

EL “PEZ DE WALTHER” (ACTINOPTERYGII: GINGLYMODI) A 80 AÑOS DE SU DESCRIPCIÓN

Soto, M.

Departamento de Evolución de Cuencas, Facultad de Ciencias, Iguá 4225, 11400 Montevideo, Uruguay,
matiasoto1@gmail.com

RESUMEN

Se discute la importancia del ejemplar popularmente conocido como “pez de Walther”, a 80 años de su descripción por el geólogo Karl Walther. Este espécimen constituyó el primer fósil conocido para la Formación Tacuarembó y continúa siendo el material más completo de vertebrado recuperado en esa unidad. Asimismo, representó la primera evidencia clara del origen subacuático de las “areniscas de Tacuarembó”. Se comenta brevemente la geología de la localidad en la que fue colectado. Finalmente se discuten algunas opiniones polémicas en torno a la asignación taxonómica del ejemplar, a la luz de los últimos análisis filogenéticos de los ginglymodios.

Palabras clave: *Lepidotes*, *Semionotus*, Karl Walther, Formación Tacuarembó, Jurásico-Cretácico, Uruguay

ABSTRACT

The relevance of the so-called “Walther’s fish”, 80 years after its original description by the geologist Karl Walther, is discussed herein. This specimen was the first fossil known for the Tacuarembó Formation and it still represents so far the most complete vertebrate recovered from this unit. Furthermore, it constituted the first clear evidence for suggesting a subaqueous origin for part of the “Tacuarembó sandstones”. The geology of the locality where the fossil was recovered is summarized. Some polemic aspects concerning the taxonomic assignment of the specimen (in light of the most recent phylogenetic analysis) are discussed.

Keywords: *Lepidotes*, *Semionotus*, Karl Walther, Tacuarembó Formation, Jurassic-Cretaceous, Uruguay

INTRODUCCIÓN

El geólogo alemán Karl Walther (18 de febrero de 1878-24 de abril de 1948) fue, como es sabido, el primer catedrático de Geología del Uruguay. Arribó a nuestro país el 5 de junio de 1908, y durante 4 décadas desarrollaría una labor pionera y fecunda, que cristalizó en casi 70 publicaciones (Veroslavsky *et al.*, 2004).

A lo largo de casi 2 décadas Walther colaboró con el Instituto de Geología y Perforaciones, realizando numerosas publicaciones en el Boletín de dicho instituto. Por ejemplo, en 2013 se cumplen 80 años de la publicación de un resto fósil procedente de las areniscas de la Formación Tacuarembó, cuya importancia (usualmente soslayada) se reseñará a continuación.

El fósil descrito por Walther (1933), también publicado en una revista alemana un año antes (Walther, 1932), es popularmente conocido en la comunidad paleontológica nacional como el “pez de Walther”. Fue éste el primer resto fósil recuperado en la Formación Tacuarembó y no fue sino hasta 1937 que se mencionaron otros restos fósiles para esta unidad, como la ocurrencia de

gasterópodos (Falconer, 1937), y posteriormente en 1980 se describe el segundo vertebrado conocido para estos depósitos, el crocodiliforme *Meridiosaurus vallisparadisi* (Mones, 1980).

Aún hoy, el “pez de Walther” continúa siendo el vertebrado más completo colectado en la Formación Tacuarembó, solamente seguido de cerca por otro ejemplar recientemente reconocido en el Museo de Geociencias de Tacuarembó, cuya descripción está en progreso (Soto *et al.*, 2012a). Otros restos articulados pero mucho más incompletos han sido reportados por Figueiras & Broggi (1969), Da Silva (1990) y Perea (2007).

Abreviaturas institucionales

MGU, Museo Geominero del Uruguay, Dirección Nacional de Minería y Geología, Montevideo, Uruguay.

DESCRIPCIÓN DE LA LOCALIDAD

El espécimen (MGU 119) procede de una localidad que ya había sido dada a conocer con anterioridad por el propio Walther (1910), quien

la consideraba “especialmente instructiva”. Se trataba de las canteras de la denominada Sociedad Argentina Piedras de Arenisca, ubicada cerca del Paso Santander sobre el Arroyo Tranqueras, “a una hora en carruaje de San Fructuoso” (Walther, 1910). El autor de este trabajo ha procurado dar con la localidad original sin resultado¹, aunque el fósil provendría de la Cantera La Pedrera, Ruta 26, km. 225.5 (P. Sprechmann, com. pers., 2013), sin poderse especificar el nivel exacto del hallazgo.

En su descripción de esta localidad Walther (1910) refiere una arenisca rojiza a blanquecina, de grano fino, bien seleccionada, con contenido variable de cemento arcilloso. Las estructuras sedimentarias incluyen estratificación plano-paralela y, más raramente estratificación “diagonal” (Fig. 1); el autor reporta además *ripple marks* y grietas de desecación rellenas. Globalmente, la arenisca le recordó vivamente a Walther (1910) la “Arenisca abigarrada de la facies germánica de edad triásica”.

Suprayaciendo a la arenisca, Walther (1910) reporta la presencia de una roca efusiva, de color “oscuro, rojo-carminado, ... y muestra poros irregulares rellenos de una masa blanca”, y propone una explicación para la formación de dichos “poros de vapor”. El lector habrá podido reconocer que se trata de basalto amigdaloides. En el contacto arenisca-basalto el autor reconoció, en otros lugares, procesos de silicificación de la arenisca: “una estructura más cristalina cuarcitoidea o una corteza fritada vítrea de color pardo oscuro”.

EL “PEZ DE WALTHER”

Descripción y asignación taxonómica

La descripción que realiza Walther (1933) del ejemplar es muy escueta y consta apenas de un párrafo, aunque justo es decir que el autor no disponía prácticamente de bibliografía específica sobre el tema, como él mismo confiesa. El fósil se encuentra deteriorado por procesos de transporte post-mortem; la carencia de curadores encargados de su cuidado no ha mejorado esta situación, como puede verificarse al comparar la Fig. 2 con la fotografía proporcionada por Walther (1933), y la preservación de las aletas no es la ideal. El espécimen consiste en el molde externo de un postcráneo articulado (con vestigios del material original), incluyendo escamas rómbicas que se disponen en filas que corren en sentido antero-superior a postero-inferior. Las aletas, tanto impares (dorsal y anal) como pares (pélvica), preservan la impresión de fulcros (basales y marginales) y radios. La aleta dorsal,

de posición retrasada, se ubica casi a la altura de la aleta anal. No es posible discernir el grado de desarrollo de la elevación predorsal y la presencia o ausencia de escamas con espinas conspicuas en la línea media dorsal (*dorsal-ridge scales*), dada la deformación del espécimen y la necesidad de mayor preparación del mismo. La falta de cráneo es desafortunada dado que allí se concentra gran parte de los caracteres con valor sistemático.

En cuanto a la identificación taxonómica del ejemplar, Walther (1933) dejó abierta la posibilidad de asignarlo a los géneros *Semionotus* o *Lepidotes*, a los que en aquel entonces y en las décadas subsiguientes eran referidos muchas veces sin bases firmes, restos de peces ginglymodios de todo el mundo. De hecho, entre ambos géneros se supera el centenar de especies descritas, la mayoría de ellas probablemente inválidas.

Autores posteriores, que en su mayoría no consultaron directamente el material, consignaron al “pez de Walther” como un semionótido distinto a *Lepidotes* (S. Wenz in Goñi & Hoftetter, 1964); un semionotiforme, probablemente afín a *Lepidotes* (Arratia & Cione, 1996); y como un semionótido indeterminado (López-Arbarello *et al.*, 2008). Tal como expresa Mones (1972), la mayoría de los autores uruguayos, citando a Walther, se inclinaron por asignarlo a *Lepidotes*, pero dicha asignación no refleja lo expresado por dicho autor en 1933.

Si bien a lo largo de las décadas se han efectuado algunas revisiones parciales de *Lepidotes* y *Semionotus* (e.g. Jain, 1983; McCune, 1986; Thies, 1989; López-Arbarello, 2008) es claro que, como fueron originalmente definidos, ninguno de estos géneros representaría un grupo natural (monofilético), como recientes filogenias han confirmado (ej. Cavin, 2010; López-Arbarello, 2012; Cavin *et al.*, 2013). En consecuencia, por ejemplo, el biocrón de “*Lepidotes*” abarcaba casi la totalidad del Mesozoico, desde el Rhaetiense al Maastrichtiense (Goodwin *et al.*, 1999). López-Arbarello (2012) ha restringido la definición de *Lepidotes* y *Semionotus* a las respectivas especies tipo (*L. gigas* y *S. bergeri*) y a las especies indudablemente emparentadas con ellas, proceder que aquí se entiende como el punto de partida correcto. El biocrón de ambos géneros queda así reducido al Jurásico Temprano y al Triásico Tardío-Jurásico Temprano, respectivamente. Es necesaria una revisión extensiva de los taxones incluidos en *Lepidotes* y *Semionotus*, dado que en el estado actual de los conocimientos ninguno de los caracteres mencionados por otros autores (e.g. Olsen & McCune, 1991) aplica a todos ellos, y tienen por tanto un valor muy relativo, e incluso difícil de cuantificar (e.g. el grado de desarrollo

¹Cabe aclarar que Walther (1933) consigna que las canteras se habían abandonado hace muchos años.

de las espinas posteriores de las escamas de la línea media dorsal).

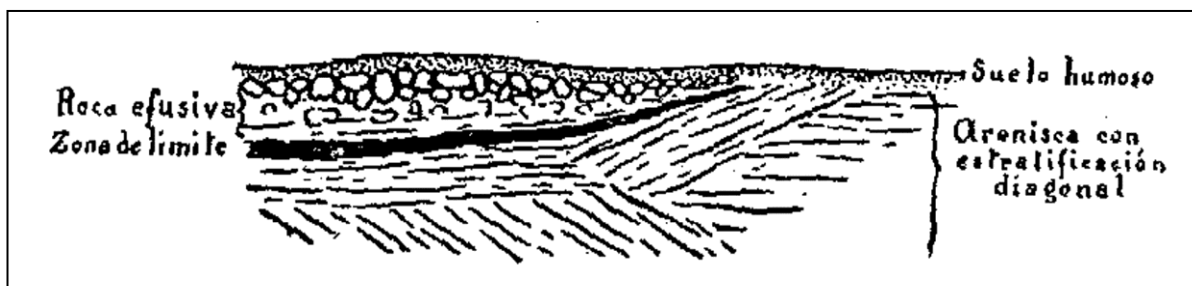


Figura 1. Detalle esquemático de las canteras de la Sociedad Argentina Piedras de Arenisca. Tomado de Walther (1910).

Diferenciar entre *Lepidotes* y *Semionotus* está lejos de ser una cuestión trivial. Ambos géneros se agruparon durante más de un siglo en la familia Semionotidae, dentro de los Semionotiformes (e.g. Woodward, 1880; Olsen & McCune, 1991), manejándose diferentes hipótesis (Fig. 3) para las relaciones de éstos con taxones como Teleostei, Macrosemiidae, Amiidae y Lepisosteidae (o Macrosemiiformes, Amiiformes y Lepisosteiformes según ciertos autores).

Las últimas filogenias de los peces ginglimodios (Cavin, 2010; López-Arbarello, 2012; Cavin et al., 2013) sugieren que al menos algunos “*Lepidotes*” no pertenecerían a los semionotiformes sino a un linaje diferente de ginglimodios, los lepisosteiformes (Fig. 4). Para López-Arbarello (2012), los Semionotiformes incluirían a *Semionotus* (solitario representante de la familia Semionotidae), a los Macrosemiidae y a la nueva familia Callipurbeckidae, mientras que los Lepisosteiformes incluirían formas basales como *Lepidotes*, *Scheenstia* e *Isanichthys*, más las familias Obaichthyidae y Lepisosteidae² (Fig. 4). Una diferencia de este estudio con Cavin et al. (2013) es que estos últimos no encuentran soporte para el clado Semionotiformes, con lo que todos los Semionotiformes pasarían a ser *stem* Lepisosteiformes. Cavin et al. (2013) tampoco encuentran soporte para la familia Callipurbeckidae. Ambos estudios implican que algunos “*Lepidotes*” deberían referirse a otros géneros.

De hecho, además de *Lepidotes* y *Semionotus*, existen numerosos géneros de ginglimodios mesozoicos (algunos recientemente descritos, otros antiguamente referidos a *Lepidotes* y *Semionotus*) emparentados con ellos. Como ejemplo se pueden mencionar *Araripelepidotes* (Brasil), *Callipurbeckia* (Inglaterra, Alemania y Tanzania), *Isanichthys* (Tailandia, Inglaterra y

probablemente China), *Macrosemimimus* (Alemania, Francia e Inglaterra), *Neolepidotes* (China), *Neosemionotus* (Argentina), *Paralepidotus* (Italia y Austria), *Pliodetes* (Niger), *Scheenstia* (Alemania, Francia e Inglaterra), *Semiolepis* (Italia), *Sinolepidotus* (China), *Thaichthys* (Tailandia), *Tianfuichthys* (China) y *Tlayuamichin* (México).

Por tanto no debe descartarse que el “pez de Walther” represente alguno de los taxones anteriormente citados, o incluso un nuevo taxón, aunque la falta de restos craneales disminuye de manera importante el número de caracteres útiles para la comparación con otras especies. De todas formas, los escasos ginglimodios relativamente completos de edad comparable conocidos para Gondwana Occidental, como “*Lepidotes*” *piauhyensis* de Brasil (Gallo, 2005) y “*Lepidotes*” *tendaguruensis* de Tanzania (Arratia & Schultze, 1999; recientemente referido al género *Callipurbeckia* por López-Arbarello, 2012), representan taxones diferentes al “pez de Walther”. Por ejemplo, el primero presenta un gran desarrollo de la elevación predorsal (que no sería el caso del “pez de Walther”); el segundo fue reportado como careciendo tanto de fulcros marginales en las aletas como de dentición trituradora (pero ver López-Arbarello, 2012), mientras que el hallazgo de dientes trituradores en Tacuarembó es muy común.

Un estudio detallado de las afinidades filogenéticas del “pez de Walther” está actualmente en curso, en el marco de la tesis doctoral en Ciencias Biológicas del autor de este trabajo.

Implicancias paleoambientales

En las primeras décadas posteriores a la definición de las “areniscas de Tacuarembó” se le atribuyó a esta unidad un origen fundamentalmente eólico, con esporádicos episodios fluviales o lacustres intercalados, producto de inundaciones periódicas (Falconer, 1937; Lambert, 1941; Caorsi & Goñi, 1958; Bossi, 1966). Goñi & Hofstetter (1964) los atribuyen a un oasis. El hallazgo del “pez de

² Los únicos representantes actuales de los ginglimodios son precisamente de la familia Lepisosteidae, con dos géneros: *Lepisosteus* y *Atractosteus*.

Walther” constituyó una de las primeras evidencias a favor de la existencia de depósitos de origen subacuático. En palabras de Walther (1933), “a primera vista, causa extrañeza el encontrar restos de habitantes acuáticos de gran tamaño, en depósitos puramente arenosos y, como se supone, de facies eólica”. El “pez de Walther” sólo habría medido unos 50 cm de longitud (Walther, 1932), pero la observación de Walther citada en la frase anterior sería premonitrice de los futuros hallazgos. Al día de hoy son varios los taxones que superan el metro, incluso dos de ellos (el crocodiliforme *Meridiosaurus* y el celacanto *Mawsonia*) alcanzarían los 3 metros de largo (Fortier *et al.*, 2011; Soto *et al.*, 2012c), lo que sugeriría la presencia de cuerpos de agua de dimensiones y/o profundidades no despreciables.³ Sprechmann *et al.* (1981) listaron numerosas evidencias en soporte de dicho origen subacuático. Según Bossi & Navarro (1991), a partir del relevamiento geológico sistemático a escala 1/100.000 y los desmontes carreteros para las Rutas Nacionales Nº 5 y 26 en la década de 1970, pudo reconocerse que los sedimentos de origen subacuático, lejos de representar cuerpos efímeros, “constituían espesos niveles de varias decenas de metros sin solución de continuidad”, proponiéndose un espesor mínimo de 80 m. Estas observaciones fueron la base para la subdivisión, por Bossi *et al.* (1975), de dos miembros (inferior y superior) dentro de la Formación Tacuarembó. Ferrando *et al.* (1987) interpretan que, dada la abundancia de areniscas finas a medias y la existencia de ciclos granodecrecientes, el miembro inferior (su Formación Tacuarembó *sensu stricto*) fue depositado por un sistema fluvial entrelazado distal. Posteriormente, otros autores (de Santa Ana, 2004; Montaña, 2004; Perea *et al.*, 2009) distinguieron, entre las facies de origen subacuático del miembro inferior (denominado Miembro Batoví en este último trabajo), facies fluvio-eólicas y fluvio-lacustres.⁴ Actualmente, se conoce una abundante asociación fosilífera en la Formación Tacuarembó (por una revisión, ver Perea *et al.*, 2009) que incluye diversos grupos de organismos acuáticos, como bivalvos,

gasterópodos, conostráceos, ostrácodos, tiburones, ginglymodios, peces pulmonados y celacantos. Los taxones identificados de conostráceos, moluscos y peces pulmonados indican un ambiente dulceacuicola, lo que no se contradice con el ambiente propuesto en otras unidades de Gondwana para los mismos géneros de tiburones y celacantos registrados en la unidad. Otros organismos presumiblemente poseían hábitos anfibios, como tortugas y crocodiliformes; es decir, los únicos componentes netamente terrestres de estas asociaciones son los dinosaurios (Perea *et al.*, 2003, 2009).

Implicancias bioestratigráficas

La indefinición existente aún hoy en cuanto a la asignación genérica o específica del “pez de Walther” (que debe ser considerado por el momento como Ginglymodi indet.) no arroja luz sobre la edad de la Formación Tacuarembó. Afortunadamente, los hallazgos que se verifican desde hace una década son consistentes en indicar una edad Jurásico Tardío-Cretácico Temprano, por correlación con unidades de África Sahariana y Brasil (ver Perea *et al.*, 2001; Shen *et al.*, 2004; Soto & Perea, 2008; Perea *et al.*, 2009; Soto & Perea, 2010; Soto *et al.*, 2012b, c). Las dataciones radimétricas Ar/Ar disponibles para la Formación Arapey (132 Ma - Hauteriviense; Féraud *et al.*, 1999.), que suprayace a la Formación Tacuarembó, imponen un límite superior para la edad de la segunda. El límite inferior (Kimmeridgiense) está acotado por los fósiles. La reciente datación de la Formación Gaspar (165 Ma - Bathoniense; de Santa Ana & Veroslavsky, 2004) así como datos paleomagnéticos de la Formación Botucatu (Tamrat & Ernesto, 2006) está en coherencia con este esquema.

Es interesante comentar los apuntes de Walther (1933) sobre la edad de la Formación Tacuarembó. Primeramente, expresa: “me inclino a suponer que Botucatú - Serra Geral ya pertenecen al Jurásico”, lo cual es de destacar dada la ausencia en ese entonces tanto de dataciones relativas en las areniscas como de dataciones absolutas de los basaltos suprayacentes. De todas formas dejó planteada una duda: “queda por resolver si los productos gondwánicos cuspidales del este de la América del Sur (...) pertenecen al Rético o si (...) han de comprenderse en el Jurásico” (Walther, 1932). Walther (1933) afirma que “sería de interés demostrar si a los restos provenientes de la arenisca eventualmente de edad del Botucatú, habría que determinar como *Semionotus* o como *Lepidotus* [sic], ya que el último género representa una forma prevaleciente meso- y neomesozoica”. Es decir, para el autor *Semionotus* indicaría una edad Triásica y

³No obstante esto, llama la atención la ausencia de paquetes pelíticos de importancia (G. Veroslavsky, com. pers., 2013), como se esperaría en ambientes lacustres.

⁴Cabe acotar aquí que la subdivisión tripartita de la Formación Tacuarembó propuesta por algunos autores (Ferrando *et al.*, 1987; Bossi & Navarro, 1991; Bossi *et al.*, 1998) no se entiende justificada desde el punto de vista litoestratigráfico; dichos autores incluyen dentro de la “Formación Cuchilla Ombú”, litologías aflorantes en los departamentos de Tacuarembó, Rivera, Durazno y Cerro Largo que pertenecen a la Formación Buena Vista, induciendo a error en la distribución de la Formación Tacuarembó (ver de Santa Ana & Veroslavsky, 2004).

Lepidotes una edad Jurásica; idéntica posición sostendría Mones (1997) décadas más tarde. No obstante, como se ha mencionado, ambos géneros coexistieron en el Jurásico Temprano, si bien *Semionotus* es el único que se registra en el Triásico Tardío. La confusión proviene, según McCune (1986), de que la ocurrencia de *Semionotus* en la Coburg Sandstone (Triásico) y de *Lepidotes* en la Posidonienschiefer (Jurásico) fue erróneamente generalizada, en fecha tan temprana como 1861.

Por otro lado, Walther (1933) menciona a *Prolepidotus* como una forma de transición entre *Semionotus* y *Lepidotes*, indicando que “la serie de *Semionotus-Prolepidotus-Lepidotes* [sic] está bien fundada en sentido tanto morfológico-anatómico como estratigráfico”. Esta noción de un “triple paralelismo” en la naturaleza, al decir de McCune (1986), fue erróneamente sostenida por mucho tiempo.

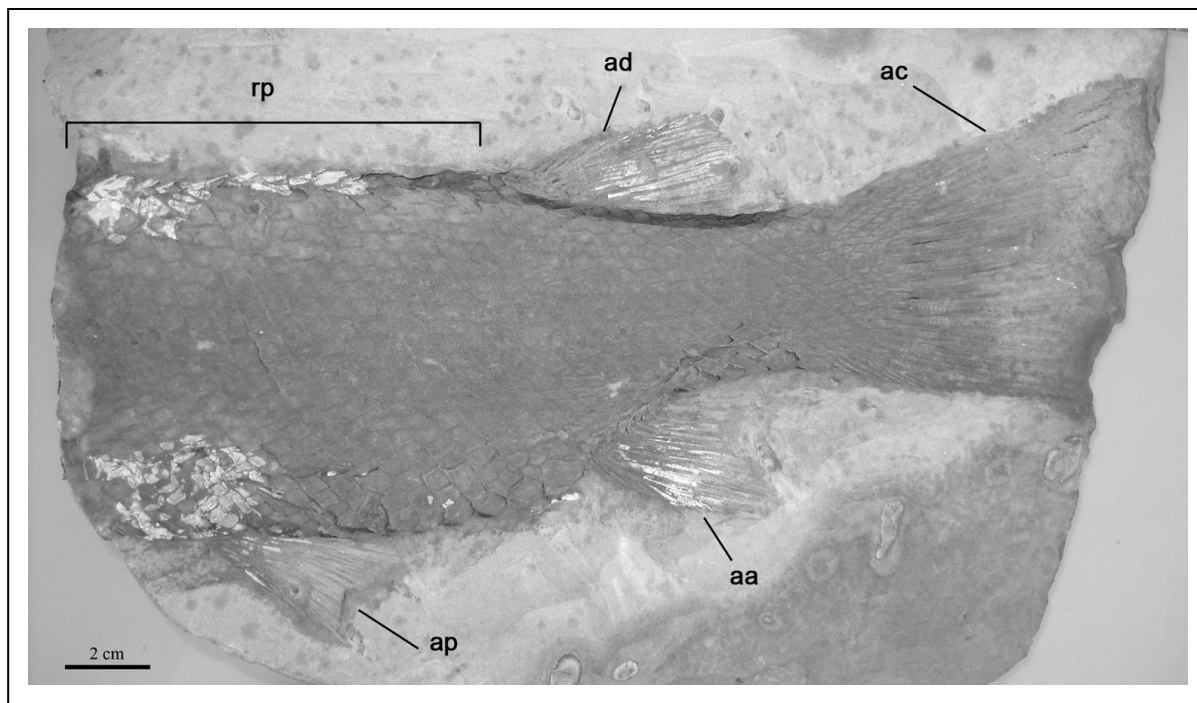


Figura 2. El “pez de Walther” en vista lateral. Abreviaturas: aa, aleta anal; ac, aleta caudal; ad, aleta dorsal; ap, aleta pélvica; rp, región predorsal.

CONSIDERACIONES FINALES

El conocimiento actual de la historia evolutiva de los peces en la primera mitad del Mesozoico está fuertemente sesgado hacia las paleoictiofaunas del hemisferio norte, algunas de las cuales están excelentemente preservadas (por una revisión ver López-Arbarello *et al.*, 2008). No obstante, el registro de peces del Jurásico de Gondwana es muy pobre. En el Jurásico Tardío las ictiofaunas continentales mejor conocidas son la de la Formación Cañadón Calcáreo en Argentina y la de Talbragar en Australia, cuya composición es muy diferente a la de la Formación Tacuarembó. Las mayores similitudes de esta última son indudablemente con unidades del Jurásico Tardío-Cretácico Temprano de Gondwana

Occidental, compartiéndose al menos tres taxones: el tiburón *Priohybodus aramourgi* (África Sahariana y Península Arábig; Perea *et al.*, 2001; Soto *et al.*, 2012b), el dipnoo “*Ceratodus tiguidiensis* (Brasil y África Sahariana; Soto & Perea, 2010) y el celacanto *Mawsonia* (Brasil y África Sahariana; Soto *et al.*, 2012c). Las ocurrencias uruguayas de dichos taxones representan el límite meridional de la distribución conocida hasta el momento para éstos. La importancia de los hallazgos de la Formación Tacuarembó es que representan los únicos fósiles de cuerpo conocidos para el Jurásico Tardío-Neocomiense de toda la Cuenca Paraná y Chacoparaná y sus correlatos africanos, así como una de las escasas asociaciones continentales de ese intervalo temporal en toda Sudamérica.

La diversidad de ginglimodios de la Formación

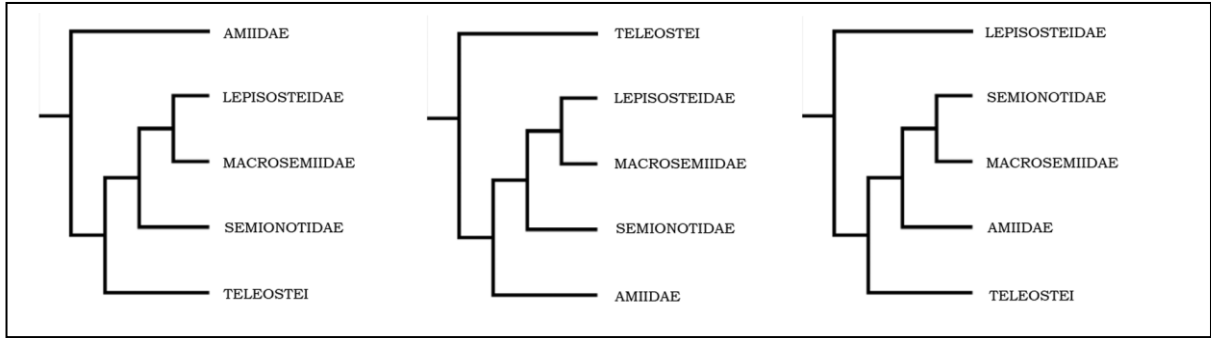


Figura 3. Diferentes hipótesis de relaciones de los Semionotidae (en su definición tradicional incluyendo a *Lepidotes* y *Semionotus*) dentro de los peces Actinopterygii.

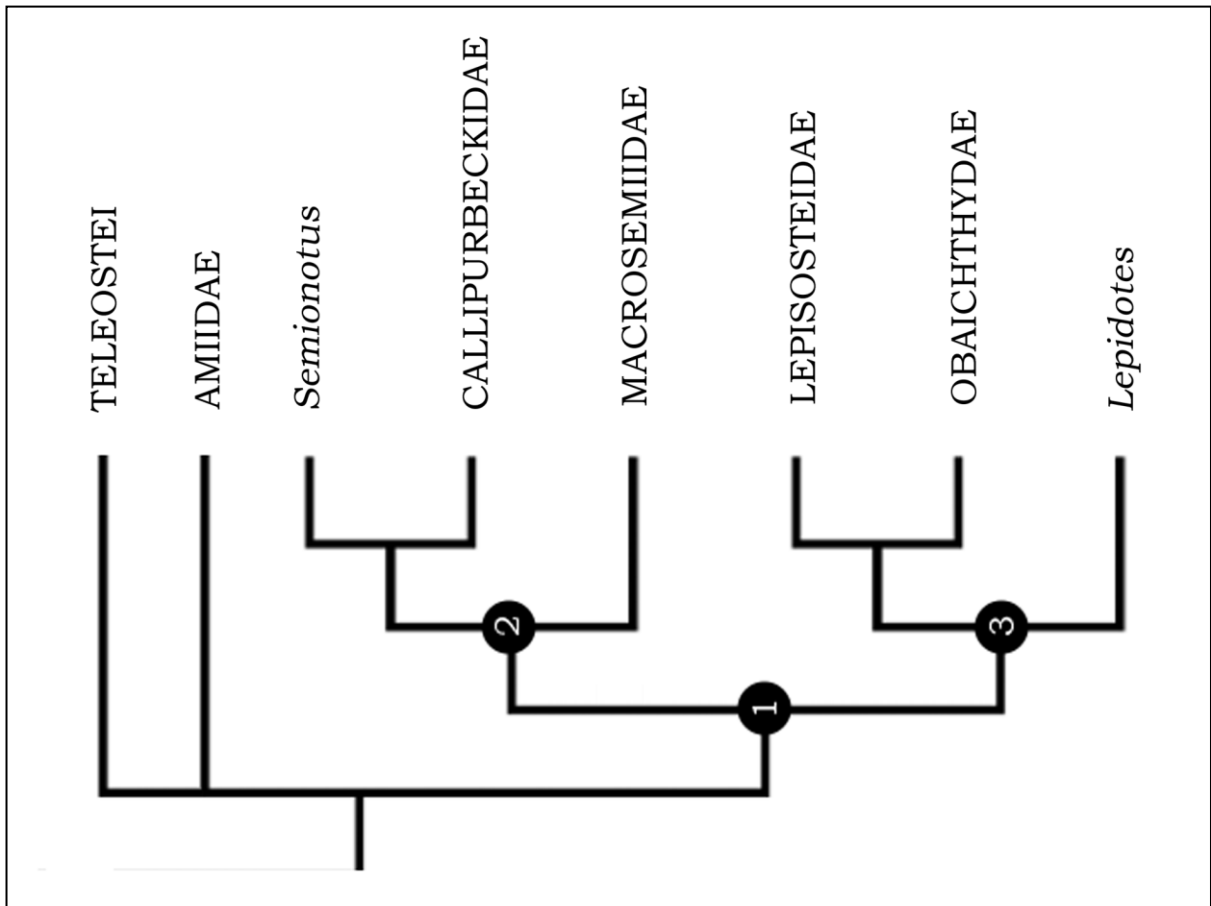


Figura 4. Arbol simplificado mostrando las relaciones filogenéticas de los Ginglymodi, basado en resultados de López-Arbarello (2012). Referencias: 1 - Ginglymodi, 2 - Semionotiformes, 3 - Lepisosteiformes.

Tacuarembó parece ser mayor a la originalmente sospechada. Estudios detallados que se están llevando a cabo sobre el “pez de Walther”, y particularmente de otros ejemplares más o menos completos con material craneal preservado, podrían tener implicancias bioestratigráficas y paleobiogeográficas.

Agradecimientos

A Daniel Perea, Valeria Mesa, Pablo Toriño, Andrés Batista, Guillermo Roland, Gerardo Veroslavsky y demás colegas del Departamento de Evolución de

Cuencas, así como Jorge Da Silva, con los cuales he tenido la fortuna de trabajar en relación a la Formación Tacuarembó. A todos ellos va dedicado este trabajo.

A Néstor Baumann, responsable del Museo Geominero del Uruguay, quien facilitó el acceso al material.

A Ana Rebellato, de la Biblioteca de DINAMIGE, quien proporcionó amablemente bibliografía sobre Karl Walther.

A Adriana López-Arbarello y Lionel Cavin por suministrar importantes referencias bibliográficas sobre peces ginglymodios, así como por fructíferas discusiones.

A Claudio Gaucher, Graciela Piñeiro y Peter Sprechmann, cuyas sugerencias contribuyeron a mejorar en gran medida una primera versión de este manuscrito.

Por último, pero no menos importante, a Karl Walther, quien sin duda constituyó, al decir de Néstor Baumann, "un ejemplo en la academia y en la vida".

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARRATIA, G.; CIONE, A. (1996) The Record of Fossil Fishes of Southern South America. **Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen** 30: 9-72.
- ARRATIA, G.; SCHULTZE, H. P. (1999) Semionotiform fish from the Upper Jurassic of Tendaguru (Tanzania). **Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, geowissenschaftliche Reihe** 2: 135-153.
- BOSSI, J. (1966) *Geología del Uruguay*. Departamento de Publicaciones de la Universidad de la República, Montevideo. 469 pp.
- BOSSI, J.; NAVARRO, R. (1991) *Geología del Uruguay*. Departamento de Publicaciones de la Universidad de la República, Montevideo. 967 pp.
- BOSSI, J.; FERRANDO, L.A.; FERNÁNDEZ, A.; ELIZALDE, G.; MORALES, H.; LEDESMA, J.; CARBALLO, E.; MEDINA, E.; FORD, I.; MONTAÑA, J.R. (eds.). (1975) *Carta geológica del Uruguay. Escala 1/1.000.000*. Montevideo. 32 pp.
- BOSSI, J.; FERRANDO, L.; MONTAÑA, J.; CAMPAL, N.; MORALES, H.; GANCIO, F.; SCHIPILOV, A.; PIÑEYRO, D.; SPRECHMANN, P. (1998) *Carta Geológica del Uruguay*. Escala 1:500.000. Geo Editores SRL, Montevideo. (CD-ROM)
- CAORSI, J.; GOÑI, J.C. (1958) Geología uruguaya. **Instituto Geológico del Uruguay, Boletín** 37: 1-73.
- CAVIN, L. (2010) Diversity of Mesozoic semionotiform fishes and the origin of gars (Lepisosteidae). **Naturwissenschaften** 97(12): 1035-1040.
- CAVIN, L.; DEESRI, U.; SUTEETHORN, V. (2013) Osteology and relationships of *Thaichthys* nov. gen.: a ginglymodi from the Late Jurassic-Early Cretaceous of Thailand. **Palaeontology** 56(1): 183-208.
- DA SILVA, J.S. (1990) Paleontología de la Formación Tacuarembó (Uruguay). Avance 1989. I Congreso Uruguayo de Geología, Montevideo, Actas (2): 27-31.
- DE SANTA ANA, H. (2004) Análise Tectono-estratigráfica das Sequências Permianas e Jurocretácea da Bacia Chacoparanense Uruguia ("Cuenca Norte"). **Tese de Doutorado**, IGCE-Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, Brasil, 274 pp.
- DE SANTA ANA, H.; VEROSLAVSKY, G. (2004) La tectosecuencia volcanosedimentaria de la Cuenca Norte de Uruguay. Edad Jurásico-Cretácico Temprano. Pp. 53-76 in VEROSLAVSKY, G.; UBILLA, M. & MARTÍNEZ, S. (eds.), Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales. Mesozoico. D.I.R.A.C., Montevideo.
- FALCONER, J.D. (1937) La Formación de Gondwana del nordeste del Uruguay. Instituto de Geología y Perforaciones, **Boletín** 23: 1-122.
- FERAUD, G.; BERTRAND, H.; MARTINEZ, M.; URES, C.; SCHIPILOV, A.; BOSSI, J. 1999. $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ age and geochemistry of the southern extension of Paraná traps in Uruguay. II Simposio Sudamericano de Geología Isotópica, Córdoba, Actas: 57-59.
- FERRANDO, L.; ANDREIS, R.R.; MONTAÑA, J. (1987) Estratigrafía del Triásico-Jurásico uruguayo en la Cuenca de Paraná. III Simpósio Sul-Brasileiro de Geologia, Curitiba, Atas (1): 373-378.
- FIGUEIRAS, A.; BROGGI, J. (1969) Estado actual de nuestro conocimientos sobre los moluscos fósiles del Uruguay. Parte III. **Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay** 2(16-17): 333-352.
- FORTIER, D.; PEREA, D.; SCHULTZ, C.L. (2011) Redescription and phylogenetic relationships of *Meridiosaurus vallisparadisi*, a pholidosaurid from the Late Jurassic of Uruguay. **Special Issue "1st Symposium on the Evolution of Crocodyliforms"**, 163:S66-S108.
- GALLO, V. (2005) Redescription of *Lepidotes piauhensis* Roxo and Löfgren, 1936 (Neopterygii, Semionotiformes, Semionotidae), from the ?Late Jurassic-Early Cretaceous of Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**. Vol. 25(4): 757-769

- GOÑI, J.C.; HOFFSTETTER, R. (1964) Uruguay. **Lexique Stratigraphique International, 5 (Amérique Latine, 9a)**: 1-200. CNRS, Paris.
- GOODWIN, M.B.; CLEMENS, W.A.; HUTCHISON, H.J.; WOOD, C.B.; ZAVADA, M.S.; KEMP, A.; DUFFIN, C.J.; SCHAFF, C.R. (1999) First mesozoic terrestrial vertebrates with associated palynostratigraphic dates from the Northwestern Ethiopian Plateau. **Journal of Vertebrate Paleontology** 19: 728-741.
- JAIN SL (1983) A review of the genus *Lepidotes* (Actinopterygii: Semionotiformes) with special reference to the species from Kota Formation (Lower Jurassic), India. **Journal of the Palaeontological Society of India** 28:7-42.
- LAMBERT, R. (1941) Estado actual de nuestros conocimientos sobre la Geología de la R.O. del Uruguay. **Boletín del Instituto Geológico del Uruguay** 29.
- LÓPEZ-ARBARELLO, A. (2008) Revision of *Semionotus bergeri* Agassiz, 1833 (Upper Triassic, Germany), with comments on the taxonomic status of *Semionotus* (Actinopterygii, Semionotiformes). **Palaeontologische Zeitschrift** 82(1): 40-54.
- LÓPEZ-ARBARELLO, A. (2012) Phylogenetic interrelationships of ginglymodian fishes (Actinopterygii: Neopterygii). **PlosOne** 7(7):1-44.
- LÓPEZ-ARBARELLO, A.; RAUHUT, O.W.M.; MOSER, K. (2008) Jurassic fishes of Gondwana. **Revista de la Asociación Geológica Argentina** 63(4):586-612.
- MCCUNE, A.R. (1986) A revision of *Semionotus* (Pisces, Semionotidae) from the Triassic and Jurassic of Europe. **Palaeontology** 29(2): 213-233.
- MONES, Á. (1972) Lista de los vertebrados fósiles del Uruguay. I. Chondrichthyes, Osteichthyes, Reptilia, Aves. **Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo** 1(3): 23-36.
- MONES, Á. (1980) Nuevos elementos de la paleoherpetofauna del Uruguay (Crocodilia y Dinosauria). **II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología, Buenos Aires, Actas (1)**: 265-277.
- MONES, Á. (1997) Los vertebrados mesozoicos del Uruguay y sus relaciones con los de áreas vecinas. Pp. 205-222 In Arroyo Cabrales, J. & Polaco, O.J. (coords.). **Homenaje al Profesor Ticul Álvarez. Colección Científica 357**: 205-222. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.
- MONTAÑO, J. (2004) Recursos hídricos subterráneos. El Sistema Acuífero Guaraní (SAG). Pp. 193-214 in Veroslavsky, G.; Ubilla, M. & Martínez, S. (eds.), **Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales. Mesozoico**. D.I.R.A.C., Montevideo.
- OLSEN, P.E.; MCCUNE, A.R. (1991) Morphology of the *Semionotus elegans* species group from the Early Jurassic part of the Newark Supergroup of Eastern North America with comments on the family Semionotidae (Neopterygii). **Journal of Vertebrate Paleontology** 11(3): 269-292.
- PEREA, D. (2007) La Formación Tacuarembó (Jurásico Tardío-Cretácico Temprano): una aproximación tafonómica. **Revista de la Sociedad Uruguaya de Geología**, 14: 19-25.
- PEREA, D.; UBILLA, M.; ROJAS, A.; GOSO, C. (2001) The West Gondwanan occurrence of the hybodontid shark *Priohybodus* and the Late Jurassic-Early Cretaceous age of Tacuarembó Formation, Uruguay. **Palaeontology** 44: 1227-1235.
- PEREA, D; UBILLA, M.; ROJAS, A. (2003) First report of theropods from the Tacuarembó Formation (Late Jurassic-Early Cretaceous), Uruguay. **Alcheringa** 27(2): 79-83.
- SHEN, Y.B.; GALLEGO, O.F.; MARTÍNEZ, S. (2004) The conchostracan subgenus *Orthestheria* (*Migransia*) from the Tacuarembó Formation (Late Jurassic-?Early Cretaceous, Uruguay) with notes on its geological age. **Journal of South American Earth Sciences** 16: 631-638.
- SOTO, M.; PEREA, D. (2008) A ceratosaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Late Jurassic-Early Cretaceous of Uruguay. **Journal of Vertebrate Paleontology** 28(2): 439-444.
- PEREA, D.; SOTO, M.; VEROSLAVSKY, G.; MARTÍNEZ, S.; UBILLA, M. (2009) A Late Jurassic assemblage in Gondwana: biostratigraphy and correlations of Tacuarembó Formation, Paraná Basin, Uruguay. **Journal of South American Earth Sciences** 28(2):168-179.
- SHEN, Y.B.; GALLEGO, O.F.; MARTÍNEZ, S. (2004) The conchostracan subgenus *Orthestheria*

El "Pez de Walther" (Actinopterygii; Ginglymodi) a 80 años de su descripción.

- (Migransia) from the Tacuarembó Formation (Late Jurassic-?Early Cretaceous, Uruguay) with notes on its geological age. **Journal of South American Earth Sciences** 16: 631-638.
- SOTO, M.; LÓPEZ-ARBARELLO, A.; PEREA, D. (2012a) Ginglymodians (Actinopterygii: Neopterygii) from the Tacuarembó Formation (Late Jurassic-earliest Cretaceous), Uruguay. **XXVI Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados**, 21 al 23 de mayo de 2012, Buenos Aires.
- SOTO, M.; PEREA, D. (2010) Late Jurassic lungfishes (Dipnoi) from Uruguay, with comments on the systematics of Gondwanan ceratodontiforms. **Journal of Vertebrate Paleontology** 30(4):1049-1058.
- SOTO, M.; PEREA, D.; TORIÑO, P. (2012b) New remains of *Priohybodus arambourgi* (Hybodontiformes: Hybodontidae) from Late Jurassic-?earliest Cretaceous deposits in Uruguay. **Cretaceous Research** 35:118-123.
- SOTO, M.; DE CARVALHO, M.S.S.; MAISEY, J.G.; PEREA, D.; DA SILVA, J. (2012c) Coelacanth remains from the Late Jurassic-?earliest Cretaceous of Uruguay: The southernmost occurrence of the Mawsoniidae. **Journal of Vertebrate Paleontology** 32:530-537.
- SPRECHMANN, P.; BOSSI, J.; DA SILVA, J. (1981) Cuencas del Jurásico y Cretácico de América del Uruguay. Pp. 239-270 in VOLKHEIMER, W. & MUSSACHIO, E. A. (eds.), Cuencas sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur. **Comité Sudamericano para el Jurásico y Cretácico, Buenos Aires**. 351 pp.
- THIES, D. (1989) *Lepidotes gloriae*, sp. nov. (Actinopterygii: Semionotiformes) from the Late Jurassic of Cuba. **Journal of Vertebrate Paleontology** 9(1): 18-40
- VEROSLAVSKY, G.; UBILLA, M.; MARTÍNEZ, S. (2004) Karl Walther. Primer Catedrático de Geología en Uruguay. In: VEROSLAVSKY, G., M. UBILLA y S. MARTÍNEZ (eds.) **Cuencas sedimentarias de Uruguay. Cenozoico**: 357-384. DIRAC. Montevideo.
- WALTHER, K. (1910) Sobre areniscas y rocas efusivas en los departamentos de Tacuarembó y Rivera. **Revista Agronomía** 7: 213-227.
- WALTHER, K. (1932) Ueber Reste eines grossen Ganoidfische aus dem Obergondwana von Uruguay. **Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie**, B(9): 449-461.
- WALTHER, K. (1933) Restos de un Pez Ganoide de gran tamaño, proveniente del Neogondwana Uruguayo. **Instituto de Geología y Perforaciones, Boletín** 19: 65-72.
- WOODWARD, A.S. (1888) On two new lepidotoid ganoids from the Early Mesozoic deposits of Orange Free State, South Africa. **Quarterly Journal of the Geological Society** 44: 138-143