

Tetrápodos continentales del Cretácico de la Argentina: una síntesis actualizada



Marcelo S. de la FUENTE*, Leonardo SALGADO*, Adriana ALBINO, Ana M. BÁEZ, José F. BONAPARTE, Jorge O. CALVO, Luis M. CHIAPPE, Laura S. CODORNIÚ, Rodolfo A. CORIA, Zulma GASPARINI, Bernardo J. GONZÁLEZ RIGA, Fernando E. NOVAS y Diego POL

Abstract. CRETACEOUS CONTINENTAL TETRAPODS FROM ARGENTINA: AN UPDATED SYNTHESIS. The Argentinean territory has the most extensive and informative record of tetrapods of the South Hemisphere. The increase of finds produced in recent years has permitted to devise an adequate systematic framework to reinterpret the evolution of the faunas during more than 70 million years. In this work, an updated synthesis of the knowledge about the continental tetrapod fauna from the Cretaceous of Argentina is presented, based on the record of anurans, turtles, lepidosaurs, crocodiles, pterosaurs, dinosaurs, and mammals.

Key words. Continental tetrapods. Cretaceous. Argentina.

Palabras clave. Tetrápodos continentales. Cretácico. Argentina.

Introducción

El conocimiento acerca de los tetrápodos del Cretácico continental de Argentina ha experimentado un notable avance en los últimos 50 años, gracias al trabajo de un número importante de investigadores, en su mayoría argentinos, muchos de los cuales han comunicado sus hallazgos a través de las páginas de *Ameghiniana*. Al igual que con otros grupos de organismos fósiles, mucho del conocimiento mundial que se tiene de los tetrápodos cretácicos argentinos ha sido difundido a través de la revista de la Asociación Paleontológica Argentina. Entre otros descubrimientos, se ha publicado en *Ameghiniana* el primer registro de un anuro pipimorfo para el Mesozoico de América del Sur (Reig, 1959), se han comunicado los primeros hallazgos de un dinosaurio hadrosaurio (Casamiquela, 1964) y de un anquilosaurio para América del Sur (Salgado y Coria, 1996), el reconocimiento de un importante grupo de dinosaurios terópodos, los abelisaurios (Bonaparte y Novas, 1985), y el primer registro de un mamífero mesozoico para Argentina (Bonaparte y Soria, 1985).

Aparte de los populares dinosaurios, otros grupos de tetrápodos cretácicos están relativamente bien representados en nuestro país, y, a lo largo de sus 50 años de vida, *Ameghiniana* ha publicado numerosas descripciones y revisiones sistemáticas de anuros (Báez, 1981), tortugas (de la Fuente, 1993), co-

codrilos (Gasparini, 1971, 1981; Martinelli, 2003; Pol, 2005), pterosaurios (Sánchez, 1973) y mamíferos (Bonaparte y Soria, 1985; Bonaparte, 1992), en suma, de prácticamente la totalidad de los grandes grupos de tetrápodos que vivieron durante el periodo.

El objetivo de la presente contribución es ofrecer un resumen actualizado del conocimiento sobre el registro de tetrápodos cretácicos de Argentina, destacando la importancia que estas formas poseen en el conjunto de los ecosistemas mesozoicos de América del Sur.

Abreviaturas institucionales. IANIGLA-PV: Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales, Colección Paleovertebrados, Mendoza, Argentina; MACN-Pv: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Paleontología de Vertebrados, Buenos Aires, Argentina; MACN-N: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Colección Neuquén, Buenos Aires, Argentina; MHIN-UNSL-GEO-V: Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de San Luis, Departamento de Geología, Vertebrados, San Luis, Argentina; MLP: Museo de la Plata, Buenos Aires, Argentina; MLP-CS: Museo de la Plata, Colección Cinco Saltos, Buenos Aires, Argentina; MPA: Museo Punta Alta, Buenos Aires, Argentina; MOZ P: Museo "Prof. Dr. Juan Olsacher", Zapala, Neuquén, Argentina; MPCA: Museo Provincial de Cipolletti "Carlos Ameghino", Cipolletti, Río Negro; MPM: Museo "Padre Molina", Río Gallegos, Santa Cruz; MUCPv: Museo de Geología y Paleontología de la Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina.

Anuros (A.M. Báez)

Los únicos tetrápodos no-amniotas registrados en el Cretácico de Argentina son los anuros. A pesar de

* Coordinadores, mdlafu@infovia.com.ar, lsalgado@uncoma.edu.ar

que se ha postulado en base a las evidencias paleontológicas (Evans *et al.*, 1990; Henrici, 1998; Barbosa de Moura y Báez, 2006) y moleculares (Roelants *et al.*, 2007) que tanto los linajes de “arqueobatracios” como al menos los grandes subgrupos de neobatracios estaban diferenciados en el Cretácico, la diversidad taxonómica testimoniada por los hallazgos en territorio argentino es escasa.

Los pipoideos, cuya posición filogenética entre los “arqueobatracios” es aún controvertida, están representados únicamente por los acuáticos pipimorfos (*sensu* Ford y Cannatella, 1993), tanto basales como posibles miembros del *crown group* Pipidae. El registro cretácico más antiguo proviene de la Formación Candeleros (de edad cenomaniana-turoniana) en las provincias de Río Negro y Neuquén, y constituye el más temprano del continente, con la posible excepción de restos fragmentarios del Cretácico Inferior del noreste de Brasil, atribuibles a pipimorfos por sus metacarpianos relativamente largos. Tanto los términos basales (Báez *et al.*, 2000), como el tercio superior (Báez *et al.*, 2007) de la Formación Candeleros han brindado materiales referidos a este grupo, documentando incuestionablemente su presencia en el noroeste de Patagonia a comienzos del Cretácico Tardío. *Avitabatrachus uliana* Báez, Trueb y Calvo (Báez *et al.*, 2000), proveniente de la parte inferior de esa unidad, presenta varios caracteres derivados compartidos con el *crown-group*, que constituyen modificaciones morfológicas de supuesta importancia funcional para la audición subacuática. Sin embargo, *Avitabatrachus uliana* retiene rasgos plesiomórficos con respecto a los pípidos vivientes, por lo que resulta en una posición fuera del *crown* en recientes análisis de parsimonia (Báez *et al.*, 2007).

Los demás registros cretácicos de pipimorfos provienen de rocas algo más jóvenes. Niveles lacustres de edad campaniana de la parte superior de la Formación Las Curtiembres, en el noroeste argentino, contienen numerosos ejemplares articulados, incluyendo renacuajos, de un posible pípedo basal, *Saltenia ibanezi* Reig (Reig, 1959; Báez, 1981). Los pipimorfos también están representados en el Campaniano-Maastrichtiano de Patagonia, aunque por restos desarticulados y aislados preservados tridimensionalmente. Originalmente, los restos procedentes de afloramientos de la Formación Los Alamitos fueron considerados representantes de un taxón comparable al actual género africano *Xenopus* Daudin (Báez, 1987). Sin embargo, restos adicionales coleccionados en campañas posteriores muestran rasgos que podrían implicar su correspondencia a un taxón más basal, sin descartarse que pertenezcan al mismo linaje que ese género (Báez, 1994). Restos exigüos procedentes de la coetánea Formación Allen, en el noroeste de Patagonia, han sido atribuidos al grupo (Martinelli y Forasiepi, 2004).

A.P.A.Publicación Especial 11, 2007

Los demás restos de anuros representan al clado de los neobatracios, con un posible centro gondwánico temprano de diversificación y constituyentes de la mayor parte de la batracofauna actual. Dichos restos, fragmentarios, provienen de los mismos niveles que los materiales de las formaciones Los Alamitos y Allen precedentemente citados. Son referibles a un taxón cercano al género sudamericano viviente *Caudiverbera* Linnaeus (= *Calyptocephalella* Strand), actualmente considerado parte de un linaje cuyos parientes más próximos son los miobatracoideos australianos (Frost *et al.*, 2006; Roelants *et al.*, 2007).

Tortugas (M.S. de la Fuente)

El registro de tortugas del territorio argentino es el más amplio de América del Sur, extendiéndose desde fines del Triásico hasta el Holoceno. Los registros pre-cretácicos son aislados (sólo se conocen cuatro taxones) pero de gran significación evolutiva, ya que están representados por dos *stem* Testudines (Rougier *et al.*, 1995; Sterli y de la Fuente, 2007; Sterli *et al.*, 2007), por un Eucryptodira *incertae sedis* (Gasparini *et al.*, 1997; de la Fuente, 2007 y referencias allí citadas), y por un *stem* Pleurodira (Fernández y de la Fuente, 1994; Cadena Rueda y Gaffney, 1995; Meylan, 1996; Lapparent de Broin, 2000; de la Fuente e Iturralde-Vinent, 2001; de la Fuente, 2007). Los mismos nos brindan valiosa información sobre las características de los primeros representantes de los Testudinata y alguno de ellos (p. ej., *Notoemys laticentralis* Cattoi y Freiberg) están estrechamente vinculados con la radiación de los pleurodiros cretácicos (Lapparent de Broin *et al.*, 2007). A diferencia de lo que ocurre con los registros triásicos o jurásicos, los registros cretácicos de tortugas en nuestro territorio son mucho más abundantes, reconociéndose un mayor número de localidades y horizontes portadores de diferentes especies extintas (Broin y de la Fuente, 1993; de la Fuente, 2007).

Cretácico Inferior. Las tortugas cretácicas más antiguas proceden de la Formación Cerro Barcino (de probable edad Aptiano-Albiano) (Silva Nieto *et al.*, 2002 y referencias allí citadas) de cuyo Miembro inferior Puesto La Paloma, expuesto en las localidades de “Turtle Town” y Cerro Chivo (provincia de Chubut), se recuperaron dos taxones correspondientes a diferentes grupos de quelonios. Uno de ellos está representado por una nueva criptodira que, de acuerdo con Gaffney *et al.* (2007), estaría estrechamente relacionada con el clado conformado por la tortuga del Cretácico Inferior de Australia *Otwayemys* Gaffney, Kool, Brinkman, Rich y Vickers-Rich y los meiolánidos. La otra tortuga corresponde a un nuevo taxón de Pleurodira Chelidae estrecha-

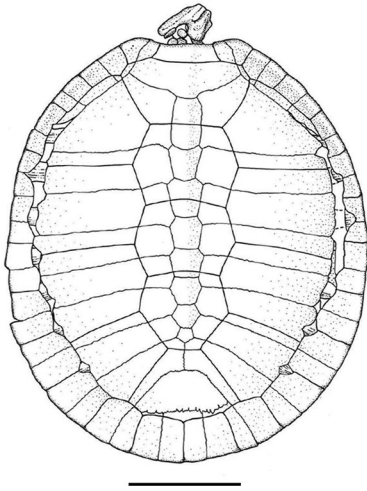


Figura 1. Caparazón dorsal de *Yaminuechelys gasparinii* de la Fuente *et al.* MPA 86-86-IC (modificado de de la Fuente *et al.*, 2001). Escala=10 cm / carapace of *Yaminuechelys gasparinii* de la Fuente *et al.* MPA 86-86-IC (modified from de la Fuente *et al.*, 2001). Scale bar=10 cm.

mente relacionado con los quélidos cretácicos de la Cuenca Neuquina (de la Fuente *et al.*, 2007). En el ámbito de esta cuenca, en afloramientos del miembro superior de la Formación Lohan Cura atribuido al Albiano (Leanza y Hugo, 1995), se descubrieron abundantes restos de pleurodiros quélidos que fueron referidos al género *Prochelidella* (Lapparent de Broin y de la Fuente, 2001).

Cretácico Superior. La principal fuente de procedencia de tortugas cretácicas del territorio argentino es la Cuenca Neuquina, donde afloran diferentes unidades del Grupo Neuquén y Malargüe (Leanza *et al.*, 1994; de la Fuente, 2007). Otras áreas de procedencia corresponden a las secuencias sedimentarias campanianas-maastrichtianas (formaciones Allen, La Colonia y Los Alamitos) expuestas en las proximidades del Macizo Norpatagónico (provincias de Río Negro y Chubut), así como afloramientos del Cretácico Superior de la Cuenca de San Jorge (Formación Bajo Barreal) en Patagonia Central (provincia de Chubut) y en la Cuenca Austral (Formación Mata Amarilla), en el extremo meridional de la provincia de Santa Cruz (de la Fuente, 2007, y referencias allí citadas). Las tortugas del Cretácico Superior están representadas por pleurodiros quélidos, pancryptodiros meiolánidos y pleurodiros podocnemidoideos, que Broin (1987, 1988) y Broin y de la Fuente (1993) calificaron como de origen sur y norgondwánicos. Las diferentes especies de quélidos nominados [*Prochelidella argentinae* Lapparent de Broin y de la Fuente, *Pr. portezuelae* de la Fuente, *Bonapartemys bajobarrealis* Lapparent de Broin y de la Fuente, *Linderochelys rinconensis* de la Fuente, Calvo y González Riga, *Lomalatachelys neuquina* Lapparent de

Broin y de la Fuente, *Palaeophrynops patagonicus* Lapparent de Broin y de la Fuente y *Yaminuechelys gasparinii* (figura 1) de la Fuente, Lapparent de Broin y Manera de Bianco] están estrechamente relacionadas con grupos genéricos de quélidos vivientes sudamericanos (de la Fuente *et al.*, 2001; Lapparent de Broin y de la Fuente, 2001, de la Fuente, 2003; Bona y de la Fuente, 2005; de la Fuente, 2007; de la Fuente *et al.*, 2007). Finalmente, los pleurodiros podocnemidoideos están representados por la especie *Portezueloemys patagonica* de la Fuente, estrechamente relacionada con *Bauruemys elegans* Suárez y los podocnemidos fósiles y vivientes (de la Fuente, 2003; Romano y Azevedo, 2006).

Lepidosaurios (A. Albino)

Los lepidosaurios incluyen actualmente unas 7000 especies de escamosos (lagartos, anfibenas y serpientes) y sólo dos especies de esfenodontes restringidos a Nueva Zelanda. En comparación con su gran diversidad actual, los restos de estos vertebrados son poco comunes en los registros paleontológicos sudamericanos.

Aunque los esfenodontes son muy abundantes y diversos en el Mesozoico de Laurasia, sólo en los últimos años se han hallado representantes de este grupo en América del Sur. En Argentina, se registra *Kaikaiifilusaurus calvoi* Simón y Kellner (Simón y Kellner, 2003), descrito como *Priosphenodon avelasi* por Apesteguía y Novas (2003) y sinonimizado por Albino (2007). Esqueletos parcialmente articulados de ejemplares adultos y juveniles de este esfenodonte proceden de niveles de la Formación Candeleros (Cenomaniano temprano) aflorantes en Neuquén y Río Negro. *Kaikaiifilusaurus* habría tenido un tamaño mayor a un metro, por lo que sería el esfenodonte terrestre más grande conocido, representando el incremento máximo de tamaño en la historia evolutiva de los eilenodontines (Apesteguía y Novas, 2003). Otros materiales de esfenodontes indeterminados provienen de las formaciones Los Alamitos (Apesteguía y Novas, 2003) y Allen (Martinelli y Forasiepi, 2004) de Río Negro, los cuales representan los registros más recientes de esfenodontes fuera de Nueva Zelanda y los primeros hallazgos mundiales del grupo para el Cretácico Superior. Estos registros sugieren que los esfenodontes perduraron con gran éxito en Gondwana más tiempo que en Laurasia (Apesteguía y Novas, 2003).

Con respecto a los escamosos, la presencia de lagartos en el Mesozoico de Argentina era inexistente hasta hace poco tiempo, en contraste con lo que ocurre con el diverso y numeroso registro de serpientes. En el Cretácico de América del Norte y Asia los ha-

hallazgos de restos de lagartos en buen estado de conservación son comunes, mientras que los yacimientos sudamericanos de esta edad han sido poco o nada prolíficos. Los restos, además, no se han conservado suficientemente completos como para realizar determinaciones bien soportadas. Para el Cretácico Temprano del noroeste de Argentina se han citado posibles lagartos (Huene, 1931), pero el material está desaparecido y dudosamente corresponde al grupo. En sedimentitas de la Formación Anacleto (Campaniano temprano) de la provincia de Río Negro, se recuperó un resto de dentario con seis dientes de un lagarto indeterminado que se asemeja a *Pristiguana brasiliensis* Estes y Price del Cretácico Tardío de Brasil (Albino, 2002, 2007), considerado un presunto teido o iguánido. Un resto incompleto de iguánido indeterminado consistente en los frontales fusionados fue hallado en niveles de la Formación Candeleros (Apesteguía *et al.*, 2005). Estos escasos hallazgos evidencian por primera vez que el territorio patagónico habría sido un escenario relevante en la evolución de los linajes basales de lagartos durante el Mesozoico, aunque aún no se cuenta con un registro explicativo.

La referencia más antigua sobre serpientes del Mesozoico de Argentina es la de *Dinilysia patagonica* Woodward del Cretácico Tardío de Neuquén, redescrita en los 70's por R. Estes y colaboradores (Estes *et al.*, 1970). Esta serpiente no sólo es una de las mejor conservadas del mundo (esqueletos craneanos y post-craneanos articulados), sino que además es una de las más antiguas y primitivas. Materiales colectados en el Subgrupo Río Colorado de Neuquén y Río Negro, en la década del 80 y aún más recientemente (2000), permitieron encarar una reevaluación de la morfología y paleoecología de esta peculiar serpiente cretácica en relación a la filogenia basal del grupo (Rage y Albino, 1989; Caldwell y Albino, 2001, 2003; Albino y Caldwell, 2003; Budney *et al.*, 2006; Albino, 2007) (figura 2).

Najash rionegrina Apesteguía y Zaher, descrita sobre la base de vértebras articuladas con restos de pelvis y miembros posteriores hallados en niveles de la Formación Candeleros de Río Negro, es una nueva serpiente cretácica terrestre de condición muy primitiva (Apesteguía y Zaher, 2006). El mayor impacto de estos hallazgos, además de reavivar la controversia sobre el origen de las serpientes en medio marino vs medio terrestre, es que tanto *Najash* como *Dinilysia* eran serpientes de cuerpo robusto, de alrededor de un metro a un metro y medio de largo respectivamente, con cabeza grande y abertura bucal de importantes dimensiones, con gran cantidad de dientes, lo cual está en contraposición con la idea, largamente sostenida hasta fines de la década pasada, sobre el origen de las serpientes a partir de lagartos pequeños, con abertura bucal escasa, pérdida de dientes y forma de vida fosorial (Albino, 2007).

A.P.A.Publicación Especial 11, 2007

Otras serpientes que se registran en el Mesozoico de Argentina son los Madtsoiidae, grupo probablemente parafilético y extinto, frecuente en los yacimientos continentales del Cretácico de Patagonia (formaciones Los Alamitos y Allen de Río Negro, Formación La Colonia de Chubut), pero que aportan información filogenética limitada debido a que los materiales consisten en vértebras aisladas y fragmentarias (Albino, 1986, 1994, 2000; Martinelli y Forasiepi, 2004). Hasta el momento se han descrito las especies *Alamitophis argentinus* Albino, *Alamitophis elongatus* Albino, *Patagoniophis parvus* Albino y *Rionegrophis madtsoioides* Albino (Albino, 1986, 1994), evidenciando una importante diversidad en relación a otras serpientes cretácicas sudamericanas. *Alamitophis* y *Patagoniophis* reaparecen en el Eoceno temprano de Australia (Scanlon, 2005), sugiriendo una continuidad geográfica de estos linajes de serpientes entre Australia y América del Sur a través de la Antártida (Albino, 2000, 2007). En sedimentitas de la Formación Loncoche de la provincia de Mendoza se recuperaron vértebras de presuntos madtsoideos (González Riga, 1999), aunque la ilustración y descripción del material no permite descartar que sean lagartos u otro tipo de serpientes.

Otras formas presumiblemente primitivas de serpientes se encuentran representadas en la Formación La Colonia de Chubut, aunque el escaso material disponible no permite, por el momento, reconocer su estatus taxonómico (Albino, 2000). La presencia de formas primitivas de serpientes como *Dinilysia*, *Najash*, los Madtsoiidae y otras en el Cretácico sudamericano sugieren que la radiación más temprana de serpientes terrestres ocurrió probablemente en Gondwana.

Dentro de las serpientes modernas, se mencionan restos de la familia Aniliidae, probablemente parafilética, en la Formación Allen de Río Negro (Gómez y Báez, 2005); sin embargo, los caracteres que se citan para fundamentar esta asignación son plesiomorfias, también presentes en *Dinilysia* y algunos madtsoideos, por lo cual se considera que la presencia de anílididos en el Cretácico de Argentina debe ser tomada con reservas. De confirmarse, se trataría del registro más antiguo de esta familia para el país.

El registro de Boidae en el Cretácico sudamericano aún resulta dudoso, debido a que este clado, bien representado en la actualidad, no está caracterizado por sinapomorfias de sus vértebras aisladas. Sin embargo, vértebras con un patrón morfológico general de boideo han sido recuperadas en niveles de la Formación Los Alamitos de Río Negro (Albino, 1990).

En conclusión, los hallazgos de lepidosaurios realizados durante las últimas décadas en el Mesozoico de Argentina han modificado sustancialmente el conocimiento sobre la evolución de este grupo en toda

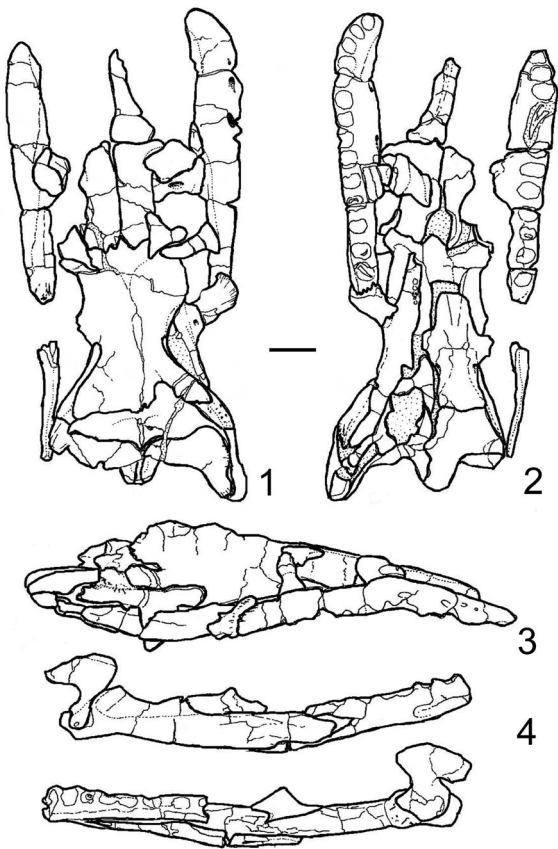


Figura 2. *Dinilysia patagonica* Woodward (MACN-Pv RN 1013). Cráneo en vistas dorsal (1), ventral (2), y lateral (3); 4, mandíbula derecha en vistas lateral y medial (modificado de Caldwell y Albino, 2003). Escala=1 cm / *Dinilysia patagonica* Woodward (MACN-Pv RN 1013). Skull in dorsal (1), ventral (2), and lateral (3) views; 4, right mandible in lateral and medial views (modified from Caldwell and Albino, 2003). Scale bar=1 cm.

Gondwana, sobre el cual la información existente era sumamente limitada.

Crocodyliformes (D. Pol y Z. Gasparini)

Los crocodyliformes cretácicos de Argentina (y de Gondwana en general) alcanzaron una diversidad y abundancia notables, en especial durante el Cretácico Tardío en el norte de Patagonia. Esta diversidad de taxones se ha clasificado en dos grandes grupos formados casi exclusivamente por representantes gondwánicos: los peirosáuridos y los notosuquios.

Los Notosuchia son los crocodyliformes más diversos del Cretácico de Gondwana. El conocimiento de este grupo se inicia con la descripción de *Notosuchus terrestris* Woodward (figura 3.1), hoy conocido por múltiples especímenes de la Formación Bajo de la Carpa (Santoniano-Campaniano) de la cuenca Neuquina (Pol y Gasparini, 2007). Sus peculiares características diferenciaron tempranamente a

este taxón del resto de los Crocodyliformes (Gasparini, 1971) y diversos estudios han demostrado recientemente la presencia de caracteres inusuales tales como el alargamiento de la faceta glenoidea del articular, la orientación oblicua de las coronas dentarias (Bonaparte, 1991a) y un grácil esqueleto postcraneano con tres vértebras sacras y un gran desarrollo de la cresta supracetabular (Pol, 2005). Recientemente, muchos de estos caracteres se han reconocido también en otros notosuquios del Cretácico de Gondwana, sirviendo de sinapomorfías que permiten distinguir a este grupo (Pol y Gasparini, 2007).

Los Notosuchia han sido tradicionalmente considerados como un grupo basal de Mesoeucrocodylia caracterizado por su pequeño tamaño, dentición reducida y supuestos hábitos terrestres, incluyendo a *Araripesuchus patagonicus* Ortega, Gasparini, Buscalioni y Calvo (Ortega *et al.*, 2000), *A. buiterraensis* Pol y Apesteguía (Pol y Apesteguía, 2005) y *Comahuesuchus brachybuccalis* Bonaparte (Bonaparte, 1991a; Martinelli, 2003) (figura 3.2) del Cretácico de

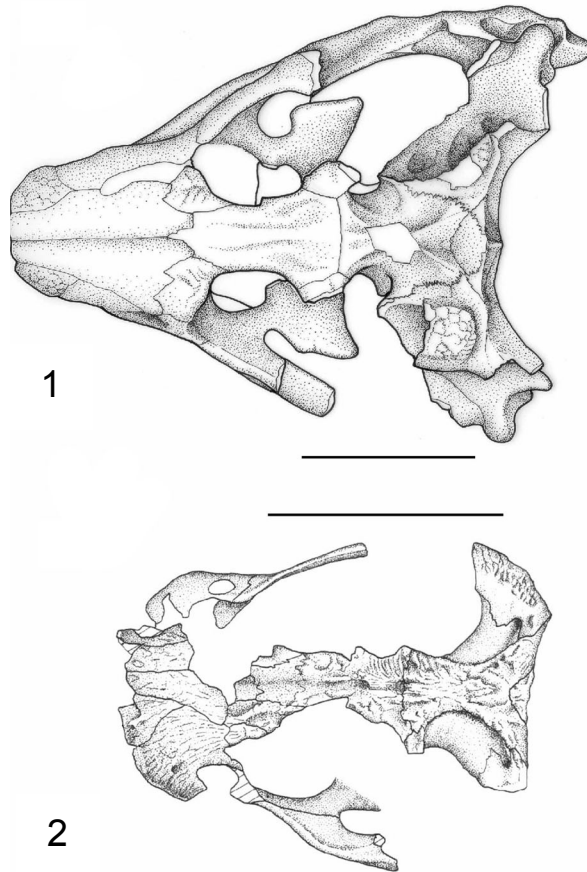


Figura 3. 1, *Notosuchus terrestris* Woodward MLP 64-IV-16-5 en vista dorsal / *Notosuchus terrestris* Woodward MLP 64-IV-16-5 in dorsal view; 2, *Comahuesuchus brachybuccalis* Bonaparte MOZ P 6131 en vista dorsal (modificado de Martinelli, 2003) / *Comahuesuchus brachybuccalis* Bonaparte MOZ P 6131 in dorsal view (modified from Martinelli, 2003). Escala= 5 cm / Scale bar=5 cm.

Patagonia. Sin embargo, estudios filogenéticos recientes (Ortega *et al.*, 2000; Pol y Gasparini, 2007) han demostrado una estrecha relación entre algunos notosauquios y Baurusuchidae. De este modo, el clado Notosuchia contiene también a Baurusuchidae como un subgrupo de formas depredadoras de dientes zifodontes que se diversificó en el Cretácico Tardío de América del Sur, incluyendo a *Cynodontosuchus rothi* Woodward de la Formación Bajo de la Carpa.

Los Peirosauridae son, en cambio, un grupo de menor diversidad y cuentan con *Lomasuchus palpebrosus* Gasparini, Chiappe y Fernández y *Peirosaurus torminni* Price (Gasparini *et al.*, 1991) como sus dos representantes en el Cretácico Tardío de Argentina. Estas formas suelen considerarse como cercanamente emparentadas con Neosuchia y poseen afinidades estrechas con otros taxones cretácicos de Gondwana (e.g., *Trematochampsia* Buffetaut, *Hamadasuchus* Buffetaut, *Uberabasuchus* Carvalho, Ribeiro y Avilla, *Mahajangasuchus* Buckley y Brochu).

Los formas registradas en el Cretácico de Argentina muestran afinidades estrechas con otros taxones del Cretácico de Gondwana (Brasil, África, Madagascar), conformando asociaciones de Crocodyliformes que contrastan claramente con aquellas del Hemisferio Norte. Sumado a esto, el registro argentino (y gondwánico) es único por su remarcable abundancia y diversidad para el Cretácico Tardío. Esta diversidad taxonómica se refleja también en una notable diversidad morfológica (en particular en la anatomía rostral y dentaria de los Notosuchia), lo cual permite inferir la existencia de una diversidad ecológica mucho mayor que la observada en representantes vivientes de Crocodyliformes.

Pterosaurios (L.S. Codorinú)

Los restos de pterosaurios cretácicos argentinos, provenientes de ambientes continentales, se han registrado en tres localidades del centro y del sur del país. Uno proviene de los estratos de la sección inferior de la Formación La Amarga, unidad recientemente referida al Barremiano-Aptiano inferior (Cretácico Inferior) por Leanza *et al.* (2004). El material (MACN-N 02), un fémur derecho incompleto pero preservado en tres dimensiones, fue descrito inicialmente por Montanelli (1987) y posteriormente por Bonaparte (1996). Montanelli (1987) refirió este material a los Pterodactyloidea, debido al tamaño conspicuo de la cabeza femoral, y recalzó su posible relación con *Herbstosaurus*. Actualmente, se considera que MACN-N 02 es un pterodactiloideo no-ornitoeiroideo. MACN-N 02 fue hallado en rocas depositadas en un ambiente continental próximo a la costa, y está asociado a grandes dientes de terópodos

y restos de saurópodos y mamíferos (Leanza *et al.*, 2004).

El otro espécimen neuquino fue recolectado de la localidad Loma de la Lata, en la costa noreste del Lago Los Barreales, en las areniscas de la Formación Portezuelo, correspondiente al Turoniano superior-Coniaciano inferior (Cretácico Superior). El ejemplar (MUCPv 358) consiste únicamente en un fragmento epifisario de una ulna; en el cual se observan caracteres que sugieren una relación con los pterodactiloideos Azhdarchidae (Kellner *et al.*, 2004). Para el pterosaurio de Lago Los Barreales se estima una envergadura de 6 m, lo que podría convertirlo en el reptil volador más grande de América del Sur.

La localidad más importante de Argentina que ha brindado restos de pterosaurios es la Sierra de Las Quijadas, en la provincia de San Luis. Los especímenes fueron recolectados de los afloramientos de la Formación Lagarcito, de edad albiana (Cretácico Temprano). Los pterosaurios analizados hasta el momento en esta localidad, pertenecerían a una sola especie, *Pterodaustro guinazui* Bonaparte (figura 4). La gran cantidad de ejemplares asignados a este taxón (aproximadamente 300) hace de esta especie el pterosaurio sudamericano mejor representado (Sánchez, 1973; Codorniu, 2005).

Recientes análisis filogenéticos revelan una estrecha relación de *P. guinazui*, como grupo hermano de *Ctenochasma elegans* Wagner. Los dientes mandibulares de *Pterodaustro* son extraordinariamente alargados en forma de cerdas o filamentos. Se encuentran muy cerca unos de otros, contactando por sus bordes, de modo que existe una asombrosa cantidad de dientes por centímetro lineal de dentario (entre 25-28). De este modo, la mandíbula completa de *Pterodaustro* presentaría un elevado número de dientes (aproximadamente 1000). El espesor milimétrico, combinado con la disposición paralela de cada diente y su elevado número, forman una verdadera malla o cesta, única en su tipo entre los pterosaurios, cuya función habría sido la de filtrar organismos muy pequeños.

Dinosaurios ornitisquios (R.A. Coria)

Los ornitisquios sudamericanos, con la única excepción del registro de un ornitópodo en el Jurásico de Venezuela, son en su mayor parte patagónicos (véase Coria, 1999; Coria y Cambiaso, 2007) y comparados con los saurisquios, son escasos y poseen una menor diversidad taxonómica. El registro argentino de Ornithischia incluye dos formas triásicas: una de provincia de La Rioja, *Pisanosaurus mertii* Casamiquela, que ha sido atribuida a grupos basales de ornitisquios (Casamiquela, 1967; Bonaparte, 1976) o, como hipótesis alternativa, a grupos basales de or-

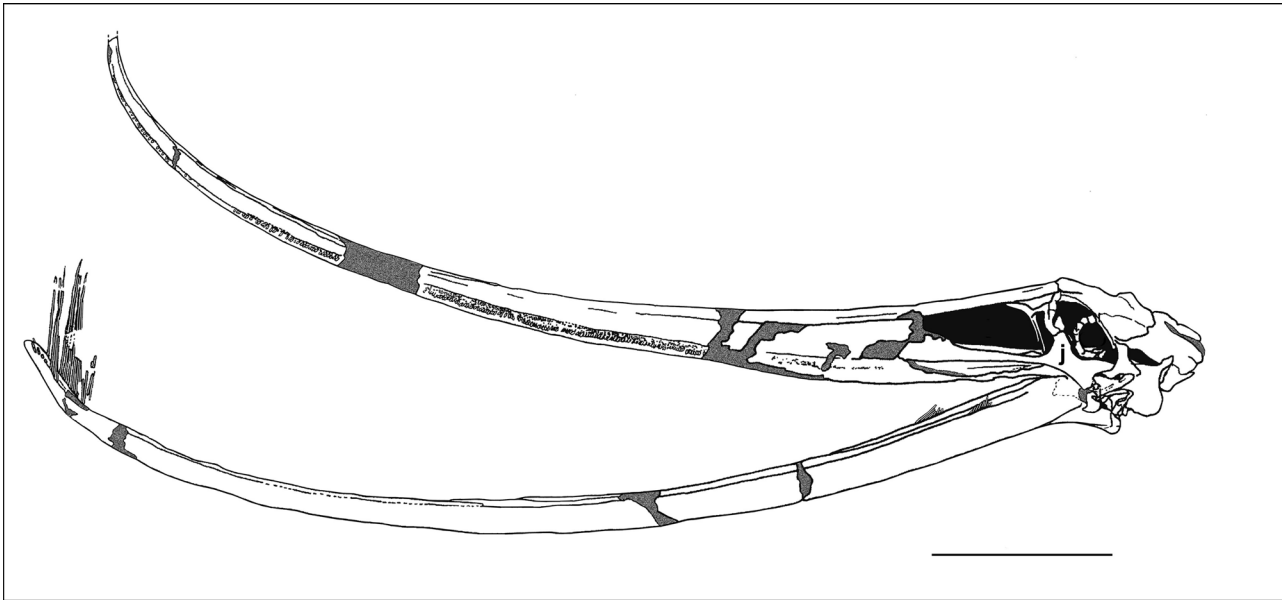


Figura 4. Cráneo y mandíbulas del pterosaurio *Pterodaustro guinazui* Bonaparte (MHIN-UNSL-GEO-V 57) (modificado de Chiappe *et al.*, 2000). Escala=5 cm / skull and jaws of *Pterodaustro guinazui* Bonaparte (MHIN-UNSL-GEO-V 57) (modified from Chiappe *et al.*, 2000) Scale bar=5 cm.

nitópodos (Sereno, 1991), y un resto fragmentario procedente de la provincia de Santa Cruz, vinculado a Heterodontosauria (Báez y Marsicano, 2001).

No habiendo sido reportados en niveles jurásicos, los ornitisquios tienen una presencia notoria en sedimentitas cretácicas (figura 5), en donde se han registrado ornitópodos basales (Coria y Salgado, 1996a; Coria, 1999; Coria y Calvo, 2002; Novas *et al.*, 2004; Coria *et al.*, 2007), estegosaurios (Bonaparte, 1996), anquilosaurios (Salgado y Coria, 1996) y hadrosaurios (Casamiquela, 1967; Bonaparte *et al.*, 1984; Powell, 1987; González Riga y Casadío, 2000; Luna *et al.*, 2003).

El registro fósil disponible y las hipótesis sobre las relaciones filogenéticas de los ornitópodos registrados en Patagonia [que incluyen *Gasparinisaura cincosaltensis* Coria y Salgado, "*Loncosaurus argentinus*" Ameghino, *Notohypsilophodon comodorensis* Martínez, y *Anabisetia saldiviai* Coria y Calvo (Coria y Salgado, 1996a, 1996b; Martínez, 1998; Coria y Calvo, 2002)], en formaciones depositadas con anterioridad al límite Campaniano medio, corresponderían, sobre la base de datos filogenéticos, a una radiación sudamericana de origen pangeico (Coria, 1999; Coria y Cambiaso, 2007), que incluiría a un fragmentario registro de Stegosauria (Bonaparte, 1996). En cambio, los hadrosaurios y anquilosaurios registrados en niveles Campaniano-Maastrichtianos, serían el producto de fenómenos de dispersión desde América del Norte (Bonaparte *et al.*, 1984; Salgado y Coria, 1996), que habrían alcanzado incluso el continente antártico (Case *et al.*,

2000; Salgado y Gasparini, 2006). *Talenkauen santacruzensis* Novas, Cambiaso y Ambrosio (figura 6), del Campaniano superior-Maastrichtiano de Santa Cruz ha sido considerado por Novas *et al.* (2004) como parte de una asociación endémica de iguanodontes basales, junto con *Gasparinisaura* y *Anabisetia*.

No obstante, es poco lo que se sabe sobre las relaciones filogenéticas de los hadrosaurios sudamericanos. Desde hace varias décadas se conocen restos de varias formas de hadrosaurios: *Secernosaurus koernerii* Brett-Surman (Brett-Surman, 1979), *Kritosaurus australis* Bonaparte, Franchi, Powell y Sepúlveda (Bonaparte *et al.*, 1984), un ejemplar articulado y semicompleto asignado preliminarmente a los Lambeosaurinae (Powell, 1987) y materiales fragmentarios de La Pampa (González Riga y Casadío, 2000) y Chubut (Luna *et al.*, 2003). Que estas formas sean descendientes de otras del Hemisferio Norte, o representen un linaje con raíces endémicas y viciante con las formas boreales, son las hipótesis alternativas que se pretenden abordar en proyectos actualmente en curso.

Una consecuencia inmediata de la información obtenida a partir de los resultados del análisis filogenético será de utilidad para aquellos proyectos de índole biogeográfico. Hasta la fecha, estos trabajos se han enfrentado a la falta de análisis de las relaciones de parentesco de los hadrosaurios argentinos, que son un interesante componente de la fauna de vertebrados continentales del Cretácico Superior de nuestro continente.

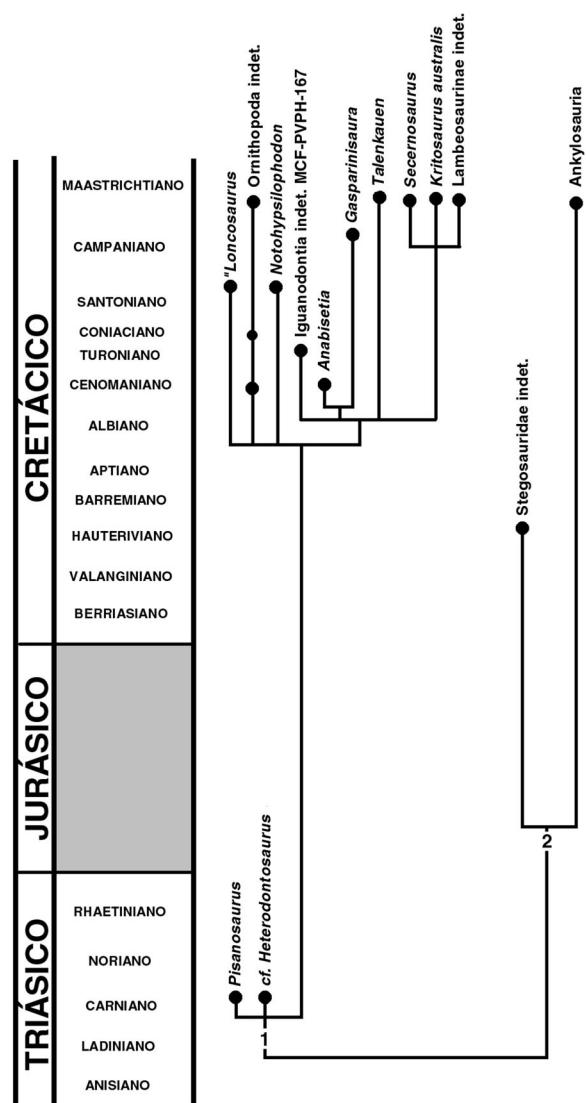


Figura 5. Cladograma calibrado estratigráficamente de las formas de dinosaurios ornitíscios más relevantes de Argentina. Nodo 1: Ornithopoda, Nodo 2: Thyreophora. Modificado de Coria (1999) / stratigraphically calibrated cladogram of ornithischian dinosaurs from Argentina. Node 1: Ornithopoda, Node 2: Thyreophora. Modified from Coria (1999).

Dinosaurios saurisquios saurópodos (B.J. González Riga y J.O. Calvo)

En Argentina, los restos de dinosaurios sauropodomorfos son abundantes y diversos. Del Triásico Superior proviene un numeroso grupo de prosaurópodos, mientras que los saurópodos tienen su registro a partir del Jurásico Medio hasta su extinción a fines del Cretácico, dando origen a sucesiones y reemplazos faunísticos. Los eusaurópodos basales jurásicos, agrupados antiguamente en la familia Cetiosauridae, son reemplazados por los neosaurópodos Diplodocoidea y estos, a su vez, ocupan los habitats de los primitivos Titanosauria, que finalmente dan

origen a titanosaurios derivados (Titanosauridae, Saltasaurinae), los que dominan finalmente los ecosistemas del Cretácico Tardío.

Cretácico Inferior. Los saurópodos del Cretácico Inferior muestran un progresivo cambio faunístico, donde los Diplodocimorpha son reemplazados por los Titanosauriformes. Dentro de los primeros se destaca *Amargasaurus* Salgado y Bonaparte (Salgado y Bonaparte, 1991), un Dicraeosauridae con espinas neurales hipertrofiadas y bifurcadas (figuras 7.3, 7.5), cuyos restos proceden del Cretácico Inferior de Neuquén. Del Aptiano proceden materiales asignados a Rebbachisauridae, como *Rebbachisaurus* sp. (Calvo y Salgado, 1996), los que originalmente fueron referidos a un nuevo taxón denominado *Rayosaurus* Bonaparte (Bonaparte, 1996). Por otro lado, del Cenomaniano procede *Rebbachisaurus tessonei* Calvo y Salgado (Calvo y Salgado, 1995), un taxón de relevancia paleobiogeográfica representado por un esqueleto relativamente completo. El registro de *Rebbachisaurus* en Patagonia es objeto de debate (véase Calvo, 1999). Sobre este punto, Salgado *et al.* (2004) proponen sustituir la asignación genérica de *R. tessonei* por *Limaysaurus tessonei*, al describir nuevos materiales de Rebbachisauridae del Cretácico Inferior de Neuquén. Tal como se observa, los Rebbachisauridae constituyen un clado de interés sistemático que requiere nuevos hallazgos y la continuación de los estudios comparativos.

También del Aptiano-Albiano procede *Agustinia* Bonaparte (Bonaparte, 1999a), un saurópodo asignado inicialmente a una nueva familia denominada Agustinidae por sus espinas neurales dorsales de aspecto extraño, pero referido posteriormente a Titanosauria por Wilson (2002). Con respecto a los titanosauriformes se destaca *Chubutisaurus* Del Corro (Del Corro, 1975), del Aptiano de Chubut, y *Ligabuesaurus* Bonaparte, González Riga y Apesteguía (Bonaparte *et al.*, 2006), un titanosaurio basal de Neuquén.

Cretácico Superior. Los Titanosauria son los saurópodos dominantes del Cretácico Superior. La mayoría de las especies están representadas por restos incompletos colectados desde fines del siglo XIX [e.g. *Neuquensaurus* Huene; *Argyrosaurus* Lydekker; *Antarctosaurus* Huene (Lydekker, 1893; Huene, 1929)]. No obstante, en las últimas décadas, el hallazgo de nuevos taxones como *Saltasaurus* Bonaparte y Powell, *Epachthosaurus* Powell, *Andesaurus* Calvo y Bonaparte (figura 7.4), *Aelosaurus* Powell (figura 7.4), *Pellegrinisaurus* Salgado, *Rocasaurus* Salgado y Azpilicueta, *Mendozasaurus* González Riga (figuras 7.2, 7.4), *Rinconosaurus* Calvo y González Riga, *Bonitasaura* Apesteguía, y *Bonatitan* Martinelli y Forasiepi (Bonaparte y Powell, 1980; Powell, 1986, 1990; Calvo y Bonaparte, 1991; Salgado, 1996; Salgado

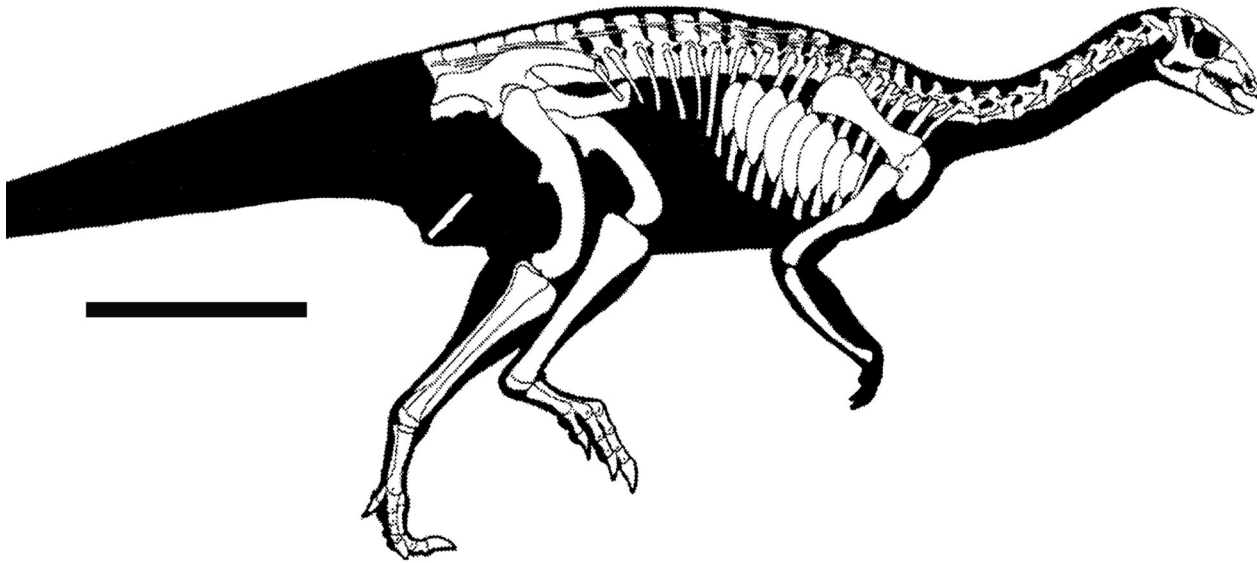


Figura 6. *Talenkauen santacrucensis* Novas, Cambiaso y Ambrosio (holotipo, MPM 10001) (modificado de Novas *et al.*, 2004). Escala= 50 cm / *Talenkauen santacrucensis* Novas, Cambiaso y Ambrosio (holotipo MPM 10001) (modified from Novas *et al.*, 2004). Scale bars=50 cm.

y Azpilicueta, 2000; Calvo y González Riga, 2003; González Riga, 2003; Apesteguía, 2004; Martinelli y Forasiepi, 2004), así como especímenes articulados o bien preservados de géneros ya conocidos [e.g. *Epachthosaurus* (Martínez *et al.*, 2004) y *Neuquensaurus* (Salgado *et al.*, 2005a) (figura 7.4)], junto con el registro de huevos y embriones excepcionalmente preservados (Calvo *et al.*, 1997; Chiappe *et al.*, 2001) (figura 7.1), han abierto interesantes perspectivas para el estudio de este clado, especialmente bajo la aplicación de nuevos enfoques (cladística, paleohistología ósea, ontogenia, biomecánica, tafonomía).

La diversidad anatómica de este registro, especialmente en la serie cervical y caudal (figuras 7.2-7.4) (Bonaparte, 1999b; Wilson *et al.*, 1999; Calvo y González Riga, 2003; González Riga, 2005), y el dispar tamaño de los taxones, que incluye formas gigantes [como *Argentinosaurus* Bonaparte y Coria (Bonaparte y Coria, 1993) y *Puertasaurus* Novas, Salgado, Calvo y Agnolin (Novas *et al.*, 2005b), ambos de unos 30 a 35 m de longitud], y pequeñas (como *Saltausaurus* y *Neuquensaurus*, de unos 7 a 10 m de longitud) confirma el desarrollo de variados tipos adaptativos que prosperaron a fines del Cretácico en América del Sur, paralelizando las faunas de ornitomisquios de América del Norte y Eurasia. El análisis tafonómico de dinosaurios en la Cuenca Neuquina (González Riga y Astini, 2007) junto con el estudio de numerosas huellas fósiles localizadas en las provincias de Mendoza y Neuquén (Calvo, 1991; González Riga y Calvo, 2006), han permitido iniciar el conocimiento sobre los diversos ambientes que habitaron y su vinculación con otros vertebrados cretácicos.

Filogenéticamente, el análisis de Salgado *et al.* (1997), marcó un hito al determinar que Titanosauria tenía más afinidades con Brachiosauridae que con Diplodocidae. A partir de allí, los estudios filogenéticos posteriores, si bien no han incluido a todos los taxones recientemente descubiertos en Argentina, son coincidentes, considerando a *Andesaurus* como un taxón basal y a los Saltosaurinae (*Saltasaurus*, *Neuquensaurus*) como formas derivadas (véase Wilson, 2006).

Finalmente, análisis morfológicos sobre los cráneos de embriones (figura 7.1) indican profundos cambios en las etapas ontogenéticas tempranas de los titanosaurios, y su vinculación con formas ancestrales de los sauropodomorfos (Salgado *et al.*, 2005b).

Dinosaurios saurisquios terópodos (F.E. Novas y L.M. Chiappe)

Argentina provee del registro fósil más amplio e informativo de terópodos cretácicos del Hemisferio Sur, incluyendo alrededor de 20 géneros agrupados en dos linajes principales de Theropoda: Abelisauroida y Tetanurae. Los Abelisauroida (Bonaparte, 1991b) son los terópodos más frecuentemente hallados en rocas cretácicas de nuestro país (figura 8). Los Tetanurae son conocidos en Argentina por *Megaraptor* Novas (Calvo *et al.*, 2004), *Carcharodontosauridae* [*Giganotosaurus* Coria y Salgado, *Tyrannotitan* Novas, de Valais, Vickers-Rich y Rich, *Mapusaurus* Coria y Currie (Coria y Salgado, 1995; Novas *et al.*, 2005a; Coria y Currie, 2006)], y una amplia gama de celurosaurios (Novas y Pol, 2005). Estos

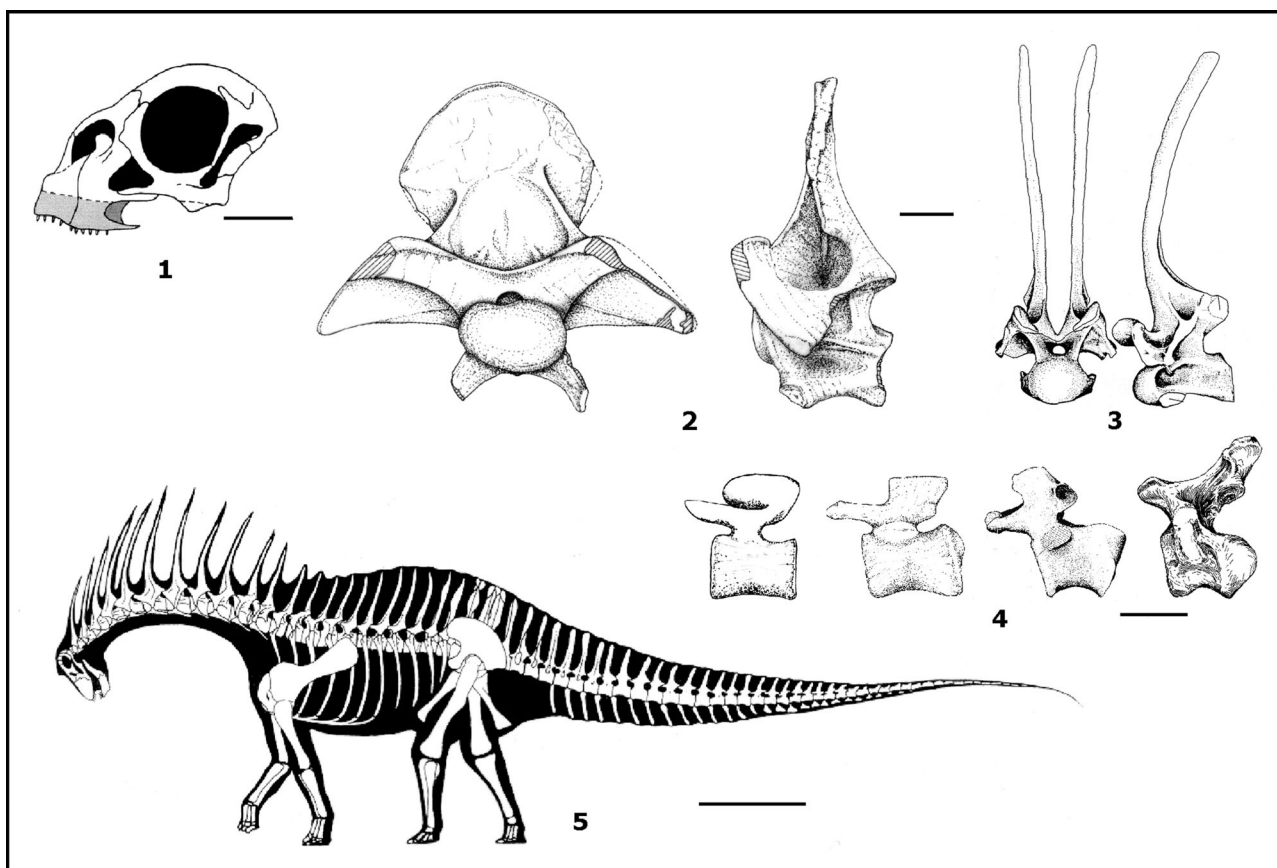


Figura 7. Saurópodos cretácicos de Argentina / *Cretaceous sauropods from Argentina*. **1,** Reconstrucción de un cráneo de un embrión de saurópodo hallado en Auka Mahuevo, Neuquén (modificado de Salgado et al., 2005b). Escala=1 cm / *Reconstruction of an embryonic skull of sauropod recovered in Auka Mahuevo, Neuquén (modified from Salgado et al., 2005b). Scale bar=1 cm*; **2,** vértebra cervical del titanosaurio *Mendozaesaurus* González Riga (IANIGLA-PV 076/1) (según González Riga, 2005) en comparación con una vértebra cervical del dicraeosáurido *Amargasaurus* Salgado y Bonaparte; **3,** (MACN-N 15) (según Salgado y Bonaparte, 1991), ambas en vistas anterior y cervical. Escala=10 cm / *cervical vertebra of the titanosaur Mendozaesaurus neguyelap* González Riga (IANIGLA-PV 076/1) (after González Riga, 2005) compared with a cervical vertebra of the dicraeosaurid *Amargasaurus* Salgado y Bonaparte (3) (MACN-N 15) (after Salgado and Bonaparte, 1991), both in anterior and lateral views. Scale bar=10 cm; **4,** vértebras caudales medio-posteriores de titanosaurios en vista lateral, de izquierda a derecha: *Andesaurus* Calvo y Bonaparte (MUCPv-132) *Mendozaesaurus* González Riga (IANIGLA-PV 065/16), *Aeolosaurus* Powell (MPCA 27174) y *Neuquensaurus* (MLP CS 1394) (tomado de Calvo y Bonaparte, 1991; González Riga 2003; Salgado y Coria, 1993; Huene, 1929, respectivamente). Escala=10 cm / *middle-posterior caudal vertebrae in lateral view; from left to right: Andesaurus* Calvo y Bonaparte (MUCPv-132), *Mendozaesaurus* González Riga (IANIGLA-PV 065/16), *Aeolosaurus* Powell (MPCA 27174) and *Neuquensaurus* Huene (MPL CS 1394) (after Calvo and Bonaparte, 1991; González Riga, 2003; Salgado and Coria, 1993; Huene, 1929, respectively). Scale bar=10 cm; **5,** Reconstrucción del esqueleto del dicraeosáurido *Amargasaurus* Salgado y Bonaparte del Cretácico Inferior de Neuquén (según Salgado, 1999). Escala=1 m / *skeletal restoration of the dicraeosaurid Amargasaurus* Salgado y Bonaparte from the Lower Cretaceous of Neuquén (after Salgado, 1999). Scale bar=1m.

últimos se diversificaron prolíficamente en América del Sur, estando representados, además de las aves, por los Alvarezsauridae (*Alvarezsaurus* Bonaparte, *Patagonykus* Novas [Novas, 1996]) y los Deinonychosauria [*Unenlagia* Novas y Puerta, *Neuquenraptor* Novas y Pol, *Buitreraptor* Makovicky, Apesteguía y Agnolín, y probablemente *Unquillosaurus* Powell (Novas y Puerta, 1997; Novas y Agnolín, 2004; Makovicky et al., 2005; Novas y Pol, 2005)].

Las faunas de terópodos no-avianos sudamericanos comparten con África la presencia de espinosáuridos, carcarodontosáuridos, deinonicosaurios y, sobre todo, de abelisauroides (estos últimos también registrados en Madagascar e India), indicando la existencia de una fauna de terópodos común para

vastas áreas de Gondwana. En contraste, las diferencias entre las faunas de terópodos de América del Sur y Laurasia son importantes. Por ejemplo, los abelisauroides y los carcarodontosáuridos no han sido documentados en América del Norte y Asia, y, como contrapartida, los Tyrannosauridae Laurásicos permanecen aún desconocidos en los continentes gondwánicos. Esta información ha llevado a pensar que un prolongado aislamiento paleobiogeográfico entre continentes Gondwánicos y Laurásicos perduró durante la mayor parte del período Cretácico (Bonaparte, 1986a). Sin contraponerse con esta interpretación, la presencia en América del Sur de formas basales de alvarezsáuridos y deinonicosaurios (con numerosos registros en América del Norte y Asia) po-

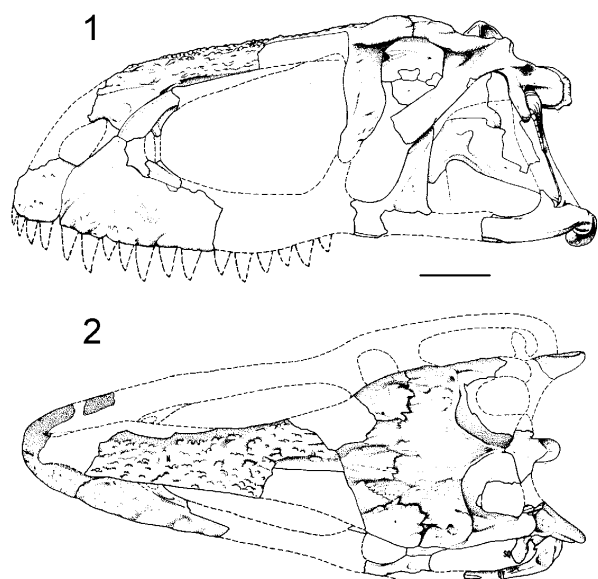


Figura 8. *Abelisaurus comahuensis* Bonaparte y Novas, MPCA 11098, en vistas lateral (1) y dorsal (2). Modificado de Bonaparte y Novas (1985). Escala=10 cm / *Abelisaurus comahuensis* Bonaparte y Novas, MPCA 11098, in lateral (1) and dorsal (2) views. Modified from Bonaparte and Novas (1985). Scale bar=10 cm.

dría explicarse en el contexto del modelo de la vicarianza (Novas y Pol, 2005), interpretándose que ambos linajes fueron descendientes de celurosaurios jurásicos que habían adquirido para ese momento una amplia distribución a nivel mundial.

En América del Sur, el rol de depredadores pequeños fue compartido por abelisauroideos y celurosaurios de diversa filiación, esquema que se verifica durante la mayor parte del Cretácico. Entre el Barremiano y el Turoniano, el rol de superdepredadores fue desempeñado, en tanto, por espinosáuridos, abelisáuridos, carcarodontosáuridos, y megarraptóridos. En tiempos post-Turonianos se produjo la extinción de la mayoría de estos grandes carnívoros, exceptuando los abelisáuridos que mantuvieron su diversidad y abundancia (Novas *et al.*, 2005a). Dentro del amplio repertorio de celurosaurios del Cretácico Tardío, se verifica la inesperada radiación de grandes deinonicosaurios Campaniano-Maastrichtianos, representados por *Unquillosaurus* (Novas y Agnolín, 2004) y una forma aún innominada (Novas *et al.*, 2004).

Los terópodos avianos cretácicos de Argentina son relativamente escasos y restringidos a los últimos 20 millones de años del Cretácico (lapso Coniaciano-Maastrichtiano). Sin embargo, los restos registrados reflejan una avifauna muy diversa, morfológica, filogenética, y ecológicamente, desde ornithothoraces basales voladores (como las enantiornites *Neuquenornis volans* Chiappe y Calvo del Santoniano-Campaniano de la ciudad de Neuquén, y del Maastrichtiano del noroeste argentino, *Yungavolucris*

brevipedalis Chiappe, *Soroavisaurus australis* Chiappe, *Lectavis bretincola* Chiappe) y no voladoras (como el ornithuromorfo basal *Patagopteryx deferrariisi* Alvarenga y Bonaparte, del Santoniano-Campaniano de Neuquén), hasta ornithurae pre-neornithes (como *Limenavis patagonica* Clarke y Chiappe, del Campaniano-Maastrichtiano de la provincia de Río Negro), y un resto de una posible ave neornithe (de niveles del Cretácico Superior de la provincia del Neuquén) (Walker, 1981; Alvarenga y Bonaparte, 1992; Chiappe y Calvo, 1994; Clarke y Chiappe, 2001; Agnolín *et al.*, 2006; Chiappe, 2007). El escaso registro de aves Cretácicas argentinas es, no obstante, muy significativo, dado el limitado material de aves Mesozoicas de Gondwana y recientes propuestas que sugieren un origen austral para las Neorniothes (aves modernas) (Chiappe, 2007).

Mamíferos (J.F. Bonaparte)

Los mamíferos mesozoicos de América del Sur representan la evidencia mamaliana más amplia y significativa de Gondwana, con una diversidad taxonómica e implicancias evolutivas insospechadas.

Cretácico Inferior. *Vincelestes neuquenianus* Bonaparte de la Formación La Amarga, Neuquén (Bonaparte, 1986b; figura 9) representado por diversos y completos materiales craneanos y postcraneanos, ampliamente estudiados por G. Rougier y por diversos paleontólogos extranjeros, fue reiteradamente interpretado como una especie pre-tribosfénica insertada en el amplio escenario taxonómico y evolutivo de los mamíferos jurásico-cretácicos de Laurasia, especialmente vinculado a los grupos no-tribosfénicos como Dryolestoides u otros "Eupantotheria" (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004).

No obstante, un análisis de caracteres inédito realizado por J. Bonaparte, demuestra que *Vincelestes* Bonaparte es parte integrante de la evolución gondwánica de mamíferos mesozoicos, ubicándose en el cladograma como una forma estrechamente vinculada a los mamíferos australofénidos. Los caracteres analizados comparativamente incluyen sólo aquellos de la mandíbula y dentición inferior, pues no se conocen restos craneanos elocuentes de otros mamíferos gondwánicos para su comparación. Los 88 caracteres usados fueron tomados de Luo *et al.* (2002). El estado de los caracteres usado por esos autores fue modificado en unos pocos casos, a partir de observaciones en el material de *Vincelestes* y el estudio de la tesis de Rougier (Rougier, 1993). La condición pre-tribosfénica reconocida por varios autores para *Vincelestes* se confirma, con la aclaración que sería pre-australofénida y no pre-boreosfénida.

Cretácico Superior. Las evidencias de mamíferos de

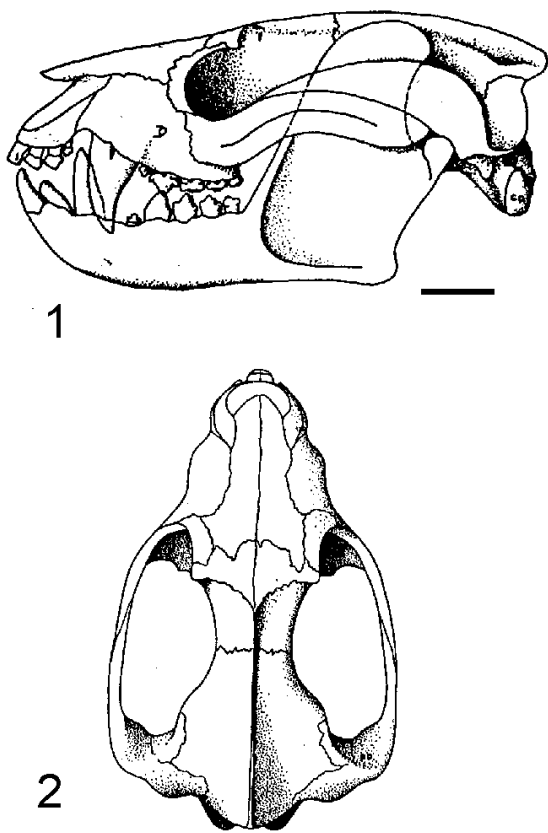


Figura 9. *Vincelestes neuquenianus* Bonaparte, reconstrucción del cráneo basada en MACN-N 04, en vistas lateral izquierda (1) y dorsal (2) (Modificado de Bonaparte y Rougier, 1987). Escala=10 mm / *Vincelestes neuquenianus* Bonaparte, reconstruction of the skull based on MACN-N 04, in left lateral (1) and dorsal (2) views (Modified from Bonaparte and Rougier, 1987). Scale bar=10 mm.

nuestro continente están limitadas a los descubrimientos hechos en nuestra Patagonia, excepto por un material muy poco diagnóstico de Brasil (Bertini *et al.*, 1993). Los mamíferos del Cretácico Superior reconocidos hasta el presente no incluyen ninguna evidencia confiable de metaterios o euterios. En cambio, existió una diversidad de triconodontes, multituberculados, un simetrodonte y driolestoideos. La interpretación taxonómica de que *Reigitherium bunodonta* Bonaparte correspondería a los Docodonta (Pascual *et al.*, 2000) no pasa de ser tentativa. *Reigitherium* Bonaparte es, probablemente, un driolestoideo derivado (Bonaparte, 1990). En Kielan-Jaworowska *et al.* (2004), la asignación a Docodonta de este mamífero de Los Alamitos y La Colonia es sólo provisionalmente considerada.

Entre el variado conjunto de driolestoideos de Los Alamitos basados sólo en molariformes superiores aislados, es probable que más de una especie sea sinónima de otra. Aún así, la notable diversidad de este grupo de mamíferos gondwánicos con algunos linajes que superaron la extinción del límite Cretácico-Terciario, como el caso de los Peligrotheridae, ha si-

do documentada sólo en América del Sur, con algún registro dudoso en Madagascar.

En la lista de mamíferos de esta antigüedad que se inserta en este breve reporte, se sigue considerando a los gondwanaterios Feruglitheriidae y Sudamericaeidae como integrantes de Multituberculata. La presencia de molariformes hipsodontes en *Gondwanatherium* Bonaparte representa el primer registro de esta condición dentaria en el Cretácico a nivel mundial, y ha sido el factor principal para dudar de sus afinidades con los clásicos multituberculados. No obstante, una extensa tesis doctoral con amplios análisis de caracteres realizada sobre los gondwanaterios (Gurovich, 2006) ha revelado las amplias afinidades con los Multituberculata, y que la condición hipsodonta no siempre es indicadora de fuertes diferencias taxonómicas, según se ha verificado en el estudio de marsupiales australianos que en una misma familia existen especies braquiodontas e hipsodontas.

Los géneros de mamíferos del Cretácico Superior reconocidos son los siguientes: Triconodonta: *Austrotriconodon* Bonaparte; Symmetrodonta: *Bondestius* Bonaparte; Dryolestidae: *Groebertherium* Bonaparte, *Brandonia* Bonaparte, *Leonardus* Bonaparte, *Mesungulatum* Bonaparte, *Paraungulatum* Bonaparte, *Quirogatherium* Bonaparte, *Reigitherium* Bonaparte, *Casamiquelia* Bonaparte, *Alamitherium* Bonaparte, y *Rougiertherium* Bonaparte; Multituberculata (Gondwanatheria): *Feruglitherium* Bonaparte y *Gondwanatherium* Bonaparte.

Conclusión

El territorio argentino provee el registro fósil más amplio e informativo de tetrápodos cretácicos del Hemisferio Sur, incluyendo por el momento a dos géneros de anuros, nueve de tortugas, seis de lepidosaurios, ocho de crocodiliformes, uno de pterosaurios, 22 de dinosaurios saurópodos, 20 de terópodos no-avianos, seis de terópodos avianos, siete de dinosaurios ornitiskios, y 15 de mamíferos.

Sin duda, la mayor abundancia del rico registro de tetrápodos cretácicos continentales de Argentina se encuentra en Patagonia, especialmente en la Cuenca Neuquina y en los depósitos que a finales del Cretácico cubrieron una parte importante del norte patagónico, rebasando los límites de las cuencas continentales (la llamada Plataforma Norpatagónica, Gasparini *et al.*, 2007). Estos últimos sedimentos han brindado, en algunas importantes localidades como Los Alamitos, numerosos restos de tetrápodos de pequeño y mediano tamaño, en particular, lepidosauromorfos y mamíferos.

Con relación al registro de tetrápodos continentales del Cretácico Superior alto, el del Cretácico

Inferior y el Cretácico Superior bajo es escaso. Sin embargo, esta realidad ha comenzado a modificarse en los últimos años, con el descubrimiento de restos significativos y novedosos, y de nuevas y promisorias localidades, como La Amarga y Villa El Chocón, en la provincia de Neuquén, y La Buitrera, en Río Negro.

El cúmulo de conocimientos generado durante los últimos 50 años sobre el Mesozoico de Argentina ha permitido, a algunos investigadores, la identificación de “edades vertebrado” (Bonaparte, 1992) o “asociaciones faunísticas” [Novas, 1997 (únicamente basadas en dinosaurios)] o “asociaciones de tetrápodos” (Leanza *et al.*, 2004). El refinamiento de esos esquemas, sumado al emprendimiento de exploraciones que den como resultado nuevos hallazgos, es sin duda uno de los objetivos centrales que marcarán el pulso de las nuevas investigaciones durante los próximos años.

Durante sus primeros 50 años, *Ameghiniana* ha jugado un rol trascendental en transmitir conocimientos básicos sobre anatomía, sistemática, evolución y distribución estratigráfica de los diferentes grupos de tetrápodos cretácicos registrados; sobre estos estudios deberán desarrollarse futuras investigaciones que cubran distintos aspectos de las temáticas paleontológicas contemporáneas (como paleobiología, paleogeografía y biogeografía), con enfoques interdisciplinarios y la aplicación de nuevas metodologías.

Bibliografía

- Agnolín, F., Novas, F.E. y Lio, G. 2006. Neornithine bird coracoid from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Ameghiniana* 43: 245-148.
- Albino, A.M. 1986. Nuevos Boidae Madtsoiinae en el Cretácico tardío de Patagonia (Formación Los Alamitos, Río Negro, Argentina). 4° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza), *Actas* 2: 15-21.
- Albino, A.M. 1990. Las serpientes de São José de Itaboraí (Edad Itaboraíense, Paleoceno medio), Brasil. *Ameghiniana* 27: 337-342.
- Albino, A.M. 1994. Una nueva serpiente (Reptilia) del Cretácico tardío de Patagonia, Argentina. *Pesquisas* 21: 58-63.
- Albino, A.M. 2000. New record of snakes from the Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Geodiversitas* 22: 247-253.
- Albino, A.M. 2002. El lagarto más antiguo de la Argentina. 1° Congreso “Osvaldo A. Reig” de Vertebradología básica y evolutiva e Historia y Filosofía de la Ciencia (Buenos Aires), *Resúmenes*: 21.
- Albino, A.M. 2007. Lepidosauromorpha. En: Z. Gasparini, L. Salgado. y R.A. Coria (eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*, Indiana University Press, Bloomington, pp. 87-115.
- Albino, A.M. y Caldwell, M. 2003. Hábitos de vida de la serpiente cretácica *Dinilysia patagonica* Woodward. *Ameghiniana* 40: 407-414.
- Alvarenga, H.M.F. y Bonaparte, J.F. 1992. A new flightless land bird from the Cretaceous of Patagonia. En: K.E. Campbell (ed.), *Papers in Avian Paleontology, Honoring Pierce Brodkorb*, Los Angeles: Natural History Museum of Los Angeles County, Science, Series 36, pp. 51-64.
- Apesteguía, S. 2004. *Bonitasaura salgadoi* gen. et sp. nov.: a beaked sauropod from the Late Cretaceous of Patagonia. *Naturwissenschaften* 91: 493-497.
- Apesteguía, S. y Novas, F.E. 2003. Late Cretaceous sphenodontian from Patagonia provides insight into lepidosaur evolution in Gondwana. *Nature* 425: 609-612.
- Apesteguía, S. y Zaher, H. 2006. Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. *Nature* 440: 1037-1040.
- Apesteguía, S., Agnolín, F.L. y Lio, L. 2005. An early Late Cretaceous lizard from Patagonia, Argentina. *Comptes Rendus Palevol* 4: 311-315.
- Báez, A.M. 1981. Redescription and relationships of *Saltenia ibanezi*, a Late Cretaceous pipid frog from northwestern Argentina. *Ameghiniana* 18: 127-154.
- Báez, A.M. 1987. The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales (Paleontología)* 3: 121-130.
- Báez, A.M. 1994. Nueva información sobre los anuros de la Formación Los Alamitos (Campaniano-Mastrichtiano) del nordeste de Patagonia, Argentina. 6° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Trelew), *Resúmenes*: 18-19.
- Báez, A.M. y Marsicano C.A. 2001. A heterodontosaurid ornithischian dinosaur from the Upper Triassic of Patagonia. *Ameghiniana* 38: 271-279.
- Báez, A.M., Trueb, L. y Calvo, J.O. 2000. The earliest known pipid frog from South America: a new genus from the middle Cretaceous of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 490-500.
- Báez, A.M., Muzzopappa, P. y Nicoli, L. 2007. Anurans from the Candeleros Formation (? Cenomanian-Turonian) of west-central Argentina: new evidence for pipoid evolution. *Cretaceous Research*. (En prensa).
- Barbosa de Moura, G. y Báez, A.M. 2006. Anurans from the Lower Cretaceous Crato Formation of Brazil: a preliminary report. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26, Supplement, 3: 39 A.
- Bertini, R., Marshall, L.G., Gayet, M. y Brito, P. 1993. Vertebrate faunas from the Adamantina and Marília Formations (Upper Baurú Group). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paleontologie, Abhandlungen* 188: 71-101.
- Bona, P. y de la Fuente, M.S. 2005. Phylogenetic and paleobiogeographic implications of *Yaminuechelys maior* (Staeschke, 1929) new comb., a large long-necked chelid turtle from the early Paleocene of Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 569-582.
- Bonaparte, J.F. 1976. *Pisanosaurus mertii* Casamiquela and the origin of the Ornithischia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 50: 808-820.
- Bonaparte, J.F. 1986a. History of the Cretaceous vertebrates of Gondwana. 4° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza), *Actas* 2: 63-95.
- Bonaparte, J.F. 1986b. Sobre Mesungulatum houssayi y nuevos mamíferos cretácicos de Patagonia. 4° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza), *Actas* 2: 48-61.
- Bonaparte, J.F. 1990. New Late Cretaceous mammals from the Los Alamitos Fm. Northern Patagonia. *National Geographic Research* 6: 63-93.
- Bonaparte, J.F. 1991a. Los vertebrados fósiles de la formación Río Colorado, de la ciudad de Neuquén y sus cercanías, Cretácico Superior, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”*. Paleontología 4: 17-123.
- Bonaparte, J.F. 1991b. The Gondwanan theropod families Abelisauridae and Noasauridae. *Historical Biology* 5: 1-25.
- Bonaparte, J.F. 1992. Una nueva especie de Triconodonta (Mammalia), de la Formación Los Alamitos, Provincia de Río Negro y comentarios sobre su fauna de mamíferos. *Ameghiniana* 29: 99-110.
- Bonaparte, J.F. 1996. Cretaceous tetrapods of Argentina. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30: 73-130.
- Bonaparte, J.F. 1999a. An armoured sauropod from the Aptian of Northern Patagonia, Argentina. En: Y. Tomida, T.H. Rich y P. Vickers-Rich (eds.), *Proceeding of the Second Gondwanan*

- Dinosaur Symposium*, National Science Museum Monographs 15: 1-12.
- Bonaparte, J.F. 1999b. Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha. *Ameghiniana* 36: 115-187.
- Bonaparte, J.F. y 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. y Novas, F. 1985. *Abelisaurus comahuensis* n.g.n. sp. Carnosauria del Cretácico tardío de Patagonia. *Ameghiniana* 21: 259-265.
- Bonaparte, J.F. y Powell, J.E. 1980. A continental assemblage of tetrapods from the Upper Cretaceous beds of El Brete, north-western Argentina (Sauropoda, Coelurosauria, Carnosauria, Aves). *Mémoires de la Société Géologique de France* 139: 19-28.
- Bonaparte, J.F. y Soria, M.F. (h). 1985. Nota sobre el primer mamífero del Cretácico Argentino, Campaniano-Maastrichtiano (Condylarthra). *Ameghiniana* 21: 177-183.
- Bonaparte, J.F., Franchi, M.R., Powell J.E. y Sepúlveda, E.C. 1984. La Formación Los Alamitos (Campaniano-Maastrichtiano) del sudoeste de Río Negro, con descripción de *Kritosaurus australis* nov. sp. (Hadrosauridae). Significación paleobiogeográfica de los vertebrados. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 39: 284-299.
- Bonaparte, J.F., González Riga, B.J. y Apesteguía, S. 2006. *Ligabuesaurus leanzai* nov. gen. et sp., a new titanosaur from the Aptian of Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 27: 364-376.
- Brett-Surman, M.K. 1979. Phylogeny and paleobiogeography of hadrosaurian dinosaurs. *Nature* 277: 560-562.
- Broin, F. de. 1987. The Late Cretaceous Fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. Part IV, Chelonia. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales, "Bernardino Rivadavia" Paleontología* 3: 131-139.
- Broin, F. de. 1988. Les tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana au Crétacé et la dispersion géographique des tortues pleurodires à partir du Crétacé. *Studia Geológica Salmanticensia. Studia Palaeocheloniologica* 2: 103-142.
- Broin, F. de y de la Fuente, M.S. 1993. Les tortues fossiles d'Argentine: Synthèse. *Annales de Paléontologie* 79: 169-232.
- Budney, A.A., Caldwell, M.W. y Albino, A.M. 2006. Tooth socket histology in the Cretaceous snake *Dinilysia*, with a review of Amniote dental attachment tissues. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 138-145.
- Cadena Rueda, E.A. y Gaffney, E.S. 2005. *Notoemys zapatoensis*, a new side-necked turtle (Pleurodira: Platycheilyidae) from the Early Cretaceous of Colombia. *American Museum Novitates* 3470: 1-19.
- Caldwell, M.W. y Albino, A.M. 2001. Palaeoenvironment and palaeoecology of three Cretaceous snakes: *Pachyophis*, *Pachyrhachis*, and *Dinilysia*. En: S.F. Vizcaíno, R.A. Fariña y C. Janis (eds.), *Biomechanics and Palaeobiology of Vertebrates*, *Acta Palaeontologica Polonica* 46: 71-86.
- Caldwell, M.W. y Albino, A.M. 2003. Exceptionally preserved skeletons of the Cretaceous snake *Dinilysia patagonica* Woodward, 1901. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 861-866.
- Calvo, J.O. 1991. Huellas fósiles de dinosaurios en la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano) de Picún Leufú, Provincia de Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 28: 241-258.
- Calvo, J.O. 1999. Dinosaurs y other vertebrates of the Ezequiel Ramos Mexía área, Neuquén-Patagonia Argentina. En: Y. Tomida, T.H. Rich, y P. Vickers-Rich (eds.), *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium*, National Science Museum Monographs 15: 13-45.
- Calvo, J.O. y 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.O. y González Riga, B.J. 2003. *Rinconsaurus caudamirus* gen. et sp. nov., a new titanosaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the Late Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Revista Geológica de Chile* 30: 333-353.
- Calvo, J.O. y Salgado, L. 1995. *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov., a new Sauropoda from the Albain-Cenomanian of Argentina; New evidence on the origin of the Diplodocidae. *GAIA* 11: 13-33.
- Calvo, J.O. y Salgado, L. 1996. A land bridge connection between South America y Africa during Albain-Cenomanian times based on sauropod dinosaur evidences. 1º Annual Conference of South Atlantic Mesozoic Correlations- IGCP Project N 381. Salvador. Brazil. 39º Congreso Geológico Brasileiro, Actas 7: 392-393.
- Calvo, J.O., Engelland, S., Heredia, S. y Salgado, L. 1997. First record of dinosaur eggshells (?Sauropoda-Megaloolithidae) from Neuquén, Patagonia, Argentina. *GAIA* 14: 23-32.
- Calvo, J.O., Porfiri, J.D., Veralli, C., Novas, F.E., y Poblete, F. 2004. Phylogenetic status of *Megaraptor namunhuaiquii* Novas based on a new specimen from Neuquén, Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 41: 565-575.
- Casamiquela, R.M. 1964. Sobre un dinosaurio hadrosáurido de la Argentina. *Ameghiniana* 3: 285-312.
- Casamiquela, R.M. 1967. Un nuevo dinosaurio ornitisquio, Triásico (*Pisanosaurus mertii*; Ornithopoda) de la Formación Ischigualasto, Argentina. *Ameghiniana* 5: 47-64.
- Case, J.A., Martin J.E., Chaney D.S., Reguero M., Marensi S.A., Santillana S.M. y Woodburne M.O. 2000. The first duck-billed dinosaur (Family Hadrosauridae) from Antarctica. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 612-614.
- Chiappe, L.M. 2007. Aves. En: Z. Gasparini, L. Salgado y R.A. Coria (eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*, pp. 257-270.
- Chiappe, L.M. y Calvo, J.O. 1994. *Neuquenornis volans*, a new Late Cretaceous bird (Enantiornithes: Avisauridae) from Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14: 230-246.
- Chiappe, L.M., Kellner, A.W.A., Rivarola, D., Dávila, S. y Fox, M. 2000. Cranial morphology of *Pterodaustro guinazui* (Pterosauria: Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of Argentina. *Contributions in Science* 483: 1-19.
- Chiappe, L.M., Salgado, L. y Coria, R.A. 2001. Embryos skulls of titanosaur sauropod dinosaurs. *Science* 293: 2444-2446.
- Clarke, J.A. y Chiappe, L.M. 2001. A new carinate bird from the Late Cretaceous of Patagonia (Argentina). *American Museum Novitates* 3323: 1-23.
- Codorníu, L.S. 2005. Morfología caudal de *Pterodaustro guinazui* (Pterosauria: Ctenochasmatidae) del Cretácico de Argentina. *Ameghiniana* 42: 505-509.
- Coria, R.A. 1999. Ornithopod dinosaurs from the Neuquén Group, Patagonia, Argentina: Phylogeny and biostratigraphy. En: Y. Tomida, T.H. Rich y P. Vickers-Rich (eds.), *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium*, National Science Museum Monographs 15: 47-60. Tokyo, Japón.
- Coria, R.A. y Calvo J.O. 2002. A new iguanodontian ornithopod from the Neuquén Basin, Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 503-509.
- Coria, R.A. y Cambiaso, A.V. 2007. Ornithischia. En: Z. Gasparini, L. Salgado y R.A. Coria (eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*, Indiana University Press, Bloomington, pp. 167-187.
- Coria, R.A. y Currie P.J. 2006. A new carcharodontosaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Upper Cretaceous of Argentina. *Geodiversitas* 28: 71-118.
- Coria, R.A. y Salgado, L. 1995. A new giant carnivorous dinosaur from the Cretaceous of Patagonia. *Nature* 377: 224-226.
- Coria, R.A. y Salgado L. 1996a. A basal Iguanodontia (Ornithopoda-Ornithischia) from the Late Cretaceous of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 445-457.
- Coria, R.A. y Salgado, L. 1996b. "*Loncosaurus argentinus*" Ameghino, 1899 (Ornithischia, Ornithopoda): a revised description with comments on its phylogenetic relationships. *Ameghiniana* 33: 373-376.
- Coria, R.A., Cambiaso, A.V. y Salgado, L. 2007. New records of

- basal ornithopod dinosaurs in the Cretaceous of North Patagonia. *Ameghiniana* 44: 473-477.
- De la Fuente, M.S. 1993. Un posible podocnemididae (Pleurodira: Pelomedusoides) en el Cretácico Tardío de la Patagonia. Implicaciones paleobiogeográficas. *Ameghiniana* 30: 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: 559-575.
- De la Fuente, M.S. 2007. Testudines. En: Z. Gasparini, L. Salgado y R.A. Coria (eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*, Indiana University Press, Bloomington, pp. 50-86.
- De la Fuente, M.S. e Iturralde-Vinent, M. 2001. A new pleurodiran turtle from Jagua Formation (Oxfordian) of Western Cuba. *Journal of Paleontology* 75: 860-869.
- De la Fuente, M.S., de Lapparent de Broin, F. y Manera de Bianco, T. 2001. The oldest and first nearly complete skeleton of a chelid, of the *Hydromedusa* sub-group (Chelidae, Pleurodira), from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Bulletin de la Société Géologique de France* 172: 237-244.
- De la Fuente, M.S., Calvo, J.O. y González Riga, B.J. 2007. A new Cretaceous chelid turtle from Northern Neuquén Basin Argentina. *Ameghiniana* 44: 485-492.
- De la Fuente, M.S., Sterli, J. y Puerta, P. 2007. Las tortugas de la Formación Cerro Barcino (Apiano-Albiano), provincia de Chubut, Argentina. 23° *Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados* (Trelew, 2007). *Ameghiniana* (en prensa).
- Del Corro, G. 1975. Un nuevo saurópodo del Cretácico Superior. *Chubutisaurus insignis* gen. et. sp. nov. (Saurischia-Chubutisauridae) del Cretácico Superior (Chubutiano) Chubut, Argentina. 1° *Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Tucumán), *Actas* 2: 229-240.
- Estes, R., Frazzetta, T.H. y Williams, E.E. 1970. Studies on the fossil snake *Dinilysia patagonica* Woodward: Part I. Cranial morphology. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 140: 25-73.
- Evans, S.E., Milner, A.R. y Musset, F. 1990. A discoglossid frog from the Middle Jurassic of England. *Palaeontology* 33: 299-311.
- Fernández, M.S. y de la Fuente, M.S. 1994. Redescription and phylogenetic position of *Notoemys*: The oldest Gondwanian pleurodiran turtle. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 193: 81-105.
- Ford, L. y Cannatella, D.C. 1993. The major clades of frogs. *Herpetological Monographs* 7: 94-117.
- Frost, D., Grant, T., Faivovich, J., Bain, R.H., Haas, A., Haddad, C.F.B., De Sá, R.O., Channing, A., Wilkinson, M., Donnellan, S.C., Raxworthy, C.J., Campbell, J.A., Blotto, B.L., Moler, P., Drenes, R.C., Nussbaum, R.A., Lynch, J.D., Green, D.M. y Wheeler, W.C. 2006. The Amphibian Tree of Life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 297-370 pp.
- Gaffney, E.S., Rich, T.H., Vickers-Rich, P., Constantine, A., Vacca, R. y Kool, L. 2007. *Chubutemys*, a New Cryptodiran Turtle from the Early Cretaceous of Argentina. *American Museum Novitates* (en prensa).
- Gasparini, Z. 1971. Los Notosuchia del Cretácico de América del Sur como un nuevo Infraorden de los Mesosuchia (Crocodylia). *Ameghiniana* 8: 83-103.
- Gasparini, Z. 1981. Los Crocodylia fósiles de la Argentina. *Ameghiniana* 18: 177-205.
- Gasparini, Z., Chiappe, L.M. y 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.
- Gasparini, Z., Spalletti, L. y de la Fuente, M.S. 1997. Marine reptiles of a Tithonian transgression, western Neuquén Basin, Argentina. Facies and paleoenvironments. *Geobios* 30: 701-712.
- Gasparini, Z., Salgado, L. y Coria, R.A. 2007. Reptilian Faunal Succession in the Mesozoic of Patagonia: an updated overview. En: Z. Gasparini, L. Salgado y R.A. Coria (eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*, Indiana University Press, Bloomington, pp. 335-358.
- Gómez, R.O. y Báez, A.M. 2005. An anilioid snake from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. 2° *Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, Simposio "Evolution of Lepidosaurs in Gondwana"*, *Boletim do resumos*, pp. 126-127.
- González Riga, B.J. 1999. Hallazgo de vertebrados fósiles en la Formación Loncoche, Cretácico Superior de la Provincia de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 36: 401-410.
- González Riga, B.J. 2003. A new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 40: 155-172.
- González Riga, B.J. 2005. Nuevos restos fósiles de *Mendozasaurus neguyelap* (Sauropoda: Titanosauridae) del Cretácico Tardío de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 42: 535-538.
- González Riga, B.J. y Astini, R.A. 2007. Preservation of large titanosaur sauropods in overbank fluvial facies: a case study in the Cretaceous of Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 23: 290-303.
- González Riga, B.J. y Calvo, J.O. 2006. Primer estudio sobre huellas de dinosaurios en la provincia de Mendoza, Argentina. 9° *Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, (Córdoba), *Academia Nacional de Ciencias, Resúmenes*: 284.
- González Riga, B.J. y Casadio, S. 2000. Primer registro de Dinosauria (Ornithischia, Hadrosauridae) en la Provincia de La Pampa (Argentina) y sus implicancias paleobiogeográficas. *Ameghiniana* 37: 341-351.
- Gurovich, Y. 2006. [Evolutionary aspects of Mesozoic mammals: Relationships of the Gondwanatheria. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Buenos Aires, 528 pp. Inédita.].
- Henrici, A. 1998. A new pipoid anuran from the Late Jurassic Morrison Formation at Dinosaur National Monument, Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 321-332.
- Huene, F. 1929. Los Saurisquios y Ornitisquios del Cretácico Argentino. *Anales del Museo de La Plata* 3, 194 pp.
- Huene, F. 1931. Verschiedene mesozoische Wirbeltierreste aus Südamerika. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 66: 181-198.
- Kellner, A.W.A., Calvo, J.O., Sayão, J.M. y Porfiri, J.D. 2004. First pterosaur from the Portezuelo Formation, Neuquén Group, Patagonia, Argentina. 4° *Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, Resumos* pp. 29-30.
- Kielan-Jaworowska, Z.M., Cifelli, R. y Luo, Z.X. 2004. *Mammals from the Age of Dinosaurs*. Columbia University Press, 630 pp.
- Lapparent de Broin, F. de. 2000. The oldest pre-Podocnemidid (Chelonii, Pleurodira), from the Early Cretaceous, Ceará State, and its environments. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 9: 43-95.
- Lapparent de Broin, F. de y de la Fuente, M.S. 2001. Oldest world Chelidae (Chelonii, Pleurodira), from the Cretaceous of Patagonia. *Comptes Rendues Académie des Sciences de Paris* 333: 463-470.
- Lapparent de Broin, F. de, de la Fuente, M.S. y Fernández, M.S. 2007. *Notoemys* (Chelonii, Pleurodira), Late Jurassic of Argentina: new examination of the anatomical structures and comparisons. *Revue de Paleobiologie* (en prensa).
- Leanza H.A. y 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., Apesteguía, S., Novas, F.E. y de la Fuente, M.S. 2004. Cretaceous terrestrial beds from Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapods assemblages. *Cretaceous Research* 25: 61-87.
- Luna, M., Casal G., Martínez R.D., Lamanna M., Ibiricu L. y Ivany, E. 2003. La presencia de un Ornithopoda (Dinosauria: Ornithischia) en el Miembro Superior de la Formación Bajo Barreal (Campaniano-Maastrichtiano?) del Sur del Chubut. 29° *Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Ameghiniana Suplemento Resúmenes* 40: 61R.
- Luo, Z.X., Kielan-Jaworowska, Z.M. y Cifelli, R. 2002. In quest for

- a phylogeny of mesozoic mammals. *Acta Palaeontologica Polonica* 47: 1-78.
- 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.
- Makovicky, P.J., Apesteguía, S. y Agnolín, F.L. 2005. The earliest dromaeosaurid theropod from South America. *Nature* 437: 1007-1011.
- Martinelli, A. 2003. New cranial remains of the bizarre notosuchid *Comahuesuchus brachybuccalis* (Archosauria, Crocodyliformes) from the Late Cretaceous of Río Negro Province (Argentina). *Ameghiniana* 40: 559-572.
- Martinelli, A. y Forasiepi, A.M. 2004. Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Río Negro Province, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* (nueva serie) 6: 257-305.
- Martínez, R.D. 1998. *Notohypsilophodon comodorensis* gen. et sp. nov., un Hypsilophodontidae (Ornithischia: Ornithopoda) del Cretácico Superior de Chubut, Patagonia central, Argentina. *Acta Geológica Leopoldensia* 21: 119-135.
- Martínez, R.D., Giménez, O., Rodríguez, J., Luna, M. y Lamanna, M.C. 2004. An articulated specimen of the basal Titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) *Epachthosaurus sciuttoi* from the Early Late Cretaceous Bajo Barreal Formation of Chubut Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 107-120.
- Meylan, P.A. 1996. Skeletal morphology and relationship of the early Cretaceous side-necked turtle *Araripemys barretoii* (Testudines, Pelomedusoides, Araripemydidae) from the Santana Formation of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 20-33.
- Montanelli, S.B. 1987. Presencia de Pterosauria (Reptilia) en la Formación La Amarga (Hauteriviano-Barremiano) Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 24: 109-113.
- Novas, F.E. 1996. Alvarezsauridae, Late Cretaceous maniraptorans from Patagonia and Mongolia. En: F.E. Novas y R.E. Molnar (eds.), *Proceedings of the Gondwanan Dinosaur Symposium. Memoirs of the Queensland Museum* 39: 675-702.
- Novas, F.E. 1997. South American Dinosaurs. En: P.J. Currie y K. Padian (eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*, Academic Press, New York, pp. 678-689.
- Novas, F.E. y Agnolín, F.L. 2004. *Unquillosaurus ceibali* Powell, a giant maniraptoran (Dinosauria, Theropoda) from the Late Cretaceous of Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* (nueva serie) 6: 61-66.
- Novas, F.E. y Pol, D. 2005. New evidence on deinonychosaurian dinosaurs from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 433: 858-861.
- Novas, F.E. y Puerta, P. 1997. New evidence concerning avian origins from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 387: 390-392.
- Novas, F.E., Cambiaso, A.V. y Ambrosio, A. 2004. A new basal iguanodontian (Dinosauria, Ornithischia) from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Ameghiniana* 41: 75-82.
- Novas, F.E., Canale, J.I. y Isasi, M.P. 2004. Giant deinonychosaurian theropod from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24 (Supplement 3): 98A.
- Novas, F.E., de Valais, S., Vickers-Rich, P. y Rich, T. 2005a. A large Cretaceous theropod from Patagonia, Argentina, and the evolution of carcharodontosaurids. *Naturwissenschaften* 92: 226-230.
- Novas, F.E., Salgado, L., Calvo, J.O. y Agnolín, F. 2005b. Giant titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* (nueva serie) 7: 37-41.
- Ortega, F., Gasparini, Z., Buscalioni, A. y Calvo, J. 2000. A new *Araripesuchus* (Crocodylomorpha, Lower Cretaceous) from northwestern Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 57-76.
- Pascual, R., Goin, F.J., González, A., Ardolino, A. y Puerta, P. A.P.A. Publicación Especial 11, 2007
2000. A Highly derived docodont from the Patagonian Late Cretaceous: evolutionary implications for Gondwanan mammals. *Geodiversitas* 22: 395-414.
- Pol, D. 2005. Postcranial remains of *Notosuchus terrestris* (Archosauria: Crocodyliformes) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 42: 21-38.
- Pol, D. y Apesteguía, S. 2005. New *Araripesuchus* remains from the early Late Cretaceous (Cenomanian-Turonian) of Patagonia. *American Museum Novitates* 3490: 1-38.
- Pol, D. y Gasparini, Z. 2007. Crocodyliformes. En: Z. Gasparini, L. Salgado y R. Coria (eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*, Indiana University Press, Bloomington, pp. 116-143.
- 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. 1987. Hallazgo de un dinosaurio hadrosáurido (Ornithischia, Ornithopoda) en la Formación Allen (Cretácico Superior) de Salitral Moreno, Provincia de Río Negro, Argentina. 10º Congreso Geológico Argentino (San Juan), *Actas* 3: 149-152.
- Powell, J.E. 1990. *Epachthosaurus sciuttoi* gen. et sp. nov., un nuevo dinosaurio saurópodo del Cretácico de Patagonia (Provincia del Chubut, Argentina). 5º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Tucumán), *Actas* 1: 123-128.
- Rage, J.C. y Albino, A.M. 1989. *Dinilysia patagonica* (Reptilia: Serpentes): matériel vertébral additionnel du Crétacé supérieur d'Argentine. Etude complémentaire des vertébrés, variations intraspécifiques et intracolumnaires. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 7: 433-447.
- Reig, O.A. 1959. Primeros datos descriptivos sobre los anuros del Eocretáceo de la provincia de Salta (Rep. Argentina). *Ameghiniana* 1: 3-8.
- Roelants, K., Gower, D.J., Wilkinson, M., Loador, S.P., Biju, S.D., Guillaume, K., Moriau, L. y Bossuyt, F. 2007. Global patterns of diversification in the history of modern amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 887-892.
- Romano, P.S.R. y Azevedo, S.A.K. 2006. Are extant podocnemid turtles relicts of a widespread cretaceous ancestor? *South American Journal of Herpetology* 1: 175-184.
- Rougier, G.W. 1993. [Vincelestes neuquenianus Bonaparte (Mammalia, Theria), primitivo mamífero del Cretácico Inferior de la Cuenca Neuquina. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Buenos Aires, 720 pp. Inédito.].
- Rougier, G.W., de la Fuente, M. y Arcucci, A. 1995. Late Triassic Turtles from South America. *Science* 268: 855-858.
- Salgado, L. 1996. *Pellegrinisaurus powelli* nov. gen. et sp. (Sauropoda, Titanosauridae) from the Upper Cretaceous of Lago Pellegrini, northwestern Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 33: 355-365.
- Salgado, L. 1999. The macroevolution of the Diplodocimorpha (Dinosauria; Sauropoda): a developmental model. *Ameghiniana* 36: 203-216.
- Salgado, L. y Azpilicueta, C. 2000. Un nuevo saltasaurino (Sauropoda, Titanosauridae) de la provincia de Río Negro (Formación Allen, Cretácico Superior), Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 37: 259-264.
- Salgado, L. y Bonaparte, J.F. 1991. Un nuevo saurópodo Dicraeosauridae, *Amargasaurus cazaui* gen. et sp. nov., de la Formación La Amarga, Neocomiano de la provincia de Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 28: 333-346.
- Salgado, L. y Coria, R.A. 1993. El género *Aeolosaurus* (Sauropoda, Titanosauridae) en la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano) de la provincia de Río Negro, Argentina. *Ameghiniana* 30: 119-128.
- Salgado, L. y Coria, R.A. 1996. First evidence of an ankylosaur (Dinosauria, Ornithischia) in South America. *Ameghiniana* 33: 367-371.
- Salgado, L. y Gasparini, Z. 2006. Reappraisal of an ankylosaurian

- dinosaur from the Upper Cretaceous of James Ross Island (Antarctica). *Geodiversitas* 28: 119-135.
- Salgado, L., Coria, R.A. y 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.E. y Cocca, J.R. 2004. Lower Cretaceous rebbachisaurid sauropods from Cerro Aguada del León (Lohan Cura Formation) Neuquén Province, North-western Patagonia Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 903-912.
- Salgado, L., Apesteguía, S. y Heredia, S.E. 2005a. A new specimen of *Neuquensaurus australis*, a Late Cretaceous saltasaurine titanosaur from north Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 623-634.
- Salgado, L., Coria, R.A. y Chiappe, L.M. 2005b. Osteology of the sauropod embryos from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Acta Palaeontologica Polonica* 50: 79-92.
- Sánchez, T.M. 1973. Redescrición del cráneo y mandíbulas de *Pterodaustro guinazui* Bonaparte (Pterodactyloidea, Pterodaustriidae). *Ameghiniana* 10: 313-325.
- Scanlon, J.D. 2005. Australia's oldest known snakes: *Patagoniophis*, *Alamitophis*, and cf. *Madtsoia* (Squamata: Madtsoiidae) from the Eocene of Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum* 51: 215-235.
- Sereno, P.C. 1991. *Lesothosaurus*, "Fabrosaurids" and the early evolution of Ornithischia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 11: 168-197.
- Silva Nieto, D., Cabaleri, N., Salani, F., González Díaz, E. y Coluccia, A. 2002. Hoja Geológica 4369-27 Cerro Cóndor, Provincia de Chubut. *Servicio Geológico Minero Argentino Boletín* 328: 69 pp.
- Simón, M.E. y 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.
- Sterli, J. y de la Fuente, M.S. 2007. A new stem turtle from Cañadón Asfalto (Middle-Upper Jurassic) Cerro Condor, Chubut province, Argentina. 3º Simposio Argentino de Jurasico (Mendoza). *Ameghiniana* (en prensa).
- Sterli, J., de la Fuente, M. y Rougier, G. 2007. Anatomy and relationships of *Palaeochersis talampayensis*. A Late Triassic turtle from Argentina. *Palaeontographica*. Ab. A. (en prensa).
- Walker, C. A. 1981. New subclass of birds from the Cretaceous of South America. *Nature* 292: 51-53.
- Wilson, J.A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136: 217-276.
- Wilson, J.A. 2006. An overview of Titanosaur evolution and Phylogeny. 3º Jornadas sobre Dinosaurios y su Entorno, *Actas*: 169-190.
- Wilson, J.A., Martínez, R.N. y Alcober, O. 1999. Distal tail segment of a Titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 591-594.
- Woodward, A.S. 1896. On two mesozoic crocodilians, *Notosuchus* (genus novum) and *Cynodontosuchus* (gen. nov.) from the red sandstones of Territory of Neuquén (Argentina). *Anales del Museo de La Plata* 4: 1-20.