

Un nuevo espécimen de cocodrilo marino del Jurásico Medio del norte de Chile: revalidación de *Metriorhynchus westermanni* (Crocodyliformes: Metriorhynchidae)

Zulma Gasparini¹, Ariana Paulina-Carabajal², Guillermo Chong³

¹ División de Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, 1900 La Plata, Argentina.
zgaspari@museo.fcnym.unlp.edu.ar

² Museo Carmen Funes, Av. Córdoba 55 (8318), Plaza Huincul, Neuquén, Argentina.
premjisaurus@yahoo.com.ar

³ Departamento de Ciencias Geológicas, Universidad Católica del Norte, Casilla 1280, Antofagasta, Chile.
gchong@socompa.ucn.cl

RESUMEN. Se revalida la especie *Metriorhynchus westermanni* Gasparini a partir de un nuevo espécimen de cocodrilo marino caloviano (Metriorhynchidae) hallado en el curso medio de quebrada Cherejara, Sierra del Medio, Región de Antofagasta, Chile. El análisis del neurocráneo y de los huesos asociados demuestra que el holotipo de *M. westermanni* no es un juvenil de *Metriorhynchus casamiquelai* Gasparini y Chong, como anteriormente se propuso. Varias diferencias morfológicas tales como frontal y parietal en el mismo plano, ausencia de depresión medial en el sector interorbital del frontal, piso de la fosa supratemporal plano y horizontal, narinas internas con forma de lágrima con la base más ancha caudalmente y separadas por un septo completo, justifican revalidar a *M. westermanni*. De esta manera aumenta la diversidad de cocodrilos marinos jurásicos en el oeste del Gondwana, con predominio de registros chilenos en el Jurásico Medio.

Palabras claves: Crocodyliformes, Metriorhynchidae, *Metriorhynchus westermanni*, Caloviano, Jurásico Medio, Norte de Chile.

ABSTRACT. A new specimen of marine crocodile from the Middle Jurassic of northern Chile: revalidation of *Metriorhynchus westermanni* (Crocodyliformes: Metriorhynchidae). A new specimen of a Callovian marine crocodile (Metriorhynchidae), found in the middle course of quebrada Cherejara, Sierra del Medio, Región de Antofagasta, Chile, allows the revalidation of the species *Metriorhynchus westermanni* Gasparini. The analysis of the braincase and associated bones shows that the holotype of *Metriorhynchus westermanni* is not a juvenile of *M. casamiquelai* Gasparini and Chong, as recently proposed. Revalidation of *M. westermanni* is supported by several morphological differences such as frontal and parietal on a single plane, absence of medial depression on the interorbital section of the frontal, base of the supratemporal fossa flat and horizontal, internal nares drop-shaped with the base wider caudally and separated by a complete septum. The revalidation of *M. westermanni* increases the diversity of Jurassic marine crocodiles in West Gondwana, prevailing the Chilean forms during the Middle Jurassic.

Keywords: Crocodyliformes, Metriorhynchidae, *Metriorhynchus westermanni*, Callovian, Middle Jurassic, Northern Chile.

1. Introducción

Los Metriorhynchidae fueron reptiles Crocodyliformes de amplia distribución mundial, con un biocrono que abarca desde el Jurásico Medio hasta el Cretácico Temprano. El esqueleto poscraniano de este grupo presenta modificaciones tales como la transformación de los miembros anteriores y posteriores en paletas, la pérdida de los osteodermos y la pérdida de la densidad ósea, que, combinadas en un diseño general hidrodinámico del cuerpo, indican claramente que se trata de animales adaptados al ambiente acuático (Hua y Buffrenil, 1996; Hua y Buffetaut, 1997). Más aún, recientemente se comprobó la presencia en el cráneo de un complejo sistema de osmorregulación extrarrenal (glándulas de la sal) lo cual implica que no sólo estaban adaptados a la vida acuática, sino que estaban adaptados a la vida en el mar (Fernández y Gasparini, 2000, 2008). Coincidentemente, todos los metriorrinquidos hallados en distintas partes del mundo provienen de sedimentitas que fueron depositadas en ambientes marinos (Buffetaut, 1982; Gasparini y Fernández, 2006).

La mayor parte del registro de metriorrinquidos proviene del Hemisferio Norte, mientras que en el Hemisferio Sur están prácticamente restringidos a Chile y Argentina, donde predominan las formas del Jurásico Medio y del Jurásico Tardío-Cretácico Temprano (Titoniano-Berriasiano), respectivamente. A pesar de ser comparativamente más escasos, los metriorrinquidos sudamericanos se caracterizan por su excelente preservación, generalmente en 3D, lo que ha permitido ampliar el conocimiento de esta familia en cuanto a su diversidad taxonómica y distribución geográfica y temporal, como así también en su peculiar anatomía y fisiología (Fernández y Gasparini, 2000, 2008; Gasparini *et al.*, 2006).

En sedimentitas del Bajociano temprano, cerca de Copiapó, Región de Atacama, Chile, se hallaron restos de cocodrilos marinos referibles al *Metriorhynchus* Meyer, 1830, correspondiendo al más antiguo registro del género (Gasparini *et al.*, 2000). Más al norte, en varias localidades de la Cordillera de Domeyko, Región de Antofagasta, se han descubierto varios restos de metriorrinquidos de edad caloviana, únicos registros de esa antigüedad en América del Sur (Gasparini *et al.*, 2000). Estos cocodrilos marinos son coetáneos con aquellos registrados principalmente en las *Oxford Clay* y

equivalentes de la Cuenca Londres-París, por lo que adquieren particular interés en las interpretaciones taxonómicas y paleobiogeográficas.

En relación a los cocodrilos marinos del norte de Chile, Gasparini y Chong (1977) describieron un nuevo metriorrinquido caloviano, *Metriorhynchus casamiquelai* sobre la base de un cráneo y mandíbula articulados hallados en quebrada Sajasa, Departamento El Loa, Región de Antofagasta. Esta localidad se incluye en el área de Sierra del Medio, y es muy próxima al sitio donde se encontró el ejemplar que se describe en este trabajo. Posteriormente, Gasparini (1980) describió una nueva especie, *Metriorhynchus westermanni*, sobre la base de la parte posterior de un cráneo y mandíbulas articulados hallados en sedimentitas del Caloviano temprano medio en Placilla de Caracoles, Región de Antofagasta. Más recientemente, Gasparini *et al.* (2000) efectuaron una revisión de los cocodrilos marinos de Chile e interpretaron a *M. westermanni* como un juvenil de *M. casamiquelai*, por lo que la especie fue pasada a sinonimia y por consiguiente sólo un taxón se reconocía para el Caloviano del norte del país.

Hacia fines de 2001, en un trabajo de campo liderado por dos de los autores (G.Ch. y Z.G.), con la participación de alumnos de la carrera de Geología de la Universidad Católica del Norte, se encontró en niveles del Caloviano inferior en el área de la quebrada Cherejara (Región de Antofagasta) parte del cráneo de un metriorrinquido (Fig. 1). El mismo, contenido en una concreción calcárea, fue preparado con técnicas mecánicas en el Museo de La Plata, Argentina, descubriéndose detalles anatómicos del neurocráneo difíciles de observar en otros cráneos articulados. En este trabajo se analizan nuevos caracteres y se reinterpretan otros utilizados con anterioridad, que en su conjunto justifican revalidar la especie *Metriorhynchus westermanni*.

2. Descripciones Sistemáticas

Orden Crocodyliformes Benton y Clark, 1988 Familia Metriorhynchidae Fitzinger, 1843

Género *Metriorhynchus* Meyer, 1830

Especie tipo: *Metriorhynchus geoffroyi* von Meyer, 1832.

***Metriorhynchus westermanni* Gasparini, 1980**
(Fig. 1)

Metriorhynchus westermanni: Gasparini, 1980, p. 97, pl. I, II.

Metriorhynchus westermanni: Gasparini, 1985, p. 28, pl. 1; fig. 3.

Metriorhynchus westermanni: Gasparini, 1992, p. 361.

Metriorhynchus casamiquelai: Gasparini, Vignaud y Chong, 2000, p. 660, fig. 6.

Abreviaturas. BMNH. Natural History Museum (British Museum of Natural History), London, UK; MGHF. Museo Geológico H. Fuenzalida, Universidad Católica del Norte, Antofagasta, Chile; MDA. Museo del Desierto de Atacama, Antofagasta, Chile.

Holotipo: MGHF 1-010199 (McMJ 1151r). Parte de cráneo y mandíbula originalmente articulados (Gasparini, 1980, pl. I, II). Con posterioridad el material fue tratado con ácidos y desarticulado, situación en la que se encuentra actualmente.

Procedencia: Placilla de Caracoles (23°00'S-69°00'O), Región de Antofagasta, Chile. Formación Mina Chica (Harrington, 1961), Caloviano temprano medio (Gasparini, 1980).

Material referido: MDA1. Cráneo incompleto en el que se preservó el neurocráneo y elementos óseos asociados (Fig. 2).

Localidad y horizonte. Curso medio de quebrada Cherejara, Cuadrángulo cerro Jaspe, Sierra del Medio, Región de Antofagasta (21°53'27"S-68°58'42"O) (Fig. 1), Formación Quehuita (Vergara, 1978). Este autor describe como Formación Quehuita a una sucesión sedimentaria marina que incluye lutitas, areniscas, calizas y evaporitas marinas dispuesta sobre rocas del Paleozoico y el Triásico e infrayaciendo a secuencias sedimentarias continentales del Terciario inferior. Indica la presencia de abundante fauna fósil entre la que se incluyen amonites del Jurásico Medio. Posteriormente, Figueroa (2007) describió para afloramientos de esta formación, cercanos al sitio de nuestro hallazgo, la presencia de macrocefalítidos, reineckeidos, *Kepplerites* sp. y *Bullatimorphites* sp. que indican la presencia de los Pisos Bajociano y Caloviano. En el caso del espécimen que aquí se describe se encuentran, en la misma sucesión, ejemplares bien conservados de macrocefalítidos incluyendo *Eurycephalites* sp. los que indicarían una edad caloviana temprana.

Diagnosís enmendada: frontal y parietal en el mismo plano; ausencia de una depresión medial en el sector interorbital del frontal; ausencia de ornamentación sobre el frontal y el prefrontal; barra frontoparietal baja y de superficie dorsal ligeramente convexa; piso de la fosa supratemporal plano y horizontal; fosa supratemporal cuadrangular, con el ángulo formado entre los bordes anterior y medial cercano a los 90°; participación del supraoccipital en el margen superior del foramen magno; contacto exoccipital supraoccipital engrosado formando una suave cresta subhorizontal; narinas internas en forma de lágrima con el sector más ancho hacia atrás y limitado por el pterigoides; narinas internas separadas por un septo longitudinal medial completo; sin grueso reborde en el margen anterior de las narinas internas.

3. Descripción

El nuevo espécimen (MDA 1, Fig. 2) corresponde a un neurocráneo prácticamente completo y otros elementos óseos asociados. Aquí se define como neurocráneo al conjunto de elementos óseos que rodean y protegen el encéfalo y los órganos de los sentidos (Wenz, 1968, 1970). En el MDA1 se reconoce una leve deformación plástica que afectó el lado derecho y el área occipital, en la que el foramen magno quedó con un contorno irregular. Se

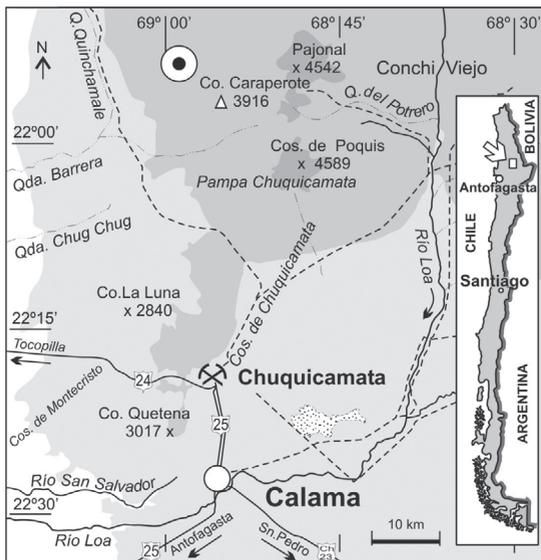


FIG. 1. Mapa de ubicación del área de hallazgo de *Metriorhynchus westermanni* (MDA1). Sierra del Medio, Región de Antofagasta, Chile.

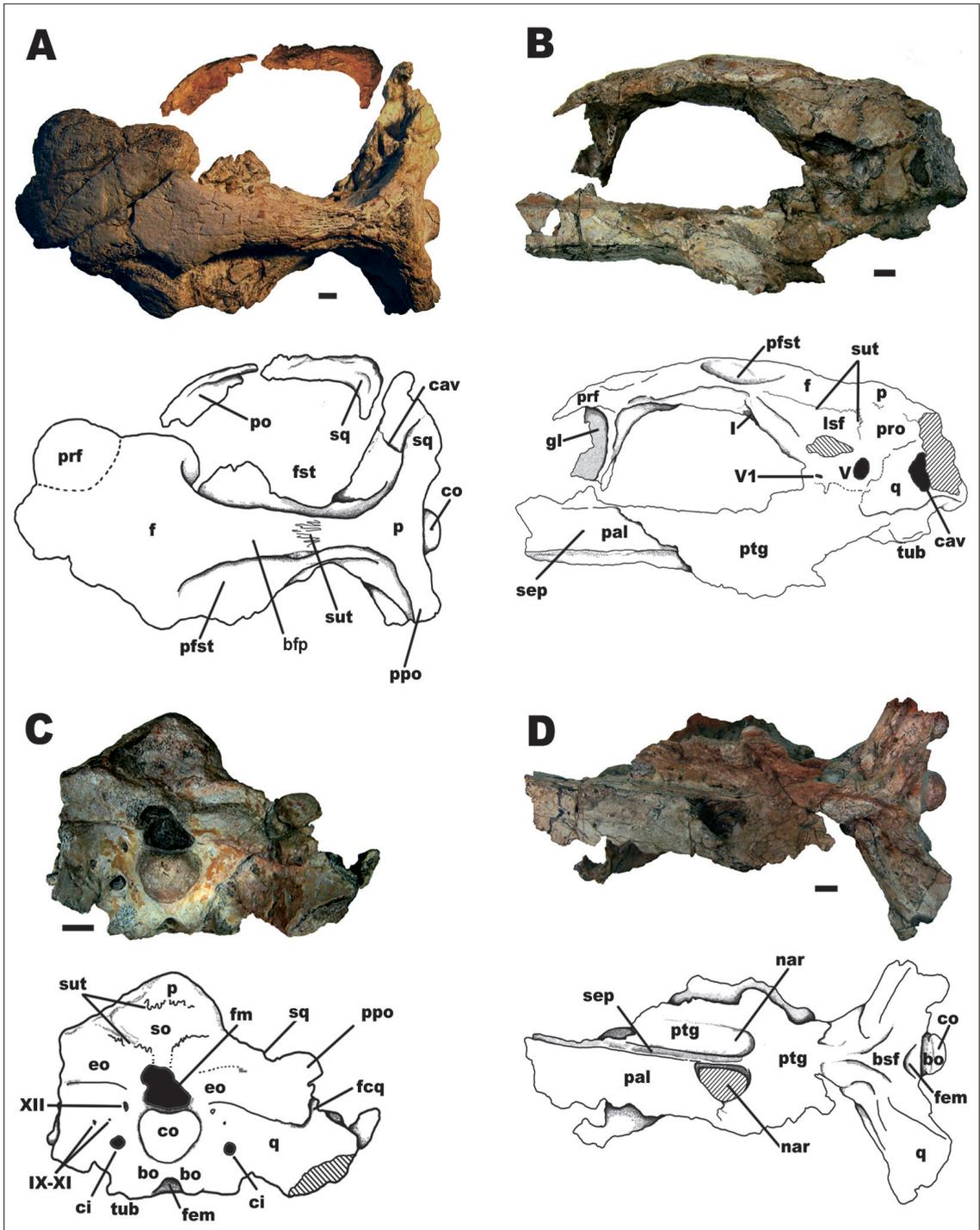


FIG. 2. *Metriorhynchus westermanni* (MDA1) neurocráneo (foto y contorno en líneas) en vistas dorsal (A), lateral izquierda (B), posterior (C) y ventral (D). Escala: 1 cm. **bo.** basioccipital; **bsf.** basiesfenoides; **cav.** cavidad del cuadrado; **ci.** carótida interna; **co.** cóndilo occipital; **eo.** exoccipital; **gl.** cavidad de la glándula de la sal; **bfp.** barra frontoparietal; **f.** frontal; **fem.** foramen de eustaquio medio; **fcq.** foramen craneoc cuadrado; **fm.** foramen magno; **fst.** fosa supratemporal; **nar.** narinas internas; **p.** parietal; **pal.** palatino; **pfst.** piso de la fosa supratemporal; **po.** postorbital; **ppo.** proceso paroccipital; **prf.** prefrontal; **pro.** proótopo; **ptg.** pterigoides; **q.** cuadrado; **sep.** septo medial; **so.** supraoccipital; **sq.** escamoso; **sut.** sutura; **tub.** tubera; **V, V1, IX-XII.** nervios craneanos.

observan micro y macro fracturas en el material, estas últimas debidas a erosión reciente, que influyen sobre la calidad de preservación del ejemplar. Varias suturas no se observan o están levemente marcadas. Esta situación podría responder a efectos diagenéticos o eventualmente a la edad ontogenética del animal (adulto o subadulto). En esta descripción se analizan primeramente los elementos neurocraneanos y a continuación otros elementos óseos asociados.

Frontal. Ambos frontales están completamente fusionados entre sí conformando un único elemento. La fusión completa se observa también en corte sagital lo que confirma que corresponde a un individuo adulto o subadulto (Clark, 1994). La superficie dorsal del frontal es lisa, sin ornamentación (Fig. 2A). El proceso anterior o nasal del frontal está incompleto en su región más rostral, pero aún así sobrepasa el nivel del borde anterior de las órbitas. Las ramas postorbitales del frontal están también incompletas. La superficie dorsal del frontal entre las órbitas es plana y no marcadamente deprimida como en *M. casamiquelai* (Gasparini et al., 2000, figs. 4 y 5), ni tampoco el sector lateroposterior de las órbitas está elevado como en dicha especie. La participación del frontal en el margen dorsal de la órbita es reducida, debido a la expansión del prefrontal y el postorbital. Estos tres elementos determinan una abertura orbitaria muy amplia, característica de los metriorrinquidos. El frontal está firmemente fusionado al prefrontal y la sutura entre ambos elementos sólo se observa en vista ventral. Posteriormente, el frontal se angosta en forma abrupta entre las fosas supratemporales y contacta con el parietal en la mitad posterior de la barra frontoparietal. En *M. casamiquelai*, sin embargo, el contacto frontoparietal se produce sobre la mitad anterior de la barra. Tanto en el espécimen MDA1, como en el holotipo de *M. westermanni* (MGHF 1-010199), la barra frontoparietal es angosta y baja, con el borde dorsal ligeramente convexo. En *M. casamiquelai*, en cambio, la barra frontoparietal es dorsalmente plana y alta, estando sobreelevada con respecto al sector anterior del frontal, formando un arco claramente distinguible en vista lateral (Fig. 3A). El piso de la fosa supratemporal es transversalmente amplio, plano y horizontal. Sin embargo, la expansión del piso es variable dentro del género *Metriorhynchus*, mientras que en *M. westermanni* (holotipo y

MDA1) el piso es plano y dirigido levemente hacia atrás y abajo, en *M. casamiquelai*, por el contrario, está fuertemente dirigido hacia delante y abajo (Fig. 2A, Fig. 3A). El frontal contacta ventralmente con el laterosfenoides mediante una sutura clara y poco sinuosa, que corre anteroposteriormente sobre la cara lateral del neurocráneo, en la pared medial de la fosa supratemporal (Fig. 2B). Ventralmente, por delante del contacto con el laterosfenoides, la impresión medial dejada por el tracto olfatorio en la cara ventral del frontal es prácticamente imperceptible, y no hay un surco marcado y evidente como en otros metriorrinquidos tales como *Geosaurus araucanensis* Gasparini y Dellape, 1976 del Titoniano de Argentina, y cf. *Dakosaurus* sp., del Kimmeridgiano de México (Buchy et al., 2007). Asimismo, las impresiones de los bulbos olfatorios en el ejemplar MDA1 son suaves concavidades justo por delante del contacto frontalprefrontal. Probablemente, las paredes laterales y ventral de la cavidad del tracto olfatorio y bulbos olfatorios no estaban osificadas y habrían permanecido cartilaginosas durante la vida del animal, como en los cocodrilos actuales (Hopson, 1979).

Parietal. Los parietales están fusionados en un único elemento que techa posteriormente la cavidad endocraneana (Fig. 2A, B, C). Es un elemento axialmente corto y se encuentra ampliamente excavado por las fosas supratemporales. Tiene forma triangular en vista dorsal, con proyecciones laterales que contactan con los escamosos y una proyección anterior que contacta con el frontal, formando el sector posterior de la barra frontoparietal. El sector de la barra frontoparietal conformado por el parietal no es de superficie plana sino ligeramente convexa, y mantiene el mismo ancho a lo largo de su extensión. La sutura frontoparietal se ubica en la mitad posterior de la barra frontoparietal por lo que en el ejemplar MDA1 la rama anterior del parietal es proporcionalmente más corta que en *M. casamiquelai*, donde dicho contacto se encuentra en la mitad anterior de la barra. El parietal desplaza al supraoccipital del techo craneano y queda expuesto, además, en vista occipital. Esta exposición es breve, aunque no tanto como en *M. casamiquelai*. En otros metriorrinquidos tales como *Metriorhynchus durobrivensis* (BMNH R2618; Andrews, 1913, pl. 13.3) la exposición del parietal en la cara occipital es amplia. El parietal se proyecta ventralmente formando parte de la pared medial de la fosa su-

prateporal, por lo que en vista lateral se observa la sutura con el proótico y con la parte posterior del laterosfenoides (Fig. 2B).

Supraoccipital. Es un elemento de forma romboidal, plano y expuesto en la cara occipital con una ligera orientación posterior (Fig. 2C). Contacta con el parietal a través de una sutura horizontal poco manifiesta, en cuyos extremos se encuentran los forámenes postemporales reducidos. De acuerdo a Wenz (1968) en algunos especímenes de *M. superciliosus* Blainville estos forámenes pueden estar abiertos, reducidos u obliterados. El supraoccipital contacta con los exoccipitales mediante una sutura que lateralmente es vertical mientras que ventralmente presenta forma de arco. El supraoccipital participa en el margen dorsal del foramen magno en forma reducida, a diferencia de *M. casamiquelai* donde claramente queda excluido por la aproximación y unión entre los exoccipitales por encima del foramen magno. La mayor o menor participación del supraoccipital en el borde superior del foramen magno es variable en algunos metriorrinquidos tales como *Geosaurus araucanensis* Gasparini y Dellape, 1976 (observación personal) y en otros referidos a *M. durobrivensis* (Andrews, 1913).

Exoccipital. Es el componente principal de la placa occipital y contacta dorsalmente con el supraoccipital y laterodorsalmente con el parietal y con el escamoso. Forma, con su contraparte, los márgenes laterales y dorso laterales del foramen magno, el cual está deformado y presenta una forma irregular (Fig. 2C). Debido a la ausencia de suturas con el basioccipital, no es posible determinar si el exoccipital participa o no de la formación del cóndilo occipital. El exoccipital puede separarse en dos sectores: uno superior, el proceso paroccipital, y otro ventral, la expansión ventrolateral. El proceso paroccipital está completo del lado derecho, aunque levemente deformado. En la parte dorsal de este proceso hay un suave reborde sobre el contacto exoccipital supraoccipital, de posición subhorizontal, que no está presente en *Metriorhynchus casamiquelai* ni en *Geosaurus araucanensis*. El borde ventral del proceso paroccipital forma una cresta cuyo extremo distal recubre el sector donde se aloja el foramen craneocuartado, abertura de gran tamaño para la vena yugular externa, arteria orbitotemporal y dos ramas del nervio VII (Wenz, 1968), mal preservada en el ejemplar. Esta cresta está bien definida y corre horizontalmente desde el margen lateral del foramen magno, de la misma forma que en *M. casa-*

miquelai. En el ejemplar MDA1, la cresta aparenta desarrollarse desde el borde ventral del foramen magno, pero esto es producto de la deformación *post mortem*. La expansión ventrolateral del exoccipital se extiende para contactar lateralmente con el cuadrado y medialmente con el basioccipital, elementos a los que está fuertemente fusionado. Lateralmente al cóndilo occipital abren cuatro forámenes de distinto diámetro (Fig. 2C). El foramen superior y cercano al cóndilo corresponde al nervio craneano XII. Ventrolateralmente a éste hay dos pequeños forámenes que corresponden a los nervios craneanos IX-X-XI. No es posible determinar exactamente cuál o cuáles nervios atraviesan cada foramen, sobre todo si tenemos en cuenta que la posición y combinación de la salida de los nervios craneanos a través del exoccipital varía considerablemente en especies de cocodrilos actuales (Kälin, 1931; Langston, 1965). Finalmente, el foramen de mayor diámetro y ubicado ventralmente a los otros tres, corresponde a la arteria carótida interna. Un surco del mismo diámetro corre lateroventralmente desde dicho foramen hasta el borde ventral de la expansión ventrolateral del exoccipital.

Basioccipital. El basioccipital forma el cuerpo principal del cóndilo occipital. Éste es semicircular en vista posterior y se proyecta perpendicular al plano occipital. El cuello del cóndilo es corto. Por debajo del cóndilo, el basioccipital se expande ventral y lateralmente participando, junto con el basiesfenoides en la formación de las tuberías (Fig. 2C, D). Las tuberías son amplias, pero no pendulosas como en otros cocodrilos longirrostrados (Busbey, 1994). El receso excavado ventralmente entre el basioccipital y el basiesfenoides corresponde al foramen intertimpánico medial. Esta cavidad se observa en vista ventral y parcialmente en vista posterior.

Basiesfenoides. El basiesfenoides es el componente principal del basicráneo, conformando el piso de la cavidad endocraneana. Se ubica por delante del basioccipital delimitando con éste la cavidad intertimpánica medial. Por delante de esta cavidad, en vista ventral, el basiesfenoides tiene forma triangular y anteriormente queda recubierto por los pterigoides (Fig. 2D). Los procesos basipterigoideos no se preservaron en el ejemplar. El basiesfenoides no se observa en vista lateral debido a que se encuentra recubierto por el cuadrado y el pterigoides, elementos a los que se encuentra firmemente fusionado (Fig. 2B).

Laterosfenoides. Conforman un sector importante de la pared lateral del neurocráneo. La superficie del elemento es lisa y algo cóncava. El proceso postorbital del laterosfenoides es deprimido y se proyecta anterolateralmente, adosado ventralmente al frontal. El laterosfenoides delimita anteriormente el foramen $V_{2,3}$, para la salida de las ramas maxilar y mandibular del nervio trigémino (Fig. 2B). Este foramen de gran diámetro es de forma oval, siendo la abertura principal en la pared lateral del neurocráneo. Un surco suavemente marcado corre desde el foramen anteroventralmente, indicando la dirección que tomaba alguno de los elementos nerviosos. Por delante del foramen $V_{2,3}$, casi en el borde anterior del laterosfenoides, se observa un foramen de menor tamaño y de forma alargada, que corresponde a rama oftálmica del nervio trigémino (V_1). Ventromedialmente, ambos laterosfenoides delimitan con el frontal una abertura anterior, a través de la cual el tracto olfatorio abandonaba la cavidad endocraneana.

Proótico. Conforman el sector posterodorsal de la pared lateral del neurocráneo (Fig. 2B). Contacta con el parietal, aunque la sutura es poco clara, con el escamoso y con el laterosfenoides mediante una sutura vertical y sinuosa. Ventralmente contacta con el cuadrado. Del lado izquierdo se puede observar cómo el proótico delimita, junto con el laterosfenoides y el cuadrado, un receso en el cual abre el foramen $V_{2,3}$.

Otros elementos craneanos asociados al neurocráneo:

Prefrontal. Sólo se ha preservado el prefrontal derecho fusionado al frontal (Fig. 2A, B). En vista dorsal no se observa la sutura entre estos elementos, pero sí en vista ventral. La superficie del prefrontal carece de estrías profundas o del típico esculpido de los metriorrinquidos con ornamentación como *M. superciliosus* (Wenz, 1968). La expansión lateral del prefrontal, que es un carácter que define a los metriorrinquidos, se ha perdido por erosión. El sector anterior del prefrontal está roto por fractura y el espécimen MDA1 es uno de los pocos metriorrinquidos en los que el prefrontal se pudo vaciar de sedimento permitiendo la observación de la profunda y amplia oquedad interna (Fig. 2B) donde se alojaba la glándula de la sal hipertrofiada (Fernández y Gasparini, 2000, 2008; Gandola et al., 2006)

Escamoso. El escamoso se apoya dorsalmente sobre el proceso paroccipital, participando breve-

mente en la tabla occipital (Fig. 2C). El fragmento de escamoso mejor preservado es el derecho, el cual se encuentra aislado y como parte de la barra supratemporal (Fig. 2A). Como en otros metriorrinquidos el sector posterior es transversalmente angosto, como así también la rama lateral. El ángulo interno que corresponde a la parte posterolateral de la fenestra supratemporal es casi recto, lo que determina la forma cuadrangular de la fosa supratemporal. En el vértice distal derecho del escamoso no hay crestas ni rebordes. El escamoso se proyecta ventralmente, cubriendo lateralmente al cuadrado y delimitando el receso ótico. En el ejemplar MDA1 sólo se ha preservado un fragmento del cuadradojugal que cierra anteriormente al mencionado receso. Los límites entre escamoso, exoccipital y cuadrado no están claros, ya que los contactos suturales se perdieron por fusión y mala preservación del material.

Cuadrado. Ambos cuadrados están incompletos y no se observan suturas claras con otros elementos. El cuadrado derecho es el mejor preservado y está ligeramente desplazado hacia delante. En vista posterior contacta con la región ventrolateral del exoccipital y dorsalmente con la expansión del proceso paroccipital (Fig. 2C). El foramen craneoc cuadrado está delimitado entre el cuadrado y el extremo distal del proceso paroccipital. En vista lateral el proceso anterior (o palatal) del cuadrado alcanza al pterigoides y contacta dorsalmente con el proótico, delimitando con este elemento el receso en el que abre el foramen maxilomandibular ($V_{2,3}$) del nervio trigémino. La rama palatal del cuadrado encapsula un conducto de notable diámetro (equivalente al conducto auditivo externo de Wenz (1968, fig. 9) (Fig. 2C).

Palatino. El palatino más completo es el derecho. Cada palatino cierra ventral y lateralmente el ducto narial, formando posteriormente el borde lateroanterior de las narinas internas (Fig. 2D). Por delante de las narinas los palatinos son planos y no forman un reborde transversal, el cual sí está presente en *M. casamiquelai* (Fig. 3B). Las narinas están separadas por un tabique longitudinal medial completo formado por los palatinos. En vista lateral cada palatino se extiende desde la mitad de la narina interna y sobrepasa el nivel anterior de la órbita (Fig. 2B).

Pterigoides. Ambos pterigoides están parcialmente preservados. En vista ventral conforman la mitad posterior de las coanas y continúan hacia atrás formando una cuenca profunda, que se angosta

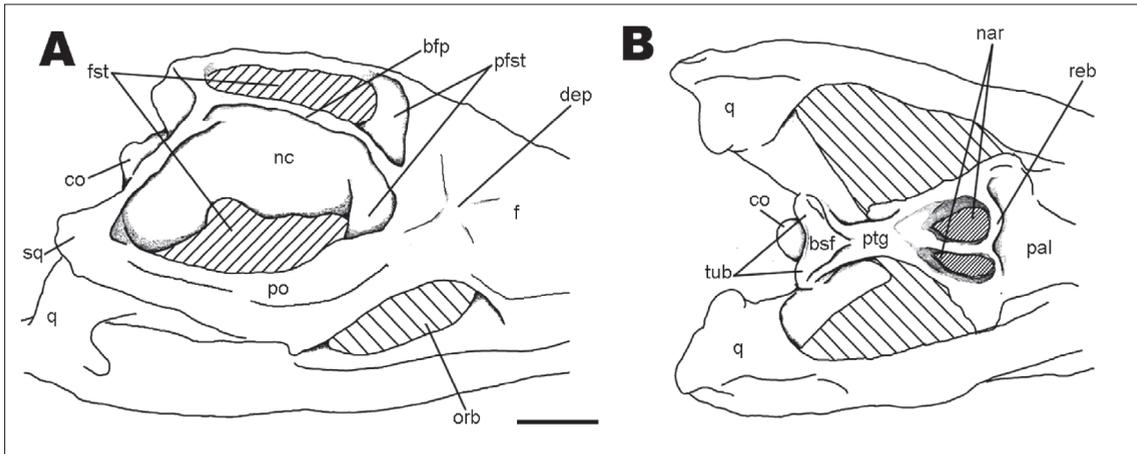


FIG. 3. *Metriorhynchus casamiquelai* (MGHF 1-08573). Sector posterior del cráneo en vistas dorsolateral derecha (A) y ventral (B). Escala: 5 cm. **bsf.** basiesfenoides; **co.** cóndilo occipital; **dep.** depresión medial del frontal; **f.** frontal; **fst.** fenestra supratemporal; **bfp.** barra frontoparietal; **nar.** narinas internas; **nc.** neurocráneo; **orb.** órbita; **pal.** palatino; **pfst.** piso de la fosa supratemporal; **po.** postorbital; **ptg.** pterigoides; **q.** cuadrado; **reb.** reborde palatino; **sq.** escamoso; **tub.** tubera.

hasta contactar con el basiesfenoides (Fig. 2D). Posteriormente, el pterigoides forma la pared lateral de la mitad posterior de la narina interna, ensanchándose en el extremo posterior de la misma, en el sector que corresponde al ectopterigoides. Más atrás contacta con la rama pterigoidea del cuadrado. La distancia entre el borde posterior de las narinas y el foramen intertimpánico medio es relativamente mayor que en *M. casamiquelai* (Fig. 3B) y esta misma proporción se observa en el ejemplar tipo de *M. westermanni* (MGHF 1-010199). En vista lateral y hacia delante, el pterigoides contacta con el palatino extendiéndose hasta la pared anterior de la órbita.

Fosa supratemporal. La fosa supratemporal derecha es la más completa, aunque el arco supratemporal quedó separado durante la preparación del material. El mismo está conformado por un fragmento de postorbital y otro de escamoso y cuadradojugal (Fig. 2A). Por el borde interno del escamoso, casi en ángulo recto, se infiere que la forma de la fosa supratemporal es cuadrangular, como en *Metriorhynchus* (Vignaud, 1995; Buchy, *et al.*, 2007).

Narinas internas. Se encuentran limitadas por palatinos y pterigoides, y separadas por un septo óseo (Fig. 2D). Como el septo entre las narinas es completo el borde anterior del conjunto de las dos narinas tiene forma de 'M', a diferencia de la forma

de 'V' presente en *M. superciliosus* donde no hay septo, al menos óseo, separándolas. El contacto entre palatinos y pterigoides está en la mitad posterior de la coana, justo donde ésta alcanza su ancho máximo. Las aberturas de las narinas tienen una inclinación hacia abajo y atrás. Cada narina tiene forma de lágrima con la parte más ancha hacia atrás, delimitada por los pterigoides. En *M. casamiquelai* las narinas internas están separadas por un septo, pero están excavadas más profundamente en los pterigoides de manera tal que la pared posterior es vertical. Asimismo, cada coana tiene forma de lágrima pero a diferencia del MDA1, la parte ensanchada está hacia delante y limitada por los palatinos (Fig. 3B). En el ejemplar MDA1 las narinas internas no tienen un reborde anterior como el presente en *M. casamiquelai*.

4. Discusión

La mayor cantidad de cocodrilos metriorrinquidos del Jurásico Medio del Hemisferio Sur proviene de sedimentitas calovianas del norte de Chile (Gasparini *et al.*, 2000, fig. 1). Con la excepción del holotipo de *Metriorhynchus casamiquelai* (Gasparini y Chong, 1977; Gasparini *et al.*, 2000, fig. 4), un espécimen con cráneo y mandíbulas articulados, el resto de los materiales recuperados corresponden a fragmentos craneanos, uno de los cuales fue

referido a la nueva especie *Metriorhynchus westermanni* (Gasparini, 1980). En una revisión de los cocodrilos marinos de Chile, Gasparini et al. (2000) interpretaron que el holotipo de *M. westermanni* (MGHF 1-010199) correspondía a un juvenil de *M. casamiquelai*, por lo que fue pasado a sinonimia de esta especie. Sin embargo, el descubrimiento del ejemplar MDA1 en quebrada Cherejara ha permitido reevaluar la propuesta de esos autores.

Aunque los especímenes MDA1 y MGHF 1-01099 están incompletos, en ellos se preserva prácticamente la misma región del neurocráneo y los elementos óseos vinculados, situación que permitió la realización de un análisis comparado. Tanto MDA1 como MGHF 1-01099 son referidos a los Metriorhynchidae por la posición lateral de la órbita, el desarrollo de los prefrontales extendiéndose lateralmente y sobre gran parte del margen superior de la órbita, la rama posteromedial del escamoso dirigida posterolateralmente y ligeramente oblicua al eje longitudinal del cráneo, y agrandamiento del foramen para la carótida interna (Pol y Gasparini, en prensa). Asimismo, se los asigna al género *Metriorhynchus* por la forma cuadrangular de la fosa temporal y por tener el borde anteromedial de la fosa con un ángulo aproximado a los 90 grados. En otros metriorrinquidos tales como *Geosaurus* el ángulo es agudo y aun más en *Dakosaurus* (Vignaud, 1995; Buchy et al., 2007).

En el MDA1 el frontal es impar, incluso en un corte sagital lo que significa que hubo fusión total y, por lo tanto, corresponde a un adulto (Clark, 1994). Como el ejemplar MGHF 1-01099 es de tamaño similar al MDA1, también se lo considera adulto. Determinar la etapa biológica es importante a los efectos de la determinación taxonómica, ya que hay caracteres cuya variabilidad está ligada a la ontogenia, al menos en cocodrilos actuales (Vignaud, 1995). Así, la verticalidad de la tabla occipital y la delgadez del pilar postorbital, son caracteres que Gasparini et al., 2000 utilizaron para definir al holotipo de *M. westermanni* como un individuo juvenil de *M. casamiquelai*. Sin embargo, considerando los especímenes MGHF 1-01099 y MDA1, y comparándolos con los ejemplares MGHF 1-08473 y MGHF 181098 referidos a *M. casamiquelai* (Gasparini et al., 2000; Figs. 4, 5), se advierten diferencias estructurales significativas que no habían sido tomadas en cuenta en el análisis anterior. *Metriorhynchus westermanni* (MGHF 1-

01099; MDA1) carece de una profunda depresión en el sector interorbital del frontal, la cual está presente en *M. casamiquelai*, a la vez que tampoco se eleva el área orbital (Gasparini, 1980). La barra frontoparietal es baja con la superficie suavemente convexa, en lugar de alta y de superficie plana, formando un arco pronunciado en vista lateral, como en *M. casamiquelai*. La sutura frontoparietal está en la mitad posterior de la barra frontoparietal, mientras que en *M. casamiquelai*, está en la mitad anterior. El piso de la fosa supratemporal es plano y casi horizontal mientras que en *M. casamiquelai* está orientado hacia delante y abajo. En la cara occipital, *M. westermanni* posee una suave cresta horizontal dorsal al proceso paraoccipital que no está presente en *M. casamiquelai*. Ventralmente, la distancia entre el borde posterior de las narinas internas y el foramen intertimpánico medial es proporcionalmente mayor en *M. westermanni*. Tanto en *M. westermanni* como en *M. casamiquelai* las narinas están divididas por un septo óseo (este septo está incompleto en el holotipo de *M. westermanni*, producto de la preparación). En *M. westermanni* cada narina interna tiene forma de lágrima con la base ancha hacia atrás (limitada por el pterigoides), mientras que en *M. casamiquelai* la forma es similar, pero la base ensanchada está dirigida hacia adelante (limitada por el palatino). Además, *M. westermanni* carece de un reborde transversal en los palatinos que antecede a las coanas, mientras que en *M. casamiquelai* el reborde es bien evidente. La suma de todas estas diferencias morfológicas descarta que puedan ser referidas a variaciones ontogenéticas o sexuales en *M. casamiquelai*, por lo que la revalidación de *Metriorhynchus westermanni* quedaría demostrada.

5. Cocodrilos marinos jurásicos en el oeste del Gondwana

El conocimiento sobre los cocodrilos exclusivamente marinos del Jurásico (Metriorhynchidae) proviene principalmente del amplio registro del Hemisferio Norte y en particular de Europa (Andrews, 1913; Vignaud, 1995). En el Hemisferio Sur, se los ha registrado únicamente en Chile (Bajociano-Caloviano, y una vértebra en el Titoniano) (Gasparini et al., 2000) y en la Argentina (Bathoniano-Titoniano) (Gasparini et al., 2000; Pol y Gasparini, 2007). Por lo tanto, las formas del oeste del Gondwana revisten

especial importancia tanto por su aporte al conocimiento de la sistemática del clado como a la de su distribución geográfica.

El registro más antiguo del género *Metriorhynchus* a nivel mundial está representado por parte de un cráneo hallado a 110 km SSE de Copiapó, Región de Atacama, Chile, en sedimentitas del Bajociano temprano (Jensen y Vicente, 1976) (Gasparini *et al.*, 2000). El espécimen de Chile es importante porque los reptiles marinos del Bajociano temprano son muy escasos y no hay pruebas fehacientes de metriorrinquidos de esa antigüedad fuera de este país. Del Bathoniano superior en el área de Chacay Melehue, centro-oeste de la Provincia de Neuquén, Argentina, proviene parte de un esqueleto referido a *Metriorhynchus* aff. *M. brachyrhynchus* Deslongchamps, el único metriorrinquido exhumado en América del Sur, con ornamentación en el rostro y los frontales (Gasparini *et al.*, 2005). Pero el mayor número de metriorrinquidos chilenos son los provenientes de sedimentitas calovianas del norte de Chile, Región de Antofagasta (Gasparini *et al.*, 2000, Fig. 1). Al holotipo de *Metriorhynchus casamiquelai* (quebrada Sajasa, 70 km NNE de Chuquicamata), se suman otros fragmentos craneanos (*Metriorhynchus* sp.), además del holotipo y material referido (MDA1) de *Metriorhynchus westermanni* que aquí se describen. Por el contrario, los metriorrinquidos argentinos provienen principalmente del Titoniano en la Cuenca Neuquina (*Metriorhynchus* sp., *Geosaurus araucanensis* Gasparini y Dellapé, 1976; *Dakosaurus andiniensis* Vignaud y Gasparini, 1996; Gasparini *et al.*, 2006). Finalmente, una vértebra similar a las de *Geosaurus araucanensis* fue hallada en el área de Lo Valdés, al SE de Santiago de Chile, en sedimentitas marinas titonianas.

Lo que indica el registro del oeste del Gondwana es diversidad taxonómica y que comparten géneros con las faunas del Caloviano y Titoniano europeo (*Metriorhynchus*, *Geosaurus*, *Dakosaurus*), lo que ha sido sustentado por análisis filogenéticos específicos (Gasparini *et al.*, 2006). Desde fines de la década del 70 se ha sostenido que un Corredor Caribeño pudo servir de nexa entre las herpetofaunas marinas europeas y las del oeste del Gondwana. Recientemente se hallaron reptiles marinos en el Oxfordiano de Cuba, entre ellos *Geosaurus* sp. (Gasparini e Iturralde-Vinent, 2006) y del Kimmeridgiano-Titoniano del centro y noreste de México (*Geosaurus*, *Dakosaurus*) (Buchy *et al.*, 2007),

lo que demuestra que la dispersión fue posible al menos desde el Oxfordiano, cuando se abrió el Corredor Caribeño. Sin embargo, varios estudios apoyan la hipótesis de que un pasaje probablemente intermitente permitió el intercambio de biotas marinas previo al Oxfordiano (Manceñido y Dagys, 1992; Rubilar, 1998). Los reptiles marinos jurásicos pudieron tener distintas vías de dispersión, pero el pasaje caribeño habría sido el más plausible, en el marco del Gondwana aún no fragmentado.

6. Conclusiones

Un nuevo cocodrilo marino referible a *Metriorhynchus westermanni* fue hallado en niveles del de la Formación Quehuíta asignables al Caloviano temprano del norte de Chile. Este espécimen ha servido para revalidar la especie *M. westermanni* considerada un sinónimo de *M. casamiquelai* (Gasparini *et al.*, 2000). Este ejemplar comparte con el holotipo de *M. westermanni* los siguientes caracteres: ausencia de una depresión medial en el frontal, bordes orbitales del frontal planos, barra frontoparietal baja y de superficie dorsal convexa, sutura frontoparietal en la mitad posterior de la barra frontoparietal, piso de la fosa supratemporal plano y horizontal, suave cresta en la parte dorsal del proceso paroccipital, distancia entre las narinas internas y el foramen intertimpánico medial proporcionalmente mayor que en *M. casamiquelai*, narinas internas separadas por un septo completo, cada una de ellas con forma de lágrima con la base ensanchada hacia atrás y sin reborde anterior formado por los palatinos.

Las diferencias entre los ejemplares MGHF 1-010199 y MDA1 con el holotipo de *M. casamiquelai*, difícilmente puedan estar ligadas a variaciones individuales u ontogenéticas, por lo que aquí se las interpreta como diferencias taxonómicas y por consiguiente se revalida la especie *M. westermanni*.

Metriorhynchus casamiquelai y *Metriorhynchus westermanni*, habitaban los mares que cubrían el norte de Chile durante el Caloviano en la misma época cuando se registra la mayor diversidad de especies de *Metriorhynchus* en Europa. Los metriorrinquidos del oeste del Gondwana provienen de Chile y la Argentina y pertenecen a géneros registrados en Europa y el Caribe. La hipótesis del Corredor Caribeño actuando como pasaje para el intercambio de la biota marina en el Oxfordiano (y entre ella los cocodrilos marinos) está sostenida por

los registros en México y Cuba. Sin embargo, no se puede descartar que un pasaje tal vez intermitente haya favorecido la dispersión de estos predadores de alta mar, cuando aún el Gondwana no se había fragmentado.

Agradecimientos

Los autores agradecen a las siguientes personas: J. Posik por la preparación del material; P.R. Arias por su continuo empeño por descubrir fósiles en el norte de Chile; R. Pardo (geólogo de Río Tinto) que ha descubierto numerosos restos de vertebrados fósiles en el norte de Chile; Y. Herrera y M. Fernández por la lectura de una versión temprana del manuscrito. Las ilustraciones fueron realizadas por uno de los autores (A.P.C.). Asimismo, los autores agradecen especialmente los comentarios de los árbitros Dres. W. Langston (Texas University, Austin, Texas) y D. Pol (Museo Paleontológico Feruglio, Trelew, Argentina). Este trabajo fue financiado por los siguientes proyectos: CONICET: PIP 5156; Agencia de Promoción Científica y Tecnológica, Argentina: BID 1728-PICT 25276; Universidad Nacional de La Plata, Proyecto (11/N463).

Referencias

- Andrews, C. 1913. A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford clay. *British Museum Natural History* 2: 1-206.
- Benton, M.; Clark, J. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. *In* The Phylogeny and classification of the Tetrapods (Benton, M.J.; editor). Systematics Association, Special 35A: 295-338.
- Buchy, M.C.; Stinnesbeck, W.; Frey, E.; González, A. 2007. Première mention du genre *Dakosaurus* (Crocodyliformes, Thalattosuchia) dans le Jurassique supérieur du Mexique. *Mémoires Société Géologique de France* 178: 63-69.
- Buffetaut, E. 1982. Radiation évolutive, paléocologie et biogéographie des Crocodyliens mésosuchiens. *Mémoires Société Géologique de France* 142: 1-88.
- Busbey, A.B. 1994. Structural consequences of skull flattening in crocodylians. *In* Functional morphology and vertebrate paleontology (Thomason, J.; editor). Cambridge University Press: 173-192.
- Clark, J. 1994. Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. *In* The shadow of the dinosaurs: Early Mesozoic tetrapods (Fraser, N.; Sues, H-D.; editors). Cambridge University Press: 84-97. New York.
- Fernández, M.; Gasparini, Z. 2000. Salt glands in a Tithonian metriorhynchid crocodyliform and their physiological significance. *Lethaia* 33: 269-276.
- Fernández, M.; Gasparini, Z. 2008. Salt glands in the Jurassic metriorhynchid *Geosaurus*: implications for the evolution of osmoregulation in Mesozoic marine crocodyliforms. *Naturwissenschaften* 96: 79-84.
- Figuroa, A.D. 2007. Geología del sector cerro Caraperote, Cuadrángulo cerro Jaspe, coordenadas 7.577.500N-7.568.500 y 496.500E-508.500E. Geoquímica de la Formación Icanche, Segunda Región, Chile. Memoria de Título (Inédito), Universidad Católica del Norte, Facultad de Ingeniería y Ciencias Geológicas, Departamento de Ciencias Geológicas: 99 p.
- Fitzinger, L. 1843. *Sistema Reptilium* (Braumüller and Seidel editors). Wien: 106 p.
- Gandola, R.; Buffetaut, E.; Monaghan, N.; Dike, G. 2006. Salt glands in the fossil crocodile *Metriorhynchus*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 1009-1010.
- Gasparini, Z. 1980. Un nuevo cocodrilo marino (Crocodylia, Metriorhynchidae) del Caloviano del norte de Chile. *Ameghiniana* 17: 97-103.
- Gasparini, Z. 1985. Los reptiles marinos jurásicos de América del Sur. *Ameghiniana* 22: 23-43.
- Gasparini, Z. 1992. Marine reptiles of the Circum Pacific region. *In* The Jurassic of the Circum Pacific. World and regional geology (Westermann, G.E.G.; editor). Cambridge University Press 3: 361-364.
- Gasparini, Z.; Chong, G. 1977. *Metriorhynchus casamiquelai* n. sp. (Crocodylia, Thalattosuchia), a marine crocodile from the Jurassic (Callovian) of Chile, South America. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 153 (3): 431-464.
- Gasparini, Z.; Dellapé, D. 1976. Un nuevo cocodrilo marino (Thalattosuchia, Metriorhynchidae) de la Formación Vaca Muerta (Jurásico, Titoniano) de la Provincia de Neuquén. *In* Congreso Geológico Chileno, Actas 1: 1-21. Santiago.
- Gasparini, Z.; Fernández, M. 2006. Middle and Late Jurassic marine reptile faunas of the Southeastern Pacific, based on discoveries in Argentina and Chile. *Paludicola* 5 (4): 230-241.
- Gasparini, Z.; Iturralde-Vinent, M. 2006. The Cuban Oxfordian herpetofauna in the Caribbean Seaway. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 240: 343-371.
- Gasparini, Z.; Vignaud, P.; Chong, G. 2000. The Jurassic Thalattosuchia (Crocodyliformes) of Chile: a paleobiogeographic approach. *Bulletin Société Géologique de France* 171 (6): 657-664.
- Gasparini, Z.; Cichowolski, M.; Lazo, D. 2005. First record of *Metriorhynchus* (Reptilia: Crocodyliformes) in the Bathonian (Middle Jurassic) of the Eastern Pacific. *Journal of Paleontology* 79 (5): 805-809.
- Gasparini, Z.; Pol, D.; Spalletti, L. 2006. An unusual marine Crocodyliform from the Jurassic-Cretaceous boundary of Patagonia. *Science* 311: 70-73.
- Harrington, H. 1961. Geology of parts of Antofagasta and Atacama Provinces, Northern Chile. *American Association of Petroleum Geologists* 45 (2): 169-197.
- Hopson, J. 1979. Paleoneurology. *In* Biology of the Reptilia (Gans, C.; Northcut, R.G.; Uliski, P.S.; editors). Academic Press 9 (2): 39-146. New York.
- Hua, S.; Buffrenil, V. 1996. Bone histology as a clue in the interpretation of functional adaptations in the Thal-

- tosuchia (Reptilia, Crocodylia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 703-717.
- Hua, S.; Buffetaut, E. 1997. Crocodylia. *In* *Ancient Marine Reptiles* (Callaway, J.M.; Nicholls, E.L.; editors). Academic Press: 357-374. San Diego.
- Jensen, O.; Vicente, J.C. 1976. Estudio geológico del área de 'Las Juntas' del río Copiapó (Provincia de Atacama, Chile). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 31: 145-173.
- Kälin, J. 1931. Ueber die Stellung der Gavialiden im System der Crocodilia. *Revue Suisse de Zoologie* 38 (3): 379-388.
- Langston, W. 1965. Fossil crocodylians from Colombia and the Cenozoic history of the Crocodilia in South America. University of California, Publications in Geological Sciences 52: 1-157.
- Manceñido, M.; Dagys, A. 1992. Brachiopods of the Circum-Pacific region. *In* *The Jurassic of the Circum-Pacific. World and regional geology* (Westermann, G.E.G.; editor). Cambridge University Press: 328-333.
- Meyer, H. von. 1830. Achte Versammlung der Naturforscher und Aerzte zu Heidelberg im September 1829. *Isis von Oken B. Mineral Abt* 15 (2): 517-519.
- Pol, D.; Gasparini, Z. 2007. 5. Crocodyliformes. *In* *Patagonian Mesozoic Reptiles* (Gasparini, Z.; Salgado, L.; Coria, R.; editors). Indiana University Press: 116-142.
- Pol, D.; Gasparini, Z. En prensa. Skull anatomy of *Dakosaurus andiniensis* (Thalattosuchia: Crocodylomorpha) and the phylogenetic position of Thalattosuchia. *Journal of Systematic Palaeontology*.
- Rubilar, A. 1998. La superfamilia Ostreacea en Chile y su importancia cronoestratigráfica, paleogeográfica y paleoecológica (Triásico Superior-Jurásico). Tesis Doctoral (Inédito), Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP): 363 p.
- Vergara, H.A. 1978. Cuadrángulo Quehuita y sector occidental del Cuadrángulo Volcán Miño. Región de Tarapacá. Instituto de Investigaciones Geológicas, Carta Geológica de Chile 32: 44 p., 1 mapa escala 1:50.000. Santiago.
- Vignaud, P. 1995. Les Thalattosuchia, crocodiles marins du Mésozoïque: systématique, phylogénie, paléobiologie, biochronologie et implications paléogéographiques. Ph.D. Thesis (Unpublished), Université de Poitiers: 245 p.
- Vignaud, P.; Gasparini, Z. 1996. New *Dakosaurus* (Crocodylomorpha, Thalattosuchia) in the Upper Jurassic of Argentina. *Compte Rendus Academie de Sciences, France* 322: 245-250.
- Wenz, S. 1968. Contribution a l'étude du genre *Metriorhynchus*. Crâne et moulage endocranien de *Metriorhynchus superciliosus*. *Annales de Paléontologie* 54 (2): 148-183.
- Wenz, S. 1970. Sur un *Metriorhynchus* a museau court du Callovien des Vaches Noires (Calvados). *Bulletin de la Société Géologique de France* 7 (12): 390-397.