

REPTILES MARINOS MESOZOICOS

Zulma Gasparini^{1,2} y Marta Fernández^{1,3}

1. División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata
 2. zgaspari@fcnym.unlp.edu.ar 3. martafer@fcnym.unlp.edu.ar

RESUMEN

Los reptiles marinos del territorio neuquino representan la mayor cantidad de registros y diversidad de taxones en el Hemisferio Sur, y abarcan el lapso Aaleniano-Hauteriviano. Entre los descubrimientos y resultados más relevantes caben mencionar a los ictiosaurios ophthalmosaurianos del Aaleniano (primer registro del clado a nivel mundial); los ictiosaurios *Stenopterygius cayi*, *Mollesaurus periallus* y el romaleosáurido *Maresaurus coccai* del Bajociano Temprano, únicos registros de esos clados de esa antigüedad; la secuencia única de reptiles marinos a lo largo del Tithoniano (con ictiosaurios, *Caypullisaurus bonapartei*; crocodilianos, *Cricosaurus araucanensis*, *Dakosaurus andiniensis*; pliosaurios *Liopleurodon* sp., *Pliosaurus* sp.; y tortugas *Notoemys laticentralis*, *Neusticemys neuquina*); el pasaje Tithoniano - Berriasiano de *Caypullisaurus*, *Cricosaurus* y *Dakosaurus*, y el primer registro de plesiosauroideos en el Cretácico Inferior de la Argentina. La calidad de preservación de los fósiles, en particular del Tithoniano, ha permitido explorar aspectos paleobiológicos. Así, con los moldes naturales del hocico de crocodilianos metriorrínquidos se pudo demostrar la presencia de glándulas de la sal e inferir una alta tasa de excreción, además de demostrar la presencia de senos paranasales. A partir del análisis de los anillos escleróticos de los ictiosaurios bajocianos y tithonianos, se han reconstruido los globos oculares comprobando que tuvieron una alta capacidad visual tanto en términos de agudeza como de sensibilidad. Los ambientes costeros de la Cuenca Neuquina habrían sido el hábitat de las pleurodiras, mientras que para los ictiosaurios, pliosaurios, criptodiras y crocodilianos, la cuenca significaba un área protegida en la que algunos ingresarían para alimentarse y otros además se reproducían y protegían la cría.

Palabras clave: Reptiles marinos, Mesozoico, Neuquén, Paleobiología, Paleoambientes

ABSTRACT

Mesozoic marine reptiles. - The marine reptiles from the Neuquén province constitute the largest amount of records and diversity of taxa within the Southern Hemisphere, encompassing the Aalenian-Hauterivian. Among the most relevant discoveries and results are the ophthalmosaurian ichthyosaurs from the Aalenian (first record of the clade worldwide); the ichthyosaurs *Stenopterygius cayi*, *Mollesaurus periallus* and the romaleosaurid *Maresaurus coccai* from the early Bajocian, the only record of these clades of this age; the unique sequence of marine reptiles along the Tithonian (with ichthyosaurs, *Caypullisaurus bonapartei*; crocodilians, *Cricosaurus araucanensis*, *Dakosaurus andiniensis*; pliosaurs *Liopleurodon* sp., *Pliosaurus* sp.; and turtles *Notoemys laticentralis*, *Neusticemys neuquina*); the crossing from the Tithonian to the Berriasian of *Caypullisaurus*, *Cricosaurus* and *Dakosaurus*, and the first record of plesiosauroids in the early Cretaceous of Argentina. The quality of preservation of the fossils, particularly those of the Tithonian, favoured the exploration of paleobiological aspects. Thus, in natural casts of the snout of metriorhynchid crocodiles could be demonstrated the presence of salt glands, as well as paranasal sinuses, and a high rate of excretion could be inferred. Based on the analysis of sclerotic rings of Bajocian and Tithonian ichthyosaurs, ocular globes could be reconstructed, proving that they had a high visual capacity both in acuteness and sensitivity. Coastal environments of the Neuquén Basin would have been the habitat of pleurodiras, while for ichthyosaurs, pliosaurs, cryptodirans and crocodilians, the basin was a protected area in which some of them would enter for feeding, and others for reproduction and to protect the young.

Key words: Marine reptiles, Mesozoic, Neuquén, Paleobiology; Paleoenvironments

INTRODUCCIÓN

Los reptiles marinos no constituyen un grupo natural por lo que esa denominación es informal y se aplica a todos aquellos que son o fueron capaces de alimentarse y crecer en el medio marino (Hua & Buffetaut 1997). Con algunas excepciones de fines del Paleozoico, la Edad de los Reptiles Marinos fue la Era Mesozoica. El registro de reptiles marinos mesozoicos se caracteriza por su predominio, en el Triásico, de formas adaptadas a ambientes costeros o mares epicontinentales, lo que estaría en relación con los primeros intentos, en varios clados, de exploración del medio marino (placodontes, notosaurios, ictiosaurios). En el Jurásico, un Período talasocrático por excelencia, la herpetofauna marina estuvo dominada por formas pelágicas (Massare 1988, 1997). La mayor cantidad

de registros provienen del Hemisferio Norte, y en particular de Europa. En el Hemisferio Sur han sido hallados principalmente en las provincias de Mendoza y Neuquén (Cuenca Neuquina) y centro-norte de Chile los que en su conjunto constituyen los referentes del Gondwana en el Jurásico. Con las fragmentaciones de Laurasia y Gondwana se abrieron nuevos pasaje y corredores que favorecieron la dispersión y diversificación de la herpetofauna marina. Aunque del Hemisferio Norte proceden la mayor cantidad y diversidad de formas cretácicas, en años recientes las exploraciones y estudios de reptiles marinos del Cretácico Superior de Patagonia y la Península Antártica están aportando una nueva mirada desde el sur del Gondwana.

En la Argentina, las primeras menciones de reptiles marinos corresponden a ictiosaurios (Dames 1893; Philippi 1859; Huene 1927) y crocodilianos (Huene 1927) jurásicos

hallados en Mendoza, cuyas procedencias geográficas y/o estratigráficas son imprecisas y los restos en sí mismos brindan poca información anatómica. En el lapso 1931-1949 Carlos Rusconi describió nuevos reptiles marinos procedentes de San Juan y Mendoza, de edades que abarcan desde el Lías al Tithoniano. La obra de Rusconi, en su mayoría superada, fue la base del conocimiento de ictiosaurios y crocodilianos jurásicos de América del Sur. El reconocimiento de reptiles marinos en territorio neuquino fue aun más escaso hasta mediados de la década del 70 y estuvo limitado a la mención de ictiosaurios tithonianos (Weaver, 1931), y a los estudios taxonómicos de un ictiosaurio bajociano, «*Stenopterygius grandis*» Cabrera 1939, la tortuga *Notoemys laticentralis* Cattoi & Freiberg 1961, y el crocodiliano «*Geosaurus*» *araucanensis* Gasparini & Dellapé 1976.

En el primer Relatorio de la provincia del Neuquén, Pascual *et al.* (1978) incluyen una síntesis con los vertebrados neuquinos y mencionan las pocas formas marinas conocidas hasta ese entonces. A 33 años de ese Relatorio, la presente contribución es una síntesis de los avances logrados través de programas de investigación que incluyeron exploraciones paleontológicas sistematizadas, estudios morfológicos y sistemáticos, paleobiogeográficos, paleobiológicos y de interpretación de los ambientes donde fueron hallados.

Abreviaturas institucionales: MLP, División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Argentina; MOZ, Museo Profesor J. Olsacher, Zapala, Argentina.

Abreviaturas anatómicas: dc, diámetro de la córnea; do, diámetro del globo ocular; dn, ducto nasofaríngeo; sn, seno pneumático; gl, glándula de la sal.

EL REGISTRO

Reptiles marinos del Jurásico Medio

El área en la que se ha registrado la mayor diversidad de taxones y especímenes más completos es la de Chacaico Sur, Neuquén (Fig. 1.1) donde está bien expuesto el pasaje gradual entre las formaciones Los Molles y Lajas (Spalletti *et al.*, 1994). Los reptiles marinos de la Fm. Los Molles son particularmente significativos por cuanto documentan un lapso muy poco conocido en la historia evolutiva de los grandes predadores marinos jurásicos. Así, los ictiosaurios y el pliosaurio descubiertos en el tramo inferior de la transición Los Molles-Lajas (Zona de *Emileia giebeli*, Bajociano Temprano) interrumpen un hiato que abarcaba desde el Aaleniano hasta el Calloviano.

Los ictiosaurios bajocianos están representados por *Mollesaurus periallus* Fernández, 1999 y por *Stenopterygius cayi* (Fernández 1994) Fernández 2007 (Fig. 2A, C). A este elenco se suma un fragmento de hocico hallado en Curru Charahuilla (Fig. 1. 2) y descrito por Cabrera (1939) como una nueva especie: «*Stenopterygius grandis*» (Fig. 2B). Dada la naturaleza fragmentaria del material no es posible asignarlo a nivel específico o genérico y dicho nombre debe ser considerado como *nomen dubium*.

Si bien el registro de ictiosaurios bajocianos no es abundante, es significativo. Por un lado *Mollesaurus periallus* representa, conjuntamente con un fragmento de aleta anterior procedente del límite Aaleniano-Bajociano de la

quebrada de Remoredo (Mendoza), los más antiguos del clado Ophthalmosauria. Asimismo, documenta la persistencia de *Stenopterygius*, taxón dominante en las herpetofaunas marinas liásicas tales como Lyme Regis y Holzmaden, en el Jurásico Medio (Fernández 2007).

Los plesiosaurios están representados por el Rhomaleosauridae *Maresaurus coccai* Gasparini 1997 (Fig. 2D), estrechamente vinculado con otros rhomaleosáuridos del Jurásico Inferior y Medio-Superior del Tethys europeo (Smith & Dyke 2008). En los mismos niveles se halló una vértebra caudal de un cocodrilo *Thalattosuchia*, correspondiendo al más antiguo registro de crocodilianos marinos en la Argentina.

En el área de Chacay Melehue (Fig. 1. 3), en la parte superior de la Fm. Los Molles con *Choffatia cf. suborion* (Burckhardt), Bathoniano Tardío, y en un nivel de lutitas negras se halló un crocodiliano marino (Gasparini, Cichowolski & Lazo, 2005) (Fig. 2E). El mismo fue referido a *Metriorhynchus aff. M. brachyrhynchus*. Este es el único crocodiliano del Bathoniano del Hemisferio Sur, y el único *Metriorhynchidae* con cráneo fuertemente ornamentado del oeste de América del Sur. *Metriorhynchus brachyrhynchus* Deslongchamps es un taxón frecuente en el Tethys europeo a partir del Calloviano Medio (Buffetaut 1982).

También en Chacaico Sur pero en niveles de la Fm. Lajas (Calloviano Temprano) se hallaron plesiosaurios, pero a diferencia de los especímenes bien preservados e incluso articulados del Bajociano Temprano, éstos se reducen a gran cantidad de vértebras y otros fragmentos postcraneos con marcada evidencia de fuerte erosión. Por la

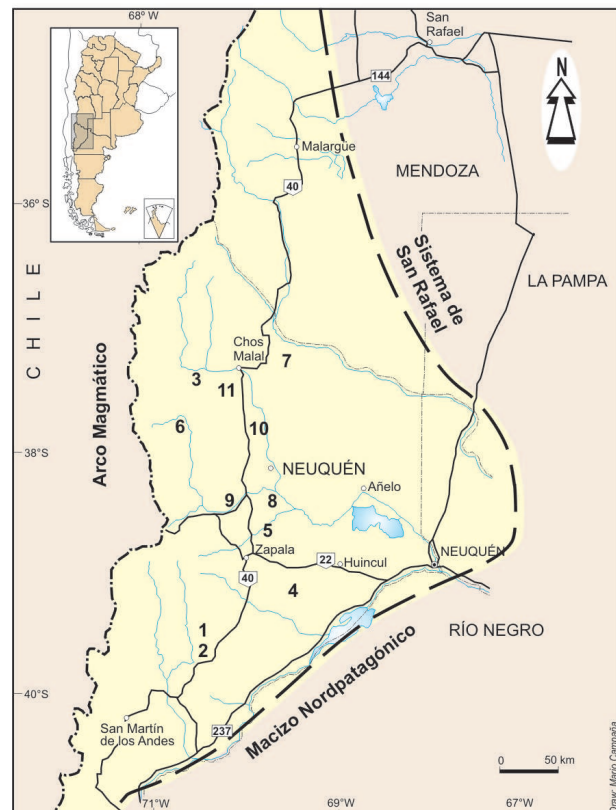


Figura 1: Localidades neuquinas donde fueron hallados reptiles marinos mesozoicos, citadas en el texto: 1. Chacaico Sur; 2. Curru Charahuilla; 3. Chacay-Melehue; 4. Cerro Lotena; 5. Los Catutos; 6. Trincajuera; 7. Yesera del Tromen - Pampa Tril; 8. Cerro Negro; 9. Bajada del Agrio; 10. Aguada de la Mula; 11. Cerro Truquicó.

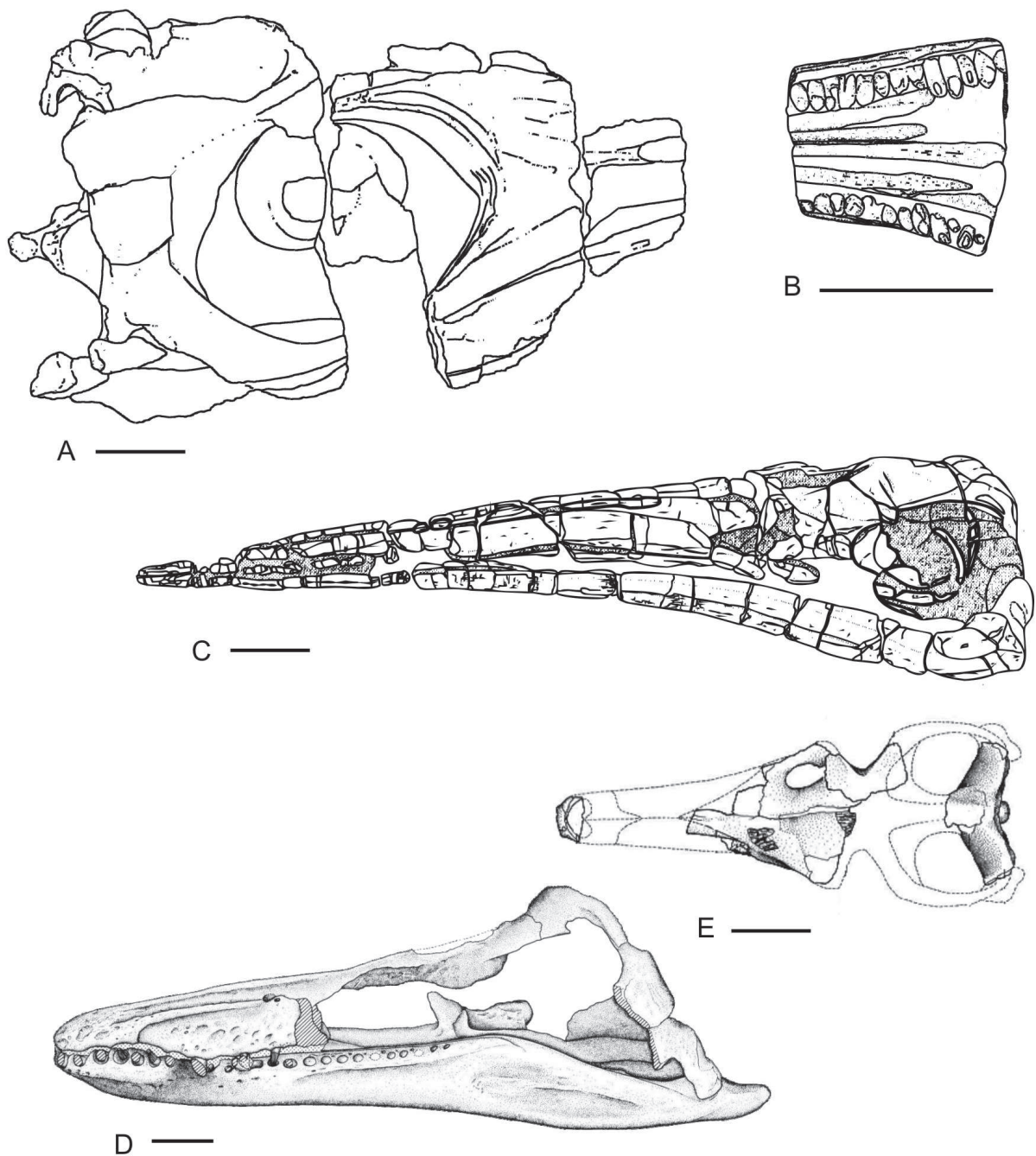


Figura 2: A. *Mollesaurus periallus* (MOZ 2282), Chacaico Sur; B. «*Stenopterygius grandis*» (MLP 39-VII-2-2), Curru-Charahuilla; C. *Stenopterygius cayi* (MOZ 5803), Chacaico Sur; D. *Maresaurus coccai* (MOZ 4386), Chacaico Sur; E. *Metriorhynchus* aff. *M. brachyrhynchus* (MOZ 6913), Chacay Melehue. Escala gráfica = 10cm.

morfología de las vértebras se comprobó la presencia de escasos pliosauroides y abundantes plesiosauroides. Entre estos últimos, algunas vértebras fueron referidas a elasmosáuridos (cf. *Muraenosaurus* sp.) y a criptoclididos (cf. *Cryptoclidus* sp) (Gasparini & Spalletti 1993).

Reptiles marinos del Jurásico Superior - Cretácico Inferior

La mayoría de los reptiles marinos de la Cuenca Neuquina provienen de la Fm. Vaca Muerta (Tithoniano - Valanginiano). Esta unidad representa un episodio transgresivo rápido y acotado bioestratigráficamente, que cu-

bró gran parte de la cuenca (Spalletti *et al.* 2000). Por razones de esfuerzo de colecta, los reptiles fueron en su mayoría descubiertos en niveles tithonianos y en territorio neuquino. Restos postcraneanos de plesiosaurios de cuello largo, en la Fm. Agrio (Valanginiano - Hauteriviano), constituyen los más modernos registros de reptiles marinos en esta provincia (Lazo & Cichowolski 2003).

De las muchas localidades en las que se han registrado reptiles marinos tithonianos en la provincia del Neuquén, cuatro han sido las más fosilíferas y representan el Tithoniano Temprano (Cerro Lotena, Fig. 1. 4), Tithoniano Medio tardío - Tithoniano Tardío temprano (Los Catutos, Fig. 1. 5), Tithoniano Tardío (Arroyo Trincajuera, Fig. 1. 6) y

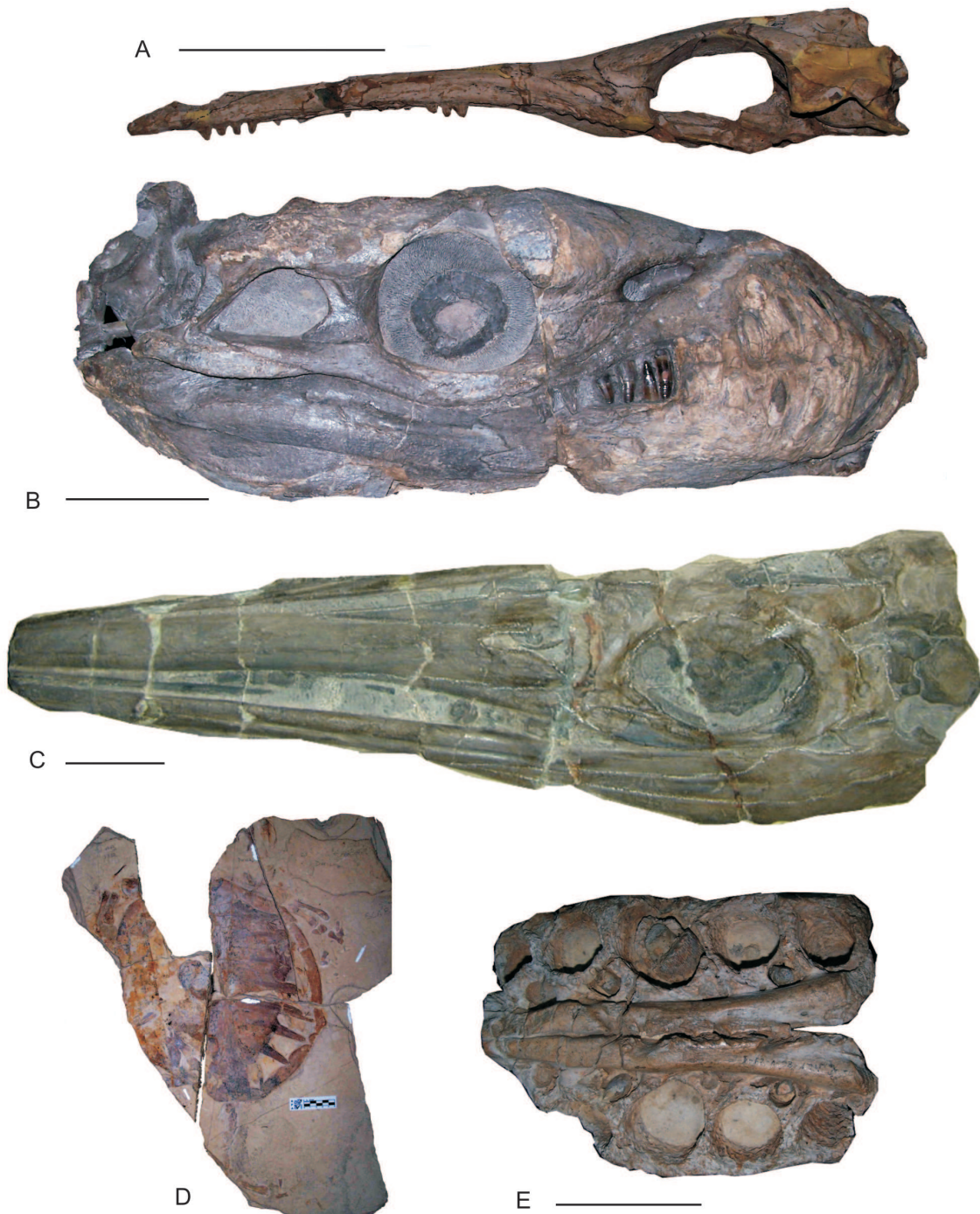


Figura 3: 1. *Cricosaurus araucanensis* (MLP 72-IV-7-1), Cerro Lotena; 2. *Dakosaurus andiniensis* (MOZ 6146), Yesera del Tromen-Pampa Tril; 3. *Caypullisaurus bonapartei* (MOZ 6139), Yesera del Tromen-Pampa Tril; 4. *Neusticemys neuquina* (MLP 92-IV-10-1), Los Catutos; 5. *Liopleurodon* sp (MLP 80-V-29-1), Cerro Lotena. Escala gráfica para 1-3 y 5 = 10 cm.

Tithoniano - Berriasiano (Yesera del Tromen/Pampa Tril, Fig. 1. 7) (Gasparini *et al.* 1995, 1997, 1999; Spalletti *et al.* 1999a, 1999b).

De Cerro Lotena, en rocas de la Fm. Vaca Muerta y en la biozona con *Virgatosphinctes mendozanus* (Tithoniano Temprano) (Leanza 1993), proviene la mayor cantidad y diversidad de reptiles marinos del Jurásico Superior en América de Sur (Fig. 3). Hay tortugas criptodiras (*Neusticemys neuquina*) y pleurodiras (*Notoemys laticentralis*) (Fernández & de la Fuente 1993; de la Fuente & Fernández 1986, 1989; Fernández & de la Fuente 1994). Asimismo se han encon-

trado ictiosaurios entre ellos el holotipo de *Caypullisaurus bonapartei* Fernández 1997b, un espécimen que en vida debió alcanzar aproximadamente 7 m de largo. También se han hallado un pliosaurio, *Liopleurodon* sp. (Gasparini *et al.* 1999) (Fig. 3E), y el crocodiliano Metriorhynchidae *Cricosaurus* (= *Geosaurus*) *araucanensis* (Gasparini & Dellapé 1976) Young & de Andrade (2009) (Fig. 3A).

En el área de Los Catutos (Fig. 1. 5), afloran las calizas litográficas y sublitográficas del Miembro Los Catutos (Fm. Vaca Muerta). Dicho miembro corresponde a las zonas de *Aulacosphinctes proximus* y *Windhausenicerias internispinosum* por



lo que ha sido referido al Tithoniano Medio tardío - Tithoniano Tardío temprano (Zeiss & Lanza 2008; 2010). Los reptiles marinos de Los Catutos incluye ictiosaurios oftalmosaurianos, tortugas *Notoemys laticentralis* y *Neusticemys neuquina*, un crocodiliano *Cricosaurus* sp., un diente de plesiosaurio y dos pterosaurios Pterodactyloidea (Gasparini 1988; Gasparini *et al.* 1987; Codorniu *et al.* 2006; Fernández & de la Fuente 1993; Gasparini *et al.* 1995) (Fig. 3, Fig. 4A). Este elenco faunístico se destaca por la calidad de preservación e incluye, entre sus elementos más conspicuos, ejemplares de *Notoemys* y *Neusticemys* con sus esqueletos apendiculares articulados. Este dato es significativo e indica que no ha habido un prolongado transponte post-mortem, y da cuenta de que ya en el Jurásico Superior tanto las pleurodiras como las criptodiras tenían representantes marinos (de la Fuente & Fernández 2010).

En Arroyo Trincajuera, en rocas del Tithoniano Tardío (Zona de *Substeueroceras koeneni*), se hallaron ictiosaurios, un espécimen adulto de *Neusticemys neuquina* y un fragmento craneano de un Pliosauridae (Gasparini *et al.* 1997; Fernández 2007).

Finalmente, en el área de Yesera del Tromen, próxima a Pampa Tril aflora una secuencia en la que predominan lutitas, fangolitas laminadas y concreciones margosas del Tithoniano-Berriasiano. En un área de 2.1 km² se han exhumado 15 esqueletos (Spalletti *et al.* 1999a, 1999b). Los especímenes no son coetáneos ya que provienen de niveles condensados. Sin embargo, corresponden a una de las más conspicuas representaciones de la herpetofauna de *off-shore* de la transición Jurásico-Cretácico: *Caypullisaurus bonapartei* (Fig. 3C), *Liopleurodon* sp., *Cricosaurus araucanensis* y *Dakosaurus andiniensis* Vignaud & Gasparini 1996 (Gasparini *et al.* 2006; Pol & Gasparini 2009) (Fig. 3B). Hasta el presente no se han registrado tortugas. La presencia de los mismos taxones en el Tithoniano y en el Berriasiano son coincidentes con la falta de discontinuidades sedimentarias (Spalletti *et al.* 1999a; Gasparini *et al.* 2002).

En varias localidades de la provincia de Neuquén (Cerro Negro, Bajada del Agrio, Aguada de la Mula y Cerro Truquicó) (Fig. 1), en sedimentitas del Miembro Pilmatué de la Fm. Agrio (por los invertebrados asociados referidas al Valanginiano Tardío - Hauteriviano Temprano) se hallaron restos aislados de plesiosaurios de cuello largo, asignados a los Elasmosauridae (Lazo & Cichowolski 2003). Hasta el momento éstos corresponden a los registros más modernos del Cretácico Inferior en la provincia.

REPTILES MARINOS EN LA CUENCA NEUQUINA: ASPECTOS PALEOBIOLOGICOS

Todos los reptiles marinos jurásicos de la Cuenca Neuquina son animales pelágicos lo que se evidencia directamente en la anatomía ósea, particularmente en las modificaciones de sus miembros. La única excepción es la tortuga *Notoemys laticentralis* (Fig. 4A), taxón este que a pesar de haber sido registrado en sedimentitas marinas, retiene el postcráneo típico de las pleurodiras de hábitos acuático-continentales (de la Fuente & Fernández 1989, 2010; Fernández & de la Fuente 1993, 1994).

La calidad del registro fósil de los reptiles marinos de la Cuenca Neuquina, en particular aquellos del Tithoniano de la Fm. Vaca Muerta, ha permitido explorar aspectos paleobiológicos de estos reptiles que brindan

sustento empírico para la interpretación de los escenarios evolutivos en los que se dio la adaptación secundaria al medio marino. En algunas localidades de la Cuenca (Cerro Lotena, Yesera del Tromen - Pampa Tril y Sierra de Reyes) se han exhumados moldes naturales endocraneanos de reptiles marinos, principalmente del metriorrínquido *C. araucanensis* (Fig. 4B, C). De las dos primeras localidades y Los Catutos se han recuperado ejemplares de ictiosaurios en los que se han preservado los anillos escleróticos completos de los globos oculares (Fig. 4F,H). Los anillos escleróticos y los moldes naturales constituyen importantes fuentes de información paleobiológica sobre la visión y osmoregulación respectivamente, aspectos ambos que han sido de vital importancia en la conquista marina por parte de estos predadores.

Los moldes naturales de la Fm. Vaca Muerta son de excelente calidad, y reproducen fielmente las estructuras blandas contenidas en el hocico y en la cavidad endocraneana. El análisis detallado de los mismos, la exploración interna del cráneo a través de imágenes tomográficas (Fig. 4E), y su comparación con la anatomía blanda de las formas vivientes de cocodrilos ha revelado, entre otros, detalles de la morfología de la capsula nasal cartilaginosa así como la morfología de un par de glándulas exocrinas dentro del hocico por delante de las órbitas (Fig. 4D). Sobre ambas evidencias se ha podido inferir aspectos paleofisiológicos tales como el de la osmoregulación en estos crocodilianos y el rol que debieron haber cumplido las cámaras de aire presentes en el hocico (Fernández & Gasparini 2000; Fernández & Herrera 2009). En este sentido, la presencia de glándulas exocrinas pares hipertrofiadas da cuenta de la adquisición, al menos desde el Jurásico Superior, de mecanismos de regulación extrarrenal (e.g. glándulas de la sal) en reptiles secundariamente adaptados a la vida en un ambiente de alto stress osmótico como es el agua de mar. En los saurópsidos actuales (reptiles y aves) ha sido reportado desde hace varios años (Schmidt-Nielsen & Fänge 1958) el rol fundamental de estos mecanismos para eliminar el exceso de sales y permitir así la vida marina en linajes de abolengo terrestre. Dado que la capacidad excretora de las glándulas de la sal esta directamente correlacionada con la forma (e.g. número de lóbulos) y tamaño absoluto de la glándula (Staaland 1967), y que ambos parámetros son estimables en los moldes naturales como los exhumados en la Fm. Vaca Muerta, es posible inferir que los metriorrínquidos no solo habrían tenido glándulas de la sal sino también que dichas glándulas tenían una alta tasa de excreción (Fernández & Gasparini 2008). Las glándulas de la sal de estas características posibilitan no solo tolerar las salinidades elevadas del medio marino sino también mantener constante la osmolalidad plasmática aún durante la ingesta de presas osmoconformes (e.g. mayoría de los invertebrados marinos) o de agua de mar. Esto último es particularmente significativo en el caso de los metriorrínquidos jurásicos ya que implica que estas formas no habrían tenido que regresar a los ríos y/o estuarios a beber (como lo hacen los cocodrilos actuales), y por lo tanto habrían tenido una independencia del continente sin paralelo en la historia evolutiva de los crocodilianos.

Por otra parte, en ejemplares de ictiosaurios de la Fm. Vaca Muerta se han preservado, en el interior de la cavidad orbital, los anillos escleróticos articulados y com-

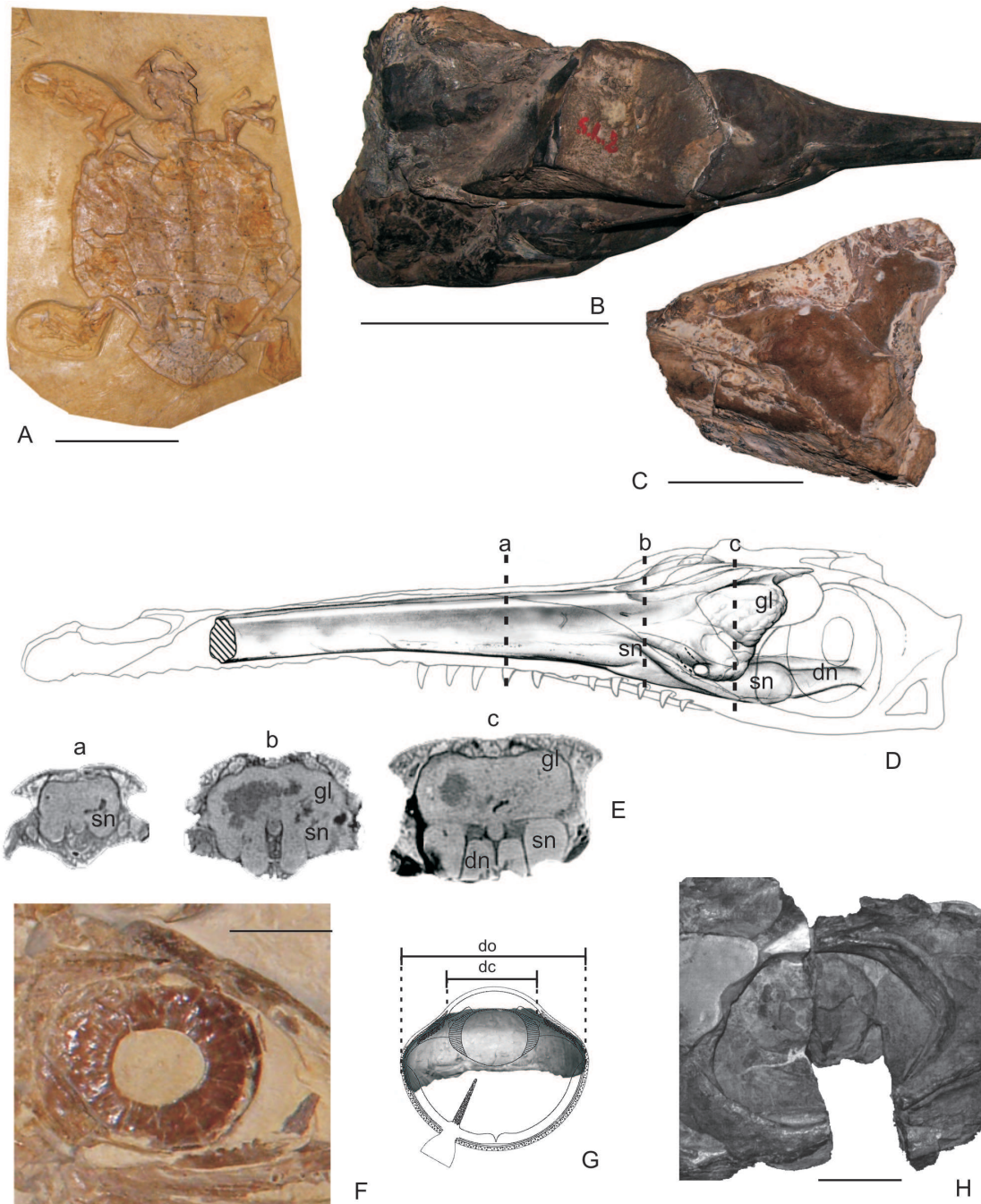


Figura 4: A. *Notoemys laticentralis* (MOZ 4040), Los Catutos; B. Molde interno natural de *Cricosaurus araucanensis* (MLP 76-XI-19-1), Sierra de Reyes; C. Molde de glándula de la sal de *C. araucanensis* (MLP 86-XI-10-6), Cerro Lotena; D. Reconstrucción de la anatomía blanda del hocico de *C. araucanensis* realizada sobre los moldes naturales y cortes tomográficos (modificada de Fernández & Herrera 2009); E. Cortes tomográficos del holotipo de *C. araucanensis*; F. Detalle de la región orbital, ictiosaurio oftalmosáurido (MOZ 1854), Los Catutos; G. Anillo esclerótico de ictiosaurio sobrepuesto al esquema del ojo de un escamado generalizado (modificado de Fernández *et al.* 2005); H. Detalle de la región orbital, *Mollesaurus periallus* (MOZ 2282), Chacaico sur. Líneas de puntos, ubicación de los cortes tomográficos a, b y c. Escala gráfica de A, B y H = 10 cm; escala gráfica de C y F = 5 cm.

pletos (Fig. 4F). Los anillos escleróticos son estructuras óseas compuestas por placas articuladas que se desarrollan en la interfase entre la córnea y la esclera del globo ocular. Una característica en común de los reptiles marinos mesozoicos es el gran desarrollo de las órbitas, lo que ha sido relacionado con el gran desarrollo de los globos oculares y consecuentemente de la visión. No obstante, el uso del tamaño orbital como estimación del globo ocular es una medida sumamente grosera y sobre la cual la información que se puede extraer es muy limitada. A

partir del análisis de los anillos escleróticos de los ictiosaurios de la Fm. Vaca Muerta y de un ejemplar procedente de la Fm. Los Molles (Bajociano), se han reconstruidos los globos oculares y ha sido posible estimar no solo el tamaño absoluto del globo ocular sino también el diámetro de la córnea (Fig. 4G). Sobre esta base, y dado que se cuenta con ejemplares que representan distintos estadios ontogenéticos, se ha podido estimar el patrón del crecimiento del globo ocular y analizar las capacidades visuales relativas de los ictiosaurios jurásicos de la Cuen-



ca Neuquina. Los ictiosaurios habrían tenido una alta capacidad visual tanto en términos de agudeza (habilidad de resolver los detalles finos de una imagen) como de sensibilidad (capacidad que tiene el ojo de coleccionar luz). El patrón de crecimiento encontrado en la muestra analizada, es semejante al del ojo humano. Así, la córnea de tiene su crecimiento en tanto que las restantes partes del globo ocular, y la órbita, aumentan conforme el animal continúa creciendo. Esto brinda un criterio auxiliar en la determinación de la edad relativa de los individuos en este grupo (Fernández *et al.* 2005).

REPTILES MARINOS Y PALEOAMBIENTES

En un conjunto de fósiles (*fossil assemblage*) es difícil probar que todos los organismos coexistieron (Martill *et al.* 1994). Esta situación se aplica a los reptiles marinos jurásicos de la Cuenca Neuquina, hallados con frecuencia en secuencias sedimentarias condensadas (Spalletti *et al.* 1994; Spalletti *et al.* 1999a). Además, aun cuando provengan de una determinada biozona, no hay otras evidencias que confirmen que coexistieron y por lo tanto las relaciones predador-presa son especulativas. Sin embargo, cuando las hipótesis sobre distintos paleoambientes se contrastan con los diferentes *baupläne* (Massare 1997) surgen correlaciones coherentes entre morfotipos reptilianos y ambientes.

En Chacaico Sur se presenta bien expuesto el pasaje gradual entre las formaciones Los Molles y Lajas y en la zona de transición, a partir de análisis de litofacies, se han reconocido tres tramos (Spalletti *et al.* 1994). El inferior, que corresponde a la parte media a superior de la Fm. Los Molles está constituido por lutitas y margas oscuras con intercalaciones arenosas y es el portador reptiles del Bajociano Temprano. Este tramo se produjo por procesos de decantación en ambiente sublitoral, con esporádicos flujos orbitales y gravitacionales inducidos por tormentas (Spalletti *et al.*, 1994). Coincidentemente, los cráneos de grandes plesiosaurios e ictiosaurios están articulados lo mismo que las delicadas aletas de ictiosaurios (Fernández 1994). La diversidad de taxones (cuatro incluyendo a «*Stenopterygius grandis*» de Currú-Charahuilla), podría indicar un área protegida a la que llegaban estos predadores persiguiendo determinados cardúmenes y/o para las distintas etapas de la reproducción. La presencia de ictiosaurios y crocodilianos metriorrínquidos es consistente con la abundancia de cefalópodos (Westermann & Riccardi 1979). Así, por ejemplo, los belemnites han sido señalados como el alimento principal de algunos ictiosaurios (Martill 1992), siendo frecuentes en los niveles portadores de estos reptiles en Chacaico Sur. Finalmente, un predador pelágico, el romaleosáurido *Maresaurus*, pudo haber estado a la caza de peces y de otros reptiles. El tramo medio, parte superior de la Fm. Los Molles, corresponde a un ambiente de *shoreface* inferior; y el tramo superior (parte inferior de la Fm. Lajas) presenta alternancia de *wackes* bioturbadas y areniscas con capas planas y de bajo ángulo además de niveles de coquinas, características de un ambiente de *shoreface* superior con sedimentación traccional por corrientes inducidas por oleaje en condiciones de alta energía (Spalletti *et al.* 1994). En este último tramo (Calloviano Temprano), aparecen solo resto aislados y rotos de poscráneos de plesiosaurios (Gasparini & Spalletti 1993). Esta situación sugiere que los cuerpos muertos, al

llegar próximos a la costa eran desmembrados y rotos por el oleaje, y luego depositados de manera aleatoria. Coincidentemente, la mayor parte de los fragmentos pertenecen a plesiosaurios de cuello largo los que con frecuencia aparecen en ambientes más próximos a la costa (Massare 1997). La diversidad en la palinoflora también indica la cercanía de tierra firme (Quattrocchio *et al.* 1996; Martínez 2002).

En Chacay Melelhue, en la parte superior de la Fm. Los Molles (Bathoniano Tardío), caracterizado por una sucesión monótona de lutitas y concreciones calcáreas ha sido interpretada como un ambiente de cuenca interna y en los niveles de lutitas se halló un crocodiliano metriorrínquido articulado (*Metriorhynchus aff. M. brachyrhynchus*). Los metriorrínquidos, con sus adaptaciones estructurales y fisiológicas a la vida en el mar, han sido capaces de vivir tanto en ambientes de *off-shore* como en ambientes cercanos a la costa (Gasparini *et al.* 1999).

En el área del cerro Lotena, el paleoambiente correspondiente al Tithoniano Temprano se ha interpretado como de aguas poco profundas y temperatura templada a cálida (Leanza, 1980, 1993). La abundancia de invertebrados nectónicos y bentónicos sugieren una buena penetración lumínica en la parte externa de la cuenca, aun con importante aporte continental (briznas y troncos). Entre los vertebrados hay peces óseos y el primer tiburón espinoso (Hybodontiformes) jurásico registrado en América del Sur (Cione 1992; Cione *et al.* 2002), además de la mayor diversidad de reptiles marinos en la Cuenca Neuquina. Coincidentemente, en este paleoambiente hubo reptiles de hábitos más costeros (*Notoemys*), otros con mayores posibilidades de desplazamientos tales como la tortuga *Neusticemys* y los pequeños *Cricosaurus*, además de los grandes predadores y nadadores de *off-shore* (*Liopeurodon*, *Caypullisaurus*).

De acuerdo con las reconstrucciones paleogeográficas del Tithoniano Medio, el área de Los Catutos habría estado a 100 km al noroeste de la costa sudeste de la Cuenca Neuquina, bajo condiciones infratropicales (Leanza & Zeiss 1990; Legarreta & Uliana 1991, 1996). Las calizas litográficas se depositaron en un mar cálido de alta sedimentación que permitió la preservación de diversos organismos (Cione *et al.* 1987; Leanza & Zeiss 1990; Gasparini *et al.* 1995; Scasso & Concheyro 1999; Scasso *et al.* 2002), entre los cuales se encuentra la primera raya registrada fuera de Europa (Cione 1999). La presencia de esta raya es coherente con las aguas poco profundas y limpias. Excepto un ictiosaurio de mediano tamaño, todos los demás reptiles de Los Catutos son relativamente pequeños (*Notoemys*, *Neusticemys*, *Cricosaurus*). En los Catutos también se han descubierto pterosaurios. El más completo confirma la presencia de pterodactiloideos en el Jurásico de América del Sur (Codorniu, Gasparini & Paulina-Carabajal 2006).

En la Fm. Vaca Muerta que aflora frente a Yesera del Tromen predominan las lutitas, fangolitas laminadas y concreciones margosas (Spalletti *et al.* 1999b). Desde el punto de vista paleoambiental, la mayor parte de esos depósitos corresponden a la porción cuencial de una rampa marina y es producto de la decantación suspensiva de partículas carbonáticas y silíceas sobre un fondo predominantemente anóxico (Spalletti *et al.*, 1999a, 1999b). De acuerdo con Spalletti *et al.* (1999b, 2000) las causas que favorecieron el desarrollo de ambientes fuertemente anaeróbicos, en la interfase agua-sedimento de la rampa titho-



Figura 5: Reconstrucción de la herpetofauna marina tithoniana en la Cuenca Neuquina (Original de Jorge González).

niano-berriasiana, han sido el aislamiento de la cuenca, la existencia de un relieve circundante bajo y un clima predominantemente seco. Los mismos autores destacan que bajo estas condiciones se produjo un proceso de estratificación de las aguas y el desarrollo de una fuerte termopicnoclina por debajo de la base de olas de tormenta. De esta manera, las aguas por arriba de la termopicnoclina estaban bien oxigenadas y aptas para sustentar una biota diversa. Estas condiciones paleoambientales permitieron la preservación gran cantidad de esqueletos de reptiles, completos o incompletos, articulados; y el excelente estado de preservación está vinculado con las condiciones de energía cinética nulas en las aguas profundas y al desarrollo de un substrato blando, de fangos saturados (Spalletti *et al.* 1999a, 1999b). Todos los reptiles son formas pelágicas de *off-shore* (*Caypullisaurus*, *Dakosaurus*, *Cricosaurus*), faltando las más costeras tales como las tortugas y los plesiosaurios de cuello largo.

En varias localidades neuquinas se hallaron restos aislados de plesiosaurios elasmosáuridos, con evidencias de haber sufrido erosión y algún tipo de transporte (Lazo & Cichowolski 2003). Los mismo proceden del Miembro Pilmatué de la Fm Agrio interpretada como depósitos en un ambiente poco profundo, con influencia de tormentas periódicas (Spalletti 1992).

La Cuenca Neuquina, parcialmente comunicada con el Proto-Pacífico, conformó una gigantesca área donde vivieron numerosos grupos de reptiles marinos durante el Jurásico y el Cretácico Inferior. Por lo expuesto más arriba para algunos, como las tortugas pleurodiras, los ambien-

tes costeros de la cuenca habrían sido su hábitat; mientras que para otros, ictiosaurios, pliosaurios y crocodilianos, la cuenca significaba un área protegida en la que algunos se alimentaban y otros además se reproducían y protegían la cría (Fig. 5).

Agradecimientos

A las instituciones del país (Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Museo Olsacher, Museo Argentino de Ciencias Naturales, Centro de Investigaciones Geológicas de la UNLP, ex Yacimiento Petrolíferos Fiscales; CONICET, Agencia de Promoción Científica y Tecnológica) y del exterior (National Geographic Society, Deutscher Akademischer Austausch Dienst, DAAD) que hicieron posible sostener en el tiempo un programa de investigación en Reptiles Marinos por más de 30 años. A los colegas que participaron en los trabajos científicos y a los técnicos que colaboraron en los descubrimientos y en la preparación de excepcionales especímenes. Asimismo agradecemos la participación de la Sra. Laura Zampatti en la edición de este capítulo, y al Sr. Jorge González por las reconstrucciones de las figuras 4 D y 5.

TRABAJOS CITADOS EN EL TEXTO

- Buffetaut, E. 1982. Radiation évolutive, paléoécologie et biogéographie des Crocodiliens méso-suchien. Mémoires de la Société Géologique de France, 60, Mémoire 142: 1-88.
- Cabrera, A. 1939. Sobre un nuevo ictiosaurio del Neuquén. Notas del Museo de La Plata 4: 485-491.
- Cattoi, N. & Freiberg, M. 1961. Nuevos hallazgos de *Chelonia* extinguidos en la República Argentina. *Physis* 22: 202.
- Cione, A. 1992. Fishes of the circum-Pacific region. In: *The Jurassic of the Circum-Pacific: 360*. G. Westermann (Editor), Cambridge University Press, London.
- Cione, A. 1999. First report of a Jurassic ray outside of Europe. In: *Mesozoic Fishes 2—Systematics and Fossil Record*, G. Arratia, and H-P. Schultze (Editores), Verlag Dr. F. Pfeil, München: 21-28.
- Cione, A., Acosta Hospitaleche, C., Mennucci, J. & Cocca, S. 2002. The first shark from the Triassic-Jurassic of South America. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 2002: 9-18.
- Cione, A., Gasparini, Z., Leanza, H.A. & Zeiss, A. 1987. Marine oberjurassische Plattenkalke in Argentinien. *Archaeopteryx* 5: 13-22.
- Codorníu, L., Gasparini, Z. & Paulina Carabajal, A. 2006. A late Jurassic pterosaur (Reptilia, Pterodactyloidea) from northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*. 20: 383-390.
- Dames, W. 1893. Über das Vorkommen von Ichthyopterygien im Tithon Argentinien. *Zeitschr. Deutsch. Geologia. Gesell.* 45: 23-33.
- de la Fuente, M. & Fernández, M. 1986. Nuevos hallazgos de tortugas jurásicas en la Argentina. *Boletín Informativo de la Asociación Paleontológica Argentina* 15: 22.
- de la Fuente, M.S. & Fernández, M.S. 1989. *Notoemys laticentralis* Cattoi & Freiberg, 1961 from the Upper Jurassic of Argentina: a member of the infraorder Pleurodira (Cope, 1868). *Studia Geológica Salamanticensis* 1: 25 32; 4 láms.
- de la Fuente, M. & Fernández, M. 2010. An unusual pattern in the limb morphology of the Tithonian marine turtle *Neusticemys*



- neuquina* from the Vaca Muerta Formation (Neuquén Basin), Argentina. Lethaia DOI: 10.1111/j.1502-3931.2010.00217
- Fernández, M. 1994. A new long-snouted ichthyosaur from the early Bajocian of Neuquén 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) Neuquén Basin, Argentina. *Journal of Paleontology* 73: 677-681.
- Fernández, M. 2007. Redescription and phylogenetic position of *Caypullisaurus* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae). *Journal of Paleontology* 81:368-375.
- Fernández, M.; F. Archuby; M. Talevi & R. Ebner. 2005. The ichthyosaurian eyes: paleobiological information in the sclerotic ring of *Caypullisaurus* (Ichthyosauria: Ophthalmosauria). *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 330-337.
- Fernández, M.S. & de la Fuente, M.S. 1993. Las tortugas casiquelidias de las calizas litográficas titonianas del área Los Catutos, Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 30: 283- 295.
- Fernández, M. & de la Fuente, M.S. 1994. Redescription and phylogenetic position of *Notoemys*: the oldest gondwanic pleurodiran turtle. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 193: 81-105.
- Fernández, M. & Gasparini, Z. 2000. Salt glands in a Tithonian metriorhynchid crocodyliform and their physiological significance. *Lethaia*, 33: 269-276.
- Fernández, M. & Gasparini, Z. 2008. Salt glands in the Jurassic metriorhynchid *Geosaurus*: implications for the evolution of osmoregulation in Mesozoic marine crocodyliforms. *Naturwissenschaften* 95: 79-84.
- Fernández, M.S. & Herrera, Y. 2009. Paranasal sinus system of *Geosaurus araucanensis* and the homology of the antorbital fenestra of metriorhynchids (Thalattosuchia: Crocodylomorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology* 29:702–714.
- Gasparini, Z. 1988. *Ophthalmosaurus monocharactus* Appleby (Reptilia, Ichthyopteria) en las Calizas Litográficas titonianas del área Los Catutos, Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 25: 3-16.
- Gasparini, Z. 1997. A new pliosaur from the Bajocian of the Neuquén Basin, Argentina. *Palaeontology* 40: 135-147.
- Gasparini, Z., Bardet, N. & Iturralde-Vinent, M. 2002. A new cryptochid plesiosaur from the Oxfordian (Late Jurassic) of Cuba. *Geobios* 35: 201-211.
- Gasparini, Z., Cichowolski, M. & Lazo, D. 2005. First *Metriorhynchus* (Metriorhynchidae: Crocodyliformes) from the Bathonian (Middle Jurassic) of the Eastern Pacific. *Journal of Paleontology*, 79: 805-809.
- Gasparini, Z., de la Fuente, M. & Fernández, M. 1995. Sea reptiles from the lithographic limestones of the Neuquén Basin, Argentina. II International Symposium on Lithographic Limestones, Universidad Autónoma de Madrid: 81-84.
- Gasparini, Z. & Dellapé, D. 1976. Un nuevo cocodrilo marino (Thalattosuchia, Metriorhynchidae) de la Formación Vaca Muerta (Jurásico, Tithoniano) de la provincia del Neuquén. *Actas I Congreso Geológico Chileno (Santiago, 1976)* 1: C1-C21.
- Gasparini, Z., Pol, D. & Spalletti, L. 2006. An unusual marine Crocodyliform from the Jurassic- Boundary of Patagonia. *Science*, 311: 70-73.
- Gasparini, Z. & Spalletti, L. 1993. First Callovian plesiosaurs from the Neuquén Basin, Argentina. *Ameghiniana* 30: 245-254.
- Gasparini, Z., Spalletti, L. & de la Fuente, M. 1997. Marine reptiles of a Tithonian transgression, western Neuquén Basin, Argentina. *Facies and paleoenvironments*. *Geobios* 30: 701-712.
- Gasparini, Z., Spalletti, L. & Fernández, M. 1987. Significado paleobiogeográfico de los reptiles bajocianos (Jurásico Medio) de la Cuenca Neuquina, Argentina. 8º Congreso Geológico Chileno (Antofagasta, 1987) *Actas* 1: 484-488.
- Gasparini, Z., Spalletti, L., Fernández, M. & de la Fuente, M. 1999. Tithonian marine reptiles from the Neuquén Basin: diversity and paleoenvironments. *Paleobiology* 18: 335-345.
- Hua, S. & Buffetaut, E., 1997. Part V: Crocodylia. In: *Ancient Marine Reptiles* (J. Callaway, J. and Nicholls, E. (Editors), Academic Press: 357-374.
- Huene, F. 1927. Beitrag zur Kenntnis mariner Mesozoischer Wirbeltiere in Argentinien. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*. B1: 22-29.
- Lazo, D. & Cichowolski, M. 2003. First plesiosaur remains from the Lower Cretaceous of the Neuquén Basin, Argentina. *Journal of Paleontology* 77: 784-789.
- Leanza, H.A. 1980. The Lower and Middle ammonite fauna from Cerro Lotena, Province of Neuquén, Argentina. *Zitteliana* 5: 1-49.
- Leanza, H.A. 1993. Estratigrafía del Mesozoico posterior a los Movimientos Intermálmicos en la comarca del Cerro Chachil, provincia del Neuquén. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 48: 71-83.
- Leanza, H.A. & Zeiss, A. 1990. Upper Jurassic lithographic limestones from Argentina (Neuquén Basin): Stratigraphy and Fossils. *Facies* 22: 169-186.
- Legarreta, L. & Uliana, M.A. 1991. Jurassic-Cretaceous marine oscillations and geometry of back-arc basin fill, central Argentine Andes. En: *Sea level changes at active Plate Margins: Process and Product*. MacDonald, D. (Ed.), Special Publ. International Association Sedimentologist 12: 429-450.
- Legarreta, L. & Uliana, M.A. 1996. The Jurassic succession in west-central Argentina: stratal patterns, sequences and paleogeographic evolution. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 120: 303-330.
- Martill, D. 1992. Pliosaur stomach contents from the Oxford Clay. *Mercian Geologist* 13: 37-42.
- Martill, D., Taylor, M. & Duff, K. 1994. The trophic structure of the biota of the Peterborough Member, Oxford Clay Formation (Jurassic), UK. *Journal of Geological Society, London* 151: 173-194.
- Martínez, M. 2002. Palynological zonation of the Lajas Formation (Middle Jurassic) of the Neuquén Basin, Argentina. *Ameghiniana* 39: 221-240.
- Massare, J. 1988. Swimming capabilities of Mesozoic marine reptiles: implications for method of predation. *Paleobiology* 14: 187-205.
- Massare, J. 1997. Faunas, behavior, and evolution. In: *Ancient Marine Reptiles*. Callaway, J. and Nicholls, E. (Editors), Academic Press: 401-418.
- Pascual, R., Bondesio, P., Scillato Yané, G., Vucetich, G. & Gasparini, Z., 1978. Vertebrados. En *Relatorio: Geología y Recursos Naturales de Neuquén*. III Bioestratigrafía. Vertebrados. *Actas VII Congreso Geológico Argentino (Neuquén, 1978)*, *Relatorio*: 177 185.
- Philippi, R. 1859. *Ichthyosaurus immanis* Ph. Nueva especie Sud-Americana de este género. *Anales Universidad de Chile* 90: 837-841.

- Pol, D. & Gasparini, Z. 2009. Skull anatomy of *Dakosaurus andiniensis* (Thalattosuchia: Crocodylomorpha) and the phylogenetic position of Thalattosuchia. *Journal of Systematic Palaeontology*, 7: 1-35.
- Quattrocchio, M., Zabala, C., García, V. & Volkheimer, W. 1996. Paleogeographic changes during the Middle Jurassic in the southern part of the Neuquén Basin, Argentina. In: *Advances in Jurassic Research*, Riccardi A. (Editor), Transtec Publication GeoResearch Forum 1-2: 467-484.
- Scasso, R. & Concheyro, A. 1999. Nanofósiles calcáreos, duración y origen de ciclos caliza-marga (Jurásico Tardío de la Cuenca Neuquina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 54: 290-297.
- Scasso, R., Alonso, M., Lanés, S., Villar, H. & Lippi, H. 2002. Petrología y geoquímica de una micrita marga-caliza del Hemisferio Austral: El Miembro Los Catutos (Formación Vaca Muerta) Tithoniano Medio de la Cuenca Neuquina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 57: 143-159.
- Schmidt-Nielsen, K. & Fänge, R. 1958. Salt glands in marine reptiles. *Nature* 182 (4638), 783-785.
- Smith, A. & Dyke, D. 2008. The skull of the giant predatory pliosaur *Rhomaleosaurus cramptoni*: implications for plesiosaur phylogenetics. *Naturwissenschaften* 95: 975-980.
- Spalletti, L.A. 1992. Parasecuencias en una plataforma dominada por olas de tormenta, Formación Agrio, Cuenca Neuquina, Argentina. 4^º Reunión Argentina de Sedimentología, La Plata, Actas 1: 33-40. La Plata.
- Spalletti, L., Gasparini, Z. & Fernández, M. 1994. Facies, Ambientes y Reptiles Marinos de la Transición entre las Formaciones Los Molles y Lajas (Jurásico Medio), Cuenca Neuquina. *Acta Geologica Leopoldensia* 17: 329-344.
- Spalletti, L., Gasparini, Z., Veiga, G., Schwarz, E., Fernández, M. & Matheos, S. 1999a. Facies anóxicas, procesos deposicionales y herpetofauna de la rampa marina tithoniano-berriasiana en la Cuenca neuquina (Yesera del Tromen), Neuquén, Argentina. *Revista Geológica de Chile* 26: 109-123.
- Spalletti, L., Veiga, G., Gasparini, Z., Schwarz, E., Fernández, M. & Matheos, S. 1999b. La rampa marina de la transición Jurásico-Cretácico en la Cuenca Neuquina (Argentina): facies anóxicas, procesos deposicionales y herpetofauna. *Boletim V Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil (Río Claro 1999)*: 345-348.
- Spalletti, L., Franzese, J., Matheos, S. & Schwarz, E. 2000. Sequence stratigraphy of a tidally-dominated carbonate-siliciclastic ramp: the Tithonian of the Southern Neuquén Basin, Argentina. *Journal Geological Society, London* 157: 433-446.
- Staaland, H. 1967. Anatomical and physiological adaptations of the nasal glands of Charadriiformes birds. *Comparative Biochemistry and Physiology* 23: 933-944.
- Vignaud, P. & Gasparini, Z. 1996. New *Dakosaurus* (Crocodylomorpha, Thalattosuchia) in the Upper Jurassic of Argentina. *Comptes Rendus Académie des Sciences, Paris* 322: 245-250.
- Weaver, C. 1931. Paleontology of the Jurassic and Cretaceous of West-Central Argentina. University of Washington, Memoir 1 (XV), 469 pp. Seattle.
- Westermann, G.E.G. & Riccardi, A.C. 1979. Middle Jurassic ammonoid fauna and biochronology of the Argentine-Chilean Andes. Part II: Bajocian Stephanocerataceae. *Palaeontographica Abt. A*, 164: 85-188.
- Young, M. & de Andrade, M. B. 2009. What is *Geosaurus*? Redescription of *Geosaurus giganteus* (Thalattosuchia: Metriorhynchidae) from the Upper Jurassic of Bayern, Germany. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2009, 157, 551-585.
- Zeiss, A. & Leanza, H.A., 2008. Interesting ammonites from the Upper Jurassic of Argentina and their correlation potential: new possibilities for global correlations at the base of the Upper Tithonian by ammonites, calpionellids and other fossil groups. *Newsletters on Stratigraphy* 42: 223-247. Berlin - Stuttgart.
- Zeiss, A. & Leanza, H.A. 2010. Upper Jurassic (Tithonian) ammonites from the lithographic limestones of the Zapala region, Neuquén Basin, Argentina. *Beringeria*. 41:23-73