
TETRÁPODOS JURÁSICO-CRETÁICOS





Reptiles marinos jurásicos y cretácicos de la Patagonia argentina: su aporte al conocimiento de la herpetofauna mesozoica

Zulma GASPARINI*, Marta FERNÁNDEZ, Marcelo de la FUENTE y Leonardo SALGADO

Abstract. The history of the knowledge of the different groups of Mesozoic marine reptiles of Patagonia can be divided into two major periods: the first one from the end of the XIX century up to 1940, during which the findings were scarce and few taxa are currently valid. The second, from the 1940's to date. The biogeographic patterns of the marine reptiles during most of the Mesozoic could be analysed on the basis of systematic studies of the Patagonian records. One of the most outstanding paleogeographic events of the Jurassic was the dismembering of Pangea, which gave place to the Caribbean Corridor connecting, probably intermittently, the Western Tethys with the Eastern Pacific. The close affinities between the Jurassic marine reptiles of Argentina and Chile with those of Europe suggest that such corridor would have been one of the routes used by the marine reptiles for their dispersion. Thus, the middle Jurassic forms of Patagonia and Chile belong to genera recorded also in Europe (*Metriorhynchus*, *Stenopterygius*, cf. *Muraenosaurus* and cf. *Cryptoclidus*), or to taxa with close phylogenetic relationships (*Maresaurus*, *Mollesaurus*). This is also seen in most of the genera of the Late Jurassic (*Ophthalmosaurus*, *Aegirosaurus*, *Metriorhynchus*, *Geosaurus*, *Dakosaurus*, *Liopleurodon*, *Pliosaurus*). Likewise, the finding of plesiosaurs and mosasaurs of the end of the Cretaceous in Patagonia arose a new context for the discussion of the biogeographic, distribution of these predators in Southern Gondwana.

Palabras clave. Reptiles marinos. Jurásico. Cretácico. Patagonia, Argentina.

Key words. Marine Reptiles. Jurassic. Cretaceous. Patagonia, Argentina.

Introducción

La rica historia del estudio de los reptiles marinos de la Patagonia argentina abarca más de un siglo. La misma puede ser dividida en dos períodos: el primero comprende desde fines del siglo XIX hasta aproximadamente fines de década de 1930; el segundo, desde esos años hasta hoy.

El primer período estuvo caracterizado por contribuciones en las que se describían restos muy fragmentarios y en general de dudosa procedencia estratigráfica (p. ej., Dames, 1893; Phillipi, 1895; Ameghino, 1893; Weaver 1938). En concordancia con el criterio taxonómico imperante (i.e., *Splitting criterium*) se nombraron nuevas especies sobre la base de fragmentos no diagnósticos (p. ej., *Ichthyosaurus immanis* Phillipi, 1895; *Myobradypterygius mollensis* Rusconi, 1938). Durante este período, los aportes más significativos en cuanto al conocimiento de la herpetofauna marina de Patagonia fueron hechos por Ángel Cabrera, quien describió un fragmento de

rostro de un ictiosaurio bajociano: '*Stenopterygius grandis*' Cabrera, 1939 hallado en Charahuilla, Neuquén (Fig. 1; Fig. 2.2), y un peculiar plesiosaurio maastrichtiano: *Aristonectes parvidens* Cabrera, 1941, procedente de Cañadón del Loro, Chubut (figura 1). Todos estos registros fueron el resultado de hallazgos fortuitos, producidos durante el desarrollo de trabajos con otros objetivos.

El segundo período se inicia con las prospecciones paleontológicas de Carlos Rusconi (Rusconi, 1938, 1940, 1942, 1948a, 1948b, 1949). Los hallazgos de Rusconi, los primeros en responder a una búsqueda específica de reptiles marinos, alertaron sobre la potencialidad fosilífera de los afloramientos marinos jurásicos de la Cuenca Neuquina. De todas formas, la mayoría de los nombres de taxones propuestos por Rusconi no son considerados válidos (Gasparini, 1985; Fernández, 2007b). En 1978, Casamiquela realizó un significativo aporte al conocimiento de la herpetofauna cretácica de Patagonia, analizando desde un punto de vista ecológico la transgresión maastrichtiana en el norte de Patagonia que denominara Mar de Kawas. En los años 70, con el incentivo que significó el trabajo de Rusconi, se

*Coordinador, zgaspari@museofcnym.unlp.edu.ar

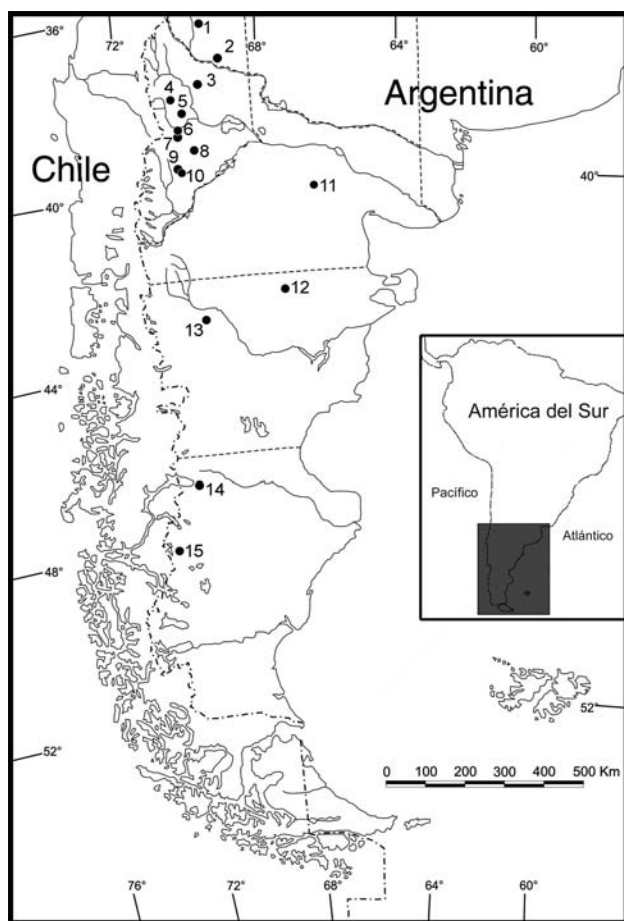


Figura 1. Mapa de ubicación de las localidades patagónicas que han brindado restos de reptiles marinos mesozoicos / *locality map of Patagonia where marine reptiles were found.* 1, Catan Lil; 2, Quebrada Remoredo; 3, Yesera del Tromen; 4, Tricajuera; 5, Chacay Melehue; 6, Las Lajas; 7, Los Catutos; 8, Cerro Lotena; 9, Chacaico Sur; 10, Charahuilla; 11, Santa Rosa-Trapalcó; 12, La Colonia; 13, Cañadón del Loro; 14, Cerro Belgrano; 15, Lago Belgrano.

inició un nuevo proyecto de investigación entre cuyos objetivos fundamentales estaba la búsqueda sistematizada de reptiles marinos jurásicos en la Cuenca Neuquina (Mendoza y Neuquén). Este proyecto, que continúa en la actualidad, fue creciendo y enriqueciéndose, no sólo con nuevos hallazgos de formas jurásicas, sino con la incorporación de los reptiles marinos cretácicos, produciéndose así un importante avance en el conocimiento de los distintos linajes de la herpetofauna marina mesozoica, que habitaron los mares patagónicos y de la Península Antártica.

Como lo señalara Damborenea (2005), *Ameghiniana* ha acompañado paso a paso el desarrollo de la paleontología en nuestro país. Los reptiles marinos mesozoicos no son una excepción: una parte significativa del conocimiento de la herpetofauna marina mesozoica, resultante del análisis de los hallazgos efectuados en las últimas décadas en Patagonia, ha sido publicada en *Ameghiniana*.

A.P.A.Publicación Especial 11, 2007

La presente contribución sintetiza el conocimiento actual de los diferentes grupos de reptiles marinos presentes en la Patagonia argentina, y analiza el impacto que estos estudios han tenido en las interpretaciones globales sobre la paleobiogeografía y la evolución de las faunas mesozoicas de tetrápodos marinos.

Abreviaturas institucionales. CTES-PZ, Departamento Biología, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes; MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires; MLP, Museo de La Plata, La Plata; MML, Museo Municipal Lamarque, Río Negro; MOZ, Museo Prof. Pedro Olsacher, Zapala.

Reptiles marinos mesozoicos de la Patagonia Argentina

Ichthyosauria. En los últimos años ha habido un consenso creciente en ubicar a los ictiosaurios dentro del clado Diapsida y próximos al nodo basal de los Sauria (p. ej., Caldwell, 1996; Callaway, 1997; McGowan y Motani, 2003), aunque aún persisten controversias en cuanto a la identificación del grupo hermano de los ictiosaurios. Los análisis filogenéticos de las relaciones internas del grupo han tenido un notable avance en las últimas décadas producto del descubrimiento y re-estudio de formas triásicas (p. ej., Motani, 1997; Motani *et al.* 1998; Sander, 1989, 1997), del establecimiento primario de homologías del aparato locomotor (Motani, 1999a) y de la implementación de métodos cladísticos sobre matrices que incluyen taxones registrados desde el Triásico Inferior hasta el Cretácico Superior (Cenomaniano) (Motani, 1999b; Maisch y Matzke, 2000; Sander, 2000). A pesar de estos importantes avances, los tres análisis más inclusivos realizados hasta el presente muestran notables diferencias en las relaciones internas del grupo, particularmente en las relaciones entre las formas jurásicas y cretácicas. En tanto Motani (1999b) y Maisch y Matzke (2000) coinciden en la monofilia de los ictiosaurios calovianos y post-calovianos (*Ophthalmosauria sensu* Motani, 1999b), Sander (2000) ubica a *Platypterygius* Huene (del Cretácico) en una posición basal y como taxón hermano de un clado innominado formado por taxones del Jurásico. En el marco de estas controversias el registro argentino, hallado en las últimas décadas, aporta evidencias significativas a estas cuestiones. Los principales obstáculos para el análisis de las relaciones entre las formas jurásico-cretácicas estaban dados, por un lado por la presencia de extensos hiatos en el registro (*i.e.*, Aaleniano-Batoniano y Berriasiano-Aptiano-Albiano); y por otro lado, por el sesgo inevitable que produce el considerar casi exclusivamente a las formas del hemisferio norte. Durante la década de los 90, se descubrieron en Chacaico sur (Neuquén) (figura 1) en la Formación Los Molles, los primeros ictiosaurios

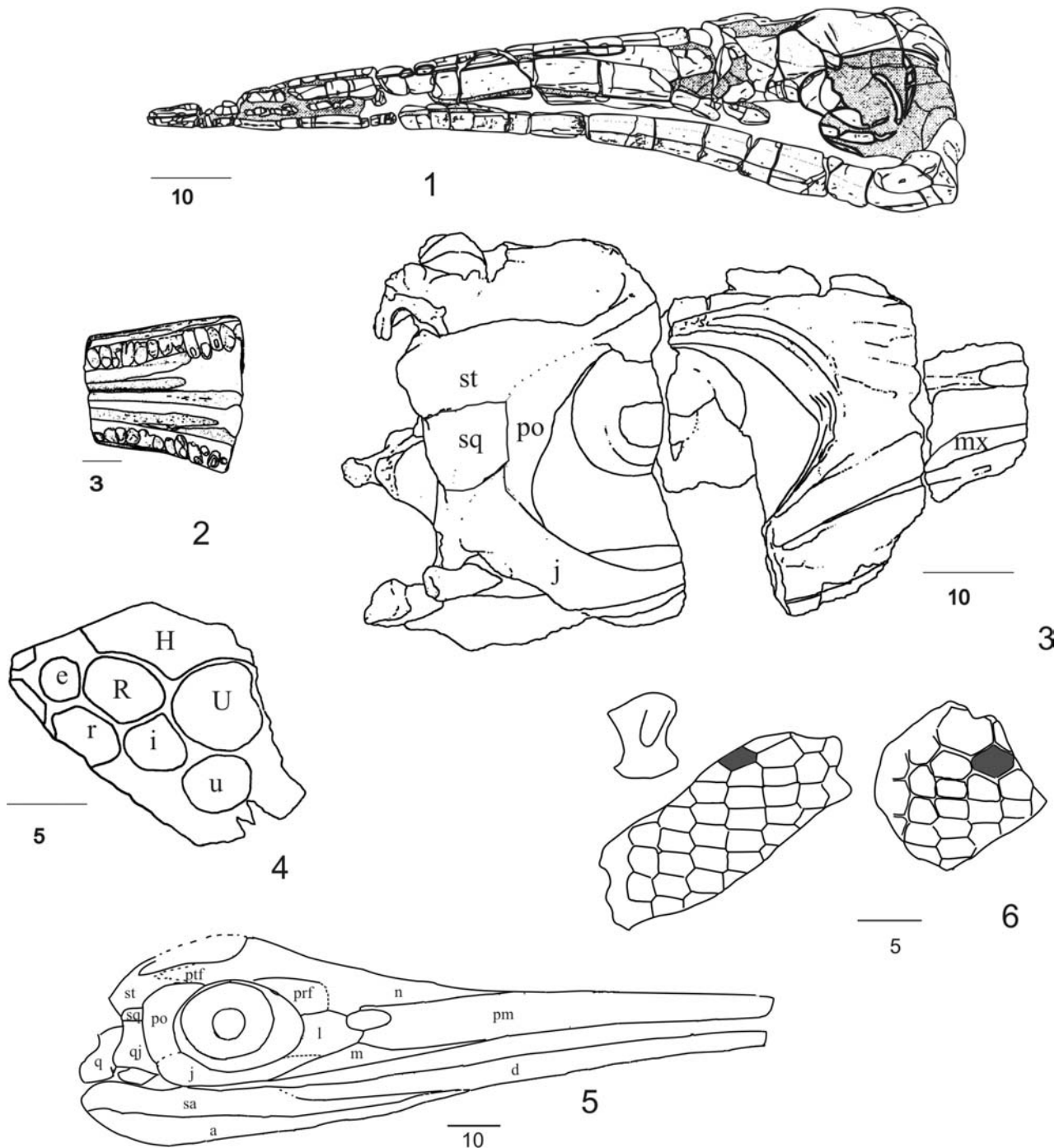


Figura 2. Ichthyosauria. 1, *Stenopterygius cayi* (Fernández, 1994), MOZ 5803. Fm. Los Molles, Bajociano temprano / *Los Molles Formation, early Bajocian*. Chacaico Sur, Neuquén; 2, "*Stenopterygius grandis*" Cabrera, MLP 39-VII-2-2. Fm. Los Molles, Bajociano temprano / *Los Molles Formation, early Bajocian*. Charahuilla, Neuquén; 3, *Mollesaurus periallus* Fernández, MOZ 2282, Fm. Los Molles Bajociano temprano / *Los Molles Formation, early Bajocian*. Chacaico Sur, Neuquén; 4, *Ophthalmosauridae*, MLP 92-III-2-1, Aaleniano-Bajociano. Quebrada Remredo, Mendoza; 5, *Caypullisaurus bonapartei* Fernández, MOZ 6067, Fm. Vaca Muerta, Titioniano, Arroyo Trincajuera / *Vaca Muerta Formation, Tithonian, Trincajuera creek*, Neuquén; 6, *Platypterygius hauthali* Huene, MLP 79-I-30-1. Fm. Río Belgrano, Barreniano / *Río Belgrano Formation, Barrenian, Cerro Belgrano*, Chubut. (Modificados de / modified from Fernández, 2007a). Escala en / Scale bars in cm.

bajocianos diagnosticables: *Stenopterygius cayi* (Fernández, 1994) y *Mollesaurus periallus* Fernández, 1999 (Fig. 2.1 y 2.3). Estos hallazgos no sólo interrumpen el hiato Aaleniano-Caloviano, sino que documentan por primera vez la presencia, en los mis-

mos estratos, de ictiosaurios oftalmosaurianos (*M. periallus*) y no oftalmosaurianos (*S. cayi*), y la supervivencia de estos últimos al menos hasta el Jurásico Medio. A estos hallazgos se suman un fragmento de aleta anterior de un oftalmosauriano (figura 2.4) en el

límite Aaleniano-Bajociano (quebrada Remoredo, Mendoza) (figura 1) que representa el registro más antiguo de dicho clado (Fernández, 2003). Asimismo durante las décadas de los 80 y 90 se descubrieron en el Titoniano y Berriasiano (Formación Vaca Muerta), expuesto en varias localidades de la Cuenca Neuquina, ejemplares de ictiosaurios que fueron descritos y reunidos en un nuevo género y especie de ophthalmosaurianos: *Caypullisaurus bonapartei* Fernández, 1997 (figura 2.5). Estos hallazgos, sumados al re-estudio de ictiosaurios titonianos de Bavaria (Alemania), dan cuenta de una diversidad de ictiosaurios del Jurásico Superior mayor a la anteriormente supuesta. El análisis cladístico, que incluye las nuevas evidencia del registro argentino (Fernández, 2007a: Fig. 4), da soporte adicional a la monofilía de los Ophthalmosauria propuesta por Motani (1999b) y Maisch y Matzke (2000); y propone por primera vez, la existencia de dos clados dentro de los Ophthalmosauria: uno de ellos incluye formas caloviano-titonianas de tamaño mediano y rostro grácil (*Aegirosaurus* Bardet y Fernández y *Ophthalmosaurus* Seeley), y el otro a formas más bizarras del Kimmeridgiano-Aptiano-Albiano (*Brachypterygius* Huene, *Caypullisaurus* y *Platypterygius*).

El registro cretácico es notablemente escaso, y los restos diagnosticables corresponden a un cráneo completo y columna vertebral de *C. bonapartei* hallado en Yesera del Tromen, Neuquén (Berriasiano, Formación Vaca Muerta) (Spalletti *et al.*, 1999); y a restos de aletas anteriores de dos ejemplares de *Platypterygius hauthali* exhumados en Cerro Belgrano, Santa Cruz (Barremiano, Formación Río Belgrano) (Fernández y Aguirre-Urreta, 2005) (figura 2.6). A pesar de lo limitado del registro, la presencia de *C. bonapartei* en Yesera del Tromen indica que algunos ictiosaurios habrían atravesado el límite Jurásico-Cretácico.

Plesiosauria. Los Plesiosauria son un clado de los Sauropterygia con un amplio registro temporal (Triásico Tardío-Cretácico Tardío) y geográfico (su registro abarca todos los continentes). Patagonia es la única región de América del Sur en la que se registran formas jurásicas y cretácicas (Gasparini, 2007).

El más antiguo plesiosaurio de la Patagonia argentina es el romaleosáurido *Maresaurus coccai* Gasparini, 1997 (figura 3.1), un robusto pliosauroido del Bajociano temprano (Formación Los Molles) hallado en Chacaico Sur, Neuquén (figura 1). Otros plesiosaurios descubiertos en la misma región, pero en sedimentitas de la Formación Lajas, referidas al Caloviano temprano, se encuentran representados sólo por material postcraneano fragmentario. Estos restos indican una mayor diversidad de plesiosaurios para esta época, con la presencia de pliosauroides (*s.l.*) y plesiosauroides: cf. *Muraenosaurus* sp. y A.P.A.Publicación Especial 11, 2007

cf. *Cryptoclidus* sp. Estos últimos son los únicos plesiosaurios de cuello largo registrados en el Jurásico de América del Sur.

Los plesiosaurios titonianos de la Cuenca Neuquina corresponden todos a Pliosauridae. En Cerro Lotena (Formación Vaca Muerta, Titoniano temprano) (figura 1) se hallaron fragmentos de *Liopleurodon* sp. (figura 3.2), un ejemplar probablemente juvenil si se tiene en cuenta el tamaño de un segundo espécimen hallado en Yesera del Tromen (figura 1), también referido a *Liopleurodon* sp., cuyo cráneo mide 2,40 m. (Spalletti *et al.*, 1999; Gasparini, 2007). Asimismo se ha mencionado la presencia de *Pliosaurus* sp. y otros Pliosauridae indet. del Titoniano tardío en varias localidades neuquinas (Gasparini *et al.*, 1997, 2007).

En los mares cretácicos patagónicos, a diferencia de los del Jurásico, se han registrado exclusivamente plesiosauroides. Los restos postcraneanos más antiguos de plesiosauroides, corresponden a elasmosáuridos, y proceden de varias localidades del oeste de Neuquén, y de cinco niveles estratigráficos de la Formación Agrio, abarcando un rango temporal Valanginiano tardío-Hauteriviano temprano (Lazo y Cichowolski, 2003). Pero sin duda la mayor cantidad y diversidad de plesiosauroides se registra en el Cretácico Tardío. Entre estos predominan los elasmosáuridos de la Formación Allen (Campaniano tardío-Maastrichtiano temprano) y sus equivalentes en Río Negro, Chubut y Mendoza (González Riga, 1999; Gasparini *et al.*, 2001; Gasparini *et al.*, 2003b, 2007) y Formación Jagüel (Maastrichtiano tardío) en Río Negro y sus equivalentes en Chubut (Gasparini *et al.*, 2003a, 2003b). De acuerdo a las nuevas revisiones, los plesiosauroides patagónicos están representados por *Aristonectes parvidens* Cabrera, 1941 (Fig. 3.4), de Paso del Sapo, Chubut (figura 1), también presente en el Maastrichtiano del sur de Chile y Península Antártica (Gasparini *et al.*, 2003a), y por numerosos elasmosáuridos cuyas determinaciones taxonómicas no están aún resueltas. Recientemente se publicaron descripciones de nuevos especímenes y revisiones integrales de los plesiosaurios de Australia (Kear, 2005) y Nueva Zelanda (Hiller *et al.*, 2005), las que sirvieron para modificar las determinaciones taxonómicas efectuadas sobre parte del material patagónico. Así, la asignación a los géneros neozelandeses *Mauisaurus* Hector y *Tuarangisaurus* Wiffen y Moisley, de varios especímenes hallados en distintas localidades de la provincia de Río Negro, podría no ser correcta, y por lo tanto necesaria de revisión a partir de nuevos especímenes (Gasparini *et al.*, 2007) (figura 4). Otros componentes de la Patagonia argentina fueron los policotílidos del Campaniano tardío-Maastrichtiano temprano en el área de La Colonia, Chubut (*Sulcusuchus erraini* Gasparini y Spalletti, 1990;

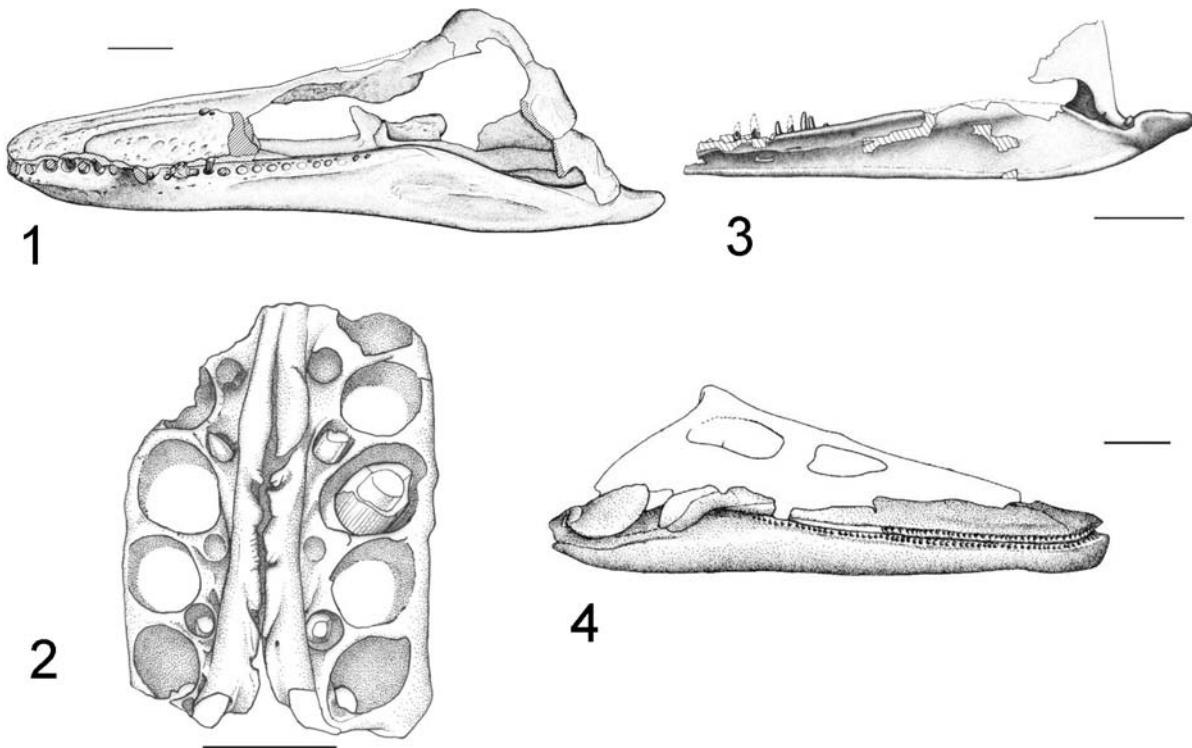


Figura 3. Plesiosauria. 1, *Maresaurus coccai* Gasparini, MOZ 4386P. Fm. Los Molles, Bajociano temprano / *Los Molles formation, early Bajocian*, Chacaico Sur, Neuquén; 2, *Liopleurodon* sp. MLP 80-V-29-1. Fm. Vaca Muerta, Titoniano temprano / *Vaca Muerta Formation, early Tithonian*, Cerro Lotena, Neuquén; 3, *Sulcusuchus erraini* Gasparini y Spalletti, MEF 650, Formación La Colonia, Campaniano-Maastrichtiano / *La Colonia Formation, Campanian-Maastrichtian*, La Colonia, Chubut; 4, *Aristonectes parvidens* Cabrera, MLP 40-XI-14-6. Fm. Paso del Sapo, Maastrichtiano tardío / *Paso del Sapo Formation, late Maastrichtian*. Cañadón del Loro, Chubut (modificados de / *modified from Gasparini, 2007*). Las escalas representan / *Scale bars equal 10 cm*.

Gasparini y de la Fuente, 2000) (Fig. 1; Fig. 3.3) y un nuevo espécimen procedente de sedimentitas de la Fm. Allen aflorante en Loma Puntuda en Salitral de Santa Rosa, Río Negro (Fig. 1) (Salgado *et al.*, 2007).

Crocodylifformes. Los únicos crocodylifformes marinos registrados en la Patagonia Argentina son los Thalattosuchia de la Cuenca Neuquina. Los registros más antiguos son vértebras aisladas halladas en Portezuelo Ancho, Mendoza (Jurásico Temprano) y Chacaico Sur, Neuquén (Bajociano temprano) (Gasparini y Fernández, 2006; Pol y Gasparini, 2007). Especímenes más completos se registran a partir del Batoniano temprano en Chacay Melehue, Neuquén (figura 1). Un fragmento de cráneo y postcráneo (figura 5.2) hallado en sedimentitas de la sección media-superior de la Formación Los Molles fue referido a *Metriorhynchus* aff. *M. brachyrhynchus* (Gasparini *et al.*, 2005), correspondiendo al Metriorhynchidae más antiguo registrado en la Argentina. Pero es en sedimentitas de la Formación Vaca Muerta (Titoniano-Berriasiano) de donde provienen la mayor cantidad y diversidad de cocodrilos marinos patagónicos. Un único espécimen es actualmente referido a *Metriorhynchus* sp., el que previamente fue referido al plesiosaurio *Purranisaurus potens* por Rusconi (1948 b). El mismo proviene del sur de la provincia de

Mendoza, y necesita de preparación y revisión para una más ajustada determinación taxonómica. Por el contrario, la especie más frecuente en rocas titonianas es *Geosaurus araucanensis* Gasparini y Dellapé, 1976, cuyo holotipo proviene de Cerro Lotena (figura 1), y se identifica como un grácil Metriorhynchidae de rostro largo, angosto y de sección subcircular (Pol y Gasparini, 2007) (Fig. 5.1). Finalmente, y aunque con menor número de especímenes, es frecuente el metriorrínquido *Dakosaurus andiniensis* Vignaud y Gasparini 1996, cuyo holotipo proviene de Titoniano (*s.l.*) de Catan Lil, Mendoza (figura 1), pero ejemplares más completos fueron hallados en sedimentitas del Titoniano superior y Berriasiano en el área de Yesera del Tromen (Spalletti *et al.*, 1999) (Fig. 1). En el espécimen más completo conocido (figura 5.3) se destacan el rostro corto, alto y comprimido, los dientes con bordes aserrados, que lo caracterizan como un "top predator" (Gasparini *et al.*, 2006).

Testudines. Los registros de tortugas marinas mesozoicas son muy escasos en la Patagonia argentina y están limitados a taxones del Jurásico Tardío. Estos registros proceden de afloramientos titonianos de la Formación Vaca Muerta expuestos en el ámbito de la Cuenca Neuquina (Broin y de la Fuente, 1993a, 1993b; Gasparini *et al.*, 1999). Estas tortugas están re-

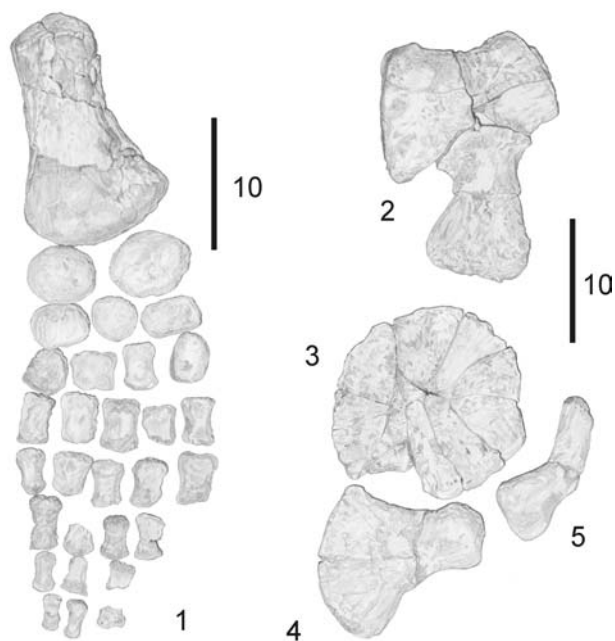


Figura 4. Plesiosauria. *Plesiosauroidea* indet. MML-Pv5. Fm. Jagüel, Maastrichtiano tardío / Jagüel Formation, late Maastrichtian. Trapalcó, Río Negro. 1, paleta / paddle; 2, coracoides / coracoid; 3, pubis / pubis; 4, isquion / ischium; 5, ilion / ilium. (Modificados de Gasparini, Salgado y Parras / modified from Gasparini, Salgado and Parras, 2007). Las escalas representan / Scale bars equal 10 cm.

presentadas por dos taxones (*Notoemys laticentralis* Cattoi y Freiberg, 1961; *Neusticemys neuquina* Fernández y de la Fuente, 1988) atribuidos a dos diferentes grupos de quelonios (de la Fuente y Fernández, 1989; Fernández y de la Fuente, 1993, 1994). La pleurodira *Notoemys laticentralis* (figura 6.1) es una especie que está representada por tres especímenes adultos procedentes de tres localidades de la provincia del Neuquén (Las Lajas, Cerro Lotena y Los Catutos). Estos ejemplares presentan caparazones que alcanzan dimensiones lineares no mayores a 270 mm, con cráneos deprimidos caracterizados por poseer un espacio craneoc cuadrado cubierto por una gran expansión ventral del proótico, con vértebras cervicales 2-4 opistocélicas. El caparazón es hidrodinámico y el plastrón está caracterizado por presentar una estrecha y alargada fenestra. Esta especie está estrechamente relacionada con *N. zapatoensis* Cadena Rueda y Gaffney (2005) del Valanginiano tardío de Colombia.

Más allá de los diferentes puntos de vista sobre la resolución filogenética de las relaciones entre *Notoemys* y los principales grupos de tortugas pleurodiras, aquí expresadas en notación parentética como (*Proganochelys quenstedtii* (*Proterochersis robusta* (*Platycheilus oberndorferi* (*Caribemys oxfordiensis* (*Notoemys laticentralis* (Pelomedusoides, Chelidae)))))) (Fernández y de la Fuente, 1994; Lapparent de Broin, 2000; de la Fuente e Iturralde-Vinent, 2001; de la

Fuente, 2007) o como (*Proganochelys quenstedtii* (*Proterochersis robusta* ((Pelomedusoides, Chelidae) (*Platycheilus oberndorferi* (*N. oxfordiensis* (*N. laticentralis*, *N. zapatoensis*)))))) (Cadena Rueda y Gaffney, 2005) los diferentes autores coinciden en que *Notoemys laticentralis* es un "stem" pleurodira (panpleurodira *sensu* Joyce *et al.*, 2004). La otra especie recuperada de afloramientos titonianos de la Formación Vaca Muerta es la criptodira *Neusticemys neuquina* (Fernández y de la Fuente, 1988) (figura 6.2) y se conoce a partir de seis ejemplares representados por una mandíbula y restos postcraneos de mediano tamaño (longitud del caparazón dorsal 471 mm) procedentes de tres localidades neuquinas (Cerro Lotena, Los Catutos y Trincajuera) (figura 1). Esta especie está caracterizada por poseer una mandíbula con una corta sínfisis (sugiriendo la ausencia de un paladar secundario), un caparazón deprimido y ancho con una quilla en el tercio posterior del mismo, con un alargamiento anteroposterior y marcadas fenestras costo-periféricas, y un plastrón con una gran fenestra central y un par de fenestras laterales. Otros rasgos derivados incluyen especializaciones en los autopodios (Fernández y de la Fuente, 1993; de la Fuente, 2007). Si bien distintos autores la han referido tentativamente a diferentes familias de tortugas [por ej., Plesiochelyidae? (Fernández y de la Fuente, 1993) o Protostegidae (Lapparent de Broin, 2001)] sobre la base de ciertos rasgos anatómicos del caparazón, algunos de los cuales están relacionados con adaptaciones a hábitos pelágicos (de la Fuente, 2007), la ausencia de restos craneanos en los ejemplares conocidos de *Neusticemys neuquina* impide resolver con certeza su posición filogenética dentro de los Eucryptodira.

Mosasauria. Los mosasaurios habitaron los océanos y mares epicontinentales de todo el mundo durante el Cretácico Tardío (Turoniano?-Maastrichtiano, Martin y Steward, 1977). Coincidentemente con esta distribución, restos de estos escamados han sido hallados en todos los continentes incluyendo Antártida (Gasparini y del Valle, 1981, 1984; Martin *et al.*, 2002; Novas *et al.*, 2002; Martin, 2006). Los ejemplares mejor preservados y completos corresponden a un plioplatecarpino turoniano de Colombia, *Yaguarasaurus* (Páramo 1994); y a un tylosaurino, *Taniwhasaurus antarcticus* (Novas *et al.*, 2002) del Campaniano-Maastrichtiano de la Isla James Ross, Antártida. Excepto por los dos casos anteriormente mencionados el registro sudamericano y antártico en general, y argentino en particular, es escaso y fragmentario. A pesar de ello, la información de los restos de mosasaurios hallados en los últimos años en el norte de la Patagonia argentina, es elocuente. En 2001, Gasparini *et al.*, describieron por primera vez cinco centros vertebrales caudales de mosasaurios del norte de

Patagonia pertenecientes a un mosasaurino hallado en el Liu Malal, Sur de Mendoza (Formación Jagüel, Maastrichtiano) (figuras 7.1 y 7.2). Si bien por las características del material preservado, no pudieron ser identificados en niveles taxonómicos inferiores, dieron cuenta de la potencialidad fosilífera de la Formación Jagüel y orientaron futuras prospecciones. Durante los últimos años, y producto de una serie de trabajos de campo realizados en los bajos de Santa Rosa y Trapalcó (Río Negro) (figura 1), se exhumaron en los niveles superiores de la Formación Jagüel (Maastrichtiano) restos de cinco mosasaurios, de los cuales tres pudieron ser identificados como: *Plioplatecarpus* sp. (figura 7.5); *Prognathodon* sp. (figura 7.6) y *Mosasaurus* sp. (figura 7.3); Fernández *et al.*, en prensa). A estos hallazgos se suman 46 centros vertebrales, dos fragmentos de mandíbula y tres dientes pertenecientes a un individuo adulto de un mosasaurino (figura 7.4). Este ejemplar, junto con *Mosasaurus* sp., fueron hallados a 1,5 m y 3,4 m debajo del límite K/P respectivamente. Los ejemplares hallados en los bajos de Santa Rosa y Trapalcó, adquieren particular relevancia dado que por un lado representan los primeros materiales diagnosticables a nivel genérico de Patagonia, y por otro lado ayudan a completar el conocimiento del último episodio en la historia de este peculiar grupo de escamados marinos ya que representan unos de los registros más jóvenes de mosasaurios a nivel mundial (Fernández *et al.*, en prensa). Así, previo a los registros del norte de Patagonia, los registros más jóvenes de mosasaurios correspondían a restos asignables a *Mosasaurus hoffmani* Mantell, hallados en el Maastrichtiano tardío de Turquía 10-15 m debajo del límite K/P (Bardet y Tunoglu, 2002). Hasta el presente los únicos registros de mosasaurios que ocurren más altos en la sección estratigráfica corresponden a restos fragmentarios de *Plioplatecarpus* sp. y *Mosasaurus* sp. de Antártida (Martin, 2006). La presencia de al menos tres taxones diferentes hallados en un área geográficamente restringida sugiere que durante el Maastrichtiano tardío, los mares del norte de Patagonia estuvieron habitados por una rica y diversa fauna de reptiles marinos.

Pterosauria. Los únicos pterosaurios hallados en sedimentitas marinas jurásicas en América del Sur corresponden a los procedentes de la Patagonia argentina. Aunque estos reptiles voladores no son estrictamente marinos, en Patagonia varios especímenes provienen de sedimentitas marinas o al menos costeras. Recientemente Codorníu y Gasparini (2007) revisaron los pterosaurios de Patagonia comprobando una cierta diversidad en el Jurásico Tardío. En las calizas litográficas del área de Los Catutos (Neuquén) (figura 1), en rocas referidas al Titoniano medio se hallaron restos de pterosaurios

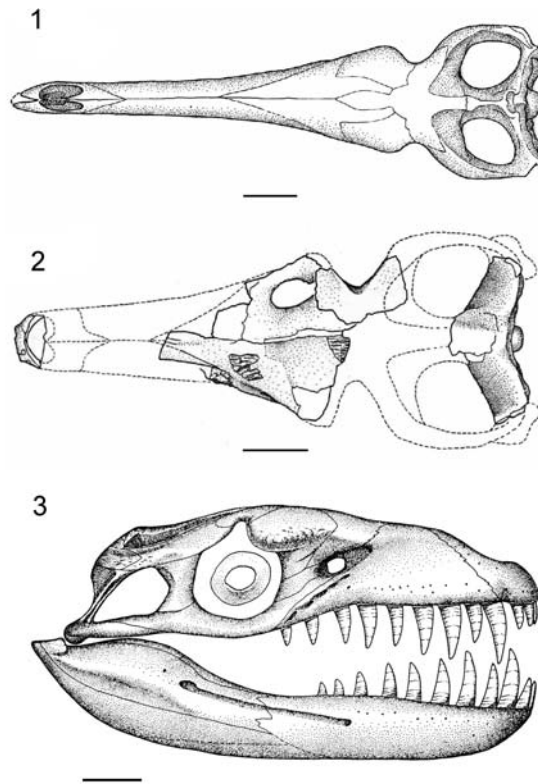


Figura 5. Crocodyliformes. 1, *Geosaurus araucanensis* Gasparini y / and Dellapé, 1976. MLP 72-IV-7-1. Fm. Vaca Muerta, Titoniano temprano / *Vaca Muerta Formation, early Tithonian*; Cerro Lotena, Neuquén; 2, *Metriorhynchus* aff. *M. brachyrhynchus*. MOZ 6913P. Fm. Los Molles, Batoniano tardío / *Los Molles Formation, late Bathonian*. Chacal Melehue, Neuquén; 3, *Dakosaurus andiniensis* Vignaud y / and Gasparini 1995. MOZ 6146P. Fm. Vaca Muerta, Titoniano tardío / *Vaca Muerta Formation, Tithonian*. Yesera del Tromen, Neuquén. (Modificados de Gasparini, Pol y Spalletti, 2006 y Pol y Gasparini, / modified from Gasparini, Pol and Spalletti, 2006, and Pol and Gasparini, 2007). Las escalas representan / *Scale bars represent 10 cm.*

referidos a Pterodactyloidea. El más completo corresponde a un subadulto de aproximadamente 1.10 m de envergadura, y fue referido a *Archeopteryx* gen. et sp. indet. (Codorníu *et al.*, 2006) (Fig. 8.1). Además, y luego de una revisión de *Herbstosaurus pigmaeus* Casamiquela 1975 se comprobó que es un Pterodactyloidea *incertae sedis* (figura 8.2) del Titoniano superior de la Cuenca Neuquina, y que corresponde a un pequeño ejemplar adulto depositado en un ambiente marino cercano a la costa (Codorníu y Gasparini, 2007). Entre las formas del Cretácico hay un Pteranodontoidea gen. et sp. indet., procedente del sur del Lago Belgrano (figura 1) y de la sección inferior de la Formación Río Belgrano, Barremiano inferior-medio, depositado en ambiente de plataforma marina de baja energía próximo a la costa (Kellner *et al.*, 2003). Este espécimen habría alcanzado una envergadura de 3,6 m y es el registro más austral de pterosaurios en América del Sur.

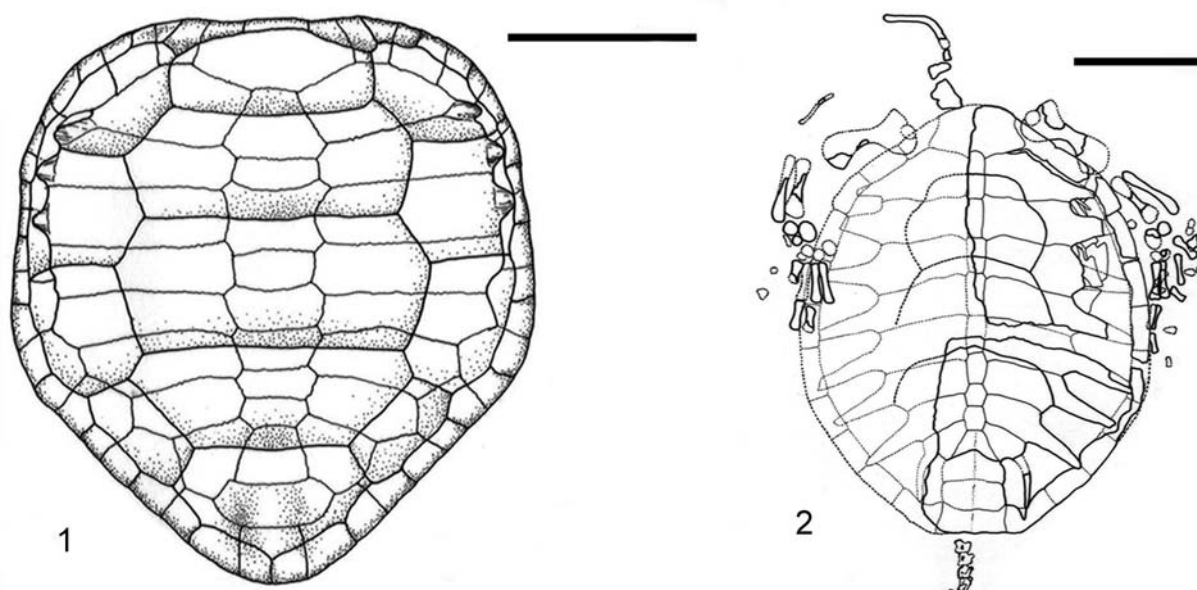


Figura 6. Testudines. 1, *Notoemys laticentralis* Cattoi y / and Freiberg, MACN 18043 Titoniano, Fm. Vaca Muerta / Tithonian, Vaca Muerta Formation; 2, *Neusticemys neuquina* (Fernández y / and de la Fuente 1988) MLP 92-IV-10-1. Titoniano, Formación Vaca Muerta / Tithonian, Vaca Muerta Formation. (Modificados de / modified from de la Fuente e Iturralde-Vinent, 2001; de la Fuente, 2007). Las escalas representan / Scar bars represent 10 cm.

Aportes del registro de reptiles marinos de la Patagonia Argentina

Los reptiles marinos mesozoicos han sido usados como modelos para evaluar varios aspectos de los cambios macroevolutivos, extinciones, entre otros (p. ej., Bardet, 1995; Carroll, 1997; Massare, 1997). El principal obstáculo para la evaluación de dichos modelos esta dado por los extensos hiatos y la consecuente discontinuidad en el registro. En este sentido, los aportes de las faunas marinas mesozoicas del sur del Pacífico Oriental, principalmente de la Cuenca Neuquina, han sido relevantes. Estos reptiles llenan un vacío de información que abarca desde el Aaleniano al Batoniano tardío, cuando éstos resultan escasos (plesiosaurios) o ausentes (ictiosaurios) en el Hemisferio Norte (Bardet, 1995; Vignaud, 1995; McGowan y Motani, 2003).

Tradicionalmente se ha reconocido la ocurrencia de un episodio de reorganización faunística durante el Jurásico Medio (Aaleniano-Batoniano), caracterizado por la reducción en la diversidad de los ictiosaurios (Massare, 1987; Bardet, 1995); y un evento de extinción durante el límite Titoniano-Berriasiano (Bardet, 1994). No obstante, los registros del Pacífico Oriental Sur, principalmente de la Cuenca Neuquina, sugieren un pasaje transicional en cuanto a la composición de las faunas tanto para el Aaleniano-Batoniano, como para el Titoniano-Berriasiano. Así, los reptiles marinos del Aaleniano-Batoniano hallados durante las últimas décadas, sugieren la co-oc-

rrencia de elementos faunísticos típicos del Jurásico Inferior con otros característicos del Caloviano y Jurásico Superior. En el caso de los ictiosaurios, formas no-oftalmosaurianas (*Stenopterygius cayi*) y oftalmosaurianas (*Mollesaurus periallus*) han sido halladas en el Aaleniano-Bajociano de la Cuenca Neuquina (Fernández, 2007b). Una situación comparable surge cuando se analiza el registro de cocodrilos metriorrínquidos: en sedimentitas bajocianas en el centro de Chile se registró el más antiguo *Metriorhynchus* sp. (Gasparini *et al.*, 2000), género conocido hasta ese momento a partir del Caloviano temprano en Europa (Vignaud, 1995). Asimismo, *Metriorhynchus* aff. *M. brachyrhynchus* fue registrado en el Batoniano tardío de Patagonia, en tanto que *M. brachyrhynchus* se conoce en el Caloviano temprano de Europa (Gasparini *et al.*, 2005). Completando las evidencias que aportan los cocodrilos metriorrínquidos y los ictiosaurios, el plesiosaurio romaleosáurido *Maresaurus coccai* hallado en el Bajociano de Neuquén, muestra estrechas afinidades filogenéticas con formas del Jurásico Inferior y Superior (Gasparini, 1997). Asimismo, en una secuencia con predominio de lutitas, fangolitas laminadas y concreciones margosas del Titoniano-Berriasiano que aflora el área de Yesera del Tromen (Neuquén), fueron exhumados ictiosaurios (*Caypullisaurus bonapartei*), pliosaurios (*Liopleurodon* sp.) y metriorrínquidos (*Dakosaurus andiniensis*, *Geosaurus araucanensis*). La presencia de los mismos taxones en el Titoniano y Berriasiano sugiere que el evento de extinción propuesto con base en el registro del

Hemisferio Norte, no habría tenido alcance global (Gasparini y Fernández, 2005, 2006).

En relación con los reptiles marinos cretácicos el conocimiento es más incompleto. Unos pocos restos del Cretácico Temprano indica la presencia de elasmosáuridos (Lazo y Cichowolski, 2003), familia cuyo registro abarca todo el Período. Recién en el Cretácico Tardío se advierte que en los mares patagónicos habitaban o ingresaban policotílicos, elasmosáuridos con al menos tres morfotipos distintos, y mosasaurios tales como *Plioplatecarpus* sp., *Prognathodon* sp. y *Mosasaurus* sp. Los mosasaurios y particularmente un elasmosáurido hallado a solo 0.30 cm del límite K/P son las últimas evidencias de reptiles marinos mesozoicos en todo el mundo (Gasparini et al., 2003b).

El registro patagónico y la paleobiogeografía de los reptiles marinos mesozoicos

Sobre la base de los estudios sistemáticos de los registros patagónicos se ha podido, a lo largo de las últimas décadas, analizar los patrones biogeográficos de los reptiles marinos durante el Jurásico y Cretácico Superior.

Jurásico. Uno de los eventos paleogeográficos de mayor impacto ocurrido durante el Jurásico fue la ruptura de la Pangea y la conexión del Tethys Occidental con el Pacífico Oriental a través del Corredor Caribeño. Las estrechas afinidades entre las faunas de reptiles marinos jurásicos de Argentina y Chile con aquellas registradas en los márgenes europeos del Tethys, llevó a Gasparini (1985) a proponer que un corredor caribeño habría sido una de las rutas más probablemente utilizadas por los reptiles marinos para su dispersión, y que dicha conexión habría funcionado durante el Jurásico Superior y probablemente desde el Jurásico Medio. Subsecuentes hallazgos, fundamentalmente en la Cuenca Neuquina, reforzaron dicha hipótesis (Gasparini, 1992; Gasparini y Fernández, 1997, 2006). Los reptiles marinos del Jurásico Medio hallados en Argentina y Chile corresponden a géneros registrados en el Tethys Occidental (*Metriorhynchus*, *Stenopterygius*, cf. *Muraenosarus* y cf. *Cryptoclidus*) o a taxones con estrechas vinculaciones filogenéticas con formas europeas y de América del Norte (*Maresaurus*, *Mollesaurus*). Asimismo, la mayoría de los reptiles marinos del Jurásico Tardío en Patagonia (*Ophthalmosaurus*, *Aegirosaurus*, *Metriorhynchus*, *Geosaurus*, *Dakosaurus*, *Liopleurodon* y *Pliosaurus*) corresponden a géneros registrados en los márgenes europeos Tethys (Gasparini y Fernández, 2006). Durante los últimos años, los hallazgos de reptiles marinos en el Oxfordiano de Cuba (Fernández e Iturralde-Vinent, 2000; de la Fuente e

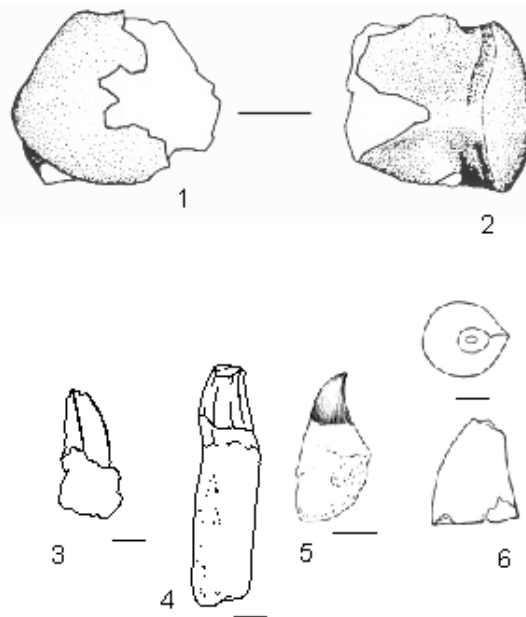


Figura 7. Mosasauria. 1-2, Mosasaurinae GHUNLPam 16.792. Fm. Jagüel, Maastrichtiano tardío / Jagüel Formations, late Maastrichtian. Liu Malal, Mendoza; 3-6. Fm. Jagüel, Maastrichtiano tardío. Bajos de Trapalcó and Santa Rosa / Jagüel Formation, late Maastrichtian. Bajos de Trapalcó and Santa Rosa, Río Negro. 3, *Mosasaurus* sp. MML-PV 1. 4, Mosasaurinae, / género y especie / genus and species indet., MML-PV2; 5, *Plioplatecarpus* sp. MML-PV7; 6, *Prognathodon* sp. MML-PV8. (Modificados de / modified from Fernández et al. en prensa / in press). La escala representa / Scale bar represents 1 cm.

Iturralde-Vinent, 2001; Gasparini e Iturralde-Vinent, 2001) brindaron evidencia directa sobre el uso del corredor caribeño como vía de dispersión de los reptiles marinos durante el Jurásico (Gasparini e Iturralde, 2006). La pleurodira *Notoemys laticentralis* del Titoniano de la Cuenca Neuquina presenta afinidades estrechas a otras halladas en el Oxfordiano medio tardío en Cuba (*Caribemys oxfordiensis* de la Fuente e Iturralde-Vinent, 2001) y Valanginiano en Colombia (*Notoemys zapatoacaensis*). Esta es otra evidencia del rol del mar Caribe para formas que se las ha hallado en el sudoeste del Gondwana.

Cretácico. Las estrechas vinculaciones paleobiogeográficas durante el Cretácico Superior (Campaniano y Maastrichtiano) entre las faunas marinas de Patagonia, Península Antártica, sureste de Australia y Nueva Zelanda, estaban basadas fundamentalmente en las evidencias aportadas por los invertebrados (p. ej. Zinsmeister, 1982; Macellari, 1985). Aunque plesiosaurios y mosasaurios eran conocidos en Australia, Nueva Zelanda, Antártida y Patagonia, los recientes descubrimientos y revisiones de especímenes provenientes de esas áreas han puesto de manifiesto la importancia del sur del Gondwana en relación con la diversidad de estos reptiles, a la vez que han permitido efectuar modificaciones taxonómicas importantes (Martin et al., 2002; Novas et al., 2002; Sachs, 2004; Gasparini et al. b, 2003, 2007; Hiller y

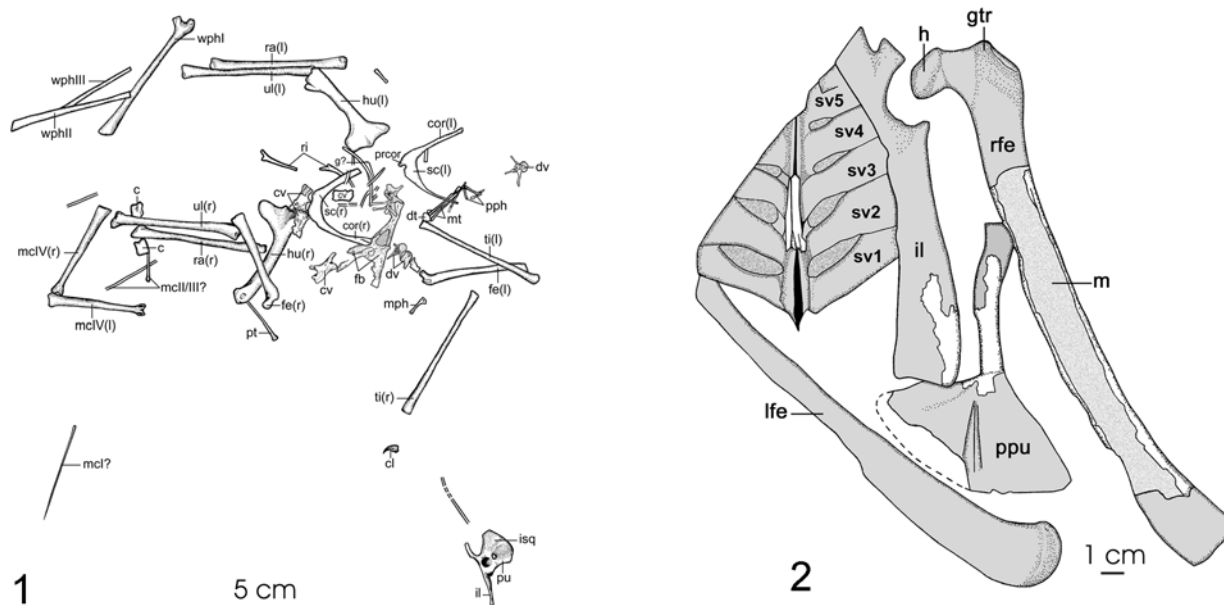


Figura 8. Pterosauria. 1, *Archaeopterodactyloidea* indet. MOZ 3625P. Fm. Vaca Muerta, Tithoniano medio / *Vaca Muerta Formation*, middle Tithonian. Los Catutos, Neuquén; 2, *Herbstosaurus pigmaeus* Casamiquela, CTES-PZ 1709. Fm. Vaca Muerta, Tithoniano / *Vaca Muerta Formation*, Tithoniano. Pichi Picún Leufú y Ruta Nacional 40, Neuquén. (Modificados de Codorníu y Gasparini / modified from Codorníu and Gasparini, 2007). Escala en / Scale bars in cm.

Mannerin, 2005; Hiller *et al.*, 2005; Kear, 2005; Martin y Fernández, 2007; Fernández *et al.*, en prensa). Así, los hallazgos de plesiosaurios y mosasaurios del norte de Patagonia y de un nuevo mosasaurio tylosaurino de Antártica (Novas *et al.*, 2002) han dado un nuevo marco a las discusiones sobre la biogeografía del Cretácico Superior de Gondwana. La presencia de *Taniwhasaurus* y *Moanasaurus* en Nueva Zelanda y Antártida (Martin *et al.*, 2002; Martin y Fernández, 2007), de *Aristonectes* en Patagonia y Antártida (Gasparini *et al.*, 2003a), y de al menos un plesiosaurioide de particular morfología hallado tanto en Patagonia como en Nueva Zelanda (Gasparini *et al.*, 2007) refuerzan la hipótesis de una distribución gondwánica austral para algunos reptiles marinos pelágicos hacia fines del Cretácico.

Agradecimientos

Los autores agradecen la colaboración de numerosos colegas que a lo largo de los años contribuyeron directa o indirectamente en los resultados que aquí se exponen (J. Bonaparte, N. Bardet, F. de Broin, S. Casadío, A. Concheyro, D. Dellapé, H. Leanza, J. Martin, S. Matheos, A. Parras, A. Riccardi, L. Spalletti); a los técnicos de la División Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata que prepararon la mayor parte del material estudiado (J. Laza, O. Molina, J. Moly, J. Posik), a los ilustradores (J. González, M. Lescano y P. Pacheco), y a las que colaboraron con la edición de algunos trabajos (C. Deschamps y L. Zampatti). Asimismo, destacan la cooperación en los trabajos de campo, y el descubrimiento de muy valiosos especímenes, de R. Cocca, S. Cocca, Daniel Cabaza, Tito Cabaza, I. Cerdá, I. Garate Zubillaga. Esta síntesis estuvo financiada por los subsidios PIP- CONICET 5156 y PICT 25276-BID 1728/OC-AR.

A.P.A.Publicación Especial 11, 2007

Bibliografía

- Ameghino, F. 1893. Sobre la presencia de vertebrados de aspecto mesozoico en la formación Santacruceña de Patagonia Austral. *Revistas del Jardín Zoológico de Buenos Aires* 1: 75-84.
- Bardet, N. 1994. Extinction events among mesozoic marine reptiles. *Historical Biology* 7: 313-324.
- Bardet, N. 1995. Evolution et extinction des reptiles marins au cours du Mésozoïque. *Palaeovertebrata* 24: 177-283.
- Bardet, N. y Tunoglu, C., 2002. The first mosasaur (Squamata) from the Late Cretaceous of Turkey. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 712-715.
- Broin, F. de y de la Fuente, M.S. 1993a. Les tortues fossiles d'Argentine: première synthèse. Table Ronde Européenne Paléontologie et Stratigraphie d'Amérique Latine (Lyon, 1992). *Documents des laboratoires de Géologie Lyon* 125: 73-84.
- Broin, F. de y de la Fuente, M. S. 1993b. Les tortues fossiles d'Argentine: Synthèse. *Annales de Paléontologie* 79: 169-232.
- Cabrera, A. 1939. Sobre un nuevo ictiosaurio del Neuquén. *Notas del Museo de La Plata* 4: 485-491.
- Cabrera, A. 1941. Un plesiosaurio nuevo del Cretáceo del Chubut. *Revista del Museo de La Plata* 2: 113-130.
- 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. 1996. Ichthyosauria: a preliminary phylogenetic analysis of diapsid affinities. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, Stuttgart, 3: 361-386.
- Callaway, J.M. 1997. Ichthyosauria. En: J. Callaway y E. Nicholls (eds.), *Ancient Marine Reptiles*, Academic Press, pp. 1-16.
- Carroll, R. 1997. Mesozoic marine reptiles as models of long-term, large-scale evolutionary phenomena. En: E. Nicholls y J. Callaway (eds.), *Ancient Marine Reptiles*. Academic Press, San Diego, USA, pp. 467-489.
- Casamiquela, R.M. 1975. *Herbstosaurus pigmaeus* (Coeluria, Compsognathidae) n. gen. n. sp. del Jurásico del Neuquén (Patagonia septentrional). Uno de los más pequeños dinosaurios.

- rios conocidos. I° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Tucumán) *Actas* 2: 87-103.
- Casamiquela, R.M. 1978. La zona litoral de la transgresión maástrichtense en el norte de la Patagonia. Aspectos ecológicos. *Ameghiniana* 15:137-148
- Cattoi, N. y Freiberg, M.A. 1961. Nuevo hallazgo de *Chelonia* extinguidos en la República Argentina. *Physis* 22: 202.
- Codorníu, L., y Gasparini, Z. 2007. Chapter 6. Pterosauria. En: Z. Gasparini, L. Salgado y R. Coria (eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*. Indiana University Press. Bloomington Indiana. pp. 143-166.
- Codorníu, L., Gasparini, Z. y Paulina Carabajal, A. 2006. A late Jurassic pterosaur (Reptilia, Pterodactyloidea) from northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 20: 383-389
- Damborenea, S. 2005. Historia de Ameghiniana. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación especial* 10: 23-34.
- Dames, W. 1893. Ueber das Vorkommen von Ichthyopterygiern im Tithon Argentinens. *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft* 45: 23-33.
- De la Fuente, M.S. 2007. Chapter 3. Testudines. En: Z. Gasparini, L. Salgado y R. Coria (eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*. Indiana University Press. Bloomington Indiana. pp. 50-86.
- De la Fuente, M.S. y Fernández, M.S. 1989. *Notoemys laticentralis* Cattoi y Freiberg, 1961, from the Upper Jurassic of Argentina: a member of the Infraorder Pleurodira (Cope, 1868). *Studia Geologica Salmanticensis. Studia Paleocheloniologica*, Salamanca 3: 25-32.
- 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
- Fernández, M. 1994. A new long-snouted ichthyosaur from the Early Bajocian of Neuquen Basin (Argentina). *Ameghiniana* 31: 291-297.
- Fernández, M. 1997. A new ichthyosaur from the Tithonian (Late Jurassic) of the Neuquén Basin, Northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology* 71: 479-484.
- Fernández, M. 1999. A new ichthyosaur from the Los Molles Formation (Early Bajocian), Neuquen Basin, Argentina. *Journal of Paleontology* 73: 677-681.
- Fernández, M. 2003. Ophthalmosauria (Ichthyosauria) forefin from the Aalenian-Bajocian boundary of Mendoza province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 691-694.
- Fernández, M. 2007a. Redescription and phylogenetic position of *Caypullisaurus* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae). *Journal of Paleontology* 81: 368-375.
- Fernández, M. 2007b. Chapter 11. Ichthyosauria. En: Z. Gasparini, R. Coria y L. Salgado (eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*, Indiana University Press. pp. 271-291.
- Fernández, M. y Aguirre-Urreta, M.B. 2005. Revision of *Platypterygius hauthali* von Huene, 1927 (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae) from the Early Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 583-587.
- Fernández, M.S. y de la Fuente, M.S. 1988. Nueva tortuga (Cryptodira: Thalassemydidae) de la Formación Vaca Muerta (Jurásico, Tithoniano) de la Provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 25: 129-138.
- Fernández, M.S. y de la Fuente, M.S. 1993. Las tortugas casiquelidas de las calizas litográficas titonianas del área de Los Catutos, Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 30: 283-295.
- 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*, Stuttgart, 193: 81-105.
- Fernández, M. e Iturralde-Vinent, M. 2000. An Oxfordian Ichthyosauria (Reptilia) from Viñales, Western Cuba: Paleobiogeographic significance. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 191-193.
- Fernández, M., Martin, J. y Casadío, S. 2005. Mosasaurios maástrichtianos (Cretácico Superior) del norte de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 42: 68R.
- Fernández, M., Martin, J. y Casadío, S. (En prensa). Mosasaur (Reptilia) from the late Maastrichtian (Late Cretaceous) of northern Patagonia (Río Negro, Argentina). *Journal of South American Earth Sciences*.
- Gasparini, Z. 1985. Los reptiles marinos del Jurásico de América del Sur. *Ameghiniana* 22: 23-34.
- Gasparini, Z. 1992. Marine reptiles of the Circum-Pacific region. En: G.E.G. Westermann (ed.), *The Jurassic of the Circum-Pacific. World and Regional Geology* 3. Cambridge University Press, pp. 361-364.
- Gasparini, Z. 1997. A new pliosaur from the Bajocian of the Neuquén Basin, Argentina. *Palaeontology* 40: 135-147.
- Gasparini, Z. 2007. Chapter 12. Plesiosauria. En: Z. Gasparini, L. Salgado y R. Coria (eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*. Indiana University Press. Bloomington Indiana. pp. 292-313.
- Gasparini, Z. y de la Fuente M. 2000. Tortugas y plesiosaurios de la Formación La Colonia (Cretácico Superior) de Patagonia, Argentina. *Revista Española de Paleontología* 15: 23-35.
- Gasparini, Z., y Dellapé, D. 1976. Un nuevo cocodrilo marino (*Thalattosuchia*, *Metriorhynchidae*) de la Formación Vaca Muerta (Jurásico, Tithoniano) de la provincia del Neuquén. I° Congreso Geológico Chileno (Santiago) *Actas* 1: C1-C21.
- Gasparini, Z. y del Valle, R. 1981. Mosasaurios: primer hallazgo en el continente Antártico. *Antártida* 11: 16-20.
- Gasparini, Z. y del Valle, R. 1984. Mosasaurios (Reptilia, Sauria) cretácicos, en el continente antártico. 9° Congreso Geológico Argentino (Bariloche) 4: 423-431.
- Gasparini, Z. y Fernández, M.S. 1997. Tithonian marine reptiles of the Eastern Pacific. En: J.M. Callaway y E.L. Nicholls (eds.), *Ancient marine reptiles*, Academic Press, San Diego. pp. 435-440.
- Gasparini, Z. y Fernández, M. 2005. Jurassic marine reptiles in the Neuquen Basin. En: Veiga, Spalletti, Howell y Schwarz (eds.): *The Neuquen Basin, Argentina: a case study in sequence stratigraphy and basin dynamics*. Geological Society of London, Special Publication 252:279-294.
- Gasparini, Z. y Fernández, M. 2006. Middle and Late Jurassic marine reptile faunas of the southeastern Pacific, based on discoveries in Argentina and Chile. *Paludicola* 5: 230-241
- Gasparini, Z. e Iturralde-Vinent, M. 2001. Metriorhynchid crocodiles (Crocodyliformes) from the Oxfordian of western Cuba. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 9: 534-542.
- Gasparini, Z. e Iturralde-Vinent, M. 2006. The Cuban Oxfordian herpetofauna in the Caribbean Seaway. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 240: 343-371.
- Gasparini, Z., y Spalletti, L. 1990. Un nuevo cocodrilo en depósitos mareales maástrichtianos de la Patagonia noroccidental. *Ameghiniana* 27: 141-150.
- Gasparini, Z., Spalletti, L. y de la Fuente, M. 1997. Marine reptiles of a tithonian transgression, western Neuquen Basin, Argentina. Facies and Paleoenvironments. *Geobios* 30: 701-712. France.
- Gasparini, Z., Spalletti, L., Fernández, M. y de la Fuente, M. 1999. Tithonian marine reptiles from the Neuquén Basin: diversity and paleoenvironments. *Revue de Paléobiologie* 18: 333-345.
- Gasparini, Z., Vignaud, P. y Chong, G. 2000. The Jurassic *Thalattosuchia* (Crocodyliformes) of Chile: a paleobiogeographic approach. *Bulletin Société Géologique France*: 534-542
- Gasparini, Z., Casadío, S., Fernández, M., y Salgado, L. 2001. Marine reptiles from the Late Cretaceous. *Journal of South America Earth Sciences* 14: 51-60.
- Gasparini, Z., Bardet, N., Martin, J. y Fernández, M. 2003a. The elasmosaurid plesiosaur *Aristonectes* Cabrera form the latest Cretaceous of South America and Antarctica. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 104-115.
- Gasparini, Z., Salgado, L. y Casadío, S. 2003b. Maastrichtian plesiosaurs from northern Patagonia. *Cretaceous Research* 24: 157-170.
- Gasparini, Z., Cichowolski, M. y Lazo, D. 2005. First

- Metrioichnys (Metrioichnidae: Crocodyliformes) from the Bathonian (Middle Jurassic) of the Eastern Pacific. *Journal of Paleontology* 79: 805-809.
- Gasparini, Z., Pol, D. y Spalletti, L. 2006. An unusual marine Crocodyliform from the Jurassic-Cretaceous boundary of Patagonia. *Science* 311: 70-73.
- Gasparini, Z., Salgado, L. y Parras, A. 2007. Late Cretaceous plesiosaurs from northern Patagonia Argentina. *Geological Journal* 42: 185-202.
- González Riga, B. 1999. Hallazgo de vertebrados fósiles en la Formación Loncoche, Cretácico Superior de la provincia de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 36: 401-410.
- Hiller, N. y Manning, A. 2005. An unusual new elasmosaurid plesiosaur (Sauropterygia) from the Upper Hautmannian (Maastrichtian) of the South Island, New Zealand. *Memoirs of the Queensland Museum* 51: 27-37.
- Hiller, N., Manning, A., Jones, C. y Cruickshank, A. 2005. The nature of *Mauisaurus haasti* Hector, 1874 (Reptilia: Plesiosauria). *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 588-601.
- Huene, F. von. 1927. Beitrag zur Kenntnis mariner mesozoischer Wirbeltiere in Argentinien. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, B 1927: 22-29.
- Joyce, W., Parham, J. y Gauthier, J. 2004. Developing a protocol from the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. *Journal of Paleontology* 78: 98-1013.
- Kear, B. 2005. A new Elasmosaurid plesiosaur from the Lower Cretaceous of Queensland, Australia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 792-805.
- Kellner, A.W.A., Aguirre-Urreta, M.B., y Ramos, V.A. 2003. On the pterosaur remains from the Río Belgrano Formation (Barremian), Patagonian Andes of Argentina. *Anais de Academia Brasileira de Ciências* 75: 487-495.
- 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. 2001. The European turtle fauna from the Triassic to the Present. *Dumerilia* 4: 155-216.
- Lazo, D., y Cichowolski, M. 2003. First plesiosaur remains from the Lower Cretaceous of the Neuquén Basin, Argentina. *Journal of Paleontology* 77: 784-789.
- Macellari, C.E. 1985. Paleobiogeografía y edad de la fauna de Maoritites-Gunnarites (Ammonoidea) del Cretácico superior de la Antártida y Patagonia. *Ameghiniana* 21: 223-242.
- Maisch, M. y Matzke, A.T. 2000. The Ichthyosauria. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie)*: 1-59.
- Martin, J.E. 2006. Biostratigraphy of the Mosasauridae (Reptilia) of Antarctica. *Royal Geological Society of London, Special Publication* 258: 101-108.
- Martin, J.E. y Fernández, M. 2007. The synonymy of the Late Cretaceous mosasaur (Reptilia) genus *Lakumasaurus* from Antarctica with *Taniwhasaurus* from New Zealand and its bearing upon faunal similarity. *Geological Journal* 42: 203-211.
- Martin, J.E. y Stewart, J.D. 1977. The oldest (Turonian) Mosasaurs from Kansas. *Journal of Paleontology* 51: 973-975.
- Martin, J., Bell, G., Case, J., Chaney, D., Fernández, M., Gasparini, Z., Reguero, M. y Woodburne, M. 2002. Late Cretaceous mosasaurs (Reptilia) from the Antarctic Peninsula. *Royal Society of New Zealand Bulletin* 35: 293-299.
- Massare, J. 1987. Tooth morphology and prey preference of mesozoic marine reptiles. *Journal of Vertebrate Paleontology* 7: 121-137.
- Massare, J. 1997. Part VI. Faunas, behavior and evolution. En: J.M. Callaway y E.L. Nicholls (eds.), *Ancient marine reptiles*, Academic Press, San Diego. pp. 401-421.
- McGowan, C. y Motani, R. 2003. Ichthyopterygia, Part 8. En: H.-D. Sues (ed.), *Handbook of Paleoherpétology*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany, 175 pp.
- Motani, R. 1997. New information on the forefin of *Utatsusaurus hataii* (Ichthyosauria). *Journal of Paleontology* 71: 475-479.
- A.P.A. Publicación Especial 11, 2007
- Motani, R. 1999a. On the evolution and homology of ichthyosaurian forefins. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 28-41.
- Motani, R. 1999b. Phylogeny of the Ichthyopterygia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 473-496.
- Motani, R. y You, H. 1998. The forefin of *Chensaurus chaoxianensis* (Ichthyosauria) shows delayed mesopodial ossification. *Journal of Paleontology* 72: 133-136.
- Novas, F.E., Fernández, M., Gasparini, Z.B. de, Lirio, J.M., Núñez, H.J. y Puertas, P. 2002. *Lakumasaurus antarcticus*, n. gen. et sp., a new mosasaur (Reptilia, Squamata) from the Upper Cretaceous of Antarctica. *Ameghiniana* 39: 245-249.
- Páramo, M.E. 1994. Posición sistemática de un reptil marino con base en los restos fósiles encontrados en capas del Cretácico Superior en Yaguara (Huila). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 19: 63-80.
- Phillipi, R.A. 1895. *Ichthyosaurus immanis* Ph. una nueva especie sud-americana de este genero (SIC). *Anales de la Universidad de Chile* 90: 837-941.
- Pol, D., y Gasparini, Z. 2007. Chapter 5. Crocodyliformes. En: Z. Gasparini, R. Coria y L. Salgado (eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*, Indiana University Press. pp. 116-142.
- Rusconi, C. 1938. Restos de ictiosaurios del Jurásico Superior de Mendoza. *Boletín Paleontológico de Buenos Aires* 10: 1-4.
- Rusconi, C. 1940. Nueva especie de ictiosaurio del Jurásico de Mendoza. *Boletín Paleontológico de Buenos Aires* 11: 1-4.
- Rusconi, C. 1942. Nuevo género de ictiosaurio argentino. *Boletín Paleontológico de Buenos Aires* 13: 1-2.
- Rusconi, C. 1948a. Ictiosaurios del Jurásico de Mendoza (Argentina). *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza* 2: 17-160.
- Rusconi, C. 1948 b. Nuevo plesiosaurio, pez y langosta del mar jurásico de Mendoza. *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza* 2: 3-12
- Rusconi, C. 1949. Presencia de ictiosaurios en el Liásico de San Juan. *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza* 3: 89-94.
- Sachs, S. 2004. Redescription of *Woolungasaurus glendowerensis* (Plesiosauria: Elasmosauridae) from the Lower Cretaceous of northeast Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum* 49: 713-731.
- Salgado, L., Parras, A. y Gasparini, Z. 2007. Un plesiosaurio de cuello corto (Plesiosauroidea, Polycotyliidae) en el Cretácico Superior de Patagonia (Loma Puntuda, Provincia de Río Negro). *Ameghiniana* 44: 349-358.
- Sander, M. 1989. The large ichthyosaur *Cymbospondylus buchseri*, sp. nov. from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland), with a survey of the genus in Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8: 163-173.
- Sander, M. 1997. Paleobiogeography of *Shastasaurus*. En: J.M. Callaway y E.L. Nicholls (eds.), *Ancient marine reptiles*, Academic Press, San Diego. pp. 17-43.
- Sander, M. 2000. Ichthyosauria: their diversity, distribution, and phylogeny. *Paläontologische Zeitschrift* 74: 1-35.
- Spalletti, L., Veiga, G., Gasparini, Z., Fernández, M. y Matheos, S. 1999. La rampa marina de la transición Jurásico - Cretácico en la Cuenca Neuquina (Argentina): Facies Anóxicas, procesos deposicionales y herpetofauna. *Boletim do 5º Simposio sobre o Cretáceo do Brasil*: 345-348.
- Vignaud, P. 1995. [Les *Thalattosuchia*, crocodiles marins du Mésozoïque: systématique phylogénétique, paléocologie, biochronologie et implications paléogéographiques. Thèse Doctorale, Université de Poitiers, 265 pp. Unpublished.].
- Vignaud, P. y Gasparini, Z. 1996. New *Dakosaurus* (Crocodylomorpha, Thalattosuchia) in the Upper Jurassic of Argentina. *Comptes Rendues de l'Académie de Sciences* 322: 245-250.
- Weaver, C. 1938. Paleontology of the Jurassic and Cretaceous of West Central Argentina. *University of Washington Memories* 1: 1-469.
- Zinsmeister, W.J. 1982. Late Cretaceous-early Tertiary molluscan biogeography of the southern circum-Pacific. *Journal of Paleontology* 56: 84-102.