más exitosos, llegando a dominar los ecosistemas del Jurásico y Cretácico (Wing et al. 1992; Weishampel et al. 2004; Barrett y Rayfield 2006). Muy próximo a su origen, el grupo radió en dos linajes, diferenciándose según la morfología de sus cinturas pélvicas (Fig. 1): Ornithischia (con pubis retrovertido, similar a las aves) y Saurischia (con cadera de tipo reptiliano) (Gauthier 1986; Novas 1996; Sereno 1999). A su vez, Saurischia se divide en dos grandes clados: los terópodos (ancestralmente carnívoros) y los sauropodomorfos (que evolucionaron hacia la herbivoría) (Benton 2004). Si bien los primeros dinosaurios eran pequeños (1 a 2 m de longitud), bípedos y de dietas faunívoras u omnívoras (p. ej. *Panphagia protos*), el grupo se caracterizó por una gran plasticidad adaptativa, desarrollando modificaciones en su tamaño corporal, dieta y locomoción, lo que les permitió explotar diversos nichos hasta el final del Período Cretácico (66 Ma) (Apaldetti et al. 2021; Button et al. 2017), momento en el que ocurrió la última gran extinción masiva del Eón Fanerozoico y se extinguieron todos los dinosaurios no aviares (Weishampel et al. 2004; Wing et al. 1992).

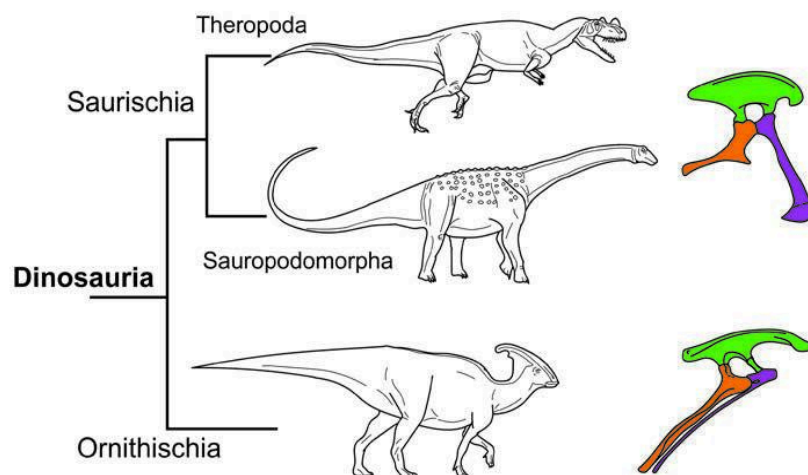


Figura 1. Esquema general del clado Dinosauria de acuerdo a la morfología de la pelvis: ilion (verde), isquion (naranja) y pubis (violeta). Tomada de Perea et al. (2018).

Los sauropodomorfos fueron los dinosaurios más abundantes durante el límite Triásico-Jurásico, siendo el primer grupo de dinosaurios que radió y alcanzó una amplia distribución mundial (Galton y Upchurch 2004; Upchurch et al. 2004), constituyendo las formas más comunes de las faunas de vertebrados en los ecosistemas terrestres del Mesozoico (Galton y Upchurch 2004). Sauropodomorpha comprende tanto a las formas basales, tradicionalmente denominados “prosaurópodos”, hoy conocidos como sauropodomorfos basales, y a las formas derivadas del grupo, conocidos como saurópodos (Marsh 1878). Anteriormente se consideró a los “prosaurópodos” como un grupo monofilético que incluye a todas las especies de Sauropodomorpha no-Sauropoda (Cruickshank 1975; Sereno 1989, 1997, 1998, 1999; Wilson y Sereno 1998; Martínez 1999; Galton y Upchurch 2004; Barrett et al. 2005; Upchurch et al. 2007). Sin embargo, actualmente el grupo se considera como una asociación parafilética de sucesivos grupos hermanos a Sauropoda (Yates 2007; Apaldetti et al. 2012; 2018; Otero y Pol 2013). De esta manera, la denominación “prosauropoda” dejó de tener validez taxonómica ya que todas las especies que antes lo conformaban, no se agrupan naturalmente según un ancestro común, sino que representan una sucesión progresiva de formas que se acercan a la forma Sauropoda (*op. cit.*). En este sentido, el grupo “Sauropodomorpha basal” o “sauropodomorfos no-saurópodos”, anteriormente conocido como “Prosauropoda” incluye a todos los dinosaurios sauropodomorfos que se encuentran por fuera del clado Sauropoda (Fig. 2) (Otero y Salgado 2015; Apaldetti et al. 2021).

En el momento de su primera aparición en el registro fósil (Carniense, aproximadamente 225 Ma), los sauropodomorfos se restringieron inicialmente a unas pocas especies pequeñas, gráciles y bípedas, representadas por *Eoraptor lunensis* (Sereno et al. 1993), *Saturnalia tupiniquim* (Langer 2004), *Chromogisaurus novasi* (Ezcurra 2010), *Panphagia protos* (Martínez y Alcober 2009), entre otros. Quienes son reemplazados por especies más robustas y cuadrúpedas durante el límite Triásico - Jurásico representados por sub-grupos monofiléticos plateosáuridos, riojasáuridos, massopondílidos y sauropodiformes. Estos diversos linajes tempranos de sauropodomorfos fueron reemplazados al final del Jurásico Temprano (Toarciense, ~180 Ma) por Gravisauria, clado que incluye saurópodos cuadrúpedos gigantes (Fig. 2) (Pol et al. 2020; Apaldetti et al. 2021).

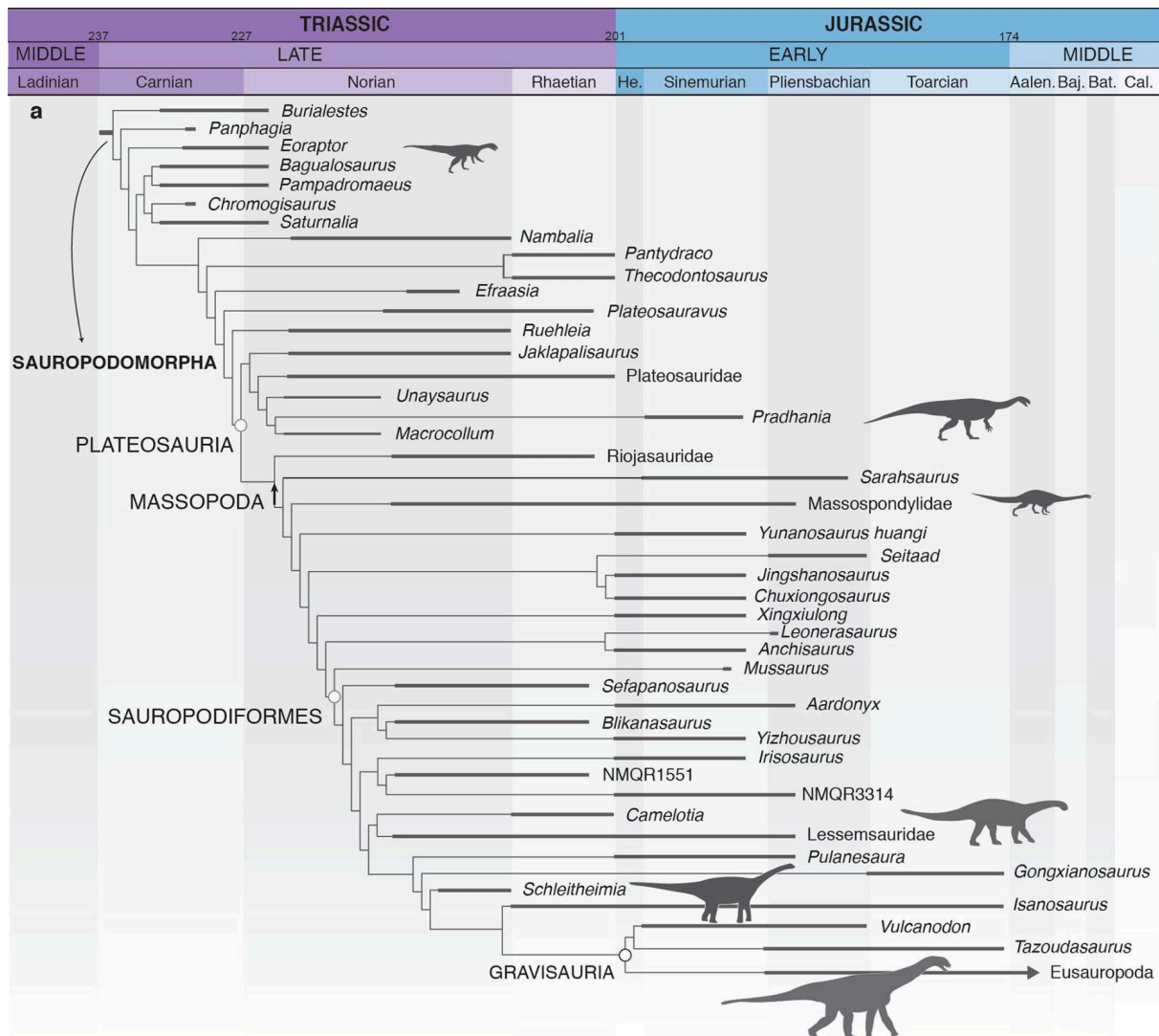


Figura 2. Árbol filogenético calibrado temporalmente (Árbol Más Parsimonioso) de Sauropodomorpha. El esquema muestra las relaciones evolutivas del clado desde el Triásico Medio hasta el Jurásico Medio, indicando la divergencia de los linajes principales (Plateosauria, Massopoda, Sauropodiformes y Gravisauria) y los cambios generales en el tamaño y postura corporal. Modificado de Apaldetti et al. (2021).

En Argentina, el registro Triásico-Jurásico de sauropodomorfos basales es muy abundante, habiéndose encontrado taxones primitivos y basales (p. ej., *Panphagia protos*, *Eoraptor lunensis*, *Chromogisaurus novasi*; Martínez y Alcober 2009; Sereno et al. 2012; Ezcurra 2010), formas intermedias como los massospondylidos *Coloradisaurus brevis*, *Adeopapposaurus mognai* y *Leyesaurus marayensis* (Bonaparte 1972; Martínez 2009; Apaldetti et al. 2011), como también formas derivadas tales como *Mussaurus patagonicus*, *Leoneriasaurus taquetrensis* e *Ingentia prima* (Pol et al. 2011; Otero y Pol 2013; Apaldetti 2018) (Fig. 3, 4). En la

provincia de San Juan, el registro triásico-jurásico de sauropodomorfos está limitado a los afloramientos de la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión, el depocentro de Mogna y la Cuenca Marayes-El Carrizal. Estas cuencas son particularmente relevantes porque registran la mayor diversidad y abundancia de sauropodomorfos triásicos a nivel mundial (Bonaparte 1982; Martínez et al. 2015), como algunos de los sauropodomorfos más antiguos (niveles carnianos de la Fm. Ischigualasto; Martínez et al. 2011), una de las faunas más antiguas a nivel mundial dominadas por dinosaurios (“la fauna de la Esquina” de edad noriana media, niveles superiores de la Fm. Los Colorados; Bonaparte 1971) y evidencias del origen del gigantismo en sauropodomorfos (niveles raetianos(?) de la Fm. Quebrada del Barro; Apaldetti et al. 2018) (Fig. 3, 4). Los depósitos del Hemisferio Sur presentan el mayor registro en abundancia y diversidad de los recambios faunísticos post-extinción del límite Triásico-Jurásico (McPhee et al. 2017; Apaldetti et al. 2021).

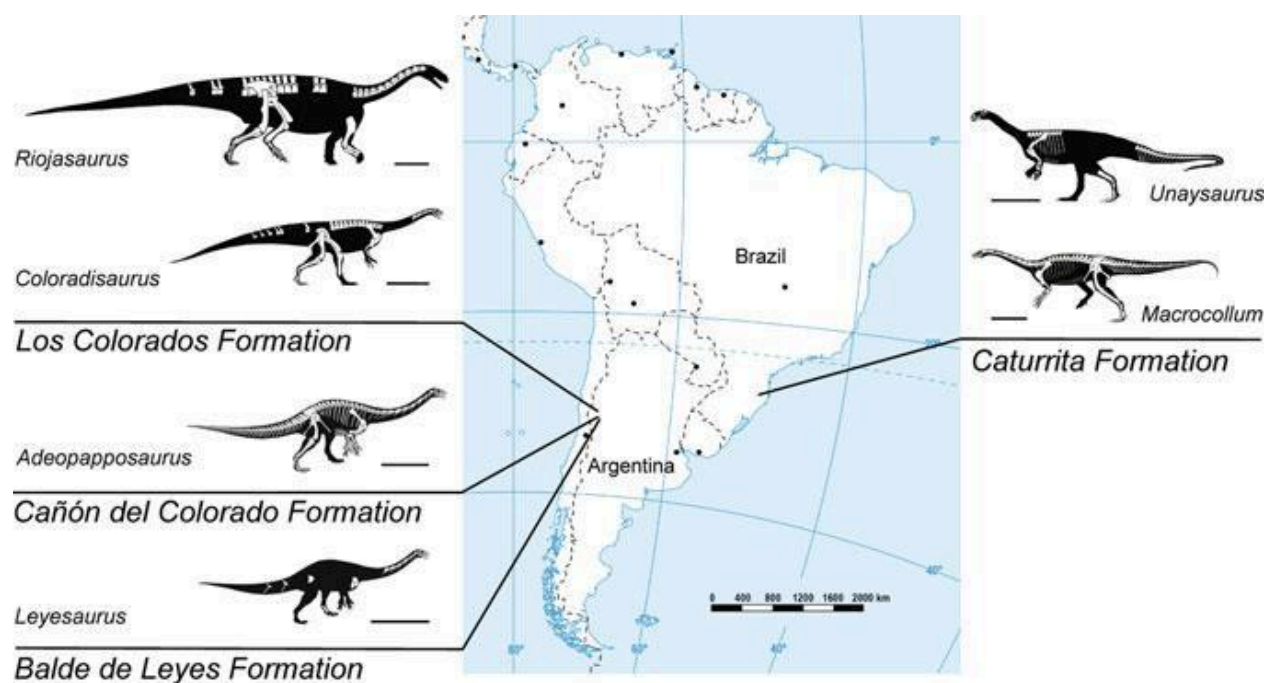


Figura 3. Mapa de Sudamérica que muestra la distribución geográfica de plateosaurios no sauropodiformes. Tomada de Otero y Peyre de Fabrègues 2022.

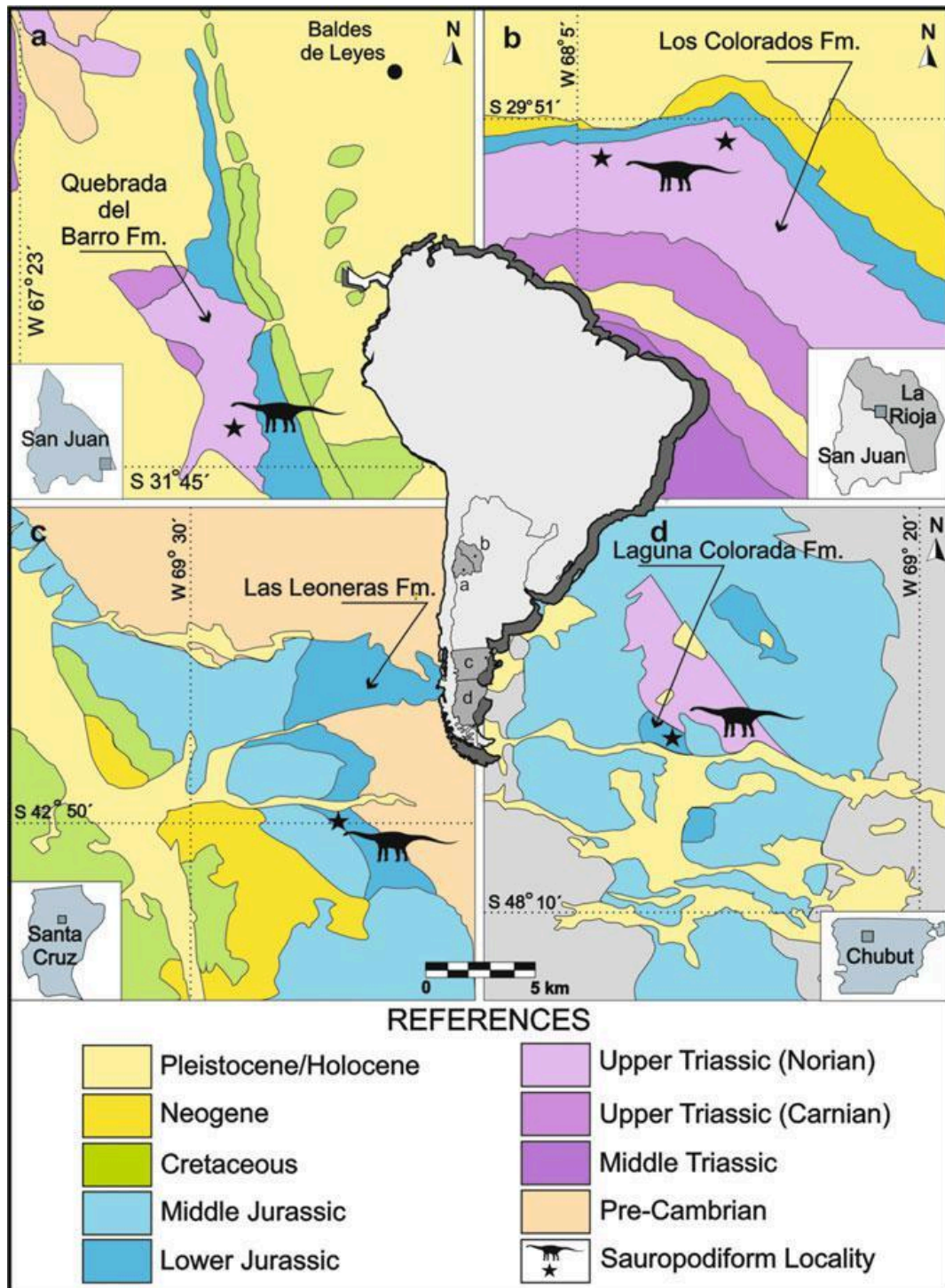


Figura 4. Mapas geológicos de las localidades tipo de sauropodiformes Sauropodomorpha sudamericanos. **a** Balde de Leyes (Fm. Quebrada del Barro, Cuenca de Marayes-El Carrizal): localidad tipo de *Ingentia prima*. **b** La Esquina (Fm. Los Colorados, Cuenca Ischigualasto-Villa Unión): localidad tipo de *Lessemsaurus sauropoides*. **c** Las Leoneras (Fm. Las Leoneras, Cañadón del Zaino): localidad tipo de *Leoneriasaurus taquetrensis*. **d** Laguna Colorada (Fm. Laguna Colorada, Grupo El Tranquilo): localidad tipo de *Mussaurus patagonicus*. Tomada de Apaldetti y Martínez 2022.

//.3.1. Paleobiología: hábitos alimenticios en Sauropodomorpha

El comportamiento alimentario influye considerablemente en la mayoría de los aspectos de la biología de un animal, abarcando desde los requerimientos energéticos hasta la reproducción y su comportamiento en general (Brafield y Llewellyn 1982). Como consumidores primarios, los herbívoros constituyen la interfaz entre la flora y la fauna, actuando como indicadores de la red trófica (Pringle et al. 2011).

Durante el Triásico tardío (Carniano-Noriano), los sauropodomorfos basales coexistieron con otros herbívoros, principalmente dicinodontes (sinápsidos) y rincosaurios (arcosaurios). Para evitar la presión competitiva entre ellos, hubo una estabilidad en la partición de nichos (Singh et al. 2021). Mientras que dicinodontes y rincosaurios, con sus picos córneos y dentición especializada para el cizallamiento, dominaban el estrato bajo (alimentación al ras del suelo), los sauropodomorfos explotaron un nicho aún sin explorar por ningún otro herbívoro: el ramoneo de altura media y alta (Barrett y Upchurch 2005; Singh et al. 2021). La adquisición del cuello alargado y la postura bípeda facultativa les permitió acceder a recursos vegetales fuera del alcance de sus competidores, reduciendo la presión competitiva directa (Singh et al. 2021).

El drástico recambio florístico provocado por las crisis bióticas del límite Triásico-Jurásico influyó en la supervivencia de los herbívoros (Singh et al. 2021). Durante el Triásico tardío, las condiciones de aridez favorecieron el reemplazo de las floras de *Dicroidium* (Corystospermaceae) por comunidades dominadas por gimnospermas de hojas más duras con mayor contenido de celulosa y lignina, como las Coniferales (Cheirolepidiaceae, Araucariaceae) y Ginkgoales (Anderson et al. 1999; Cascales-Minana y Cleal 2012; Spalletti et al. 2003). Esta transición hacia una vegetación típica del Jurásico inferior y la extinción de la flora de *Dicroidium* (Leppe et al. 2006; Spalletti et al. 2003) podría estar vinculada con la extinción de la mayoría de los herbívoros antes mencionados, a excepción de los arcosaurios (Singh et al. 2021).

La dieta ancestral de los dinosaurios fue carnívora, evidenciada por los dientes curvados y aserrados de los primeros saurisquios (Barrett et al. 2011; Ballell et al. 2022; Cabreira et al. 2016; Martínez et al. 2011; Sereno 1997; Sereno y Novas

1994). La transición a la herbivoría en Sauropodomorpha implicó modificaciones craneodentales tales como el desarrollo de dientes denticulados y lanceolados, cráneos más pequeños en proporción al cuerpo y una articulación mandibular desplazada ventralmente (Galton 1985; Barrett et al. 2011; Button et al. 2016; Ballell et al. 2022) (Fig. 5). Sin embargo, a diferencia de los ornitisquios que desarrollaron baterías dentales triangulares especializadas en la masticación (procesamiento oral), la evidencia en los sauropodomorfos indica una tendencia hacia al procesamiento gástrico del alimento. En este sentido, sus mandíbulas se especializaron en la ingesta masiva del material vegetal sin una trituración mecánica oral eficiente (Barrett y Upchurch 2005). En consecuencia, los sauropodomorfos desarrollaron diferentes estrategias para digerir el material vegetal que, a diferencia de la carne, necesita mayor tiempo para ser procesado y digerido (Sanson 2006; Ballell et al. 2022). La transición hacia una dieta estrictamente herbívora, acoplada al desarrollo de la cuadrupedia obligada y la tendencia al gigantismo, constituyeron las innovaciones clave que facilitaron la radiación global de Sauropodomorpha (Fig. 5) (Barrett y Upchurch 2005; Pol et al. 2020; Apaldetti et al. 2021). El incremento en la masa corporal de los sauropodomorfos también favoreció el desarrollo de tractos digestivos más eficientes, capaces de aumentar el tiempo de retención del alimento ingerido, con el fin de procesarlo correctamente, compensando así la limitada o nula masticación oral (Barrett y Rayfield 2006; Sander et al. 2010).

Mientras los sauropodomorfos se especializaron en una ingesta masiva, la recuperación biótica post-extinción permitió el resurgimiento de nichos tróficos que se perdieron con la extinción de otros herbívoros. Los Gremios Alimenticios Funcionales que desaparecieron en el Triásico (como los procesadores orales ligeros, despulpadores por cizallamiento y especialistas durófagos) resurgieron a medida que las condiciones climáticas se estabilizaron y las floras terrestres se recuperaron (Singh et al. 2021). Esto se vincula con una nueva diversificación herbívora, caracterizada por la convergencia evolutiva en el que grupos como los Ornitisquios (y posteriormente los mamíferos) desarrollaron patrones repetidos de especialización hacia una mayor eficiencia de mordida y un mayor procesamiento oral, restaurando los roles ecológicos previamente ocupados por procolofonoideos y rincosaurios (Singh et al. 2021). En contraste, Sauropodomorpha mantuvo su

tendencia hacia el procesamiento gástrico del alimento, convirtiéndose en los megaherbívoros dominantes durante el Mesozoico (Pol et al. 2020).

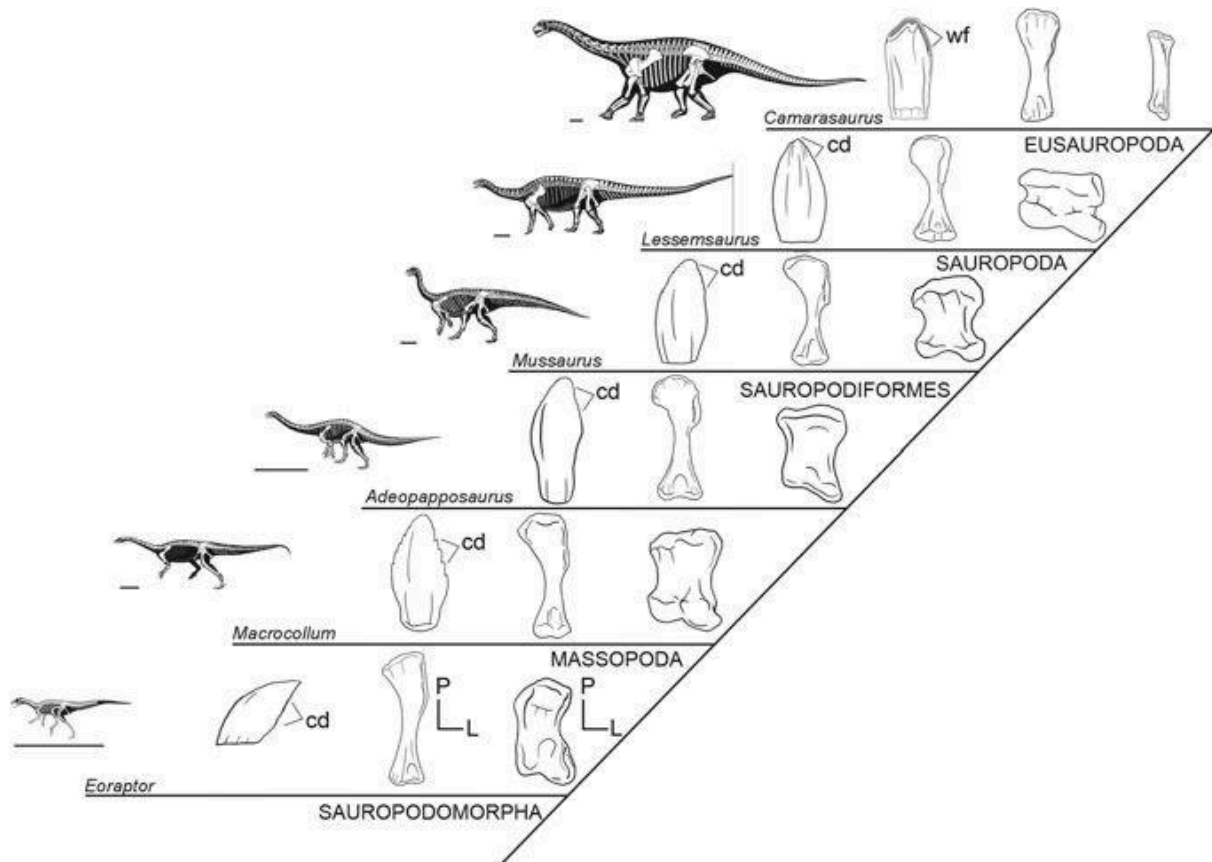


Figura 5. Tendencias evolutivas en los saurópodomorfos. Nótese la tendencia al gigantismo en el grupo, los dientes (vista labial) se modifican en cuanto a curvatura, constricción basal y dentículos. Los humeros (vista anterior, lado izquierdo) incrementan su robustez y la cresta deltopectoral se ensancha. Los metacarpianos I (vista dorsal, lado derecho, proximal hacia arriba) presentan un acortamiento drástico. Abreviaturas: **cd**, dentículos de la corona, **L**, lateral, **P**, proximal, **wf**, faceta de desgaste. Escala = 50 cm a excepción de *Eoraptor* (Escala = 20 cm). Tomada de Otero y Peyre de Fabrègues (2022).

II.4. Gastrolitos

II.4.1. Definición de gastrolito

El concepto de 'gastrolito' ha evolucionado significativamente desde su definición formal a mediados del siglo XIX, cuando se lo describió de manera simplificada como cualquier cálculo o roca estomacal (Mayne 1854 en Wings 2004). La ingesta deliberada de clastos con un diámetro superior a 0,063 mm se define como litofagia (Wings 2004), conducta que fue descrita en cocodrilos por primera vez en el siglo XVII por Oldenburg (1665) y se ha reportado en una gran diversidad de taxones tanto actuales como extintos.

A pesar de la abundancia en el registro fósil, varios aspectos de esta conducta siguen sin estar claros. Un aspecto clave para abordar el análisis, es utilizar una definición que delimite el término gastrolito. Tal y cómo menciona Wings (2004), usualmente se relaciona la definición con el uso que el animal hace de las rocas ingeridas, como por ejemplo la trituración del alimento o la flotabilidad en los animales acuáticos. Sin embargo, ante la falta de consenso sobre el rol biológico de las rocas en muchos grupos extintos, las definiciones contemporáneas se centran en el contexto tafonómico del hallazgo.

Considerando lo anterior, este trabajo adopta la definición propuesta por Wings (2004), quien describe a los gastrolitos como objetos duros sin valor calórico mantenidos dentro del tracto digestivo. Con el fin de diferenciar entre las rocas provenientes de la litósfera, y los cálculos biogénicos formados por procesos internos del organismo, en la bibliografía se diferencia el término "geo-gastrolito", el cual se define como sedimento ingerido por el animal (guijarros o grava), de los bio-gastrolitos (concreciones de invertebrados no patológicas) y pato-gastrolito (cálculos patológicos formados en el estómago) (Wings 2007).

Wings (2004; 2007) realizó el primer estudio exhaustivo de gastrolitos en vertebrados, señalando los criterios tafonómicos que se deberían tener en cuenta a la hora de verificar que los clastos hallados representan verdaderos gastrolitos. Este contexto, sólo se centra en la asociación esquelética entre el espécimen y los clastos según los siguientes factores sedimentológicos y tafonómicos:

- Rocas encontradas *in situ*.
- Matriz de grano fino que carece de dichos clastos en otras partes (depósitos de baja energía).
- Agrupación de rocas.
- Asociación con esqueletos articulados.
- Conservación en una posición anatómicamente correcta, preferiblemente dentro de la caja torácica.

A partir del análisis anterior, Wings (2004) elaboró una escala de autenticidad de los hallazgos en vertebrados fósiles que permite clasificar a los gastrolitos en una escala del 1 al 6 (Anexo 1), sólo la categoría 1 corresponde indubitadamente a la presencia de auténticos gastrolitos.

Por otro lado, actualmente se discute si los gastrolitos corresponden a trazas fósiles. Bertling et al. (2006), define a las trazas fósiles como "una estructura morfológicamente recurrente resultante de la actividad vital de un organismo individual (u organismo homotípico) que modifica el sustrato". Los gastrolitos, junto a los coprolitos y egagrópilas (regurgitaciones) representan un tipo de traza fósil denominado Digestichnia (Vialov 1972, véase Vallon 2012; y Hunt y Lucas 2021). Boucot y Poinor (2010) asignaron a los gastrolitos en la categoría más alta de evidencia de comportamiento fosilizada, e indicaron que los gastrolitos son principalmente útiles en la digestión (Hunt y Lucas 2021). En los estudios icnológicos contemporáneos, se argumenta que todas las trazas fósiles necesitan una nomenclatura icnotaxonómica formal según las reglas de la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica (Bertling et al. 2006). Sin embargo, aún no se ha propuesto ninguna icnotaxonomía para ellos (Hunt y Lucas 2021). Los gastrolitos son elementos que fueron ingeridos, concentrados, transportados y, en algunos casos, alterados por los animales. Es decir, son estructuras que no generan los organismos, sino que la modifican de su entorno, es por ello que los gastrolitos son coherentes con la definición de traza fósil de Bertling et al. (2006) (Hunt y Lucas 2021). Sin embargo, usualmente los estudios actuales no definen a los gastrolitos como trazas fósiles (p. ej., O`Gorman et al. 2013).

II.4.2. Función de los gastrolitos

La evidencia de gastrolitos en el registro fósil es irregular y a menudo contradictoria, lo que dificulta asignarles una función. En este sentido, resulta indispensable realizar un análisis comparativo fundamentado en taxones actuales para interpretar el uso biológico de los gastrolitos en vertebrados extintos (Whittle y Everhart 2000; Wings 2004, 2007). Si bien la función más conocida de los gastrolitos es la de descomponer mecánicamente los alimentos, se han formulado múltiples hipótesis sobre el rol de la litofagia en los vertebrados (Anexo 2). Es importante mencionar que las funciones mencionadas a continuación no son excluyentes entre sí, siendo incluso más probable que varias ocurran a la vez.

- *Trituración mecánica de los alimentos*: La descomposición mecánica del alimento es la función más citada en la bibliografía sobre gastrolitos, y a menudo está relacionada con la presencia de una molleja muscular (Wings 2004; Wings y Sander 2007; Hunt y Lucas 2021). Esta conclusión se realizó a partir del análisis en aves actuales, ya que la mayoría utilizan gastrolitos para facilitar su digestión (p. ej. Martínez 2008; Veliz Baldiviezo 2023). Dado que las aves carecen de dientes, el alimento ingerido atraviesa directamente el proventrículo (glandular), donde los jugos gástricos comienzan a digerirlo. Luego, llega a la molleja (muscular), lugar en el que ocurren las contracciones rítmicas y la consecuente trituración mecánica del alimento, aquí es donde intervienen los gastrolitos, contribuyendo a la desintegración mecánica de los alimentos (Wings 2004; 2007). Esta interpretación es la más frecuente para explicar los gastrolitos encontrados en vertebrados fósiles (Hunt y Lucas 2021). No obstante, no todos los individuos de una misma especie contienen clastos en su molleja por lo que, si bien los gastrolitos favorecen la digestión, no serían indispensables para la vida del animal (Mangold 1927 en Wings 2007). Por otro lado, los reportes generalmente no están respaldados por evidencia sedimentológica, tafonómica y paleobiológica, por lo que muchas veces se consideran cuestionables (Wings 2003 y 2004; Wings y Sander 2007).

- *Suministro de minerales*: La abrasión constante de los clastos dentro del tracto digestivo libera minerales que quedan disponibles para la absorción metabólica, funcionando como un suplemento nutricional (Setz et al. 1999; Wings 2007; Serafini et al. 2024).

- *Secreción gástrica y flora microbiana*: Aunque menos evidenciado de forma directa, se ha propuesto que la presencia de rocas podría estimular una mayor secreción de jugos gástricos (Fox 1976). Asimismo, algunos autores sugieren que la litofagia podría contribuir en el establecimiento y mantenimiento de una flora intestinal saludable, de manera análoga a la coprofagia, aunque esta hipótesis requiere mayor sustento experimental (Sokol 1971 en Wings 2004).

- *Mezcla de alimentos*: Vinculada a la trituración mecánica del alimento, se sugirió que los clastos también intervienen en la mezcla del bolo alimenticio, evitando el bloqueo del esfínter pilórico (Gillette 1994). Esta hipótesis también fue aplicada para los Saurópodos (Gillette 1994). Sin embargo, estudios en aves herbívoras demostraron que los clastos no se encuentran rodeados por los fluidos del estómago, sino que se incrustan directamente en el alimento despulpado, por lo que esta función fue desestimada (Wings 2007).

- *Alivio del hambre y conservación de la forma del estómago*: Observado en cocodrilos y pinnípedos, la ingesta de rocas previene la atrofia del estómago y alivia los espasmos durante periodos prolongados de ayuno, como las temporadas de reproducción y lactancia (Harrison y Kooyman 1968; Laws 1984; Howell 1930; citas en Wings 2004).

- *Termorregulación*: La capacidad de las rocas para almacenar el calor de manera más eficiente que el tejido orgánico dio lugar a la hipótesis de que los gastrolitos cumplen una función de termorregulación (Anton 2001 en Wings 2007). Anton (2001) propuso un modelo termodinámico para *Psittacosaurus*, sugiriendo que las rocas podrían haber aumentado la tasa de transferencia de calor conductivo en el dinosaurio.

- *Lastre y estabilización corporal*: Otra de las funciones más conocidas de los gastrolitos es la de ser utilizados como lastre, contribuyendo a la estabilización de los animales acuáticos, las rocas ingeridas le permitirían al animal mantener una posición de flotabilidad neutra debajo del agua (Cott 1961 en Wings 2007). Esta hipótesis, ha recibido mucho apoyo en la literatura sobre pinnípedos, cocodrilos y plesiosaurios (Drehmer y Oliveira 2003; Wings 2007). Por otro lado, el uso de los gastrolitos para la estabilización corporal también se ha interpretado para animales terrestres. Algunos autores, (p. ej., Wade 1989 en Wings 2007) sugirieron que los sauropodomorfos basales podrían haber utilizado los gastrolitos para desplazar su

centro de gravedad ventralmente, una función análoga al peso del extremo distal del pubis observado en diversos terópodos. En los sauropodomorfos basales, el pubis cuenta con una superficie ancha y cóncava en la cavidad corporal principal. La molleja debió estar en la porción posterior del intestino, de manera que cuando el animal se erguía, la molleja se apoyaba sobre el pubis, llevando el centro de gravedad del individuo hacia abajo y atrás, equilibrando sus cuerpos (Wade 1989 en Wings 2007).

- *Ingestión patológica (estrés)*: Frecuentemente documentada en animales en cautiverio (tortugas, cerdos, avestruces), donde el estrés pareciera inducir la litofagia (Rhodin 1974; Whittle y Everhart 2000; Wings 2004). Esta conducta se considera extremadamente rara en la fauna silvestre.

- *Ingestión accidental*: Es la explicación más plausible para la presencia de gastrolitos en muchos peces, lagartos, tortugas y especies de arcosaurios, ocurriendo eventualmente al capturar presas cercanas al sustrato o al ingerir una presa que ya contenía gastrolitos en su interior. No obstante, la probabilidad de que la ingesta sea accidental disminuye drásticamente a medida que aumenta la masa y el volumen total de los clastos (Wings 2004).

- *Acumulación tafonómica post-mortem*: Si bien es probable que los gastrolitos cumplan una función fisiológica en el organismo, también se podría interpretar que la presencia de rocas asociadas a un esqueleto se debe a la acumulación *post-mortem* de los clastos. Sin embargo, se espera que dicha acumulación sea un evento raro dado el número de registros de gastrolitos reportados (Wings 2004). Asimismo, la energía necesaria para desplazar las rocas hacia el interior del animal sería suficiente para desintegrar el cadáver, por lo que tal escenario se considera raro (Wings 2004).

II.4.3. Antecedentes de litofagia en vertebrados

II.4.3.1 Evidencias en vertebrados actuales

La presencia de gastrolitos no es exclusiva de un linaje particular, sino que representa una conducta extendida en la historia evolutiva de los vertebrados (Taylor 1993). En los taxones actuales, se han reportado casos en peces, mamíferos y reptiles (aves y cocodrilos principalmente) (Taylor 1993; Whittle y Everhart 2000; Rubio-Delgado et al. 2002; Wings 2004; 2007; Delgado-Bermeo y López-Ordóñez

2022). Las observaciones en los taxones modernos proporcionan el marco analítico para interpretar la presencia de gastrolitos en el registro fósil (Hunt y Lucas 2021).

Hay escasos reportes de gastrolitos en peces modernos, tanto Condrictios como Osteíctios cuentan con ejemplares litófagos (Whittle y Everhart 2000). No se conocen casos entre los anfibios actuales (Hunt y Lucas 2021). En el caso de los mamíferos, hay reportes especialmente en pinnípedos (Taylor 1993; Drehmer y Oliveira 2003; Wings 2007; Aguayo-Lobo y Oyarzún-Galaz 2024). Mientras que los pangolines y cerdos domésticos son los únicos mamíferos terrestres que se conoce que ingieren rocas (Whittle y Everhart 2000; Wings 2004). También se han reportado casos de gastrolitos en Lepidosaurios (lagartijas, y serpientes) y Testudines (Whittle y Everhart 2000; Wings 2007, Hunt y Lucas 2021). Sin embargo, los cocodrilos (p. ej. Romeu 1998; Delgado 2022) y las aves tales como las ratites (p. ej. Wings 2003; 2004; 2007) representan los hallazgos más comunes y mejor documentados de vertebrados litófagos, estos se vinculan a la molleja, estructura anatómica donde se encuentran los clastos (Fig. 6) (Hunt y Lucas 2021).

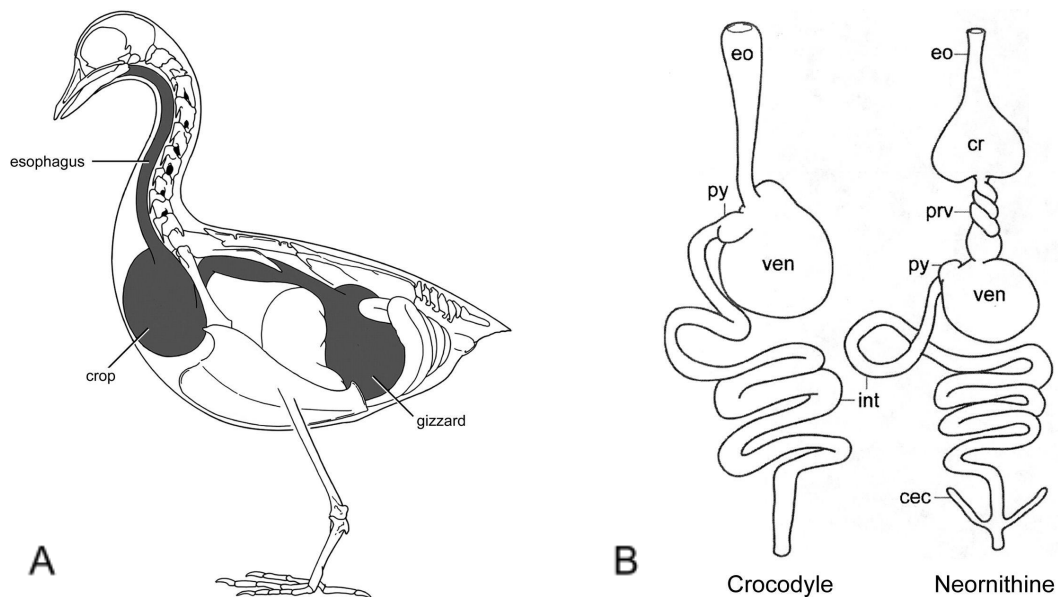


Figura 6. A. Ave moderna, se indica la posición del esófago (esophagus), el buche (crop) y la molleja donde están los clastos (gizzard). Tomada de Hunt y Lucas (2021). **B.** Comparación de los tractos digestivos de cocodrilos y aves. Tomada de Hunt y Lucas 2021. Abreviaturas: **cec**, ciego; **cr /crop**, buche; **eo**, esófago; **int**, intestinos; **prv**, proventrículo; **py**, cámara pilórica; **ven**, ventrículo.

Los avestruces, al igual que todas las ratites, carecen de buche. Su alimento se almacena inicialmente en el proventrículo, donde comienza la digestión química mediante la acción de jugos gástricos. Posteriormente, el contenido pasa a la segunda parte del estómago: el ventrículo o molleja, sitio donde se encuentra la mayoría de los gastrolitos (el resto se conservan en el proventrículo). La molleja se contrae de dos a tres veces por minuto, generando un movimiento continuo de las rocas que trituran el alimento (Wings y Sander 2007).

Wings (2004) y Wings y Sander (2007), desarrollaron experimentos con avestruces de granjas alemanas y sudafricanas con el fin de extrapolar esos resultados a los registros de gastrolitos en vertebrados fósiles. Los experimentos consistieron en suministrar a los avestruces rocas de forma cúbica compuestas de caliza, granito, sílex y cuarzo rosa (se seleccionó el cuarzo blanco de veta ya que componen la mayoría de los gastrolitos de forma natural). Luego, estas rocas fueron examinadas para determinar las modificaciones superficiales provocadas por el tracto digestivo. Además, se incorporaron al análisis datos de 26 especies de aves insectívoras, omnívoras y herbívoras portadoras de gastrolitos para obtener información más generalizada de especies de diversos tamaños. Estos resultados se compararon con los tres hallazgos de saurópodos con las mayores masas de gastrolitos (véase más adelante).

Los principales resultados obtenidos de los experimentos llevados a cabo por Wings y Sander (2007) fueron:

- Debido al ambiente altamente destructivo de la molleja, más de la mitad de la masa de las rocas calizas se perdió tras 24 horas en la molleja y el granito también se erosionó rápidamente. En contraste, el cuarzo rosa mostró la tasa de abrasión más baja: tras 60 días, solo se erosionó aproximadamente el 15% de su masa inicial.
- La forma cúbica de las rocas se mantuvo reconocible luego de los experimentos de abrasión. Sin embargo, debido a la alta tasa de abrasión, las superficies de corte inicialmente lisas se volvieron rugosas. Y la tasa de abrasión fue lo suficientemente alta como para que las muestras no desarrollaran un pulido. La pérdida de masa de los clastos (provocados por la alta abrasión) explica el motivo por el que las aves necesitan un suministro constante de rocas (Fig. 7).

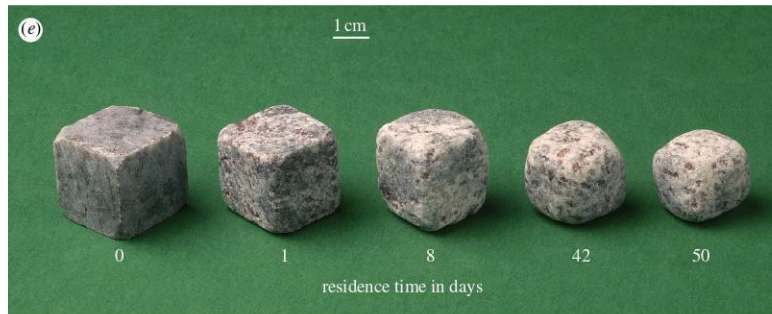


Figura 7. Secuencia de abrasión en muestras de granito experimentales en la molleja de avestruz. Nótese el desgaste en los bordes angulosos de los gastrolitos. Los números debajo de las muestras indican el tiempo de residencia en la molleja en días. Tomada de Wings y Sander (2007).

- La masa de los gastrolitos se correlaciona estrechamente con la masa corporal del animal, y la masa relativa de los gastrolitos mostró una distribución normal estrecha en torno a una masa media de gastrolitos del 1,05 % de la masa corporal. En las otras especies de aves analizadas, también se comprobó esta relación entre la masa corporal y la masa de los gastrolitos (Fig. 8).
- Al extrapolar estos resultados con los gastrolitos de saurópodos, se observa que la masa relativa de los gastrolitos de los saurópodos fue al menos un orden de magnitud menor que en las aves herbívoras (1% vs <0,03% en los saurópodos) (Fig. 8).

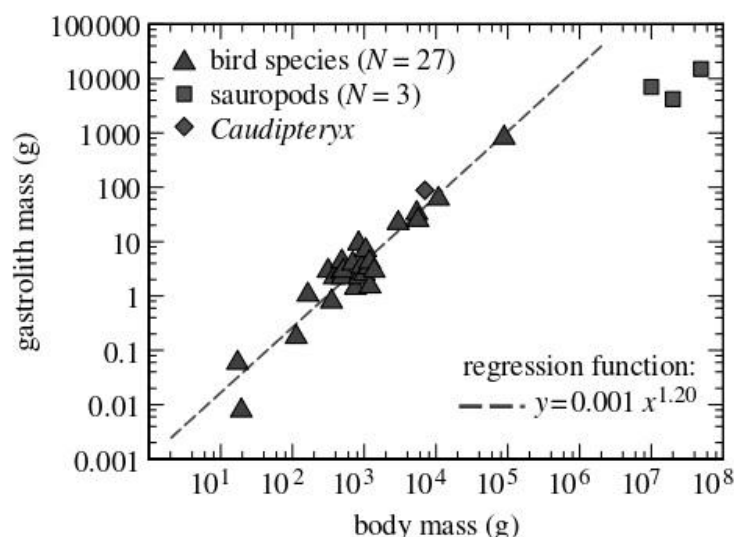


Figura 8. Relación entre la masa corporal y la masa de gastrolitos en aves (avestruces, aves silvestres y domésticas) y dinosaurios (Terópodo: *Caudipteryx* y Saurópodos: *Seismosaurus*, *Cedarosaurus* y *Dinheirosaurus*). Tomada de Wings y Sander 2007.

II.4.3.2 Evidencias en vertebrados fósiles

En el caso de los vertebrados fósiles, el registro de gastrolitos es escaso y discutido, siendo imposible identificar una especie extinta, excepto *Hovasaurus* que siempre se encuentra asociada a gastrolitos (Whittle y Everhart 2000). En los peces, el registro más antiguo corresponde a un posible caso de gastrolitos en placodermos del Devónico (Long y Trinajstić 2010), también se ha reportado otro caso en un espécimen de condictio (Moodie 1912). La evidencia en los anfibios es aún más escasa, siendo conocido un único caso de litofagia en la familia Rhytidosteidae (Warren y Hutchinson 1987 en Whittle y Everhart 2000). Por otro lado, la presencia de gastrolitos en mamíferos más antigua data del Mioceno, asociado a pinnípedos fósiles (Woodworth et al. 1934 en Whittle y Everhart 2000).

A su vez, Reptilia es el grupo con mayor representación en el registro fósil asociado a gastrolitos. La evidencia más extensa se encuentra en plesiosaurios, especialmente Elasmosáuridos (p. ej. Whittle y Everhart 2000; Everhart 2004; Schumacher y Everhart 2005; McHenry et al. 2005; Liggett 2005; Sato et al. 2006; Cerda y Salgado 2008; O'Gorman et al. 2012, 2013, 2019; Henderson 2024; Talevi et al. 2024) y pliosaurios (p. ej. Schumacher y Everhart 2005; Smith 2007; O'Keefe et al. 2009; Schmeisser y Gillette 2009; Kear 2016; Talevi et al. 2024). Por otro lado, ejemplares de caimanes, cocodrilos, lagartos, serpientes y tortugas del Mesozoico también están bien documentados como litofágicos (p. ej. Moodie 1912; Whittle y Everhart 2000). El primer registro de gastrolitos asociados a algún espécimen fósil fue en el 1930, en los eosuquios del Pérmico Superior: *Tangasaurus*, *Thadeosaurus* y *Hovasaurus* (Currie 1981; Whittle y Everhart 2000). Por otro lado, en lo que respecta a los Arcosauromorfos, encontramos a *Protorosaurus*, el tetrápodo más antiguo con gastrolitos, del Pérmico Superior (Munk y Sues 1993 en Whittle y Everhart 2000). Mientras que un *Teleosaurus* del Jurásico Superior fue el primer reporte en Cocodrilia (Saint Hilaire 1833 en Whittle y Everhart 2000).

En dinosaurios, si bien la ocurrencia de gastrolitos es común, los hallazgos están sujetos a discusiones debido a que sólo algunos casos podrían representar indudables gastrolitos. Los reportes de gastrolitos en Ornitisquios están asociados a hadrosaurios (Brown 1907 en Whittle y Everhart 2000), *Iguanodon* (Rivett 1956 en Whittle y Everhart 2000), *Psittacosaurus* (Fritz et al. 2011; Whittle y Everhart 2000), *Gasparinisaura* (Cerda 2008), *Haya* (Makovicky et al. 2011), un anquilosáurido

(Brown et al. 2020), *Changmiania* (Yang et al. 2020) y *Tenontosaurus* (Nudds et al. 2022).

Asimismo, en los terópodos, la mayoría de especímenes asociados a gastrolitos son Maniraptoriformes, los terópodos más cercanos a las aves (Hunt y Lucas 2021), tales como: el ornitomímido *Sinornithomimus* (Kobayashi y Lü 2003), y los oviraptorosaurios basales *Caudipteryx* (Ji et al. 1998; Zhou y Wang 2000; Zhou et al. 2000) y *Shenzhousaurus orientalis* (Ji et al. 2003). Además de algunos posibles registros en *Allosaurus* (Ayer 2000), *Baryonyx* (Charig y Milner 1997 en Wings 2004), *Pokilopleuron* (Allain 2005), *Limusaurus* (Xu et al. 2009), *Nqwebasaurus* (De Klerk et al. 2000).

Por otro lado, las evidencias de litofagia en las aves corresponden desde Cretácico Inferior hasta el Cuaternario (Wings 2004). Algunos ejemplares reportados son: *Pezophaps solitaria* (Newton y Clark 1879) y el dodo *Raphus cucullatus* (Fuller 2000); *Yanornis* (Zhou et al. 2004); *Protoplotus beauforti*, entre otros. Los casos más representativos son los del subfilo de Moas (p ej. Forbes 1892).

El clado de los sauropodomorfos es el grupo de dinosaurios donde se registran la mayor cantidad de asociaciones de gastrolitos y son los más estudiados por la gran cantidad de reportes citados en la bibliografía, y siempre vinculados a la trituración mecánica del alimento. Sin embargo, las interpretaciones sobre saurópodos han cambiado con el tiempo, cuestionando la veracidad de los hallazgos (Calvo 1994; Lucas 2000; Wings 2004; 2007; 2015). Esto se debe a la falta de asociación entre el material óseo y los clastos en varios hallazgos o por falta de profundidad en el análisis de los mismos (Wings 2004; Hunt y Lucas 2021).

Como se dijo anteriormente, en las aves actuales, los gastrolitos representan el 1% de su masa corporal, mientras que en los ejemplos de saurópodos con indudables gastrolitos (Gillette 1994; Dantas et al. 1998; Sanders y Carpenter 1998; Sanders et al. 2001; Myers 2004; Wings y Sander 2007), los clastos hallados son menos del 0,03%. Por lo tanto, según estos autores, el número de clastos encontrados no sería el suficiente para triturar la gran cantidad de alimento que estos animales ingerían. Si bien algunos registros de gastrolitos en saurópodos son contundentes desde el punto de vista tafonómico, es probable que estos animales no contaban con un molino gástrico similar al de las aves y la presencia de los clastos no se deba a la trituración mecánica del alimento (Wings 2004; Wings y

Sander 2007; Wings 2015; Hunt y Lucas 2021). Dado que los saurópodos ingerían la vegetación sin previa masticación, el consenso actual sugiere que estos dinosaurios utilizaban cámaras de fermentación para digerir la inmensa cantidad de material vegetal ingerido (Wings y Sander 2007). De esta forma, la función de los gastrolitos hallados en Saurópodos es confusa y está en discusión.

Por otro lado, en el caso de los sauropodomorfos no-saurópodos, los hallazgos corresponden a ejemplares considerablemente más pequeños que los saurópodos, como es el caso de *Gyposaurus* del sur de África (Bond 1955; Raath 1974; Cooper 1981); *Sellosaurus-Plateosaurus gracilis* de Alemania (Huene 1932; Galton 1973) y un reporte de *Ammosaurus* en Nueva Escocia, Canadá (Whittle y Everhart 2000) que al no ser un registro de gastrolitos publicado formalmente, no lo consideraremos en el análisis. Por otro lado, Weems et al. (2007) también reportó posibles gastrolitos en un sauropodomorfo no-saurópodos del Triásico tardío de Virginia, EE. UU. Sin embargo, los clastos encontrados representan un caso de “exolitos”, el cual se define como clastos aislados hallados en sedimentos de grano fino que si bien presentan características superficiales asociadas a gastrolitos (pulido inusual), no se encuentran vinculados a restos óseos (Wings 2004; 2007). Es por ello que no se podrían considerar como indudables gastrolitos. A diferencia de los saurópodos, los gastrolitos hallados en las formas basales de Sauropodomorpha si se asocian con la trituración mecánica del alimento, por lo que estos dinosaurios si podrían haber contado con “ un molino gástrico” (Galton 1976; 1985; 1986).

CAPÍTULO III

MARCO GEOLÓGICO

El espécimen propuesto a estudiar (PVSJ 1108) fue hallado en sedimentos rojizos de la Formación Quebrada del Puma, Cuenca Marayes-El Carrizal, Provincia de San Juan.

III.1 Cuenca Marayes-El Carrizal

El yacimiento paleontológico Balde de Leyes está ubicado en el Departamento Caucete, sudeste de la Provincia de San Juan, a 140 km de su capital, perteneciente a la Cuenca mesozoica continental Marayes-El Carrizal. El valor científico del yacimiento fosilífero Balde de Leyes ha sido ampliamente reconocido a partir de hallazgos significativos en el ámbito de la paleontología de vertebrados (p. ej., Apaldetti et al. 2011; 2018; Martínez et al. 2013; 2015; 2022; Sterli et al. 2020) lo que motivó su declaración como Reserva Paleontológica (Ley Provincial 1962-A) y propuesto a declararse Sitio de Patrimonio Mundial (Ley Provincial N 1976-L), siendo hoy uno de los yacimientos fosilíferos mesozoicos más importantes del mundo.

La Cuenca Marayes-El Carrizal es una cuenca rift producida por deformación intracratónica que forma parte de una serie de cuencas extensionales desarrolladas en el margen oeste de Pangea durante el Mesozoico temprano (p ej. Uliana y Biddle 1988; Ramos y Kay 1991; López Gamundí et al. 1994; Spalletti et al. 1999). Originalmente, fue estudiada por Bossi (1975) quien ordenó su estratigrafía, definiendo al Grupo Marayes constituido por las formaciones Esquina Colorada, Carrizal y Quebrada del Barro. Según Bossi (1975) el Grupo Marayes apoya en discordancia angular sobre el basamento cristalino (Grupo Valle Fértil), compuesto de metamorfitas, pegmatitas y algunos granitos (Bossi 1975; Bossi et al. 1974). A su vez, el Grupo Marayes es cubierto por discordancia erosiva por remanentes del Grupo El Gigante de edad Cretácico, representado por las formaciones La Cruz y El Toscal (Yrigoyen 1975).

En los últimos años, el equipo de geología del IMCN ha realizado exploraciones detalladas y con mayor profundidad en diferentes regiones de la Cuenca Marayes - El Carrizal, lo que ha llevado a nuevas interpretaciones y definiciones de su composición y estructuras (Colombi et al. 2015; 2021) (Tabla 1, Fig. 9).

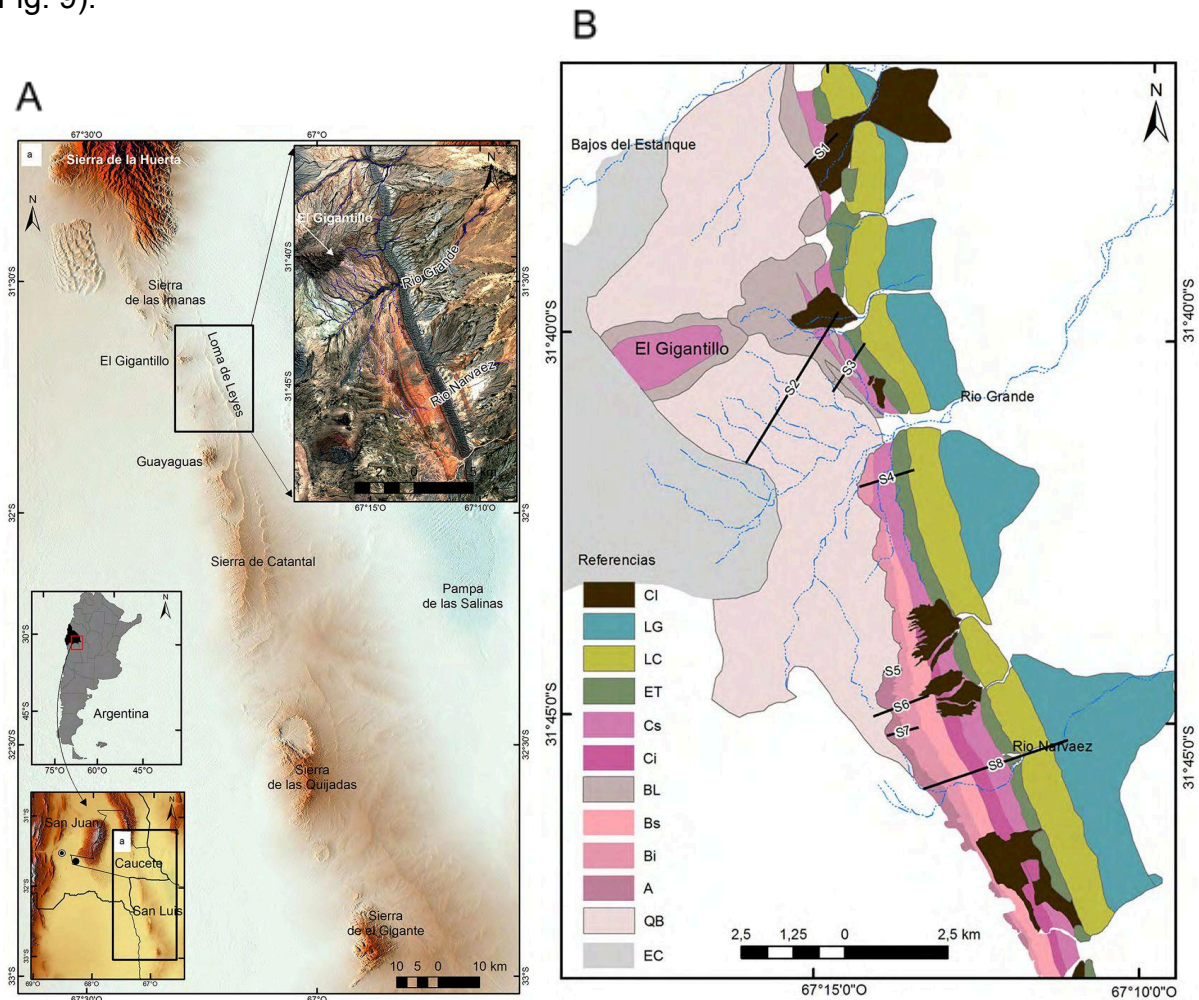


Figura 9. Mapa general de la Cuenca Marayes-El Carrizal en la Provincia de San Juan.

A. Ubicación de la Loma de Leyes, en los alrededores del cerro El Gigantillo y la quebrada de Narváez, donde afloran las cuencas Marayes-El Carrizal (Triásico-Jurásico) y San Luis (Cretácico). **B.** Mapa geológico regional propuesto por Colombi et al. (2021). Abreviaturas: **CI**, depósitos cuaternarios; **LG**, Formación Lagarcito; **LC**, Formación La Cruz, **ET**, Formación El Toscal; **Cs**, **Ci**, corresponden a los niveles inferior (**Ci**) y superior (**Cs**) de la Unidad C (redefinida como Formación Rancho Grande en Colombi et al. (2021); **BL**, Formación Balde de Leyes; **Bs**, **Bi**, corresponden a los paquetes inferior (**Bi**) y superior (**Bs**) de la Unidad B, reinterpretada por Colombi et al. (2021) como una continuación lateral de la Formación Balde de Leyes; **A**, Formación Quebrada del Puma; **QB**, Formación Quebrada del Barro; **EC**, Formación Carrizal. Colombi et al. (2021).

- Formación Esquina Colorada

Fue introducida por Borrello (1946) como "Grupo Esquina Colorada" y corresponde a los "Estratos de Paganzo" y "Estratos de Río Seco" de Bergmann (1948). Tiene aproximadamente 500 metros de espesor y se compone de conglomerados, areniscas, diamictitas y tobas. Bergmann se basó en Bodenbender (1912) para reconocer los Pisos I y II de los Estratos de Paganzo (Bergman 1948). Borrello (1946) mencionó la presencia de fragmentos de huesos en la Quebrada del Carrizal, aunque los mismos no fueron estudiados con detalle. Con base en la posición estratigráfica y la correlación con las formaciones Chañares, Ischichuca y Los Rastros de la Cuenca Ischigualasto - Villa Unión, se considera tentativamente a la Formación Esquina Colorada una edad Triásico medio (Yrigoyen y Stover 1970). La Formación Esquina Colorada, introducida por Borrello (1946) como "Grupo Esquina Colorada", se correlaciona con los "Estratos de Paganzo" y "Estratos de Río Seco" de Bergmann (1948).

- Formación Carrizal

Por encima de la Formación Esquina Colorada, se encuentra la Formación Carrizal. Esta unidad geológica presenta un espesor que oscila entre los 100 y 350 metros y está compuesta por areniscas, conglomerados cuarzosos, limonitas y carbón. Los primeros estudios sobre esta formación fueron realizados por Borrello (1946), quien la designó como "Grupo de Carrizal", limitando esta denominación únicamente al sector superior. Al sector inferior, Borrello (1946) lo denominó "Grupo de la Quebrada de la Mina". Posteriormente, Bossi (1975) unificó estos "Grupos" en la Formación Carrizal, al considerar que las distinciones empleadas por Borrello (1946) eran válidas solo a nivel local. La presencia de flora y polen correspondientes a la "flora de *Dicroidium*" en la Formación Carrizal permitió a Bossi (1975) asignarle una edad triásica y correlacionarla con la Formación Ischigualasto de la Cuenca de Ischigualasto Villa – Unión.

- Formación Quebrada del Barro

La Formación Quebrada del Barro, con un espesor que varía entre 900 y 1400 metros, se encuentra estratigráficamente por encima de la Formación Carrizal. Litológicamente, esta unidad se compone de conglomerados de grano fino a medio, dispuestos en capas gruesas. Estos conglomerados contienen rodados de

metamorfitas, subangulosos a subredondeados, caracterizados por pátnas de MnO_2 e impregnaciones de Fe_2O_3 . Presentan buena imbricación y una disposición gradada normal. Se intercalan areniscas micáceas, friables y generalmente masivas (Bossi 1975). Históricamente, el nombre "Formación Quebrada del Barro" fue introducido por Borrello (1946) como parte del "Grupo de la Quebrada del Barro". Sin embargo, la asignación de su edad ha variado a lo largo del tiempo. Inicialmente fue considerada cretácica por Bodenbender (1912) y Rassmuss (1922). Posteriormente, Rosén (1930, citado por Bergman 1948) la ubicó en el Rético. Finalmente, otros autores (De la Mota 1959, citado por Flores 1969; Bossi 1975) la asignaron al Triásico superior. Estudios estratigráficos y sedimentológicos más recientes, como los de Colombi et al. (2015), han corroborado su pertenencia al periodo Triásico basándose en la paleofauna que contiene. Esta paleofauna es notablemente diversa e incluye terópodos y sauropodomorfos (dinosaurios), cinodontes, protosúquidos, rautisúquidos y esfenosúquidos (arcosaurios), esfenodontes, tortugas basales y pequeños pterosaurios (Martínez et al. 2013, 2015).

- Formación Balde de Leyes

La Formación Balde de Leyes alcanza un espesor de 170 metros. Su base está marcada por una discordancia erosiva donde conglomerados polimícticos espesos se apoyan sobre las pelitas y evaporitas de la Formación Quebrada del Barro (Colombi et al. 2015), aunque posteriormente, estos autores confirman que la Formación Balde De Leyes es suprayacente a la nueva unidad denominada Formación Quebrada Del Puma (ver Colombi et al. 2021). La transición entre ambas formaciones se distingue por la intercalación de niveles de color rojizo claro en la Formación Quebrada del Barro y rojo oscuro, con mayor grosor, en la Formación Quebrada del Puma (Colombi et al. 2021). El techo de la Formación Balde de Leyes se caracteriza por depósitos de areniscas finas intercaladas con láminas de evaporitas. Originalmente, la paleofauna monoespecífica hallada en la zona (*Leyesaurus marayensis*) se asoció a la Formación Quebrada del Barro (p ej. Apaldetti et al. 2011). Sin embargo, estudios estratigráficos y sedimentológicos posteriores la vincularon con la Formación Balde de Leyes (Colombi et al. 2015; 2021; Peyre de Fabregues et al. 2025). Esta asignación permite sugerir una edad de Jurásico temprano para la Formación Balde de Leyes, basándose en su correlación con la Formación Cañón del Colorado del depocentro de Mogna y a su vez con la

Formación Upper Elliot de la cuenca del Karoo, Sudáfrica (Martínez 2009; Apaldetti et al. 2011; Colombi et al. 2021).

- Formación Rancho Grande.

La Formación Rancho Grande fue definida por Díaz (1947) y luego formalizada por Criado Roque et al. (1981) en la sierra de Guayaguas y si bien se le dio estatus formacional, su nominación está en desuso (Stipanovic y Marsicano 2002). Estudios posteriores llevados a cabo por Colombi y colaboradores (2021), llevaron a reinterpretar afloramientos que previamente fueron interpretados como Formación El Jume por correlación con los definidos en la sierra El Gigante (Flores 1969; Gardini et al. 2009). Sin embargo, los mismos no presentan continuidad lateral y difieren con la caracterización litofacial del área tipo, por lo que se descartó que estos niveles corresponden a la Formación El Jume de edad cretácica. Además, no se asemejan a ninguna unidad previamente definida en la porción norte de la comarca y se destaca la continuidad lateral de esta unidad desde El Gigantillo hasta el cerro Guayaguas, coincidente con los niveles descritos por Díaz (1947) como Formación Rancho Grande, lo que llevó a nominar a estos afloramientos como Formación Rancho Grande, previamente interpretada como Formación El Jume.

En este contexto, la Formación Rancho Grande, reinterpretada por Colombi et al. (2021), presenta un espesor variable que aumenta lateralmente, oscilando entre los 60 metros en ciertas secciones hasta alcanzar un máximo de 350 metros en la zona sur. Su base se apoya mediante un contacto transicional sobre la Formación Balde de Leyes, mientras que se dispone en contacto neto sobre la Formación Quebrada del Barro. El techo de la unidad se define por una discordancia angular de bajo ángulo con la suprayacente Formación El Toscal. Litológicamente, la formación se caracteriza por una intensa deformación sinsedimentaria, vinculada a la abundancia de yeso, y por la alternancia de dos asociaciones de facies principales. La primera se encuentra asociada a una cuenca de barreal efímero, compuesta de pelitas, areniscas finas laminadas y niveles de evaporitas; la segunda, interpretada como una zona supralitoral/litoral de barreal, incluye areniscas laminadas, cuerpos tabulares y dunas eólicas formadas por el retrabajo del viento en estaciones secas.

EDAD	Flores y Criado Roque (1972)	Bossi (1976)	Flores (1969), Rivarola y Spalletti (2006), Gardini et al. 2009, Castillo Elías (2016)	Colombi et al. 2021
CRETÁCICO			Fm Lagarcito	Fm Lagarcito
			Fm La Cruz Fm El Toscal	Fm La Cruz Fm El Toscal
			Fm La Cantera	Fm La Cantera
			Fm El Jume Fm Los Riscos	Fm El Jume Fm Los Riscos
JURÁSICO				
	Fm Lagarcito			?
	?			Fm Rancho Grande
TRIÁSICO	Fm La Cruz	Fm Quebrada del Barro	Fm Quebrada del Barro	Fm Balde de Leyes=Fm Guayaguaz Fm Quebrada del Puma
	Fm El Toscal			Fm Quebrada del Barro
	Fm La Cantera	Fm Carrizal	Fm Carrizal	Fm Carrizal
	Fm El Jume			
	Fm Los Riscos	Fm Esquina Colorada	Fm Esquina Colorada	Fm Esquina Colorada

Tabla 1: Comparación entre los esquemas estratigráficos previamente interpretados (p. ej., Flores 1969, Flores y Criado Roque 1972, Gardini et al. 2009, Rivarola y Spalletti 2006, Castillo-Elías 2016) y la propuesta de la contribución más reciente para las cuencas de Marayes-El Carrizal (Triásico Jurásico) y San Luis (Cretácico). Tomada de Colombi et al. (2021).

III.1.1. Formación Quebrada Del Puma

La Formación Quebrada del Puma ha sido recientemente propuesta para la serie estratigráfica que conforma la cuenca triásica-jurásica Marayes-El Carrizal en la Provincia de San Juan (Tabla 1, Fig. 9). Como se dijo anteriormente, la estratigrafía clásica de la cuenca Marayes–El Carrizal reconoce tres unidades estratigráficas: las formaciones Esquina Colorada, Carrizal y Quebrada del Barro (Bossi 1976). Sin embargo, diversos hallazgos significativos en el área de la paleontología de vertebrados triásicos (p. ej., Apaldetti et al. 2011; Martínez et al. 2013; 2015) impulsaron recientemente una revisión detallada de la sucesión estratigráfica (p. ej., Colombi et al. 2015; 2021). A partir de estos últimos estudios sedimentológicos y paleontológicos en la Cuenca Marayes-El Carrizal, se logró una mejor caracterización ampliando los sectores superiores de la secuencia sedimentaria. Como resultado, en 2015 se redefinió el Grupo Marayes incorporando una nueva unidad en su parte superior, la Formación Balde de Leyes (Colombi et al. 2015). Posteriormente, Colombi et al. (2021) realizaron una revisión integral de la estratigrafía y evolución paleoambiental de la cuenca, donde propusieron dos nuevas unidades estratigráficas. De esta manera, la sucesión de la cuenca triásica-jurásica Marayes-El Carrizal estaría representada por las formaciones Esquina Colorada (aflorante en la Sierra de La Huerta), Carrizal, Quebrada del Barro, Quebrada del Puma, Balde de Leyes (eq. Lateral de la Formación Guayaguas) y Rancho Grande; y la cuenca cretácica de San Luis por las formaciones El Toscal, La Cruz y Lagarcito (Tabla 1), ampliando así la comprensión del relleno sedimentario y la historia geológica de la región.

Según Colombi y colaboradores (2021), la edad de la asociación paleofaunística recientemente encontrada (entre ellos el espécimen PVSJ 1108 estudiado en la presente tesis de grado), es que la edad de la Formación Quebrada del Puma se la considera triásica-jurásica (Raetiano-Hettangiano; ver Tabla 1). Si bien todavía no está estudiada en detalle, la paleofauna de esta unidad está constituida por esfenodontes, pseudosuquios cocodriliformes, variedad de dinosaurios sauropodomorfos massospondylidos y sauropodiformes, dinosaurios terópodos ceratosáuridos y cinodontes tritheledóntidos.

El paleoambiente de la Formación Quebrada del Puma está conformado por una asociación de facies con elementos arquitecturales característicos (Tabla 2). Hacia las zonas de mayor relieve relativo del paleovalle, se encuentra un paleoambiente de abanico aluvial de proximal a medio. En este sector, los canales multiepisódicos están compuestos por arenas y gravas pobremente seleccionadas, junto con flujos de detritos presentes como lóbulos o capas masivas de conglomerados. Estos depósitos gruesos evidencian un ambiente de alta energía. Asociados a estos canales, se desarrollaron elementos de llanura de inundación proximal, representados por cuerpos tabulares de areniscas finas y limolitas. Un rasgo particular es el predominio de clastos o granos de cuarzo muy angulosos (Colombi et al. 2021).

Por el contrario, hacia la zona de menor relieve relativo del paleovalle, se reconocen como elemento dominante los campos de dunas eólicas. Mientras que, hacia arriba de la sucesión, se instaló una zona supralitoral de barreal confinado conformado por depósitos laminares de areniscas, vinculados al carácter instantáneo y torrencial de sistemas efímeros.

Formación	Asociación de facies	Elemento arquitectural	C:LI	Paleoambiente de la AF	Paleoambiente de la formación	Edad de la asociación fosilífera		
QUEBRADA DEL PUMA (Unidad A)	UA-Ac (110m)	CHm(s/g)	15:1	Abanico aluvial proximal a medio confinado	Depósitos de abanico aluvial que gradan verticalmente a facies de supra litorales de barreal confinadas. Depósitos eólicos en las hombrera de los paleovalles	Triasico Superior (Raetiano-Hettangiano)		
		PO						
		SG						
	UA-Bc (70m)	D	-	Campo de dunas				
		LA						
	UA-Cc (60m)	LS	-	Zona supralitoral de barreal en valle confinado				

Tabla 2. Síntesis del análisis sedimentológico y bioestratigráfico de La Formación Quebrada del Puma. Tomada de Colombi et al. (2021). Abreviaturas: **CHm(s/g)**, canales multiepisódicos gravo-arenosos; **PO**, llanuras de inundación proximales; **SG**, flujos de detritos; **D**, dunas eólicas; **LA**, acreción lateral; **LS**, láminas de areniscas laminadas.

CAPÍTULO IV

MATERIALES Y MÉTODOS

IV.1. Materiales

El material propuesto a estudiar corresponde a un ejemplar de dinosaurio (PVSJ 1108), perteneciente a la colección de paleovertebrados del Instituto y Museo de Ciencias Naturales (IMCN) de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de San Juan.

El PVSJ 1108 está representado por un esqueleto articulado e incompleto, que preserva la mayoría de los elementos de la región torácica y abdominal (Fig. 12–15 y 18). El PVSJ 1108 preserva dos vértebras cervicales (C9–C10), ocho vértebras dorsales (D1 - D8), una vértebra caudal y fragmentos de costillas asociadas a las vértebras D2, D4, D5 y D6, la cintura escapular representada por ambos coracoides, escápula izquierda, un fragmento proximal de escápula derecha y ambas placas esternales. El miembro anterior izquierdo preserva el húmero, extremos distales y proximales de radio y ulna, mano con los carpianos distales y metacarpianos articulados y fragmentos de falanges no-terminales y los tres primeros ungües. Además, el ejemplar incluye un cúmulo de 42 clastos asociados a los elementos de la caja torácica (Fig. 13), que fueron el objetivo principal de estudio en el presente trabajo final de licenciatura.

IV.2. Métodos

El testeo de las hipótesis requirió de las siguientes etapas: 1) Preparación mecánica del material en laboratorio y modelado 3D, 2) Descripción anatómica-comparativa del PVSJ 1108, 3) Descripción y contextualización de los clastos asociados al esqueleto, 4) Análisis de las relaciones de parentesco (relaciones filogenéticas) entre Sauropodomorpha.

IV.2.1 Recopilación bibliográfica

La lista bibliográfica incluyó trabajos científicos relacionados a taxonomía y anatomía morfológica general de Sauropodomorpha, particularmente formas no-saurópodos del Triásico y Jurásico de Gondwana.

Para el estudio de los gastrolitos asociados se tuvieron en cuenta trabajos con evidencias de gastrolitos en dinosaurios y especialmente en dinosaurios sauropodomorfos, como así también aquellos registrados en otros grupos de dinosaurios y otros vertebrados fósiles y actuales. Con el fin de contextualizar el escenario paleoambiental y la posible implicancia en la función de los clastos hallados, se consultaron estudios sobre la paleogeografía y paleoecología del período Triásico - Jurásico, particularmente de Argentina.

IV.2.2. Preparación mecánica en laboratorio

La preparación mecánica del PVSJ 1108 fue llevada a cabo en el Laboratorio de Paleontología del IMCN de la FCEFN-UNSJ bajo las instrucciones y supervisión del profesional técnico Diego Abelín. El proceso consistió en la remoción controlada de la matriz sedimentaria en sectores del ejemplar que presentaban un bajo grado de preparación previa. Se utilizaron lupas binoculares y martillos neumáticos de tipo ARO accionados por aire comprimido, los cuales generan pequeñas vibraciones que permiten erosionar de forma controlada el sedimento que contiene y rodea al material fósil, dejando expuestos los restos óseos de interés. Con el fin de preservar la posición *in situ* de los clastos, en este sector sólo se utilizaron puntas de acero y pinceles para remover el sedimento circundante a ellos de forma manual. Posteriormente los clastos fueron consolidados con pegamento para preservar su posición original.

Dado que PVSJ 1108 aún se encontraba en la cápsula de yeso y tela arpillera (bochón) en la que fue extraído del sitio del hallazgo, inicialmente sólo eran visibles algunos elementos, dejando al descubierto la región ventral del espécimen. Con el objetivo de lograr un análisis completo del material, se procedió a rotarlo y así obtener una visión integral. Se encapsuló la región visible (ventral) con una nueva cubierta de yeso y tela arpillera para rotar el espécimen de manera segura. Una vez expuesta la región dorsal, se continuó con la preparación del fósil. Para asegurar la integridad de las piezas durante este proceso, se elaboró un molde mediante impresión 3D. Así, se obtuvieron dos estructuras rígidas para poder rotarlo y acceder al material desde la región ventral y dorsal indistintamente. Ambas caras fueron consolidadas con Paraloid B-72 al 8%, con el fin de brindarle mayor resistencia al frágil material de estudio.

Por otro lado, se prepararon las piezas desarticuladas y aisladas de PVSJ 1108, correspondientes a las vértebras cervicales (C9 - C10), dorsales (D7 - D8), y mano derecha del espécimen, la mano izquierda ya se encontraba parcialmente preparada. Durante todo el proceso, las piezas que se fragmentaron por el accionar mecánico de los martillos neumáticos o que ya se encontraban fragmentadas por factores tafonómicos, fueron pegadas y reubicadas con el uso de pegamento cianoacrilato.

IV.2.3. Elaboración de modelos 3D e impresión del molde

La generación de modelos digitales es fundamental para preservar digitalmente el material fósil, facilitar la investigación colaborativa compartiendo réplicas virtuales y exponer los resultados en actividades de divulgación. En este sentido, se desarrollaron modelos digitales de ambas caras de PVSJ 1108, los cuales también serán útiles para obtener impresiones 3D del material. Como se mencionó anteriormente, fue necesario desarrollar un molde para rotar al espécimen y permitir la visualización de los clastos. Para ello, se generó un modelo 3D de la vista dorsal del material en el bochón, para luego obtener su imagen “negativa” (inversión volumétrica). A su vez, el molde también actuó como soporte del material para ser guardado en la colección de paleovertebrados del IMCN. Estas actividades fueron llevadas a cabo bajo la colaboración especializada y técnica del paleoartista Ulises Sosa, miembro del equipo de paleoarte del IMCN.

- *Digitalización 3D de las vistas externas:* la digitalización del ejemplar en el bochón fue realizada mediante un escáner de luz láser marca CREALITY. Este dispositivo captura la geometría y textura de objetos reales con alta precisión para su conversión en modelos digitales. Para ello, se colocaron puntos reflectantes sobre el fósil para que el escáner logre detectar la pieza. Los archivos generados se transfirieron a la aplicación vinculada a CREALITY para suprimir las porciones sobrantes del objeto escaneado. Posteriormente, el archivo se exportó en formato Ply para su procesamiento en el software ZBrush. En esta etapa se llevó a cabo el cierre de mallas, la corrección de artefactos digitales y el pulido de superficies innecesarias. Además, se utilizó material previamente digitalizado de *Ingentia prima* con el fin de reconstruir los miembros anteriores incompletos del espécimen PVSJ 1108 y obtener una visualización más completa del hallazgo (Fig. 24). Una vez

obtenido el modelo 3D de las superficies externas, se ajustaron las proporciones y escalas. La digitalización 3D obtenida será utilizada para el presente trabajo y para futuras actividades de divulgación de los resultados.

- *Impresión del molde*: La impresión del soporte se llevó a cabo utilizando la tecnología de Modelado por Deposición Fundida, empleando filamento de PLA (Ácido Poliláctico), por su alta estabilidad y rigidez. Debido a las dimensiones del ejemplar PVSJ 1108 y a las limitaciones de impresión del equipo, se imprimió en dos partes que luego fueron soldadas. Este proceso consistió en el ensamblaje mediante el uso del mismo polímero base como material de aporte para fundir las uniones, logrando una fusión cohesiva entre ambas partes. Finalmente, los espacios intersticiales o porosidades resultantes de la impresión fueron rellenados también con el mismo polímero base. De esta forma, se obtuvo un molde único para ser usado en la rotación del material y en su posterior almacenamiento en la colección.

- *Digitalización 3D por fotogrametría*: Por otro lado, con el fin de registrar la posición *in situ* de los clastos, se elaboró una copia digital del material fósil. Fue implementada la técnica de Fotogrametría digital de corto alcance para obtener un modelo a color del fósil. La técnica de fotogrametría consiste en obtener modelos tridimensionales a partir del procesamiento de múltiples fotografías solapadas entre sí desde diversos ángulos alrededor del objeto. En este contexto se tomaron 40 fotos en diferentes vistas y posteriormente se utilizó el software 3DF Zephyr, el cual generó una superficie sólida conocida como malla de polígonos a partir de las 40 imágenes cargadas.

IV.2.4. Descripción anatómica del PVSJ 1108

Se realizó una observación directa del material para su descripción anatómica con el fin de conocer la anatomía del ejemplar y posteriormente determinar las relaciones filogenéticas. Además, se llevó a cabo un análisis comparativo con los géneros de sauropodomorfos basales y sauropodiformes no-saurópodos del Triásico-Jurásico, particularmente de Gondwana.

IV.2.5. Análisis filogenético

Para determinar las relaciones de parentesco del PVSJ 1108 entre Sauropodomorpha, se realizó un análisis filogenético utilizando la metodología

cladística (i.e. Sistemática Filogenética) bajo el criterio de parsimonia (Farris 1983). Para esto se utilizó la matriz de datos morfológicos-filogenéticos publicada por Pol et al. (en prensa). La matriz de 421 caracteres y 91 taxones fue procesada en el programa Mesquite (Madison y Madison 2025) donde se agregaron datos de medidas, notas y fotografías. Una vez asignado los estados correspondientes a los caracteres evaluables, la matriz resultante fue analizada utilizando el programa TNT 1.6 (Goloboff y Morales 2023).

IV.2.6. Estimación del tamaño y masa corporal

Las estimaciones del tamaño corporal son de interés en este contexto dado que existe una relación entre el tamaño del animal y evidencias de litofagia en animales vertebrados (Wings y Sander 2007).

Las estimaciones de la masa corporal en dinosaurios sauropodomorfos han sido propuestas a partir de las dimensiones de los elementos óseo más largos, tanto del miembro anterior (húmero) como del posterior (fémur), los cuales tienen relación con el tamaño corporal (Campione y Evans 2012). El PVSJ 1108 preserva uno de los húmeros completos, pero no preserva ninguno de los dos fémures, lo que impide estimar el tamaño corporal con las fórmulas clásicas de estimación.

Con la finalidad de poder conocer el tamaño corporal estimativo del PVSJ 1108 y compararlo con otros sauropodomorfos, utilizamos el largo del húmero como elemento comparativo con otros taxones de Sauropodomorpha. Así se comparó el máximo largo longitudinal del húmero con aquellos de otras especies que dispongan tanto del mismo elemento (húmero) como con un valor de masa corporal ya estimado (i.e., Benson et al. 2017), a través de una regresión lineal logarítmica (ver resultados). Aunque esto no proporciona un valor preciso, nos ayuda a tener valores de referencias y así poder interpretar si el conjunto de clastos asociados al ejemplar puede tener relación con los valores asociados a la litofagia en otras especies. Esto nos permite testear la hipótesis principal de este trabajo.

IV.2.7. Análisis de los clastos

Se caracterizó a los clastos con el fin de discutir su origen y funcionalidad. Se analizaron propiedades cuantitativas y cualitativas, principalmente de los clastos que

se logró identificar de la matriz. Las propiedades que se registraron son las que usualmente se tienen en cuenta a la hora de analizar gastrolitos en vertebrados fósiles (Calvo 1994; Gillette 1994; De Klerk et al. 2000; Everhart 2000; Cicimurri y Everhart 2001; Sanders et al. 2001; Zhou et al. 2004; Cerda 2008; Cerda y Salgado 2008); y vertebrados actuales (Barrentine 1980; Best y Gionfriddo 1991; 1994; Gionfriddo y Best 1996; Spletstoeser y Todd 1999; De Villiers y de Bruyn 2004).

- Propiedades Cuantitativas

1. *Número total de clastos visibles*: se cuantificaron los clastos visibles en ambas caras del PVSJ 1108. Se espera que algunos clastos aún se encuentren cubiertos por sedimento, por lo que es probable que el número sea mayor al registrado.
2. *Dimensión de cada clasto*: las mediciones se realizaron con un calibre milimetrado y siguiendo el diagrama presentado por Pettijohn (1980) (Fig. 10), en el que se establece cómo describir la forma de un clasto, según los siguientes ejes:

Eje Mayor (a): La longitud máxima del clasto.

Eje Intermedio (b): El ancho máximo transversal medido perpendicularmente al eje a.

Eje Menor (c): El grosor máximo medido perpendicularmente al plano formado por a y b.

La mayoría de los clastos se encuentran parcialmente cubiertos de sedimento, es por ello que sólo fue posible cuantificar las medidas de 33 (de un total de 42 visibles), los cuales presentaban sus caras totalmente expuestas. No se removió el resto de la matriz circundante ya que se priorizó conservar la posición *in situ* de los clastos.

3. *Esfericidad*: Se registró el grado en el que los clastos se aproximan a una forma esférica perfecta. Este parámetro es tenido en cuenta en algunos estudios previos sobre gastrolitos (p ej. Sanders et al. 2001; Cerda 2008; Cerda y Salgado 2008). Según Blatt et al. (1972), la esfericidad (ψ), se define como la relación entre el diámetro de una esfera de volumen equivalente al de una

partícula (clasto en este caso) y el diámetro de esa partícula. Bajo el supuesto de que cada clasto es un elipsoide regular de tres ejes, se utilizaron los valores obtenidos en el ítem anterior (tres ejes principales) para cuantificar la esfericidad de cada clasto de forma indirecta, con la siguiente ecuación:

$$\psi = \sqrt{\frac{c^2}{ab}}$$

Los valores varían entre cero y uno, los más cercanos a 1 indican una esfericidad muy alta.

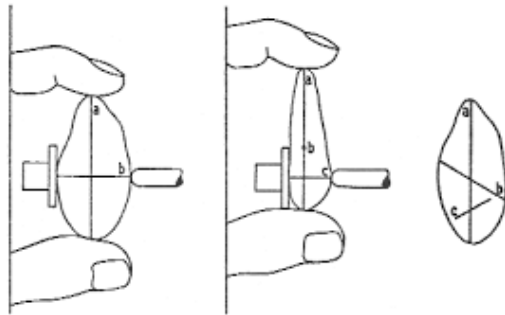


Figura 10. Ejes medidos de cada clasto. Tomada de Cerda y Salgado 2008.

4. *Forma de cada clasto:* La forma de los clastos fue categorizada siguiendo el sistema de clasificación de Zingg (1935), basado en la relación entre los tres ejes principales ya registrados, tal como se describe en Pettijohn (1980). Este método define cuatro clases morfológicas principales (Esferoidal, Discoidal, Prolato y Tabular).

Relación de Ejes	$c/b < 2/3$	$c/b > 2/3$
$b/a > 2/3$	DISCOIDAL	ESFEROIDAL
$b/a < 2/3$	TABULAR	PROLATO

En donde cada categoría se define como:

Esferoidal: Los tres ejes son similares. El clasto tiende a ser una esfera o cubo.

Discoidal: El largo y el ancho son similares, pero el grosor es mucho menor.

Prolato: El largo es mucho mayor que el ancho y el grosor.

Tabular: Los tres ejes son marcadamente diferentes entre sí.

5. *Peso de los clastos:* Se seleccionó una submuestra de veinte clastos que se encontraban accesibles a ser aislados de la matriz para ser pesados. Dado que se priorizó conservar su posición *in situ* en el sedimento, no se extrajo el resto de los clastos. Sin embargo, el peso total fue estimado utilizando como base los valores previamente obtenidos.

Para pesar cada clasto se utilizó una balanza de uso general. El instrumento está provisto de una plataforma de pesaje plana y una pantalla de lectura directa, presentando una capacidad máxima operativa de 50000 g y una resolución (error instrumental) de ± 1 g.

Para estimar el peso de los clastos restantes, se utilizó la relación entre el volumen y el peso (Densidad). Dado que la mayoría de los clastos preservados en el PVSJ 1108 son de una misma litología (comúnmente cuarzo), la densidad debería ser aproximadamente constante en los 42 clastos encontrados. Por lo tanto, se utilizó el peso obtenido de los 20 clastos pesados, para determinar la densidad promedio. Dado que no son esferas perfectas, se usó la fórmula del volumen elipsoidal:

$$V \approx \frac{\pi}{6} \cdot (a \cdot b \cdot c)$$

La densidad obtenida fue utilizada para obtener el peso de los clastos faltantes utilizando la relación de peso, masa y volumen: peso = masa/volumen

- *Propiedades Cualitativas*

1. *Grado de redondeamiento:* Se registró el grado de redondeamiento de cada clasto a partir de la comparación visual con la clasificación propuesta por Powers (1953) (Fig. 11):

Muy Anguloso: Aristas marcadas, superficies muy rugosas.

Anguloso: Aristas definidas, sin desgaste aparente.

Sub-anguloso: Caras planas, pero con aristas ligeramente suavizadas.

Sub-redondeado: Aristas claramente desgastadas; el clasto es suave al tacto.

Redondeado: Casi no quedan caras planas; las aristas son curvas y suaves.

Bien Redondeado: Forma completamente suave y redondeada.

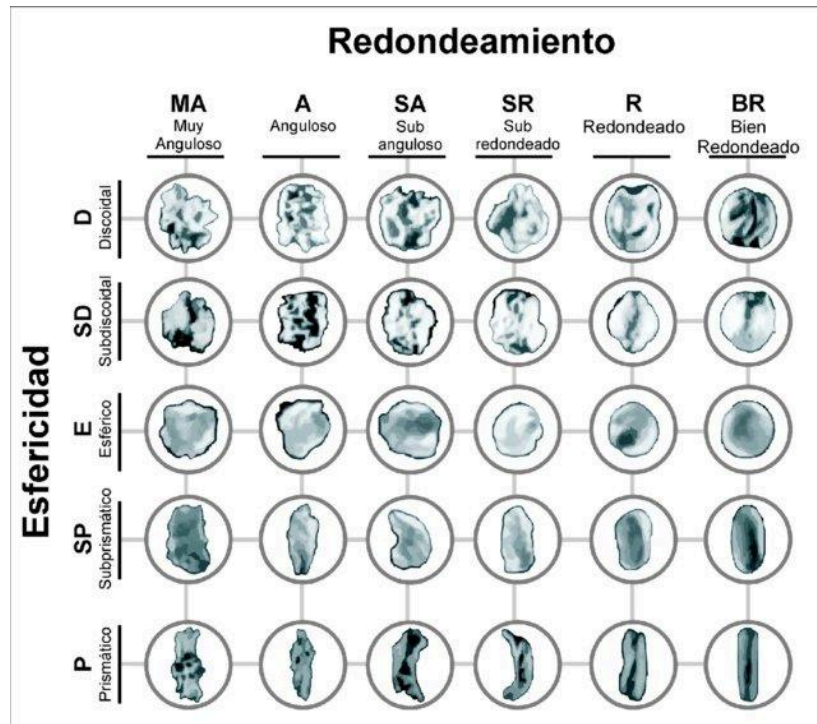


Figura 11: Categorías de redondeamiento de los clastos. Tomada de Corbí y Martínez (2015).

2. *Litología:* Se realizó un análisis petrográfico macroscópico mediante lupa binocular, permitiendo la caracterización litológica de cada gastrolito. Los clastos fueron categorizados según su composición mineralógica en: cuarzo/cuarcita, esquistos y rocas volcánicas.
3. *Textura superficial:* se llevó a cabo un análisis macroscópico para determinar el grado de pulimento de los clastos.

IV.2.8. Interpretaciones tafonómicas del espécimen

Con el fin de asignar una categoría de autenticidad al hallazgo de los gastrolitos en PVSJ 1108, se aplicaron los criterios sedimentológicos y tafonómicos propuestos por Wings (2004) (Anexo 1). El análisis consistió en evaluar la relación *in situ* de los clastos junto al esqueleto del espécimen, contrastando su morfología y la de la matriz en la que están insertos. Según Wings (2004) se esperaría encontrar una matriz de grano fino y la ausencia de clastos similares en el sedimento circundante. Por otro lado, se describió el grado de agrupación de los clastos y su

estrecha asociación con el esqueleto parcialmente articulado, haciendo énfasis en determinar si el cúmulo se preservó en una posición anatómicamente congruente con el tracto digestivo, el cual habría estado contenido por la caja torácica.

Además, con el fin de caracterizar los clastos típicos de la Fm. Quebrada del Puma en la que fue hallado PVSJ 1108 y así descartar que los gastrolitos son en realidad rocas aisladas, se llevó a cabo una interpretación sedimentológica según la bibliografía disponible del sitio.

IV.3. Abreviaturas institucionales

FCEFN-UNSJ, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de San Juan; **IMCN**, Instituto y Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de San Juan, San Juan, Argentina; **PVSJ**, Paleovertebrados del Instituto y Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de San Juan.

IV.4. Definiciones filogenéticas de Sauropodomorpha utilizadas en este estudio.

Sauropodomorpha: el clado más inclusivo que contiene a *Saltasaurus loricatus* pero no a *Paseo domesticus* o *Triceratops horridus* (Sereno 2007).

Plateosauria: el clado menos inclusivo que contiene a *Massospondylus carinatus* y a *Plateosaurus engelhardti* pero excluyendo a *Saltasaurus loricatus* (Sereno 2007).

Plateosauridae: el clado más inclusivo que contiene a *Plateosaurus engelhardti* pero no a *Massospondylus carinatus*, *Saltasaurus loricatus* (Sereno 2007).

Massopoda: el clado más inclusivo que contiene a *Saltasaurus loricatus* pero no a *Plateosaurus engelhardti* (Yates 2007).

Riojasauridae: el clado más inclusivo que contiene a *Riojasaurus incertus* pero no a *Plateosaurus engelhardti*, *Massospondylus carinatus* ni a *Anchisaurus polyzelus* (Yates 2006).

Massospondylidae: el clado más inclusivo que contiene a *Massospondylus carinatus* pero no a *Plateosaurus engelhardti*, *Saltasaurus loricatus* (Sereno 2007).

Anchisauria: *Anchisaurus polyzelus* y *Melanorosaurus readi*, su ancestro común y todos sus descendientes. (Galton y Upchurch 2004).

Sauropodiformes: El clado menos inclusivo que contiene a *Mussaurus patagonicus* y *Saltasaurus loricatus* (Sereno 2007).

Lessemsauridae: El clado definido como *Lessemsaurus sauropoides* y *Antetonitrus ingenipes*, y todos los descendientes de su ancestro común (Apaldetti et al. 2018).

Sauropoda: El clado menos inclusivo que contiene a *Vulcanodon karibaensis* y Eusauropoda (Langer et al. 2010)

Gravisauria: Taxón basado en nodos, definido como el ancestro común más reciente de *Tazoudasaurus naimi* y *Saltasaurus loricatus*, y todos sus descendientes (Allain y Aquesbi 2008).

Eusauropoda: El clado menos inclusivo que contiene a *Shunosaurus lii* y *Saltasaurus loricatus* (Upchurch et al. 2004).

CAPÍTULO V

RESULTADOS

V.1. Descripción anatómica de PVSJ 1108

El PVSJ 1108 está representado por un esqueleto incompleto y parcialmente articulado, que preserva una serie de dos vértebras cervicales posteriores (C9-C10), ocho vértebras dorsales (D1-D8) y una vértebra caudal aislada, costillas parciales y articuladas, pequeños fragmentos de gastralia, ambos coracoides articulados y escápula izquierda, la extremidad anterior izquierda parcialmente preservada, incluyendo húmero, extremos distales y proximales de radio y ulna, mano con carpianos y metacarpianos articulados, y fragmentos de falanges no-terminales y ungues (Fig. 12–15 y 18). Nótese los Anexos 3 y 4 para observar las medidas obtenidas para las vértebras y miembro anterior.

V.1.1. Esqueleto axial

El espécimen PVSJ 1108 preserva una serie axial incompleta, incluyendo dos cuerpos vertebrales cervicales posteriores articulados (C9-C10), ocho vértebras dorsales incompletas (D1-D8) preservando principalmente el cuerpo y partes del arco neural, y una vértebra caudal posterior incompleta (Ver Anexo 3).

- Vértebras cervicales

Ambas vértebras cervicales (C9-C10) se encuentran parcialmente preservadas en PVSJ 1108, perdiendo sus arcos neurales por erosión (Fig. 12). El cuerpo vertebral de C10 se encuentra casi totalmente preservado, mientras que en C9 sólo se preservan ambos extremos. Ambos cuerpos vertebrales son notablemente cóncavos en vista lateral y ventral, dando una forma de reloj de arena. No se observan las parapófisis en ninguno de los dos cuerpos vertebrales cervicales preservados. Ambos cuerpos son anficélicos, siendo la faceta articular posterior de C10 de forma subcircular y notablemente cóncavo. Se observa una quilla levemente marcada en la mitad anterior de la superficie ventral de C9, en C10 no se observa quilla ventral. Esto difiere de otros sauropodomorfos (p. ej., *Massospondylus*,

Leonerasaurus) donde la quilla ventral se extiende a lo largo de toda la superficie ventral en las vértebras cervicales posteriores. En *Leyesaurus* C3-C6 tienen una quilla ventral en la mitad anterior del cuerpo vertebral, mientras que en C9 la quilla se extiende a lo largo de toda la superficie ventral del cuerpo vertebral. En la mitad posterior de C10 se observa un fragmento del arco neural suturado al cuerpo.

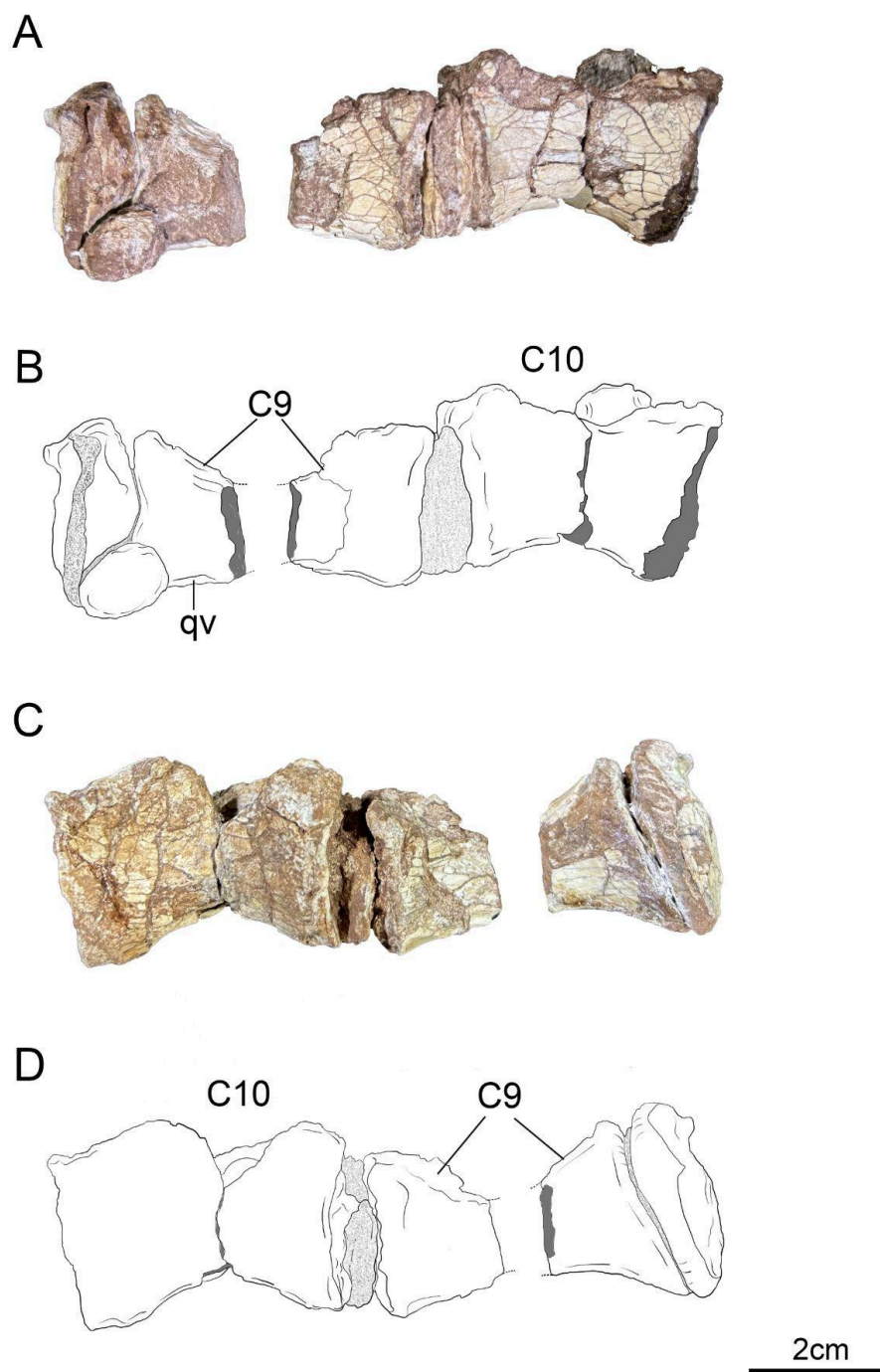


Figura 12. Vértebras cervicales posteriores (C9 y C10) del espécimen PVSJ 1108. **A.** Fotografía en vista lateral izquierda. **B.** Dibujo esquemático de la vista lateral izquierda. **C.**

Fotografía en vista lateral derecha. **D.** Dibujo esquemático de la vista lateral derecha. Las áreas en gris oscuro indican zonas de fractura o material faltante, y el punteado gris claro representa el sedimento (arenisca). Abreviaturas: **C9**, novena vértebra cervical; **C10**, décima vértebra cervical; **qv**, quilla ventral.

- Vértebras dorsales

Se han preservado ocho vértebras dorsales incompletas del PVSJ 1108. Una serie de vértebras articuladas correspondientes a D1-D6 y dos vértebras posteriores desarticuladas, interpretadas como D7-D8. La serie D1-D6 se encuentra articulada en el sedimento, impidiendo observar la mayor parte de los cuerpos vertebrales. De D3 a D8 se observan los arcos neurales parcialmente preservados articulados a los cuerpos de las vértebras.

El largo anteroposterior de los cuerpos vertebrales aumenta levemente a lo largo de la serie dorsal. Los cuerpos vertebrales anteriores son cóncavos en vista lateral y ventral, a medida que avanza la serie pierden concavidad. Todas las vértebras dorsales preservadas carecen de una depresión o pleurocelo.

Todos los cuerpos vertebrales dorsales son anficélicos, siendo la superficie dorsal anterior de D1 levemente cóncava y subcircular, a medida que avanza la serie, la concavidad de las facetas se pronuncia y se convierte en ovoide.

La superficie articular anterior es levemente más baja que la superficie articular posterior en D8, similar a las dorsales medias de *Massospondylus* (Cooper 1981). Esta condición contrasta con otros sauropodomorfos basales (p. ej. *Adeopapposaurus*, *Yunnanosaurus*, *Lessemsaurus*), en donde la superficie articular anterior es sólo ligeramente más alta que la de la superficie articular posterior.

El largo anteroposterior de los centros dorsales es mayor al alto dorsoventral (altura medida en superficie articular posterior). Estas proporciones son similares a las vértebras dorsales elongadas de algunos massospondylidos (p. ej., *Massospondylus*, *Adeopapposaurus*) que presentan una relación largo/alto de aproximadamente 1.5. Pero distintas a las vértebras dorsales de otros sauropodomorfos basales (p. ej. *Riojasaurus*, *Plateosaurus*, *Lufengosaurus*, *Lessemsaurus*) siendo 1.05 en las anteriores y 0.96 en las posteriores. No se observa quilla ventral en ninguno de los cuerpos.

A partir de D3, la parapófisis se encuentra totalmente en el arco neural, como en *Massospondylus* y *Adeopapposaurus* ubicándose progresivamente sobre el arco neural, hacia las vértebras posteriores. A partir de D5, se observan los arcos neurales mejor conservados, siendo al menos tan altos como el cuerpo vertebral correspondiente. Solamente las vértebras D6 y D8, preservan uno de sus procesos transversos. Ambos son rectangulares en vista dorsal, dirigiéndose hacia arriba y lateroposteriormente en D6 y lateralmente de D8.

En vista lateral, se observan cavidades del arco neural. En D6, aunque parcialmente preservado, se observan las tres cavidades: fosas infradiapofiseal media (MIDF), la infradiapofiseal anterior (AIDF) y la infradiapofiseal posterior (PIDF). En D7 y D8, la ubicación de la parapófisis invade la región anterior haciendo desaparecer la AIDF. La MIDF es amplia y de mayor tamaño. En D8 se observa la PIDF como una cavidad profunda, subdividida por una lámina. En D8, se preserva una postzigapofisis, la cual no se extiende más allá de la faceta articular posterior. El resto de las vértebras no preserva ninguno de los arcos neurales completos.

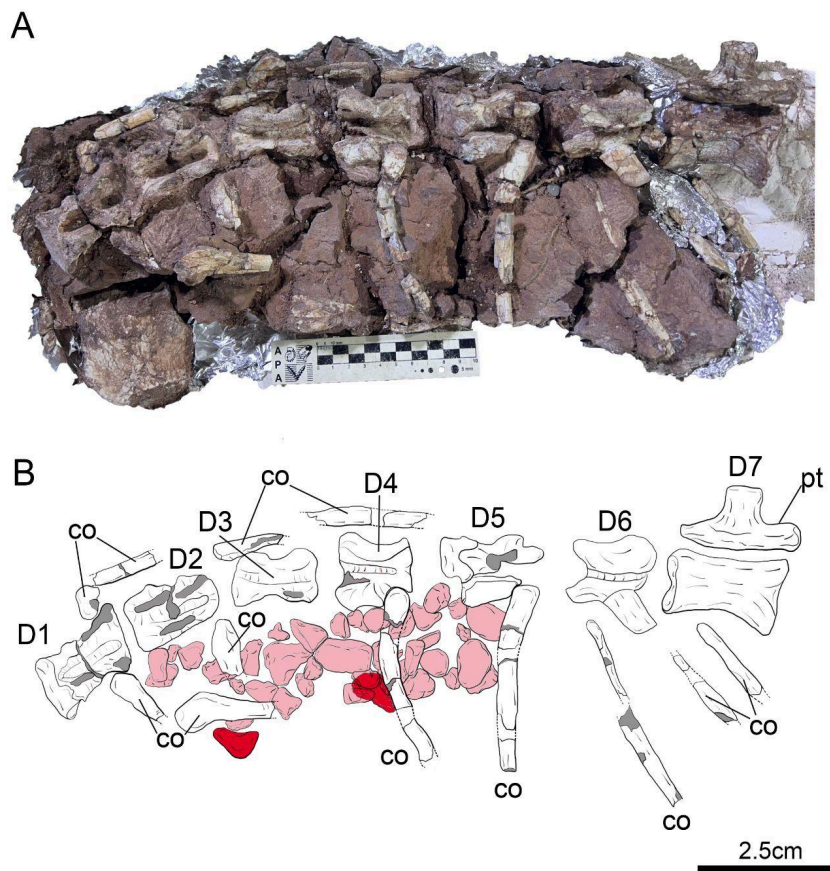


Figura 13. Región torácica del espécimen PVSJ 1108 en vista laterodorsal. **A.** Fotografía **B.** Dibujo esquemático en vista dorsal. En rojo se aprecian los clastos visibles en esta vista,

mientras que en rosa claro se indican los clastos que sólo se observan desde la vista lateroventral (ocultos por sedimento en esta vista). Las áreas en gris oscuro indican zonas de fractura o material faltante. Abreviaturas: **co**, costillas; **D1-D7**, vértebras dorsales 1 a 7; **pt**, proceso transverso.

- Vértebra caudal

Sólo se ha preservado una vértebra caudal incompleta de ubicación indeterminada del PVSJ 1108. La faceta anterior se encuentra erosionada, mientras que el largo anteroposterior es aproximadamente el doble del alto de la faceta posterior. El borde dorsal de la superficie articular posterior es lateromedialmente más expandido que el borde ventral. Se observan ligeramente las facetas para la articulación de los chevrones. Sólo se preserva la mitad posterior de la superficie ventral, donde se observa el surco longitudinal.

Los procesos transversos están dirigidos dorsolateralmente y se ubican levemente en la mitad posterior del largo anteroposterior del centro. Las bases de los procesos transversos se encuentran en la superficie dorsal del centro y se ubican enteramente en el arco neural de la vértebra. La región proximal de los procesos transversos es dorsoventralmente comprimida, dando una sección transversal ovalada. El largo anteroposterior de la base de los procesos transversos es 0.5 veces el largo total del centro.

El resto del arco neural se encuentra parcialmente preservado, pero cubierto de sedimento.

- Costillas

Se preservan parcialmente las costillas articuladas a las vértebras D2, D4, D5 y D6 desde la vista dorsal (Fig. 13). Todas las costillas presentan una forma general alargada, engrosadas en la mitad proximal y reduciendo su grosor hacia la mitad distal. Las regiones articulares están fracturadas, lo que impide caracterizar sus formas originales. Ninguna de las costillas preservadas se encuentra completa ni articulada a los procesos transversos de las vértebras.

- *Gastralias*

Se registraron pequeños fragmentos aislados identificados como correspondientes a elementos de la gastralia. Estos corresponden a elementos tubulares y delgados. Los fragmentos no se encuentran articulados, impidiendo su reconstrucción general.

V.1.2. Cintura escapular

- *Escápula-coracoide*

Ambos coracoides se encuentran pobremente preservados, articulados a un fragmento proximal de la escápula, aunque no es posible distinguir las suturas entre ellas, formando una única placa difusa de huesos aplanados y fragmentados (Fig 16). No es posible identificar claramente el foramen de los coracoides ni ningún otro rasgo que los caracterice. En la región izquierda se puede observar levemente el glenoides ubicado en la articulación entre la escápula y el coracoides (Fig. 18).

Se preserva un fragmento aislado subrectangular, plano, posiblemente correspondiente a la lámina de la diáfisis de la escápula.

- *Placas esternales*

Ambas placas esternales se encuentran articuladas entre sí y en asociación al resto de la cintura escapular y vértebras dorsales anteriores (Fig 16). La placa izquierda se encuentra completamente preservada, mientras que la de la derecha está de forma parcial. Ambas placas son laminares, de contorno elíptico, ligeramente cóncavas en vista ventral. El borde medial de la placa esternal es curvo, mientras que el lateral es ligeramente recto. El extremo posterior termina en punta.

V.1.3. Miembro anterior

Del miembro anterior del PVSJ 1108 se ha preservado el húmero izquierdo parte del extremo proximal del húmero izquierdo, radio y ulna izquierdas y ambas manos incompletas (Fig. 14, 15) (Ver Anexo 4).

La ulna izquierda se encuentra casi en su totalidad, aunque fragmentada y el extremo distal de radio articulado a la mano y al ulna. Ambos huesos fueron preservados articulados a los carpos distales y en posición perpendicular a los dígitos de la mano izquierda (Fig. 15). Se preservan ambas manos incompletas y

articuladas, siendo la izquierda la mejor preservada. La mano izquierda preserva los carpos distales completos y articulados, los cinco metacarpianos, el extremo proximal y distal de la falange I.1 y ungual I articulado, extremo proximal de la falange IV.1 articulada, falange V.1 completa y ungual V articulados al dígito. Además, se preservan los tres unguales II, III, IV desarticulados de la mano.

- Húmero

El húmero es más expandido proximalmente que ventralmente y la diáfisis presenta un angostamiento en la mitad de su largo, originando una marcada concavidad de sus bordes lateral y medial (Fig. 14). Como en otros sauropodomorfos basales, el húmero está rotado a lo largo de su diáfisis por lo que el extremo proximal forma un ángulo de más de 90 grados con el eje transversal del extremo distal, aunque este ángulo de rotación podría estar sobreestimado por condiciones de preservación.

El ancho de la expansión proximal del húmero es de 0.48 veces su largo total, asemejándose a la condición de algunos sauropodomorfos basales (p. ej. *Riojasaurus*, *Yunnanosaurus*, *Massospondylus*, *Lufengosaurus*, *Adeopapposaurus*), aunque difiriendo de otros donde esta relación es aproximadamente 0,6 (p. ej. *Plateosaurus*, *Lessemsaurus*, *Melanorosaurus*, *Antetonitrus*). El margen proximal del húmero del PVSJ 1108 es notablemente convexo como en algunos massospondylidos (*Adeopapposaurus*, *Massospondylus*) y en sauropodomorfos más derivados (p. ej., *Lessemsaurus*, *Melanorosaurus*, *Antetonitrus*). Esta morfología difiere del borde proximal recto del húmero de otros sauropodomorfos (p. ej. *Saturnalia*, *Pantydraco*, *Riojasaurus*, *Plateosaurus*, *Yunnanosaurus*). El borde dorsal del húmero presenta una marcada protuberancia formando la cabeza del húmero, donde se aprecia la región más ancha del borde dorsal del húmero (Fig. 14D). A pesar de la escasa preservación, la región proximal del húmero preserva la tuberosidad interna como una extensión pronunciada (Fig. 14B-D) similar a otros sauropodomorfos (*Lufengosaurus*, *Riojasaurus*). Otros sauropodomorfos presentan una tuberosidad interna del húmero pobremente desarrollada (p. ej. *Saturnalia*, *Plateosaurus*, *Lessemsaurus*).

La cresta deltopectoral del húmero es prominente y se extiende aproximadamente por el 40 por ciento del largo del húmero como en varios sauropodomorfos basales (p. ej. *Saturnalia*, *Adeopapposaurus*) y en otros sauropodiformes (*Ingentia*, *Lessemsaurus*, *Melanorosaurus*, *Antetonitrus*). En algunos otros sauropodomorfos la cresta deltopectoral se extiende por aproximadamente el 50% del largo del húmero (p. ej. *Riojasaurus*, *Massospondylus*, *Plateosaurus*, *Lufengosaurus*, *Unaysaurus*, *Seitaad*, *Sarhsaurus*). La cresta deltopectoral se inicia gradualmente desde el margen proximal del húmero y se dirige mediodistalmente a lo largo de esta región (Fig. 14). En la región proximal, la superficie anterior de la cresta deltopectoral es lateromedialmente más ancha y presenta un leve desarrollo del borde lateral. La mitad distal de la cresta es recta y se extiende paralela al eje longitudinal del húmero como en la mayoría de los sauropodomorfos no-saurópodos.

En vista lateral, el margen distal de la cresta deltopectoral es abrupto y cóncavo (Fig. 14). La superficie lateral de la cresta presenta un surco poco definido que se dirige paralelo al margen lateral de la superficie anterior, diferente de la distintiva fosa rugosa localizada en el centro de la superficie lateral de la cresta deltopectoral de *Massospondylus* y *Lufengosaurus* (Yates 2007).

El extremo distal del húmero se encuentra parcialmente preservado, siendo el cóndilo ulnar el único completo. La superficie entepincondilar está ubicada en la región medial del cóndilo ulnar, es plana y se orienta ventromedialmente como en la mayoría de los sauropodomorfos basales. En la superficie anterior de la región distal del húmero se encuentra la fosa cuboide, bien desarrollada y poco profunda.

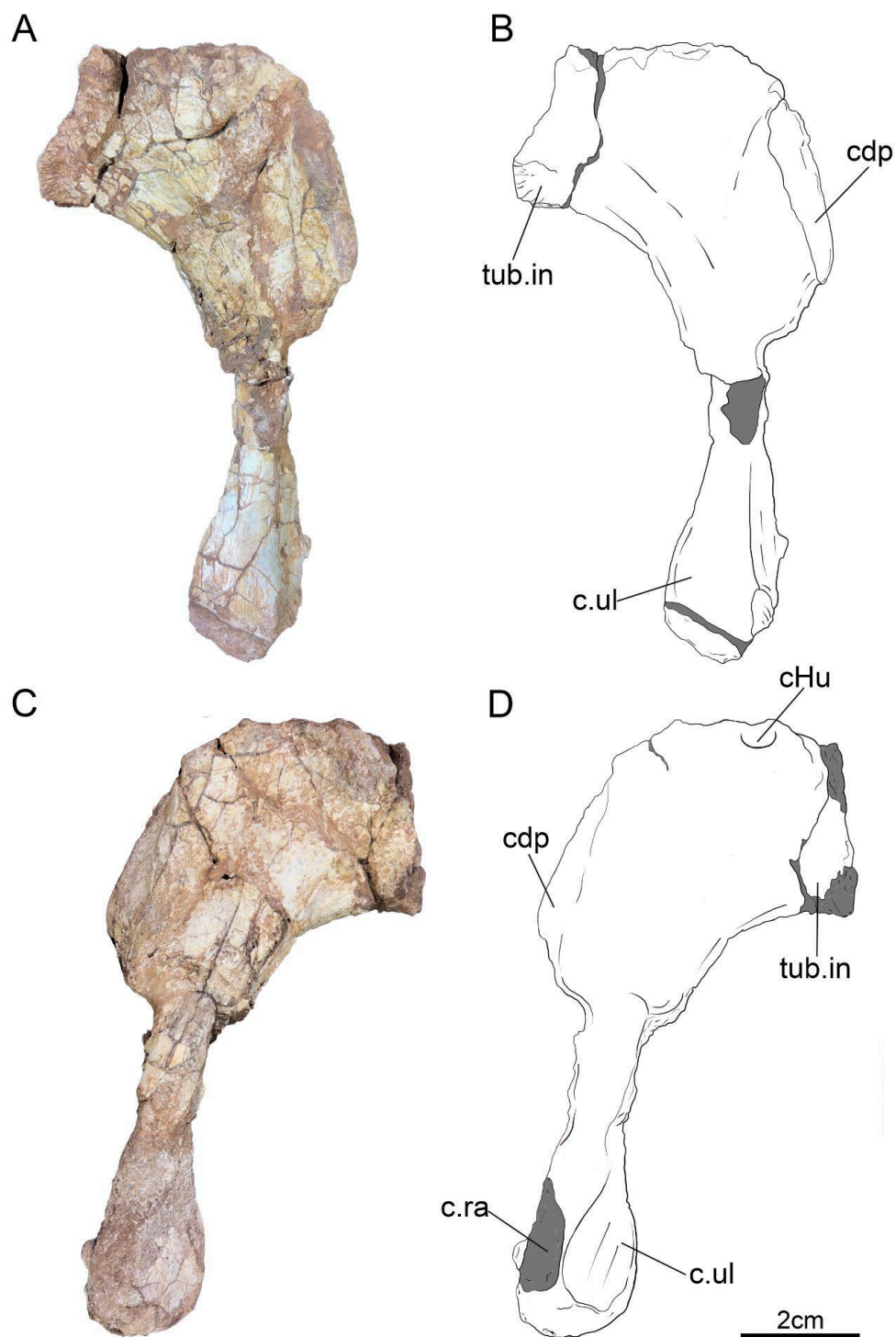


Figura 14. Húmero izquierdo del espécimen PVSJ 1108. **A.** Fotografía en vista anterior. **B.** Dibujo esquemático en vista anterior. **C.** Fotografía en vista posterior. **D.** Dibujo esquemático en vista posterior. Las áreas en gris oscuro indican zonas de fractura o material faltante. Abreviaturas: **c.ra**, cóndilo radial; **c.ul**, cóndilo ulnar; **cdp**, cresta deltopectoral; **cHu**, cabeza del húmero; **tub.in**, tuberosidad interna.

- Radio

Se preserva el extremo proximal aislado del resto de la radio, mientras que el extremo distal del radio se encuentra en articulación natural con la ulna y el resto de los huesos de la mano (Fig. 15). El extremo proximal es ovoide y de superficie plana. El ancho máximo transversal del extremo proximal es tan expandido como el extremo distal. La epífisis es ovoide en sección transversal con un diámetro de 0,37 veces el máximo ancho transversal del extremo distal.

El extremo distal del radio es expandido y de forma ovoide, siendo tan ancho como el extremo proximal del primer mc. La superficie articular del radio es plana y lisa. La región medial del extremo distal del radio tiene un proceso desarrollado, probablemente para el contacto con la ulna, similar a *Mussaurus*, *Antetonitrus* e *Ingentia*.

- Ulna

La ulna se ha preservado de manera incompleta en dos fragmentos, por lo que no se puede obtener su forma y largo total (Fig. 15 y 18). El extremo proximal de la ulna se encuentra comprimido, habiendo perdido su forma original. Sin embargo, se observa un extremo transversalmente expandido, siendo 1,3 veces el máximo ancho transversal del extremo distal de la ulna. La ulna se angosta hacia la diáfisis, con un ancho transversal mínimo de 0,3 veces el ancho transversal del extremo proximal.

El extremo distal de la ulna es notablemente expandido y de forma ovoide, siendo tan ancho como el extremo distal del radio y del primer mc (metacarpiano). La superficie articular del extremo distal de la ulna es convexa.

- Manos

La mano izquierda de PVSJ 1108 se encuentra casi completamente preservada, perdiendo la mayoría de las falanges no unguales (Fig. 15), mientras que la derecha preserva los carpianos distales y las superficies proximales de los mc I-V. En ambas manos se conservan los cuatro carpianos distales osificados.

El carpiano distal 1 es el de mayor tamaño y está en articulación con el mc I y el carpiano distal 2, siendo 1,2 veces el ancho transversal de la superficie articular del mc I. En vista plantar, el carpiano distal 1 es proximodistalmente más alto que su

vista dorsal, formando un borde filoso en vista dorsal. En vista plantar el margen distal y proximal son sinuosos.

Los carpianos distales 2 y 3 representan menos del 50% del largo transversal del mc I, similar a otros sauropodomorfos basales excepto *Adeopapposaurus* que son de mayor tamaño. El carpiano distal 2 es subtriangular en vista plantar y articula proximalmente con el carpiano distal 1, lateralmente con el mc I, medialmente con el carpiano distal 3 y distalmente con el mc II. El largo transversal es 0,38 veces el largo transversal del mc distal I. En vista plantar, el carpiano distal 2 es más alto que el carpiano distal 1, mientras que la superficie dorsal expuesta es baja, formando una superficie filosa. El carpiano distal 3 es subcuadrangular en vista plantar, lateroproximalmente con el carpo distal 2 y distalmente con el mc II y III. En vista dorsal, el mc distal III, aparece como una pequeña protuberancia.

El intermedium es un pequeño hueso subesférico que se ha preservado entre los extremos proximales del mc I y II en la mano izquierda (Fig. 15B), mientras que en la mano derecha parece estar mejor preservado y ubicado entre la superficie proximal del carpiano distal 3 y el carpiano distal 1.

- Dígitos

El primer metacarpiano (mc) es robusto y el más corto de todos los metacarpianos, siendo 1,6 veces más ancho que el segundo mc. El ancho proximal es 0,9 veces a su longitud proximodistal.

La mitad lateral del extremo proximal se inserta en el carpiano distal 1 y se articula lateralmente con el carpiano distal 2 y el segundo mc. La superficie proximal es subrectangular, con los bordes dorsal y plantar paralelos y ligeramente cóncavos. El margen medial de la superficie proximal es convexo, mientras que la lateral es cóncava, la cual articula con el carpiano distal 2. La superficie proximal está rotada aproximadamente 30° hacia medial con respecto a la superficie articular distal, similar a la mayoría de los Sauropodomorfos basales, en donde esta rotación es de 45°. La diáfisis del mc I es corta, lateromedialmente ancha y dorsoplantarmente comprimida, con ambos márgenes lateral y medial cóncavos.

El extremo distal tiene una notable asimetría, como en la mayoría de los sauropodomorfos basales, siendo el cóndilo lateral más desarrollado que el medial. Consecuentemente, la primera falange del dígito I está levemente rotada

medialmente con respecto del resto de la mano. El cóndilo medial está bien desarrollado en vista plantar y disminuye dorsalmente. Ambas fosas para los ligamentos colaterales están presentes y bien desarrollados en ambos cóndilos. La fosa ligamentaria colateral medial es redondeada con márgenes levemente definidos. Mientras que la fosa lateral es elíptica, profunda y con márgenes bien definidos.

El mc II, junto al mc III son los elementos más largos de la mano. El mc II es 1,25 veces más largo que el primer mc. La superficie articular del mc II es subcuadrangular y convexo, y articula casi completamente con el carpiano distal 2. Esta superficie proximal presenta un ancho lateromedial 0,42 veces el largo proximodistal del mc II. Los márgenes lateral y medial de la superficie proximal son subparalelos, el margen dorsal es plano y el margen plantar levemente cóncavo. La diáfisis del mc II presenta márgenes lateral y distal paralelos, expandiéndose hacia los extremos distal y proximal, y el ancho lateromedial es mayor al de los mc III a IV.

La superficie dorsal del extremo distal se encuentra erosionado. El ancho del extremo distal es transversalmente igual que el del extremo proximal. La superficie ventral del extremo distal es marcadamente cóncava entre ambos cóndilos. Ambos cóndilos distales están ubicados al mismo nivel, siendo el cóndilo medial más expandido que el cóndilo lateral, como en otros sauropodomorfos basales. Las fosas laterales ligamentarias no se preservan.

El tercer mc es tan largo como el mc II, aunque éste es más delgado. La superficie articular proximal del mc III es triangular, con su ápice apuntando plantalmente. El máximo ancho lateromedial de la superficie proximal es 0,35 veces su largo proximodistal. Los márgenes dorsal y medial son rectos, formando un ángulo de 90° uno con el otro. Mientras que lateral es oblicuo con respecto al margen dorsal para su articulación con el mc IV.

Como en el mc II, los márgenes lateral y medial de la diáfisis del mc III están paralelos uno con el otro a lo largo de toda su longitud. La superficie dorsal del eje es plana mientras que la ventral es convexa.

El extremo distal del mc III carece de surco intercondilar. El cóndilo medial y la fosa colateral ligamentaria están más desarrolladas que el cóndilo y la fosa lateral.

El cuarto mc es 0,87 veces más corto que el tercer mc, con una superficie articular proximal redondeada subtriangular, con su ápice apuntando hacia plantar-medialmente. El ancho lateromedial del extremo proximal 0,52 veces su largo proximodistal. El margen que contacta con el mc III está orientado dorsomedialmente, mientras que el margen que contrata con el mc V se orienta hacia lateroplantar, y el margen dorsal se orienta dorsolateralmente. La superficie proximal es convexa.

El margen medial de la diáfisis es recto, mientras que el lateral es cóncavo y la superficie dorsal y plantar son planas. El extremo distal es lateromedialmente tan ancho como su extremo proximal. El surco intercondilar y ambos cóndilos distales se encuentran pobremente desarrollados. El contorno de la superficie distal es subrectangular.

El mc V es el elemento más corto de todos los metacarpianos. Este es robusto, con un largo proximodistal 0,72 del largo del mc I. El mc V, tiene una forma general de reloj de arena, con los márgenes lateral y medial notablemente cóncavos. Esto es similar a *Coloradisaurus* (PULR 139), y difiere del resto de los sauropodomorfos donde el mc V es alargado. El ancho lateromedial de la superficie proximal es 0,7 veces su largo proximodistal y 1,2 veces el ancho mediolateral del extremo distal. En vista proximal, el extremo proximal es subtrapezoidal, siendo el ancho lateromedial 1,37 veces su alto dorsoplantar. El extremo proximal del mc V tiene dos facetas bien diferenciadas, orientadas 45° una de otra, formando una cresta en la superficie proximal. La faceta lateral se orienta dorsolateralmente y ocupa dos tercios de la superficie proximal, con un contorno subcuadrangular. La faceta medial es subtriangular y plana para la articulación con el mc IV. La forma general del mc V es similar a *Coloradisaurus* e *Ingentia*, pero diferente a la superficie articular proximal redondeada de otros sauropodomorfos (*Massospondylus*, *Mussaurus*).

La diáfisis es proximodistalmente corta, con los márgenes medial y lateral notablemente cóncavos, dando una sección transversal elíptica. El extremo distal es enteramente redondeado, careciendo del surco intercondilar y del cóndilo medial. El cóndilo lateral está representado por un pequeño proceso puntiagudo.

- *Falanges*

Ambas manos preservan una porción proximal de la falange I.1 en articulación con el mc I, y el extremo distal de la falange I.1 en articulación con su respectivo ungual (Fig. 15). La superficie articular distal de la falange I.1, está completamente cubierta por la articulación con el ungueal, se observa el surco intercondilar bien desarrollado en vista dorsal y plantar. El ancho lateromedial del extremo distal es ligeramente mayor que su alto dorsoplantar. Los cóndilos están bien desarrollados, siendo más anchos en plantar que en dorsal. Los márgenes de los cóndilos son bien redondeados y ambas facetas colaterales ligamentarias son profundas y bien desarrolladas.

El ungueal I es el más robusto de los unguales de la mano, ambos unguales I están completamente preservados. Este elemento es lateromedialmente comprimido con los márgenes dorsal y plantar curvos, la superficie proximal articular es ovalado, siendo casi dos veces más alto que ancho. En vista lateral y medial el margen lateral y medial del extremo proximal son marcadamente cóncavos, formando un distintivo tubérculo flexor. Las superficies lateral y medial presentan una textura rugosa, siendo el surco lateral claramente reconocible.

Se preservaron tres unguales desarticulados, dos de similar tamaño y uno más pequeño. Posiblemente los dos mayores correspondan al dígito II de ambas manos, mientras que el de menor tamaño podría corresponder a un dígito III. Los tres elementos se encuentran pobremente preservados y deformados.

El largo proximodistal del ungual II? es 0,6 veces el ungual I, mientras que el ungual III? es 0,5 veces el ungual I. El alto dorsoplantar del ungual II? es 0,5 veces el del ungual I, mientras que esta relación es 0,4 veces entre el III? y el I. El margen dorsal y ventral del ungual II? es curvo, mientras que en el ungual III? estas curvaturas son menos pronunciadas.

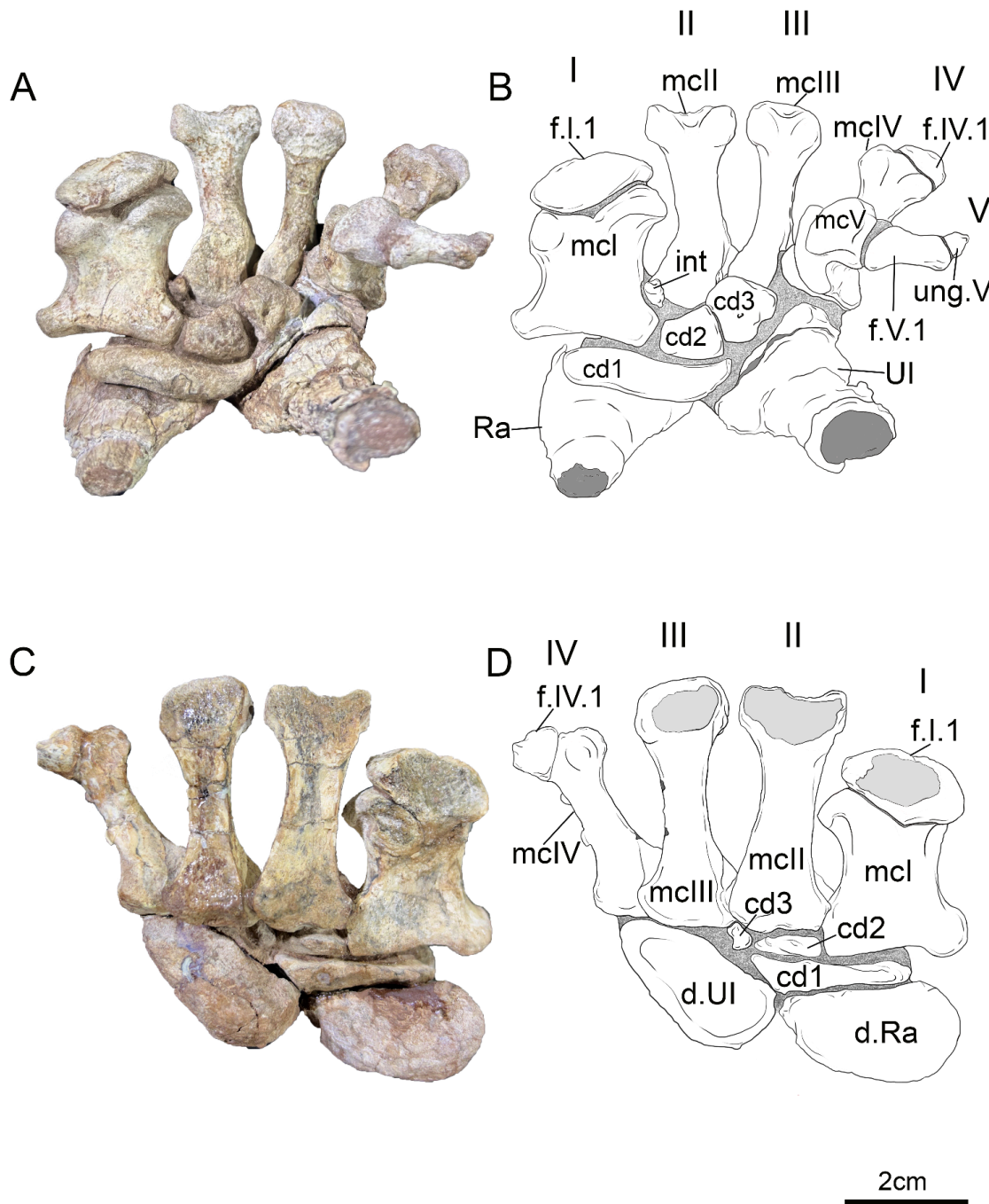


Figura 15. Mano izquierda y elementos distales del antebrazo del espécimen PVSJ 1108. **A.** Fotografía en vista palmar. **B.** Dibujo esquemático en vista palmar. **C.** Fotografía en vista dorsal. **D.** Dibujo esquemático en vista dorsal. El punteado gris claro corresponde al sedimento (arenisca), las áreas en gris oscuro indican zonas de fractura y el color gris claro representa material meteorizado. Abreviaturas: **cd1-3**, carpales distales 1, 2 y 3; **d.Ra**, porción distal del radio; **d.UI**, porción distal de la ulna; **f.I.1**, **f.IV.1**, **f.V.1**, primera falange de los dígitos I, IV y V respectivamente; **I-V**, dígitos I a V; **int**, intermedium; **mcl-I-V**, metacarpianos I a V; **Ra**, radio; **UI**, ulna; **ung.V**, falange ungual del dígito V.

V.2. Análisis filogenéticos para el espécimen PVSJ 1108

Con el fin de determinar las relaciones de parentesco del espécimen inédito PVSJ 1108, y determinar si corresponde a una especie ya conocida o no, la información anatómica disponible se incorporó a la matriz de datos morfológicos de Pol et al. (en prensa) que posee el mayor muestreo taxonómico y de caracteres morfológicos de Sauropodomorpha, incluyendo la mayoría de los datos morfológicos de estudios previos (p. ej., Apaldetti et al. 2018, Ezcurra et al. 2024).

La matriz filogenética resultante está conformada por 91 taxones incluyendo al PVSJ 1108, y 421 caracteres morfológicos (ver Anexo 9). La matriz fue analizada bajo el criterio de máxima parsimonia en TNT (Goloboff y Morales 2023), con una búsqueda heurística tradicional de 1000 réplicas de árboles de Wagner seguido de un intercambio de ramas mediante TBR ("tree bisection and reconnection") y reteniendo 10 árboles por réplica. Los árboles más parsimoniosos fueron sometidos a otra ronda del algoritmo TBR. Como medidas de soporte para el análisis se calcularon soporte de Bremer y frecuencias absolutas y GC ("frequency differences") de Bootstrap y Jackknife a partir de 10000 pseudoréplicas.

La búsqueda resultó en un total de 2796 árboles más parsimoniosos (AMP) de 1729 pasos de largo cada uno, encontrados en 180 de las 1000 réplicas. El índice de consistencia CI= 0.334 e índice de retención RI=0.665.

El consenso estricto recupera una politomía principal que incluye a la mayoría de las formas basales y sauropodiformes no-saurópodos. El consenso de mayoría (>50%) recupera al PVSJ 1108 entre las formas basales de Sauropodiforme, cercanamente emparentado a *Leoneosaurus*, *Melanorosaurus* y a los anchisauridos (p. ej., *Anchisaurus*, *Aardonyx*, *Mussaurus*, *Sefapanosaurus*, *Lamplughsauro*) (Fig. 16).

En este contexto, la posición del PVSJ 1108 como miembro de basal de Sauropodiformes en el consenso de mayoría, está soportado por las siguientes sinapomorfías ambiguas: el segundo carpiano distal cubre completamente la superficie proximal del segundo metacarpiano (220.0); y la presencia de una cabeza del húmero débilmente desarrollada, redondeada en vista anterior-posterior aunque mínimamente expandida en su ancho transversal (392.0).

Con el resto de los miembros basales de Sauropodiformes, el PVSJ 1108 comparte una de las 5 sinapomorfías ambiguas que soportan el clado: presencia del surco ventral en las vértebras caudales proximales y medias (190.1). Las otras 4 sinapomorfías presentes en este clado corresponden al cráneo, vértebras cervicales, y fémur, todos elementos no preservados en PVSJ 1108.

Mientras que *Anchisaurus* + Sauropodiformes, el clado está soportado por 9 sinapomorfías ambiguas, de las cuales 2 pudieron ser relevadas en el PVSJ 1108: posición de las parapófisis en las primeras dos vértebras dorsales ubicadas en el extremo anterior del cuerpo (153.0); y, largo de la cresta deltopectoral del húmero menor al 30% de su largo total (207.1).

En algunas de las diferentes topologías óptimas, PVSJ 1108 fue recuperado como miembro de Massospondylidae, compartiendo la presencia de un borde rugoso bien definido que se extiende a lo largo de la superficie lateral de la cresta deltopectoral del húmero (209.1); y, ancho de la superficie proximal del primer metacarpiano entre el 80-100% de su largo total (227.2).

Considerar al PVSJ 1108 taxón hermano de *Leyesaurus marayensis* o de *Ingentia prima*—los dos sauropodomorfos reportados para la misma Cuenca—implica en ambos casos considerar una topología subóptima de al menos 3 pasos extra. Esto demuestra que al menos este análisis preliminar considera al PVSJ 1108 como un nuevo taxón de sauropodiforme no-saurópodo, más cercanamente relacionado a las formas basales de Sauropodiformes que a Sauropoda (Fig. 16).

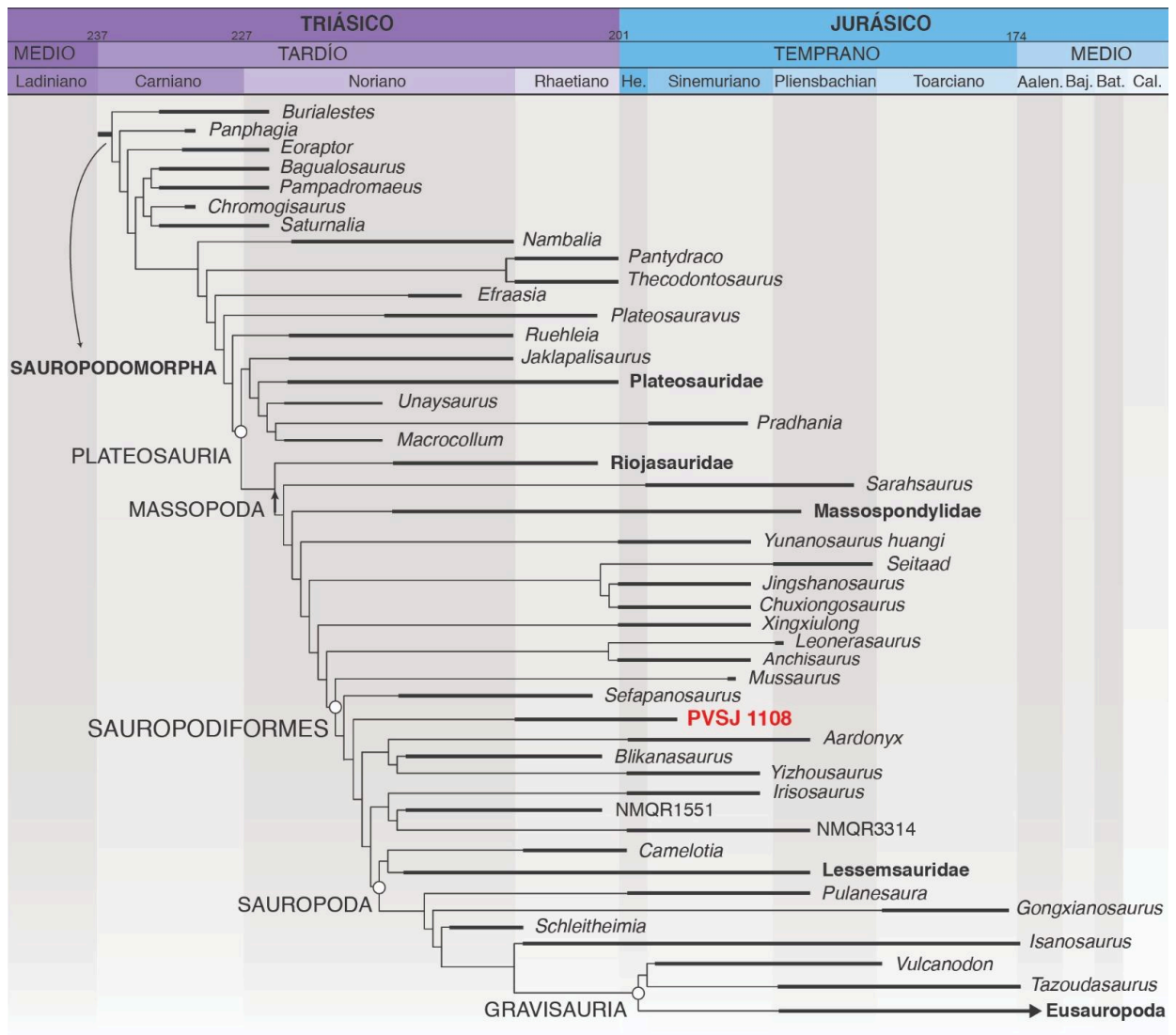


Figura 16. Análisis filogenético de Sauropodomorpha incluyendo a PVSJ 1108. Árbol de consenso de 2796 AMP (de 1729 pasos) recuperados en el análisis filogenético original (matriz de datos de Pol et al. en prensa). Nótese su posición filogenética como un miembro basal de Sauropodiformes no-saurópodos.

V.3. Estimación del peso y tamaño corporal.

A partir de la correlación entre el largo del húmero versus la masa corporal de diferentes sauropodomorfos (Benson et al. 2017), se incluyó el valor dimensional del húmero del PVSJ 1108 para estimar, de forma aproximada, el peso corporal que se esperarí para un esqueleto de esas dimensiones (Fig. 17 y Anexo 5). La Fig. 17 muestra una correlación entre el máximo largo del húmero con el tamaño corporal estimado, a través del tiempo, entre las formas de Sauropodomorpha registradas.

La regresión lineal muestra que las dimensiones del húmero del PVSJ 1108 (~22cm) se encuentre entre *Efraasia minor* y *Yunnanosaurus huangii* con una masa estimada en 37,24 kg y 453,76 kg respectivamente. Considerando que el húmero del PVSJ 1108 presenta dimensiones intermedias entre los taxones *Efraasia* (37,24 kg) y *Yunnanosaurus* (453,76 kg), los valores obtenidos en la regresión sugieren una masa corporal aproximada de 113,4 kg para el PVSJ 1108.

Dado el tamaño de todos los elementos óseos preservados (vértebras y miembro anterior) del PVJS 1108 y comparando con otros especímenes depositados en la colección PVSJ de similares proporciones (i.e. *Adeopapposaurus*, PVBSJ 1027), se sugiere que el largo total del PVSJ 1108 sería de unos 2,5 a 3 metros de largo total, desde el cráneo a la cola.

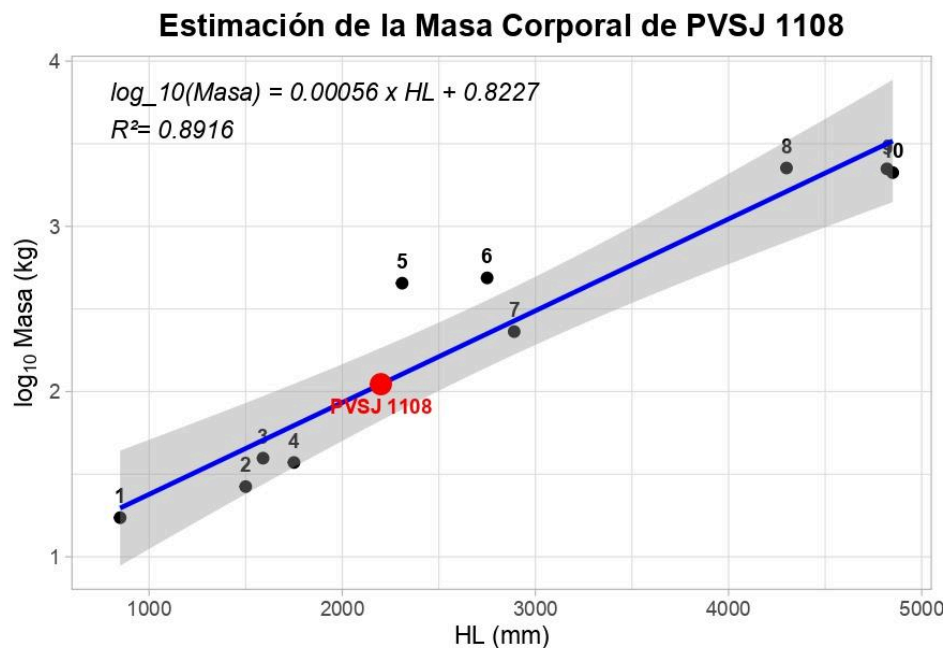


Figura 17: Regresión lineal entre la longitud del húmero (HL) y la masa corporal (log₁₀) en sauropodomorfos basales aplicada para estimar la masa corporal del espécimen PVSJ

1108. La línea azul indica la recta de regresión ($R^2 = 0,8916$), mientras que el área sombreada representa el intervalo de confianza del 95%. Los puntos numerados (1-10) corresponden a 1. *Eoraptor lunensis*; 2. *Gyposaurus sinensis*; 3. *Adeopapposaurus mognai*; 4. *Efraasia minor*; 5. *Yunnanosaurus huangi*; 6. *Massospondylus carinatus*; 7. *Xixiposaurus suni*; 8. *Lufengosaurus magnus*; 9. *Riojasaurus incertus*; 10. *Lessemsaurus sauropoides*. El punto rojo representa a PVSJ 1108 con un HL de 220 mm y un peso estimado de 113,4 kg.

Teniendo en cuenta que existe una relación entre el tamaño del animal y evidencias de litofagia en animales vertebrados (Wings y Sander 2007), el valor aproximado obtenido para la masa del PVSJ 113,4 (~113 kg) es de interés para la interpretación de los clastos asociados (ver Discusión).

V.4. Análisis de los clastos

Se contabilizaron un total de 42 clastos asociados al espécimen PVSJ 1108 (Fig. 13, 18 y 19), los cuales se encuentran rodeados en su mayor parte por una arenisca de grano fino. La mayoría de los clastos se encuentran en contacto entre sí (clasto-clasto) y con el material óseo. En vista lateroventral se observan 39 clastos en contacto con las vértebras, costillas y material sedimentario, mientras que en vista laterodorsal se aprecian otros tres clastos entre las costillas y la matriz sedimentaria (Fig. 13, 18 y 19). Dado que aún se conserva una porción de sedimento depositado en el sector anterior del esqueleto, se espera que algunos otros clastos se encuentren preservados y totalmente cubiertos de sedimento, por lo que el número total de gastrolitos podría ser mayor al registrado. Todo el conjunto de clastos se presentan acumulados en racimo y en íntima relación con las vértebras dorsales (D1–D6), costillas, placas esternales, escápula y coracoides. No se observan clastos aislados ni agrupados por fuera del esqueleto preservado. Tampoco fueron registrados clastos similares en la zona aledaña al hallazgo.

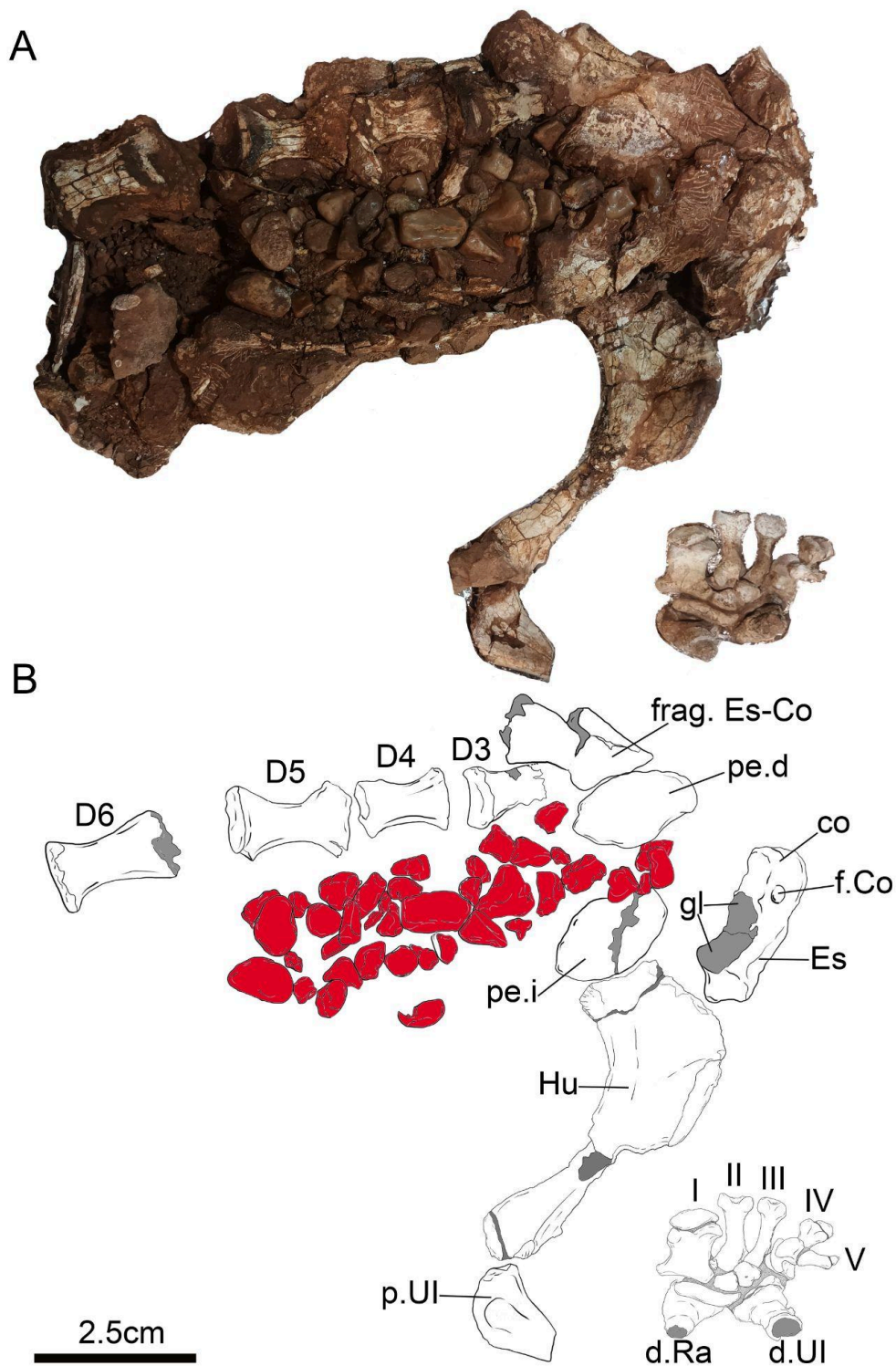


Figura 18. Región torácica y miembro anterior izquierdo preservado *in situ* del espécimen PVSJ 1108 en vista lateroventral. **A.** Fotografía del material. **B.** Dibujo esquemático. En rojo los clastos asociados. Las áreas en gris oscuro indican zonas de fractura. Abreviaturas: **co**, coracoides; **D3-D6**, vértebras dorsales 3 a 6; **d.Ra**, porción distal del radio; **d.UI**, porción distal de la ulna; **Es**, escápula; **f.Co**, foramen del coracoides; **frag. Es-Co**, fragmento

escápula-coracoides; **gl**, glenoides; **Hu**, húmero; **I-V**, dígitos I a V de la mano izquierda; **p.Ul**, porción proximal de la ulna; **pe.d**, placa esternal derecha; **pe.i**, placa esternal izquierda.

- Propiedades Cuantitativas

1. *Número total de clastos visibles*: Se registraron un total de 42 clastos (Fig. 19).

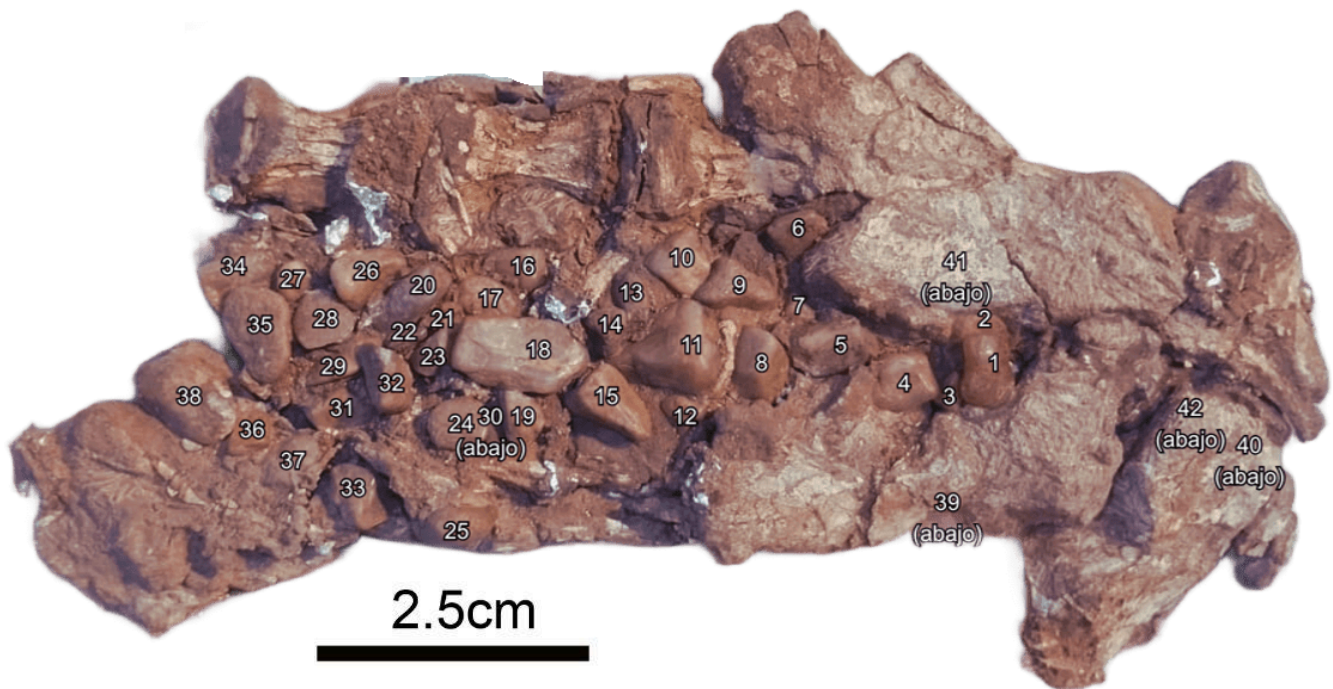


Figura 19. Recuento de los clastos. Los referidos al número 40, 41 y 42 se encuentran debajo de las placas esternales, escápula y coracoide (véase Fig. 18 para su representación esquemática). El clasto número 39 es el que se observa desde la vista laterodorsal del fósil (ilustrado en la Fig. 13).

2. *Dimensión de cada clasto*: El largo promedio de los clastos fue de 24,9 mm. El clasto de mayor longitud presentó una longitud de 44 mm (clasto #18) y los menores fueron de 14 mm (clastos #3, #21 y #22) (Fig. 20). Los valores de dimensiones de los 3 ejes principales y tamaño general de cada clasto se encuentran en Anexo 6.
3. *Esfericidad*: Los clastos mostraron elevados valores de esfericidad, la esfericidad máxima es de 0.83 (Clasto #25) y la esfericidad mínima 0.49 (Clasto #36). La esfericidad promedio de todo el conjunto fue estimada en 0,66 (Fig. 20).

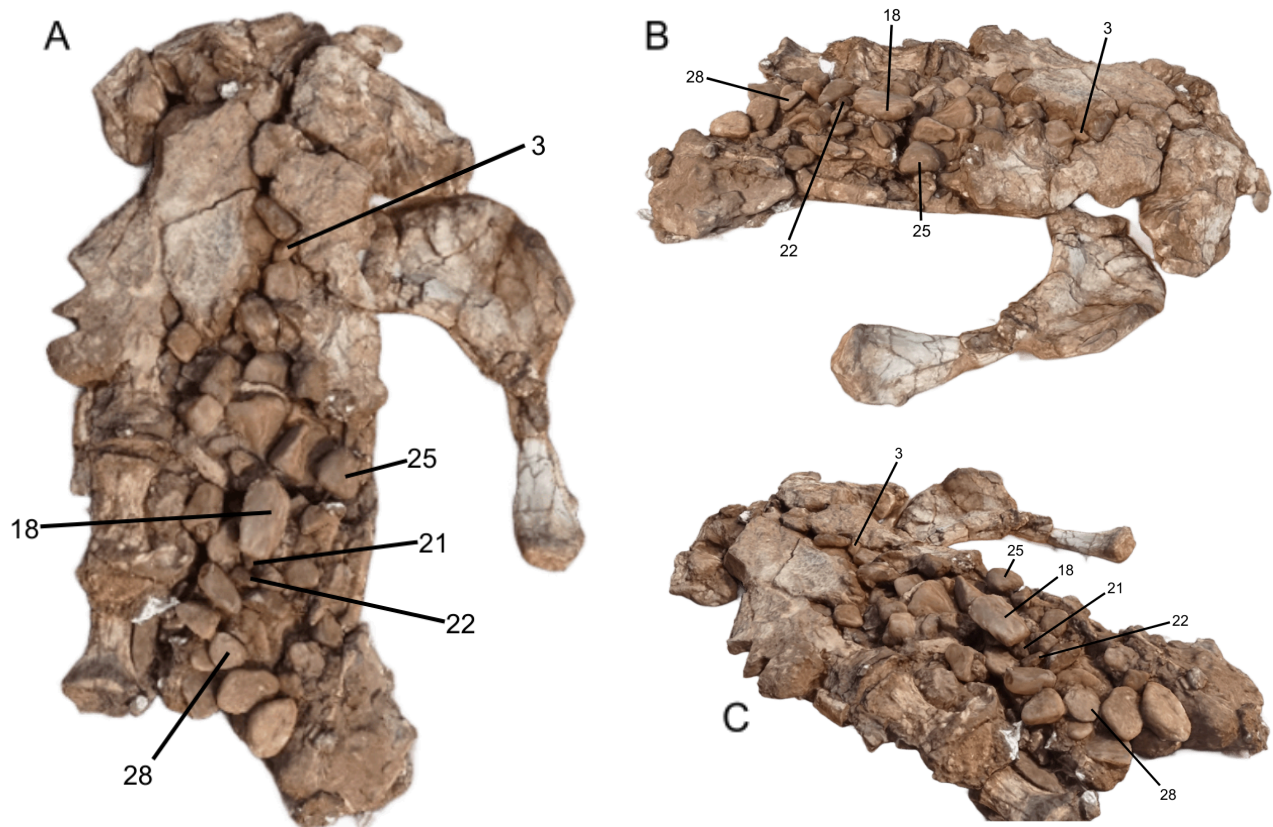


Figura 20. Fotografías tomadas a partir del Modelo 3D (Fotogrametría) de PVSJ 1108 desde diferentes vistas. **#3, #21, #22**, clastos de menor longitud (14mm); **#18**, clasto de mayor longitud; **#25**, clasto con mayor esfericidad; **#28**, clasto de una esfericidad igual a 0.58.

4. *Forma*: La distribución de formas obtenida a partir de la relación entre sus ejes principales revela una marcada tendencia hacia la forma discoidal, la cual exhibe el mayor porcentaje. Por otro lado, la proporción de clastos esferoides es más reducida (Tabla 3) (Fig. 21).

Categoría	Cantidad	N° de identificación del clasto
Discoidal	18	1, 6, 9, 11, 12, 14, 15, 17, 19, 21, 24, 27, 28, 32, 34, 35, 37, 39
Tabular	6	5, 18, 20, 22, 36, 38
Prolato	4	13, 23, 26, 31
Esferoidal	5	3, 4, 10, 25, 33

Tabla 3. Cantidad de clastos según su forma.

5. *Peso de los clastos*: Se logró registrar el peso de 20 clastos que se encontraban desprendidos de la matriz, obteniendo un valor total de 152 gramos. Las dimensiones de los 13 clastos que no pudieron ser pesados, pero cuyas caras se encontraban expuestas, fueron útiles para hacer los cálculos correspondientes (Tabla. 4), de los cuales se obtuvo un peso aproximado de 93,97 g. Por lo tanto, el peso total estimado de 33 clastos (de un total de 42) es de 245,97 gramos. Los 9 clastos restantes (cubiertos casi en su totalidad por sedimento) presentan un tamaño similar a los clastos 15 y 16, por lo que se espera que el peso de cada uno esté en el rango de 10 a 15 g, con un total estimado de 90 a 135 gramos. Es por ello que el peso total de los 42 clastos sería aproximadamente 350 gramos.

Peso obtenido para 20 clastos	152 g
Peso estimado según las dimensiones de 13 clastos	93,97 g
Peso estimado de 9 clastos	90 - 135 g
Peso total estimado de los 42 clastos	~350 gramos

Tabla 4. Cuantificación del peso de los clastos asociados a PVSJ 1108.

A partir del peso total estimado para toda la masa de clastos (~350 gr) asociados al esqueleto del PVSJ 1108, estamos en condiciones de relacionar este valor con el tamaño corporal del animal, tal como se evidencia en otros animales vertebrados con comportamientos litófagos (ver Discusión).

- Propiedades Cualitativas

1. *Grado de redondeamiento*: De las seis categorías de redondeamiento propuestas por Powers (1982), los clastos hallados en PVSJ 1108 presentan una forma en general redondeada (Fig. 20 y 21).

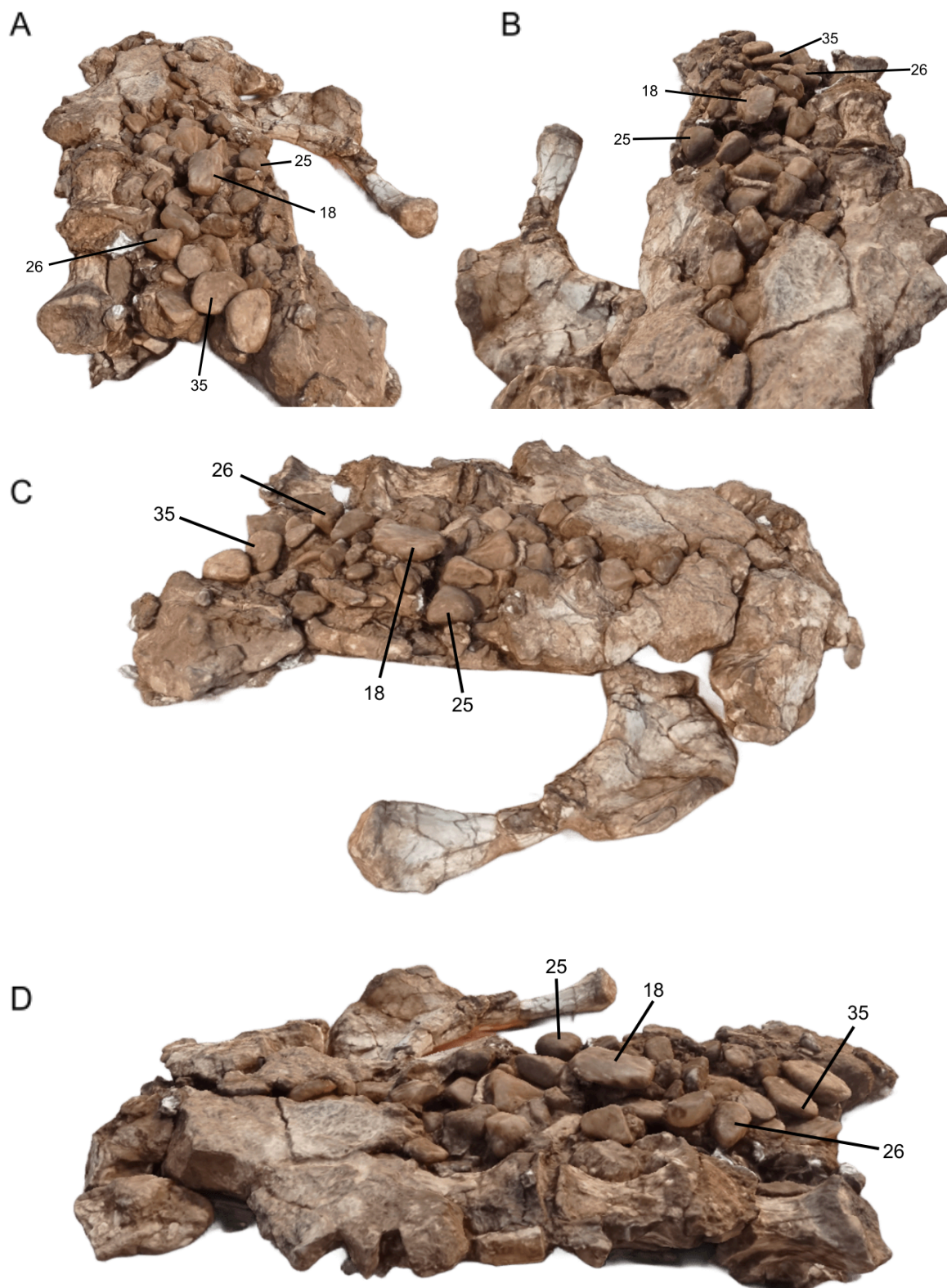


Figura 21. Fotografías tomadas a partir del Modelo 3D (Fotogrametría) de PVSJ 1108 desde diferentes vistas. Nótese ejemplos de cada forma. **#18**, tabular; **#25**, esferoidal; **#26**, prolato; **#35**, discoidal.

2. *Litología*: Se identificó que los clastos son rocas metamórficas en su mayor medida compuestas de cuarzo.

Composición	Cantidad	N° de identificación del clasto
Cuarzo	36	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 26, 27, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 36, 37, 39, 40, 41, 42
Esquistos	2	24, 28
Rocas volcánicas	4	9, 25, 35, 38

3. *Textura superficial*: La mayoría de los clastos observados presentan sus superficies suaves al tacto, con elevado grado de desgastes en sus caras, no presentan brillo.

V.5. Características sedimentológicas e interpretación tafonómica.

V.5.1. Características sedimentológicas

El espécimen PVSJ 1108 proviene de los niveles medios de la Formación Quebrada del Puma (QDP), donde el paleoambientalmente es interpretado como depósitos de abanico aluvial que gradúa verticalmente hacia facies de supralitorales barreal y dunas eólicas en los laterales del paleovalle (Colombi et al. 2021). Un rasgo diagnóstico de esta Unidad es el dominio de clastos o acumulaciones de clastos o granos de cuarzo muy angulosos, y una selección pobre de los mismos (Fig. 22). Esta naturaleza sedimentológica de los niveles medios de la Formación Quebrada del Puma evidencia una diferencia clave entre las características de los clastos de la matriz sedimentaria donde se preservó el PVSJ 1108, con los clastos asociados al PVSJ 1108 (Fig. 22 y 23). Mientras que los clastos de cuarzo presentes en la Formación Quebrada del Puma son descritos como muy angulosos, los elementos asociados al PVSJ 1108 –y aquí identificados como gastrolitos– presentan superficies redondeadas, que muestran un proceso de desgaste superficial distinto al que podría haber ocasionado el transporte hidráulico de un ambiente de alta energía. Por otro lado, los depósitos aluviales de la formación QDP preservan acumulaciones de clastos pobremente seleccionados, indicando que los tamaños de las rocas son muy variables. En contraste, el cúmulo de clastos asociados al PVSJ 1108 exhiben una notable selección (clastos de entre 0-4 g y

8-12 g y entre 14 – 44 mm), diferenciándose del depósito con clastos angulosos y pobremente seleccionado característico de un sistema aluvial de alta energía (Fig. 22). Por lo tanto, se descarta la interpretación de que las rocas hayan sido asociadas al esqueleto del animal naturalmente por transporte hidráulico, siendo plausible que se encontraran en el interior del animal previo a su muerte y posterior fosilización.

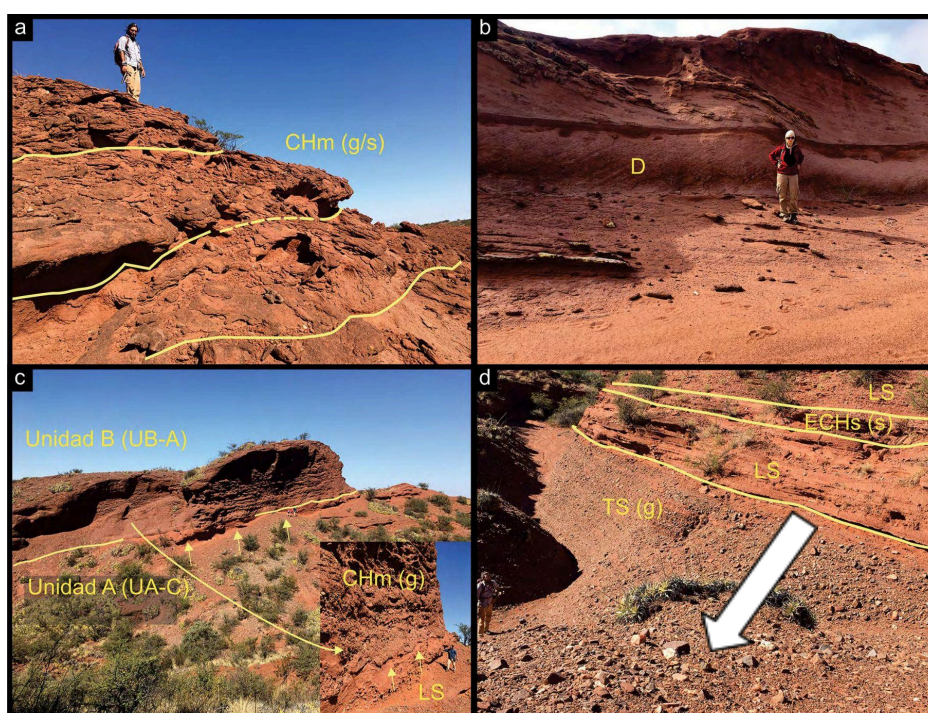


Figura 22: Caracterización sedimentológica de las formaciones Triásico-Jurásico Quebrada del Puma y Balde de Leyes (Cuenca Marayes-El Carrizal). **a.** Formación Quebrada del Puma (Unidad A), caracterizada por canales multiepisódicos areno-gravosos (*CHm g/s*); **b.** Detalle de la Asociación Unidad A - Unidad B (Formación Balde de Leyes), correspondiente a la hombrera sur de la incisión con depósitos de dunas eólicas (*D*); **c.** Contacto entre la Unidad A y B, mediante la marcada incisión del paleovalle. En el extremo inferior derecho se ve un detalle de la Unidad A (UA-C) con facies de mantos de arena laminados (*LS*) y canales gravosos (*CHm (g)*) en la base de la Unidad B; **d.** Asociación de facies de la Unidad B (Fm. Balde de Leyes), nótese la acumulación de clastos angulosos y pobremente seleccionados (indicados con la flecha) característicos de las formaciones Quebrada del Puma (Unidad A) y Balde de Leyes (Unidad B). Tomado de Colombi et al. 2021.

Por otro lado, en el sitio del hallazgo (Fig. 23), no se observaron clastos redondeados y pulidos similares por fuera del hallazgo, ni ninguna acumulación similar de rocas alrededor del sitio. Los clastos observados en superficie alrededor

del hallazgo *in situ* son angulosos, dispersos y algunos de gran tamaño (>80 mm versus 44 mm el mayor de los clastos asociados al ejemplar), sin selección aparente (Fig. 23).



Figura 23: PVSJ 1108 *in situ* el día del hallazgo (año 2016). Los elementos óseos superficiales en color blanco, las líneas negras indican la interpretación esquemática del material fosilizado en superficie. La acumulación de clastos se encontró debajo del sedimento, durante su preparación en Laboratorio. En el sector superior izquierdo del hallazgo se observa una escala métrica de 3 cm.

V.5.2. Interpretación tafonómica del hallazgo

PVSJ 1108 muestra una asociación en la preservación de sus elementos óseos de aproximadamente el 30%, preservando de forma incompleta pero articulada los elementos del esqueleto axial, la cintura escapular y partes de los miembros anteriores (Fig. 13 y 18). Los elementos óseos de la región torácica (vértebras dorsales y fragmentos de costillas) se encuentran totalmente asociados, mientras que el resto del esqueleto axial se desarticula hacia las regiones anterior y posterior (vértebras cervicales y vértebra caudal), las cuales fueron recolectadas en las zonas próximas al bloque principal (Fig. 23). La cintura escapular (escápula, coracoides y placas esternales) y los miembros anteriores (húmero, radio, ulna y mano) se encuentran levemente desplazados de su posición natural, aunque casi completamente articulados. En este sentido, la digitalización 3D del material y

posterior reconstrucción, fue útil para comprender la disposición original de PVSJ 1108 para su interpretación tafonómica (Fig. 24).

La preservación *in situ* de la cintura pectoral, incluyendo ambas escápulas, coracoides y placas esternales, junto a la asimetría de los miembros anteriores encontrados (extremidad anterior izquierda casi completa, frente a la preservación casi nula de la extremidad derecha, a excepción de la mano) sugiere que el cadáver se depositó en una posición lateroventral izquierda; es decir, apoyado sobre su región ventral, pero con una inclinación hacia su flanco izquierdo. Esta postura ventral habría sido fundamental para contener la cavidad abdominal contra el suelo, limitando la dispersión de los gastrolitos durante la necrólisis del tracto digestivo, mientras que la caja torácica y las manos permanecieron ancladas en su lugar, protegiendo el contenido gástrico hasta su completo enterramiento y posterior fosilización.

Asociado a la región torácica, se registró el cúmulo de 42 clastos, principal objetivo de estudio del presente trabajo, los cuales se encuentran dispuestos de forma lineal en el sector medio y sobre el lado izquierdo del espécimen. Esta ubicación es congruente con la disposición anatómica del estómago en la mayoría de los saurópsidos. Su particular disposición lineal sugiere que los clastos podrían haberse alojado entre los pliegues longitudinales de la mucosa estomacal, ayudando a anclar la musculatura durante la necrólisis del tracto digestivo, lo que garantizó la retención del contenido gástrico *in situ* hasta su fosilización. Esto es congruente con otras interpretaciones de gastrolitos asociados al tracto digestivo de otros reptiles fósiles (Serafini et al. 2024). La preservación del cúmulo de clastos *in situ*, junto a la asociación parcial de las vértebras dorsales y costillas, sugieren que la región torácica mantuvo contenida la cavidad abdominal.

Los gastrolitos son petrológicamente distintos del sedimento circundante, el cual se caracteriza por arenisca rojiza de grano fino con acumulaciones de clastos sin selección (Fig. 23). Este fuerte contraste litológico y la incrustación de los clastos dentro de la cavidad torácica refuerza la interpretación de que fueron enterrados junto al animal, producto de una conducta de litofagia.

Siguiendo la clasificación tafonómica de gastrolitos en vertebrados fósiles propuesta por Wings (2004; ver Anexo 1), los clastos se sitúan en la región ventral

de las vértebras dorsales anteriores (D1-D6) y costillas, encontrándose incluso cementados a la cintura pectoral (placas esternales, escápula y coracoides) (Fig. 13, 18 y 24). Dado que la acumulación de clastos fue encontrada en el área anatómica correspondiente al tracto gastrointestinal, contenida dentro de una caja torácica articulada y relativamente completa (categoría 1 Clasificación tafonómica de Wings 2004, Anexo 1), se interpreta que los clastos hallados en PVSJ 1108 representan indudables gastrolitos, según la categoría 1 elaborada por Wings (2004).

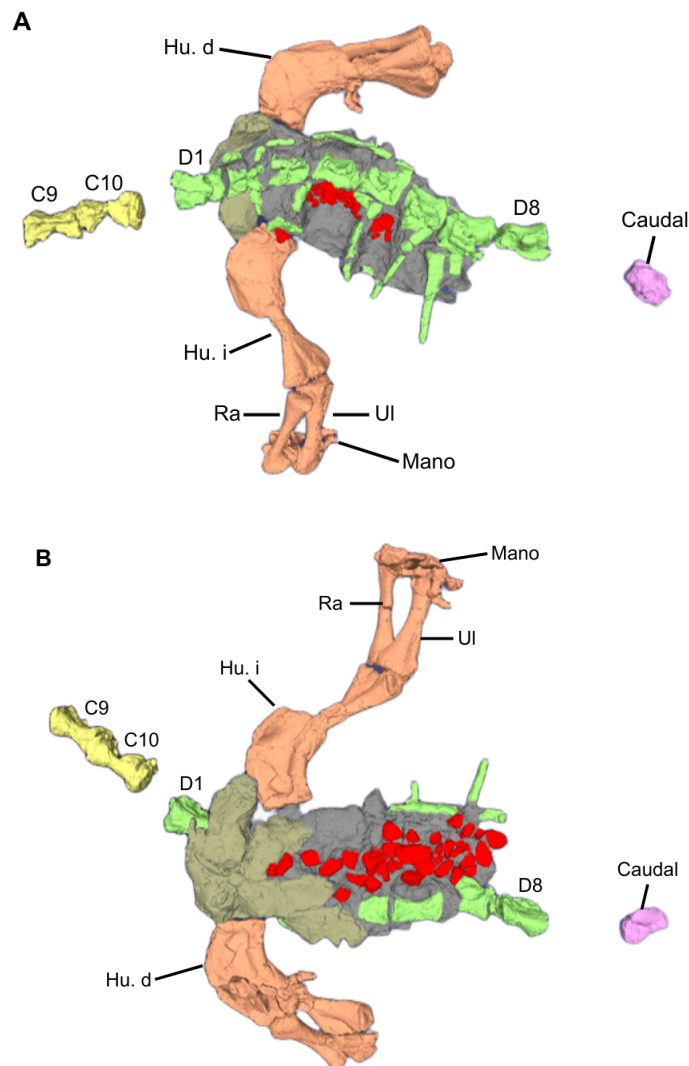


Figura 24. Reconstrucción tridimensional y modelado del espécimen PVSJ 1108. El modelo cuenta con los elementos óseos preservados de PVSJ 1108 (cintura escapular, serie dorsal D1-D8, húmero izquierdo y manos) completados en función del modelo completo previamente digitalizados de *Ingentia prima*. Nótese cómo el flanco izquierdo y la región ventral se habrían asentado directamente contra el sustrato. **A.** Vista dorsal. **B.** Vista ventral. Referencias: **amarillo (C9 y C10)**, vértebras cervicales desarticuladas; **verde oscuro**, cintura escapular; **verde claro (D1 - D8)**, vértebras dorsales parcialmente articuladas; **morado**, vértebra caudal aislada; **naranja (Hu.d, Hu. i, húmeros izquierdo y derecho; UI, Ulna; Ra, radio; mano)**, ambos miembros anteriores reconstruidos; **rojo**, gastrolitos; **gris**, sedimento.

CAPÍTULO VI

DISCUSIÓN

VI.1. Anatomía y filogenia de PVSJ 1108

El estudio en detalle del PVSJ 1108 permitió identificarlo como una forma basal de sauropodiforme no-saurópodo, dando a conocer rasgos anatómicos compartidos con otros miembros de Sauropodomorpha. La descripción anatómica-comparativa del nuevo ejemplar incrementa el conocimiento de las formas de Sauropodomorpha no-Sauropoda de Argentina y el resto de Gondwana.

El análisis filogenético recupera al PVSJ 1108 como un miembro basal entre Sauropodiformes (Fig. 16), aunque en una topología no resuelta en un arreglo parafilético con la mayoría de los miembros de Sauropodiformes no-saurópodos de Gondwana (p. ej., *Leoneerasaurus*, *Anchisaurus*, *Mussaurus*, *Sefapanosaurus*, *Melanorosaurus*).

La inclusión del PVSJ 1108 entre Sauropodiformes está soportado por la presencia de dos sinapomorfías ambiguas: el segundo carpiano distal cubre completamente la superficie proximal del segundo metacarpiano, y la presencia de una cabeza del húmero débilmente desarrollada, redondeada en vista antero-posterior aunque mínimamente expandida en su ancho transversal. Se examinaron hipótesis filogenéticas alternativas para PVSJ 1108, forzando su relación con otros sauropodomorfos de la Cuenca Marayes-El Carrizal (i.e., *Leyesaurus marayensis* e *Ingentia prima*) resultando en topologías subóptimas de 3 pasos extras, en el contexto de esta matriz de datos. Considerando las hipótesis filogenéticas óptimas, el PVSJ 1108 representa el primer registro de Sauropodomorpha de la Formación Quebrada del Puma, y posiblemente, un nuevo Sauropodiforme no-saurópodo.

VI.2. Características cuali-cuantitativa de los clastos e interpretaciones tafonómicas

Los clastos asociados al ejemplar PVSJ 1108 fueron hallados *in situ*, incrustados en la matriz sedimentaria, presentando una disposición agrupada en forma de racimo (cluster) en íntima relación a la región abdominal, por debajo de las primeras vértebras dorsales (D1-D7) y entre ambas series de costillas dorsales, preservados dentro de un esqueleto parcialmente articulado (Fig. 13).

Hasta el momento, la evidencia indudable de litofagia en sauropodomorfos basales (no-saurópodos) se restringía a los hallazgos en Alemania de *Sellosaurus-Plateosaurus gracilis* (Huene 1932; Galton 1973) y a ejemplares del sur de África descritos por Raath (1974), particularmente en los especímenes indeterminados, posiblemente *Gyposaurus* (QG 43 y QG 48). El patrón de preservación de los clastos de forma agrupada y localizados en la región torácica es altamente consistente con otros registros de gastrolitos en sauropodomorfos basales. En *Sellosaurus-Plateosaurus gracilis* (Huene 1932), se informaron 14 gastrolitos dispersos en la caja torácica, cerca de la sexta vértebra dorsal y en la línea media de las costillas abdominales; una ubicación que concuerda con la posición torácico-abdominal observada en PVSJ 1108. Asimismo, en el espécimen QG 43 y QG 48 (Raath 1974), los clastos también se encontraron agrupados entre los restos de las costillas en la región estomacal.

Esta disposición anatómica se registra de igual modo en los saurópodos. En *Cedarosaurus weiskopfae* (Sanders y Carpenter 1998; Sanders et al. 2001) se reportaron los clastos localizados en la cavidad abdominal (posterior al coracoides y ventral a las vértebras dorsales). Por otro lado, Wings y Sander (2007) identificaron los gastrolitos en estrecha asociación con las vértebras cervicales y dorsales de *Dinheirosaurus lourinhanensis*, los cuales no habían sido mencionados en su descripción original (Bonaparte y Mateus 1999). Asimismo, en el caso de *Seismosaurus hallorum*, Gillette (1994) describió los clastos en aparente contacto directo con costillas, vértebras y pelvis; una asociación que cumple con los factores tafonómicos esperables para gastrolitos (Wings 2004; Wings y Sander 2007). En conjunto, los hallazgos en estos especímenes también concuerdan con la disposición torácico-abdominal de los clastos observados en el ejemplar PVSJ 1108.

Finalmente, este patrón de preservación *in situ* y localizado en la caja torácica, también es evidenciado en los ornitisquios herbívoros *Gasparinisaura* (Cerde 2008) y *Tenontosaurus* (Nudds et al. 2022), en el pterosaurio *Pterodaustro* (Codorniú et al. 2013), en diversos plesiosaurios (p. ej., Cerde y Salgado 2008; Henderson 2024) y en tortugas marinas extintas (Serafini et al. 2024).

Respecto a la litología, se observa una selección hacia rocas de alta dureza en todos los hallazgos de gastrolitos entre las formas basales de Sauropodomorpha (no-saurópodos). En QG 43 el 86% de los clastos interpretados como gastrolitos corresponden a cuarzós. Mientras que en PVSJ 1108 la proporción supera el 85%. En *Sellosaurus-Plateosaurus gracilis*, la totalidad de los clastos descritos son de composición cuarcítica.

La presencia de rocas silíceas también se mantiene en los gastrolitos de los saurópodos. En *Cedarosaurus weiskopfae* (Sanders y Carpenter, 1998; Sanders et al. 2001), todos los gastrolitos están compuestos principalmente por sílex y cuarcita. Por el contrario, en *Seismosaurus hallorum* (Gillette 1994) se reportó una composición exclusivamente de arenisca (de baja dureza), uno de los motivos por los que este hallazgo es discutido (Lucas 2000).

Asimismo, la composición cuarcítica y silícea en los gastrolitos se observa en otros taxones de vertebrados. Por ejemplo, Cerde (2008) reportó la presencia de rocas de alta dureza (principalmente compuestas de cuarzo) en los gastrolitos de *Gasparinisaura*. Mientras que en *Tenontosaurus*, si bien no se detalla la composición mineralógica de los gastrolitos, se destaca su dureza. Del mismo modo, en plesiosaurios se han reportado gastrolitos compuestos principalmente por sílice microcristalino y sílice cuarzoso (Cerde y Salgado 2008; Henderson 2024). Por otro lado, en las tortugas marinas se observa una composición mixta: silícea y carbonática, vinculada a la disolución de los carbonatos para fines nutricionales (Serafini et al. 2024).

En relación al análisis morfométrico de los gastrolitos, también se observa un patrón en el registro de vertebrados fósiles. QG 43 presenta una morfología subredondeada y elipsoidal en sus gastrolitos (con un eje transversal estrecho, de 13-16 mm), en contraste a los gastrolitos de PVSJ 1108 que, si bien también son redondeados, muestran una tendencia hacia una forma discoidal, con ejes transversales proporcionalmente mayores (9-31 mm) (Anexo 7 y 8).

En el caso de los saurópodos, se observa que los clastos de *Cedarosaurus* varían desde esferoides aplanados hasta formas cilíndricas (Sanders *et al.* 2001). En los vertebrados marinos, la morfología redondeada, de discoidal a subesférica, también se reportó en una tortuga marina (Serafini *et al.* 2024) y en los plesiosaurios (Cerde y Salgado 2008; Henderson 2024). Asimismo, los ornitópodos *Tenontosaurus* (Nudds *et al.* 2022) y *Gasparinisauria* (Cerde 2008) se indicó una forma redondeada y subredondeada, respectivamente. En el caso de *Gasparinisaura*, se calculó un índice de esfericidad promedio de 0,71 (Cerde 2008), y en el plesiosaurio descrito por Cerde y Salgado (2008) dicho índice fue de 0,68, ambos valores similares a la esfericidad promedio de 0,66 calculada para PVSJ 1108.

En contraste a lo analizado anteriormente, los gastrolitos del pterosaurio *Pterodaustro* se indicaron bordes angulares, lo que podría indicar un tiempo de retención estomacal menor al del resto de vertebrados (Codorniu *et al.* 2013).

Según el grado de desgaste de los clastos abdominales, tanto el PVSJ 1108, como QG 43 y *Sellosaurus-Plateosaurus gracilis* –hasta ahora los tres ejemplares de saurópodomorfos no-saurópodos con clastos abdominales asociados– presentan una acumulación de clastos de marcada forma redondeada con sus caras lisas. Raath (1974) sugirió que el alto grado de redondeamiento en los clastos de QG 43 sería improbable de haber sido provocado por el molino gástrico, ya que se esperaría–como se observa en cocodrilos actuales–que el animal habría seleccionado las rocas ya erosionadas en lechos fluviales, siendo capaces de viajar largas distancias en busca de rocas (Cott 1961; Raath 1974). En PVSJ 1108, los clastos se encuentran intensamente redondeados, lo que contrasta notablemente con la matriz de arenisca fina y las acumulaciones de clastos angulosos típicos de la Formación Quebrada del Puma (ver Colombi *et al.* 2021). Si bien esto podría apoyar la hipótesis de una ingesta selectiva en arroyos o ríos, Wings y Sander (2007) demostraron que el entorno altamente abrasivo de un molino gástrico aviano, si es capaz de redondear clastos angulosos en periodos de tiempo relativamente cortos.

Los clastos angulosos y sin selección de tamaños, observados tanto en el sitio del hallazgo del PVSJ 1108 como en diferentes sectores de la Formación Quebrada del Puma (Fig. 22; ver Colombi *et al.* 2021), sugieren que los sectores de abanico aluvial donde fueron depositados tendrían flujos de energía capaces de remover clastos aún de mayor tamaño a los asociados al esqueleto, dando como

resultado una nula selección granulométrica de rocas. Esto contrasta con la uniformidad y el agrupamiento selectivo observado en los clastos asociados al ejemplar, lo que refuerza la interpretación de un comportamiento litófago para el sauropodiforme PVSJ 1108.

VI.2.1 Comparaciones en relación a la masa total de los clastos y del espécimen.

Wings y Sander (2007) observaron una estrecha correlación entre la masa corporal de los animales litófagos con la masa relativa de los gastrolitos que ingieren (Fig. 8). En aves actuales esta relación se sitúa en torno a una masa media de gastrolitos de aproximadamente el 1% de la masa corporal del animal. Mientras que en dinosaurios saurópodos esta relación es de una magnitud menor, siendo en la mayoría de los casos <0,03% (Fig 8; Wings y Sander 2007).

Al evaluar a los sauropodomorfos basales, las proporciones difieren drásticamente con los saurópodos. Raath (1974), describe al espécimen indeterminado QG 43 (posiblemente *Gyposaurus*), con una masa total de gastrolitos igual a 477 g y una masa corporal estimada de 50 kg; es decir, una masa de gastrolitos equivalente al del 0.95% de su peso. Considerando un peso corporal aproximado de ~113 kg para el PVSJ 1108, y una masa total de clastos estimada en ~350gr, se obtiene que la masa total de clastos hallados representa el 0.3% del peso del esqueleto asociado. Estos valores (entre 0,3% y 0,95%) de masa de gastrolitos/masa corporal para estos dos dinosaurios sauropodomorfos no-saurópodos se encuentran cercanos a aquellos observados por Wings y Sander (2007) para aves actuales. Este mismo valor ha sido reportado para otros dinosaurios herbívoros no avianos, como el ornitópodo *Gasparinisaura* (0,3%; Cerda 2008). Esto sugiere que la masa total de clastos asociados al PVSJ 1108, es similar a la masa de gastrolitos reportados para otros dinosaurios herbívoros y en aves actuales, lo que indica que es plausible su interpretación como una acumulación de gastrolitos en la región abdominal del PVSJ 1108 (ver discusión más adelante).

En relación a los reptiles marinos, las proporciones reportadas en plesiosaurios por Cerda y Salgado (2008) corresponden a una relación masa de gastrolitos/masa corporal del 0,1%, mientras que Henderson (2024) determinó que dicha proporción no excedió el 0,2% en ninguno de los especímenes estudiados. Ambos autores concluyeron que estas proporciones no habrían sido suficientes para intervenir en el equilibrio hidrostático del espécimen, sino que su función habría sido

la trituración mecánica del alimento. Esta misma interpretación funcional se aplicó para los dinosaurios herbívoros como el espécimen QG 43, *Sellosaurus-Plateosaurus gracilis*, *Gasparinisaura* (Huene 1932; Galton 1973; Raath 1974; Cerda 2008; Cerda y Salgado 2008; Henderson 2024).

Según Wings (2004), los hallazgos de gastrolitos en Sauropodomorpha suelen ocurrir en ambientes de baja energía, como llanuras de inundación y depósitos de estanques en facies de desbordamiento, donde el sedimento varía desde areniscas de grado fino hasta lechos fluviales someros. Este escenario es compatible al paleoambiente interpretado para la Formación Quebrada del Puma, donde los depósitos aluviales distales habrían actuado como un ambiente de media a baja energía, incapaces de transportar clastos de gran tamaño, pero sí de un tamaño promedio de 25 mm tal como los observados en asociación al PVSJ 1108. De hecho, junto al ejemplar, en el sitio del hallazgo se observan clastos de mayor tamaño (~80 mm; ver Fig. 23), lo que evidencia un ambiente de energía media. Por lo tanto, una acumulación de 40 clastos de tamaño promedio de ~25mm (a diferencia de la selección asimétrica de los clastos usuales del sitio de hallazgo), y, a su vez, asociados a la región abdominal del esqueleto articulado, bien podría interpretarse como el resultado de un sepultamiento del animal con los clastos en su interior, impidiendo que un flujo de media a baja energía los pueda haber removido.

Por otro lado, la articulación natural de los elementos óseos preservados descarta la posibilidad de que un flujo de alta energía los haya depositado junto al ejemplar *post-mortem*, ya que la energía necesaria para transportar rocas de mayor tamaño también habría sido suficiente para desarticular el esqueleto del animal. Si bien el PVSJ 1108 corresponde a un ejemplar incompleto, gran parte de la caja torácica y región abdominal se conservó articulada. Así, la morfología subesférica de los clastos asociados a la región abdominal del PVSJ 1108 podría ser el resultado de la acción mecánica del molino gástrico en el que se habrían preservado.

En síntesis, las características cualitativas y cuantitativas de la asociación de clastos preservados en PVSJ 1108 es: forma general redondeada (Powers 1982), una litología uniforme de dureza elevada (36 de 42 clastos corresponden a cuarzos) y su ubicación directamente asociada a la caja torácica del espécimen, indica una concordancia con los rasgos observados en otros casos reportados de animales con

gastrolitos asociados (Huene 1932; Galton 1973; Raath 1974; Cerda 2008; Cerda y Salgado 2008; Codorniú 2013; Nudds *et al.* 2022; Henderson 2024; Serafini *et al.* 2024). El cúmulo de clastos *in situ* en la región abdominal del esqueleto articulado, sumado a sus características morfológicas, cuali-cuantitativas y tafonómicas permite su interpretación como indudables gastrolitos asociados a un ejemplar de dinosaurio Sauropodiforme. Esto evidencia, además, el primer reporte de litofagia para un dinosaurio Sauropodiforme basal, y el primer registro de gastrolitos en un sauropodomorfo no-saurópodo del continente americano. Junto con la evidencia de gastrolitos en *Gyposaurus* y *Sellosaurus-Plateosaurus gracilis*, estos tres ejemplares serían la única evidencia de sauropodomorfos no-saurópodos con gastrolitos preservados a nivel mundial.

VI.3. Evidencia de litofagia en Sauropodomorpha

Dentro de Archosauria, la litofagia asociada a una molleja muscular suele interpretarse como un carácter plesiomórfico, fundamentado en su presencia en aves y en el registro de gastrolitos a lo largo del clado, incluyendo los tres grandes grupos de Dinosauria (Ornithischia, Theropoda y Sauropodomorpha) (Reilly *et al.* 2001; Varricchio 2001). Si bien los crocodilianos poseen una estructura anatómica similar a la molleja, no está claro si es un órgano homólogo al presente en las aves, y la función de los gastrolitos en este grupo tampoco está del todo dilucidada, relacionándose usualmente con el control de la flotabilidad o la trituración del alimento (Pooley y Gans 1976; Bakker 1986). En este sentido, sólo las aves presentan una asociación gastrolitos-molleja verificable (Hunt y Lucas 2021). No obstante, los registros de gastrolitos en Archosauria, y principalmente en Dinosauria, sugieren que la ingesta deliberada de rocas (litofagia) es un rasgo conductual heredado evolutivamente, sin necesidad de estar vinculado a una función o a una molleja. En este contexto, la presencia de gastrolitos no debe verse como una rareza tafonómica, sino como un carácter de gran relevancia paleobiológica, que refleja la ontogenia y filogenia de un grupo (Whittle y Everhart 2000).

En Sauropodomorpha, la evidencia indiscutible de gastrolitos es escasa pero significativa. Entre las formas basales, los registros verificables se limitaban a *Gyposaurus*, taxones afines del Jurásico Inferior de África (Raath 1974), y a *Sellosaurus-Plateosaurus gracilis* (Huene 1932; Galton 1973). Asumiendo que los

clastos asociados al PVSJ 1108 son aquí interpretados como gastrolitos, se puede sumar este nuevo registro, siendo éste el primer representante entre las formas basales de Sauropodiformes. Por el contrario, en los saurópodos, los reportes son esporádicos e incluyen a *Seismosaurus hallorum* (= *Diplodocus*), *Dinheirosaurus lourinhanensis*, *Cedarosaurus weiskopfae* y, de manera más cuestionada, *Rebbachisaurus tessonei* (Gillette 1994; Bonaparte y Mateus 1999; Sanders et al. 2001; Calvo y Salgado 1995).

Históricamente, los hallazgos de agrupaciones de clastos en saurópodos llevó a inferir que estos gigantes poseían un molino gástrico análogo al aviano para compensar la falta de masticación oral (Bakker 1986; Weishampel y Norman 1989; Taggart y Cross 1997; Upchurch y Barrett 2000). Sin embargo, investigaciones posteriores llevaron a refutar esta hipótesis (Wings 2004; Wings y Sander 2007). Por un lado, la composición lítica de los clastos en taxones como *Cedarosaurus* (donde el 31% son areniscas o limolitas blandas) es ineficaz para la trituración mecánica. A su vez, la cantidad de clastos reportados serían insuficientes: en *Seismosaurus*, el saurópodo con mayor masa de gastrolitos registrada (15 kg), estos representaban sólo el 0,03% de su masa corporal estimada en 50 toneladas (Wings y Sander 2007). A partir del análisis en aves actuales, se infiere que los gastrolitos equivalen al 1% de su masa corporal. En comparación con el 0,03% reportado en *Seismosaurus*, es una cantidad ínfima que no podría procesar los volúmenes de alimento requeridos por un saurópodo (Wings y Sander 2007). Asimismo, cualquier mecanismo que conduzca a la trituración mecánica del alimento (ya sea procesamiento oral o por un molino gástrico), habría limitado la tasa de ingesta del alimento (Sander et al. 2010; Hummel y Clauss 2011). En este sentido, la presencia de una molleja muscular habría restringido la evolución del tamaño corporal gigantesco de los saurópodos (Sander et al. 2011). En consecuencia, el consenso actual postula que los saurópodos dependían de masivas cámaras de fermentación intestinal, en donde bacterias celulolíticas degradaban la vegetación ingerida sin necesidad de masticación oral o gástrica (Sander et al. 2010; Hummel y Clauss 2011). De esta manera, la amplia capacidad intestinal brindada por el masivo tamaño, les permitió a los saurópodos ser herbívoros eficientes, sin sufrir los efectos negativos de una digestión ralentizada provocada por la presencia de una molleja (Sander et al. 2011; Hummel y Clauss 2011). Por lo tanto, los reportes de gastrolitos

entre los Sauropoda son discutidos, y su escasez en el registro fósil probablemente se deba a factores tales como la remoción *post-mortem* por carroñeros, el transporte de los gastrolitos por procesos sedimentológicos, diagenéticos, por la caída de los gastrolitos de los cadáveres flotantes, tal y como se observó en avestruces, o por no haber sido reconocidos, registrados o recolectados en las campañas paleontológicas. O bien, los escasos reportes de gastrolitos podrían ser resultado de la ingestión accidental, patológica, o para la absorción de minerales (Wings 2004; Wings y Sander 2007).

Esta interpretación para los saurópodos contrasta radicalmente con la paleobiología de los sauropodomorfos basales. Al presentar tamaños corporales significativamente menores, carecían del volumen abdominal necesario para albergar grandes cámaras de fermentación de retención prolongada. Dado que tampoco procesaban el alimento oralmente, un órgano triturador especializado, habría sido fundamental. Es aquí donde el hallazgo de PVSJ 1108 aporta una evidencia paleobiológica significativa. Con una masa corporal estimada en ~113 kg y una masa total de los clastos asociados de aproximadamente ~350 g, los gastrolitos representan al menos un 0,31% de su peso corporal, un valor que asciende a un orden de magnitud superior al de los saurópodos gigantes y condice con otros reportes de gastrolitos en dinosaurios herbívoros no avianos, como el ornitópodo *Gasparinisaura* (0,3%; Cerda 2008). Esta proporción, sumada a la dureza de los clastos (principalmente cuarzo) y su marcada redondez, sugiere que los gastrolitos se encontraban en un órgano triturador activo y especializado, un carácter también asumido para los demás registros de gastrolitos en las formas basales de sauropodomorpha (Galton 1973). Sin embargo, es evidente que a pesar de la distribución cosmopolita de los sauropodomorfos basales, son escasos los registros de gastrolitos (Raath 1974; Galton 1973; y la presente contribución), lo que podría interpretarse como una conducta rara en el grupo. Sin embargo, esto probablemente se deba a sesgos tafonómicos —como la dispersión *post-mortem* de los clastos por carroñeros o dinámicas sedimentarias— y no a una ausencia biológica (Wings y Sander 2007). La marcada similitud tafonómica y litológica entre los hallazgos de *Gyposaurus* y PVSJ 1108, así como también con los demás registros de gastrolitos en Dinosauria, sugieren que la litofagia no era una conducta ocasional en Sauropodomorpha, sino que representó un carácter ancestral de Archosauria.

El caso de la litofagia en los Sauropodomorfos, representa uno de los más interesantes a abordar. El hallazgo de gastrolitos en el sauropodiforme PVSJ 1108, refuerza la hipótesis de que litofagia es una conducta trascendental en el linaje del grupo, en el que los saurópodos habrían conservado esta conducta ancestral de los sauropodomorfos basales (Whittle y Everhart 2000). El registro fósil refleja una clara transición evolutiva en las estrategias digestivas de Sauropodomorpha, en el que las formas basales y Sauropodiformes, como PVSJ 1108, habrían dependido de un molino gástrico para el procesamiento mecánico vegetal. No obstante, la presión selectiva hacia el gigantismo podría haber favorecido el desarrollo de cámaras de fermentación en el intestino, volviendo obsoleta la trituración gástrica. En los saurópodos, la rara aparición de gastrolitos podría representar una conducta plesiomórfica conservada vestigialmente, pero despojada de su función paleobiológica original. En este contexto, el espécimen PVSJ 1108 representaría una pieza clave para comprender las adaptaciones anatómicas y etológicas que permitieron a este linaje procesar eficientemente la vegetación, sobrevivir a la gran extinción masiva del Límite Triásico-Jurásico y sentar las bases fisiológicas para el camino evolutivo hacia el gigantismo.

VI.4. Paleoecología e implicancias de la litofagia en Sauropodomorpha.

Durante el calentamiento global extremo del límite Triásico-Jurásico, el estrés térmico forzó un recambio floral que seleccionó caracteres xerofíticos que evitaron temperaturas letales en las hojas. Entre estas adaptaciones se encuentran una menor densidad estomática, la reducción de la evapotranspiración, hojas disecadas y de menor tamaño, y cutículas más gruesas, dando como resultado un alimento de baja calidad y difícil de digerir (McElwain et al. 1999; Demment y Van Soest 1985). Durante más de 100 Ma, los dinosaurios herbívoros se alimentaron de esta flora compuesta principalmente por gimnospermas como coníferas, helechos con semillas, cícadas, benettitaleanas y ginkgofitas, vegetación rica en celulosa y lignina (Sander et al. 2010).

Frente a este escenario, la transición en los gremios de herbívoros evidencia que la estrategia de aumentar la tasa de ingesta mediante un ramoneo rápido, compensando la falta de masticación con un intenso procesamiento mecánico

interno, fue un factor clave que contribuyó al aprovechamiento del alimento disponible de baja calidad (Fritz et al. 2011). Mientras que dicinodontes y rincosaurios presentaban adaptaciones en sus mandíbulas para triturar y moler el alimento (Ezcurra et al. 2016), las asociaciones faunísticas herbívoras fueron gradualmente reemplazadas por los dinosaurios sauropodomorfos (Singh et al. 2021). Estos dinosaurios desarrollaron una estrategia alimentaria radicalmente distinta: cuellos largos para ramonear en estratos altos y cráneos pequeños con hileras de dientes simples que, si bien no les permitía procesar oralmente el alimento, aumentaba la tasa de ingesta (Galton 1986; Upchurch y Barrett 2000; Barrett y Upchurch 2005).

Asimismo, el hecho de ingerir el material vegetal sin una masticación previa requiere que el resto del sistema digestivo logre procesarlo correctamente. En este sentido, la litofagia en Sauropodomorpha basal cobra un sentido paleoecológico claro. Según las funciones de los gastrolitos analizadas por Wings (2004) (Anexo 2), el espécimen PVSJ 1108 habría utilizado los gastrolitos para la trituración mecánica del alimento. El hallazgo de clastos intensamente desgastados (evidenciado por su forma redondeada) y pulidos en PVSJ 1108 podría estar indicando que estos se encontraban en un entorno abrasivo y de rozamiento constante. Este factor, sumado a la tafonomía analizada del espécimen, sugiere que los gastrolitos cumplían una función mecánica dentro del tracto digestivo del animal, donde los movimientos peristálticos de un molino gástrico muscular habrían actuado como el análogo funcional de la masticación. De esta forma, habrían logrado compensar la dureza de la vegetación típica del límite Triásico-Jurásico, constituyendo un carácter ecofisiológico clave para la supervivencia y posterior radiación del linaje.

CAPÍTULO VII

CONCLUSIÓN

Este análisis concluye que el espécimen sauropodomorfo PVSJ 1108 proveniente de la Formación Quebrada del Puma (Triásico-Jurásico) de la Cuenca Marayes-El Carrizal, provincia de San Juan, corresponde a un esqueleto incompleto parcialmente articulado que preserva las vértebras cervicales (C9-C10), dorsales (D1-D8), una caudal indeterminada, cintura escapular con ambas placas externas, escápulas y coracoides parciales, miembro anterior derecho incompleto e izquierdo con húmero, radio, ulna, y ambas manos articuladas perdiendo la mayoría de las falanges.

La descripción anatómica del espécimen permitió la comparación con otros ejemplares de Sauropodomorpha, especialmente con los de la misma Cuenca (*i.e.*, *Leyesaurus*, *Ingentia*), y la incorporación a una matriz de datos filogenéticos. El PVSJ 1108 se recupera como un miembro basal de Sauropodiformes, más cercanamente emparentado a las formas más basales del grupo (p. ej., *Leoneosaurus*, *Anchisaurus*, *Mussaurus*) que a las formas basales de Sauropoda. Soportan esta relación la presencia de dos sinapomorfías ambiguas: el segundo carpiano distal cubre completamente la superficie proximal del segundo metacarpiano, y la presencia de una cabeza del húmero débilmente desarrollada, redondeada en vista anterior-posterior aunque mínimamente expandida en su ancho transversal. Se examinaron hipótesis filogenéticas alternativas para PVSJ 1108, forzando su relación con otros sauropodomorfos de la Cuenca Marayes-El Carrizal (*i.e.*, *Leyesaurus marayensis* e *Ingentia prima*) resultando en topologías subóptimas para esta matriz de datos. Considerando las hipótesis filogenéticas óptimas, el PVSJ 1108 representa el primer registro de Sauropodomorpha de la Formación Quebrada del Puma. Con estos resultados aceptamos parcialmente la Hipótesis 1 de este trabajo, ya que es un ejemplar filogenéticamente relacionado a las formas basales de Sauropodiformes, pero la ausencia de autapomorfías y el análisis anatómico preliminar, no nos permite asignar al nuevo espécimen como una nueva especie de dinosaurio Sauropodomorpha .

El análisis de los clastos asociados al espécimen resultó en la identificación de 42 elementos agrupados de forma lineal en el sector medio y asociados a la caja torácica y la región estomacal del animal. Las características cualitativas de la asociación de los clastos, en su mayoría redondeados, textura superficial suave, elevado grado desgaste, sin brillo, y una litología uniforme de dureza elevada (la mayoría cuarzos), indica una concordancia con los rasgos observados en otros casos reportados de animales con gastrolitos asociados. Las características morfológicas y granulométrica de los clastos asociados al PVSJ 1108 se diferencian tanto de la matriz sedimentaria que los contiene (areniscas de grano fino), como de las acumulaciones de clastos angulosos y sin selección granulométrica que se observan en la Formación Quebrada del Puma. La interpretación tafonómica, que incluye la disposición en un racimo de clastos en la región abdominal del esqueleto articulado, sumado a las características paleoambientales típicas de un sistema aluvial de media a baja energía, permiten asignar al hallazgo en la Categoría 1 de autenticidad según Wings (2004), descartando cualquier origen sedimentario accidental o transporte y acumulación *post-mortem*. Estos resultados nos permiten aceptar la Hipótesis 2, considerando a los clastos encontrados en la región abdominal del PVSJ 1108 como gastrolitos, representando un comportamiento de litofagia.

Finalmente, existe una estrecha correlación entre la masa corporal de los animales litófagos con la masa relativa de los gastrolitos que ingieren (Wings y Sander 2007), en torno al 1% en aves actuales y en formas basales de sauropodomorfos (*Gyposaurus*), <0,03% en saurópodos, y 0.3% en ornitópodos. Teniendo en cuenta esto, se estimó la masa corporal del PVSJ 1108 en ~113 kg y una masa total de los clastos asociados de ~350 gr., lo que representa una relación del 0,31%. Actualmente se discute si la presencia de un porcentaje bajo de clastos en saurópodos podría haber sido efectiva para la trituración de alimentos en animales de gran tamaño. Sin embargo, en animales de menor porte, como en aves actuales, formas basales de sauropodomorfos y ornitópodos y sumando ahora al PVSJ 1108, refuerzan la hipótesis de que la litofagia podría haber sido una conducta trascendental en el linaje del grupo, donde las formas derivada de Sauropoda habrían conservado este comportamiento de forma vestigial.

Se concluye que los clastos asociados al PVSJ 1108 corresponden a gastrolitos con función de trituración mecánica del alimento, en una estructura anatómica especializada del sistema digestivo similar a una molleja o molino gástrico. Esto nos permite aceptar la tercera hipótesis de este trabajo, donde asociamos la presencia de litofagia con una función de trituración de alimentos. Así, el PVSJ 1108 constituye el primer registro de un dinosaurio Sauropodiforme basal con gastrolitos asociados, representando la primera evidencia de litofagia para un dinosaurio sauropodiforme no-saurópodo. Esto podría ser una evidencia clave relacionada con la supervivencia del grupo al drástico recambio florístico relacionado al límite Triásico-Jurásico, sentando las bases fisiológicas que posteriormente permitirían la radiación del clado y posteriormente al gigantismo registrado en Sauropoda.

CAPÍTULO VIII

BIBLIOGRAFÍA

Abel, O. 1935. Vorzeitliche Lebensspuren. Verlag von Gustav Fischer, Jena, 644 pp.

Aguayo-Lobo, A.N. y Oyarzún-Galaz, L.A. 2024. Una revisión del nombre científico del Lobo marino común Sudamericano (Carnivora: Otariidae). Anales del Instituto de la Patagonia 52.

Allain, R. 2005. The postcranial anatomy of the megalosaur *Dubreuillosaurus valesdunensis* (Dinosauria, Theropoda) from the Middle Jurassic of Normandy, France. Journal of Vertebrate Paleontology 25: 850-858.

Anton, J.A. 2001. Thermo-powered ceratopsians? A thermodynamic model proposing another role for gastroliths. Journal of Vertebrate Paleontology 21(3 Suppl.): 28-29.

Apaldetti, C. y Martínez, R.N. 2022. Gastroliths preserved on a Basal Sauropodomorpha from the Rhaetian-Hettangian Quebrada del Barro Formation (Marayes-El Carrizal Basin) San Juan Province, Argentina. XXXV Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Publicación Electrónica de la APA 22(2R).

Apaldetti, C. y Martínez, R.N. 2022. South American non-gravisaurian Sauropodiformes related to the early trend to Gigantism. En: Otero, A., Carballido, J., Pol, D. (eds.), South American Sauropodomorph dinosaurs: record, diversity and evolution. Springer Editorial, pp. 93–130.

Apaldetti, C., Martínez, R., Alcober, O. y Pol, D. 2011. A new basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from Quebrada del Barro Formation (Marayes-El Carrizal Basin), Northwestern Argentina. PLoS ONE 6(11): e26964.

Apaldetti, C., Martínez, R.N., Cerda, I.A., Pol, D. y Alcober, O. 2018. An early trend towards gigantism in Triassic sauropodomorph dinosaurs. *Nature Ecology & Evolution* 2: 1227-1232.

Apaldetti, C., Pol, D., Ezcurra, M.D., y Martínez, R.N. 2021. Sauropodomorph evolution across the Triassic–Jurassic boundary: body size, locomotion, and their influence on morphological disparity. *Scientific Reports* 11: 22534.

Apaldetti, C., Pol, D. y Yates, A. 2012. The postcranial anatomy of *Coloradisaurus brevis* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina and its phylogenetic implications. *Palaeontology* 56: 277–301.

Ayer, J. 2000. The Howe Ranch Dinosaurs/Die Howe Ranch Dinosaurier. Sauriermuseum Aathal, Aathal, 96 pp.

Bakker, R.T. 1971. Ecology of brontosaurus. *Nature* 229: 172-174.

Bakker, R.T. 1978. Dinosaur feeding behavior and the origin of flowering plants. *Nature* 274: 661-663.

Bakker, R.T. 1986. The Dinosaur Heresies. William Morrow, New York, 481 pp.

Ballell, A., Benton, M.J. y Rayfield, E.J. 2022. Dental form and function in the early feeding diversification of dinosaurs. *Science Advances* 8(50).

Barrentine, C.D. 1980. The ingestion of grit by Nestling Barn Swallows. *Journal of Field Ornithology* 51: 368-371.

Barrett, P.M., Butler, R.J. y Nesbitt, S.J. 2011. Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh 101: 383–396.

Barrett, P.M. y Rayfield, E.J. 2006. Ecological and evolutionary implications of dinosaur feeding behaviour. *Trends in Ecology & Evolution* 21(4): 217-224.

Barrett, P.M. y Upchurch, P. 2005. Sauropod diversity through time: possible macroevolutionary and palaeoecological implications. En: Curry-Rogers, K.A. y Wilson, J.A. (eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*. University of California Press, Berkeley, pp. 125–156.

Barrett, P.M., Upchurch, P. y Wang, X.-L. 2005. Cranial osteology of *Lufengosaurus huenei* Young (Dinosauria: Prosauropoda) from the Lower Jurassic of Yunnan, People's Republic of China. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 806–822.

Barrett, P.M. y Willis, K.J. 2001. Did dinosaurs invent flowers? Dinosaur–angiosperm coevolution revisited. *Biological Reviews* 76: 411–447.

Benton, M.J. 1983. Dinosaur success in the Triassic: a noncompetitive ecological model. *The Quarterly Review of Biology* 58(1): 29-55.

Benton, M.J. 1991. What really happened in the Late Triassic?. *Historical Biology* 5: 263–278.

Benton, M.J. 1995. Diversification and extinction in the history of life. *Science* 268: 52–58.

Bergmann, F. 1948. Contribución al conocimiento de los yacimientos de carbón de Marayes, Provincia de San Juan. *Revista Minera Geología y Mineralogía* 19: 3-98.

Bertling, M., Braddy, S.J., Bromley, R.G., Demathieu, G.R., Genise, J., Mikuláš, R., Nielsen, J.K., Nielsen, K.S.S., Rindsberg, A.K., Schlirf, M. y Uchman, A. 2006. Names for trace fossils: A uniform approach. *Lethaia* 39: 265-286.

Best, L.B. y Gionfriddo, J.P. 1991. Characterization of grit use by cornfield birds: The influence of diet, body size, and gender. *Wilson Bulletin* 108: 68-82.

Best, L.B. y Gionfriddo, J.P. 1994. Effects of surface texture and shape on grit by house sparrows and northern bobwhite. *Wilson Bulletin* 106: 689-695.

Blackburn, T.J., Olsen, P.E., Bowring, S.A., McLean, N.M., Kent, D.V., Puffer, J., Greg McHone, E. Troy Rasbury y Mohammed Et-Touhami. 2013. Zircon U-Pb geochronology links the end-Triassic extinction with the Central Atlantic Magmatic Province. *Science* 340: 941-945.

Blatt, H., Middleton, G. y Murray, R. 1972. *Origin of Sedimentary Rocks*. Prentice Hall, New Jersey, 634 pp.

Blum, M., Martin, J., Milliken, K. y Garvin, M. 2013. Paleovalley systems: insights from Quaternary analogs and experiments. *Earth-Science Reviews* 16: 128-169.

Bodenbender, G. 1912. Constitución Geológica de la parte meridional de La Rioja y regiones limítrofes, República Argentina. *Anales del Ministerio de Agricultura, Sección Geología, Mineralogía y Minería* 8: 9-165.

Bonaparte, J.F. 1982. Faunal replacement in the Triassic of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 2: 362-371.

Bonaparte, J.F. y Mateus, O. 1999. A new diplodocid, *Dinheirosaurus lourinhanensis* gen. et sp. nov. from the Late Jurassic beds of Portugal. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 5: 13-29.

Bond, G. 1955. A note on dinosaur remains from the Forest Sandstone (Upper Karoo). *Occasional Papers of the National Museum of Rhodesia* 2: 795-800.

Bonis, N.R. y Kürschner, W.M. 2012. Historia de la vegetación, patrones de diversidad y cambio climático en el límite Triásico/Jurásico. *Paleobiology* 38(2): 240-264.

Bossi, G.E. 1975. Geología de la Cuenca de Marayes-El Carrizal (Provincia de San Juan, República Argentina). *Actas del IV Congreso Geológico Argentino* 1.

Bossi, G.E. 1976. Geología de la cuenca Marayes-El Carrizal (Provincia de San Juan), República Argentina. *Actas del 6° Congreso Geológico Argentino* 1: 23-38.

Bossi, G.E., Villanueva García, A., Godeas, M., Kousal, M.I., Lutz, M.A. y Monteros, C. 1974. Análisis estadístico de imbricaciones en la Formación Quebrada del Barro, Marayes, Provincia de San Juan, Argentina. *Acta del I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*.

Boucot, A.J. y Poinar, G.O. Jr. 2010. *Fossil behavior compendium*. CRC Press, Boca Raton, 391 pp.

Brafield, A.E. y Llewellyn, M.J. 1982. *Animal Energetics*. Blackie and Son, London.

Bromley, M. 1991. Architectural features of the Kayenta Formation (Lower Jurassic), Colorado Plateau, USA: relationship to salt tectonics in the Paradox Basin. *Sedimentary Geology* 73(1): 77-99.

Brown, B. 1907. Gastroliths. *Science* 25: 392.

Brown, C.M., Greenwood, D.R., Kalyniuk, J.E., Braman, D.R., Henderson, D.M., Greenwood, C.L. y Basinger, J.F. 2020. Dietary palaeoecology of an Early Cretaceous armoured dinosaur (Ornithischia; Nodosauridae) based on floral analysis of stomach contents. *Royal Society Open Science* 7: 200305.

Button, D.J., Barrett, P.M. y Rayfield, E.J. 2016. Miología craneal comparativa y biomecánica de *Plateosaurus* y *Camarasaurus* y evolución del aparato de alimentación de los saurópodos. *Palaeontology* 59: 887–913.

Cabreira, S.F., Kellner, A.W.A., Dias-da-Silva, S., da Silva, L.R., Bronzati, M., de Almeida Marsola, J.C., Temp Müller, R., Souza Bittencourt, J., Batista, B.J., Raugust, T., Carrilho, R., Brodt, A., Cardoso Langer, M. 2016. A unique Late Triassic dinosauiromorph assemblage reveals dinosaur ancestral anatomy and diet. *Current Biology* 26(22): 3090-3095.

Calvo, J.O. 1994. Gastroliths in sauropod dinosaurs. *Gaia* 10: 205-208.

Calvo, J.O. y Salgado, L. 1995. *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov. a new sauropod from the Albian-Cenomanian of Argentina; new evidence on the origin of the Diplodocidae. *Gaia* 11: 13-33.

Campione, N.E. y Evans, D.C. 2012. A universal scaling relationship between body mass and proximal limb bone dimensions in quadrupedal terrestrial tetrapods. *BMC Biology* 10: 60.

Cannon, G.L. 1906. Sauropodan gastroliths. *Science* 24(604): 116.

Carballido, J.L., Pol, D., Otero, A., Cerda, I.A., Salgado, L., Garrido, A.C., Ramezani, J., Cúneo, N.R. y Krause, J.M. 2017. A new giant titanosaur sheds light on body mass evolution among sauropod dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B* 284: 20171219.

Cascales-Miñana, B. y Cleal, C.J. 2012. Plant fossil record and survival analyses. *Lethaia* 45(1): 71-82.

Castillo-Elías, G. 2016. Aspectos paleoecológicos y sedimentológicos de la Formación La Cantera, sierra del Gigante, Aptiano tardío, sierras de San Luis. Tesis doctoral inédita, Universidad Nacional de San Luis, San Luis, 270 pp.

Cerda, I.A. 2008. Gastroliths in an ornithopod dinosaur. *Acta Palaeontologica Polonica* 53: 351-355.

Cerda, I.A. y Salgado, L. 2008. Gastrolitos en un plesiosaurio (Sauropterygia) de la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano), Provincia de Río Negro, Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 45: 529-536.

Charig, A.J. y Milner, A.C. 1997. *Baryonyx walkeri*, a fish-eating dinosaur from the Wealden of Surrey. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology* 53: 11-70.

Chen, Z.-Q. y Benton, M.J. 2012. The timing and pattern of biotic recovery following the end-Permian mass extinction. *Nature Geoscience* 5: 375-383.

Cicimurri, D.J. y Everhart, M.J. 2001. An elasmosaur with stomach contents and gastroliths from the Pierre Shale (late Cretaceous) of Kansas. *Transactions of the Kansas Academy of Science* 104: 129-143.

Colombi, C., Santi Malnis, P., Correa, G., Martínez, R., Fernández, E., Abelín, D., Praderio, A., Apaldetti, C. y Alcober, O. 2015. La Formación Balde de Leyes (nov. nom.), una nueva unidad estratigráfica de la Cuenca Triásica de Marayes-El Carrizal. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 72(4): 445-455.

Colombi, C.E., Santi-Malnis, P., Martínez, R.N., Drovandi, J., Correa, G. y Soria Pures, T. 2021. Revisión estratigráfica y evolución paleoambiental del mesozoico temprano al sureste de la provincia de San Juan, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 78(4): 449–486.

Coombs, W.P. Jr. 1975. Sauropod habits and habitats. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 17: 1-33.

Cooper, M.R. 1981. The prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* Owen from Zimbabwe: its biology, mode of life, and phylogenetic significance. Occasional Papers of the National Museums of Rhodesia 6(10): 689-840.

Criado Roque, P., Mombrú, C. y Ramos, V. 1981. Estructura e interpretación tectónica. En: Yrigoyen, M. (ed.), Geología y recursos naturales de la provincia de San Luis. Relatorio del 8° Congreso Geológico Argentino, Buenos Aires, pp. 155-192.

Cruickshank, A.R.I. 1975. The origin of sauropod dinosaurs. South African Journal of Science 71: 89–90.

Currie, P.J. 1981. *Hovasaurus boulei*: an aquatic eosuchian from the upper Permian of Madagascar. Palaeontologia Africana 24: 99-168.

Dantas, P., Freitas, C., Azevedo, T., Galopim de Carvalho, A.M., Santos, D., Ortega, F., Santos, V., Sanz, J.L., Silva, C.M.d. y Cachao, M. 1998. Estudo dos Gastrólitos do Dinossaurio *Lourinhasaurus* do Jurássico Superior Português. Actas do V Congresso Nacional de Geologia 84(1): A87-A89.

De Klerk, W.J., Forster, C.A., Sampson, S.D., Chinsamy, A. y Ross Callum, I. 2000. A new coelurosaurian dinosaur from the Early Cretaceous of South Africa. Journal of Vertebrate Paleontology 20: 324-332.

De Villiers, M.S. y De Bruyn, P.J.N. 2004. Stone-swallowing by three species of penguins. Marine Ornithology 32: 185-186.

Deenen, M.H., Ruhl, M., Bonis, N.R., Krijgsman, W., Kuerschner, W.M., Reitsma, M. y Van Bergen, M.J. 2010. Una nueva cronología para la extinción masiva del final del Triásico. Earth and Planetary Science Letters 291(1-4): 113-125.

Delgado-Bermeo, G. y López-Ordóñez, J.P. 2022. Aportes a la historia natural de la gallineta azul (*Tinamus osgoodi hershkovitzii*) (Tinamiformes: Tinamidae) en el piedemonte colombiano. Boletín Científico, Centro de Museos, Museo de Historia Natural 26(2): 143-166.

Demment, M.W. y Van Soest, P.J. 1985. A nutritional explanation for body size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. *American Naturalist* 125: 641–672.

Díaz, H. 1947. Geología de la región entre Marayes y sierra de Las Quijadas. Informe interno YPF inédito, Buenos Aires.

Dodson, P. 1997. Paleoecology. En: Currie, P.J. y Padian, K. (eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, San Diego, pp. 515-519.

Drehmer, C.J. y Oliveira, L.R. 2003. Occurrence of gastroliths in South American sea lions (*Otaria byronia*) from Southern Brazil. *Latin American Journal of Aquatic Mammals* 2: 123-126.

Everhart, M.J. 2000. Gastroliths associated with plesiosaur remains in the Sharon Springs Member of the Pierre Shale (Late Cretaceous), western Kansas. *Transactions of the Kansas Academy of Science* 103: 58-69.

Everhart, M.J. 2004. Conchoidal fractures preserved on elasmosaur gastroliths are evidence for use in processing food. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24 (supplement to no. 3): 56A.

Ezcurra, M.D. 2010. A new early dinosaur (Saurischia: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina: a reassessment of dinosaur origin and phylogeny. *Journal of Systematic Palaeontology* 8: 371–425.

Ezcurra, M.D. y Butler, R.J. 2018. The rise of the ruling reptiles and ecosystem recovery from the Permian-Triassic mass extinction. *Proceedings of the Royal Society B* 285: 20180361.

Ezcurra, M.D., Montefeltro, F. y Butler, R.J. 2016. The early evolution of rhynchosaurs. *Frontiers in Ecology and Evolution* 3: 142.

Ezcurra, M.D., Müller, R.T., Novas, F.E. y Chatterjee, S. 2024. Osteology of the sauropodomorph dinosaur *Jaklapallisaurus asymmetricus* from the Late Triassic of central India. *The Anatomical Record* 307(4): 1093-1112.

Farris, J.S. 1983. The Logical basis of phylogenetic analysis. En: Platnick, N. y Funck, V. (eds.), *Advances in Cladistics*, pp. 7-36.

Fastovsky, D.E. y Smith, J.B. 2004. Dinosaur palaeoecology. En: Weishampel, D.B., Dodson, P. y Osmólska, H. (eds.), *The Dinosauria* (2nd edition). University of California Press, Berkeley, pp. 614–626.

Fielding, C., Bann, K., MacEachern, J., Tye, S. y Jones, B. 2006. Cyclicity in the nearshore marine to coastal, Lower Permian, Pebbly Beach Formation, southern Sydney Basin, Australia: a record of relative sea-level fluctuations at the close of the Late Palaeozoic Gondwanan ice age. *Sedimentology* 53: 435-463.

Flores, M. 1969. El Bolsón de Las Salinas en la Provincia de San Luis. *Actas de las 4º Jornadas Geológicas Argentinas* 1: 311-327.

Flores, M. y Criado Roque, P. 1972. Cuenca de San Luis. En: Leanza, A. (ed.), 1º Simposio de Geología Regional Argentina. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, pp. 567-580.

Forbes, H.O. 1892. On the recent discovery of the remains of extinct birds in New Zealand. *Nature* 45: 416-418.

Fox, N. 1976. Rangle. *Raptor Research* 10(2): 61-64.

Frakes, L.A., Francis, J.E. y Syktus, J.I. 1992. *Climate Modes of the Phanerozoic*. Cambridge University Press, 274 pp.

Fritz, J., Hummel, J., Kienzle, E., Wings, O., Streich, W.J. y Clauss, M. 2011. Gizzard vs. teeth, it's a tie: food-processing efficiency in herbivorous birds and mammals and implications for dinosaur feeding strategies. *Paleobiology* 37(4): 577-586.

Fuller, E. 2000. *Extinct Birds*. Oxford University Press, Oxford, 398 pp.

Galton, P.M. 1976. Prosauropod dinosaurs (Reptilia; Saurischia) of North America. *Postilla* 169: 1-98.

Galton, P.M. 1985. Diet of prosauropod dinosaurs from the late Triassic and early Jurassic. *Lethaia* 18(2): 105-123.

Galton, P.M. 1986. Herbivorous adaptations of Late Triassic and Early Jurassic dinosaurs. En: Padian, K. (ed.), The beginning of the age of dinosaurs. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 204-221.

Galton, P.M. 1990. Basal Sauropodomorpha - Prosauropoda. En: Weishampel, D.B., Dodson, P. y Osmólska, H. (eds.), The Dinosauria. University of California Press, Berkeley, pp. 320-344.

Galton, P.M. y Upchurch, P. 2004. Prosauropoda. En: Weishampel, D.B., Dodson, P. y Osmólska, H. (eds.), The Dinosauria (2nd edition). University of California Press, Berkeley, pp. 232-258.

Gardini, C., Rivarola, D., Agüera, M. y Candela, G. 2009. Estructura de la región sierra de Guayaguas-Marayes, Provincia de San Juan y San Luis. Revista de la Asociación Geológica Argentina 65(3): 551-565.

Geoffroy Saint-Hilaire. 1833. Divers mémoires sur de grands Sauriens trouvés à l'état fossile vers les confins maritimes de la Basse-Normandie, attribués d'abord au crocodile, puis déterminés sous les noms de Teleosaurus et Steneosaurus. Memoires de l'Academie Royale des Sciences de l'Institut de France 12: 48-49.

Gillette, D.D. 1994. *Seismosaurus*, the Earth Shaker. Columbia University Press, New York, 205 pp.

Gionfriddo, J.P. y Best, L.B. 1996. Grit-use patterns in North American birds: The influence of diet, body size, and gender. Wilson Bulletin 108: 685-696.

Goloboff, P.A. y Morales, M.E. 2023. Asymmetric step costs and implied weights in cladistics. Cladistics 39(2): 144-153.

Golonka, J. 2004. Plate tectonic evolution of the southern margin of Eurasia in the Mesozoic and Cenozoic. Tectonophysics 381(1-4): 235-273.

Golonka, J. 2007. Late Triassic and Early Jurassic palaeogeography of the world. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 244(1-4): 297-307.

Golonka, J. y Ford, D. 2000. Pangean (Late Carboniferous–Middle Jurassic) paleoenvironment and lithofacies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 161(1-2): 1-34.

Hailu, Y. y Dodson, P. 2004. Basal Ceratopsia. En: Weishampel, D.B., Dodson, P. y Osmólska, H. (eds.), *The Dinosauria* (2nd edition). University of California Press, Berkeley, pp. 478-493.

Harrison, R.J. y Kooyman, G.L. 1968. General physiology of the Pinnipedia. En: Harrison, R.J., Hubbard, R.C., Peterson, R.S., Rice, C.E. y Schusterman, R.J. (eds.), *The Behavior and Physiology of Pinnipeds*. Appleton-Century-Crofts, New York, pp. 211-296.

Haughton, S.H. 1930. Notes on the Karroo Reptilia from Madagascar. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 18: 125-136.

Henderson, D.M. 2003. Effects of stomach stones on buoyancy and equilibrium of a floating crocodilian: A computational analysis. *Canadian Journal of Zoology* 81: 1346-1357.

Howell, A.B. 1930. *Aquatic Mammals; their Adaptations to Life in the Water*. Thomas, Springfield-Baltimore, 338 pp.

Huene, F. von. 1932. Die fossile Reptil-Ordnung Saurischia, ihre Entwicklung und Geschichte. *Monographien zur Geologie und Palaeontologie* 4: 1-361.

Hummel, J. y Clauss, M. 2011. Sauropod feeding and digestive physiology. In Klein, N., Remes, K., Gee, C. T. & Sander, P. M. (eds.). *Biology of the Sauropod Dinosaurs: Understanding the Life of Giants*. Indiana University Press, Bloomington: pp. 11–33.

Hunt, A.P. y Lucas, S.G. 2021. The ichnology of vertebrate consumption: dentalites, gastroliths and bromalites. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 87: 1-226.

Irmis, R.B. 2010. Evaluating hypotheses for the early diversification of dinosaurs. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 101(3-4): 397-426.

Irmis, R.B. y Whiteside, J.H. 2012. Delayed recovery of non-marine tetrapods after the end-Permian mass extinction tracks global carbon cycle. *Proceedings of the Royal Society B* 279: 1310-1318.

Jablonski, D. 2005. Extinciones masivas y macroevolución. *Paleobiology* 31: 192-210.

Janensch, W. 1929. Magensteine der Sauropoden der Tendaguru-Schichten. *Palaeontographica, Supplement* SVII(2): 135-144.

Jennings, D.S. y Hasiotis, S.T. 2006. Taphonomic analysis of a dinosaur feeding site using geographic information systems (GIS), Morrison Formation, southern Bighorn Basin, Wyoming, USA. *Palaios* 21: 480-492.

Ji, Q., Currie, P.J., Norell, M.A. y Ji, S.-A. 1998. Two feathered dinosaurs from northeastern China. *Nature* 393: 753-761.

Ji, Q., Norell, M.A., Makovicky, P.J., Gao, K., Ji, S. y Yuan, C. 2003. An early ostrich dinosaur and implications for ornithomimosaur phylogeny. *American Museum Novitates* 3420: 1-19.

Kear, B.P. 2016. Cretaceous marine amniotes of Australia: Perspectives on a decade of new research. *Memoirs of the Museum of Victoria* 74: 17-28.

Knight, K.B., Nomade, S., Renne, P.R., Marzoli, A., Bertrand, H. y Youbi, N. 2004. The Central Atlantic Magmatic Province at the Triassic-Jurassic boundary: paleomagnetic and $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ evidence from Morocco for brief, episodic volcanism. *Earth and Planetary Science Letters* 228: 143–160.

Kobayashi, Y. y Lü, J.C. 2003. A new ornithomimid dinosaur with gregarious habits from the Late Cretaceous of China. *Acta Palaeontologica Polonica* 48: 235-259.

Kösters, J., Hornung, B. y Korbel, R. 1996. Straußenhaltung aus der Sicht des Tierarztes. *Deutsche tierärztliche Wochenschau* 103(3): 100-104.

Langer, M.C. 2004. Basal Saurischia. En: Weishampel, D.B., Dodson, P. y Osmólska, H. (eds.), The Dinosauria (2nd edition). University of California Press, Berkeley, pp. 25–46.

Langer, M.C., Ezcurra, M.D., Bittencourt, J.S. y Novas, F.E. 2010. The origin and early evolution of dinosaurs. *Biological Reviews* 85: 55–110.

Laws, R.M. 1984. Seals. En: Laws, R.M. (ed.), Antarctic Ecology. Academic Press, London, pp. 621-715.

Leppe, M., Moisan, P., Abad, E. y Palma-Heldt, S. 2006. Paleobotánica del Triásico Superior del valle del río Biobío, Chile: Clase Filicopsida. *Revista Geológica de Chile* 33(1): 81-107.

Liggett, G.A. 2005. A review of the dinosaurs from Kansas. *Transactions of the Kansas Academy of Science* 108: 1-5.

Long, J.A. y Trinajstić, K. 2010. The Late Devonian Gogo Formation Lagerstätte of western Australia: Exceptional early vertebrate preservation and diversity. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 38: 255-279.

López Gamundí, O., Espejo, I., Conaghan, P. y Powell, C. 1994. Southern South America. En: Veevers, J. y Powell, C. (eds.), Permian–Triassic Pangean basins and foldbelts along the Panthalassan margin of Gondwanaland. *Geological Society of America, Memoir* 184: 281-329.

Lucas, S.G. 2000. The gastromyths of "*Seismosaurus*," a Late Jurassic dinosaur from New Mexico. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 17: 61-67.

Lucas, S.G., Spielmann, J.A., Rinehart, L.F., Heckert, A.B., Herne, M.C., Hunt, A.P., Foster, J.R. y Sullivan, R.M. 2006. Taxonomic status of *Seismosaurus hallorum*, a Late Jurassic sauropod dinosaur from New Mexico. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 36: 149-161.

Maddison, W.P. y Maddison, D.R. 2025. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 4.02. <https://www.mesquiteproject.org>

Makaske, B. 2001. Anastomosing rivers: a review of their classification, origin and sedimentary products. *Earth-Science Reviews* 53: 149-196.

Mangold, E. 1927. Die Bedeutung von Steinchen und Sand im Hühnermagen. *Archiv für Geflügelkunde* 1: 145-152.

Martínez, E.C. 2008. Las aves como recurso curativo en el México antiguo y sus posibles evidencias en la arqueozoología. *Archaeobios* 2: 1-10.

Martínez, R.N. 1999. The first South American record of *Massospondylus* (Dinosauria: Sauropodomorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology* 19(Supplement to 3): 61A.

Martínez, R.N. 2009. *Adeopapposaurus mognai*, gen. et sp. nov. (Dinosauria Sauropodomorpha), with comments on adaptations of basal Sauropodomorpha. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 142-164.

Martínez, R.N. y Alcober, O.A. 2009. A basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from the Ischigualasto Formation (Triassic, Carnian) and the early evolution of Sauropodomorpha. *PLoS ONE* 4: e4397.

Martínez, R.N., Andres, B., Apaldetti, C. y Cerda, I.A. 2022. The dawn of the flying reptiles: first Triassic record in the southern hemisphere. *Papers in Palaeontology* 8(2): e1424.

Martínez, R.N., Apaldetti, C., Colombi, C., Praderio, A., Fernández, E., Santi Malnis, P., Correa, G., Abelin, D. y Alcober, O. 2013. A new sphenodontian (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Late Triassic of Argentina and the early origin of the herbivore opisthodontians. *Proceedings of the Royal Society B* 280: 20132057.

Martínez, R.N., Apaldetti, C., Correa, G., Colombi, C., Fernández, E., Santi Malnis, P., Praderio, A., Abelin, D., Benegas, L., Aguilar-Cameo, A. y Alcober, O. 2015. A new Late Triassic vertebrate assemblage from northwestern Argentina. *Ameghiniana* 52: 379-390.

Martínez, R.N., Sereno, P.C., Alcober, O.A., Colombi, C.E., Renne, P.R., Montañez, I.P. y Currie, B.S. 2011. A basal dinosaur from the dawn of the dinosaur era in southwestern Pangaea. *Science* 331(6014): 206-210.

Marzoli, A., Bertrand, H., Knight, K.B., Cirilli, S., Buratti, N., Vérati, C. y Bellieni, G. 2004. Synchrony of the Central Atlantic magmatic province and the Triassic-Jurassic boundary climatic and biotic crisis. *Geology* 32(11): 973-976.

Mayne, R.G. 1854. An expository lexicon of the terms, ancient and modern, in medical and general science. J. Churchill, London, 456 pp.

Mayr, G., Peters, S.D., Plodowski, G. y Vogel, O. 2002. Bristle-like integumentary structures at the tail of the horned dinosaur *Psittacosaurus*. *Naturwissenschaften* 89(8): 361-365.

McElwain, J.C., Beerling, D.J. y Woodward, F.I. 1999. Fossil Plants and Global Warming at the Triassic-Jurassic Boundary. *Science* 285(5432): 1386-1390.

McHenry, C.R., Cook, A.G. y Wroe, S. 2005. Bottom-feeding plesiosaurs. *Science* 310: 75.

McPhee, B.W., Bordy, E.M., Sciscio, L. y Choiniere, J.N. 2017. The sauropodomorph biostratigraphy of the Elliot Formation of southern Africa: Tracking the evolution of Sauropodomorpha across the Triassic–Jurassic boundary. *Acta Palaeontologica Polonica* 62(3): 441-465.

Miall, A. 1985. Architectural-element analysis: A new method of facies analysis applied to fluvial deposits. *Earth-Science Reviews* 22: 261-308.

Miall, A. 1996. *The Geology of Fluvial Deposits: Sedimentary Facies, Basin analysis, and Petroleum geology*. Springer-Verlag, Berlin, 582 pp.

Moodie, R.L. 1912. The stomach stones of reptiles. *Science* 35: 377-378.

Munk, W. y Sues, H.D. 1993. Gut contents of *Parasaurus* (Pareiasauria) and *Protorosaurus* (Archosauromorpha) from the Kupferschiefer (Upper Permian) of Hessen, Germany. *Paläontologische Zeitschrift* 67: 169-176.

Myers, T.S. 2004. Taphonomy of the Mother's Day quarry: Implications for gregarious behavior in sauropod dinosaurs. Tesis de maestría inédita, University of Cincinnati, Cincinnati, 119 pp.

Nanson, G. 1980. A regional trend to meander migration. *The Journal of Geology* 88(1): 100-108.

Newton, E. y Clark, J.W. 1879. On the osteology of the solitaire (*Pezophaps solitaria*, Gmel.). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 168: 438-451.

O'Connor, J.K., Wang, X., Sullivan, C., Wang, Y., Zheng, X., Hu, H., Zhang, X., Zhou, Z. 2018. First report of gastroliths in the Early Cretaceous basal bird *Jeholornis*. *Cretaceous Research* 84: 200-208.

O'Gorman, J.P. 2013. Plesiosaurios del Cretácico Superior de Patagonia y la península Antártica. Tesis doctoral inédita. Universidad Nacional de La Plata.

O'Gorman, J.P., Oliveira, E.B. y Cabrera, D. 2012. Gastroliths associated with a juvenile elasmosaur (Plesiosauria, Elasmosauridae) from Snow Hill Island Formation (upper Campanian-lower Maastrichtian), Vega Island, Antarctica. *Alcheringa* 36: 531-541.

O'Gorman, J.P., Salgado, L., Cerda, I.A. y Gasparini, Z. 2013. First record of gastroliths associated with elasmosaur remains from La Colonia Formation (Campanian-Maastrichtian), Chubut, Patagonia, Argentina, with comments on the probable depositional paleo-environment of the source of the gastroliths. *Cretaceous Research* 40: 212-217.

O'Gorman, J.P., Santillana, S., Otero, R. y Reguero, M. 2019. A giant elasmosaurid (Sauropterygia; Plesiosauria) from Antarctica; New information on elasmosaurid body size and aristonectine evolutionary scenarios. *Cretaceous Research* 102: 37-58.

O'Keefe, F.R., Street, H.P., Cavigelli, J.P., Socha, J.J. y O'Keefe, R.D. 2009. A plesiosaur containing an ichthyosaur embryo as stomach contents from the Sundance Formation of the Bighorn Basin, Wyoming. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 1306-1310.

Olsen, P.E., Koeberl, C., Huber, H., Montanari, A., Fowell, S. J., Et-Touhami, M y Kent., V. 2002. Continental Triassic-Jurassic boundary in central Pangea: Recent progress and discussion of an Ir anomaly. En: Koeberl, C. y MacLeod, K.G. (eds.), Catastrophic Events and Mass Extinctions: Impacts and Beyond. Geological Society of America Special Papers 356: 505–522.

Osborn, H.F. 1924. *Psittacosaurus* and *Protiguanodon*, two Lower Cretaceous iguanodonts from Mongolia. American Museum Novitates 127: 1-16.

Otero, A. y Peyre de Fabrègues, C. 2022. Non-sauropodiform plateosaurians: milestones through the “prosauropod” Bauplan. En: Otero, A., Carballido, J. y Pol, D. (eds.), South American Sauropodomorph Dinosaurs: Record, Diversity and Evolution. Springer International Publishing, Cham, pp. 51-92.

Otero, A. y Pol, D. 2013. Postcranial anatomy and phylogenetic relationships of *Mussaurus patagonicus* (Dinosauria, Sauropodomorpha). Journal of Vertebrate Paleontology 33: 1138–1168.

Otero, A. y Salgado, L. 2015. El registro de Sauropodomorpha (Dinosauria) de la Argentina. Ameghiniana 52(3): 358-372.

Parrish, J.T. 1993. Clima del supercontinente Pangea. The Journal of Geology 101(2): 215-233.

Peyre de Fabrègues, C., Apaldetti, C., Cerda, I.A., Abelín, D. y Martínez, R.N. 2025. *Leyesaurus marayensis* (Dinosauria, Sauropodomorpha) from Northwestern Argentina: An Update. Ameghiniana 62(3): 217-227.

Pol, D., Otero, A., Apaldetti, C. y Martínez, R.N. 2021. Triassic sauropodomorph dinosaurs from South America: The origin and diversification of dinosaur dominated herbivorous faunas. Journal of South American Earth Sciences 107: 103145.

Pol, D., Otero, A. y Barrett, P.M. (en prensa). Basal Sauropodomorpha. In The Dinosauria (3rd ed.).

Pol, D., Ramezani, J., Gomez, K., Carballido, J.L., Paulina Carabajal, A., Rauhut, O.W.M., Escapa, I.H. y Cúneo, N.R. 2020. Extinction of herbivorous dinosaurs linked

to Early Jurassic global warming event. *Proceedings of the Royal Society B* 287(1939): 20202310.

Pooley, A. y Gans, C. 1976. The Nile crocodile. *Scientific American* 234: 114-124.

Preto, N., Kustatscher, E. y Wignall, P.B. 2010. Triassic climates—state of the art and perspectives. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 290(1-4): 1-10.

Pringle, R.M., Palmer, T.M., Goheen, J.R., McCauley, D.J. y Keesing, F. 2011. Ecological Importance of Large Herbivores in the Ewaso Ecosystem. *Smithsonian contributions to zoology*, 632, 43-53.

Raath, M.A. 1974. Fossil vertebrate studies in Rhodesia: further evidence of gastroliths in prosauropod dinosaurs. *Arnoldia* 7: 1-7.

Ramos, V. y Kay, S. 1991. Triassic rifting and associated basalts in the Cuyo basin, central Argentina. En: Harmon, R. y Rapela, C. (eds.), *Andean Magmatism and its Tectonic Setting*. Geological Society of America Special Paper 265: 79-91.

Rasmuss, J. 1922. La Cuenca Marayes. Dirección General de Minería, Geología e Hidrología, Boletín Serie B (Geología) 32: 7-21.

Raup, D.M. 1994. The role of extinction in evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 91: 6758-6763.

Raup, D.M. y Sepkoski, J.J. Jr. 1982. Mass extinctions in the marine fossil record. *Science* 215: 1501-1503.

Reilly, S.M., McBrayer, L.D. y White, T.D. 2001. Prey processing in amniotes: biomechanical and behavioral patterns of food reduction. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 128: 397-415.

Rhodin, A.G.J. 1974. Pathological lithophagy in *Testudo horsfieldi*. *Journal of Herpetology* 8(4): 385-386.

Rivarola, D. y Spalletti, L. 2006. Modelo de sedimentación continental para el rift cretácico de la Argentina central: Ejemplo de la sierra de Las Quijadas, San Luis. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 61(1): 63-80.

Rivett, W.E.E. 1956. Reptilian bones from the Weald Clay. Proceedings of the Geological Society of London 1540: 110-111.

Romeu, E. 1998. Cocodrilos mexicanos. Biodiversitas 17(4): 1-8.

Ros Franch, S., Echevarría, J., Damborenea, S.E. y Manceñido, M.O. 2020. De extinción en extinción, la vida se reinventa una y otra vez. Museo de La Plata.

Rubio-Delgado, A., Cupul-Magaña, F.G. y Espinosa-Avilés, D. 2002. Reporte de ocurrencia de lipidosis y timpanización en crías de cocodrilo de río (*Crocodylus acutus*) en cautiverio. Revista Biomédica 13(2): 154-156.

Rust, B. y Koster, E. 1984. Coarse alluvial deposits. En: Walker, R. (ed.), Facies models (2nd edition). Geoscience Canada Reprint Series 1: 53-69.

Ryan, M.J. y Vickaryous, M.K. 1997. Diet. En: Currie, P.J. y Padian, K. (eds.), Encyclopedia of Dinosaurs. Academic Press, San Diego, pp. 169-173.

Sander, P. M., Christian, A., Clauss, M., Fechner, R., Gee, C. T., Griebeler, E. M., Gunga, H.C., Hummel, J., Mallison, H., Perry, S.F., Preuschoft, H., Rauhut, O.W. M., Remes, K., Tütken, T., Wings, O., y Witzel, U. 2011. Biology of the sauropod dinosaurs: the evolution of gigantism. Biological Reviews 86(1): 117-155.

Sander, P.M., Gee, C.T., Hummel, J. y Clauss, M. 2010. Mesozoic plants and dinosaur herbivory. En: Gee, C.T. (ed.), Plants in Mesozoic Time: Morphological Innovations, Phylogeny, Ecosystems. Indiana University Press, Bloomington, pp. 331-359.

Sanders, F.H. y Carpenter, K. 1998. Gastroliths from a camarasaurid in the Cedar Mountain Formation. Journal of Vertebrate Paleontology 18(Supplement to 3): 74A.

Sanders, F., Manley, K. y Carpenter, K. 2001. Gastroliths from the Lower Cretaceous sauropod *Cedarosaurus weiskopfae*. En: Tanke, D.H. y Carpenter, K. (eds.), Mesozoic Vertebrate Life: New Research Inspired by the Paleontology of Philip J. Currie. Indiana University Press, Bloomington, pp. 166-180.

Sanson, G. 2006. The biomechanics of browsing and grazing. *American Journal of Botany* 93(10): 1531-1545.

Sato, T., Hasegawa, Y. y Manabe, M. 2006. A new elasmosaurid plesiosaur from the Upper Cretaceous of Fukushima, Japan. *Palaeontology* 49: 467-484.

Schmeisser, R.L. y Gillette, D.D. 2009. Unusual occurrence of gastroliths in a polycotylid plesiosaur from the Upper Cretaceous Tropic Shale, southern Utah. *Palaaios* 24: 453-459.

Schoene, B., Guex, J., Bartolini, A., Schaltegger, U. y Blackburn, T.J. 2010. Correlación entre la extinción masiva del Triásico final y el vulcanismo basáltico de inundación en el nivel de 100.000 años. *Geology* 38(5): 387-390.

Schumacher, B. y Everhart, M.J. 2005. A stratigraphical and taxonomic review of plesiosaurs from the old "Fort Benton Group" of central Kansas: A new assessment of old records. *Paludicola* 5: 33-54.

Schwartz, D., Ikejiri, T., Breithaupt, B.H., Sander, P.M. y Klein, N. 2007. A nearly complete skeleton of an early juvenile diplodocid (Dinosauria: Sauropoda) from the lower Morrison Formation (Late Jurassic) of north central Wyoming and its implications for early ontogeny and pneumaticity in sauropods. *Historical Biology* 19: 225-253.

Sereno, P.C. 1989. Prosauropod monophyly and basal sauropodomorph phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology* 9(Supplement to 3): 38A.

Sereno, P.C. 1990. Psittacosauridae. En: Weishampel, D.B., Dodson, P. y Osmólska, H. (eds.), *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, pp. 579-592.

Sereno, P.C. 1991. *Lesothosaurus*, "Fabrosaurids", and the early evolution of Ornithischia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 11(2): 168-197.

Sereno, P.C. 1997. The origin and evolution of dinosaurs. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 25: 435-489.

Sereno, P.C. 1998. A rationale for phylogenetic definitions, with application to the higher level taxonomy of Dinosauria. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 210: 41–83.

Sereno, P.C. 1999. The evolution of dinosaurs. *Science* 284: 2137-2147.

Sereno, P.C. 2007. Basal Sauropodomorpha: historical and recent phylogenetic hypotheses, with comments on *Ammosaurus major* (Marsh, 1889). *Special Papers in Palaeontology* 77: 261–289.

Sereno, P. C., Forster, C. A., Rogers, R. R., y Monetta, A. M. 1993. Primitive dinosaur skeleton from Argentina and the early evolution of Dinosauria. *Nature* 361: 64–66.

Sereno, P.C. y Novas, F.E. 1994. The skull and neck of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13(4): 451-476.

Setz, E.Z.F., Enzweiler, J., Solferini, V.N., Amendola, M.P. y Berton, R.S. 1999. Geophagy in the golden-faced saki monkey (*Pithecia pithecia chrysocephala*) in the Central Amazon. *Journal of Zoology* 247: 91-103.

Shen, S. Z., Crowley, J. L., Wang, Y., Bowring, S. A., Erwin, D. H., Sadler, P. M., Cao, C., Rothman, D.H., Henderson, C.M., Ramezani, J., Zhang, H., Shen, Y., Wang, X., Wang, W., Mu, L., Li, W., Tang, Y., Liu, X., Liu, L., Zeng, Y., Jiang, Y., Jin, Y. 2011. Calibrating the End-Permian mass extinction. *Science* 334: 1367-1372.

Shultz, A. 1984. Subaerial Debris-Flow Deposition in the Upper Paleozoic Cutler Formation, Western Colorado. *Journal of Sedimentary Petrology* 54(3): 759-772.

Singh, S.A., Elsler, A., Stubbs, T.L., Bond, R., Rayfield, E.J. y Benton, M.J. 2021. Niche partitioning shaped herbivore macroevolution through the early Mesozoic. *Nature Communications* 12(1): 2796.

Smith, A.S. 2007. Anatomy and systematics of the Rhomaleosauridae (Sauropyterygia: Plesiosauria). Tesis doctoral inédita, National University of Ireland, Dublin, 278 pp.

Smith, R.M. y Botha-Brink, J. 2014. Anatomy of a mass extinction: sedimentological and taphonomic evidence for drought-induced die-offs at the Permo-Triassic boundary in the main Karoo Basin, South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 396: 99-118.

Sneh, A. 1983. Desert stream sequences in the Sinai Peninsula. *Journal of Sedimentary Petrology* 53: 1271-1279.

Sokol, O. 1971. Lithophagy and geophagy in reptiles. *Journal of Science* 5: 69-71.

Spalletti, L.A., Artabe, A.E., Morel, E.M. y Brea, M. 1999. Biozonación paleoflorística y cronoestratigrafía del Triásico Argentino. *Ameghiniana* 36(4): 419-451.

Spalletti, L.A., Artabe, A. y Morel, E. 2003. Geological factors and evolution of Southwestern Gondwana triassic plants. *Gondwana Research* 6(1): 119-134.

Splettstoesser, J. y Todd, F.S. 1999. Stomach stones from Emperor Penguin *Aptenodytes forsteri* colonies in the Weddell Sea. *Marine Ornithology* 27: 97-100.

Sterli, J., Martínez, R., Cerda, I. y Apaldetti, C. 2020. Appearances can be deceptive: bizarre shell microanatomy and histology in a new Triassic turtle (Testudinata) from Argentina at the dawn of turtles. *Papers in Palaeontology* 6(3): 383-418.

Stipanovic, P. y Marsicano, C. 2002. *Léxico Estratigráfico de la Argentina. Volumen VIII. Triásico. Asociación Geológica Argentina, Serie "B" (Didáctica y Complementaria)* 26. Buenos Aires, 379 pp.

Storrs, G.W. 1993. Function and phylogeny in sauropterygian (Diapsida) evolution. *American Journal of Science* 293-A: 63-90.

Tabor, N. y Myers, T. 2015. Paleosols as indicators of paleoenvironment and paleoclimate. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 43(11): 1-29.

Taggart, R.E. y Cross, A.T. 1997. The relationship between land plant diversity and productivity and patterns of dinosaur herbivory. En: Wolberg, D.L., Stump, E. y Rosenberg, G. (eds.), *Dinofest International. Academy of Natural Sciences, Philadelphia*, pp. 403-416.

Tanner, L.H. 2000. Palustrine-lacustrine and alluvial facies of the (Norian) Owl Rock Formation (Chinle Group), Four Corners Region, Southwestern U.S.A: Implications for Late Triassic paleoclimate. *Journal of Sedimentary Research* 70(6): 1280-1289.

Tanner, L.H., Lucas, S.G. y Chapman, M.G. 2004. Assessing the record and causes of Late Triassic extinctions. *Earth-Science Reviews* 65(1-2): 103-139.

Taylor, M.A. 1993. Stomach stones for feeding or buoyancy? The occurrence and function of gastroliths in marine tetrapods. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 341: 163-175.

Tidwell, V., Carpenter, K. y Brooks, W. 1999. New sauropod from the Lower Cretaceous of Utah, USA. *Oryctos* 2: 21-37.

Uliana, M. y Biddle, K. 1988. Mesozoic-Cenozoic paleogeographic and geodynamic evolution of southern South America. *Revista Brasileira de Geociências* 18(2): 172-190.

Upchurch, P. y Barrett, P.M. 2000. The evolution of sauropod feeding mechanisms. En: Sues, H.-D. (ed.), *Evolution of herbivory in terrestrial vertebrates: Perspectives from the fossil record*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 79-122.

Upchurch, P., Barrett, P.M. y Dodson, P. 2004. Sauropoda. En: Weishampel, D.B., Dodson, P. y Osmólska, H. (eds.), *The Dinosauria* (2nd edition). University of California Press, Berkeley, pp. 259–322.

Upchurch, P., Barrett, P.M. y Galton, P.M. 2007. A phylogenetic analysis of basal sauropodomorph relationships: implications for the origin of sauropod dinosaurs. *Special Papers in Palaeontology* 77: 57–90.

Vallon, L.R. 2012. Digestichnia (Vialov, 1972) - an almost forgotten ethological class for trace fossils. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 57: 131-135.

Van de Schootbrugge, B., Quan, T.M., Lindström, S., Püttmann, W., Heunisch, C., Pross, J., y Falkowski, P.G. 2009. Floral changes across the Triassic/Jurassic boundary linked to flood basalt volcanism. *Nature Geoscience* 2(8): 589-594.

Varricchio, D.J. 2000. Gut contents from a Cretaceous tyrannosaurid: Implications for theropod dinosaur digestive tracts. *Journal of Paleontology* 75: 401-406.

Veevers, J.J. 1994. Pangea: Evolution of a supercontinent and its consequences for Earth's paleoclimate and sedimentary environments. *Geological Society of America Special Paper* 288.

Veevers, J.J. 2004. Gondwanaland from 650–500 Ma assembly through 320 Ma merger in Pangea to 185–100 Ma breakup: supercontinental tectonics via stratigraphy and radiometric dating. *Earth-Science Reviews* 68(1-2): 1-132.

Veliz Baldiviezo, C.D. 2023. Evaluación del contenido estomacal de tres especies de aves poco conocidas con distribución restringida en Bolivia. *Ecología en Bolivia* 58(2): 78-84.

Wade, M. 1989. The stance of dinosaurs and the cossack dancer syndrome. En: Gillette, D.D. y Lockley, M.G. (eds.), *Dinosaur Tracks and Traces*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 73-82.

Warren, A.A. y Hutchinson, M.N. 1987. The skeleton of a new hornless rhytidosteid (Amphibia, Temnospondyli). *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 11(4): 291-302.

Weishampel, D.B. y Norman, D.B. 1989. Vertebrate herbivory in the Mesozoic; jaws, plants, and evolutionary metrics. *Geological Society of America Special Paper* 238: 87-100.

Weishampel, D.B., Dodson, P. y Osmólska, H. (eds.). 2004. *The Dinosauria* (2nd edition). University of California Press, Berkeley, 861 pp.

Whiteside, J.H. y Ward, P.D. 2011. Ammonoid diversity and disparity track episodes of chaotic carbon cycling during the early Mesozoic. *Geology* 39(2): 99-102.

Whittle, C.H. y Everhart, M.A. 2000. Apparent and implied evolutionary trends in lithophagic vertebrates from New Mexico and elsewhere. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 17: 75-82.

Wignall, P.B. 2001. Large igneous provinces and mass extinctions. *Earth-Science Reviews* 53(1-2): 1-33.

Williams, P. y Rust, B. 1969. The sedimentology of a braided river. *Journal of Sedimentary Petrology* 39(2): 649-679.

Wilson, J.A. y Sereno, P.C. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Memoirs of the Society of Vertebrate Paleontology* 5: 1–68.

Wing, S. L. y Sues, H. D. 1992. Mesozoic and Early Cenozoic terrestrial ecosystems. En: Behrensmeyer, A.K., et al. (eds.), *Terrestrial Ecosystems Through Time*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 327–416.

Wings, O. 2003. Observations on the release of gastroliths from ostrich chick carcasses in terrestrial and aquatic environments. *Journal of Taphonomy* 1: 97-103.

Wings, O. 2004. Identification, distribution, and function of gastroliths in dinosaurs and extant birds with emphasis on ostriches (*Struthio camelus*). Tesis doctoral inédita, Universitäts- und Landesbibliothek, Bonn.

Wings, O. 2007. A review of gastrolith function with implications for fossil vertebrates and a revised classification. *Acta Palaeontologica Polonica* 52: 1-16.

Wings, O. y Sander, P.M. 2007. No gastric mill in sauropod dinosaurs: new evidence from analysis of gastrolith mass and function in ostriches. *Proceedings of the Royal Society B* 274: 635-640.

Withjack, M.O., Schlische, R.W., Olsen, P.E. y Zhang, Q. 1998. Diachronous rifting, drifting, and inversion on the passive margin of Central Eastern North America: An analog for other passive margins. *AAPG Bulletin* 82(5): 817-835.

Woodworth, J.B., Wigglesworth, E., Berry, E.W., Bryan, K., Hallick, C.A. y Stephenson, L.W. 1934. Geography and geology of the region including Cape Cod, the Elizabeth Islands, Nantucket, No Man's Land, and Block Island. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University* 52: 1-338.

Xu, X. 1997. A new psittacosaur (*Psittacosaurus mazongshanensis* sp. nov.) from Mazongshan area, Gansu province, China. En: Dong, Z.-M. (ed.), Sino-Japanese Silk Road Dinosaur Expedition. China Ocean Press, Beijing, pp. 48-67.

Xu, X., Clark, J.M., Mo, J., Choiniere, J., Forster, C.A., Erickson, G.M., Hone, D.W.E., Sullivan, C., Eberth, D.A., Nesbitt, S., Zhao, Q., Hernandez, R., Jia, C., Han, F. y Guo, Y. 2009. A Jurassic ceratosaur from China helps clarify avian digital homologies. *Nature* 459: 940-944.

Yates, A.M. 2007. The first complete skull of the Triassic dinosaur *Melanorosaurus* Haughton (Sauropodomorpha: Anchisauria). *Special Papers in Palaeontology* 77: 9–55.

Yrigoyen, M. 1975. La edad cretácica del Grupo Gigante (San Luis), su relación con cuencas circunvecinas. *Actas del 1° Congreso Geológico Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 2: 9-56.

Yrigoyen, M. y Stover, L. 1970. La palinología como elemento de correlación del Triásico en la Cuenca Cuyana. *Actas de las 4° Jornadas Geológicas Argentinas* 2: 427-447.

Zamuner, A.B., Zavattieri, A.M., Artabe, A.E. y Morel, E.M. 2001. Paleobotánica. En: Artabe, A.E., Morel, E.M. y Zamuner, A.B. (eds.), *El Sistema Triásico en la Argentina*. Fundación Museo La Plata Francisco P. Moreno, La Plata, pp. 143-184.

Zhou, Z. y Wang, X. 2000. A new species of *Caudipteryx* from the Yixian Formation of Liaoning, northeast China. *Vertebrata Palasiatica* 38: 111-127.

Zhou, Z., Clarke, J., Zhang, F. y Wings, O. 2004. Gastroliths in *Yanornis*: An indication of the earliest radical diet-switching and gizzard plasticity in the lineage leading to living birds? *Naturwissenschaften* 91: 571–574.

Zhou, Z.-H., Wang, X.-L., Zhang, F.-C. y Xu, X. 2000. Important features of *Caudipteryx* – evidence from two nearly complete new specimens. *Vertebrata Palasiatica* 38: 241-254.

Ziegler, A.M., Scotese, C.R., Barrett, S.F. y Brosche, P. 1983. Mesozoic and Cenozoic paleogeographic maps. Tidal Friction and the Earth's Rotation II: 240-252.

Ziegler, P.A. 1982. Triassic rifts and facies patterns in Western and Central Europe. *Geologische Rundschau* 71(3): 747-772.

CAPÍTULO IX

ANEXOS

Anexo 1. Clasificación de los hallazgos de gastrolitos en vertebrados fósiles. Tomada de Wings (2004).

Categoría	Descripción	Ejemplos del registro fósil
1	Acumulación de rocas encontradas en el área abdominal, la cual era ocupada por el tracto gastrointestinal, dentro de la caja torácica de esqueletos articulados y relativamente completos. En estos casos la documentación es completa y conclusiva.	<i>Caudipteryx</i> (Ji et al. 1998; Zhou y Wang, 2000; Zhou et al. 2000); <i>Cedarosaurus</i> (Sanders et al. 2001); <i>Sinornithomimus</i> (Kobayashi et al. 1999; Kobayashi y Lü, 2003); <i>Yanornis</i> (Zhou et al. 2004)
2	Las rocas son encontradas cerca de material óseo articulado como un conjunto o esparcidas, no necesariamente en la cavidad abdominal.	<i>Barosaurus</i> (Bird 1985); <i>Seismosaurus</i> (Gillette 1994)
3	Los gastrolitos están asociados con huesos aislados.	Sedimentos en “Dry Mesa Dinosaur Quarry” (Wings 2004).
4	Los clastos se encuentran formando un cúmulo pero no están asociados a ningún elemento óseo aunque estos últimos pueden estar presentes en algún lugar dentro de los mismos estratos.	Restos de plesiosaurios elasmosáuridos discutidos por Everhart (2000).
5	Las rocas se encuentran aisladas e <i>in situ</i> en el sedimento. Pueden ser redondeadas e incluso tener un cierto grado de pulimento. Su litología no concuerda con la de la matriz sedimentaria que la contiene. Además, estos clastos no están en asociación con restos óseos, los cuales pueden aparecer en algún otro lugar dentro de los mismos estratos.	Sedimentos del Cretácico Inferior en el Oeste de Estados Unidos (Stokes 1987).
6	Estos clastos exhiben las mismas características que los de la categoría 5, pero no son encontrados <i>in situ</i> sino que se hallan sobre la superficie del terreno.	Sedimentos del Cretácico Inferior en el Oeste de Estados Unidos (Stokes 1987)

Anexo 2. Hipótesis de las posibles causas de litofagia en vertebrados. Tomado de Wings (2004).

Ingesta	Función	Estatus
Ingestión deliberada	Trituración del alimento	Muy probable
	Mezclado del alimento	Muy probable
	Suplemento mineral	Muy probable
	Secreción de jugos estomacales	Discutido
	Lastre/ Ajuste hidrostático	Discutido
	Razones patológicas	Discutido
	Carencias nutricionales	Discutido
	Control de parásitos	Discutido
	Establecimiento de una microflora intestinal normal	Discutido
	Apaciguar el hambre y mantener la forma del estómago	Improbable
	Construcción de nidos	Improbable
	Termorregulación	Improbable
	Rememoración de algún evento	Improbable
Ingestión accidental	Material adherido a las presas	Muy probable
	Presas con gastrolitos dentro de ellas	Muy probable
	Materiales confundidos con presas	Muy probable
	Durante el juego con elementos líticos	Muy probable

Anexo 3: Medidas de las vértebras preservadas (en milímetros) de PVSJ 1108. Los datos faltantes corresponden a porciones faltantes o cubiertos de sedimento.

Nº de vértebra	Largo anteroposterior	Largo dorsoventral (faceta anterior)	Largo dorsoventral (faceta posterior)
C9	-	43	37
C10	32	41	32
D1	45	41	-
D2	51	-	-
D3	52	-	-
D4	56	-	-
D5	65	-	-
D6	66	-	-
D7	63	35	35
D8	62	40	48
Caudal	58	35	-

Anexo 4: Medidas del miembro anterior izquierdo preservado de PVSJ 1108. **A.** Húmero; **B.** Radio y ulna; **C.** Carpales; **D.** Metacarpianos; **E.** Ungueales.

A.

Húmero	Longitud 220 mm	Ancho máximo proximal 106 mm
--------	--------------------	---------------------------------

B.

Miembro anterior	Ancho transversal proximal (mm)	Ancho transversal distal (mm)	Ancho de diáfisis (mm)
Radio	42	43	16
Ulna	58	44	17

C.

Miembro anterior	Eje transversal (mm)
Carpal distal 1	42
Carpal distal 2	16
Carpal distal 3	15
Intermedium	48

D.

Miembro anterior	Largo proximodistal (mm)	Ancho proximal (22)
Metacarpiano I	43	40
Metacarpiano II	54	24
Metacarpiano III	53	18
Metacarpiano IV	46	24
Metacarpiano V	31	22

E.

Miembro anterior	Largo proximodistal máximo (mm)	Alto dorsoplantar (mm)
Ungueal I	51	36
Ungueal II?	32	19
Ungueal III?	28	15

Anexo 5. Tabla utilizada para la elaboración de la Fig. 17. Abreviaturas: **HL**, longitud del húmero.

Taxón	HL (mm)	Masa (kg)	Masa (Log ₁₀)
<i>Eoraptor lunensis</i>	850	17,26	1,237
<i>Gyposaurus sinensis</i>	1500	26,64	1,425
<i>Adeopapposaurus mognai</i>	1590	39,60	1,597
<i>Efraasia minor</i>	1750	37,24	1,571
<i>PVSJ 1108</i>	2200	-	-
<i>Yunnanosaurus huangi</i>	2310	453,76	2,656
<i>Massospondylus carinatus</i>	2750	487,73	2,688
<i>Xixiposaurus suni</i>	2890	230,86	2,363
<i>Lufengosaurus magnus</i>	4300	2259,01	3,353
<i>Riojasaurus incertus</i>	4820	2232,78	3,348
<i>Lessemsaurus sauropoides</i>	4850	2113,64	3,325

Anexo 6: Propiedades cuantitativas de los clastos analizados. En color rojo se observan los pesos estimados. Nótese que los clastos sin valores (30, 41 y 42) son aquellos que se encuentran cubiertos casi en su totalidad por sedimento, sin caras expuestas para obtener medidas precisas.

N° de clasto	Longitud (a) (mm)	Transversal (b) (mm)	Grosor (c) (mm)	Esfericidad (Ψ)	Peso (g)
1	27	22	9	0.65	8
2	32	20	-	-	-
3	14	10	9	0.77	1
4	22	19	13	0.8	8.22
5	27	16	10	0.6	11
6	20	20	7	0.7	4
7	32	22	-	-	-
8	23	17	-	-	-
9	28	18	11	0.63	8.39
10	20	15	14	0.81	6.35
11	40	31	13	0.63	24.39
12	16	13	7	0.71	2.2
13	22	9	10	0.57	3
14	18	15	9	0.75	3.68
15	29	21	12	0.67	10
16	30	21	20	0.78	15
17	31	23	7	0.55	7.55
18	44	24	13	0.54	22
19	18	13	8	0.68	3
20	31	14	13	0.57	10

21	14	11	6	0.7	1
22	14	9	6	0.65	1
23	21	9	9	0.57	4
24	19	16	5	0.61	1
25	26	19	20	0.83	13
26	25	16	14	0.71	10
27	18	16	5	0.63	2.18
28	20	20	4	0.58	3
29	29	14	-	-	-
30	-	-	-	-	-
31	23	21	-	-	-
32	25	14	12	0.65	5
33	24	17	12	0.71	5
34	25	24	6	0.61	5.45
35	33	24	8	0.56	10
36	20	12	4	0.49	1.45
37	22	17	7	0.63	3.96
38	35	23	13	0.62	15
39	28	27	15	0.8	17.16
40	24	22	-	-	-
41	-	-	-	-	-
42	-	-	-	-	-

Anexo 7. Comparación entre los gastrolitos hallados en PVSJ 1108 y *Gyposaurus* (Raath 1974).

Medida	PVSJ 1108	QG 43
N° de gastrolitos registrados	42	50
Rango del eje longitudinal	14 - 44	28 - 48
Rango del eje transversal	9 - 31	13 - 16
Porcentaje de clastos de cuarzo	85,7 %	86 %
Masa total	≈ 350 g	477 g
Masa promedio	≈ 7,45 g	9,5 g
Rango de la masa	≈ 1 g – 24,39 g	1 g – 17,5 g
Desviación estándar de la masa	≈ 6,03 g	4,35 g

Anexo 8. Conteo de los gastrolitos en PVSJ 1108 y QG 43 según su masa. En QG 43 (posiblemente *Gyposaurus*) se aprecia un rango en la masa de los clastos de 1–17,5 g con un promedio de 9,5 g (desviación estándar de 4,35 g) y una masa total de 477 g de gastrolitos. Estos valores son similares a los de PVSJ 1108, en el que se observa un rango de 1–24,39 g, con un promedio de 7,45 g (una desviación estándar de 6,03 g) y una masa total aproximada de ~350 g. Si bien QG 43 concentra la mayoría de sus clastos en el rango de 8-12 g, PVSJ 1108 presenta un sesgo hacia los elementos más livianos (0-4 g), mostrando valores máximos de 24 g que superan el límite superior reportado para QG 43 (17,5 g). Cabe señalar que 9 clastos (el 21% del total) fueron obtenidos de manera estimativa, lo que podría estar dando un sesgo hacia menor peso. Además de que posiblemente existan otros clastos aún no identificados en la matriz sedimentaria que aún se encuentra en el material.

PVSJ 1108	QG 43
15 clastos: 8 - 12 g	12 clastos: 1 - 4 g
11 clastos: 4 - 8 g	7 clastos: 4 - 8 g
11 clastos: 12 - 16 g	8 clastos: 8 – 12 g
7 clastos: 1 - 4 g	3 clastos: 12 – 16 g
3 clastos: 16 - 20 g	3 clastos: 16 – 24 g

Anexo 9. Codificación de caracteres morfológicos del PVSJ 1108 en la matriz de datos morfológicos-filogenéticos para Sauropodomorpha, en Pol et al. (en prensa).

PVSJ 1108

??
??0(0
1)?00?0?0000?????00??11110?1????1
?10??011121?1?0??110???12??
??
?1?10????????1?????????????0??