

Ornitópodos basales del centro-sur de Chubut, Patagonia central: Consideraciones evolutivas, paleohistológicas y paleoambientales

LUCIO MANUEL IBIRICU^{1,2}
IGNACIO ALEJANDRO CERDA^{3,4,5}
JULIETA LUCIA CAGLIANONE^{2,6}
NOELIA VICTORIA CARDOZO^{2,6}

BRUNO NICOLÁS ALVAREZ²
SOL ALDANA CAVASIN³
GABRIEL ANDRÉS CASAL²

1. Instituto Patagónico de Geología y Paleontología (IPGP-CCT CONICET-CENPAT). Boulevard Almirante Brown 2915, 9120 Puerto Madryn, Chubut, Argentina.
2. Laboratorio de Paleontología de Vertebrados "Dr. Rubén Martínez", Facultad de Ciencias Naturales y Ciencias de la Salud (FCNyCS), Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco (UNPSJB). Ruta provincial N° 1, Km. 4, 9000 Comodoro Rivadavia, Chubut, Argentina.
3. Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología (IIPG), Universidad Nacional de Río Negro. Av. Roca 1242, General Roca, 8332 Río Negro, Argentina.
4. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Godoy Cruz 2290, C1425FQB Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.
5. Museo Provincial Carlos Ameghino. Belgrano 1700, Paraje Pichi Ruca (predio Marabunta), 8300 Cipolletti, Río Negro, Argentina.
6. Instituto Multidisciplinario para la Investigación y el Desarrollo Productivo y Social de la Cuenca del Golfo San Jorge, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (IIDEPyS-GSJ-CONICET). Ruta provincial N° 1, Km. 4, 9000 Comodoro Rivadavia, Chubut, Argentina.

Recibido: 24 de septiembre 2024 - Aceptado: 15 de noviembre 2024 - Publicado: 10 de abril 2025

Para citar este artículo: Lucio Manuel Ibiricu, Ignacio Alejandro Cerda, Julieta Lucia Caglianone, Noelia Victoria Cardozo, Bruno Nicolás Alvarez, Sol Aldana Cavasin y Gabriel Andrés Casal (2025). Ornitópodos basales del centro-sur de Chubut, Patagonia central: Consideraciones evolutivas, paleohistológicas y paleoambientales. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 25(1): 31–48.

Link a este artículo: <http://dx.doi.org/10.5710/PEAPA.15.11.2024.521>

©2025 Ibiricu, Cerda, Caglianone, Cardozo, Alvarez, Cavasin, Casal

ORNITÓPODOS BASALES DEL CENTRO-SUR DE CHUBUT, PATAGONIA CENTRAL: CONSIDERACIONES EVOLUTIVAS, PALEOHISTOLÓGICAS Y PALEOAMBIENTALES

LUCIO MANUEL IBIRICU^{1,2}, IGNACIO ALEJANDRO CERDA^{3,4,5}, JULIETA LUCIA CAGLIANONE^{2,6}, NOELIA VICTORIA CARDOZO^{2,6}, BRUNO NICOLÁS ALVAREZ², SOL ALDANA CAVASIN³ Y GABRIEL ANDRÉS CASAL²

¹Instituto Patagónico de Geología y Paleontología (IPGP-CCT CONICET-CENPAT). Boulevard Almirante Brown 2915, 9120 Puerto Madryn, Chubut, Argentina. ibiricu@cenpat-conicet.gob.ar


²Laboratorio de Paleontología de Vertebrados “Dr. Rubén Martínez”, Facultad de Ciencias Naturales y Ciencias de la Salud (FCNyCS), Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco (UNPSJB). Ruta provincial N° 1, Km. 4, 9000 Comodoro Rivadavia, Chubut, Argentina. paleogac@yahoo.com.ar, caglianonejulieta@conicet.gov.ar, ncardozo@unpata.edu.ar, b.alvarez.paleo@gmail.com

³Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología (IIPG), Universidad Nacional de Río Negro. Av. Roca 1242, General Roca, 8332 Río Negro, Argentina.

⁴Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Godoy Cruz 2290, C1425FQB Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. sol.cavasin17@gmail.com; nachocerda6@gmail.com

⁵Museo Provincial Carlos Ameghino. Belgrano 1700, Paraje Pichi Ruca (predio Marabunta), 8300 Cipolletti, Río Negro, Argentina.

⁶Instituto Multidisciplinario para la Investigación y el Desarrollo Productivo y Social de la Cuenca del Golfo San Jorge, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (IIDEPyS-GSJ-CONICET). Ruta provincial N° 1, Km. 4, 9000 Comodoro Rivadavia, Chubut, Argentina.

 LMI: <https://orcid.org/0000-0002-1365-1983>; IAC: <https://orcid.org/0000-0001-6279-0392>; JLC: <https://orcid.org/0009-0007-0861-4823>; NVC: <https://orcid.org/0009-0009-5673-1236>; BNA: <https://orcid.org/0000-0001-9827-7072>; SAC: <https://orcid.org/0009-0004-2890-7509>; GAC: <https://orcid.org/0000-0001-6756-7317>

Resumen. En el centro-sur de la Provincia de Chubut se exponen excelentes afloramientos de rocas sedimentarias de edad cretácica que conforman el principal relleno de la cuenca del Golfo San Jorge. Dentro de esta cuenca se destacan por su abundancia de vertebrados fósiles, la Formación Bajo Barreal (Cenomaniano temprano–Turoniano tardío) y la Formación Lago Colhue Huapi (Coniaciano–Maastrichtiano). Aunque el registro está mayormente dominado por dinosaurios saurisquios, hallazgos de fósiles de ornitisquios, específicamente ornitópodos, se han incrementado en los últimos años. En esta contribución se pretende ampliar el conocimiento de los ornitópodos basales *Notohypsilophodon comodorensis* y *Sektensaurus sanjuanboscoi* provenientes de las formaciones Bajo Barreal y Lago Colhué Huapi, respectivamente. También, por primera vez, se abordan y se describen aspectos sobre la paleohistología de ambos ornitópodos. Asimismo, con las evidencias que se cuentan al momento y a la espera de nuevos estudios que resuelvan mejor las relaciones sistemáticas en la base de Ornithopoda, se sugiere que los elasmarios se habrían originado en el este de Gondwana, probablemente durante el Cretácico temprano, y posteriormente se habrían dispersado al oeste de dicho supercontinente donde alcanzaron tamaños corporales mayores. Por último, al menos en Patagonia central, se observa una selección del ambiente entre los ornitópodos basales (elasmarios) y los derivados (hadrosáuridos). Los primeros se habrían desarrollado en ambientes tierra adentro con climas con cierta estacionalidad, mientras que los hadrosáuridos habrían seleccionado ambientes cercanos al mar y con un clima más homogéneo.

Palabras clave. Elasmaria. Cretácico Superior. Distribución. Ambiente sedimentario. Cuenca Golfo San Jorge. Grupo Chubut.

Abstract. BASAL ORNITHOPODS FROM THE SOUTH-CENTRAL CHUBUT, CENTRAL PATAGONIA: EVOLUTIONARY, PALEOHISTOLOGICAL, AND PALEOENVIRONMENTAL CONSIDERATIONS. In the south-central area of Chubut Province, excellent outcrops of sedimentary rocks which comprise the main fill of the Golfo San Jorge Basin are well exposed. Within this basin, due their abundance of vertebrate fossil remains, stand out the Bajo Barreal Formation (early Cenomanian–late Turonian) and the Lago Colhué Huapi Formation (Coniacian–Maastrichtian). Although the record is largely dominated by saurischian dinosaurs, ornithischian fossils, particularly ornithopods, have increased in recent years. In this context, this contribution aims to increase our knowledge of the basal ornithopods *Notohypsilophodon comodorensis* and *Sektensaurus sanjuanboscoi* from the Bajo Barreal and Lago Colhué Huapi formations, respectively. Also, for the first time, aspects of the paleohistology are addressed and described for both ornithopods. Likewise, with the lines of evidence available at the moment and waiting new studies that better resolve the systematic relationships at the base of Ornithopoda, it is suggested that the elasmarians would have originated in eastern Gondwana probably during the early Cretaceous. Subsequently, they would have dispersed to western Gondwana where they attained larger body sizes. Finally, at least in central Patagonia, environmental selection is observed between basal ornithopods (elasmarians) and derived ones (hadrosaurids). The former would have developed in inland environments with climates with certain seasonality, while the hadrosaurids would have selected environments close to the sea and with a more homogeneous climate.

Key words. Elasmaria. Late Cretaceous. Distribution. Sedimentary environment. Golfo San Jorge Basin. Chubut Group.

LOS NIVELES asignados al Cretácico Superior del Grupo Chubut en la Cuenca del Golfo San Jorge, expuestos en la Patagonia central, son históricamente de los más importantes en cuanto a la ocurrencia de dinosaurios ornitíquios. Este registro dio comienzo a partir del hallazgo realizado por Tapia (1918) de una rama mandibular izquierda de un posible *Ceratopsia*, nominado como *Notoceratops bonarelli*. Esta asignación sistemática luego fue avalada por Friedrich von Huene durante su visita a la Argentina en 1923 (von Huene, 1929; Novas, 2009). En cuanto a su procedencia geográfica y estratigráfica, Tapia (1918) indicó que dicha rama mandibular provenía del Maastrichtiano de la Formación Laguna Palacios, aunque posteriormente se propuso una reasignación de estos niveles de areniscas ocre y pelitas rojas al Miembro Superior de la Formación Bajo Barreal (Casal *et al.*, 2006). Desafortunadamente, la mandíbula está extraviada por lo que su confirmación sistemática a este grupo permanece sin resolver. Sin embargo, basados en el descubrimiento de nuevos restos de ornitíquios en los últimos años en el área y la ampliación del conocimiento estratigráfico de la región (Casal *et al.*, 2015, 2016), su asignación a otro grupo dentro de Ornithopoda (ver Coria y Cambiasso, 2007), como así también su procedencia estratigráfica a niveles de la actual Formación Lago Colhué Huapi (Casal *et al.*, 2016, 2022), estarían mejor resueltas. En este sentido, en la informalmente denominada "sección superior" de la

Formación Lago Colhué Huapi, el registro de hadrosáuridos es cada vez más abundante (Ibiricu *et al.*, 2021), por lo que la pertenencia de la rama mandibular izquierda asignada por Tapia (1918) a este grupo de ornitópodos derivados pareciera ser plausible. De igual manera, una comisión del Field Museum of Natural History (EE.UU.) en el mismo año de la visita de von Huene a la Argentina en 1923, recuperó varios restos del esqueleto de un dinosaurio herbívoro, que luego Brett-Surman (1979) nominó como *Secernosaurus koeneri*, el cual fue el primer hadrosáurido de Sudamérica en ser asignado a nivel genérico (Novas, 2009). A diferencia de *Notoceratops*, desde el punto de vista sistemático su asignación a Hadrosauridae es comúnmente apoyada (Prieto-Marquez y Salinas, 2010). Sin embargo, su procedencia geográfica y estratigráfica no es tan clara, debido a que se ha asignado, en algunos casos, a unidades cretácicas inexistentes para la región (ver Casal *et al.*, 2016). En este sentido, integrantes del equipo del Laboratorio de Paleontología de Vertebrados "Dr. Rubén Martínez", reconocieron en proximidades a las nacientes del río Chico lo que parecería ser una antigua excavación paleontológica. Su análisis, más la revisión de fotografías históricas de la mencionada expedición (Figs. 1.1, 2) sugieren que se trataría de la excavación original que habría brindado los restos de *Secernosaurus* y que este provendría de la Formación Lago Colhué Huapi, específicamente de su "sección superior" asignada al Maastrichtiano tardío. Posteriormente, en la

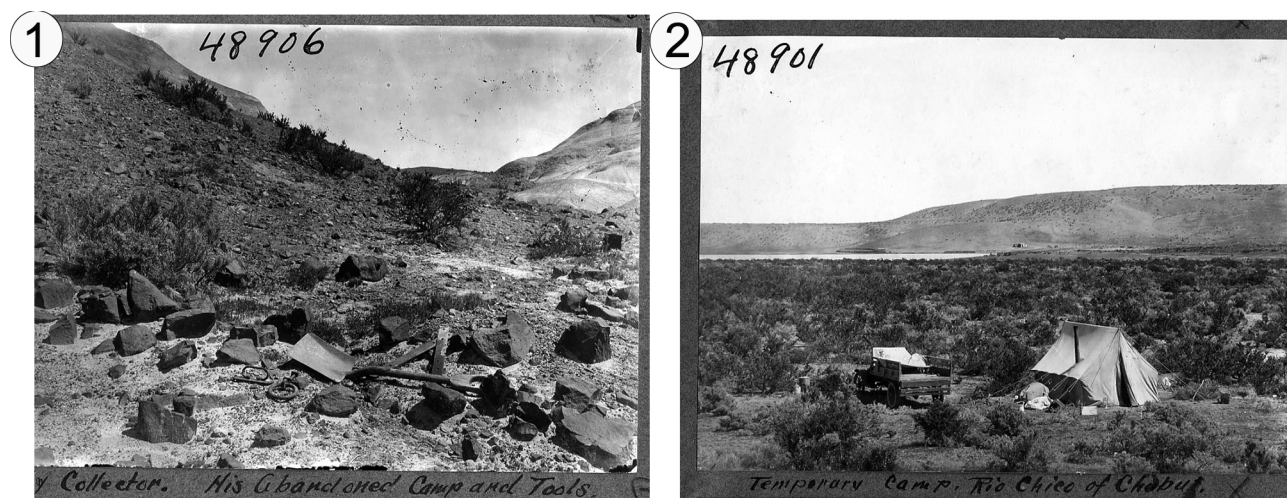


Figura 1. Imágenes tomadas durante la expedición del año 1923 de la comisión del Field Museum of Natural History (EE.UU.). 1, Detalle de los afloramientos de la Formación Lago Colhue Huapi. 2, Foto del campamento de la comisión donde se observa el Río Chico. Fotos de archivo, cortesía de Nina Cummings (Library of the FMNH).

Cuenca del Golfo San Jorge, Martínez (1998) describió para ese momento el único ornitópodo descubierto en la fructífera Formación Bajo Barreal (Cenomaniano temprano–Turoniano tardío) nominado como *Notohypsilophodon comodorensis*. Más recientemente, y luego de escindir la Formación Lago Colhué Huapi (Coniaciano–Maastrichtiano) como nueva unidad del Grupo Chubut en la Cuenca del Golfo San Jorge (Casal *et al.*, 2015), las exploraciones paleontológicas se intensificaron hacia niveles campanianos y maastrichtianos de la misma. De esta manera, el registro fósil de dinosaurios ornitisquios se incrementó con nuevos hallazgos, aunque al momento un solo taxón ha sido nominado a nivel específico como es el caso de *Sektensaurus sanjuanboscoi* (Ibiricu *et al.*, 2019, 2020). Se trata de un representante de Elasmaria proveniente de la informalmente denominada “sección media” de la unidad y que preliminarmente fue asignada al Santoniano–Maastrichtiano temprano (Casal *et al.*, 2019). En particular, hacia el tope de la formación en niveles de la “sección superior” correspondientes al Maastrichtiano tardío a partir de la presencia de palinomorfos (Vallati *et al.*, 2016, 2020), se destaca la gran abundancia de materiales asignables a Hadrosauridae (Becerra *et al.*, 2019; Ibiricu *et al.*, 2021; Caglianone *et al.*, 2022; Cardozo *et al.*, 2024). De esta manera, a partir del incremento en el registro de ornitópodos en el Cretácico del Grupo Chubut, en esta contribución se pretende abordar algunas consideraciones evolutivas y paleoambientales sobre los ornitópodos, haciendo hincapié en las formas basales de la Patagonia central y, por primera vez, analizar algunos aspectos de la paleohistología en dos representantes del clado como son *Notohypsilophodon* y *Sektensaurus*.

MARCO GEOLÓGICO

La Cuenca del Golfo San Jorge se localiza geográficamente en la Patagonia central y corresponde a una cuenca del tipo intracratónica extendida en sentido este–oeste. La cuenca esta franqueada de norte a sur por el Macizo Norpatagónico y el Macizo del Deseado, respectivamente (Fitzgerald *et al.*, 1990). Las formaciones que constituyen el principal relleno sedimentario de la cuenca son: Pozo D-129, Matasiete, Castillo, Bajo Barreal, Laguna Palacios y Lago Colhué Huapi, las cuales componen el Grupo Chubut y son

de origen continental fluvio-lacustre con variable participación piroclástica (Umazano *et al.*, 2008; Paredes *et al.*, 2021). La edad del grupo abarca desde el Barremiano (según Hechem y Strelkov, 2002; Vallati, 2013) hasta el Maastrichtiano tardío (Casal *et al.*, 2015, 2016; Vallati *et al.*, 2016, 2020). Si bien todas estas unidades presentan un variable contenido fosilífero, en lo que respecta a vertebrados fósiles, incluyendo los ornitópodos aquí analizados, se destacan las formaciones Bajo Barreal y Lago Colhué Huapi. La Formación Bajo Barreal (Cenomaniano temprano–Turoniano tardío) fue subdividida en dos miembros bien diferenciables (Sciutto, 1981; Hechem *et al.*, 1990). El Miembro Inferior está caracterizado por areniscas verdes fluviales con planicies de inundación predominantemente piroclásticas (Umazano *et al.*, 2012; Paredes *et al.*, 2016) y que concentran el mayor registro de restos fósiles, principalmente dinosaurios (Casal *et al.*, 2016, 2022; Ibiricu *et al.*, 2020). El Miembro Superior está dominado por planicies de inundación limo-arcillosas (Umazano *et al.*, 2012; Paredes *et al.*, 2016).

Por otro lado, la Formación Lago Colhué Huapi (Coniaciano–Maastrichtiano) es la unidad más joven del Grupo Chubut (Casal *et al.*, 2015). Esta se dispone por encima de la Formación Bajo Barreal, y por debajo o en relación lateral con la Formación Laguna Palacios (Allard *et al.*, 2015; Casal *et al.*, 2015), y su parte superior engranaría lateralmente con la Formación Salamanca (Maastrichtiano–Daniano *sensu* Barcat *et al.*, 1989; Daniano temprano, *sensu* Clyde *et al.*, 2014; Simeoni, 2014; Mora Romero *et al.*, 2022), o bien es cubierta por esta unidad marina, de acuerdo a su posición en la cuenca (Casal *et al.*, 2015).

MATERIALES Y MÉTODOS

Los materiales estudiados corresponden a restos de dos dinosaurios, alojados en el Laboratorio de Paleontología de Vertebrados “Dr. Rubén Martínez” y corresponden a la colección del Repositorio de Materiales Científicos y Didácticos “Dr. Eduardo Musacchio” de la Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco (UNPSJB-PV), en Comodoro Rivadavia, Chubut, Argentina.

Específicamente se analizaron los materiales de *Notohypsilophodon comodorensis* (Martínez, 1998; UNPSJB-PV 942). Este ornitópodo fue recuperado en el Cañadón

Las Horquetas, aproximadamente a 30 km al noreste de la comuna rural de Buen Pasto, en el centro sur de la Provincia de Chubut, Patagonia central (Figs. 2.1-2) en afloramientos de la Formación Bajo Barreal (Cenomaniano temprano-Turoniano tardío). Asimismo, se estudiaron distintos aspectos de *Sektensaurus sanjuanboscoi* (Ibircu *et al.*, 2019, 2020; UNPSJB-PV 1054, 973, 960) recuperado en islas parcialmente expuestas y cercanas a la costa sureste del Lago Colhué Huapi, aproximadamente a 80 km al este de la ciudad de Sarmiento, en el centro sur de la Provincia de Chubut, Patagonia central (Figs. 2.1-2) en afloramientos de la Formación Lago Colhué Huapi (Coniaciano-Maastrichtiano). Particularmente los materiales asociados fueron recuperados de la denominada "sección media" de dicha formación, asignada al Santoniano-Maastrichtiano temprano (ver abajo).

Paleohistología

Se realizaron cortes transversales de un fémur y de tres costillas dorsales del holotipo de *Notohypsilophodon comodorensis*. En el caso del fémur, la muestra corresponde a un fragmento aislado cuyo tamaño y morfología indican que pertenece a la mitad de la diáfisis. Por su parte, las costillas fueron muestreadas en porciones indeterminadas

del vástago. Los cortes fueron realizados en el Laboratorio de Cortes Paleohistológicos del Museo Provincial Carlos Ameghino (Cipolletti, Río Negro), siguiendo la metodología propuesta por Navarro *et al.* (2018). En el caso de *Sektensaurus sanjuanboscoi*, se analizaron secciones transversales obtenidas de la diáfisis del húmero izquierdo (UNPSJB-PV 1054/17), de las metáfisis proximales del húmero derecho (UNPSJB-PV 1054/18) y distal del húmero izquierdo (UNPSJB-PV 1054/19, considerado derecho por Ibircu *et al.*, 2019) y del vástago del isquion derecho (UNPSJB-PV 1054/20). Los cortes fueron realizados en el Laboratorio de cortes Paleohistológicos del Museo Provincial Carlos Ameghino (Cipolletti, Río Negro), siguiendo la metodología propuesta por Cerda *et al.* (2020).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Consideraciones evolutivas

Notohypsilophodon (Martínez, 1998; Ibircu *et al.*, 2014; Figs. 3.1-4, 4.1-3, 5.1-2) fue originalmente considerado un ornitópodo hipsilofodóntido a partir de su semejanza morfológica y anatómica con *Hypsilophodon*, convirtiéndose en el primer representante en Sudamérica del grupo (o clado) (Martínez, 1998). Sin embargo, en la actualidad dicho grupo estaría representado únicamente por *Hypsilophodon*

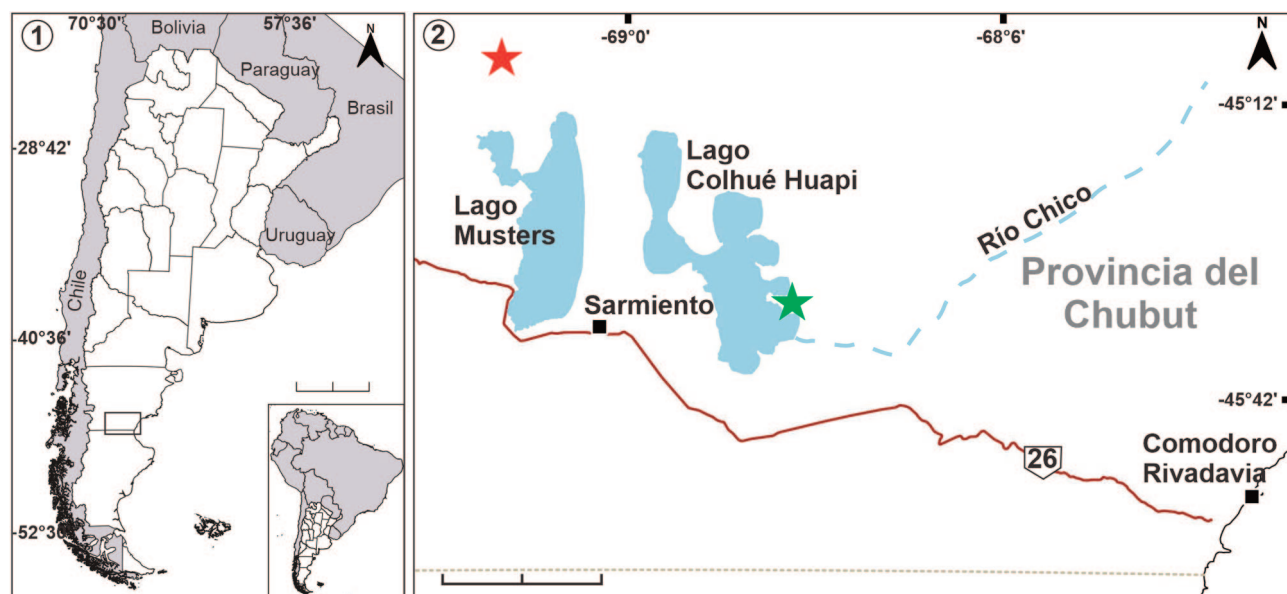


Figura 2. 1, Mapa de Argentina y Sudamérica mostrando el área donde los materiales fueron recuperados. Escala = 500 km. 2, Detalle del área donde los materiales fueron recuperados. La estrella roja indica el lugar de hallazgo de *Notohypsilophodon comodorensis*, mientras que la estrella verde indica el sitio de proveniencia de *Sektensaurus sanjuanboscoi*. Escala = 30 km.

foxii implicando una reducida monofilia o conformando un arreglo parafilético y no sería un grupo monofilético como originalmente se interpretó (ver Boyd, 2015; Madzia *et al.*, 2021). Sin embargo, recientemente se ha puesto a consideración la validez taxonómica de Hypsilophodontidae, proponiendo mantener dicha familia dentro de Ornithischia (Fonseca *et al.*, 2024). En este sentido, distintos taxones son generalmente nominados como “hipsilofodóntidos”. Aunque el registro fósil de ornitópodos basales no sólo se incrementó en otras áreas de Gondwana sino también en Patagonia, la posición sistemática de *Notohypsilophon* continúa sin resolverse. Esto aparenta ser un problema que, para las formas argentinas y en la base de Ornithopoda, incluye principalmente a *Notohypsilophodon comodorensis* y a *Gasparinisaura cincosaltensis* (Coria y Salgado, 1996). Ambos son considerados como posibles representantes de un grupo que se mantendría por fuera del clado más diverso de ornitópodos de tamaño medio, que originalmente fuera propuesto por Calvo *et al.* (2007) denominado Elasmaria (Rozadilla *et al.*, 2021). Sin embargo, dado el estatus ontogenético de *Notohypsilophodon* (ver abajo) y de varios de los materiales asignados a *Gasparinisaura* (Cerdeja y Chinsamy, 2012), su posición sistemática podría estar influenciada por su desarrollo morfológico al momento de su muerte. Por lo tanto, su pertenencia a Elasmaria, en particular *Notohypsilophodon*, como generalmente es propuesta, podría ser posible (ver por ejemplo Cruzado-Caballero *et al.*, 2019; Rozadilla *et al.*, 2019, entre otros). En este sentido, se puede mencionar que la vértebra cervical UNPSJB-PV 942/1 de *Notohypsilophodon* interpretada como posiblemente media a posterior es relativamente grácil, baja en sentido dorsoventral y aunque no está completamente preservado el arco neural, aparenta ser también bajo (Ibiricu *et al.*, 2014). Estas características son generalmente atribuidas a las vértebras cervicales posteriores de los elasmarios como *Talenkauen* o *Macrogyphosaurus* (Rozadilla *et al.*, 2019, 2020; Dieudonne *et al.*, 2020), aunque en estos ornitópodos dicho rasgo está mucho más marcado. Si bien esto estaría relacionado posiblemente con la posición más posterior en la serie cervical en aquellos ornitópodos, el centro vertebral en *Notohypsilophodon* es proporcionalmente más corto en sentido anteroposterior.

Otro de los rasgos anatómicos compartidos con los elasmarios incluye la presencia en el fémur de un trocánter mayor de aspecto sigmoidal o sigmoide (de acuerdo a Rozadilla *et al.*, 2019), pero que no está tan marcado en el fémur (UNPSJB-PV 942/28) de *Notohypsilophodon*. Este diseño sigmoidal se lo relaciona con un trocánter menor fuertemente adherido y transversalmente comprimido, rasgo presente en *Notohypsilophodon* y que fue considerado un carácter sinapomórfico para Elasmaria (Rozadilla *et al.*,

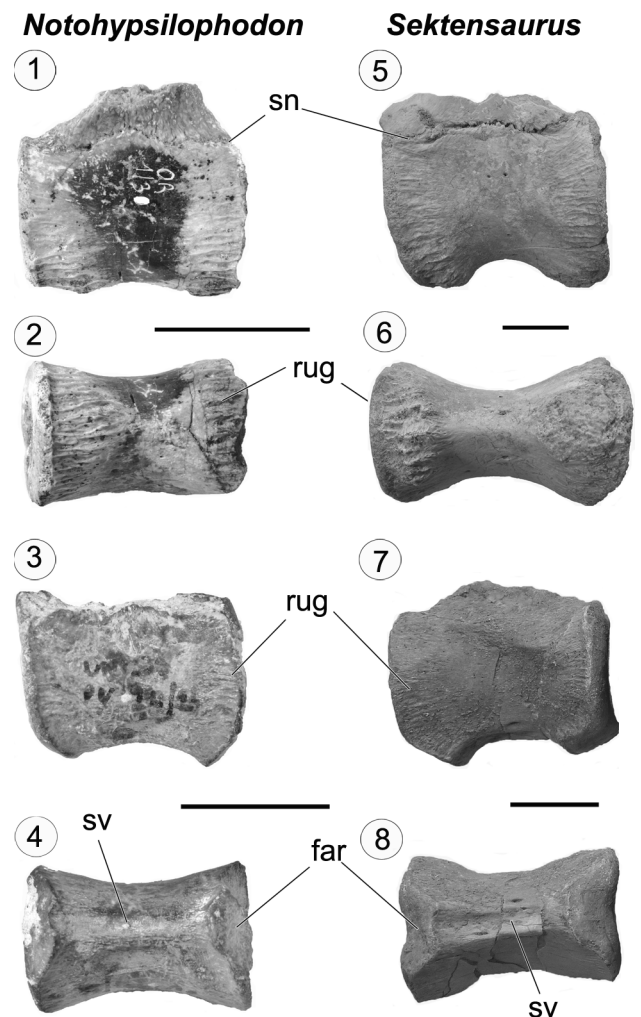


Figura 3. Comparación entre vértebras seleccionadas de 1–4, *Notohypsilophodon comodorensis* y 5–8, *Sektensaurus sanjuanboscoi*. 1–2, Vértebra dorsal incompleta (UNPSJB-PV 942) en vista lateral y ventral, respectivamente. 3–4, Vértebra caudal incompleta (UNPSJB-PV 942) en vista lateral y ventral, respectivamente. 5–6, Vértebra dorsal incompleta (UNPSJB-PV 1054/3) en vista lateral y ventral, respectivamente. 7–8, Vértebra caudal incompleta (UNPSJB-PV 1054/12) en vista lateral y ventral, respectivamente. Abreviaturas: far, facetas para la inserción arcos hemales; rug, rugosidades; sn, sutura neurocentral; sv, surco ventral. Escalas 1–4 = 2 cm; 5–8 = 3 cm.

2016). Asimismo, la presencia de un surco o fosa extensora bien marcada, carácter también presente en formas más derivadas de iguanodóntidos (Rozadilla *et al.*, 2019), es un rasgo generalmente asociado a ornitópodos elasmarios y observable en el extremo distal del fémur de *Notohypsilophodon*. A estos rasgos se sumaría la presencia de una cresta deltopectoral reducida en el húmero (UNPSJB-PV 942/25), como también se observa en otras formas dentro del grupo, y se diferencia de la cresta relativamente pronunciada y rectangular presente en *Gasparinisaura* (Coria y Salgado, 1996). En resumen, *Notohypsilophodon* cuando es incluido en análisis filogenéticos es generalmente recuperado dentro de Elasmaria (p. ej., Boyd, 2015; Fonseca *et al.*, 2024). Esta

asignación se sustenta morfológicamente con la presencia de una vértebra cervical, aunque posiblemente media a posterior, relativamente grácil, baja en sentido dorsoventral, cresta deltopectoral del húmero reducida y trocánter mayor del fémur que en vista dorsal presenta un aspecto sigmoide. A este conjunto de rasgos morfológicos habría que agregarle la presencia en el calcáneo de una superficie para recibir el cóndilo distal de la tibia anteroproximalmente y posterodistalmente amplia (Figs. 4, 5.2).

Una de las diferencias más notables que presenta *Sektensaurus* (Figs. 3.5-8, 4.4-6, 5.3-4) en relación a *Notohypsilophodon*, además de haber sido recuperado en otra formación y ser cronológicamente más joven, es el tamaño. Este ornitópodo proveniente de la Formación Lago Colhué Huapi, se incluye en el clado Elasmaria a partir de una serie de similitudes anatómicas con representantes de aquel grupo (Ibiricu *et al.*, 2019). Aunque en este taxón solamente se observa como posible característica diagnóstica o posible sinapomorfía del grupo la presencia de un trocánter menor comprimido (aunque sea un rasgo posiblemente con mayor distribución) y el aparente aspecto sigmoidal proximal en el fémur, otros rasgos anatómicos lo asemejan a elasmarios. Entre algunas de estas similitudes morfológicas, las cuales también están presentes en ornitópodos más derivados, se pueden destacar el centro de las vértebras dorsales con sus caras articulares de contorno subcircular, cara lateral de aspecto rectangular, presencia en algunas dorsales de una quilla ventral, marcadas rugosidades en los márgenes laterales de las caras articulares que se profundizan ventralmente, centro con forma de reloj de arena y superficies solamente perforadas por pequeños forámenes posiblemente nutricios. La presencia de una marcada sutura neurocentral, que se observa también en algunas dorsales y caudales de *Macrogryphosaurus*, *Isasicursor* y *Mahidacursor* (Cruzado-Caballero *et al.*, 2019; Novas *et al.*, 2019; Rozadilla *et al.*, 2019), podría representar un rasgo que no necesariamente esté directamente relacionado con su desarrollo ontogenético. En este sentido, y como fue inferido para otros reptiles (Heinrich *et al.*, 2021), también podría tener un valor sistemático para este grupo de ornitópodos. Por otro lado, el húmero presenta una cresta deltopectoral reducida que caracteriza a los ornitópodos basales (Cruzado-Caballero

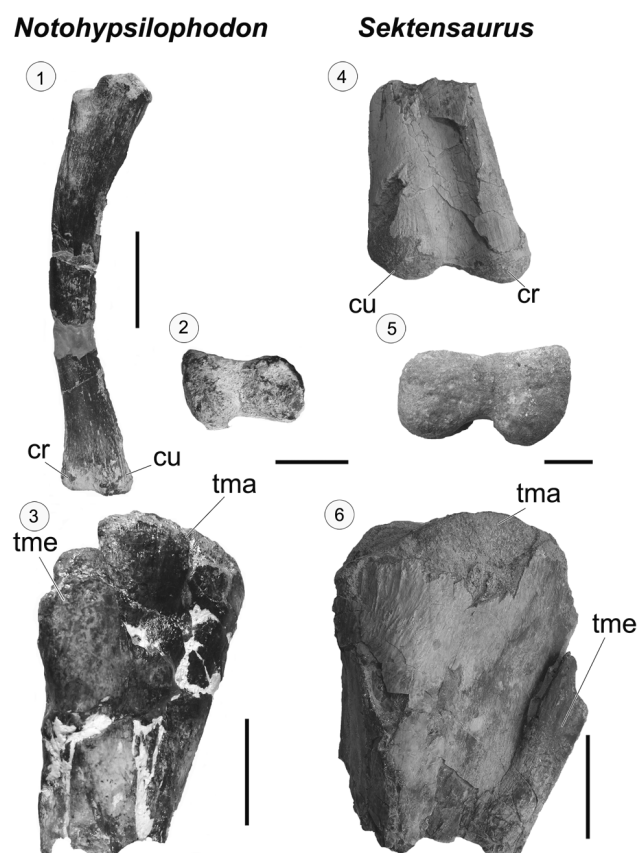


Figura 4. Comparación entre húmero y fémur de 1-3, *Notohypsilophodon comodorensis* y 4-6, *Sektensaurus sanjuanboscoi*. 1-2, Húmero derecho (UNPSJB-PV 942/25) en vista anterior y distal, respectivamente. 3, Fragmento del extremo proximal del fémur izquierdo (UNPSJB-PV 942/28) en vista lateral. 4-5, Fragmento distal del húmero izquierdo (UNPSJB-PV 1054/19) en vista anterior y distal, respectivamente. 6, Fragmento proximal del fémur derecho (UNPSJB-PV 1054/21) en vista lateral. Abreviaturas: cu, cóndilo ulnar; cr, cóndilo radial; tma, trocánter mayor; tme, trocánter menor. Escalas 1-2= 1 cm; 3-5= 3 cm; 6= 6 cm.

et al., 2019) y una sección transversal de la diáfisis sub-circular. Asimismo, los cóndilos distales del húmero son aproximadamente del mismo tamaño y están separados por un marcado surco intercondilar. Por lo tanto, las similitudes morfológicas observadas en los huesos que se superponen en otros elasmarios (p. ej., *Isasicursor*, *Macrogyphosaurus*,

Chakisaurus nekul; Álvarez Nogueira et al., 2024, entre otros) apoya su asignación sistemática dentro de Elasmaria.

Paleohistología

Notohypsilophodon. Los resultados obtenidos y basados en aquellos inferidos en Cerda et al. (2019), muestran que la

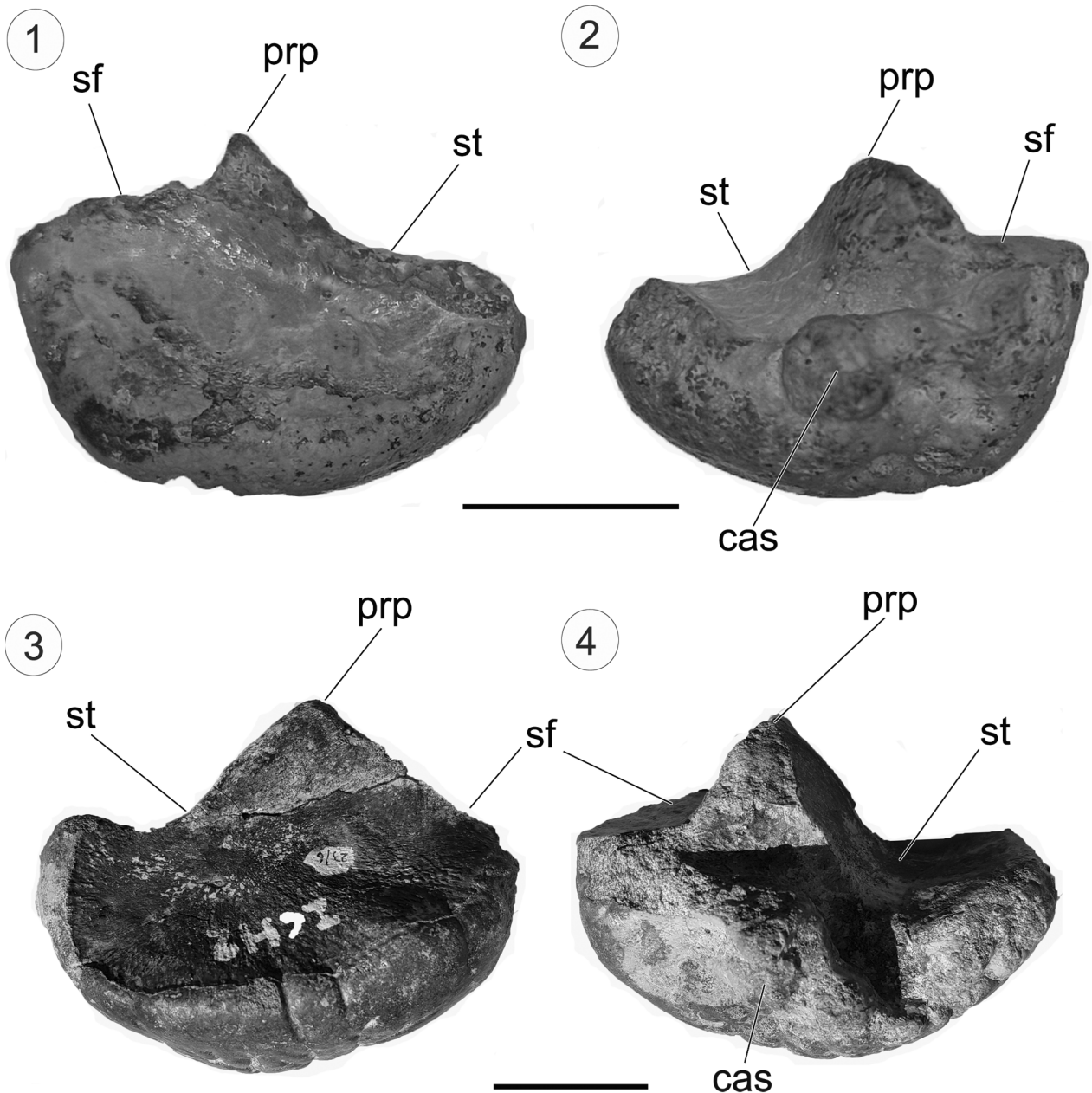


Figura 5. Comparación entre calcáneos de 1–2, *Notohypsilophodon comodorensis* y 3–4, *Sektensaurus sanjuanboscoi*. 1–2, Calcáneo izquierdo (UNPSJB-PV 942/34) en vista lateral y medial, respectivamente. 3–4, Calcáneo derecho (UNPSJB-PV 960/7) en vista lateral y medial, respectivamente. Abreviaturas: prp, proceso proximal; sf, superficie/faceta para la fibula; st, superficie/faceta para la tibia. Escalas 1–2 = 1 cm; 3–4 = 5 cm.

sección transversal del fémur exhibe una corteza de hueso compacto, la cual encierra una cavidad medular libre (Figs. 6.1-10). El hueso cortical está altamente vascularizado y su matriz varía entre pseudolamelar y fibrolamelar (Fig. 6.5). Se identifican cuatro LCDs [Líneas de Crecimiento Detenido o *Lines of Arrested Growth (LAGs)*] distribuidas de forma irregular (Figs. 6.1, 6). Se reconocen abundantes fibras de Sharpey en ciertos sectores de la corteza (Fig. 6.7). Las costillas dorsales están constituidas por una corteza de hueso compacto y una región medular formada por tejido esponjoso secundario (Figs. 6.2-4). El tejido cortical es de tipo pseudolamelar y exhibe entre una y dos LCDs (Fig. 6.10). Los canales vasculares son principalmente longitudinales (Fig. 6.8). Las fibras de Sharpey se distribuyen

principalmente en las regiones anterior y posterior de la corteza (Fig. 6.9). La ausencia de una capa circunferencial externa indica que *Notohypsilophodon* no había alcanzado la maduración somática al momento de morir. Dado que no existe reducción en el espacio entre las LCDs más externas, se infiere que *Notohypsilophodon* tampoco había alcanzado la madurez sexual. En cuanto a los datos morfológicos, ninguna de las suturas neurocentrales de las vértebras preservadas (incluyendo cervicales, dorsales, sacras y caudales) se encuentra completamente fusionada (Figs. 3.1-4). Aunque estos datos permiten ajustar mejor el estadio ontogenético del ejemplar, no brindan información concluyente sobre la relación temporal entre la maduración sexual y morfológica del mismo. A diferencia de lo reportado

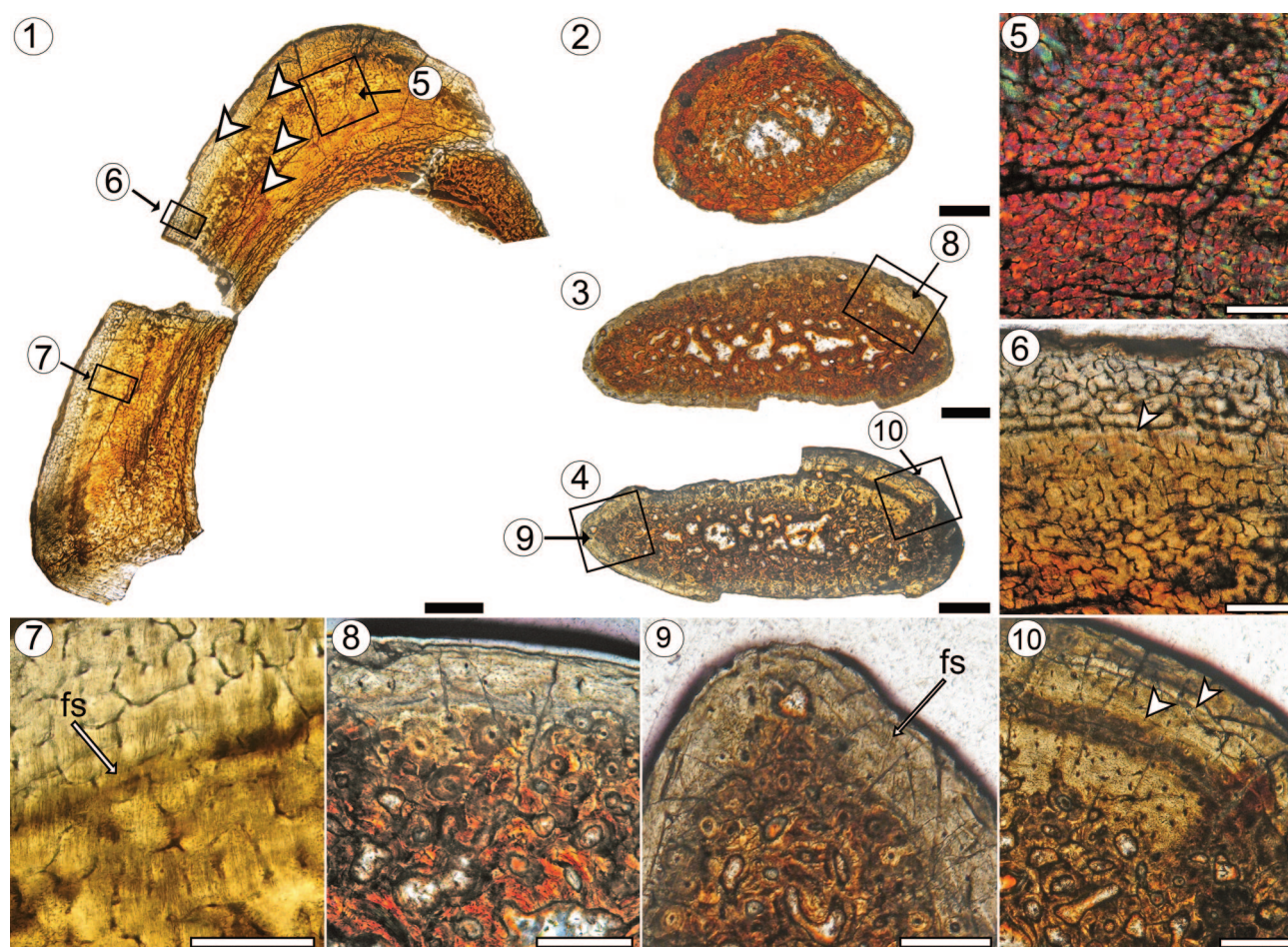


Figura 6. Microestructura ósea de *Notohypsilophodon comodorensis*. 1, Secciones transversales completas del fémur y 2-4, costillas dorsales. Las flechas indican la presencia de Líneas de Crecimiento Detenido (LCDs). 5, Detalle de tejido fibrolamelar. 6, Detalle de LCD (flecha). 7, Fibras de Sharpey. 8, Corteza de costilla dorsal mostrando osteonas secundarias y tejido primario. 9, Tejido cortical invadido por fibras de Sharpey. 10, Detalle de LCDs. Abreviaturas: fs, fibras de Sharpey. Escalas 1-4 = 1 mm; 5-10 = 0,5 mm.

para otros dinosaurios no avianos (p. ej., saurópodos), las costillas dorsales no parecen ser óptimas para inferir edades en ornitópodos. En este sentido, las estimaciones hechas a partir del fémur se asemejan más a la edad absoluta del individuo. No obstante, cabe señalar que dicha edad debe considerarse como mínima, puesto que las líneas de crecimiento depositadas en estadios más tempranos son

destruidas por la expansión de la cavidad medular.

Sektensaurus. Los resultados obtenidos (Figs. 7.1–9) y basados en aquellos inferidos en Cavasin *et al.* (2023), muestran que el tejido compacto en todos los elementos analizados está formado tanto por hueso de origen primario como secundario, siendo el primero de tipo fibrolamelar y altamente vascularizado. La organización de las fibras

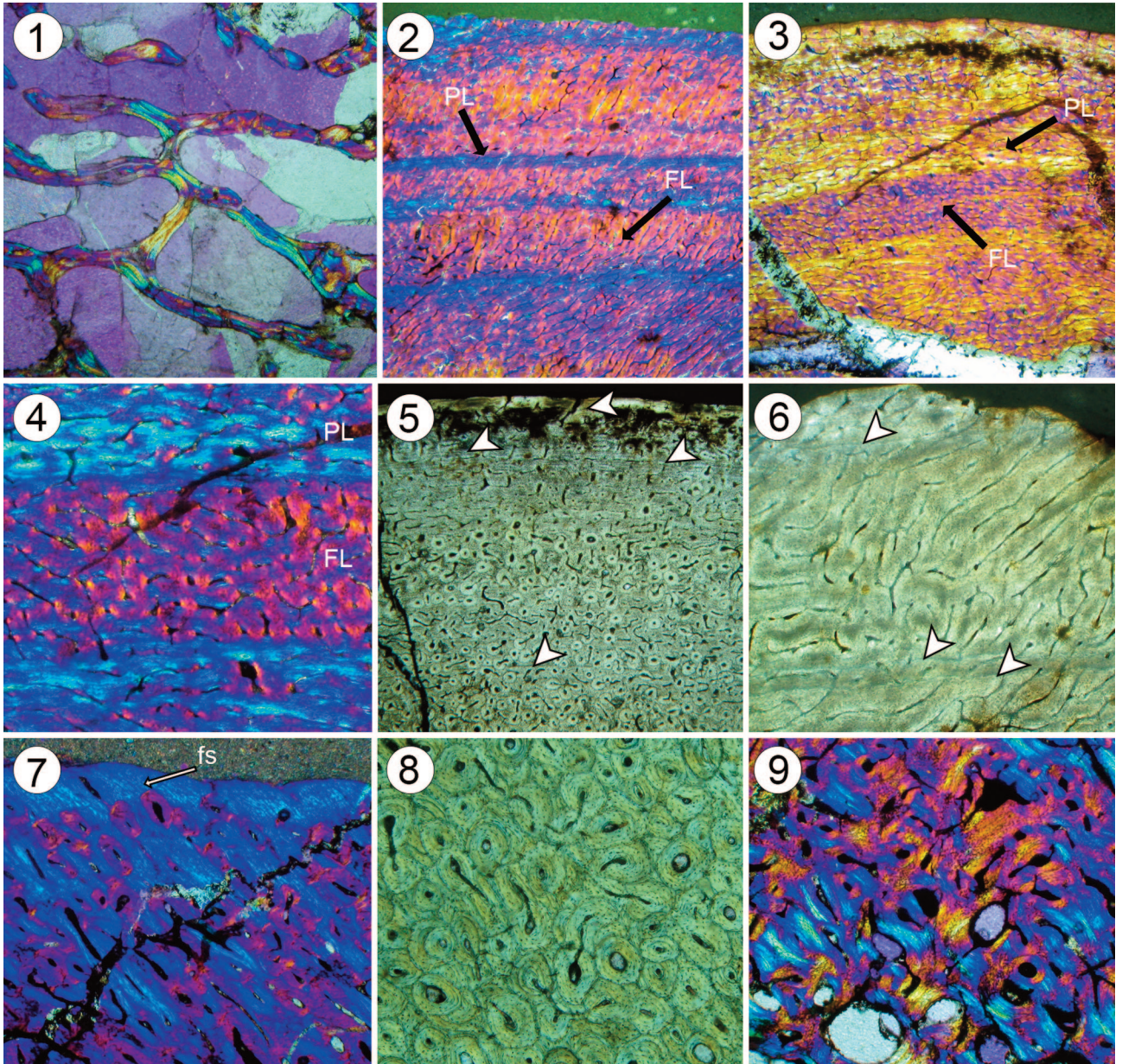


Figura 7. 1, Hueso esponjoso en cavidad medular de húmero (UNPSJB-PV 1054/19). 2–3, vista general y 4, detalle de hueso cortical de húmero mostrando alternancia entre tejido pseudolamelar y fibrolamelar. 5, Posición de algunas Líneas de Crecimiento Detenido (LCD) en isquion (flechas). 6, Detalle de tres LCDs en húmero. 7, Abundantes fibras de Sharpey en húmero. 8, Tejido haversiano denso en húmero. 9, Hueso esponjoso compactado en región perimedular del húmero. Abreviaturas: FL, tejido fibrolamelar; PL, tejido pseudolamelar; fs, fibras de Sharpey.

intrínsecas de este último varía entre una típica matriz entretejida a una levemente más ordenada. Esta variación se produce de forma intermitente, por lo que el tejido adquiere una apariencia estratificada bajo luz polarizada. El mejor registro del crecimiento se observa, principalmente, en la diáfisis del húmero como así también en el vástago del isquion derecho, los cuales exhiben 6 y 9 LCDs, respectivamente. La ausencia de un Sistema Externo Fundamental indica que el individuo no habría alcanzado la maduración somática al momento de morir. Esta inferencia es congruente con el hecho de que ninguna de las vértebras preservadas, tanto dorsales, sacras como caudales, exhibe una completa fusión de las suturas neurocentrales. Aunque, como fue mencionado más arriba, este rasgo, al menos en algunas vértebras, podría no estar necesariamente vinculado al desarrollo ontogenético. No existe evidencia en los elementos analizados en *Sektensaurus* que permita inferir si se trata de un individuo sexualmente maduro, dado que no hay una reducción notoria de la distancia entre las LCDs externas. El conteo de LCDs indica que el animal habría alcanzado una edad mínima de 9 años. El crecimiento de *Sektensaurus* habría alternado entre períodos de crecimiento rápido y lento, con interrupciones anuales. Dicho patrón se asemeja al reportado para los Iguanodontia basales como *Tenontosaurus*, sugiriendo una estrategia común dentro del linaje.

Distribución de Elasmaria y evolución corporal

Elasmaria fue propuesto originalmente como un clado que incluía solamente formas sudamericanas, y más específicamente aquellas que provenían de la Patagonia Argentina (Calvo *et al.*, 2007). Sin embargo, con la ocurrencia de nuevos ejemplares no sólo se amplió la caracterización anatómica, proponiendo nuevas sinapomorfías del grupo, sino también se propuso la inclusión de nuevos representantes de Argentina y Antártida (Rozadilla *et al.*, 2016) como así también más recientemente de Australia (Herne *et al.*, 2018, 2019; Poropat *et al.*, 2023). Asimismo, se sugirió la inclusión de registros provenientes de África (Herne *et al.*, 2019; Fonseca *et al.*, 2024, pero también ver Forster *et al.*, 2023). Esto indicaría que los elasmarios serían un grupo representado exclusivamente por formas gondwánicas (Rozadilla *et al.*, 2016). Es interesante resaltar algunos as-

pectos paleobiogeográficos en otros grupos de dinosaurios, por ejemplo, dentro de Titanosauria con Diamantinasauria (Poropat *et al.*, 2021), grupo relacionado con el titanosaurio chubutense *Sarmientosaurus mussachioi* (Martínez *et al.*, 2016). Esta relación sistemática sugiere una dispersión de este grupo entre Australasia y Sudamérica a través de Antártida. Algo similar habría ocurrido con los Megaraptoridae, donde sus formas basales se encuentran en Australia y posiblemente habrían arribado posteriormente a Sudamérica (Lamanna *et al.*, 2020). Este posible patrón de distribución alcanzaría a otro grupo de ornitíquios, los Parankylosauria, cuya dispersión es propuesta desde Australia hacia Sudamérica (Soto Acuña *et al.*, 2024). Sin embargo, es importante resaltar que Agnolin *et al.* (2010) ya habían mencionado las relaciones evolutivas entre los dinosaurios no-avianos en general y los ornitópodos basales en particular de Australia-Nueva Zelanda y Sudamérica como así también sus patrones de distribución. En este contexto, es posible hipotetizar sobre un origen para Elasmaria en el este de Gondwana con una posterior dispersión posiblemente vía Antártida hacia Sudamérica (oeste de Gondwana) donde, al igual que lo que aparentemente habría sucedido con otros grupos de dinosaurios, se habrían diferenciado (ver más abajo). Es importante remarcar que las relaciones filogenéticas permanecen pobremente resueltas para Elasmaria, como así también la ausencia de registro de representantes de este grupo en rocas cretácicas post-turonianas de Australia, y el aún escaso del procedente del Cretácico Inferior (intervalo Barremiano-Albiano) de Argentina. Lo mencionado limita, en parte, las inferencias evolutivas como así también la comprensión del origen del grupo. Recientemente, Bandeira *et al.* (2024) proponen la incorporación de un nuevo elasmario, *Tietasaura derbyiana*, del Cretácico Inferior de Brasil representado por el extremo distal del fémur. Dado lo fragmentario de este material y teniendo en cuenta la ocurrencia de especímenes con afinidades con iguanodóntidos en el área, esta asignación tendría que ser tomada con cautela. No obstante, la ocurrencia de nuevos materiales relacionados a elasmarios en la Formación Marfim (Cretácico Inferior, Brasil) contrastaría con las hipótesis acerca de la posible distribución y evolución corporal (ver abajo) aquí propuestas.

Otro punto interesante resulta en la aparente evolución

en el tamaño y masa corporal, más allá de que podría haber estado influenciada por el aislamiento parcial del sudeste de Australia (Duncan *et al.*, 2021), en los elasmarios (Fig. 8). Los representantes australianos, generalmente considerados o propuestos dentro de Elasmaria (ver por ejemplo Poropat *et al.*, 2023, tab. 1), muestran tamaños pequeños entre 1 y 3 metros de largo (ver por ejemplo *Diluvicursor pickeringi* y *Galleonosaurus dorisae*; Herne *et al.*, 2018, 2019; Duncan *et al.*, 2021), mientras sus posibles relativos sudamericanos (p. ej.

Mahuidacursor, *Talenkauen*, *Macrogyphosaurus*, *Sektensaurus*, *Morrosaurus*), serían formas de tamaño medio oscilando entre los 4,5 y 7 metros de largo, aproximadamente. De acuerdo con Rozadilla *et al.* (2019, 2020), *Macrogyphosaurus* sería el representante de mayor tamaño, alcanzando tallas similares a los iguanodontes derivados. Por lo tanto, preliminarmente y basados en la evidencia con la que se cuenta hasta el momento, se podría inferir que los elasmarios se habrían originado en el este de Gondwana

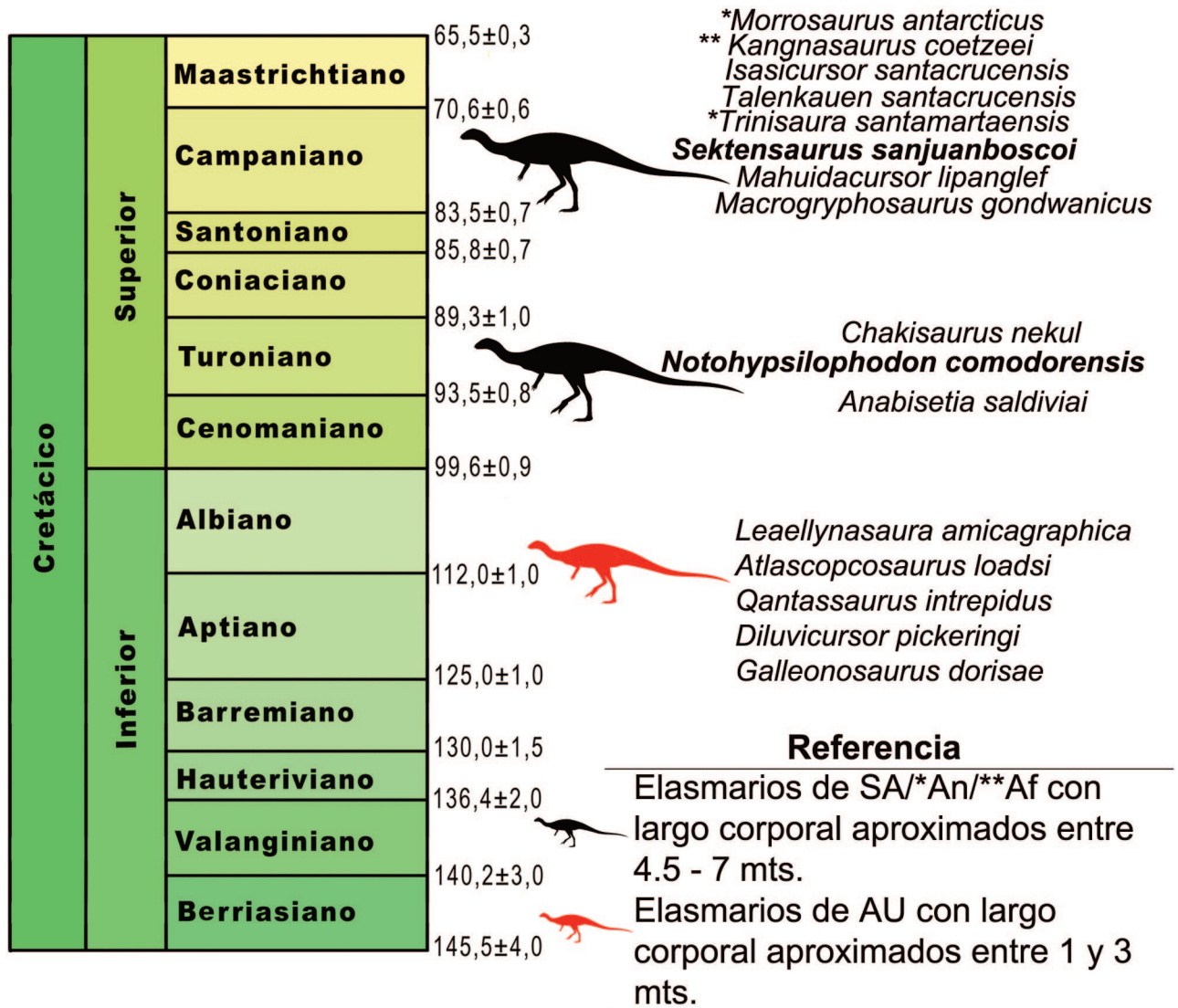


Figura 8. Imagen mostrando la distribución temporal y la hipótesis sobre el posible incremento de tamaño entre elasmarios del este y oeste de Gondwana para el Cretácico. Los taxones mencionados para Sudamérica (SA), Antártida (*An) y África (**Af) son todas formas propuestas para el grupo por distintos autores mencionados en el texto. Los posibles representantes de Elasmaria para Australia (AU) son aquellos mencionados en Poropat *et al.* (2023, tab. 1). Nota: Para los holotipos de *Anabisetia*, *Trinisaura* y *Notohypsilophodon* se sugieren tamaños aproximados de 1,5 mts. Sin embargo, en ninguno de los casos habrían alcanzado la madurez somática antes de morir (García-Marsà *et al.*; este trabajo).

durante el Cretácico Temprano. Posteriormente a su origen, se habrían dispersado al oeste de aquel supercontinente donde alcanzaron tamaños corporales más grandes en supuestas condiciones paleoecológicas favorables.

Implicancias paleoambientales

El paleoambiente sedimentario de la Formación Bajo Barreal (Fig. 9.1) se caracteriza por la presencia de canales fluviales entrelazados con corrientes efímeras confinadas y no confinadas o una combinación de patrones fluviales que incluyen canales de baja sinuosidad, meandrosos y ríos anastomosados (Umazano *et al.*, 2008; Paredes *et al.*, 2016; Alvarez *et al.*, 2022 y referencias allí citadas). Las primeras interpretaciones paleoclimáticas para la Cuenca del Golfo San Jorge, basadas en estudios palinológicos, fueron realizadas por Archangelsky *et al.* (1994) y Barreda y Archangelsky (2006). En particular, las interpretaciones realizadas para la Formación Bajo Barreal corresponden al análisis de maderas fósiles (Araucariaceae) por Pujana *et al.* (2007). Estos autores sugieren un clima templado cálido a tropical con ausencia de estacionalidad, teniendo en cuenta la presencia de anillos poco marcados en las muestras estudiadas. Sin embargo, los mismos autores resaltan que, dado su hábito perennifolio, las maderas de Araucariaceae no desarrollan anillos de crecimiento muy marcados, por lo que las interpretaciones paleoclimáticas deberían ser tomadas con cautela. Por otro lado, Paredes *et al.* (2018, 2020), basados (entre otras metodologías) en estudios de difracción de rayos x (DRX) en pelitas en el anticlinal de Cerro Ballena, sugieren un cambio hacia condiciones más húmedas para los niveles medios (*sensu* Bridge *et al.*, 2000) de la Formación Bajo Barreal. Estas inferencias de un clima cálido y húmedo fueron apoyadas por estudios recientes y realizados sobre restos de paleoflora recuperada en esta unidad y pertenecientes a la familia Cheirolepidiaceae (Greppi *et al.*, 2022). La abundancia y diversidad de vertebrados fósiles en el Miembro Inferior de la Formación Bajo Barreal (Cenomaniano temprano–Turoniano tardío), ha generado un particular interés en conocer las condiciones paleoclimáticas. En este sentido, en el yacimiento fosilífero Cañadón Las Horquetas, de donde procede *Notohypsilophodon*, se identificaron interestratificados de illita-esmectita y en menor medida la presencia de illita y

zeolitas a partir del análisis de DRX, los cuales permitieron realizar inferencias paleoclimáticas (Casal *et al.*, 2017; Alvarez *et al.*, 2022). Algunos autores asocian la abundancia de interestratificados de illita-esmectita con la alternancia de estaciones secas y húmedas (Zaaboub *et al.*, 2005; Scott *et al.*, 2007; Raucsik y Varga, 2008), por lo tanto, es posible inferir una marcada estacionalidad climática durante la depositación del Miembro Inferior de la Formación Bajo Barreal (Alvarez *et al.*, 2022). De esta manera, la presencia de un clima cálido y húmedo con estacionalidad habrían sido posiblemente las condiciones paleoclimáticas del Miembro Inferior de la unidad y del área donde *Notohypsilophodon* fue recuperado en particular.

Por otro lado, Allard y Casal (2013) y Casal *et al.* (2015, 2019) en la denominada "sección media" de la Formación Lago Colhué Huapi, y específicamente de donde proviene geográfica y estratigráficamente *Sektensaurus*, interpretaron un paleoambiente fluvial con sistemas multicanalizados de moderada sinuosidad y amplias planicies de inundación bien drenadas (Fig. 9.2). En particular, mencionan que los sistemas interrumpían su descarga temporariamente. Además, mencionan la presencia de grietas de desecación, *slickensides* y arcillas magnesianas como saponita y sepiolita e interestratificados de illita-esmectita (Casal *et al.*, 2015, 2019). De esta manera, las evidencias mencionadas por diversos autores sugieren para los niveles portadores de *Sektensaurus* un clima cálido con estaciones más secas o semiáridas (Allard y Casal, 2013; Casal *et al.*, 2015, 2019). Recientemente, nuevos aportes a esta interpretación se realizaron a partir de la presencia de marcas de bioerosión producidas por derméstidos en huesos de dinosaurios en niveles equivalentes a *Sektensaurus* (Castaño *et al.*, 2024).

En resumen, basado en los antecedentes arriba mencionados, resulta claro que tanto *Notohypsilophodon* procedente del Miembro Inferior de la Formación Bajo Barreal, como *Sektensaurus* de la "sección media" de la Formación Lago Colhué Huapi, habitaron ambientes tierra adentro, o en otras palabras, alejados de la línea de costa marina. Asimismo, aunque se hallan cronológicamente separados, las condiciones climáticas en general bajo las cuales habrían habitado ambos ornitópodos habrían sido cálidas con probable estacionalidad, aunque para *Notohypsilophodon* con presencia de mayor humedad,

mientras que para *Sektensaurus* con períodos de mayor sequía o aridez. Estas condiciones difieren de las inferidas para la “sección superior” (Maastrichtiano tardío) de la Formación Lago Colhue Huapi, donde al momento, entre otros vertebrados, también se recuperaron restos de ornitópodos, específicamente hadrosáuridos (Ibiricu et al., 2021; Caglianone et al., 2022; Cardozo et al., 2023). Particularmente en esta sección de la unidad más joven del Grupo Chubut, el paleoclima interpretado a partir de palinomorfos es cálido y húmedo, aunque con una aparente ausencia de estacionalidad (Vallati et al., 2016, 2017, 2020; Casal et al., 2020) y con evidencias de que el ambiente donde vivían estos hadrosaurios estaba próximo al mar (De Sosa Tomas et al., 2017; Ibiricu et al., 2021). Esto evidenciaría una aparente selección del ambiente entre los ornitópodos basales (*Notohypsilophodon* y *Sektensaurus*) y los más derivados (hadrosáuridos), al menos en estas áreas de la Patagonia central. Es interesante mencionar que algunos de los restos de elasmarios de la Cuenca Austral, específicamente los recuperados en la Formación Chorrillo, habrían habitado ambientes próximos o relacionados al mar. Sin embargo, otros (“*Isasicursor* Site 1”; Raigemborn et al., 2023) habrían sido recuperados en ambientes dominados por llanuras fluviales no tan cercanos al mar como aquellos que caracterizan la informalmente

denominada “sección media” de la Formación Chorrillo (Raigemborn et al., 2023). Esto sugiere otra selección del ambiente en los ornitópodos basales más australes o una etapa transicional del ambiente donde estos fueron recuperados. En este contexto, es importante destacar que los niveles fosilíferos de la Antártida donde se registran hadrosáuridos se caracterizan por un paleoclima húmedo y cálido y un paleoambiente posiblemente del tipo estuarino (Ferreira da Silva et al., 2023; Roberts et al., 2023), similar al interpretado para la “sección superior” de la Formación Lago Colhué Huapi. Por otro lado, para niveles correspondientes al Campaniano–Maastrichtiano de la Antártida las condiciones paleoambientales generales son similares a las interpretadas en las áreas donde se recuperaron los dos ornitópodos basales del centro sur de Chubut (García-Marsà et al., 2020). Asimismo, el paleoambiente de algunos de los grupos dentro de Hadrosauridae del Hemisferio Norte se caracteriza por su proximidad a la línea de costa (llanura costera; Horner et al., 2004), sugiriendo una preferencia ambiental similar a los de la Patagonia central.

Finalmente, la dinámica de crecimiento inferida es similar para los ornitópodos basales que vivieron en diferentes latitudes de Gondwana durante el Cretácico (García-Marsà et al., 2020), lo que podría implicar una posible adaptación para vivir en ambientes con cambios en

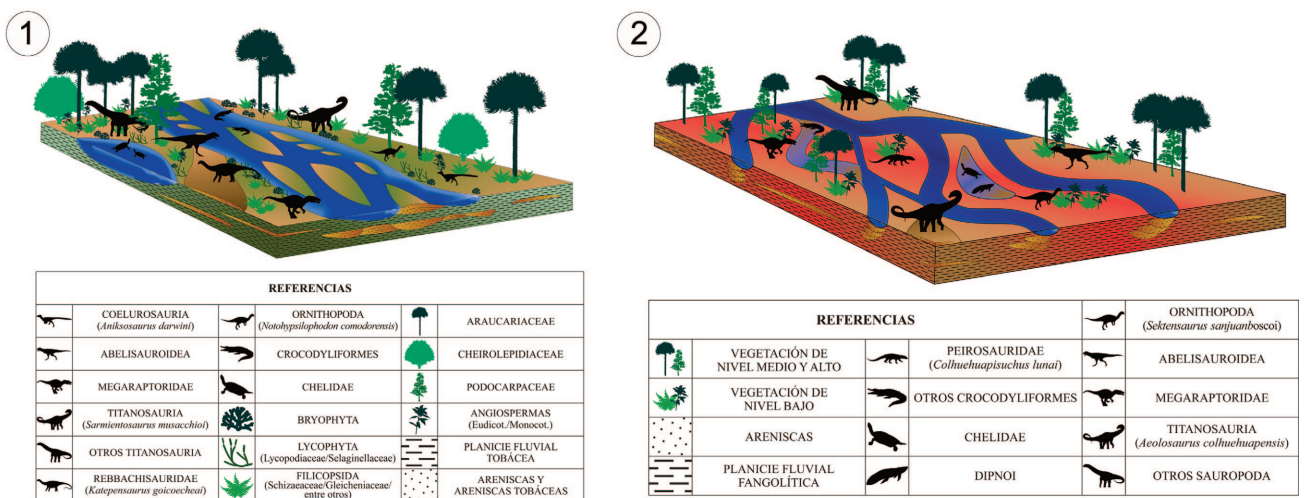


Figura 9. Reconstrucciones paleoambientales de las áreas donde *Notohypsilophodon comodorensis* y *Sektensaurus sanjuanboscoi* fueron recuperados. 1, Cañadón Las Horquetas (Formación Bajo Barreal, Miembro Inferior). 2, Costa sureste del lago Colhue Huapi (Formación Lago Colhue Huapi, “sección media”).

la temperatura. Esto se ve reflejado en los ornitópodos basales de la Patagonia central, los cuales convivieron con climas cuyas condiciones fueron más variables, mientras que los más derivados habrían habitado bajo climas de características más homogéneas.

CONCLUSIONES

Aunque es necesaria una mayor resolución filogenética del grupo en particular y de ornitópodos basales en general, *Notohypsilophodon* podría representar un elasmario del Cretácico Superior temprano. La microestructura ósea de su ejemplar tipo indica que éste no habría alcanzado la madurez somática ni sexual. Por otro lado, *Sektensaurus*, basado principalmente en similitudes morfológicas, representa un elasmario típico de tamaño medio del Cretácico Superior tardío (Santoniano–Maastrichtiano temprano). El ejemplar analizado a nivel histológico habría tenido una edad mínima de 9 años al momento de morir.

Elasmaria aparenta ser un grupo gondwánico, cuyo origen podría haber ocurrido en el este de dicho supercontinente, para posteriormente dispersarse hacia el oeste de Gondwana, posiblemente vía Antártida. Allí, habrían alcanzado mayores tamaños corporales y se habrían diferenciado evolutivamente (posiblemente seguido algún tipo de provincialismo o proceso vicariante), similar a lo observado o a lo hipotetizado en otros grupos de dinosaurios. Sin embargo, una mayor resolución filogenética como así también un mayor registro fósil es necesario para corroborar o rechazar dicho origen, distribución y evolución corporal.

Al menos en la Patagonia central se observa una selección del paleoambiente entre ornitópodos basales y derivados. En este sentido, los ornitópodos basales habrían habitado y/o seleccionado ambientes tierra adentro del tipo fluvial caracterizado por un clima cálido con variaciones estacionales. Por otro lado, los ornitópodos derivados habrían habitado áreas donde el paleoambiente se caracterizaba por su cercanía al mar, del tipo estuario y con un clima cálido y húmedo pero con ausencia de estacionalidad, el cual caracteriza a la “sección superior” (Maastrichtiano tardío) de la Formación Lago Colhué Huapi.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a las personas que participaron en el descubrimiento y/o excavación de los ejemplares aquí analizados. Agradecemos a Nina Cummings (FMNH) por las fotos de archivo de la Figura 1. Asimismo, agradecemos al Editor Alejandro Otero y los revisores Federico Agnolin y otro anónimo, por las sugerencias realizadas en post de mejorar el manuscrito. Este trabajo fue parcialmente apoyado por los subsidios CONICET-PIP 11220200103213CO y PI-UNPSJB N° 1655.

REFERENCIAS

- Agnolin, F. L., Ezcurra, M. D., Pais, D. F. y Salisbury, S. W. (2010). A reappraisal of the Cretaceous non-avian dinosaur faunas from Australia and New Zealand: evidence for their Gondwanan affinities. *Journal of Systematic Palaeontology*, 8, 257–300.
- Allard, J. O. y Casal, G. A. (2013). Análogos de afloramientos del Cretácico Superior en las nacientes del río Chico: sedimentología, paleoambiente, características geométricas y heterogeneidades intra-reservorio. *Actas de las 1° Jornadas Geológicas de la Cuenca del Golfo San Jorge* (pp. 17–18). Comodoro Rivadavia.
- Allard, J. O., Foix, N., Casal, G. y Rodríguez, A. (2015). Sobre el contexto tectonoestratigráfico de las formaciones Laguna Palacios y Lago Colhué Huapi (Grupo Chubut, Cretácico Superior), Cuenca del Golfo San Jorge, Patagonia. *Resúmenes de la 16° Reunión de Tectónica* (pp.117–118). General Roca.
- Alvarez, B. N., Casal, G. A., Ibiricu, L. M., De Sosa Tomas, A. y Suarez, C. A. (2022). Insights into paleoecology of the Bajo Barreal Formation (Upper Cretaceous), Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 116, 103854. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2022.103854>
- Álvarez Nogueira, R., Rozadilla, S., Agnolin, F. L., Marsà, J. A. G., Motta, M. J. y Novas, F. E. (2024). A new ornithopod from the Upper Cretaceous (Huincul Formation) of northwestern Patagonia, Argentina: Implications on elasmarian postcranial anatomy. *Cretaceous Research*, 159(7), 105874.
- Archangelsky, S., Bellosi, E., Jalfin, G. y Perrot, C. (1994). Palynology and Alluvial facies from the Mid–Cretaceous of Patagonia, Sub-surface of San Jorge Basin, Argentina. *Cretaceous Research*, 15, 127–142.
- Bandeira, K. L., Navarro, B. A., Pêgas, R. V., Brillhante, N. S., Brum, A. S., de Souza, L. G., da Silva, R. C. y Gallo, V. (2024). A reassessment of the historical fossil findings from Bahia State (Northeast Brazil) reveals a diversified dinosaur fauna in the Lower Cretaceous of South America. *Historical Biology*, 37(3), 548–589. <https://doi.org/10.1080/08912963.2024.2318406>
- Barcat, C., Cortiñas, J. S., Nevistic, V. A. y Zucchi, H. E. (1989). Cuenca del Golfo San Jorge. En L. Spalletti y G. Chebli (Eds.), *Cuencas Sedimentarias Argentinas. Serie Correlación Geológica* 6 (pp. 319–345). Universidad Nacional de Tucumán.
- Barreda, V. y Archangelsky, S. (2006). The southernmost record of tropical pollen grains in the mid-Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 27(6), 778–787.
- Becerra, M. G., Casal, G. A., Sterli, J., Ibiricu, L. M. y Onorato, A. M. (2019). New fossil remains from the Lago Colhue Huapi Formation (Coniacian–Maastrichtian): Increasing the record of vertebrate diversity and the paleoecological knowledge for the Late Cretaceous of Patagonia. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 19(1), R27.

- Boyd, C. A. (2015). The systematic relationships and biogeographic history of ornithischian dinosaurs. *PeerJ*, 3, e1523. <https://doi.org/10.7717/peerj.1523>
- Brett-Surman, M. K. (1979). Phylogeny and palaeobiogeography of hadrosaurian dinosaurs. *Nature*, 277, 560–562.
- Bridge, J. S., Jalfin, G. A. y Georgieff, S. M. (2000). Geometry, lithofacies, and spatial distribution of Cretaceous fluvial sandstone bodies, San Jorge Basin, Argentina: Outcrops analog for the hydrocarbon-bearing Chubut Group. *Journal of Sedimentary Research*, 70(2), 319–337. <https://doi.org/10.1306/2DC40915-0E47-11D7-8643000102C1865D>
- Calvo, J. O., Porfiri, J. D. y Novas, F. E. (2007). 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.
- Caglianone, J. L., Ibiricu, L. M., Alvarez, B. N., Cardozo, N. V., Mora Romero, I., De Sosa Tomas, A., Luna, M. y Casal, G. A. (2022). Un nuevo registro de Hadrosauridae para la Formación Lago Colhué Huapi (Coniaciano–Maastrichtiano), centro sur de la provincia de Chubut. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 22(R2), R17.
- Cardozo, N. V., Casal, G. A., Ibiricu, L. M., Alvarez, B. N., Caglianone, J. L. y Luna, M. (2024). Biodiversidad y aproximación tafonómica en restos de vertebrados en “Cañadón Tomás” (Maastrichtiano), Formación Lago Colhué Huapi, Chubut, Argentina. En A. De Sosa Tomas, R. Díaz y L. Farías Fuenzalida (Eds.), *11° Jornadas de las Ciencias de la Tierra “Dr. Eduardo Musacchio”* (pp. 21–24). EDUPA.
- Cardozo, N. V., Casal, G. A., Ibiricu, L. M., Alvarez, B. N., Caglianone, J. L., De Sosa Tomas, A., y Fernández, M. (2023). Restos oológicos asignables a *Megaloolithus patagonicus* y *Faveoololithidae* en niveles maastrichtianos (Cretácico Superior) de la Formación Lago Colhue Huapi, Chubut, Argentina. *Libro de Resúmenes de la Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina* (pp. 23). General Roca.
- Casal, G. A., Luna, M., Martínez, R. D., Lamanna, M. C., Sciutto, J. C. e Ivany, E. (2006). La fauna Campaniana–Maastrichtiana? de la Formación Bajo Barreal en el E–SE del Lago Colhué Huapi, Provincia de Chubut, Argentina. *Ameghiniana*, 43(4), R28.
- Casal, G. A., Allard, J. O. y Foix, N. (2015). Análisis estratigráfico y paleontológico del Cretácico Superior en la Cuenca del Golfo San Jorge: nueva unidad litoestratigráfica para el Grupo Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 72(1), 77–95.
- Casal, G. A., Martínez, R. D., Luna, M. e Ibiricu, L. M. (2016). Ordenamiento y caracterización faunística del Cretácico Superior del Grupo Chubut, Cuenca del Golfo San Jorge, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 19(1), 53–70. <https://doi.org/10.4072/rbp.2016.1.05>
- Casal, G. A., Nillni, A. M., Valle, M. N., González Svoboda, E. y Tiedemann, C. (2017). Permineralización en restos de dinosaurios preservados en depósitos de desbordamiento de la Formación Bajo Barreal (Cretácico Superior), Patagonia central, Argentina. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 34(1), 12–24.
- Casal, G. A., Nillni, A. M., Valle, M. N., González Svoboda, E., Tiedemann, C., Ciapparelli, H., Ibiricu, L. M. y Luiz, M. M. (2019). Fosildiagénesis en restos de dinosaurios preservados en depósitos fluviales de la Formación Lago Colhué Huapi (Cretácico Superior). Cuenca del Golfo San Jorge, Argentina. *Andean Geology*, 49, 620–692.
- Casal, G. A., Vallati, P., Ibiricu, L. M., De Sosa Tomas, A., Foix, N., Allard, J. O. y Martínez, R. D. (2020). Primer registro de estromatolitos en el Maastrichtiano tardío del Grupo Chubut, Cuenca del Golfo San Jorge, Patagonia central, Argentina. *Andean Geology*, 47(1), 162–178. <https://doi.org/10.5027/andgeov47n1-3177>
- Casal, G. A., Ibiricu, L. M. y Martínez, R. D. (2022). Vertebrados continentales cretácicos del Grupo Chubut. En R. E. Giacosa (Ed.), *Geología y Recursos Naturales de la Provincia del Chubut, Relatorio del 21° Congreso Geológico Argentino* (pp. 806–833). Asociación Geológica Argentina.
- Castaña, X. E., Casal, G. A. e Ibiricu, L. M. (2024). Bioerosion trace fossils on dinosaur bones from the Lago Colhué Huapi Formation, Upper Cretaceous of Central Patagonia, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 27(2), e20240457. <https://doi.org/10.4072/rbp.2024.2.0457>
- Cavasin, S. A., Caglianone, J., Cardozo, N. V., Alvarez, B. N., Ibiricu, L. M., Casal, G. A. y Cerda, I. A. (2023). Dinámica de crecimiento de *Sektenaurus sanjuanboscoi* (Dinosauria; Ornithischia) inferida a partir de la osteohistología de su esqueleto postcraneal. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 24(R3), R42.
- Cerda, I. A. y Chinsamy, A. (2012). Biological implications of the bone microstructure of the Late Cretaceous Ornithopod Dinosaur *Gasparinisaura cincosaltensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(2), 355–368. <https://doi.org/10.1080/02724634.2012.646804>
- Cerda, I. A., Casal, G. A., Ibiricu, L. M., Martínez, R. D. y Alvarez, B. N. (2019). Microestructura ósea de *Notohypsilophodon comodorensis* Martínez, 1998 (Dinosauria: Ornithopoda): Aspectos paleo-biológicos inferidos. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 19(R2), R8.
- Cerda, I. A., Pereyra, M. E., Garrone, M. C., Ponce, D., Navarro, T. G., González, R., Militello, M., Luna, C.A. y Jannello, J. M. (2020). A basic guide for sampling and preparation of extant and fossil bones for histological studies. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 20(1), 15–28.
- Clyde, W. C., Wilf, P., Iglesias, A., Slingerland, R. L., Barnum, T., Bijl, P. K., Bralower, T. J., Brinkhuis, H., Comer, E. E., Huber, B. T., Ibañez-Mejía, M., Jicha, B. R., Krause, J. M., Schueth, J. D., Singer, B. S., Raigemborn, M. S., Schmitz, M. D., Sluijs, A. y Zamaloa, M. D. C. (2014). New age constraints for the Salamanca Formation and lower Río Chico Group in the western San Jorge Basin, Patagonia, Argentina: Implications for Cretaceous–Paleogene extinction recovery and land mammal age correlations. *Geological Society of America Bulletin*, 126(3–4), 289–306.
- Coria, R.A. y Salgado, L. (1996). A basal iguanodontian (Ornithischia: Ornithopoda) from the Late Cretaceous of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16, 445–457.
- Coria, R. A. y Cambiaso, A. V. (2007). Ornithischia. En Z. Gasparini, L. Salgado y R. A. Coria (Eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles* (pp. 167–187). Indiana University Press.
- Cruzado-Caballero, P., Gasca, J. M., Filippi, L. S., Cerda, I. A. y Garrido, A. C. (2019). A new ornithopod dinosaur from the Santonian of Northern Patagonia (Rincón de los Sauces, Argentina).

- Cretaceous Research*, 98, 211–229. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.02.014>
- De Sosa Tomas, A., Vallati, P., Casal, G. A y Calo, M. (2017). Hojas de angiospermas de la Formación Lago Colhué Huapi (Maastrichtiano), Cuenca del Golfo San Jorge. En A. De Sosa Tomas, G. Casal e I. Castro (Eds.), *5° Jornadas de las Ciencias de la Tierra "Dr. Eduardo Musacchio"* (pp. 37–39). Comodoro Rivadavia.
- Dieudonné, P. E., Cruzado-Caballero, P., Godefroit, P. y Tortosa, T. (2020). A new phylogeny of cerapodan dinosaurs. *Historical Biology*, 33(10), 2335–2355. <https://doi.org/10.1080/08912963.2020.1793979>
- Duncan, R. J., Evans, A. R., Vickers-Rich, P., Rich, T. H. y Poropat, S. F. (2021). Ornithopod jaws from the Lower Cretaceous Eumeralla Formation, Victoria, Australia, and their implications for polar neornithischian dinosaur diversity. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 41(3), e1946551. <https://doi.org/10.1080/02724634.2021.1946551>
- Ferreira da Silva, L. C., Santos, A., Fauth, G., Manríquez, L. M. E., Kochhann, K. G. D., Guerra, R. D. M., Horodyski, R. S., Villegas-Martín, J. y Ribeiro Da Silva, R. (2023). High-latitude Cretaceous–Paleogene transition: New paleoenvironmental and paleoclimatic insights from Seymour Island, Antarctica. *Marine Micropaleontology*, 180, 102214. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2023.102214>
- Fitzgerald, M., Miltchum, M., Uliana, M. y Biddle, K. (1990). Evolution of the San Jorge Basin, Argentina. *The American Association of Petroleum Geologists*, 74(6), 879–920.
- Fonseca, A. O., Reid, I. J., Venner, A., Duncan, R. J., Garcia, M. S. y Müller, R. T. (2024). A comprehensive phylogenetic analysis on early ornithischian evolution. *Journal of Systematic Palaeontology*, 22(1), 2346577. <https://doi.org/10.1080/14772019.2024.2346577>
- Forster, C. A., De Klerk, W. J., Poole, K. E., Chinsamy-Turan, A., Roberts, E. M. y Ross, C. F. (2023). *Iyuku raathi*, a new iguanodontian dinosaur from the Early Cretaceous Kirkwood Formation, South Africa. *The Anatomical Record*, 306(7), 1762–1803. <https://doi.org/10.1002/ar.25038>
- García-Marsà, J. A., Cerroni, M. A., Rozadilla, S., Cerda, I. A., Reguero, M. A., Coria, R. A. y Novas, F. E. (2020). Biological implications of the bone microstructure of the Antarctic ornithopods *Trinisaura* and *Morrosaurus* (Dinosauria, Ornithischia). *Cretaceous Research*, 116, 104605. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104605>
- Greppi, C. D., Alvarez, B., Pujana, R. R., Ibiricu, L. M. y Casal, G. A. (2022). Fossil woods with evidence of wood-decay by fungi from the Upper Cretaceous (Bajo Barreal Formation) of central Argentinean Patagonia. *Cretaceous Research*, 136, 105229. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2022.105229>
- Hechem, J. J. y Strelkov, E. E. (2002). Secuencia sedimentaria mesozoica del Golfo San Jorge. En J. M. Haller (Ed.), *Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz, Relatorio del 15° Congreso Geológico Argentino* (pp. 129–147). Asociación Geológica Argentina.
- Hechem, J. J., Homocv, J. F. y Figari, E. G. (1990). Estratigrafía del Chubutiano (Cretácico) en la Sierra de San Bernardo, cuenca del Golfo San Jorge, Argentina. *Actas del 11° Congreso Geológico Argentino* (vol. 3, pp.173–176). San Juan.
- Heinrich, C., Paes Neto, V. D., Lacerda, M. B., Martinelli, A. G., Fiedler, M. S. y Schultz, C. L. (2021). The ontogenetic pattern of neurocentral suture closure in the axial skeleton of Hyperodapedontinae (Archosauromorpha, Rhynchosauria) and its evolutionary implications. *Palaeontology*, 64(3), 409–427.
- Herne, M. C., Tait, A. M., Weisbecker, V., Hall, M., Nair, J. P., Clelland, M. y Salisbury, S. W. (2018). A new small-bodied ornithopod (Dinosauria, Ornithischia) from a deep, high-energy Early Cretaceous river of the Australian–Antarctic rift system. *PeerJ*, 5, e4113. <https://doi.org/10.7717/peerj.4113>
- Herne, M. C., Nair, J. P., Evans, A. R. y Tait, A. M. (2019). New small-bodied ornithopods (Dinosauria, Neornithischia) from the Early Cretaceous Wonthaggi Formation (Strzelecki Group) of the Australian–Antarctic rift system, with revision of *Qantassaurus intrepidus* Rich and Vickers-Rich, 1999. *Journal of Paleontology*, 93(3), 543–584.
- Horner, J. R., Weishampel, D. B., y Forster, C. A. (2004). Hadrosauridae. En D. V. Weishampel, P. Dodson y H. Osmolska (Eds.), *The Dinosauria, 2nd Edition* (pp. 438–463). University of California Press.
- Ibiricu, L. M., Lamanna, M. C. y Lacovara, K. J. (2014). The influence of caudofemoral musculature on the titanosaurian (Saurischia: Sauropoda) tail skeleton: morphological and phylogenetic implications. *Historical Biology*, 26, 454–471. <https://doi.org/10.1080/08912963.2013.787069>
- Ibiricu, L. M., Casal, G. A., Martínez, R. D., Luna, M., Canale, J. I., Alvarez, B. N. y González Riga, B. (2019). A new ornithopod dinosaur (Dinosauria: Ornithischia) from the Late Cretaceous of central Patagonia. *Cretaceous Research*, 98, 276–291. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.02.001>
- Ibiricu, L. M., Casal, G. A., Martínez, R. D., Alvarez, B. N. y Poropat, S. F. (2020). New materials and an overview of Cretaceous vertebrates from the Chubut 71 Group of the Golfo San Jorge Basin, central Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 98, 102460. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102460>
- Ibiricu, L. M., Casal, G. A., Alvarez, B. N., De Sosa Tomas, A., Lamanna, M. C. y Cruzado-Caballero, P. (2021). New hadrosaurid (Dinosauria: Ornithopoda) fossils from the uppermost Cretaceous of central Patagonia and the influence of paleoenvironment on South American hadrosaur distribution. *Journal of South American Earth Sciences*, 110, 103369. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103369>
- Lamanna, M. C., Casal, G. A., Martínez, R. D. F. y Ibiricu, L. M. (2020). Megaraptorid (Theropoda: Tetanurae) Partial Skeletons from the Upper Cretaceous Bajo Barreal Formation of Central Patagonia, Argentina: Implications for the Evolution of Large Body Size in Gondwanan Megaraptoran. *Annals of Carnegie Museum*, 86(3), 255–294 <https://doi.org/10.2992/007.086.0302>
- Madzia, D., Arbour, V. M., Boyd, C. A., Farke, A. A., Cruzado-Caballero, P. y Evans, D. C. (2021). The phylogenetic nomenclature of ornithischian dinosaurs. *PeerJ*, 9, e12362. <https://doi.org/10.7717/peerj.12362>
- 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., Lamanna, M. C., Novas, F. E., Ridgely, R. C., Casal, G. A., Martínez, J. E., Vita, J. y Witmer, L. (2016). A Basal Lithostrotian Titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) with a Complete Skull: Implications for the Evolution and Paleobiology of Titanosauria. *PLoS ONE*, 11(4), e0151661. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151661>
- Mora Romero, I. A., Nãñez, C. A., De Sosa Tomas, A. y Casal, G. (2022). Foraminíferos danianos de la Formación Salamanca en las nacientes del río Chico, cuenca del Golfo San Jorge, Chubut, Argentina. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 23(R1), R107.
- Navarro, T. G., Jannello, M., Cerda, I. A., Béguelin, M. y Vázquez, R. (2018). Protocolo para la preparación de secciones delgadas sin descalcificar de tejido óseo humano. *Revista del Museo de Antropología*, 11(1), 121–126. <https://doi.org/10.31048/1852.4826.v11.n1.17007>
- Novas, F. E. (2009). *The Age of Dinosaurs in South America*. Indiana University Press.
- Novas, F., Agnolin, F., Rozadilla, S., Aranciaga-Rolando, A. M., Brisson-Egli, F., Motta, M. J., Cerroni, M., Ezcurra, M. D., Martinelli, A. G., D'Angelo, J. S., Álvarez-Herrera, G., Gentil, A. R., Bogan, S., Chimento, N. R., García-Marsà, J. A., Lo Coco, G., Miquel, S. E., Brito, F. F., Vera, E. I., Perez Loinaze, V. S., Fernández, M. S. y Salgado, L. (2019). Paleontological discoveries in the Chorrillo Formation (upper Campanian-lower Maastrichtian, Upper Cretaceous), Santa Cruz Province, Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 21(2), 217–293.
- Paredes, J. M., Foix, N. y Allard, J. O. (2016). Sedimentology and alluvial architecture of the Bajo Barreal Formation (Upper Cretaceous) in the Golfo San Jorge Basin: Outcrop analogues of the richest oil-bearing fluvial succession in Argentina. *Marine and Petroleum Geology*, 72, 317–335. <https://doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2016.02.013>
- Paredes, J. M., Foix, N., Allard, J. O., Valle, M. N. y Giordano, S. R. (2018). Complex alluvial architecture, paleohydraulics and controls of a multichannel fluvial system: Bajo Barreal Formation (Upper Cretaceous) in the Cerro Ballena anticline, Golfo San Jorge Basin, Patagonia. *Journal of South American Earth Sciences*, 85, 168–190. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.05.007>
- Paredes, J. M., Giordano, S. R., Valle, M. N., Olazábal, S. X., Allard, J. O., Foix, N. y Tunik, M. A. (2020). Climatic control on stacking density of fluvial successions: Upper Cretaceous Bajo Barreal Formation of the Golfo San Jorge Basin, Patagonia. *Marine and Petroleum Geology*, 113, 104116. <https://doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2019.104116>
- Paredes, J. M., Foix, N. y Allard, J. O. (2021). Estratigrafía cretácica de la cuenca del Golfo San Jorge. En R. E. Giacosa (Ed.), *Geología y Recursos Naturales de la Provincia del Chubut, Relatorio del 21° Congreso Geológico Argentino* (pp. 142–186). Asociación Geológica Argentina.
- Poropat, S. F., Kundrát, M., Mannion, P. D., Upchurch, P., Tischler, T. R. y Elliott, D. A. (2021). Second specimen of the Late Cretaceous Australian sauropod dinosaur *Diamantinasaurus matildae* provides new anatomical information on the skull and neck of early titanosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 192(2), 610–674. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa173>
- Poropat, S. F., Bell, P. R., Hart, L. J., Salisbury, S. W. y Kear, B. P. (2023). An annotated checklist of Australian Mesozoic tetrapods. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 47(2), 129–205. <https://doi.org/10.1080/03115518.2023.2228367>
- Prieto-Marquez, A. y Salinas, G. C. (2010). A re-evaluation of *Secernosaurus koernerii* and *Kritosaurus australis* (Dinosauria, Hadrosauridae) from the Late Cretaceous of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(3), 813–837. <https://doi.org/10.1080/02724631003763508>
- Pujana, R., Umazano, A. y Bellosi, E. (2007). Maderas fósiles afines a Araucariaceae de la Formación Bajo Barreal, Cretácico tardío de Patagonia central (Argentina). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie*, 9(2), 161–167.
- Raigemborn, M. S., Lizzoli, S., Moyano-Paz, D., Varela, A. N., Poire, D. G., Perez Loinaze, V., Vera, E., Manabe, M. y Novas, F. (2023). Paleosols of the Maastrichtian dinosaur-bearing Chorrillo Formation (southern Patagonia, Argentina): Paleoenvironmental and paleoclimate implications. *Cretaceous Research*, 150, 1–24. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2023.105587>
- Rauscik, B. y Varga, A. (2008). Climato-environmental controls on clay mineralogy of the Hettangian–Bajocian successions of the Mecsek Mountains, Hungary: an evidence for extreme continental weathering during the early Toarcian oceanic anoxic event. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 265(1–2), 1–13.
- Roberts, E. M., O'Connor, P. M., Clarke, J. A., Slotznick, S. P., Placzek, C. J., Tobin, T. S., Hannaford, C., Orr, T., Jinnah, Z. A., Claeson, K. M., Salisbury, S., Kirschvink, J. L., Pirrie, D y Lamanna, M. C. (2023). New age constraints support a K/Pg boundary interval on Vega Island, Antarctica: Implications for latest Cretaceous vertebrates and paleoenvironments. *Geological Society of America Bulletin*, 135(3–4), 867–885. <https://doi.org/10.1130/B36422.1>
- Rozadilla, S., Agnolin, F. L., Novas, F. E., Rolando, A. M. A., Motta, M. J., Lirio, J. M. y Isasi, M. P. (2016). A new ornithopod (Dinosauria, Ornithischia) from the Upper Cretaceous of Antarctica and its palaeobiogeographical implications. *Cretaceous Research*, 57, 311–324. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2015.09.009>
- Rozadilla, S., Agnolín, F. L. y Novas, F. E. (2019). Osteology of the Patagonian ornithopod *Talenkauen santacrucensis* (Dinosauria, Ornithischia). *Journal of Systematic Palaeontology*, 17(24), 2043–2089. <https://doi.org/10.1080/14772019.2019.1582562>
- Rozadilla, S., Cruzado-Caballero, P. y Calvo, J. O. (2020). Osteology of Ornithopod *Macrogrypusaurus gondwanicus* (Dinosauria, Ornithischia) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 108, 104311.
- Rozadilla, S., Agnolín, F., Manabe, M., Tsuihiji, T. y Novas, F. E. (2021). Ornithischian remains from the Chorrillo Formation (Upper Cretaceous), southern Patagonia, Argentina, and their implications on ornithischian paleobiogeography in the Southern Hemisphere. *Cretaceous Research*, 125, 104881. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2021.104881>
- Sciutto, J. C. (1981). Geología del codo del Río Senguerr, Chubut,


- Argentina. *Actas del 8º Congreso Geológico Argentino* (pp. 203–219). Buenos Aires.
- Scott, J. J., Renaut, R. W., Owen, R. B. y Sarjeant, W. A. (2007). Biogenic activity, trace formation, and trace taphonomy in the marginal sediments of saline, alkaline Lake Bogoria, Kenya Rift Valley. En R. G. Bromley, L. A. Buatois, G. Mangano, J. F. Genise y R. N. Melchor (Eds.), *Sediment- organism interactions: a multifaceted ichnology 88* (pp. 311–332). SEPM Special Publication.
- Simeoni, M. (2014). Nannofossils and foraminifera from the Salamanca Formation (Paleocene) in Punta Peligro Norte (Chubut, Argentina). *Carnets de Géologie Notebooks on Geology*, 14, 343–349.
- Soto Acuña, S., Vargas, A. O. y Kaluza, J. E. (2024). A new look at the first dinosaur discovered in Antarctica: reappraisal of *Antarctopelta oliveroi* (Ankylosauria: Parankylosauria). *Advances in Polar Science*, 35(1), 78–107. <http://dx.doi.org/10.12429/j.advps.2023.0036>
- Tapia, A. (1918). Una mandíbula de dinosaurio procedente de Patagonia. *Revista de la Sociedad Argentina de Ciencias Naturales*, 4, 369–370.
- Umazano, A. M., Bellosi, E., Visconti, G. y Melchor, R. N. (2008). Mechanism of aggradation in fluvial systems influenced by explosive volcanism: An example from the Upper Cretaceous Bajo Barreal Formation, San Jorge Basin, Argentina. *Sedimentary Geology*, 203(3–4), 213–228.
- Umazano, A. M., Bellosi, E. S., Visconti, G. y Melchor, R. N. (2012). Detecting allocyclic signals in volcanoclastic fluvial successions: facies, architecture and stacking pattern from the Cretaceous of central Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 40, 94–115.
- Vallati, P. (2013). A mid-Cretaceous palynoflora with *Tucanopollis crisopolensis* from D-129 Formation, San Jorge Gulf Basin, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología*, 16(2), 237–244.
- Vallati, P., Casal, G. A., Foix, N., Allard, J. O., De Sosa Tomas, A. y Calo, M. (2016). First Report of a Maastrichtian Palynoflora from the Golfo San Jorge Basin, Central Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 53(4), 495–505. <https://doi.org/10.5710/AMGH.28.12.2015.2948>
- Vallati, P., De Sosa Tomas, A., Casal, G. A. y Calo, M. (2017). Salviniales from the Late Cretaceous of the Golfo San Jorge Basin. *Cretaceous Research*, 74, 45–55. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2017.02.004>
- Vallati, P., De Sosa Tomas, A. y Casal, G. A. (2020). A Maastrichtian terrestrial palaeoenvironment close to the K/Pg boundary in the Golfo San Jorge basin, Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 97, 102401. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102401>
- von Huene, F. (1929). Los Saurisquios y Ornitisquios del Cretáceo Argentino. *Anales del Museo de La Plata*, 3, 1–94.
- Zaaboub, N., Abdeljaouad, S. y López-Galindo, A. (2005). Origin of fibrous clays in Tunisian Paleogene continental deposits. *Journal of African Earth Sciences*, 43(5), 491–504.


doi: 10.5710/PEAPA.15.11.2024.521

Recibido: 24 de septiembre 2024

Aceptado: 15 de noviembre 2024

Publicado: 10 de abril 2025

 Acceso Abierto
Open Access

This work is
licensed under 

CC BY 4.0 