



VERTEBRADOS CONTINENTALES MESOZOICOS

Jorge O. Calvo¹, Juan D. Porfiri², Diego Pol³, Bernardo González Riga⁴, Marcelo de la Fuente⁵
y Guillermo W. Rougier⁶

1. jorgecalvo@digimedia.com.ar Centro Paleontológico Lago Barreales, Universidad Nacional del Comahue, Neuquén.
2. jporfiri@gmail.com - Centro Paleontológico Lago Barreales, Universidad Nacional del Comahue, Neuquén. 3. dpol@mef.org.ar - CONICET - Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Chubut. 4. bgonriga@yahoo.com.ar - IANIGLA, CCT-CONICET-Mendoza.
5. mdlafu@gmail.com - Departamento de Paleontología Museo de Historia Natural de San Rafael. 6. grougier@louisville.edu University of Louisville, Department of Anatomical Sciences and Neurobiology, USA

RESUMEN

La Cuenca Neuquina está compuesta por una potente secuencia sedimentaria depositada en ambientes marinos y continentales que abarca el Mesozoico y Cenozoico. La misma se encuentra desarrollada mayormente en la provincia de Neuquén y ha brindado en los últimos años una enorme cantidad de hallazgos paleontológicos. Muchos de ellos son de gran importancia mundial y han producido importantes avances en el conocimiento científico, tanto por sus relaciones filogenéticas como por su importancia paleobiogeográfica. En este trabajo solo se describe el registro paleontológico de especies válidas de vertebrados continentales mesozoicos de la provincia del Neuquén.

Palabras clave: Vertebrados, Continental, Mesozoico, Reptilia, Mamíferos, Neuquén

ABSTRACT

Mesozoic continental vertebrates.- The Neuquén Basin is composed by a thick Mesozoic and Cenozoic sedimentary sequence belonging to marine and continental environments. It is mainly developed on the Neuquén state and it has given, in the last few years, a numerous paleontological record. Many of these findings are of great world significance, and they have produced important improvements in the scientific knowledge, both by its phylogenetic relationships and by its paleobiogeographic importance. In this paper, we just briefly describe the paleontological record of valid species from the continental Mesozoic vertebrates from the Neuquén province.

Key words: Vertebrates, Continental, Mesozoic, Reptilia, Mammals, Neuquén

INTRODUCCIÓN

Lydekker (1893) publicó el primer trabajo científico con restos de vertebrados continentales Mesozoicos en Sudamérica; sin embargo, el primer registro de restos de dinosaurios en Sudamérica data del año 1882 y fue realizado en lo que es hoy la ciudad de Neuquén. En los casi 120 años que siguieron, descubrimientos en rocas Jurásicas y Cretácicas continentales han ubicado a la provincia del Neuquén como la más importantes a nivel Sudamericano en esta temática. A través de los años, numerosos estudios sobre los vertebrados continentales Mesozoicos de Neuquén han permitido el desarrollo de numerosas ramas de la paleontología como la biogeografía, bioestratigrafía, morfología funcional, paleoecología, filogenia, tafonomía y taxonomía. Esto ha permitido establecer con mayor precisión la antigüedad de las rocas sedimentarias de la Cuenca Neuquina. Todo este cúmulo de información paleontológica ha sido registrada en dos ciclos sedimentarios de la cuenca ya que han dado el 100 % del registro fosilífero; ellos son: el Andico y el Neuqueniano (Grober 1946; Cazau & Uliana 1973) y ambos corresponden al Cretácico. A pesar de que hay registros aislados de vertebrados continentales en el Jurásico, estos materiales no han sido de valor diagnóstico y por lo tanto no son considerados en el presente trabajo. Si bien hay un registro previo en la Fm. Vaca Muerta de un pterosaurio, *Herbstosaurus pigmaeus* Casamiquela 1975, y es continua-

mente citado en la literatura como válido, no posee una diagnosis formal y por ello es considerado aquí *nomen dubium* (Ostrom 1978). Para el presente estudio, solo se describirán aquellos materiales, holotipos, que han recibido un nombre formal con diagnosis a nivel de género.

GEOLOGÍA REGIONAL

El registro paleontológico de vertebrados Mesozoicos continentales está, casi en su totalidad, en los Ciclos Rayosiano y Neuqueniano. En el caso de las unidades continentales del Ciclo Rayosiano se encuentran las Fms. Rayoso, La Amarga y Lohan Cura; unidades que han aportado diversos restos de vertebrados fósiles que se describen más adelante (Fig. 1). Estas unidades son de origen predominantemente fluvial con intercalación de episodios lacustres someros. Sobre este paquete sedimentario se desarrolla una potente sucesión de sedimentitas continentales fluviales correspondientes al Ciclo Neuqueniano (Legarreta & Gulisano 1989; Cruz *et al.* 1989); conocido como Grupo Neuquén (Fig. 2) (Stipanovic *et al.* 1968). En líneas generales, sus depósitos se encuentran conformados por una cíclica alternancia de niveles psefíticos, psamíticos y pelíticos de origen fluvial; con intercalaciones de episodios eólicos y lacustres someros (Cazau & Uliana 1973). Litoestratigráficamente, el mencionado grupo se compone por 7 unidades formacionales integradas en or-

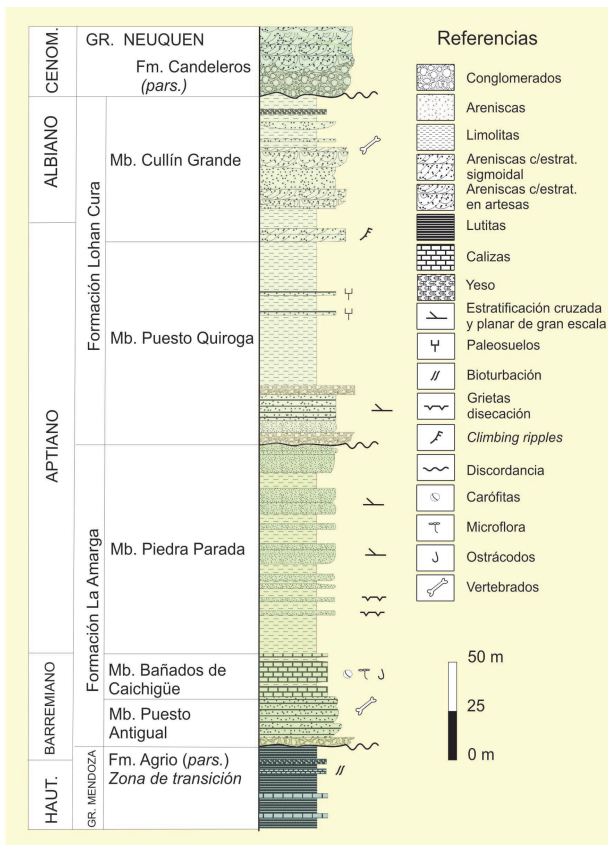


Figura 1: Columna generalizada del Grupo Bajada del Agrio en la comarca de La Amarga y Lohan Cura en la Subcuenca de Picún Leufú, según Leanza (2003).

den ascendente por las Fms. Candeleros, Huincul, Cerro Lisandro, Portezuelo, Plottier, Bajo de la Carpa y Anacleto (Fig. 2). Estos subgrupos representan tres grandes ciclos grandecrecientes en los cuales se desarrolla una secuencia depositacional completa.

LOS VERTEBRADOS MESOZOICOS CONTINENTALES

Grupo Bajada del Agrio

Los restos de vertebrados continentales mas antiguos registrados en la provincia de Neuquén corresponden al ciclo Rayosiano que incluye al Grupo Bajada del Agrio y dentro de éste a la Fm. La Amarga (Fig. 1). Esta última es usualmente dividida en tres Miembros de abajo hacia arriba: Miembro Puesto Antigual, Bañados de Caichigüe, y Piedra Parada (Leanza & Hugo 1995). Sin embargo y hasta el momento han podido ser nominados buenos ejemplares en el Miembro Puesto Antigual, unidad compuesta por areniscas en canales fluviales de ríos anastomosados con paleosuelos bien desarrollados en su tope (Leanza et al. 2004).

Barremiano - Aptiano Temprano

La localidad fosilífera de mayor importancia corresponde a La Amarga, ubicada a 70 km al sur de Zapala, muy próximo a la ruta nacional 40. Uno de los ejemplares mas

llamativos es sin lugar a dudas el dinosaurio saurópodo *Amargasaurus cazauí* (Salgado & Bonaparte 1991) incluido dentro de los Dicraeosauridae (Fig. 3). El animal tiene unos 9 m de largo y posee vértebras cervicales con espinas neurales bifidas extremadamente largas, hasta cuatro veces más altas que los centros (Salgado & Bonaparte 1991). Recientemente, y de la misma localidad, fue reconocido otro dinosaurio saurópodos pero del grupo de los Titanosauria (Bonaparte & Coria 1993), *Amargatitanis macni* (Apesteguía 2007). Este titanosaurio basal está caracterizado por una poseer escápula robusta y ancha desarrollada en un mismo plano. Los terópodos están representados por *Ligabueino andesi* (Bonaparte 1996), el Abelisauria mas antiguo que se conoce y se lo ubica dentro Noasauridae. *Ligabueino*, de pequeño tamaño, posee espinas neurales muy reducidas en vértebras cervicales posteriores.

La fauna del Miembro Puesto Antigual se completa con *Amargasuchus minor* (Chiappe 1988), un cocodrilo pequeño provisto de un rostro angosto, alargado y moderadamente alto con dientes comprimidos lateromedialmente. Chiappe consideró a este pequeño cocodrilo como miembro de Trematochampsidae, pero actualmente este grupo se lo conoce como Peirosauridae, una familia de formas que habitó todo el supercontinente Gondwana durante el Cretácico. Esta especie sería una de las más antiguas y pequeñas de este grupo. Si bien los restos son fragmentarios y solo se conoce parte del hocico de esta especie, se puede estimar su tamaño corporal en un metro y medio de longitud total (Pol & Gasparini 2007). Toda este ecosistema del Barremiano incluye materiales espectaculares y muy bien conservados de restos de mamíferos reconocidos como *Vincelestes neuquenianus* (Bonaparte 1986); el cráneo es masivo y posee una dentición con un protocono pequeño, tres molares con cuspides estilares, ultimo molar muy reducido y de contorno sub-circular. Su postcráneo es grácil y generalizado. Comparte con los terios la ausencia de una porción dermal de la interclavícula, una cavidad glenoidea angosta en forma de media luna, un coracoides proporcionalmente pequeño y un fémur con su cabeza medialmente orientada. Al menos 9 individuos fueron colectados, algunos parcialmente articulados. Excepto Bonaparte (2008), todos los otros autores (Rougier et al.1992; Hu et al.1996; Luo et al.2001), utilizando analisis cladísticos, han ubicado a *Vincelestes* como una rama de los Theria (el ancestro comun de los marsupiales, placentados y sus descendientes).

El Miembro Piedra Parada, es la unidad superior de la Fm. La Amarga y se trata de una potente secuencia de areniscas de grano medio a fino marrón claro y rojas alternando con limolitas verde amarronadas y rosadas (Leanza et al. 2004). Solo recientemente, en la localidad de La Picaza, se han encontrado vertebrados fósiles y corresponden a un dinosaurio saurópodo Rebbachisauridae, clasificado como *Zapalasaurus bonapartei* (Salgado et al. 2006). El mismo está caracterizado por poseer rasgos muy particulares en las láminas de las vértebras cervicales y caudales. *Zapalasaurus bonapartei* es considerado por Salgado et al. (2006) como el grupo hermano de los demás diplodocoideos (excluyendo a *Haplocanthosaurus*). Posteriormente, Sereno, et al. (2007) lo consideró un diplodocoideo mas derivado, dentro de Rebbachisauridae.

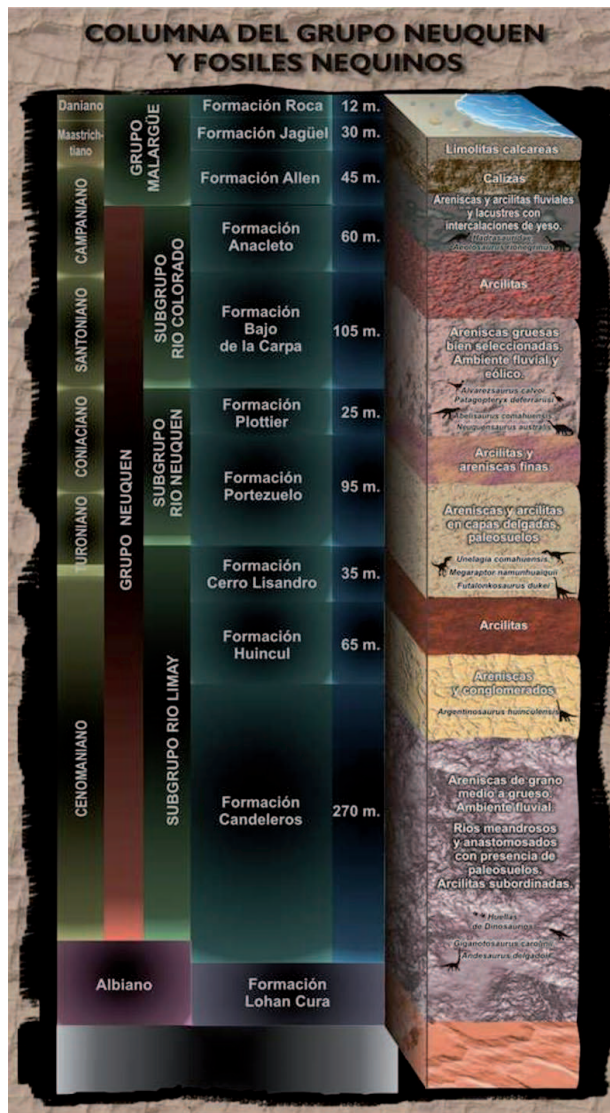


Figura 2: Columna generalizada del Grupo Neuquén (Foto Proyecto Dino).

Aptiano Tardío - Albiano

En las proximidades de la localidad de Picún Leufú (ruta nacional 237) se encuentra ubicado el cerro León, compuesto por areniscas y pelitas finamente estratificadas correspondientes a la sección superior del miembro Cullín Grande de la Fm. Lohan Cura (Leanza & Hugo 1995). De esta localidad se han rescatado los dinosaurios saurópodos *Ligabuesaurus leanzai* (Bonaparte *et al.* 2006) y *Agustinia ligabuei* (Bonaparte 1999) (Fig. 1).

Ligabuesaurus leanzai es un titanosaurio caracterizado por tener espinas neurales laminares y anchas, anteroposteriormente comprimidas. Filogenéticamente es considerado un titanosaurio basal caracterizado por sus extremidades anteriores relativamente largas (relación húmero: fémur de 0.9 (Bonaparte *et al.* 2006). *Agustinia ligabuei* es un saurópodo representado por muy pocas piezas y posee estructuras especiales clasificadas con tres tipos de osteodermos, uno impar y con forma de hoja, otro laminar, ancho y con proyecciones laterales, y el tercero elongado, plano o cilíndrico, dorsolateralmente proyectado. Originalmente Bonaparte (1999) asignó esta especie a

una nueva familia de saurópodos denominada Agustiniidae. Sin embargo, hoy algunos autores, en base a la presencia de osteodermos y 6 vértebras sacras, ponen en duda esta asignación y lo asignan al clado Titanosauria (Salgado *et al.* 2004; Upchurch *et al.* 2004). De esta Fm. Lohan Cura proceden abundantes restos de pleurodiros quélicos que fueron referidos al género *Prochelidella* (Lapparent de Broin & de la Fuente 2001).

GRUPO NEUQUÉN

El Grupo Neuquén (Digregorio 1972; Cazau & Uliana 1973) comprende depósitos continentales desarrollados en un ambiente restringido, compuestos por sucesiones alternantes de areniscas y fangolitas, conglomerados y areniscas conglomerádicas (Legarreta & Gulisano 1989). El Grupo posee un espesor total de hasta 1.500 m en la parte centro-norte de la provincia del Neuquén (Fig. 2). Este Grupo está integrado por los Subgrupos Río Limay, Río Neuquén y Río Colorado (Leanza & Hugo 2001). La antigüedad no está bien definida por la falta de fósiles guías o dataciones precisas. Sin embargo, la base del Subgrupo Río Limay sería Albiano – Cenomaniano (Calvo 1991) o Cenomaniano (Leanza 1999; Leanza *et al.* 2004). El Subgrupo Río Limay (de Ferrariis 1968) tiene un espesor mínimo de 350 m, su edad probable abarca desde el Albiano-Cenomaniano a Turoniano Temprano e incluye tres Formaciones: Candeleros, Huincul y Lisandro. El Subgrupo Río Neuquén está integrado por las Formaciones: Portezuelo y Plottier. El Subgrupo Río Colorado incluye las Formaciones: Bajo de la Carpa y Anacleto (Cazau & Uliana 1973).

Albiano? – Cenomaniano

Formación Candeleros

El descubrimiento de restos de vertebrados continentales en la Fm. Candeleros se remonta a fines del siglo XIX. Hasta 1987, una sola vértebra de dinosaurio había sido publicada y ocurrió en 1889 cuando el Dr. Zapalowicz, trabajando para una universidad alemana, descubrió en la Barda de Alarcón, hoy península de Alarcón, lago Ezequiel Ramos Mexía, una vértebra dorsal que fué luego descrita en el año 1902 por el Baron F. Nopcsa como perteneciente a un saurópodo desconocido. Hoy el material está desaparecido y ha sido bautizado como *Nopcsaspondylus alarconensis* (Apesteguía 2007) y se lo incluye como un Rebbachisauriidea. El descubrimiento de Nopcsa fue olvidado durante casi 100 años, hasta que intensos trabajos realizados en el área, a partir de 1987, a través de investigadores de la Universidad Nacional del Comahue puso en evidencia la importancia fosilífera del valle del río Limay en las cercanías de El Chocón-Picún Leufú. La Fm. Candeleros tiene un espesor máximo es de 300 m aproximadamente y esta compuesta esencialmente por areniscas masivas de grano grueso a medio y conglomerados de color violeta, púrpura, rojo oscuro y marrón depositadas en un ambiente fluvial bajo régimen meandroso y anastomosado, como así también eólico (Spalletti & Gazzera 1989). Paleosuelos son frecuentes en algunos horizontes, mientras que arcillitas y limolitas de colores marrones están presentes en capas delgadas, algunas representando condiciones pantanosas (Cazau & Uliana 1973; Leanza & Hugo

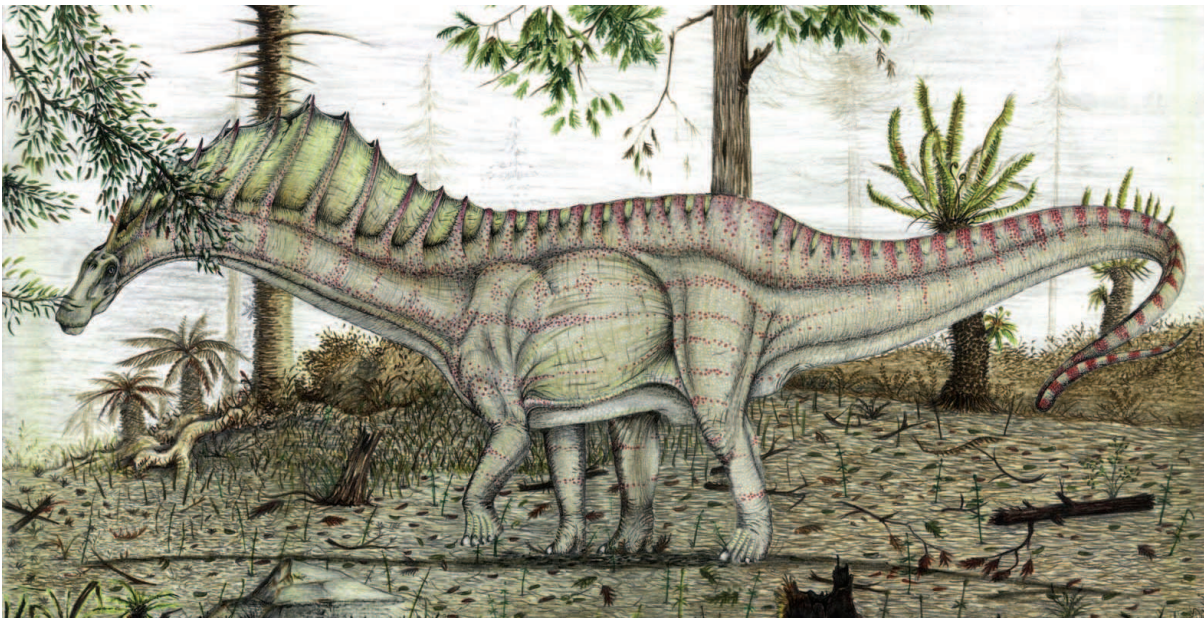


Figura 3: Reproducción del saurópodo *Amargasaurus cazauai* (Dibujo Lucas Fiorelli).

1997). La misma incluye una rica y variada fauna de dinosaurios junto a otros reptiles.

El registro de dinosaurios en esta unidad es abundante, registrándose la mayor cantidad en la localidad de Villa El Chocón y zonas aledañas. Los saurópodos están representados por varios taxa, entre ellos *Andesaurus delgadoi* (Calvo & Bonaparte 1991) colectado 15 km al sur de Villa El Chocón, Dto. Picún Leufú. Se trata de un titanosaurio basal caracterizado por la presencia de articulaciones hipófeno-hipantro en la vertebras dorsales, espinas neurales dorsales muy altas, que duplican la altura de los centros; vertebras caudales anteriores levemente procélicas; vertebras caudales medias y posteriores anfipláticas con espinas neurales anteroposteriornete expandidas (Calvo & Bonaparte 1991; Salgado *et al.* 1997; Salgado 2000; Upchurch *et al.* 2004). *Andesaurus* es un titanosaurio basal de importancia filogenética para la caracterización del clado Titanosauria (Salgado *et al.* 1997; Calvo & González Riga, 2003; Wilson & Upchurch, 2003; Calvo *et al.* 2007a; González Riga *et al.* 2009). Otro de los saurópodos corresponde al grupo de los Diplodocimorpha (Salgado *et al.* 1997) y fue extraído 18 km al sur de Villa El Chocón, Dto. Picún Leufú. El mismo fue bautizado como *Rebbachisaurus tessonei* (Calvo & Salgado 1995). Representado por un 80% del esqueleto, y con 17 m de largo, es uno de los saurópodos más completos que se conoce en América del Sur (Fig. 4A). Sin embargo su denominación genérica es actualmente tema de controversia ya que no existen criterios inequívocos que permitan distinguir cuando diferencias morfológicas entre dos taxones deben describirse como diferencias a nivel específico o genérico. Originalmente fue denominado *Rebbachisaurus tessonei* (Calvo & Salgado 1995), reflejando las similitudes con el género homónimo de África, el *Rebbachisaurus garasbae* (Lavocat 1954). Posteriormente, Bonaparte (1996) basado en una escápula de la localidad de Agrío del Medio de la Fm. Candeleros (Cenomaniano Temprano) creó el género *Rayososaurus agríoensis*. Sin embargo, estudios posteriores no reconocieron autopomorfías para este taxa y lo asignaron como *nomen dubia* (Calvo & Salgado 1996). Recientes

estudios validaron el género *Rayososaurus*, pero sostienen que procede de la Fm. Candeleros y no Rayoso, tal como Bonaparte había interpretado (Carballido *et al.* 2010). Ante esta incertidumbre, Novas (1997a), propuso informalmente una nueva combinación, *Limaysaurus tesonei*, sin justificar dicha asignación. Algunos autores asumieron que *Rayososaurus* era lo mismo que *Limaysaurus* («*Rebbachisaurus*»). Finalmente, Salgado *et al.* (2004) propuso formalmente la nominación *Limaysaurus tesonei* pero en sus diagnósis propuestas de ambos taxa no hay restos óseos comparativos que soporten tal diferenciación a pesar de haber material comparativo, por lo que requiere una mas profunda reinterpretación y estudios mediante análisis cladísticos. De esta unidad, pero a 25 km al suroeste de Villa El Chocón, también procede el dinosaurio carnívoro mas grande del mundo, el *Giganotosaurus carolinii* (Coria & Salgado 1995) (Fig. 4B). Una de las particularidades es la presencia del extremo anterior del dentario dorsoventralmente expandido con una superficie sinfisial aplanada llevando un proceso ventral; cabeza femoral dorsalmente proyectada y surco intercondilar posterior en el extremo proximal de la tibia (Modificada por Calvo & Coria 1998). Se conocen dos especímenes de *Giganotosaurus carolinii*, el holotipo y un segundo ejemplar con un dentario de mayor tamaño por lo que habría llegado a un tamaño cercano a los 14 m de longitud (Calvo & Coria 1998).

Pero esta localidad fosilífera no solo ha brindado dinosaurios, sino tambien restos de cocodrilos y esfenodontes. Los cocodrilos corresponden a la especie *Araripesuchus patagonicus* (Ortega *et al.* 2000) y se conocen por seis individuos de pequeño tamaño que se han encontrado articulados y prácticamente completos, representando probablemente un grupo de juveniles. Los miembros del género *Araripesuchus* son formas terrestres de tamaño pequeño a medio y de hábitos alimenticios posiblemente omnívoros.

Los esfenodontes proceden del sitio Araceli, muy cercano a la Villa de El Chocón y fueron clasificados como *Kaikaifilusaurus calvoi* (Simón & Kellner 2003). Este animal habrí alcanzado hasta un metro de longitud, poseía una

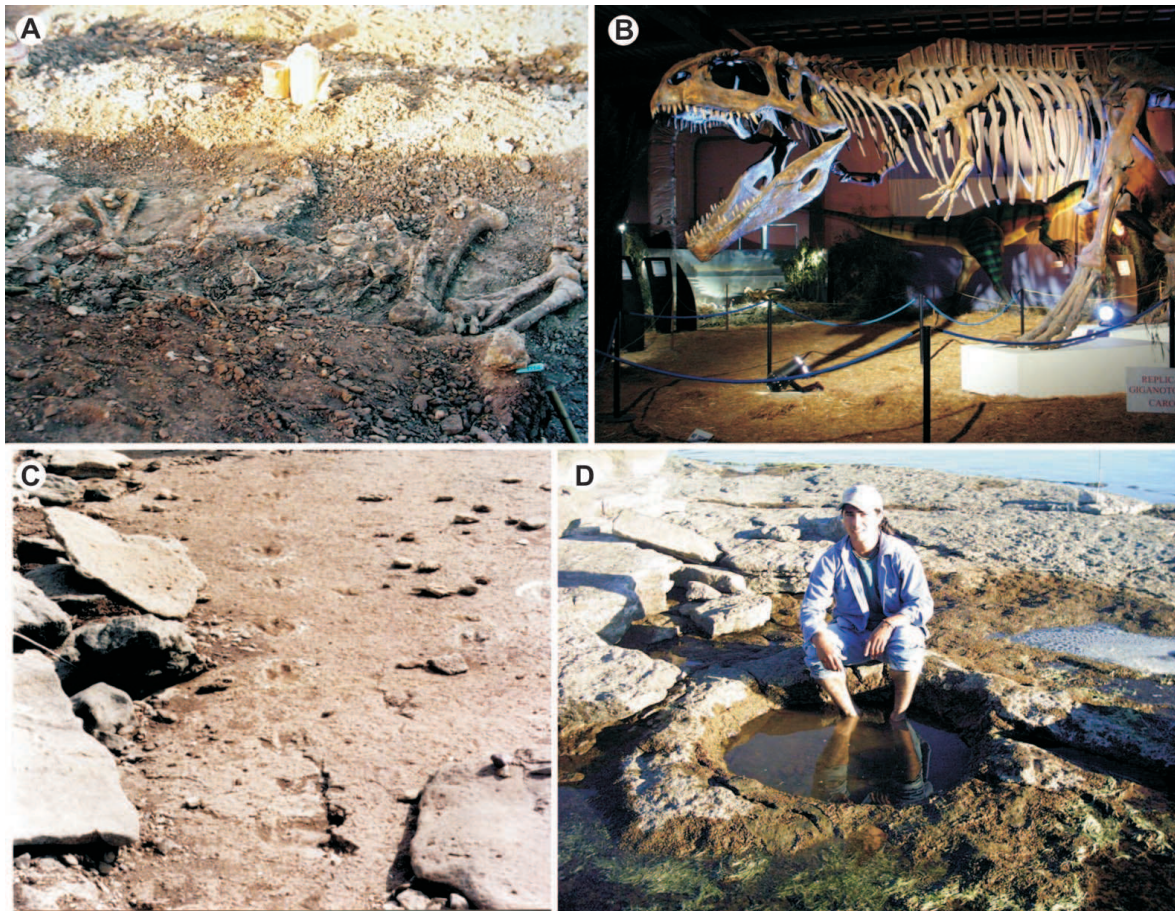


Figura 4: A) Excavación del *Rebbachisaurus tessonei* en 1988. B) Esqueleto montado de *Giganotosaurus carolinii* en Villa El Chocón. C) Pista de las huellas de *Deferrariischnium mapuchensis* en Picún Leufú. D) Huella del saurópodos, *Sauropodichnus giganteus* en Picún Leufú (Fotos J. Calvo).

estructura en forma de pico en el extremo rostral del cráneo. Las hileras dentarias maxilares y palatines alargadas, rectas y paralelas, careciendo de diente caniniforme o de regionalización dentaria (Apesteguía & Novas 2003; Albino 2007). Simón & Kellner (2003) describieron restos fragmentarios de una mandíbula hallada en las cercanías de Villa el Chocón. Posteriormente, Apesteguía & Novas (2003) describieron restos sumamente completos y articulados de este taxón encontrado en niveles equivalentes de la provincia de Río Negro. En base a estos últimos especímenes se pudo determinar su particular anatomía e interpretar que esta especie representa el lagarto esfenodonte más grande conocido hasta el momento. No solo restos óseos ha dado la Fm. Candeleros, sino también huellas de dinosaurios que fueron halladas en los alrededores del lago Ezequiel Ramos Mexía. El primer registro se remonta al año 1977, cuando el Sr. Santiago Astigarraga residente de la localidad de Picún Leufú reconoció en la Península Nueva rastros de un «avestruz gigante» que a la postre serían huellas de dinosaurios carnívoros en perfecto estado de conservación. Lamentablemente, el yacimiento de Picún Leufú fue prácticamente destruido por los agentes naturales al no ser preservados en tiempo y forma. En 1979 los especialistas Zulma Gasparini y Eduardo Musacchio del Museo de La Plata confirmaron la sospecha de que las estructuras de Picún eran huellas de dinosaurios. Sin embargo, no fue hasta 10 años después que se conocieron los primeros resultados sobre que animales caminaron por estos suelos del Mesozoico.

Los estudios icnológicos en la zona de Picún Leufú determinaron la existencia de varios grupos de vertebrados, principalmente dinosaurios (Calvo 1991). Además de otros yacimientos como Balneario Villa El Chocón, Cañadon Carrizo, Punta de los Pescadores y Cañadon de Coria. Entre las icnoformas reconocidas se encuentran icnitas de mediano tamaño como *Bressanichnus patagonicus* Calvo 1991, caracterizadas por poseer huellas tridáctilas con el dedo central más desarrollado que los laterales (Fig. 4C). La relación ancho sobre largo de la impresión es de 1,5. La parte posterior de la huella tiene forma redondeada. Las huellas tienen entre 20 y 25 cm de largo y el paso entre dos huellas sucesivas oscila entre 65 y 75 cm de largo. El ángulo de paso es de casi 180 grados. *Abelichnus astigarrae* Calvo 1991 es un dinosaurio bípedo, tridáctilo, de gran tamaño. Dedos largos y gruesos con almohadillas, levemente más largas que anchas. El dedo III más desarrollado que los laterales; presencia de garras en los dedos, más profunda en el III y desplazada hacia el interior. Dedo IV más largo que el II con garras desplazadas hacia fuera. Ángulo de paso inferior a 150°; «palma» de borde subredondeado y de superficie reducida (Calvo 1991). Calvo (1999) infirió que ellas podrían haber sido dejadas por el terópodo *Giganotosaurus carolinii*. *Deferrariischnium mapuchensis* Calvo 1991 constituye una pista de dinosaurio bípedo de pequeño a mediano tamaño. Tridáctilas y casi simétricas. Dedo III bien desarrollado y ocupa más del 50% del largo de la huella. Dedos II y IV poco definidos, sin indicios de garras; divergen del central no más de 25°. La «palma», de forma

subtriangular, involucra los dedos laterales, el dedo central curvado interiormente en forma aguda indicando garras en sus extremos. *Picunichnus benedettoi* Calvo 1991 es una huella de terópodos tétradactila (22 cm x 13 cm) con el dedo III mas desarrollado. Impresión de falanges mas largas que anchas. Dedo II mas corto que el IV; el dedo I es muy reducido y ubicado perpendicularmente al dedo III. La «palma» ocupa 1/3 del largo total de la huella. La evidencia de dinosaurios saurópodos es elocuente pero además esta representada por abundantes impresiones de *Sauropodichnus giganteus* Calvo, 1991; un saurópodo de cadera ancha (Fig. 4D). Posee un ángulo de paso menor a 160° con el borde interno de las huellas izquierdas y derechas bien separadas de la línea media como en *Brontopodus*. Las huellas del pié poseen entre 60 a 100 cm de largo y son de forma subtriangular (bien preservadas) a redondeadas (mal preservadas). Huellas de manos mas anchas (40 cm) que largas (25 cm), pero siempre mas pequeñas que las huellas de los pies. Huellas de manos de forma en media-luna con la parte cóncava hacia anterior (Calvo 1991, 1999). Calvo (1999) interpretó que estas huellas fueron dejadas por el saurópodo *Andesaurus delgadoi*. Finalmente, entre los dinosaurios se reconocieron huellas de ornitópodos a pesar de que hasta el momento el registro fósil de huesos no ha sido alentador. *Limayichnus major* Calvo 1991 son pistas de dinosaurios bípedos, tridáctilos, de tamaño grande con ángulo de paso superior a 150 grados y menor a 170 grados. Huellas masivas, casi simétricas sin evidencia de garras o «talón». Dedos cortos y gruesos. Los dedos II y IV son poco divergentes del dedo III formando ángulos que oscilan en los 25 grados o menos. Contorno redondeado en toda la región plantar. Dedo III con almohadilla digital de forma oval y separada de la almohadilla «plantar». Los dedos II y IV forman en general una única almohadilla con la planta en forma de «U». (Calvo 1991). Por otro lado la presencia de *Sousaichnium monettae* Calvo 1991, un icnogénero reconocido en el Albiano de Brasil, permitió inferir antigüedades mas viejas para la Fm. Candeleros aunque hoy existen diferencias entre si su comienzo data del Albiano o Cenomaniano Temprano (Calvo 1991, 1999; Leanza 1999) el registro corresponde a una Icnita muy grande, tridáctila con el dedo central un poco mas largo que en *Sousaichnium pricei*.

El dedo IV un poco mas grande que el II y este último con una mayor divergencia con respecto al dedo III. Dedo III y «talón» algo desplazado internamente, a diferencia de *S. pricei* que está en posición central. Dedo III de bordes paralelos y no oblicuos como en la forma brasilera. Hipex mas agudo que en *S. pricei* (Calvo 1991). La excepción al abundante registro de huellas de dinosaurios es la presencia de huellas de Pterosaurios y que fueron asignados a la familia Pterosauridae (Lockley *et al.* 1995). Se las han identificado como pertenecientes a *Pterainchus sp. indet.* (Calvo 1999), basada en una pista amplia con impresiones de manos prominentes. Manos tridáctilas, asimétricas. Dígitos rotados hacia fuera. Dígitos: I el mas corto, II intermedio y IV I mas largo. Impresiones de pies muy elongadas, tetradáctilas, impresiones de dígitos II y III un poco mas largo que los dígitos IV y I. Impresiones de pies sub-rectangular y tres veces mas larga que ancha (Calvo & Lockley 2001). Huellas de pterosaurios son escasas en el hemisferio sur. Su mayor registro está en la costa del lago Ezequiel Ramos Mexía (Calvo 1999; Calvo & Lockley 2001).

A unos 150 km al noroeste de la localidad de Villa El Chocón resurgen los afloramientos de la Fm. Candeleros y allí se hallaron los restos de otro terópodo. Estos materiales corresponden a la familia Abelisauridae y fueron clasificados como *Ekrixinatosaurus novasi* (Calvo *et al.* 2004a)

hallado a 34 km. al noroeste de la localidad de Añelo en lo que se conoce como Bajo del Añelo. Se trata de un gran abelisaurio de unos 7 a 8 m de longitud distinguible por la presencia de detalles morfológicos diferentes en varias partes del esqueleto cuando lo comparamos con otros abelisauridos. *Ekrixinatosaurus* es uno de los Abelisaurios de mayor tamaño que se conocen en el mundo. Solo se ha hecho un estudio preliminar del ejemplar. De la misma unidad, pero de la localidad de Agrio del Medio, procede *Rayososaurus agrioensis* (Bonaparte 1996), un saurópodo diplodocimorpha muy emparentado con *Rebbachisaurus tessonei*. Esta representado por material muy fragmentario (escápula, fragmento de fémur y fíbula). La escápula posee un proceso acromial bien desarrollado dirigido posteriormente y un margen ventral con una fuerte expansión dirigida ventrodistalmente (modificado de Bonaparte 1996 por Carballido *et al.* 2010). Originalmente fue asignado a la Fm. Rayoso (Bonaparte 1996), pero nuevos estudios demostraron que corresponde a la Fm. Candeleros (Carballido *et al.* 2010)

Cenomaniano Tardío

Formación Huincul

La Fm. Huincul está integrada por areniscas y conglomerados amarillentos a rosados. En su tramo medio superior se han identificado limolitas y arcillitas con yeso con manifestaciones de minerales de cobre en las proximidades de Challacó. Su espesor varía entre 50 y 250 m y se la asigna al Cenomaniano Tardío. Las areniscas son en general de grano medio a grueso y muy micáceas. Estos estratos arenosos alternan con niveles de no más de 1 m de espesor de fangolitas verdosas, grises y rojizas, laminadas (Rodríguez *et al.* 2007). Esta unidad ha brindado pocos materiales pero de gran importancia paleontológica; el mas llamativo, por su tamaño, es sin lugar a dudas *Argentinosaurus huinculensis* (Bonaparte & Coria 1993) que ostenta el titulo de ser el dinosaurio mas grande del mundo. El mismo procede de unos 5 km al Este de la ciudad de Plaza Huincul sobre la ruta nacional 22. Se trata de un miembro de la familia Titanosauridae de gran tamaño caracterizado por poseer un hipertrofiado hipósforo con áreas articulares adicionales en las vértebras dorsales y costillas dorsales cilíndricas (Bonaparte & Coria, 1993; Upchurch *et al.* 2004). Los terópodos de la Fm. Huincul son abelisauridos de mediano tamaño como *Ilokelesia aguadagrandensis* (Coria & Salgado 2000) cuyos restos fueron extraídos 15 km al sur de Cutral-Có. Se trata de un Terópodo de tamaño medio articulado cuyas vértebras cervicales poseen láminas diapostizigapofisiales pobremente definidas, dorsales posteriores carentes de pleurocelos y vértebras caudales con el tercio central de la cola con procesos transversos distalmente expandidos llevando procesos proyectados cranialmente y caudalmente, carácter que es compartido con otros abelisauridos. *Ilokelesia* fue inicialmente identificado como un Abelisaurio basal, hoy un Abelisauridae Brachyrostra (Canale *et al.* 2008). Por otro lado, el ejemplar que ha mostrado ser excelente tan-

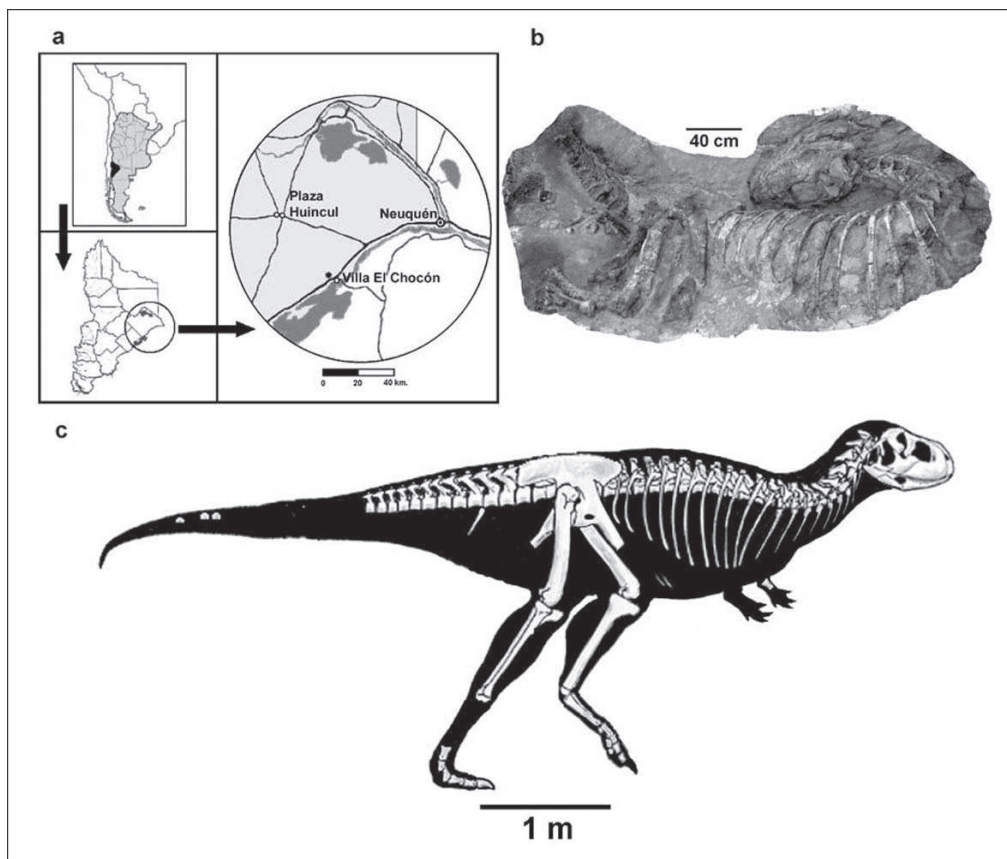


Figura 5: Diagrama de uno de los más completos abelisauridos del mundo, el *Skorpiovenator bustingorryi* (Canale *et al.* 2008).

to por su preservación como por su grado de articulación, no solo en la Fm. Huincul sino en todo el Grupo Neuquén es *Skorpiovenator bustingorryi* (Canale *et al.* 2008) que fue hallado a solo 3 km al NO de la localidad de El Chocón (Fig. 5). Como todos los abelisauridos posee un cráneo alto, corto y angosto pero a diferencia de *Carnotaurus sastrei* de Chubut no presenta cuernos en sus nasales. Posee 19 dientes maxilares, y un dentario con morfología muy particular que difiere del resto de los Abelisauridos (Canale *et al.* 2008). Este es uno de los Abelisaurios mejor representados ya que se ha preservado aproximadamente un 90% del esqueleto.

Finalmente el último registro de terópodos en esta unidad corresponde a un gigantesco carnívoro que casi iguala en tamaño a *Giganotosaurus*; se trata de *Mapusaurus roseae* (Coria & Currie 2006). Este animal procede de cañadón del Gato en la zona de Cortaderas, 20 km al SO de la localidad de Plaza Huincul. Es un miembro de la Familia Carcharodontosauridae que difiere de *Giganotosaurus* por tener nasales densos, rugosos y sin fusionar, cuerno lacrimonasal bajo y aplanado; dentario con morfología diferente y otras estructuras que confirman que *Mapusaurus roseae* es muy diferente a *Giganotosaurus*. Una de las características más notables de su hallazgo fue que se encontraron en el mismo sitio restos de otros 6 ejemplares, representando una localidad monoespecífica de dinosaurios carnívoros.

Cenomaniano Tardío - Turoniano Temprano

Formación Cerro Lisandro

El tope del Subgrupo Río Limay está coronado por la Fm. Cerro Lisandro. Su espesor varía entre 35 y 75 m, y se

compone esencialmente de fangolitas de color rojo ladrillo, con niveles arenosos grises a amarillentos que se intercalan en la secuencia (Rodríguez *et al.* 2007). Cazau & Uliana (1973) destacaron la coloración rojo apagada de las fangolitas micáceas de la Fm. Cerro Lisandro como una característica distintiva. El registro fósil es muy pobre y solo ha podido ser identificado una especie de dinosaurio correspondiente al grupo de los Euiguanodontia (Coria & Salgado 1996). El hallazgo procede del cerro Bayo Mesa, a 30 km al sur de Plaza Huincul y corresponde *Anabisetia saldiviai* (Coria & Calvo 2002); un ornitópodo de pequeño tamaño con elementos craneanos y apendiculares que han permitido identificar a esta especie y reconocerla como el primer Euiguanodontia bien documentado de Neuquén.

Turoniano Tardío - Coniaciano Temprano

Formación Portezuelo

La Fm. Portezuelo está constituida por areniscas amarillentas, grises y castaño rojizas, con intercalaciones de poco espesor de fangolitas de color rojo ladrillo claro en parte conglomerádicas con intercalaciones de fangolitas con yeso. Tiene una potencia que varía entre 95 y 130 metros. Su localidad tipo se encuentra en la región de sierra del Portezuelo. Si bien poco se conocía de la fauna de vertebrados de esta unidad, a partir de 1997 ha dado innumerables ejemplares, algunos de ellos de excelente preservación. Los primeros registros se conocen de su localidad tipo ubicada a unos 22 km al oeste de Cutral Có donde se rescataron los restos de un dinosaurio predador con garras gigantes. Se trata de *Megaraptor namunhuaiquii* (Novas 1998) (Fig. 6A). Inicialmente fue considerado un

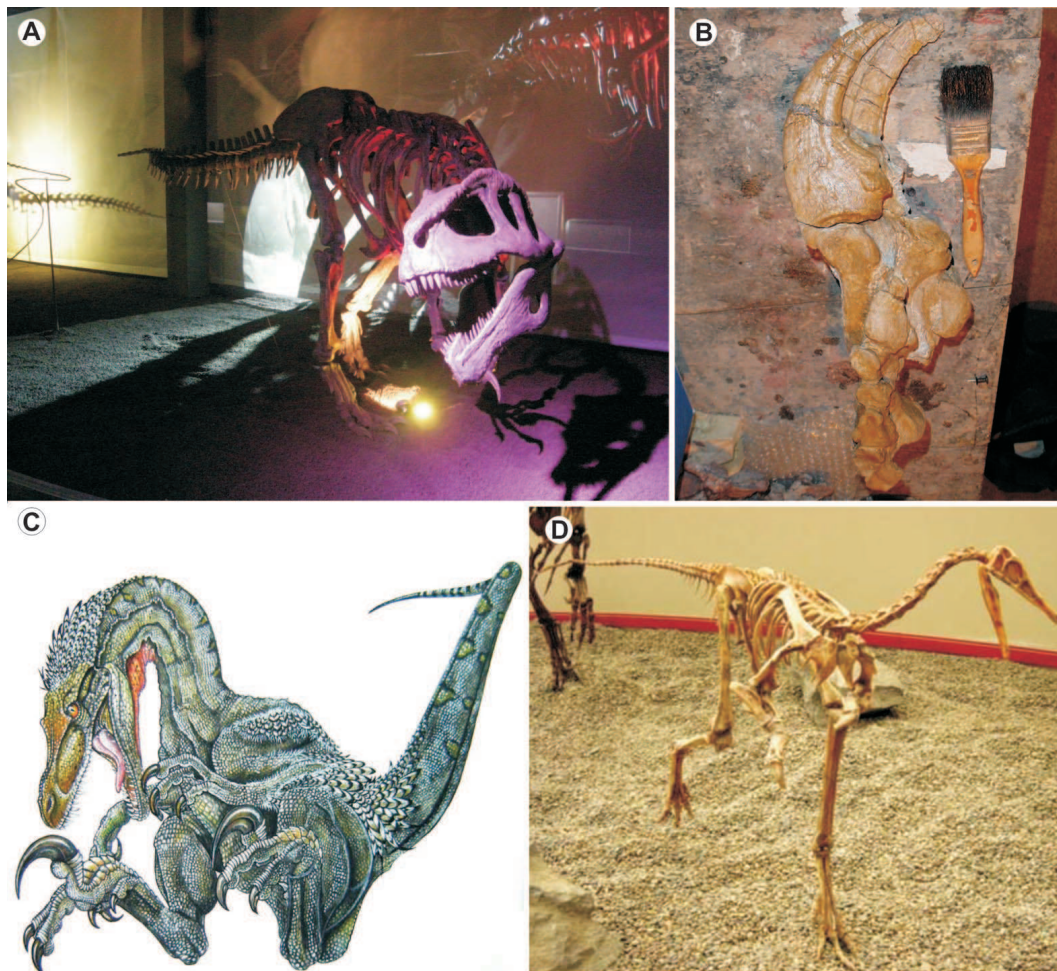


Figura 6: A) Esqueleto de *Megaraptor namunhuaiquii* de lago Barreales (Foto J. Calvo). B) Mano articulada del terópodos *Megaraptor namunhuaiquii* de lago Barreales C) Reconstrucción en vida de *Unenlagia paynemili*, terópodo del lago Barreales (Dibujo Fabio Pastori). D) Reconstrucción del esqueleto de *Patagonykus puertai* de sierra del Portezuelo (Foto J. Calvo).

posible Coelurosauria con una garra de 35 cm en el dedo II de la pata trasera; pero el hallazgo de otro ejemplar en el 2002 en la zona de lago Barreales identificó a esta garra como del dedo I de la mano y a partir de allí se lo consideró un tetanuro basal cercanamente relacionado a los Carcharodontosáuridos aunque con algunas diferencias (Fig. 6B) (Calvo *et al.* 2004c). En 2009, un hallazgo de Australia permite identificar un nuevo Clado llamado Megaraptora dentro de Carcharodontosauria. En la misma localidad tipo, Novas descubre a un enigmático terópodo y es considerado como el taxon mas cercanamente relacionado al origen de las aves, ya que sus miembros anteriores tendrían una gran movilidad relacionada a movimientos cercanos al aleteo. Se trata de *Unenlagia comahuensis* (Novas & Puerta 1997) que, junto a una nueva especie hallada en el 2002 en la zona de lago Barreales y bautizada como *Unenlagia paynemili* (Calvo *et al.* 2004b), fue incluido en el grupo de los Unenlaginos (Fig. 6C). *U. paynemili* (Calvo *et al.* 2004b) fue considerada como *nomen vanum* por Coria (2007) sin definir en detalle su asignación. Sin embargo, nuevos materiales (falange pedal e ilion) han sido rescatados de la excavación Futalognko, en el lago Barreales, de donde proviene el holotipo de *U. paynemili*. La falange es un material que no puede ser comparado con *U. comahuensis* por la ausencia de elementos pedales en este último. Pero el ilion, que es preservado en ambas especies evidencia

nuevas y firmes diferencias entre ambos taxa lo que confirma que *U. paynemili* posee los caracteres válidos de una nueva especie (Porfiri *et al.* 2010) Otro pequeño predador fue rescatado el mismo año y fue dado conocer como *Patagonykus puertai* (Fig. 6D) (Novas 1997b). Caracterizado por poseer, al igual que otros miembros de su grupo, de la primer falange manual del dígito I con un proceso proximomedial semejante a un gancho. *Patagonykus* se lo incluye dentro de los como un Alvarezsauridae, grupo hasta el momento solo registrado en rocas mas modernas de la Fm. Bajo de la Carpa.

De sierra del Portezuelo tambien proceden dos registros de tortugas *Prochelidella portezuelae* (de la Fuente 2003) y *Portezueloemys patagonica* (de la Fuente 2003). Las especies fósiles atribuidas a *Prochelidella* han sido relacionadas con las especies actuales de género *Acanthochelys* (Lapparent de Broin & de la Fuente 2001; de la Fuente 2007). Especímenes referidos al género *Prochelidella* procedentes de distintas formaciones cretácicas de la Cuenca Neuquina (e.g., Lohan Cura, Candeleros, Loncoche) y de otras unidades litoestratigráficas en otras cuencas patagónicas (e.g., Allen, Los Alamitos, Bajo Barreal) han sido mencionados por Lapparent de Broin & de la Fuente (2001). Sin embargo, *Portezueloemys patagonica* fue nominada por de la Fuente (2003: 565-570) sobre la base de un cráneo parcialmente preservado y un caparazón, así como por un



Figura 7: Paisaje de la fauna que habitó en la región de lago barreales, Neuquén, hace 90 millones de años (Dibujo Maurilio Oliveira).

especímen referido (MCF-PVPH- 339) representado por un plastrón. De la Fuente refirió a *Portezueloemys patagónica* como un nuevo Pelomedusoides Podocnemidoideo. Otros especímenes probablemente referidos a este taxón han sido citados en otras localidades de la provincia de Neuquén. Uno de ellos (un caparazón) procede de Planicie Banderitas de una incierta unidad litoestratigráfica (probablemente Fm. Anacleto) (de la Fuente 1993, 2007) y el otro (un cráneo y caparazón) proviene de afloramientos de la Fm. Portezuelo expuestos en el lago Barreales (Oliveira *et al.* 2008).

El yacimiento de sierra de Portezuelo corresponde a los mismos tiempos que el yacimiento Futalogno ubicado a 90 km al noroeste de la ciudad de Neuquén, en la costa norte del lago Barreales, un sitio de espectacular riqueza paleontológica y se trata del Proyecto Dino, donde se asienta actualmente el Centro Paleontológico Lago Barreales. En rocas del techo de la Fm. Portezuelo se está rescatando una impresionante fauna y flora del Coniaciano - Turoniano que nos da una idea del Ecosistema que habitó esta región hace más de 90 millones de años (Fig. 7). El ambiente fluvial de tipo meandroso permitió no solo preservar fósiles delicados en las pelitas de los meandros abandonados sino también una variedad de piezas esqueléticas en los conglomerados de la punta de barra de los meandros. El material más impactante corresponde al más completo saurópodo gigante conocido, el *Futalognosaurus dukei* (Calvo *et al.* 2007c). Es un titanosaurio de gran tamaño articulado que posee la secuencia cervical y dorsal completa. Su cadera con 6 vértebras es la más grande del mundo registrada (Fig. 8). Los estudios sistemáticos lo incluyen junto con *Mendozaosaurus neguyelap* (González Riga 2003), procedente de la provincia de Mendoza, en el clado Lognkosauria, un grupo de titanosaurios de cuello robusto (Calvo *et al.* 2007c, 2007d). Asociado a este ejemplar se encontraron materiales de *Megaraptor namunhuaiquii* y *Unenlagia paynemili*. El ecosistema se completa con restos de tortugas, cocodrilos, pterosaurios, cáscaras de huevos, escamas de peces ganoideos, peces indeterminados y una abundante flora de angiospermas.

A pocos kilómetros del Centro Paleontológico Lago Barreales se encuentra el lago Mari Menuco. En la costa oeste se rescató lo que es el mayor representante de un Iguanodontia basal no hadrosaurio del hemisferio Sur, el *Macrogyphosaurus gondwanicus* (Fig. 9) (Calvo *et al.* 2007b).

La roca portadora es una arenisca de colores blaquesinos muy friable. Durante su estudio se reconoció un nuevo clado de grandes iguanodontes basales llamado Elasmaria (Calvo *et al.* 2007b) que incluye a *M. gondwanicus* con *Talenkauen santacruzensis* (Novas *et al.* 2004).

El registro de cocodrilos en la zona de Loma de la lata es numeroso pero solo ha podido ser identificado un ejemplar a nivel de especie. Se trata de *Lomasuchus palpebrosus* (Gasparini *et al.* 1991). Se trata de un Crocodyliforme con rostro moderadamente angosto y largo anteroposteriormente, con una gran escotadura en su sutura premaxilar-maxilar que recibe a un diente hipertrofiado de la mandíbula, los dientes son lateromedialmente comprimidos y aserrados. (Pol & Gasparini 2007). *Lomasuchus* se conoce solamente por los restos del holotipo, consistentes en un cráneo y mandíbulas prácticamente completos. Gasparini *et al.* (1991) vincularon esta especie con los Peirosauridae, un grupo de formas halladas exclusivamente en el Cretácico del Hemisferio Sur. Estas especies comparten algunas características con los Neosuchia (linaje de cocodrilos que incluye a las formas vivientes) y se encontraban distribuidos en gran parte de Gondwana, especialmente en Sudamérica, África y Madagascar.

La Fm. Portezuelo, se extiende hasta el límite con Mendoza y allí ha dado numerosos restos fósiles. Entre ellos, una variada fauna de dinosaurios saurópodos rescatados de las proximidades de la ciudad de Rincón de los Sauces. El paisaje agreste y desértico que rodea a la ciudad se contrasta con el verde del valle por el cual circula el río Colorado. La ciudad se encuentra ubicada al pie norte del volcán Auca Mahuida, un enorme macizo volcánico compuesto por intercalaciones de rocas sedimentarias y lavas volcánicas. A partir de 1996 se han estado extrayendo numerosos restos de dinosaurios en los afloramientos rocosos (areniscas, limolitas y arcilitas) de colores variados. En la zona de Loma del Lindero, 8 km al oeste de la ciudad se rescataron restos de varios ejemplares de *Muyelensaurus pecheni* (Calvo *et al.* 2007a). Se trata de un titanosaurio esbelto caracterizado por no poseer laminas centroparapofisiales accesorias en las vértebras dorsales posteriores, ni vértebras caudales anteriores con procesos postzygapofisiales o centros caudales anficélicos-biconvexos o anficélicos-opistocélicos-biconvexos (Fig. 10). De esta misma localidad proceden los restos de una tortuga Chelidae de cuello corto *Linderochelys rinconensis* (de la Fuen-



Figura 8: Cadera de *Futalognkosaurus dukei*, uno de los más grandes saurópodos registrados (Foto J. Calvo).

te *et al* 2007) que posee un plastrón de 290 mm de largo marcado con una larga sutura interabdominal. Difiere de las especies vivientes asignadas a *Phrynops* Wagler (*sensu lato*) por la presencia de mesoplastrones cuneiformes; difiere de *Palaeophrynops patagonicus* (Lapparent de Broin & de la Fuente 2001) en la forma acampanada del entoplastron y en el mayor aplastamiento natural del proceso de las postzigapófisis; difiere de *Bonapartemys bajarrealis* (Lapparent de Broin & de la Fuente 2001) por el corto puente plastral, ausencia de crestas en el puente, y la diferente fórmula de escudos plastrales.

Próximo a Rincón de los Sauces, pero 2 km al sur de la ciudad en el cañadón Arroyo Rio Seco se descubrió una especie que está íntimamente relacionada a *Muyelensaurus*, el *Rinconsaurus caudamirus* (Calvo & González Riga 2003). Es un titanosaurio esbelto caracterizado por poseer espinas neurales en vértebras dorsales medias-posteriores fuertemente inclinadas posteriormente (más de 60 grados), *Rinconsaurus caudamirus* y *Muyelensaurus pecheni* se incluyen dentro del clado Rinconsauria Calvo *et al.* (2007a), caracterizado por poseer dientes de sección suboval con facetas labiales y linguales bien definidas por crestas, procesos óseos que soportan las facetas postzigapofisiales en las vértebras caudales medias y centros caudales posteriores deprimidos posteriormente. En esta localidad también se recolectó una mandíbula angosta y dorsoventralmente profunda con 16 dientes dentarios, los restos corresponden a *Pehuenchesuchus enderi* (Turner & Calvo 2005). Se distingue de los demás Sebecosuchia por poseer dientes comprimidos lateromedialmente que carecen de serraciones en las carenas (Turner & Calvo 2005). *Pehuenchesuchus* se conoce solamente por los restos mandibulares del holotipo y forma parte de los Sebecosuchia debido a la particular anatomía de su dentario y dentición inferior. Sin embargo,

representa probablemente una forma primitiva del grupo que carece de dientes aserrados, siendo además el registro más antiguo de este grupo.

Coniaciano Tardío

Formación Plottier

La Fm. Plottier está representada por limolitas con lentes de areniscas. Esta unidad se interdigita con la Fm. Portezuelo. Tiene una potencia aproximada de 25 m y se asigna al Coniaciano Tardío. La Fm. Plottier se distingue por el predominio de fangolitas de color rojo ladrillo en su composición; los estratos son en general macizos y espesos. Se caracteriza por un sistema de baja sinuosidad y está dominada por una intensa agradación en la planicie de inundación (Sánchez *et al.* 2006). Esta litología dominante alterna en sectores con areniscas finas verdes con estratificación cruzada de pequeña escala; las areniscas se presentan formando cuerpos lenticulares (Cazau & Uliana, 1973). Leanza & Hugo (2001) destacaron la pobre expresión morfológica de esta unidad, que resulta difícil de distinguir en el campo, en razón de que su única diferencia con la Fm. Portezuelo es su mayor proporción de clásticos finos (Rodríguez *et al.* 2007). No ha dado todavía materiales diagnósticos.

Santoniano

Formación Bajo de la Carpa

La Fm. Bajo de la Carpa, de origen fluvial, está integrada por areniscas de grano grueso de colores rosados, grisáceos y violeta claro, en estratos tabulares o lenticulares muy extendidos, gruesos y muy resistentes y posee paleosuelos en el tope (Leanza & Hugo 2001). En otros

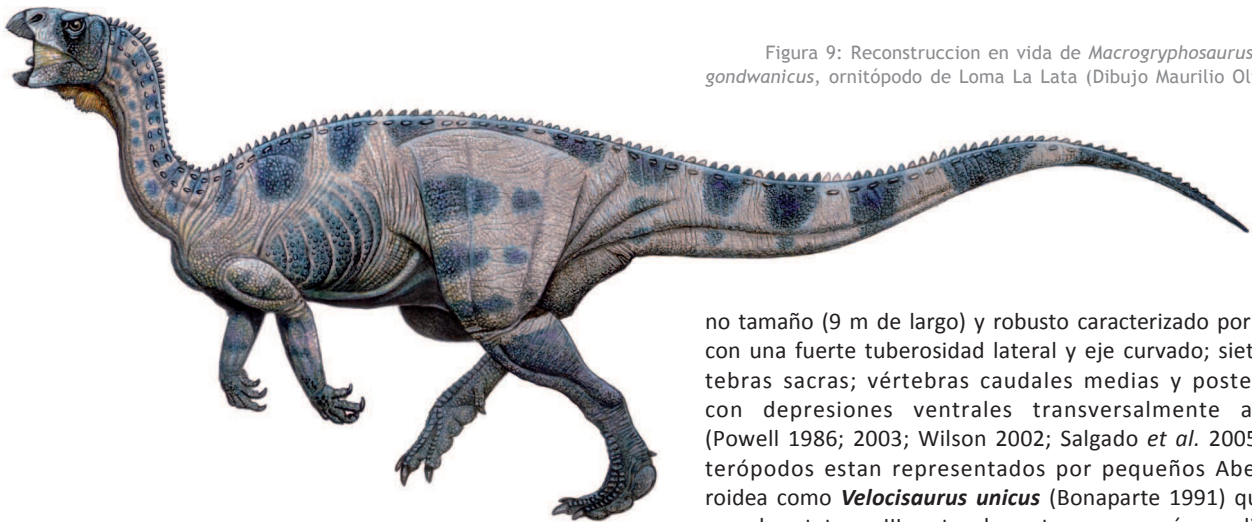


Figura 9: Reconstrucción en vida de *Macrogyrophosaurus gondwanicus*, ornitópodo de Loma La Lata (Dibujo Maurilio Oliveira).

sectores de la cuenca se mencionan cuerpos de dunas (Heredia & Calvo 1997). Mineralógicamente los cuerpos sedimentarios son cuarzo-líticos, pobremente seleccionados, con matriz arcillosa; el tamaño de grano es mediano a grueso, con algunos niveles sabulíticos a conglomerádicos y frecuentes intraclastos pelíticos. Son comunes los niveles arenosos medianos a finos con concreciones esféricas de 4 o 5 cm de diámetro muy abundantes. También se observan geodas de calcita y rosetas de yeso. Los niveles de areniscas presentan intercalaciones de fangolitas rojizas, en general de escaso espesor (Rodríguez *et al.* 2007). Tiene un espesor aproximado de 150 m y ha sido asignada al Santoniano (Leanza & Hugo 2001).

El registro fosilífero es abundante y variado y sus taxas están entre los más antiguos descubrimientos del Grupo Neuquén. El yacimiento fosilífero más importante se encuentra en la ciudad de Neuquén, más precisamente en el campus de la Universidad Nacional del Comahue. Si bien la importancia de la fauna se debe a la presencia de pequeños vertebrados, es importante mencionar algunos restos de grandes dinosaurios como *Neuquensaurus australis* (Lydekker 1893), un titanosaurio Saltasaurinae de media-

no tamaño (9 m de largo) y robusto caracterizado por fíbula con una fuerte tuberosidad lateral y eje curvado; siete vértebras sacras; vértebras caudales medias y posteriores con depresiones ventrales transversalmente anchas (Powell 1986; 2003; Wilson 2002; Salgado *et al.* 2005). Los terópodos están representados por pequeños Abelisauridae como *Velocisaurus unicus* (Bonaparte 1991) que posee el metatarso III recto, dos o tres veces más amplio que los metatarsos laterales; los metatarsos II y IV muy delgados y un astrágalo sin fusionar con la tibia que entra en contacto con todos los huesos a lo largo de su extremo distal y cara anterior. *Masiakasaurus knopfleri*, del Cretácico Tardío de Madagascar, está muy cercanamente relacionado a *Velocisaurus*. Otro registro de terópodos es *Alvarezsaurus calvoi* (Bonaparte 1991) que corresponde a la familia Alvarezsauridae e incluye a los bien conocidos *Patagonykus puertai* de América del Sur, *Mononykus olecranus*, *Shuvuuia deserti* y *Parvicursor remotus* de Asia y *Albertonykus borealis* de América del Norte (Fig. 11). Se caracteriza por poseer vértebras cervicales con expansiones subcirculares en las prezigapófisis; espinas neurales vestigiales y centros anficélicos con pleurocelos; también las vértebras dorsales anteriores poseen espinas neurales vestigiales. Un rasgo notable es la presencia de un miembro anterior muy reducido.

La importancia de este yacimiento universitario es la preservación de aves cretácicas como *Neuquenornis volans* (Chiappe & Calvo 1994), un Enantiornithine con tarsometatarso grácil, trocanter posterior parecido a un ala sobre el extremo proximal del fémur, y una pronuncia-



Figura 10: Reconstrucción en vida de *Muyelensaurus pecheni*, saurópodo de Rincón de los Sauces (Dibujo Maurilio Oliveira).



Figura 11: Reconstrucción en vida de *Alvarezsaurus calvoi*, terópodo de la ciudad de Neuquén (Dibujo Lucas Fiorelli).

da quilla externa proyectada cranealmente más allá del margen del esternón (Fig. 12). *Patagopteryx deferrariisi* (Alvarenga & Bonaparte 1992) es un Ornituomorpha (Chiappe 2002) cuyos rasgos principales son la presencia de un cuadrado fusionado al pterigoide, facetas articulares biconvexas de la quinta vértebra torácica, el metacarpal menor es más robusto que el mayor, pubis en forma de tira y una curvatura distal craneocaudal, isquion en forma de paleta y condición pamprodáctila del pie (cuatro dedos hacia adelante).

Los reptiles del yacimiento de la Universidad en Neuquén son cocodrilos y serpientes. El registro de cocodrilos en la Fm Bajo de la Carpa es variado. El más antiguo conocido es *Notosuchus terrestris* (Woodward 1896); un crocodyliforme de tamaño mediano con región rostral corta y alta, con las narinas externas ubicadas en el extremo anterior. El maxilar posee una protuberancia localizada en el extremo anteroventral de la fosa antorbitaria. Posee cinco dientes premaxilares, siendo el cuarto un diente notablemente hipertrofiado. Sacro compuesto de tres vértebras, dos de las cuales están fusionadas entre sí. *Notosuchus* fue el primer cocodrilo fósil de Patagonia en ser descrito y las características de su dentición y su particular articulación craneomandibular indican que este cocodrilo movía su mandíbula inferior hacia adelante y atrás, procesando el alimento que ingería tal como hoy lo hacen algunos lagartos o tortugas (Pol & Gasparini 2007). Además de *Notosuchus*, solo material craneano del Notosuchidae *Comahuesuchus brachybuccalis* (Bonaparte 1991) ha sido registrado. Está caracterizado por ser un crocodyliforme de tamaño pequeño con región rostral extremadamente corta y ancha, siendo subcircular en vista dorsal. Narinas externas ubicadas en el extremo anterior. Maxilar con solamente cinco dientes, el tercero de éstos hipertrofiado. Fosa paracanina en la región posterior del maxilar para la recepción del diente dentario posterior que se encuentra hipertrofiado (Bonaparte 1991; Pol &

Gasparini 2007). *Comahuesuchus* es uno de los cocodrilos más extraños hallados en el Cretácico del Hemisferio Sur; junto con *Simosuchus* y *Anatosuchus* (hallados en rocas Cretácicas de Madagascar y Africa, respectivamente). Otro de los cocodrilos registrados en la ciudad de Neuquén es el Sebecosuchia *Cynodontosuchus rothi* (Woodward 1896). Se distingue de otros sebecosuchios por la presencia de un rostro corto con superficie ósea carente de ornamentación y extremo anterior espatulado. Dentición maxilar compuesta de al menos siete dientes, el primero de los cuales es procumbente y el segundo es caniniformes. Los dientes posteriores son menores y comprimidos lateromedialmente (Woodward 1896; Pol & Gasparini 2007). Esta especie carnívora fue descrita junto con *Notosuchus* y solamente se conocen los restos del holotipo, solo un fragmentario craneano. Posee afinidades estrechas con los Bauruschidae comúnmente hallados en el Cretácico de Brasil y Argentina. Finalmente ha sido descrito en esta localidad *Neuquensuchus universitas* (Fiorelli & Calvo 2008) un pequeño crocodyliforme con vértebras alargadas con quillas ventrales, diapófisis y parapófisis alargadas anteroposteriormente (Fig. 13). Espinas neurales alargadas en las vértebras dorsales, con sus cuerpos vertebrales alargados sin quilla ventral pero con pequeñas hypapófisis. Dos vértebras sacras de gran tamaño. Fémur y tibia rectos y largos, siendo el fémur más corto que la tibia.

Este pequeño y enigmático cocodrilo de miembros extremadamente largos y delgados ha sido interpretada como afín a formas primitivas de pequeño tamaño halladas en el continente asiático y norteamericano (*Zosuchus*, *Sichuanosuchus*), siendo el único representante de este linaje en el Hemisferio Sur y demostrando que los crocodyliformes de la provincia del Neuquén incluyeron grupos con diversas afinidades filogenéticas.

En otras áreas de la provincia del Neuquén, la Fm Bajo de la Carpa ha brindado más restos de cocodrilos. En la zona de Loma de la Lata se halló a *Peirosaurus torminni*

(Price 1955) un Crocodyliforme con rostro ancho y alto, con escotadura en la sutura premaxilar-maxilar. Las narinas externas son subverticales y localizadas en el extremo anterior del rostro, con una marcada depresión perinarial. Posee cinco dientes premaxilares y dientes maxilares comprimidos lateromedialmente y con márgenes serrados. Los osteodermos poseen ornamentación compuesta por depresiones subcirculares y crestas bajas (Pol & Gasparini 2007). *Peirosaurus* fue descrito originalmente por Price (1955) en base a un espécimen fragmentario hallado en rocas del Cretácico del Grupo Baurú en Peirópolis (Minas Gerais, Brasil). Posteriormente, Gasparini *et al.* (1991) identificaron un cráneo prácticamente completo hallado en Neuquén como perteneciente a esta especie erigiendo la familia Peirosauridae que agrupa a otras formas sudamericanas (e.g., *Lomasuchus*, *Montealtosuchus*, *Uberabasuchus*) y de otras regiones de Gondwana (e.g., *Trematochampsia*, *Mahajangasuchus*).

Las serpientes cretácicas, cuyos registros son muy escasos en el mundo, tienen su representante en la ciudad de Neuquén a través de *Dinilysia patagonica* (Woodward 1901). Es una serpiente de un metro y medio de longitud que presenta un cráneo relativamente grande con grandes órbitas dirigidas dorsalmente. Poseía una sutura frontal-parietal compleja e interdigitada, un maxilar con surco profundo, postfrontal trirradiado que se superpone a la sutura frontal-parietal, postorbital cerrando la órbita articulando con maxilar, cuadrado de gran tamaño en forma de signo de interrogación, etc. (Albino 2007). *Dinilysia* poseía un cuerpo cilíndrico llegando a tener más de 120 vértebras precloacales. Esta especie es considerada una de las formas más primitivas dentro de las serpientes. Se ha interpretado que poseía hábitos terrestres, con posibles adaptaciones para el un modo de vida semiacuático o semifosorial.

Las tortugas son también comunes en esta unidad y en la zona de lago Barreales se registró *Lomalatachelys neuquina* (Lapparent de Broin & de la Fuente 2001) compuesta por un caparazón con restos de la cintura pélvica articulados por sutura. La misma fue relacionada con el género viviente *Chelus* por Lapparent de Broin & de la Fuente (2001) en base a la forma cuadrangular del caparazón, la similitud en el alargamiento de los elementos anteriores del caparazón y la forma del plastrón diferenciándose del género viviente por la ausencia de las protuberancias características de *Chelus*. Otros especímenes no nominados relacionados con *Chelus* se conocen en otras formaciones del Cretácico de Patagonia.

Campaniano Temprano

Formación Anacleto

La Fm. Anacleto está constituida por fangolitas rojo oscuro con intercalaciones de areniscas. Las fangolitas son micáceas, presentan niveles de concreciones calcáreas y geodas de calcita. En los términos inferiores se observan limolitas gris-verdosas y areniscas castaño claras formando intercalaciones delgadas, en tanto que la parte superior es exclusivamente pelítica (Cazau & Uliana 1973). Se interdigita con la Fm. Bajo de la Carpa y es sincrónica con ésta en sus tramos medio y superior. La potencia de la unidad varía entre 60 y 90 metros. Tiene una probable edad Santoniano Tardío - Campaniano Temprano (Leanza & Hugo 2001).



Figura 12: Esqueleto de *Neuquenornis volans*, una de las pocas aves bien preservadas del Cretácico de Sudamérica (Foto J. Calvo).

La fauna se compone del saurópodos Titanosauridae *Barrosasaurus casamiquelai* (Salgado & Coria 2009) de la localidad de sierra Barrosa. Posee vértebras dorsales posteriores con láminas espinales cortas y pareadas, paralelas a la lámina prespinal; láminas espinodiapofisiales anteriores bien desarrolladas en vértebras dorsales posteriores y divididas en dos o tres ramas en las vértebras dorsales más posteriores; proceso aliforme con superficies laterodorsales amplias y rugosas (Salgado & Coria 2009). Otro Titanosaruide procede de Cañadón Aguada Grande, Rincón de los Sauces y corresponde a *Pitekunsaurus macayai* (Filippi & Garrido 2008). Se trata de un titanosaurio esbelto con procesos basipterigoides ampliamente separados y proyectados paralelamente, presencia en las vértebras cervicales anteriores de pequeñas depresiones longitudinales en el sector espinal de la lámina espinopostzigapofisial, lámina centropostzigapofisial bifurcada proximalmente en las vértebras dorsales anteriores y lámina centrodiapofisial posterior con una lámina accesoria en las dorsales anteriores (Filippi & Garrido 2008). La existencia de vértebras anficélicas y biconvexas en la secuencia caudal posterior sugiere una relación estrecha con *Rinconsaurus caudamirus*.

Los terópodos de esta unidad corresponden a los Abelisauridae como *Aucasaurus garridoi* (Coria *et al.* 2002a) que procede de Auca Mahuida, cerca de la mina «La Escondida». Su cráneo difiere de *Carnotaurus sastrei* por tener un rostro más largo y bajo y una fenestra antorbital externa, completa exposición lateral de la fenestra maxilar, en vez de tener cuernos el frontal se hincha, un esquema sigmoideo del margen dentífero del maxilar. El miembro anterior es relativamente más largo que ese de *Carnotaurus*;

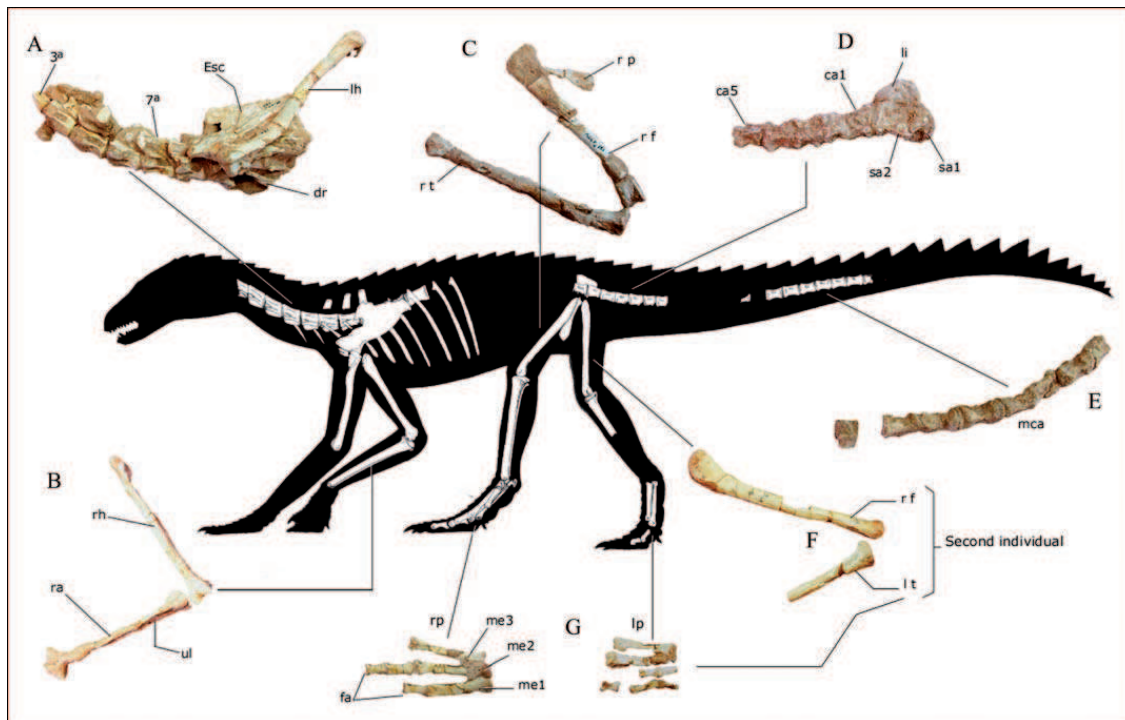


Figura 13: Reconstrucción de *Neuquensuchus universitas*, un protosuchia de la ciudad de Neuquén (Fiorelli & Calvo 2007)

el húmero posee un vástago delgado y es craniocaudalmente comprimido con cóndilos bien definidos. En la descripción de esta especie se propuso la existencia de una nueva subfamilia de abelisaurios llamada Carnotaurini (Coria *et al.* 2001a).

Restos no óseos de esta unidad corresponde a huellas de aves reconocidas como *cf. Ignotornis* Mehl 1931 halladas a 30 km noreste de Plaza Huincul en la sierra Barrosa. El material fue originalmente descrito como *cf. Aquatilavipes* (Coria *et al.* 2002b) sin embargo, recientes estudios demostraron que los ejemplares son más afines a *cf. Ignotornis* (Calvo 2007) ya que la línea de impresión de los dígitos está poco separada con la unión proximal de los dígitos pedales II, III y IV. Son huellas más anchas que largas y los dígitos pedales II, III y IV están fusionados proximalmente. Otras icnitas de aves de la misma localidad corresponden a *Barrosopus slobodai* (Coria *et al.* 2002b). Se trata de huellas tridáctilas de pequeño tamaño con los dígitos II y IV separados del dígito III respectivamente. Dígito II dirigido hacia atrás con respecto al dígito IV. Separación entre los dígitos II y IV entre 100 y 120 grados. No presentan impresión de talón (Coria *et al.* 2002b; Calvo 2007).

Por último la ciudad capital del Neuquén ha dado también huevos de dinosaurios correspondientes a la familia Megaloolithidae. Los mismos corresponderían a saurópodos Titanosauridae y fueron diagnosticados como *Megaloolithus patagonicus* (Calvo *et al.* 1997). Son huevos esféricos con un diámetro de 16 centímetros. Presentan una sola capa y las unidades vistas al microscopio son de tipo paleta. La cáscara tiene un espesor de 0,5 a 0,9 milímetros. La superficie externa presenta estructuras nodulares independientes y esféricas, algunas coalescen formando costillas. El diámetro del poro oscila entre los 70 a 100 milimicras. Huevos que podrían corresponder a la misma especie fueron descritos en Auca Mahuida (Chiappe *et al.* 1998).

GRUPO MALARGÜE

Campaniano Tardío - Maastrichtiano Temprano

Formación Allen

El Grupo Malargüe ha dado solo un resto fósil de vertebrados continentales mesozoicos; el mismo procede de la Fm. Allen, a unos 3 km al oeste de la ciudad de San Patricio del Chañar, donde actualmente se encuentra la bodega Familia Schroeder. Se trata de un saurópodo Titanosauridae *Panamericansaurus schroederi* (Calvo & Porfiri 2010) representado por pocos materiales. Posee vértebras caudales medias-posteriores con prezigapofisis dirigidas anterodorsalmente igual o más cortas que el largo de la base del cuerpo vertebral, postzigapofisis ubicada en posición medial con respecto al cuerpo vertebral, y lámina espinoprezigapofiseal expandida dorsoventralmente en caudales medias. Este taxon ubicado en los Aeolosaurini comparte todos los caracteres sinapomórficos excepto que el margen anterior en caudales anteriores y medias no está dirigido anterodorsalmente; esta morfología está presente también en *A. colhuehuapensis*.

CONCLUSIONES

El registro paleontológico de vertebrados continentales mesozoicos de Neuquén es uno de los más variados y completos del Hemisferio Sur. El mismo está representado por casi todos los grupos de vertebrados e incluyen dinosaurios, mamíferos, tortugas, cocodrilos, serpientes, anuros, aves, reptiles varios, huellas de diferentes grupos de vertebrados y huevos de dinosaurios. La mayor parte del registro fosilífero se encuentra en el Grupo Neuquén, una potente secuencia sedimentaria de casi 1.000 m de espesor y ambientes variados. Este registro ha permitido



mejorar aspectos referidos al paleoambiente en el cual estas formas de vida se desarrollaron y son importantes como fósiles guías en diferentes unidades estratigráficas.

Agradecimientos

Este trabajo fue realizado gracias al aporte en conjunto de todos los autores del mismo. Financiamiento: ANPCyT Pict-05/33984. Universidad Nacional del Comahue. Proyecto 04/I-155 - Proyecto Dino.

TRABAJOS CITADOS EN EL TEXTO

- Alvarenga, H.M.F & Bonaparte, J. 1992. New flightless land bird from the Cretaceous of Patagonia. En: Campbell, K.E. (Ed.): Papers in Avian Paleontology, Honoring Price Brodkorb, 51-64. Series 36. Los Angeles, Calif.: Natural History of Los Angeles County.
- Albino, A.M. 2007. Lepidosauromorpha. En: Gasparini, Z., Salgado, L. & Coria, R.A. (Eds.): Patagonian Mesozoic Reptiles, Indiana University Press, Bloomington, pp. 87-115.
- Apesteeguía, S. 2007. The sauropod diversity of the La Amarga Formation (Barremian), Neuquén (Argentina). *Gondwana Research* 12(4): 533-546.
- Apesteeguía, S. & Novas, F.E. 2003. Late Cretaceous sphenodontian from Patagonia provides insight into lepidosaur evolution in Gondwana. *Nature* 425: 609-612.
- Bonaparte, J.F. 1986. Sobre *Mesungulatum houssayi* y nuevos mamíferos cretácicos de Patagonia, Argentina. Congreso Argentino de Paleontología y Estratigrafía, Actas 2: 63-95.
- Bonaparte, J.F. 1991. Los vertebrados fósiles de la Formación Río Colorado, de la Ciudad de Neuquén y cercanías, Cretácico Superior, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia», Paleontología*. 4: 17-123. Buenos Aires.
- Bonaparte, J.F. 1996. Cretaceous tetrapods of Argentina. En: Arratia, G. (Ed.): Contribution of southern South America to Vertebrate Paleontology. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)* 30: 73 -130. München.
- Bonaparte, J.F. 1999. An armoured sauropod from the Aptian of Northern Patagonia, Argentina. En: Tomida, T., Rich, H. & Vickers-Rich, P. (Eds.): Proceeding of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium, National Science Museum Monographs 15: 1-12.
- Bonaparte, J.F. 2008. On the phylogenetic relationships of *Vincelestes neuquenianus*. *Historical Biology* 20:81-86.
- Bonaparte, J.F. & Coria, R.A. 1993. Un nuevo y gigantesco saurópodo Titanosaurio de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano) de la provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 30: 271-282.
- Bonaparte, J.F., González Riga, B.J. & Apesteeguía, S. 2006. *Ligabuesaurus leanzai* nov. gen. et sp., a new titanosaur from the Aptian of Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 27: 364-376.
- Calvo, J.O. 1991. Huellas Fósiles de dinosaurios en la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano), Picún Leufú, provincia del Neuquén, Argentina. (Ornithischia-Saurischia: Saurópoda-Terópoda). *Ameghiniana*. 28 (3-4): 241-258.
- Calvo, J.O. 1999. Dinosaur and other vertebrates of the Lake Ezequiel Ramos Mexía Area, Neuquén-Patagonia, Argentina. En: Tomida, Y., Rich, T.H. & Vickers-Rich, P. (Eds.): Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium, pp. 13-45. National Science Museum Monographs 15.
- Calvo, J.O. 2007. Mesozoic reptilian Tracks. En: Gasparini, Z., Coria, R.A. & Salgado, L. (Eds.): Patagonian Mesozoic Reptiles. Eds. Indiana University Press. Chapter 13: 314-334. USA.
- Calvo, J.O. & Bonaparte, J.F. 1991. *Andesaurus delgadoi* n.g.n.sp. (Saurischia, Sauropoda) dinosaurio Titanosauridae de la Formación Río Limay (Albiano - Cenomaniano), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 28: 303-310.
- Calvo, J. & Coria, R.A. 1998. New specimen of *Giganotosaurus carolini* (Coria & Salgado 1995), supports it as the largest theropod ever found. *GAIA* 15: 117-122.
- Calvo, J.O. & González Riga, B.J. 2003. *Rinconosaurus caudamirus* gen. et sp. nov., a new titanosaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the Late Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Revista Geológica de Chile* 30(2): 333-353.
- Calvo, J.O. & Lockley, M.G. 2001. The first pterosaur tracks from Gondwana. *Cretaceous Research* 22:585-590.
- Calvo, J.O. & Porfiri, J.D. 2010. *Panamericansaurus schroederi* gen. nov. sp. nov. Un nuevo Sauropoda (Titanosauridae-Aelosaurini) de la provincia del Neuquén, Cretácico Superior de Patagonia, Argentina.
- Calvo, J.O. & Salgado, L. 1995. *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov., a new Sauropoda from the Albian-Cenomanian of Argentina: new evidence on the origin of the Diplodocidae. *GAIA* 11: 13-33.
- Calvo, J.O. & Salgado, L. 1996. A land bridge connection between South America y Africa during Albian-Cenomanian times based on sauropod dinosaur evidences. 1º Annual Conference of South Atlantic Mesozoic Correlations- IGCP Project N 381. Salvador. Brazil. 39º Congr. Geol. Brasileiro. 7:392-393.
- Calvo, J.O.; Engelland, S.; Heredia, S. & Salgado, L. 1997. First record of dinosaur eggshells (?Sauropoda-Megaloolithidae) from Neuquén, Patagonia, Argentina. *Gaia* 14: 23-32.
- Calvo J.O., Rubilar-Rogers D. & Moreno K. 2004a. A new Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from northwest Patagonia. *Ameghiniana* 41:555-563.
- Calvo, J.O., Porfiri, J.D. & Kellner, A.W.A. 2004b. On a new maniraptoran dinosaur (Theropoda) from the Upper Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 62: 549-566.
- Calvo J.O.; Porfiri, J.D.; Veralli, C.; Novas, F. & Poblete, F. 2004c. Phylogenetic status of *Megaraptor namunhuaiquii* Novas based on a new specimen from Neuquén, Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 41: 565-575. Buenos Aires.
- Calvo, J.O., González Riga, B.J. & Porfiri, J.D. 2007a. A new titanosaur sauropod from the Late Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional* 65(4): 485-504.
- Calvo, J., Porfiri, J. & Novas, F. 2007b. Discovery of a new ornithopod dinosaur from the Portezuelo Formation (Upper Cretaceous), Neuquén, Patagonia, Argentina». *Arquivos do Museu Nacional. Rio de Janeiro* 65(4): 471-483.
- Calvo, J.O., Porfiri, J.D., González Riga, B.J. & Kellner, A.W.A. 2007c. A new Cretaceous terrestrial ecosystem from Gondwana with the description of a new sauropod dinosaur. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 79: 529-541.
- Calvo, J.O., Porfiri, J.D., González Riga, B.J. & Kellner, A.W.A. 2007d. Anatomy of *Futalognkosaurus dukei* Calvo, (Dinosauria, Titanosauridae) from the Neuquén Group (Late Cretaceous), Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional* 65(4): 511-526.
- Canale, J.I., Scanferla, C.A., Agnolín, F. & Novas, F.E. 2008. New carnivorous dinosaur from the Late Cretaceous of NW Pata-

- gonia y the evolution of abelisaurid theropods. *Naturwissenschaften* 96: 409-414. Berlin.
- Carballido, J., Garrido, A., Canudo, J. & Salgado, L. 2010. Redescription of *Rayosaurus agrioensis* Bonaparte Sauropoda, Diplodocoidea, a rebbachisaurid from the early Late Cretaceous of Neuquén. *Geobios* (in press).
- Casamiquela, R. 1975. *Herbstosaurus pigmaeus* (Coeluria, Compsognathidae) n. gen. n. sp. del Jurásico medio del Neuquén (Patagonia septentrional). Uno de los mas pequeños dinosaurios conocidos. 1º Congreso Argentino Paleontología y Bioestratigrafía, Actas 2: 87-102
- Cazau, L.B. & Uliana, M.A. 1973. El Cretácico Superior continental de la Cuenca Neuquina. 5º Congreso Geológico Argentino, Actas 3: 131-163.
- Coria, R.A. 2007. Nonavian theropods. En: Gasparini, Z. Coria, R.A. & Salgado, L. (Eds.): *Patagonian Mesozoic Reptiles*. Bloomington: Indiana University Press, p. 229-256.
- Coria, R.A. & Calvo, J. 2002. A new iguanodontian ornithopod from Neuquén Basin, Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 503-509.
- Coria R.A. & Currie P.J. 2006. A new carcharodontosaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Upper Cretaceous of Argentina. *Geodiversity* 28:71-118.
- Coria, R.A. & Salgado, L. 1995. A new giant carnivorous dinosaur from the Cretaceous of Patagonia. *Nature* 377: 224-226. London.
- Coria, R.A. & Salgado, L. 1996. A basal iguanodontian (Ornithischia: Ornithopoda) from the Late Cretaceous of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 445-457.
- Coria RA & Salgado, L. 2000. A basal Abelisauria Novas, 1992. (Theropoda-Ceratosauria) from the Cretaceous of Patagonia, Argentina. *GAIA* 15:89-102.
- Coria R.A, Chiappe L.M. & Dingus L. 2002a. A new close relative of *Carnotaurus sastrei* Bonaparte 1985 (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Patagonia. *J Vert Paleontol* 22:460-465.
- Coria, R.A., Currie, P.J., Eberth, D. & Garrido, A. 2002b. Bird footprints from the Anacleto Formation (late Cretaceous), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*. 39 (4): 453-464.
- Cruz, C.E., Condat, E., Kozłowski, E. & Manceda, R. 1989. Análisis estratigráfico secuencial del Grupo Neuquén (Cretácico Superior) en el valle del río Grande, provincia de Mendoza. 1º Congreso Nacional de Exploración de Hidrocarburos, Actas 2: 689-714. Mar del Plata.
- Chiappe, L.M. 1988. A new trematochampsid crocodile from the Early Cretaceous of north- western Patagonia, Argentina and its palaeobiogeographical y phylogenetic implications. *Cretaceous Research* 9: 379-389.
- Chiappe, L. 2002. Early bird phylogeny.: problems y solutions. En: Chiappe, L.M. & Witmer, L. (Eds.): *Mesozoic Bird: Above the heads of Dinosaurs*. 448-472. Berkeley: University of California Press.
- Chiappe, L. & Calvo, J.O. 1994. *Neuquenornis volans*, a new Upper Cretaceous bird (Enantiornithes: Avisauridae) from Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14 (2):230-246.
- Chiappe, L.M., Coria, R.A., Dingus, L., Jackson, F., Chinsamy, A. & Fox, M. 1998. Sauropod dinosaur embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 396: 258 - 262.
- de Ferrariis, C. 1968. El Cretácico del norte de la Patagonia. 3º Jornadas Geológicas Argentinas, Actas 1: 121-144.
- de la Fuente, M.S. 1993. Un posible Podocnemididae (Pleurodira: Pelomedusoides) en el Cretácico Tardío de la Patagonia. Implicaciones paleobiogeográficas. *Ameghiniana* 30(4): 423-433.
- de la Fuente, M.S. 2003. Two new Pleurodiran turtles from the Portezuelo Formation (Upper Cretaceous) of northern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology* 77(3): 559-375
- de la Fuente, M.S. 2007. Testudines En: Gasparini, Z., Coria, R. & Salgado, L. (Eds): *Patagonian Mesozoic Reptiles* Indiana Univ. Press. Bloomington p50-86. Indiana.
- de la Fuente, M.S., Calvo, J.O. & González Riga, B.J. 2007. A new Cretaceous chelid turtle from Northern Neuquén Basin, Neuquén Province, Argentina. *Ameghiniana* 44(2): 485-492. Buenos Aires.
- Digregorio, J.H. 1972. Neuquén. En: Leanza, A.F. (Ed.): *Geología Regional Argentina*. Academia Nacional de Ciencias. Córdoba. 439-505.
- Filippi, L.S. & Garrido, A.C. 2008. *Pitekunsaurus macayai* gen. et. sp. nov., nuevo titanosaurio (Saurischia, Sauropoda) del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina, Argentina. *Ameghiniana* 45: 575-590.
- Fiorelli, L.E. & Calvo, J.O. 2008. The First «Protosuchian» (Archosauria: Crocodyliformes) from the Cretaceous (Santonian) of Gondwana. *Arquivos Museu Nacional* 65: 417-459. Río de Janeiro
- Gasparini, Z., Chiappe, L.M. & Fernández, M. 1991. A new Senonian peirosaurid (Crocodylomorpha) from Argentina and a synopsis of the South American Cretaceous crocodylians. *Journal of Vertebrate Paleontology* 11: 316-333.
- González Riga, B.J. 2003. A new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza Province, Argentina. *Ameghiniana* 40: 155-172.
- González Riga, B.J., Previtera, E. & Pirrone, C. 2009. *Malarguesaurus florenciae* gen. et sp. nov., a new titanosauriform (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza, Argentina. *Cretaceous Research* 30: 135-148.
- Groeber, P. 1946. Observaciones geológicas a lo largo del meridiano 70. 1. Hoja Chos Malal. *Revista de la Sociedad Geológica Argentina* 1: 177-208.
- Heredia, S.E. & Calvo, J.O. 1997. Sedimentitas eólicas en la Formación Río Colorado (Grupo Neuquén) y su relación con la fauna del Cretácico Superior. Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina. Academia Nacional de Ciencias Córdoba, *Ameghiniana* 34(1):120.
- Hu, Y., Wang, Y., Luo, Z. & Li, C. 1996. A new symmetrodont mammal from China and its implications for mammalian evolution. *Nature* 390: 137-142.
- Lapparent de Broin F. & de la Fuente, M. 2001. Oldest world Chelidae (Chelonii, Pleurodira), from the Cretaceous of Patagonia. *Comptes Rendues Academie des Sciences de Paris* 333: 463-470.
- Lavocat, R. 1954. Sur les dinosauriens du Continental Intercalaires Kem- Kem de la Daoura. *Congrès Géologique International*. Comptes Rendus de la dixneuvièmesession. Alger,1952. Section XIII. Questions diverses de géologie générale. Troisième partie Paléontologie stratigraphique, quaternaire et pétrographie 15 :65-68.
- Leanza, H.A. 1999. The Jurassic y Cretaceous terrestrial beds from southern Neuquén Basin, Argentina. *Field Guide*. Instituto Superior de Correlación Geológica, INSUGEO, Serie Miscelánea 4: 1-30.
- Leanza, H.A. 2003. Las sedimentitas huitrinianas y rayosianas (Cretácico Inferior) en el ámbito central y meridional de la Cuenca Neuquina, Argentina. *Servicio Geológico Minero Argentino, Serie Contribuciones Técnicas-Geología* 2: 1-31. Buenos Aires.



- Leanza, H.A. & Hugo, C.A. 1995. Revisión estratigráfica del Cretácico Inferior continental en el ámbito sudoriental de la Cuenca Neuquina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 50: 30-32.
- Leanza, H.A. & Hugo, C.A. 1997. Hoja Geológica 3969-III, Picún Leufú, provincias del Neuquén y Río Negro. Instituto de Geología y Recursos Naturales, SEGEMAR, Boletín 218: 1-135.
- Leanza, H.A. & Hugo, C.A. 2001. Cretaceous red beds from southern Neuquén Basin (Argentina): age, distribution and stratigraphic discontinuities. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Esp. 7º Intern. Simp. Mesozoic Terr. Ecosystem, Actas* 117-122.
- Leanza H.A., Apesteguía S., Novas F. & De La Fuente M. 2004. Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. *Cretaceous Research* 25: 1-96.
- Legarreta, L. & Gulisano, C.A. 1989. Análisis estratigráfico secuencial de la Cuenca Neuquina (Triásico Superior - Terciario Inferior). En: Chebli, G.A. & Spalletti, L.A. (Eds.): *Cuencas Sedimentarias Argentinas* 221-243.
- Lockley, M.G., Logue, T.J., Moratella, J.J., Hunt, A.P., Schultz, R. & Robinson, J.W. 1995. The fossil trackway *Pteraichnus* is pterosaurian, not crocodylian: implications for the global distribution of pterosaur tracks. *Ichnos* 4, 7-20.
- Luo, Z., Crompton, A.W. & Sun, A. 2001. A new mammaliaform from the Early Jurassic and evolution of the mammalian characters. *Science* 292: 1535-1540.
- Lydekker, R. 1893. Contributions to the study of the fossil vertebrates of Argentina. I. The dinosaurs of Patagonia. *Anales del Museo de La Plata, Paleontología* 2: 1-14.
- Mehl, M.G. 1931. Additions to the vertebrate record of the Dakota system. *American Journal of Science* 21: 441-452.
- Nopcsa, F. 1902. Notizen über Cretacischen Dinosaurier. Pt. 3. Wirbel eines sudamerikanischen Sauropoden. *Sitz. Berlin Akademie der Wissenschaften*. 3: 108-114.
- Novas, F.E. 1997a. South American Dinosaurs. En: Currie, P.J. & Padian, K. (Eds.): *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, pp. 678-689. San Diego.
- Novas, F.E. 1997b. Anatomy of *Patagonykus puertai* (Theropoda, Avialae, Alvarezsauridae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 137-166. Illinois
- Novas, F.E. 1998. *Megaraptor namunhuaiquii* gen. et sp. nov., a large clawed, Late Cretaceous theropod from Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 4-9. Illinois.
- Novas, F. 2009. The age of Dinosaurs in South America. *Indiana Univ. Press*, 452 pp.
- Novas, F.E. & Puerta, P.F. 1997. New evidence concerning avian origins from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 387: 390-392. (doi:10.1038/387390a0)
- Novas, F.E., Cambiaso, A.V. & Ambrosio, A. 2004. A new basal iguanodontian (Dinosauria, Ornithischia) from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Ameghiniana* 41: 75-82.
- Oliveira, G.R., Calvo, J.O., Porfiri, J.D. & Kellner, A.W.A. 2008. On a Pelomedusoid turtle from Barreales Lake, Neuquén Patagonia, Argentina. 3º Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, Neuquén. Libro de Resúmenes 184.
- Ortega, F., Gasparini, Z., Buscalioni, A. & Calvo, J.O. 2000. A new *Araripesuchus* (Crocodylomorpha, Lower Cretaceous) from northwestern Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 57-76.
- Ostrom, J.H. 1978. The osteology of *Compsognathus longipes* Wagner, *Zitteliana* 4: 73-118.
- Pol, D. & Gasparini, Z. 2007. Crocodyliformes. En: Gasparini, Z., Salgado, L. & Coria, R.A. (Eds.): *Patagonian Mesozoic Reptiles*. Indiana University Press. pp. 116-142.
- Porfiri, J.D., Calvo, J. & dos Santos, D. 2010. A new bone assigned to *Unenlagia paynemili* (Theropoda: Dromaeosauridae) from Lago Barreales, Neuquén-Patagonia, Argentina: Implications for the knowledge of this controverted specie. 7º Simposio Brasileiro de Paleontología de Vertebrados, Río de Janeiro, Brasil.
- Powell, J.E. 1986. Revisión de los Titanosáuridos de América del Sur. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Tucumán, República Argentina 340 pp. Inédita.
- Powell, J.E. 2003. Revision of South American titanosaurid dinosaurs: palaeontological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects. *Records of the Queen Victoria Museum, Launceston* 111: 1-173.
- Price, L.I. 1955. Novos crocodilídeos dos Arenitos da Série Bauru, Cretáceo do estado de Minas Gerais. *Anais Academia Brasileira de Ciências* 27: 487-498.
- Rodríguez, M.F., Leanza, H.A. & Salvarredy Aranguren, M. 2007. Hoja Geológica 3969-II, Neuquén, provincias del Neuquén, Río Negro y La Pampa. Instituto del Geología y Recursos Minerales. Servicio Geológico Minero Argentino, Boletín 370: 165 pp. Buenos Aires.
- Rougier, G.W., Wible, J.R. & Hopson, J.A. 1992. Reconstruction of the Cranial Vessels in the Early Cretaceous Mammal *Vincelestes neuquenianus*: Implications for the Evolution of the Mammalian Cranial Vascular System. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12: 188-216.
- Salgado L. 2000. Universidad Nacional de La Plata Evolución y Paleobiología de los saurópodos. Titanosauridae [PhD dissertation].
- Salgado, L. & Bonaparte, J.F. 1991. Un nuevo saurópodo Dicraeosauridae *Amargasaurus cazau* gen. et sp. nov. de la Formación La Amarga. Neocomiano de la provincia del Neuquén. *Ameghiniana* 28: 333-346.
- Salgado, L. & Coria, R. 2009. *Barrosasaurus casamiquelai* gen. et sp. nov., a new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Anacleto Formation (Late Cretaceous: early Campanian) of Sierra Barrosa (Neuquén, Argentina). *Zootaxa*: 2222: 1-16.
- Salgado, L., Coria, R.A. & Calvo, J.O. 1997. Evolution of Titanosaurid Sauropods. I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana* 34: 3-32.
- Salgado, L., Garrido, A., Cocca, S. & Cocca, R. 2004. Lower Cretaceous rebbachisaurid sauropods from Cerro Aguada del León (Lohan Cura Formation), Neuquén Province, northwestern Patagonia, Argentina, *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 903-912.
- Salgado, L., Apesteguía, S. & Heredia, S. 2005. A new specimen of *Neuquensaurus australis*, a Late Cretaceous Saltasaurinae titanosaur from north Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25(3): 623-634.
- Salgado L, Carvalho, I. & Garrido, A. 2006. *Zapalasaurus bonapartei*, un nuevo dinosaurio saurópodo de La Formación La Amarga (Cretácico Inferior), noroeste de Patagonia, provincia de Neuquén, Argentina. *Geobios*. 39: 695-707.
- Sánchez M.L., Heredia, S. & Calvo, J.O. 2006. Paleoambientes sedimentarios del Cretácico Superior de la Formación Plottier (Grupo Neuquén), departamento Confluencia, Neuquén, Argentina. *Rev. Asoc. Geológica Argentina* 61(1): 3-18.
- Sereno P., Wilson J., Witmer L., Whitlock J., Maga A., Oumarou I. & Rowe T. 2007. Structural extremes in a cretaceous dinosaur. *Plos ONE*. 2(11):1230.

- Simón, M.E. & Kellner, A.W.A. 2003. New Sphenodontid (Lepidosauria, Rhynchocephalia, Eilenodontinae) from the Candeleros Formation, Cenomanian of Patagonia, Argentina. *Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Geologia* 68: 1-12.
- Spalletti, L.A. & Gazzera, C. 1989. Eventos eólicos en capas rojas cretácicas (Formación Río Limay, Grupo Neuquén) Sector sudoeste de la Cuenca Neuquina, Argentina. Simposio sobre Cretácico de América Latina (Buenos Aires), Parte A, pp. 89-100.
- Stipanovic, P.N., Rodrigo, F., Baulies, O.L. & Martínez, C.G., 1968. Las formaciones presenonianas del denominado Macizo Nordpatagónico y regiones adyacentes. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 23: 367-388.
- Turner, A.H. & Calvo, J.O. 2005. A new sebecosuchian crocodyliform from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 87-98.
- Upchurch, P., Barrett, P.M. & Dodson, P. 2004. Sauropoda. En: Weishampel, D.B., Dodson, P. & Osmolska, H. (Eds.): *The Dinosauria* (2ª edición). Berkeley: University of California Press, 259-322.
- Wilson, J.A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique y cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136: 217-276.
- Wilson, J.A. & Upchurch, P. 2003. A revision of *Titanosaurus* Lydekker (Dinosauria - Sauropoda), the first dinosaur genus with a 'Gondwanan' distribution. *Journal of Systematic Palaeontology* 1(3): 125-160.
- Woodward, A.S. 1896. On two Mesozoic crocodylians, *Notosuchus* (genus novum) y *Cynodontosuchus* (gen. nov.) from the red systones of Territory of Neuquén (Argentina). *Anales del Museo de La Plata* 4: 1-20.
- Woodward, A.S. 1901. On some extinct reptiles from Patagonia of the genera *Miolanid*, *Dinilysia* y *Genyodectes*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1907: 169-184.