

4471
24/3/09
eg2

ASOCIACION PALEONTOLOGICA ARGENTINA

ACTAS

DEL

SEGUNDO CONGRESO ARGENTINO

DE

PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA

Y

PRIMER CONGRESO LATINOAMERICANO

DE

PALEONTOLOGIA

T O M O I



BIBLIOTECA
"Florentino Ameghino"



Buenos Aires ARGENTINA

2-6 de abril, 1978

EL PRIMER ICTIDOSAURIO (REPTILIA - THERAPSIDA) DE AMERICA DEL SUR,
CHALIMINIA MUSTELOIDES, DEL TRIASICO SUPERIOR DE LA RIOJA,
REPUBLICA ARGENTINA

José F. Bonaparte *

ABSTRACT. *The first South American Ictidosauria, (Reptilia-Therapsida), Chalimnia musteloides, from the Upper Triassic of La Rioja Province, Argentina.* The skull and jaws of an Ictidosaurian from the Upper Triassic of Argentina are briefly described and compared. An elongate secondary palate, large pterygoids and an interpterygoid vacuity crossed along by the paraesphenoid are the main features of the palatal view of *Chalimnia musteloides*. It bears 12-13 upper postcanines, a small canine, and 3 incisors in the lateral side of each premaxilla, with an edentulous medial space to accommodate the lower incisors. Two families of Ictidosaurians are recognized: Tritheledontidae (*Tritheledon* and *Diarthrognathus*) with transversely wide postcanines and a complex occlusion of the crowns; and Pachygenelidae (*Pachygenelus* and *Chalimnia*) with narrower postcanines and a scissor-like carnivorous occlusion. Some additional data are pointed out for the ancestry of Ictidosauria in the Cynodontia.

INTRODUCCION

Entre el novedoso material coleccionado en la parte superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, en los últimos años figura un cráneo y mandíbulas bastante completos de un Cynodontia Tritheledontoidea, superfamilia de formas pequeñas, muy avanzadas hacia la condición de mamíferos, que por primera vez se lo registra fuera de Africa del Sur.

Tritheledontoidea es una superfamilia de biocrón restringido ya que sólo se la registra en la parte más alta del Triásico superior; en general sus integrantes son muy mal conocidos por lo fragmentario del material disponible.

Los únicos estudios específicos sobre ellos son los de Broom (1912, 1929); Watson (1913); Parrington (1946) y Crompton (1958, 1963). No obstante diversos autores han tratado de explicar el significado evolutivo y las relaciones filogenéticas de estos pequeños terápsidos.

El material que se da a conocer brevemente en este trabajo fué coleccionado en 1970 por el autor durante una excursión paleontológica al Triásico superior de La Rioja, organizada por la Fundación M.Lillo y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. El material, de preservación no muy buena, fué preparado con notables resultados por el técnico Sr. Martín Vice. Su estudio comparativo se realizó en el Museo de Zoología Comparada de la Universidad de Harvard por el autor, como parte de un programa de becario financiado por la Fundación J.S. Guggenheim. El Dr. A.W. Crompton puso a mi disposición diversos materiales inéditos, ejemplares y dibujos, por lo que agradezco su generosidad.

SISTEMATICA Y DESCRIPCION

Durante mucho tiempo estos avanzados reptiles mamiferoides fueron agrupados en un infraorden particular, Ictidosauria, término propuesto por Broom (1929) y que aceptaron la mayoría de los autores subsiguientes (Watson y Romer 1956; Huene 1956; Romer 1966; Kermack 1967; Hopson y Crompton 1969; etc.).

En la actualidad existe la tendencia a incluirlos dentro del infraorden Cynodontia (Hopson y Kitching 1972), por una serie de caracteres craneanos bási-

* Fundación M. Lillo CONICET.

cos coincidentes con ese infraorden, criterio que parece razonable. No obstante, la inclusión de los ictidosaurios en la misma superfamilia Cynognathoidea (Procynosuchidae, Galesauridae, Cynognathidae, Chiniquodontidae y Tritheledontidae) que propugnan esos autores nos parece objetable por las siguientes razones:

1) Las diferencias entre ictidosaurios y las familias de cinodontes carnívoros agrupados en Cynognathoidea son muy elocuentes, con tipos dentarios sensiblemente distintos, y un cuadro de reducciones en los huesos craneanos que provocó la desaparición de prefrontal, postfrontal y postorbitario, y la reducción del arco temporal.

2) La persistencia de una amplia vacuidad interpterigoidea y de un amplio pterigoides en los ictidosaurios, sugiere una clara separación de las otras familias de cinodontes carnívoros agrupados en Cynognathoidea.

3) La suma de caracteres indicados en 1) y 2), por ser tan significativos han generado la aparición de un tipo adaptativo de cinodontes (los "ictidosaurios") completamente distinto a los restantes, ya sean carnívoros o gonfodontes.

Estos aspectos, más el hecho que entre los pocos ictidosaurios conocidos se aprecian dos linajes distintos, particularmente en el tipo de oclusión dentaria, nos sugiere que podrían agruparse en una superfamilia particular, Tritheledontoidea, la que a su vez estaría integrada por dos familias: Tritheledontidae y Pachygenelidae.

Infraorden CYNODONTIA
Superfamilia TRITHELEDONTOIDEA
Familia TRITHELEDONTIDAE

Definición de Tritheledontidae: Dientes superiores e inferiores transversalmente anchos, con oclusión dentaria compleja entre las superficies de las coronas. Integrantes: *Tritheledon*, *Diarthrognathus*.

Familia PACHYGENELIDAE

Definición de Pachygenelidae: Dientes inferiores comprimidos lateralmente; superiores menos comprimidos, con el lado lingual sectorial, sin cúspides linguales. Oclusión dentaria simple, del tipo carnívoro, con los postcaninos superiores por fuera y los inferiores por dentro. Incisivos superiores especializados, ubicados en la parte lateral del premaxilar. Integrantes: *Pachygenelus* y *Chalimnia*.

Género *Chalimnia* n. g.

Especie tipo *Chalimnia musteloides* n. sp.

Holotipo: Cráneo sin el arco temporal izquierdo, unido a las mandíbulas, PVL 3857, de las colecciones de la Fundación M.Lillo, Tucumán, Argentina.

Horizonte y localidad: Parte superior de la Formación Los Colorados, en el borde oriental del Cerro Rajado, Depto. Lavalle, La Rioja, Argentina. Edad Provincial Coloradense superior, equivalente aproximado de la parte más alta del Triásico superior.

Diagnóstico: Ictidosaurio Pachygenelidae con el cráneo de unos 50 mm de largo; con la caja encefálica proporcionalmente más ancha que en *Diarthrognathus*. Arcos temporales bajos y frágiles; cresta occipital proyectada hacia atrás en sus extremos; lacrimal grande, prominente. Hocico fino y corto. Parte anterior y medial de los premaxilares edéntulos, con los 3 incisivos en la región lateral.

Incisivos inferiores procumbentes, dirigidos hacia la región edéntula de los premaxilares. 12-13 postcaninos superiores proporcionalmente más finos que en *Pachygenelus*, con una cúspide central principal y a cada lado una pequeña cúspide secundaria. A diferencia de *Pachygenelus* no posee diastema entre incisivos, canino y postcaninos. Postcaninos inferiores comprimidos lateralmente con una cúspide alta y tres secundarias que disminuyen de altura hacia atrás, todas en el mismo plano.

Descripción

Vista dorsal: La parte anterior del hocico es fina. Hacia atrás de éste sobresalen los lacrimales, produciendo un ensanchamiento del cráneo que se manifiesta hasta la mitad de los arcos temporales, disminuyendo hacia la región póstero-lateral.

Las aberturas órbito-temporales son proporcionalmente largas, comparables a las de *Diarthrognathus* (Crompton 1958), representando más de la mitad del largo del cráneo.

La región dorsal de la caja encefálica es ancha y larga, bastante más ancha que en *Diarthrognathus*, formada en gran parte por los parietales que en su extremo anterior contactan con los frontales en manera similar a la del citado género sudafricano. Existen vestigios de una cresta parietal que eventualmente habría sido del tipo presente en *Diarthrognathus*, aunque es probable que fuera bastante más baja.

Los frontales participan muy brevemente en la delimitación de las órbitas por medio del sector póstero-lateral.

La cresta occipital es baja y sus partes laterales se proyectan hacia atrás.

Vista lateral: En esta vista el contorno superior del cráneo es muy convexo, con el punto más alto en el extremo anterior de los parietales. De allí hacia atrás desciende en forma pronunciada hasta el extremo posterior del escamosal. Hacia delante del punto más alto del cráneo, se manifiesta el reborde lacrimal, y luego el hocico, que presenta el extremo más anterior formado por los nasales, con las narinas ubicadas por debajo de esa proyección nasal. El extremo anterior del premaxilar es edéntulo, con los incisivos en su sector lateral.

El nacimiento del arco temporal forma un escalón en el maxilar, comparable al que posee *Diarthrognathus* o los cinodontes Traversodontidae. Se prolonga hacia atrás como una delgada barra ósea, algo curvada hacia arriba en el lugar que toca el proceso articular del dentario. El arco temporal tiene su punto más bajo en donde se inicia la rama occipital del escamosal.

En la parte anterior, la rama mandibular es bastante más corta que el cráneo, con los incisivos procumbentes. El ángulo de la mandíbula es pronunciado, lo mismo que el proceso articular que toca al escamosal. Los huesos postdentarios son reducidos, lo mismo que el cuadrado, apenas visible.

Vista palatina: La vista palatina de *Chalimnia* muestra un extenso paladar secundario que llega algo más atrás que la posición del último postcanino. En su mitad posterior el paladar secundario se proyecta ventralmente, con una depresión pronunciada a cada lado para acomodar las mandíbulas y permitir sus movimientos laterales.

Los pterigoides son grandes, extensos en sentido axial, con una amplia vacuidad interpterigoidea surcada por el proceso cultriforme del paraesfenoides, roto en su parte central. Los procesos transversos además de ser amplios transversalmente lo son también en sentido axial, de forma triangular, con su extremo lateral proyectado ventralmente, y con un pequeño foramen suborbitario. Hacia atrás, después de un angosto sector que bordea la parte antero-lateral de la vacuidad, los pterigoides se expanden formando una amplia superficie ventral plana. Del sector medial y posterior que contacta con el complejo basiesfenoides-paraesfenoides, continúa hacia atrás y afuera una prolongación del pterigoides, en dirección al cuadrado, por lo que correspondería a la rama cuadrada del pterigoides. Lo observado en *Chalimnia* sugiere que el proceso basi-

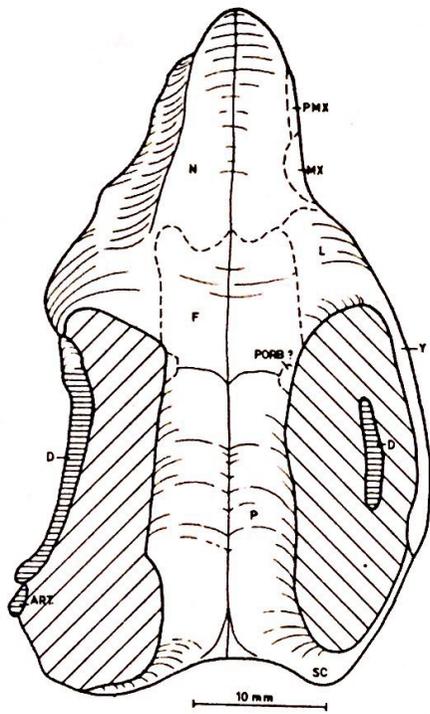


Fig. 1. - *Chalimnia musteloides*. Vista dorsal del ejemplar holotipo, FVL. 3857.

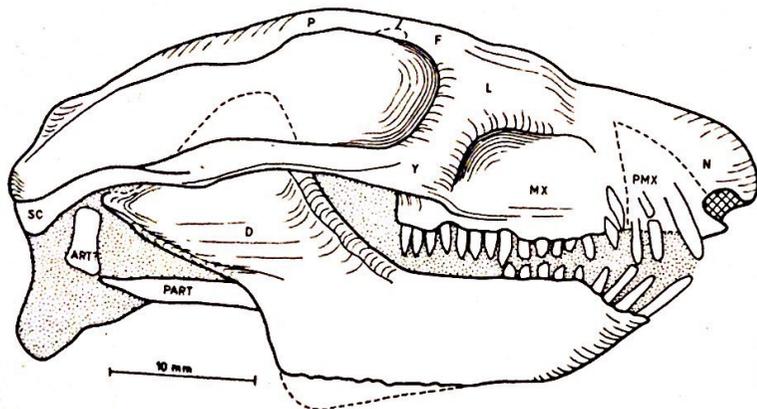


Fig. 2. - *Chalimnia musteloides*. Vista lateral derecha del cráneo y mandíbula del holotipo, FVL. 3857.

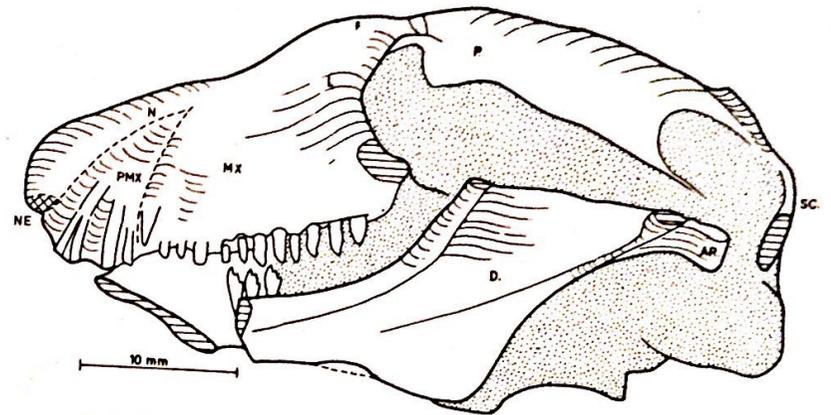


Fig. 3. - *Chalimnia musteloides*. Vista lateral izquierda del cráneo y mandíbula del holotipo, FVL. 3857.

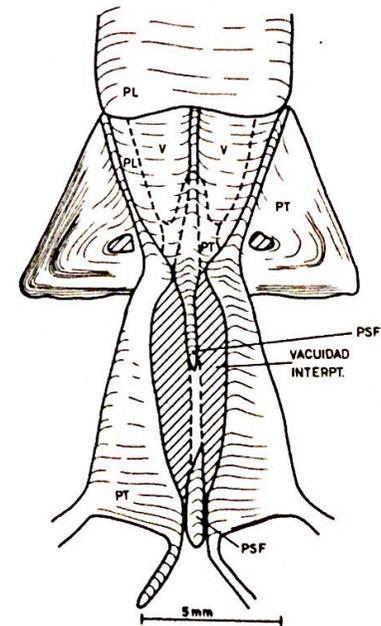


Fig. 4. - *Chalimnia musteloides*. Vista ventral de los pterigoides y la vacuidad interpterigoidea.

pterigoides no estaría fusionado a los pterigoides.

El paraesfenoides formaba un septum en la vacuidad interpterigoidea, uniéndose al sector medial del vómer en donde presenta un reborde axial, No hay detalles claros del basicraneo ni de la parte anterior del paladar.

La mandíbula: Ambas ramas mandibulares están incompletas, aunque con la información de las dos tenemos un panorama bastante claro de su morfología, excepto de la extensión dorsal de la rama ascendente, rota a nivel del plano dorsal del arco temporal.

La sínfisis es alargada, con la misma dirección de los incisivos procumbentes. La rama horizontal es extensa, con sus bordes ventral y dorsal más o menos paralelos, a diferencia de *Diarthrogna* en que la rama horizontal parece corta y dichos bordes son algo divergentes. El ángulo de la mandíbula es pronunciado. La fosa masetérica muy marcada por los rebordes anterior y posterior de la rama ascendente. El borde anterior de ésta cubre lateralmente al último postcanino mandibular, a diferencia de *Diarthrogna* que cubre a los 2-3 últimos dientes.

El proceso articular del dentario es evidente, con un pequeño cóndilo, comparable al descrito en *Diarthrogna* (Crompton 1963).

El conjunto de huesos postdentarios, más bien confusos por el tipo de preservación, son por cierto reducidos. El prearticular es alargado, frágil, tal vez separado del angular. El articular se lo observa bien separado del prearticular como en *Diarthrogna*.

La dentición: *Chalimnia* posee 3 incisivos superiores y 3 inferiores; 1 canino superior y 1 inferior; 12-13 postcaninos superiores y presumiblemente el mismo número en la mandíbula. No presenta diastemas evidentes.

Los incisivos superiores están ubicados en el sector lateral del premaxilar, muy próximos a la superficie lateral. De tal modo existe un sector edéntulo de los premaxilares entre los incisivos de uno y otro lado. Son relativamente largos y cilíndricos. El incisivo 1 es el más grande y algo proyectado hacia delante.

Los incisivos inferiores son procumbentes, el 1 bastante mayor que los restantes. Con la mandíbula cerrada se acomodaban entre los incisivos superiores, en la parte edéntula de los premaxilares (ver fig. 6).

El canino superior está en vías de reemplazo. Por lo observado sería de tamaño modesto, dirigido ventralmente. El canino inferior es poco visible.

Los postcaninos superiores están dispuestos en una apretada fila; los 4 o 5 primeros son algo más pequeños que los restantes y no ofrecen detalles de sus caracteres morfológicos. Los restantes postcaninos tienen un plan morfológico aparentemente común a todos, que es el siguiente:

- a) La cara labial es convexa de adelante hacia atrás.
- b) Poseen una cúspide principal larga ubicada en el medio del diente y en su sector labial.
- c) Poseen una cúspide secundaria anterior notablemente más pequeña, ubicada bastante más arriba que la cúspide principal, y en posición más lingual que la cúspide principal.
- d) Eventualmente 1 cúspide accesoria anterior apenas marcada en algunos postcaninos.
- e) Un borde sectorial lingual bastante recto en los dientes que ha sido posible observarlo, el que friccionaba con la superficie externa de los postcaninos inferiores.
- f) No se ha observado ningún rasgo que indique la existencia de cingulum o caracteres comparables.

Los postcaninos inferiores son comprimidos lateralmente, con los siguientes rasgos principales:

- a) Una cúspide principal anterior, que es la más alta.

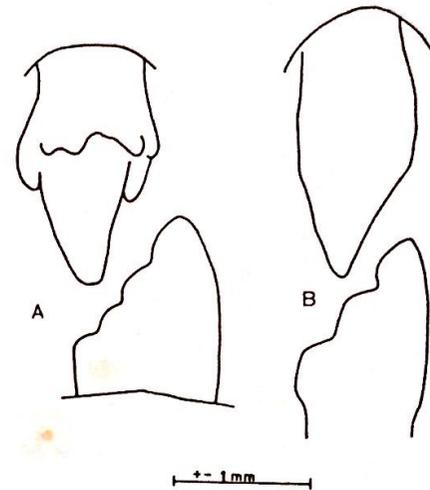


Fig. 5. - Vista lateral de un postcanino superior y otro inferior de dos Pachygenelidae.
A, *Pachygenelus morus* según Crompton (com. pers.);
B, *Chalimnia musteloides*. El postcanino superior de esta última especie posiblemente con las cúspides menores desgastadas.

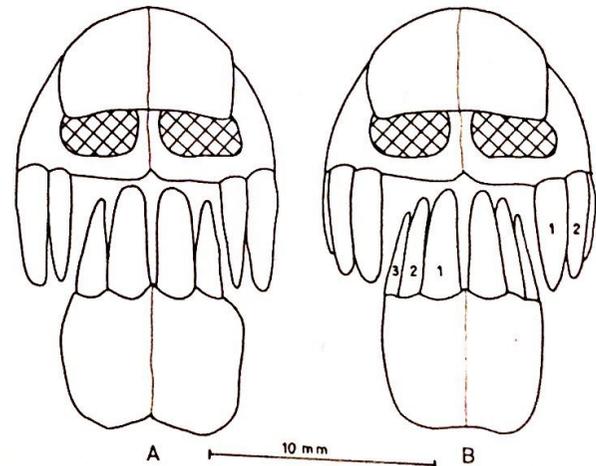


Fig. 6. - Reconstrucción de la parte anterior del cráneo y mandíbula de dos Pachygenelidae.
A, *Pachygenelus morus* según Crompton (com. pers.);
B, *Chalimnia musteloides*.

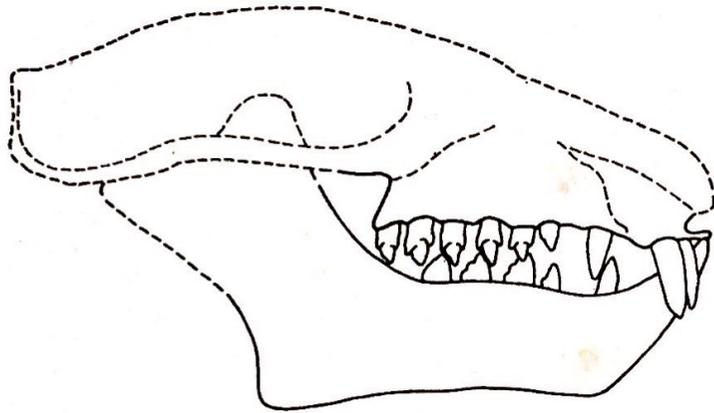


Fig. 7. - Reconstrucción de la vista lateral de *Pachygenelus monus* basado en ejemplares inéditos, incompletos, y en *Chalimonia musteloides*. Lar go total del cráneo 30 a 40 mm.

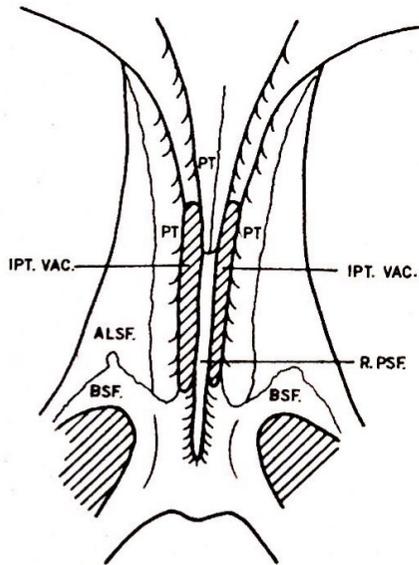


Fig. 8. - Vista palatina de un sector del cráneo del cinodonte chiniquodóntido *Probolesodon lewisi* de Los Chañares, en el que se manifiesta claramente la vacuidad interpterigoidea. Ejemplar MCZ. 3777.

- b) Hacia atrás siguen 1, 2 y eventualmente 3 cúspides secundarias que disminuyen de altura y tamaño hacia atrás.
 - c) Existe cierta definición entre la corona y la raíz por medio de un cuello poco marcado.
 - d) El borde lateral friccionaba en el borde medial, recto, de los postcaninos superiores.
- En los postcaninos inferiores no ha sido posible observar la cara lingual, por lo que ignoramos si poseían algún rasgo adicional.

Comparacion y Afinidades de Chalimonia

Las afinidades de *Chalimonia musteloides* se manifiestan muy claramente con *Pachygenelus monus* (Watson 1913). Esta especie del Triásico superior de Africa del Sur está basada en la mitad anterior de una rama mandibular derecha, con algunos dientes que ofrecen importantes caracteres dentarios, como ser:

- a) 2 incisivos procumbentes; 1 canino.
 - b) Dientes postcaninos con 4 cúspides en línea, la anterior bastante mayor que las restantes, las que decrecen en altura y tamaño hacia atrás.
- Hasta el presente este es el único material publicado de *Pachygenelus*. No obstante, existen dos ejemplares inéditos del mismo género procedentes de Africa del Sur, que el Dr. A.W. Crompton puso gentilmente a mi disposición para comparación, en una visita que el autor realizó al Museum of Comparative Zoology (Universidad de Harvard), lo cual facilitó la interpretación de diversos caracteres anatómicos de *Chalimonia*.

De la comparación de estos dos ejemplares inéditos con la especie argentina se manifiesta rápidamente la identidad familiar de *Pachygenelus - Chalimonia* la que está resumida en la caracterización familiar incluida al principio de la parte Sistemática y Descripción de este trabajo.

Es evidente que *Pachygenelus - Chalimonia* eran formas con especializaciones comunes en la parte anterior de la boca, afectando la distribución y morfología de los incisivos, como así la morfología de los premaxilares y la sínfisis mandibular, según se muestra en la fig. 6.

Además, *Pachygenelus - Chalimonia* poseían el mismo tipo morfológico de postcaninos superiores e inferiores, esto es: en los superiores 1 cúspide principal prominente con una pequeña cúspide accesoria anterior y eventualmente otra posterior; y en los inferiores 4 cúspides en línea, con la anterior alta, decreciendo las restantes hacia atrás; oclusión de tipo cortante, con los dientes inferiores ubicados medialmente a los superiores.

Las diferencias genéricas entre *Pachygenelus* y *Chalimonia* se manifiestan en el número de incisivos, dos en el primero y tres en el segundo género (ver fig. 6); en la presencia de un evidente cingulum externo de los postcaninos superiores en *Pachygenelus* con muy pequeñas cúspides, que no se observa en *Chalimonia* (ver fig. 5).

También el número de dientes postcaninos superiores e inferiores es distinto entre *Pachygenelus* y *Chalimonia*, con 6 hasta eventualmente 9 en el primero y 12-13 en *Chalimonia*.

COMPARACION CON TRITHELEDONTIDAE

Esta familia fué propuesta por Broom (1912) para su nuevo género y especie *Tritheledon riconoti*, procedente de los Red Beds o eventualmente Cave Sandstone de Africa del Sur (Triásico superior).

Tritheledon riconoti. Esta basado en un pequeño fragmento de maxilar con 8 dientes, 2 de ellos completos, y un fragmento de yugal. Los dientes postcaninos de esta especie son transversalmente anchos, algo comprimidos antero-posteriormente, con una cúspide labial grande y tres cúspides internas menores.

Diarthrognathus sp. Posee postcaninos superiores comparables a los de *Tritheledon* según lo observado en materiales y dibujos inéditos facilitados por el

Dr. A.W. Crompton para mis comparaciones.

De tal modo las diferencias de la morfología dentaria entre *Pachygenelus*--
Chalimnia por un lado, y *Tritheledon-Diarthrognathus* por otro, son tan marca-
das que deberían estar reflejadas en la sistemática de este grupo como dos fa-
milias distintas: Pachygenelidae y Tritheledontidae.

ORIGEN DE LOS ICTIDOSAURIA

Respecto al origen de este restringido grupo de pequeños y avanzados terap-
sidos, se ha logrado cierto acuerdo en considerarlos como derivados de los ci-
nodontes más bien primitivos del Pérmico superior-Triásico inferior.

Después de las ideas de Crompton (1958) de su probable origen en los bau-
riomorfos Scaloposauridae, Kermack (1967) con argumentos de la estructura de
la pared lateral de la caja cerebral, ha sugerido que los Ictidosauria se ha-
brían originado en los Cynodontia.

Barghusen (1968), basado en el argumento que solamente en los cinodontes se ha-
bría producido el gran desarrollo de la parte posterior del dentario incluyen-
do la rama ascendente, carácter bien notorio en Ictidosauria, estos se habrían
originado en aquellos.

Hopson y Crompton (1969) aceptaron la propuesta de Kermack (op. cit.) agregando
que la región basicraneana de *Diarthrognathus* y *Pachygenelus* se asemeja a la
del Procynosuchidae *Scalopocynodon*.

Nuestras observaciones confirman la idea de su origen en cinodontes primi-
tivos, tal vez no tan primitivos como se supone, ya que en la familia Chiniquo-
dontidae (mayormente Triásico medio) se manifiestan dos caracteres notables de
los ictidosaurios:

- a) La presencia de postcaninos inferiores comprimidos lateralmente, con varias
cúspides dispuestas axialmente, de las cuales la anterior es la mayor, de-
creciendo en altura hacia atrás las restantes como en *Pachygenelus* y *Chali-
minia*.
- b) En el ejemplar Museum Comparative Zoology 3777 asignado a *Probelesodon lewi-
si* (ver fig. 8) de la localidad de Los Chañares, se observa muy bien la
existencia de una vacuidad interpterigoidea, surcada por el rostro del pa-
raesfenoides, carácter básicamente comparable al presente en el ictidosau-
rio sudamericano *Chalimnia*.

REFERENCIAS

BARGHUSEN, H.R., 1968. The lower jaw of Cynodonts (Reptilia, Therapsida) and
the evolutionary origin of mammal-like adductor jaw musculature. *Postilla*,
116.

BROOM, R., 1912. On a new type of Cynodont from the Stormberg. *Ann.S.Afr.Mus.*,
7,5.

_____, 1929. On some recent light on the origin of mammals. *Proc.*
Linn.Soc.N.S.W., 54.

CROMPTON, A.W., 1958. The cranial morphology of a new genus and species of ic-
tidosaurian. *Proc. Zool.Soc.Lond.*, 130.

_____, 1963. On the lower jaw of *Diarthrognathus* and the origin of the
mammalian lower jaw. *Proc. Zool.Soc.Lond.*, 140, 4.

HOPSON, J.A., CROMPTON, A.W., 1969. Origin of Mammals. En: Dobzhansky, T. et al,
Evolutionary Biology, 3, Meredith Corp.

HOPSON, J.A., KITCHING, J.W., 1972. A revised classification of Cynodonts (Rep-
tilia; Therapsida). *Palaeont.Afric.*, 14

HUENE, F., 1956. Palaeontologie u. phylogenie der Niederen Tetrapoden. Fischer
Verlag, Jena.

KERMACK, K.A., 1967. The interrelations of early mammals. *J.Linn.Soc. (Zool.)*
47.

PARRINGTON, F.R., 1946. On a collection of Rhaetic mammalian teeth. *Proc.Zool.*
Soc.Lond., 116.

ROMER, A.S., 1966. *Vertebrate Paleontology*, 3a. Ed. University of Chicago
Press.

WATSON, D.M.S., 1913. On a new Cynodont from the Stormberg. *Geol.Magaz.*, V, 10,
Nº 586.

WATSON, D.M.S., ROMER, A.S., 1956. A classification of Therapsid reptiles. *Bull*
Mus.Camp.Zool., 114, 2.

DISCUSION

W. Sill: Cuál sería el linaje propuesto para el origen de los mamíferos?

J.F. Bonaparte: *Therioherpeton* (Cynodontia) del Triásico medio de Brasil reúne
cualidades anatómicas y cronológicas adecuadas para ser antecesor de los mamí-
feros.

Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso
Latinoamericano de Paleontología. Buenos Aires 1978. T. I (1980): 122-123.