



VERTEBRADOS FÓSILES DEL MESOZOICO DEL NOROESTE ARGENTINO

Fernando ABDALA^{1,2}, Sara BERTELLI¹

¹UEL, Unidad Ejecutora Lillo (CONICET-FML)
Miguel Lillo 251, 4000, Tucumán, Argentina. Email: nestor.abdala@wits.ac.za

²Evolutionary Studies Institute, University of the Witwatersrand
Johannesburgo, Sudáfrica

RESUMEN

En la presente contribución se detalla el registro de fósiles vertebrados mesozoicos en el noroeste de Argentina. El mismo se compone de una parte triásica y otra cretácica, pero hay también un registro puntual del Jurásico. El Triásico se presenta en la cuenca de Ischigualasto-Villa Unión en las provincias de San Juan y La Rioja y en la cuenca de Marayes-El Carrizal al sur de San Juan, mientras que el Jurásico Inferior existe en la última cuenca y en la Formación Cañón del Colorado en el centro de la provincia de San Juan. El Cretácico está documentado en la Formación Los Llanos de La Rioja y en la cuenca del Noroeste en Jujuy y Salta. El Triásico Superior es el mejor representado mostrando una buena diversidad de arcosauromorfos. El mejor registro de dinosauriformes no dinosaurianos es en la Formación Chañares, mientras que los dinosaurios más antiguos del mundo aparecen ya bien diversificados en la Formación Ischigualasto y se vuelven abundantes en Los Colorados. Dicinodontes son componentes residuales (poco diversos y abundantes), mientras que los cinodontes son abundantes en la Formación Chañares y abundantes y más diversificados en la fauna de Ischigualasto. Registros antiguos de tortugas existen en las formaciones Los Colorados y Quebrada del Barro, y en esta última hay también esfenodontes. En el Cretácico de la Formación Los Llanos se documentaron nidadas de huevos de saurópodos y restos fragmentarios de cocodrilos. En la cuenca del Noroeste, la Formación Las Curtiembres registra peces teleosteos, ranas pípidas, tortugas pleurodiras, mesoeucrocodilidos, dinosaurios terópodos y enantiornites; mientras que en la Formación Los Blanquitos fueron hallados dinosaurios titanosáuridos y terópodos y un diente de cocodrilo. La Formación Lecho está dominada por dinosaurios titanosaurios y también se hallaron terópodos y enantiornites. Finalmente, en la Formación Yacoraite hay peces y cocodrilos, así como también huellas atribuidas a diferentes grupos de dinosaurios.

Palabras clave: Mesozoico, cuenca Ischigualasto-Villa Unión, cuenca Marayes-El Carrizal, cuenca del Noroeste, Formación Cañón del Colorado, Formación Los Llanos.

ABSTRACT

Mesozoic fossil vertebrates from northwestern Argentina. We present a synthesis of the vertebrate fossil record from northwestern Argentina. The Triassic is represented in the Ischigualasto-Villa Unión Basin in La Rioja and San Juan provinces and in the Marayes-El Carrizal Basin in the south of San Juan, whereas the Lower Jurassic crops out in the latter basin and in the Cañón del Colorado Formation in the center of San Juan Province. Cretaceous fossils are documented in the Los Llanos Formation in La Rioja Province and in the Noroeste Basin in Jujuy and Salta provinces. The Upper Triassic is best represented in the Ischigualasto-Villa Unión Basin, featuring well-diversified archosauromorphs. Non dinosaur dinosauriforms are well diversified in the Chañares Formation, and the world's oldest dinosaurs are already well diversified in the Ischigualasto Formation and become abundant in Los Colorados. Ancient records of terrestrial turtles exist in the Los Colorados and Quebrada del Barro formations. Sphenodontians are also represented in the latter unit. A nesting site of saurpods and fossils of a crocodile are documented in the Cretaceous Los Llanos Formation. In the Noroeste Basin, the Las Curtiembres Formation has records of teleost fish, pipid frogs, pleurodire turtles, mesoeucrocodiles, theropod dinosaurs and enantiornithes birds; whereas in the Los Blanquitos Formation were found titanosaurid and theropod dinosaurs, as well as a crocodile tooth. The Lecho Formation is dominated by titanosaurid dinosaurs and also record theropod dinosaurs and enantiornithes. Finally, in the Yacoraite Formation there are fish and crocodiles, as well as tracks attributed to different groups of dinosaurs.

Keywords: Mesozoic, Ischigualasto-Villa Unión Basin, Marayes-El Carrizal Basin, Noroeste Basin, Cañón del Colorado Formation, Los Llanos Formation.

INTRODUCCIÓN

El Mesozoico es un período clave en la evolución de la vida sobre la Tierra. El Paleozoico culmina con un proceso de extinción masiva pérmica que sin duda es el de mayor magnitud en la historia de la biota (Joachimski *et al.* 2012, Smith y Botha-Brink 2014). Como resultado de este proceso varios linajes se vieron profundamente afectados. En el Permo-Triásico son abundantes y diversos los anfibios “laberintodontes” (grupo parafilético que incluye tetrápodos basales, reptiliomorfos no amniotas y temnospóndilos) (Carroll 1988) y también en el Mesozoico temprano se cuenta con los registros más antiguos de grupos de anfibios vivientes (Benton *et al.* 2015, Ascarrunz *et al.* 2016). Los diferentes linajes de terápsidos premamalianos se extinguieron o comenzaron un proceso de declive al final de Pérmico (Kemp 2005). Pero un grupo particular de terápsidos, los cinodontes, se diversifican en el Mesozoico temprano y contienen a los mamíferos como único linaje viviente. El de los arcosaurios es otro grupo que es dominante en el Mesozoico por lo que esta edad es conocida como la era de los dinosaurios. La radiación basal de los Archosauromorpha fue muy importante durante el Triásico y dio lugar, entre otros, a los linajes de los dinosaurios y de los cocodrilos (Ezcurra 2016). Los primeros representantes de dinosaurios son conocidos en el Mesozoico temprano (Langer *et al.* 2010) y desarrollaron una increíble diversificación durante todo el período (con gran parte de la historia del grupo bien representada en la Patagonia argentina). Una gran cantidad de dinosaurios se extinguieron hacia el final del Cretácico (Brusatte *et al.* 2015), pero las aves surgieron antes de esta extinción, a partir de un grupo de dinosaurios carnívoros pequeños y representan los únicos dinosaurios vivientes en la actualidad (Chiappe 2007). También hacen su primera aparición en el registro fósil un grupo de animales con profundas modificaciones corporales, como son las tortugas que estuvieron bien representadas a lo largo del Mesozoico (Sterli *et al.* 2007, Li *et al.* 2008).

El Mesozoico en el noroeste argentino (NOA) tiene un registro acotado de vertebrados fósiles, en comparación por ejemplo, con la Patagonia. De hecho, en el NOA los vertebrados fósiles son abundantes en el Triásico, existe un registro acotado en el Jurásico Inferior y están relativamente bien documentados al final del Mesozoico (la transición Cretácico Superior-Paleógeno). Los depósitos triásicos están localizados en la cuenca Ischigualasto-Villa Unión, reconocida como una de las secuencias triásicas continentales más conti-

nuas de toda Sudamérica (Milana y Alcober 1994, Kokogian *et al.* 2001). Esta cuenca se extiende a través de las provincias de San Juan y La Rioja y con afloramientos fosilíferos del Triásico Inferior al Superior (Figura 1). Recientes adiciones son las faunas de la cuenca de Marayes-El Carrizal en el sur de San Juan documentando el Triásico Superior y Jurásico Inferior y la Formación Cañón Colorado de edad jurásica inferior localizada en el centro de la provincia de San Juan (Martínez 2009, Martínez *et al.* 2015). El Cretácico también está representado en La Rioja, en afloramientos de la Formación Los Llanos (Fiorelli *et al.* 2012), mientras que en la cuenca del Noroeste en las provincias de Jujuy y Salta (Figura 1) se desarrolla el Grupo Salta de amplia distribución, con restos fósiles representando el Cretácico terminal y parte del Paleógeno (Salfity y Marquillas 1994, Marquillas *et al.* 2005).

TRIÁSICO

Cuenca Ischigualasto-Villa Unión

La cuenca Ischigualasto-Villa Unión tiene su exposición típica en la Hoyada de Ischigualasto en la provincia de San Juan, pero la parte norte de la misma aflora en el Parque Nacional Talampaya, centro-oeste de la provincia de La Rioja. Este depocentro tiene una extensión longitudinal de 80 km en dirección noroeste-sudeste, desde Villa Unión hasta el Cerro Morado y un espesor de sedimentación entre 2.000 a 6.000 m de sedimentos aluviales, fluviales y lacustres (Bossi *et al.* 2002, Mancuso *et al.* 2014). Es una cuenca extensional con geometría de hemigraben (Milana y Alcober 1994, Kokogian *et al.* 2001). Los sedimentos triásicos de esta cuenca están representados por el Grupo Paganzo III incluyendo las formaciones Talampaya y Tarjados y el Grupo Agua de La Peña, que incluye las formaciones Chañares, Los Rastros, Ischigualasto y Los Colorados. La edad de las unidades del Grupo Paganzo III están pobremente determinadas y la Formación Tarjados es interpretada como representando un Triásico Inferior a Medio (Ezcurra *et al.* 2015). Las unidades del Grupo Agua de la Peña por el contrario están bien datadas, y la edad va desde aproximadamente 235 a 213 Ma (Martínez *et al.* 2011, Kent *et al.* 2014, Marsicano *et al.* 2016). Vertebrados fósiles triásicos de cinco unidades geológicas diferentes han sido registrados en La Rioja y San Juan.

Formación Tarjados. Esta unidad, que representa la parte alta del Grupo Paganzo III, está constituida

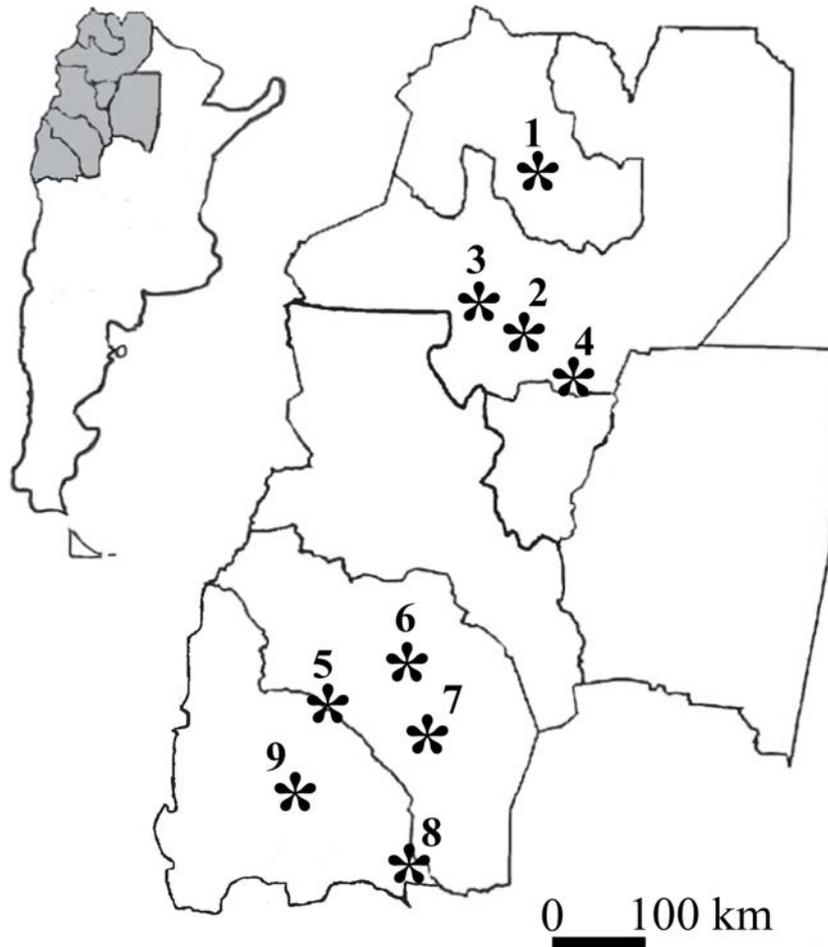


Figura 1. Mapa del noroeste argentino, mostrando localidades fosilíferas: 1. Sección Maimará, subcuenca Tres Cruces, Grupo Salta, cuenca Noroeste; 2. Localidad de Puente Morales, Abra El Sunchal, Formación Las Curtiembres, Subgrupo Pirgua, Grupo Salta, cuenca Noroeste; 3. Quebrada del Tonco, Formación Yacoraite, Grupo Salta, cuenca Noroeste; 4. Localidades El Brete y Arroyo Morterito, sierra de la Candelaria, Formación Lecho, Subgrupo Balbuena, Grupo Salta, cuenca Noroeste; 5. Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión; 6. Valle de Sanagasta, Formación Los Llanos; 7. Valle de Colozacán, Formación Los Llanos; 8. Cuenca Marayes-El Carrizal; 9. Sierra de Mogna.

por un sistema fluvial intercalado con areniscas eólicas y depósitos de playa-lake (Krapovickas *et al.* 2013). Pocos fósiles se encontraron en la Formación Tarjados: restos de un animal grande hallados en el Parque Nacional Talampaya, cuya porción de maxila con caninos permitió atribuirlo a un dicinodonte kannemeyérido (Bonaparte 1969; Figura 2A), un arcosaurio de tamaño medio y un terápsido pequeño localizados en el área de Patquía todavía inéditos (Mancuso *et al.* 2010) y una vértebra sacral de un arcosauromorfo proveniente de la localidad de Campo de Córdoba en La Rioja (Ezcurra *et al.* 2015; Figura 2B). A estos registros deben agregarse las huellas *Brachychirotherium* (interpretada, en cambio, como una variante de *Synaptichnium* por Klein y Lucas 2010) atribuidas a arcosaurios y las pentadáctilas de *Rhynchosauroides* interpretadas como pertenecien-

tes a esfenodontes o prolacertiformes (Melchor y de Valais 2006).

Formación Chañares. Esta unidad está representada por areniscas y limolitas tufaceas en un ambiente fluvio-lacustre (Rogers *et al.* 2001, Mancuso *et al.* 2004, 2014). La Formación Chañares tiene un nivel cerca de la base con abundantes concreciones calcáreas de aproximadamente 0,5 a 2 m de diámetro, en las cuales se concentran la mayoría de los vertebrados fósiles encontrados en esta unidad. Algunos fósiles fueron encontrados fuera de concreciones, en capas de arcillitas y limolitas. Los afloramientos de la Formación Chañares, ampliamente distribuidos en la provincia de La Rioja, presentan una fauna abundante de amniotas. Recientes dataciones indican una edad de 236 Ma (Marsicano *et al.* 2016) en los niveles de concrecio-

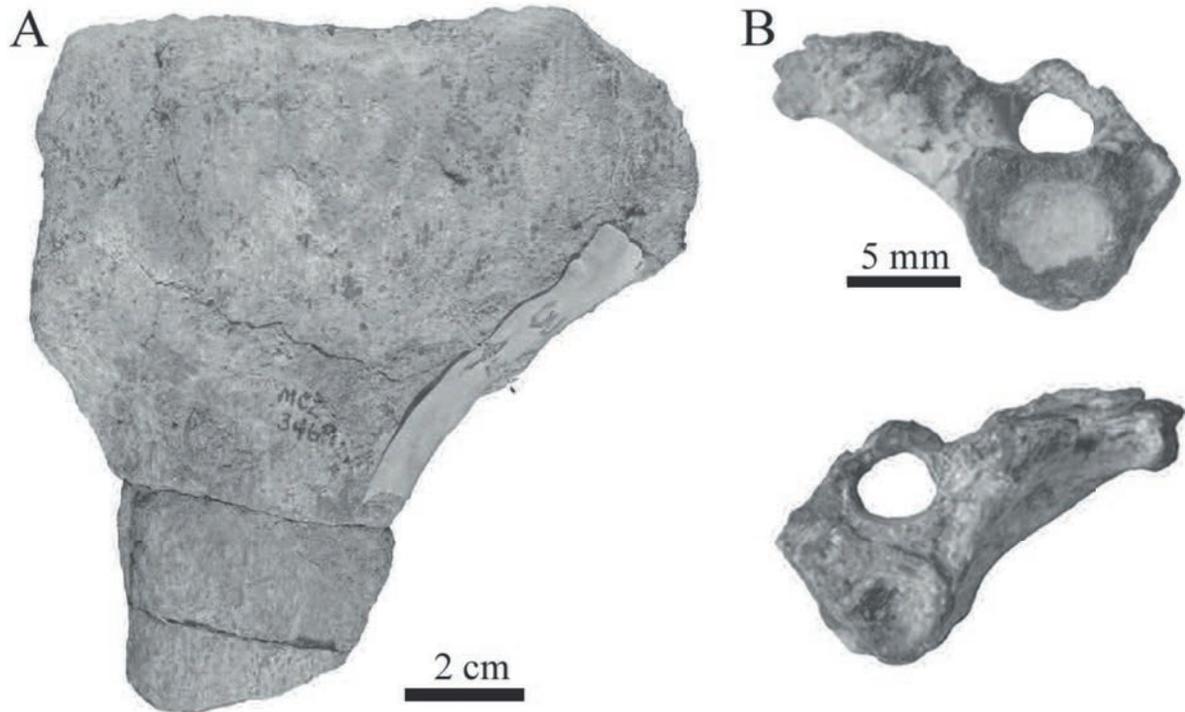


Figura 2. Fósiles de la Formación Tarjados. **A.** Fragmento de maxilar y canino de dicinodonte kannemeyeroide; **B.** Vértebra sacral de arcosauromorfo en vista anterior (arriba) y posterior (abajo). Fotos modificadas de Ezcurra *et al.* (2015).

nes portadores de la gran mayoría de fósiles de esta formación. Los grupos representados en esta unidad corresponden a dos grandes linajes de enorme importancia en el Triásico: terápsidos y arcosauriformes. A estos debe sumarse el reciente reporte de un pez celacantideo y otro actinopteroideo ‘perleidiforme’, este último representando el primer vertebrado descubierto en la parte superior de la Formación Chañares (Gouiric-Cavalli *et al.* 2017).

Los terápsidos son el linaje que incluye a los mamíferos y en la Formación Chañares están representados por dicinodontes y cinodontes (Tabla 1). Los dicinodontes son formas herbívoras que en la fauna de Chañares tenían un tamaño medio y una representación numérica pobre. El único taxón reconocido es *Dinodontosaurus brevirostris* (Figura 3A), documentado por unos pocos especímenes (Domnanovich 2010). Cinodontes de los Chañares incluyen el traversodontido *Massetognathus pascuali* (Figura 3C, D), formas herbívoras con la dentición postcanina expandida buco-lingualmente (Abdala y Giannini 2000, Liu y Abdala 2014). *Massetognathus* es, por lejos, la forma más abundante de la fauna de Chañares representando el 46% del total de vertebrados fósiles recolectados en la misma (Tabla 1). Cinodontes insectívoros y carnívoros están representados por el pequeño *Probainognathus jenseni* que corresponde al 17% del total de restos recuperados y el taxón

de tamaño mayor *Chiniquodon theotonicus* (Abdala y Giannini 2002; Figura 3B) que tiene una representación más pobre correspondiendo al 8,7% (Tabla 1).

Una importante adición reciente a la fauna de Chañares fue el descubrimiento de rincosaurios, representando el registro más antiguo de este grupo en Argentina y uno de los más antiguos para América del Sur (Ezcurra *et al.* 2014).

La representación de los Arcosauriformes en la fauna de Chañares es menor correspondiendo al 17,3% del total de la fauna (Mancuso *et al.* 2014; Tabla 1) pero mostrando una notable diversidad con 10 taxones representando tres grandes linajes: Arcosauriformes no arcosaurianos, Pseudosuchia y Ornithodira. En el primer linaje mencionado están incluidos los proteorocámpsidos *Chanaresuchus bonapartei* (Figura 4B), *Tropidosuchus romeri* (Figura 4A) y *Gualosuchus reigi* y el doswelido *Tarjadia ruthae*. Los dos primeros taxones son los arcosauriformes más abundantes de la fauna de Chañares. *Tarjadia* está representada por osteodermos dorsales y vertebras (Arcucci y Marsicano 1998). Este material fue recientemente identificado como perteneciente a un doswelido por Desojo *et al.* (2011). Los pseudosuquios están representados por *Gracilisuchus stipanicorum*, *Luperosuchus fractus* y un paracodrilo morfo indeterminado. El carnívoro de tamaño pequeño *Gracilisuchus* es el más abundante con seis especímenes conocidos (Lecuna

Tabla 1. Vertebrados fósiles de la fauna de la Formación Chañares. Valores entre paréntesis indican porcentaje del taxón representado en la fauna. Modificado de Mancuso *et al.* (2014).

Coelacanthiformes	
Mawsoniidae gen. y espec. indet.	
Actinopterygii	
Pseudobeaconiidae gen. y espec. indet.	
Therapsida	
Dicynodontia (9%)	
<i>Dinodontosaurus brevirostris</i> (3,3%)	
Dicynodontia indet. (5,7%)	
Cynodontia (73,7%)	
<i>Massetognathus pascuali</i> (46%)	
<i>Chiniquodon theotonicus</i> (8,7%)	
<i>Probainognathus jenseni</i> (17%)	
Cynodontia indet. (2,1%)	
Archosauromorpha	
Rhynchosauria indet.	
Archosauriformes (17,3%)	
Archosauriformes no-archosaurianos (7,8%)	
Proterochampsida (7,2%)	
<i>Chanaresuchus bonapartei</i> (3,6%)	
<i>Tropidosuchus romeri</i> (3%)	
<i>Gualosuchus reigi</i> (0,6%)	
Doswelida (0,6%)	
<i>Tarjadia ruthae</i>	
Pseudosuchia (2,7%)	
Suchia basal (1,8%)	
<i>Gracilisuchus stipanicorum</i>	
Paracrocodylomorpha (0,9%)	
<i>Luperosuchus fractus</i> (0,6%)	
Paracrocodylomorpha indet. (0,3%)	
Ornithodira (4,5%)	
Dinosauriomorpha no-dinosauriforme (1,5%)	
<i>Lagerpeton chanarensis</i>	
Dinosauriformia no-dinosauria (3%)	
<i>Lewisuchus admixtus</i> (0,3%)	
<i>Marasuchus lilloensis</i> (1,5%)	
<i>Pseudolagosuchus major</i> (1,2%)	
Archosauriformia indet. (2,4%)	

y Desojo 2011, Lecuona *et al.* 2017). Recientes estudios reconocieron un nuevo clado denominado Gracilisuchidae integrado por este taxón de la fauna de Chañares y dos especies del Triásico Medio y Superior de China (Butler *et al.* 2014). El “rauisúquido” carnívoro de gran tamaño *Luperosuchus* está representado por restos craneanos limitados de un espécimen (Desojo y Arcucci 2009, Nesbitt y Desojo 2017), pero es un paracrocodylomorfo indeterminado el carnívoro de mayor tamaño representado en la fauna de Chañares con una masa estimada entre los 350 a los 500 kg (Leardi 2012, Mancuso *et al.* 2014). Los ornitodiros de Chañares incluyen las formas más basales en el linaje que originó dinosaurios y están representados por cuatro taxones todos ellos de tamaño pequeño

(Mancuso *et al.* 2014). El único dinosauromorfo más basal de Chañares es *Lagerpeton chanarensis* (Figura 4C) documentado por unos cuatro especímenes, todos ellos representados por elementos postcraneos (Sereno y Arcucci 1994a). Filogenias recientes reconocieron el grupo monofilético Lagerpetidae, originalmente nominado por Arcucci (1986), incluyendo además de esta forma de Chañares, especies del Noriano de Estados Unidos (Nesbitt *et al.* 2009, Nesbitt 2011, Langer *et al.* 2013). Finalmente los dinosauriformes de Chañares son tres especies de pequeño porte: *Marasuchus lilloensis* (Figura 4D), *Lewisuchus admixtus* y *Pseudolagosuchus major*. La primera especie es la mejor representada con seis especímenes reconocidos (Sereno y Arcucci 1994b). *Lewisuchus* es un solo espécimen incluyendo cráneo parcial y parte del esqueleto, que fue encontrado en un mismo bloque junto con cinodontes y otros arcosaurios (Romer 1972). Hay elementos atribuidos al holotipo como la mandíbula y huesos del pie que es posible que correspondan a un proterocampsiideo, mientras que la asociación de los elementos craneanos a *Lewisuchus* debe considerarse con precaución (Bittencourt *et al.* 2014). *Pseudolagosuchus* está representado por cuatro postcraneos (Arcucci 1987). Hay autores que consideran que *Pseudolagosuchus* y *Lewisuchus* representan el mismo taxón, aunque la falta de material esquelético compartido entre estos dos taxones no permite la formalización de la sinonimia (Nesbitt *et al.* 2010, Bittencourt *et al.* 2014).

El dicinodonte *Dinodontosaurus* es notablemente abundante en el Triásico de Brasil de modo que se denomina zona de asamblea de *Dinodontosaurus* las faunas donde dicho dicinodonte está representado en la Formación Santa María del sur de Brasil (Langer *et al.* 2007). Los cinodontes *Massetognathus* y *Chiniquodon* también están compartidos por estas faunas (Abdala y Giannini 2002, Liu y Abdala 2014). Curiosamente, a pesar de la diversidad de arcosauriomorfos no hay ningún género compartido de este grupo entre las faunas de Chañares y la zona de asamblea de *Dinodontosaurus*. Las similitudes faunísticas fueron elementos usados profusamente para correlacionar estas faunas de Argentina y Brasil (*e.g.* Langer *et al.* 2007, Abdala y Smith 2009, Lacerda *et al.* 2015). Un estudio reciente, que consideró dataciones así como también similitud faunística, sugiere que la fauna brasilera de *Dinodontosaurus* es algo más antigua que la de Chañares (Martinelli *et al.* 2017). Hallazgos recientes de terápsidos permitieron también correlacionar la fauna de la parte superior de la Formación Omingonde Superior de Namibia al oeste de África con

la asamblea de *Dinodontosaurus* de Brasil y la fauna de Chañares de Argentina (Abdala y Smith 2009, Abdala *et al.* 2013, Martinelli *et al.* 2017).

Formación Los Rastros. Esta formación, situada encima de Chañares, representa ciclos lacustres y deltaicos (Rogers *et al.* 2001, Mancuso 2003) y tiene registrado peces actinoptergios: *Gualolepis carinaesquamosa* representado por dos individuos, *Rastrolepis riojaensis* con un individuo (Figura 5A), *Rastrolepis latipinnata*, también con un individuo y *Challaia elongata* con dos especímenes (Mancuso 2003, López-Arbarello *et al.* 2006). Los anfibios están representados por un temnospóndilo no descrito (Contreras *et al.* 1997, López-Arbarello *et al.* 2006) y también se reportaron restos fragmentarios de arcosaurios indeterminados (Forster *et al.* 1995) y huellas de terápsidos y arcosauriformes (Marsicano *et al.* 2004). En la quebrada de Ischichuca, cerro Bola, se describieron rastrilladas de huellas pentadáctilas de cuadrúpedos asociadas con rastrilladas de un animal grande tridáctilo (Marsicano *et al.* 2004; Figura 5B). Estas últimas huellas son consideradas como el registro más antiguo de un posible dinosaurio en Gondwana (Carrano y Wilson 2001, Marsicano *et al.* 2004).

Formación Ischigualasto. Esta unidad es conformada por canales fluviales arenosos y pelitas de desbordamiento que contienen una rica fauna de vertebrados (Currie *et al.* 2009, Martínez *et al.* 2013a) especialmente en el Valle de La Luna en la provincia de San Juan y también ha producido algunos restos en la hoyada del cerro Las Lajas en La Rioja, donde afloran niveles medios de esta formación.

En el Valle de la Luna la mayor abundancia y diversidad de fósiles se produce en la parte basal de la Formación Ischigualasto denominada biozona de *Scaphonyx-Exaeretodon-Herrerasaurus* donde están registrados 91% de los fósiles descubiertos en la formación y 25 géneros del total de 27. En la misma hay un marcado predominio del rincosaurio *Hyperodapedon sanjuanensis* (= *Scaphonyx sanjuanensis*; Figura 6A) con el 59,5% del total de especímenes y también son comunes el cinodonte traversodóntido *Exaeretodon argentinus* (Figura 6C; Abdala *et al.* 2002, Liu 2007) con el 17% y el dinosaurio *Herrerasaurus ischigualastensis* (Figura 6B; Sereno y Novas 1992, 1994, Novas 1994) con el 8% (Martínez *et al.* 2013A; Tabla 2). Además de estos tres taxones, esta fauna basal documenta al anfibio temnospóndilo *Pelorocephalus* sp. (Warren y Marsicano 2000); los arcosauriformes *Proterochampsa*

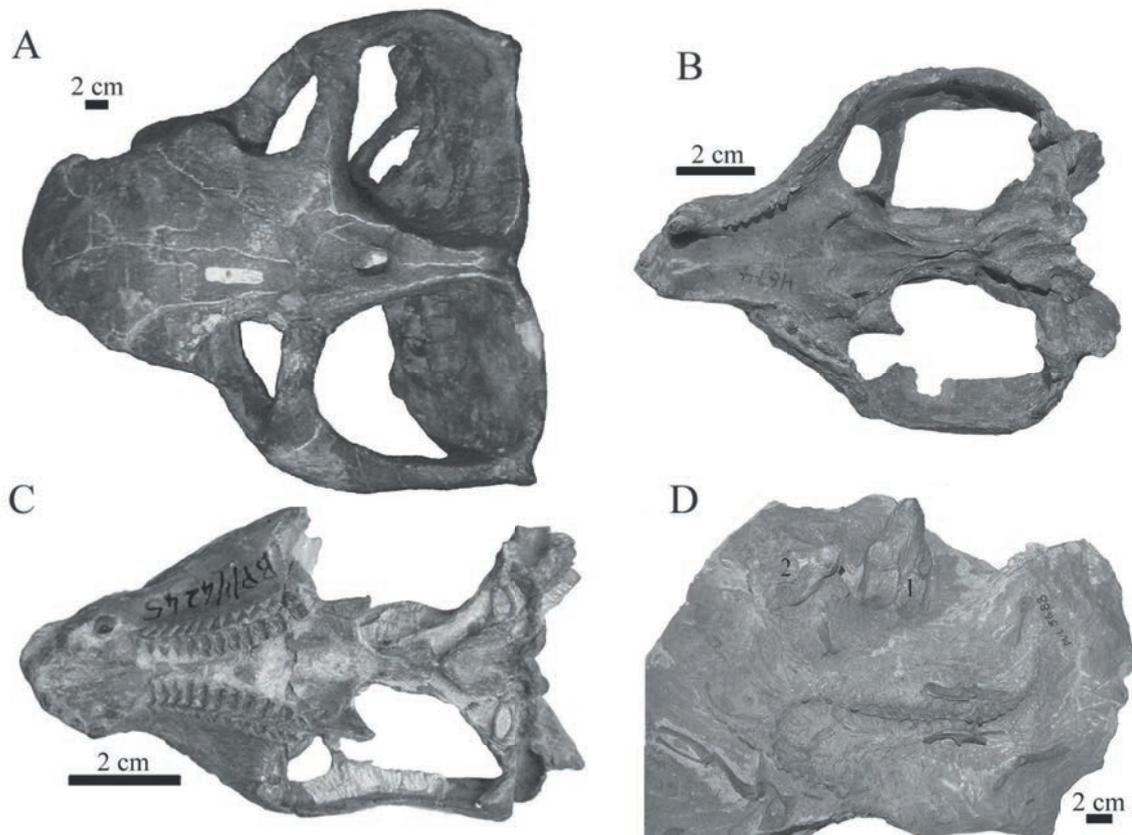


Figura 3. Terápsidos de la Formación Chañares. **A.** Cráneo del dicinodonte *Dinodontosaurus platyceps*; **B.** Cráneo del cinodonte *Chiniquodon thetonicus*; **C.** Cráneo del cinodonte traversodóntido *Massetognathus pascuali*; **D.** Concreción de Chañares con dos cráneos de *Massetognathus* y restos de esqueleto postcraneano del mismo taxón. Figura 3A tomada de Domnanovich (2010).

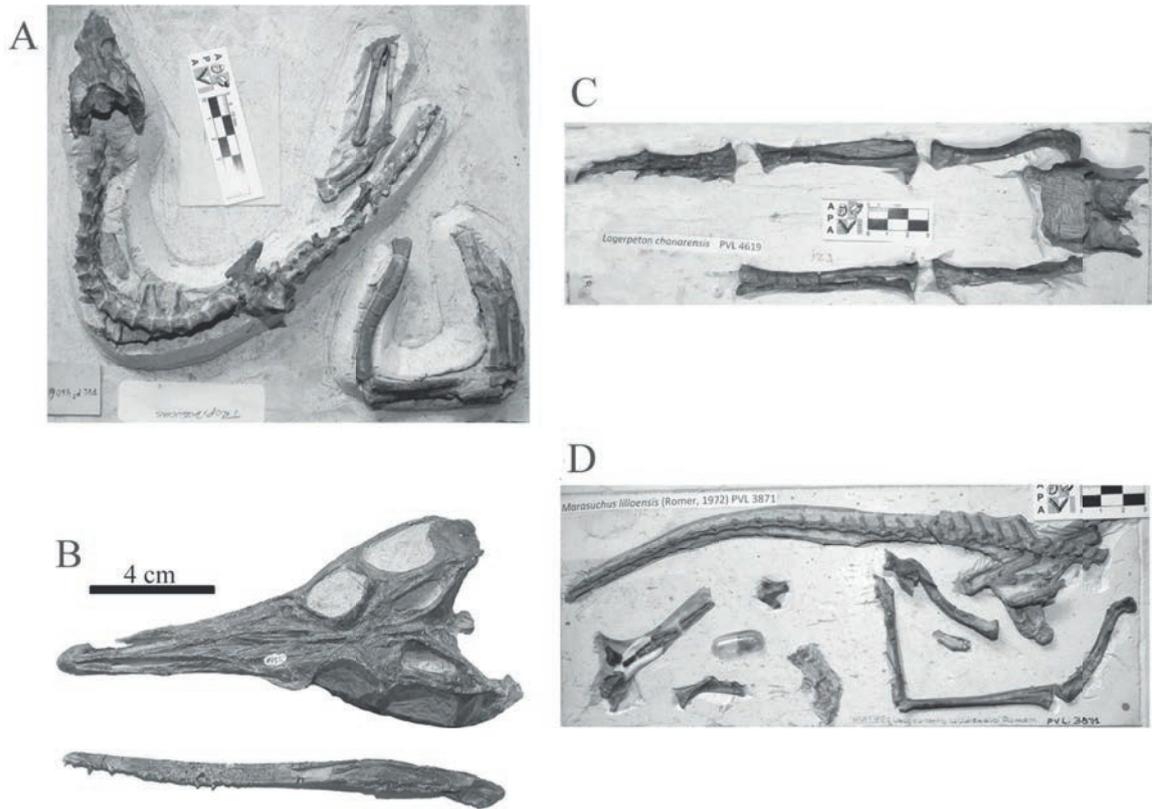


Figura 4. Arcosauros de la Formación Chañares. **A.** Esqueleto de *Tropidosuchus romeri*; **B.** Cráneo de *Chanaresuchus bonapartensis*; **C.** Pelvis y miembros posteriores de *Lagerpeton chanarensis*; **D.** Esqueleto de *Marasuchus lilloensis*.

barrionuevoi y *Pseudochampsia ischigualastensis* (Figura 6E; Trotteyn *et al.* 2012, Trotteyn y Ezcurra 2014); los crurotarsos *Saurosuchus galilei* (Alcober 2000), *Sillosuchus longicervix* (Alcober y Parrish 1997), *Trialestes romeri* (Irmis *et al.* 2013) y *Aetosauroides scagliai* (Desojo y Ezcurra 2011); un dinosauromorfo lagerpetido indeterminado (Martínez *et al.* 2013a); el dinosauriforme *Ignotosaurus fragilis* (Martínez *et al.* 2013a); los dinosaurios sauropodomorfos *Panphagia protos* (Martínez y Alcober 2009), *Chromogisaurus novasi* (Ezcurra 2010) y *Eoraptor lunensis* (Serenó *et al.* 2013); los dinosaurios terópodos *Eodromaeus murphi* (Figura 6F; Martínez *et al.* 2011) y *Sanjuansaurus gordilloi* (Alcober y Martí-

nez 2010); el dicinodonte *Ischigualastia jenseni* (Cox 1965) y los cinodontes *Ischignathus sudamericanus* (Bonaparte 1963), *Ecteninion lunensis* (Figura 6D, Martínez *et al.* 1996), cf. *Probainognathus* sp. (Bonaparte y Crompton, 1994), *Chiniquodon sanjuanensis* (Martínez y Forster 1996, Abdala y Giannini 2002), *Chiniquodon thetonicus* (Abdala y Giannini 2002) y *Diegocanis elegans* (Martínez *et al.* 2013c). Todos los ejemplares de rincosauros y casi todos los dinosaurios colectados provienen de esta biozona. La mayor diversidad en la biozona es de taxones de tamaño pequeño (13), seguidos muy de cerca por aquellos de talla mediana (10) y finalmente los taxones de gran talla (2). En la parte media de la

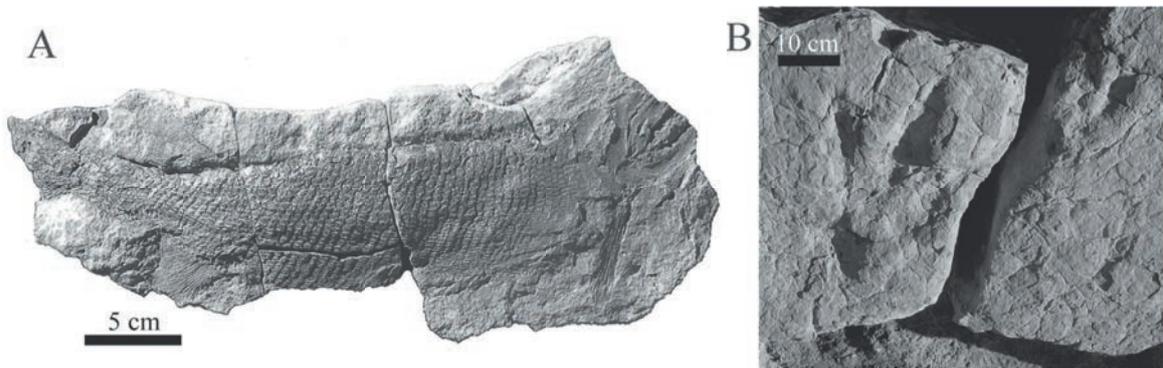


Figura 5. Vertebrados de la Formación Los Rastros. **A.** Pez actinopterygio *Rastrolepis riojanensis*; **B.** Huella tridáctila quiroteroides.

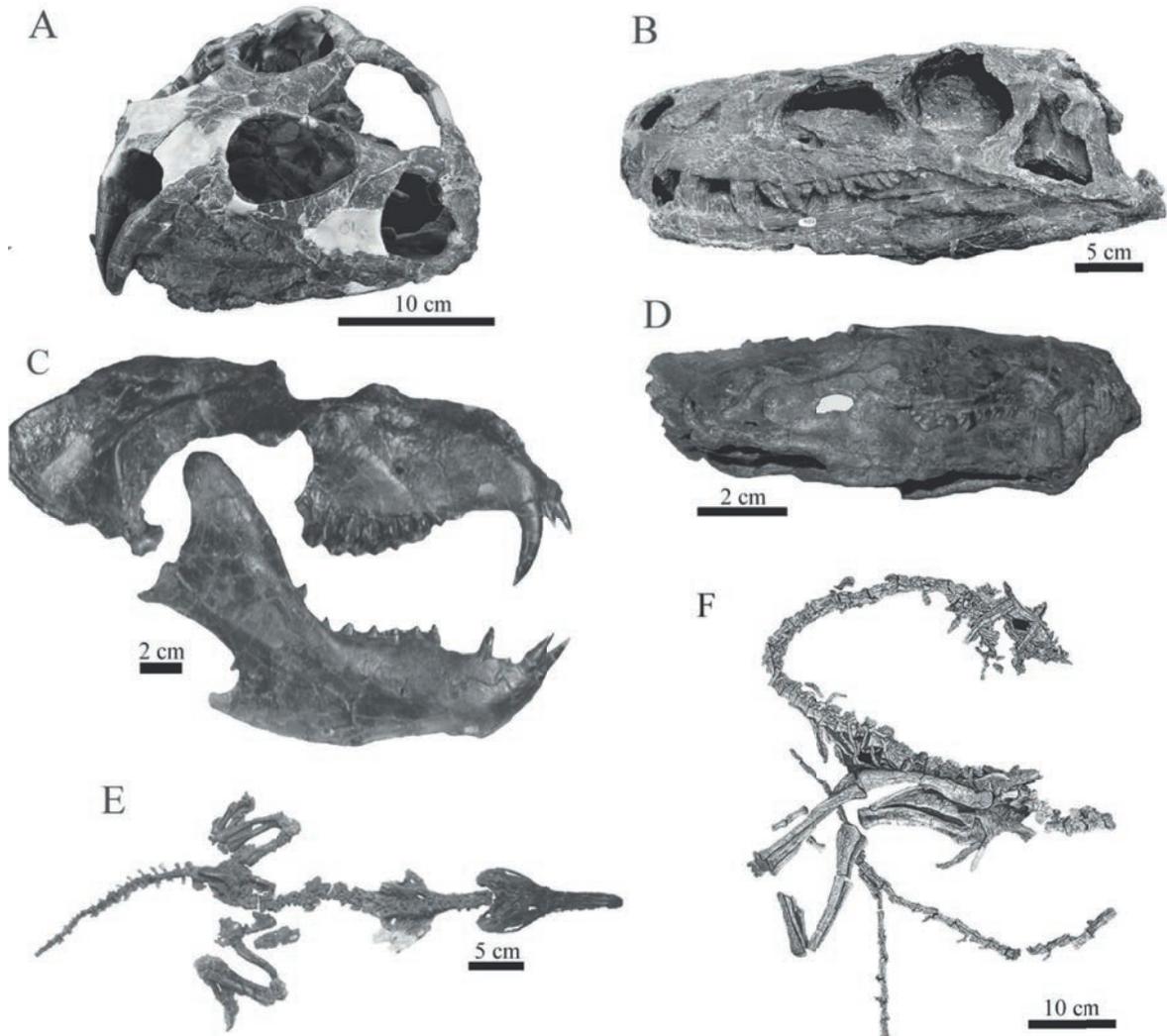


Figura 6. Vertebrados de la Formación Ischigualasto. **A.** Cráneo del rinosaurio *Hyperodapedon sanjuanensis*; **B.** Cráneo del dinosaurio *Herrerasaurus ischigualastensis*; **C.** Cráneo del cinodonte *Exaeretodon argentinus*; **D.** Cráneo del cinodonte *Ecteninion lunensis*; **E.** Esqueleto del proterocampsido *Pseudochampsia ischigualastensis*. **F.** Esqueleto del dinosaurio *Eodromaeus murphi*. Figura 6B modificada Alcober y Martínez (2010) y 6E modificada de Trotteyn y Ezcurra (2014).

formación, denominada biozona de *Exaeretodon*, hay una notable reducción de la diversidad: el temnospondilo *Promastodonsaurus bellmani*, el arcosauriforme *Proterochampsia barrionuevoi*, los crurotarsos *Saurosuchus galilei* y *Aetosauroides scagliai* y el cinodonte *Exaeretodon argentinus* que es el único registro abundante. La diversidad y abundancia de fósiles continúa disminuyendo hacia el tope de esta unidad, denominada biozona de *Jachaleria* donde hay un registro del dicinodonte *Jachaleria colorata* (Martínez *et al.* 2013a).

Tres arcosaurios son reconocidos en la hoyada del Cerro Las Lajas en La Rioja: *Venaticosuchus rusconii*, un carnívoro de gran porte, cercanamente relacionado con *Riojasuchus* de Los Colorados (Baczko *et al.* 2014); *Pisanosaurus mertii*, el único dinosaurio ornitísquido de Ischigualasto y el más antiguo del mundo (Bonaparte 1976, Langer *et al.* 2010) y un espécimen referido a *Trialestes romeri*

(Lecuona *et al.* 2016). Una filogenia reciente indica que *Trialestes* es un crocodylomorfo basal, siendo uno de los representantes más antiguos de este grupo (Lecuona *et al.* 2016).

La Formación Ischigualasto presenta una marcada similitud con la fauna de la zona de asamblea de *Hyperodapedon* de la Formación Santa María en Brasil, con la cual se la correlaciona. En la fauna brasilera rinosaurios son dominantes y el cinodonte *Exaeretodon* también es abundante (Langer *et al.* 2007). Otros taxones compartidos entre estas dos faunas son los arcosauriformes *Proterochampsia* y *Aetosauroides*, dinosaurios herrerasauridos y cinodontes ecteninidos.

Formación Los Colorados. Esta unidad representa sistemas fluviales moderadamente sinuosos y depósitos de planicie aluvial (Caselli *et al.* 2001, Arcucci *et al.* 2004). Existen al menos dos niveles fosi-

Tabla 2. Vertebrados fósiles de la fauna de la Formación Ischigualasto. Valores entre paréntesis indican porcentaje del taxón representado en la fauna; en las especies indican especímenes conocidos por taxón. Modificado de Martínez *et al.* (2013a).

Temnospondyli (0,2%)	<i>Promastodontosaurus bellmani</i> 2 <i>Pelorocephalus</i> sp, 1
Archosauromorpha (55%)	<i>Hyperodapedon sanjuanensis</i> 456
Archosauriformes (1,3%)	<i>Proterochampsia barrionuevoi</i> 9 <i>Pseudochampsia ischigualastensis</i> 2
Crurotarsi (6,2%)	<i>Saurosuchus galilei</i> 19 <i>Sillosuchus longicervix</i> 6 <i>Trialestes romeri</i> 6 <i>Venaticosuchus rusconii</i> 1 <i>Aetosauroides scagliai</i> 20
Dinosauromorpha (0,1%)	Lagerpetidae indet, 1
Dinosauriformes (0,1%)	<i>Ignotosaurus fragilis</i> 1
Ornithischia (0,1%)	<i>Pisanosaurus mertii</i> 1
Sauropodomorpha (1,4%)	<i>Panphagia protos</i> 1 <i>Chromogisaurus novasi</i> 1 <i>Eoraptor lunensis</i> 10
Theropoda (8%)	<i>Eodromaeus murphi</i> 6 <i>Herrerasaurus ischigualastensis</i> 59 <i>Sanjuansaurus gordilloi</i> 2
Dicynodontia (2,9%)	<i>Ischigualastia jenseni</i> 23 <i>Jachalera colorata</i> 1
Cynodontia (26,7%)	<i>Exaeretodon argentinus</i> 206 <i>Ischignathus sudamericanus</i> 1 <i>Ecteninion lunensis</i> 7 <i>Chiniquodon sanjuanensis</i> 1 cf, <i>Probainognathus</i> sp, 1 <i>Chiniquodon</i> cf, <i>theotonicus</i> 5 <i>Diegocanis elegans</i> 1 Eucynodontia gen, y espec, indet, 1

líferos diferenciados, uno de ellos cerca de la base donde fue descubierto el dicinodonte *Jachalera colorata* y también existen restos de arcosaurios y dicinodontes no descriptos (Bonaparte 1971, Arcucci *et al.* 2004) y otro cerca del tope de esta unidad de donde proviene una fauna heterogénea denominada como fauna local de La Esquina (Bonaparte 1973, Arcucci *et al.* 2004; Tabla 3). La fauna de La Esquina tiene una notable diversidad de sauropodomorfos basales incluyendo *Riojasaurus incertus* (Bonaparte 1972, Bonaparte y Pumares 1995; Figura 7A), el taxón más abundante de esta fauna (Arcucci *et al.* 2004, Ezcurra y Apaldetti, 2012), *Coloradisaurus brevis* representado por

dos especímenes (Bonaparte 1978, Apaldetti *et al.* 2013, 2014; Figura 7B), *Lessemsaurus sauropoides* posiblemente representado por tres individuos (Bonaparte 1999, Pol y Powell 2007), y un Sauropoda inominado de gran porte (Ezcurra y Apaldetti 2012). El único dinosaurio carnívoro registrado en esta fauna es el neoterópodo *Zupaysaurus rougieri* (Arcucci y Coria 2003, Ezcurra 2007, Ezcurra y Novas 2007). Otros reptiles representados en la fauna de La Esquina son el cocodriliforme basal *Hemiprotosuchus leali* y el cocodrilomorfo *Pseudhesperosuchus jachalensis* (Figura 7C), representantes terrestres en las primeras diversificaciones de formas cocodrilianas (Bonaparte 1972, Clark *et al.* 2001, Bronzati *et al.* 2012). Otras formas más basales relacionadas a cocodrilos son los pseudosuchios que están representadas en la fauna de Los Colorados: el ornitosúquido *Riojasuchus tenuisiceps* (Bonaparte 1972, 1975, Baczko y Ezcurra 2013), el bien representado crurotarsi *Neoaetosauroides engaeus* (Desojo y Báez 2005, 2007) y el enorme carnívoro *Fasolasuchus tenax* (Bonaparte 1981). En la fauna de La Esquina también se encuentra el registro de una de las tortugas terrestre más antigua del mundo *Palaeochersis talampayensis* (Rougier *et al.* 1995, Sterli *et al.* 2007) representado por aproximadamente 15 especímenes, algunos bastante completos (Figura 7D).

Terápsidos en la fauna de La Esquina están representados exclusivamente por cinodontes no

Tabla 3. Amniotas de la fauna de La Esquina de la Formación Los Colorados (modificado de Ezcurra y Apaldetti 2011). Números entre paréntesis en los grandes linajes indican cantidad de especies y porcentaje representado por esa cantidad de especies en el total de la fauna; en las especies indican especímenes conocidos por taxón.

Dinosauria (5-6 especies: 40%)	<i>Riojasaurus incertus</i> (más de 20) <i>Coloradisaurus brevis</i> (2) <i>Lessemsaurus sauropoides</i> (3?) PULR 136 Sauropodomorpha inominado <i>Zupaysaurus rougieri</i> (1)
Testudinata (1 especie: 7%)	<i>Paleochersis talampayensis</i> (~17)
Pseudosuchia (6 especies: 40%)	<i>Hemiprotosuchus leali</i> (2) <i>Pseudhesperosuchus jachaleri</i> (1) <i>Neoaetosauroides engaeus</i> (7) <i>Riojasuchus tenuisiceps</i> (4) <i>Fasolasuchus tenax</i> (2) Poposauroida inominado
Cynodontia (2 especies: 13%)	<i>Chalimnia musteloides</i> (2) Cynodontia inominado (2)

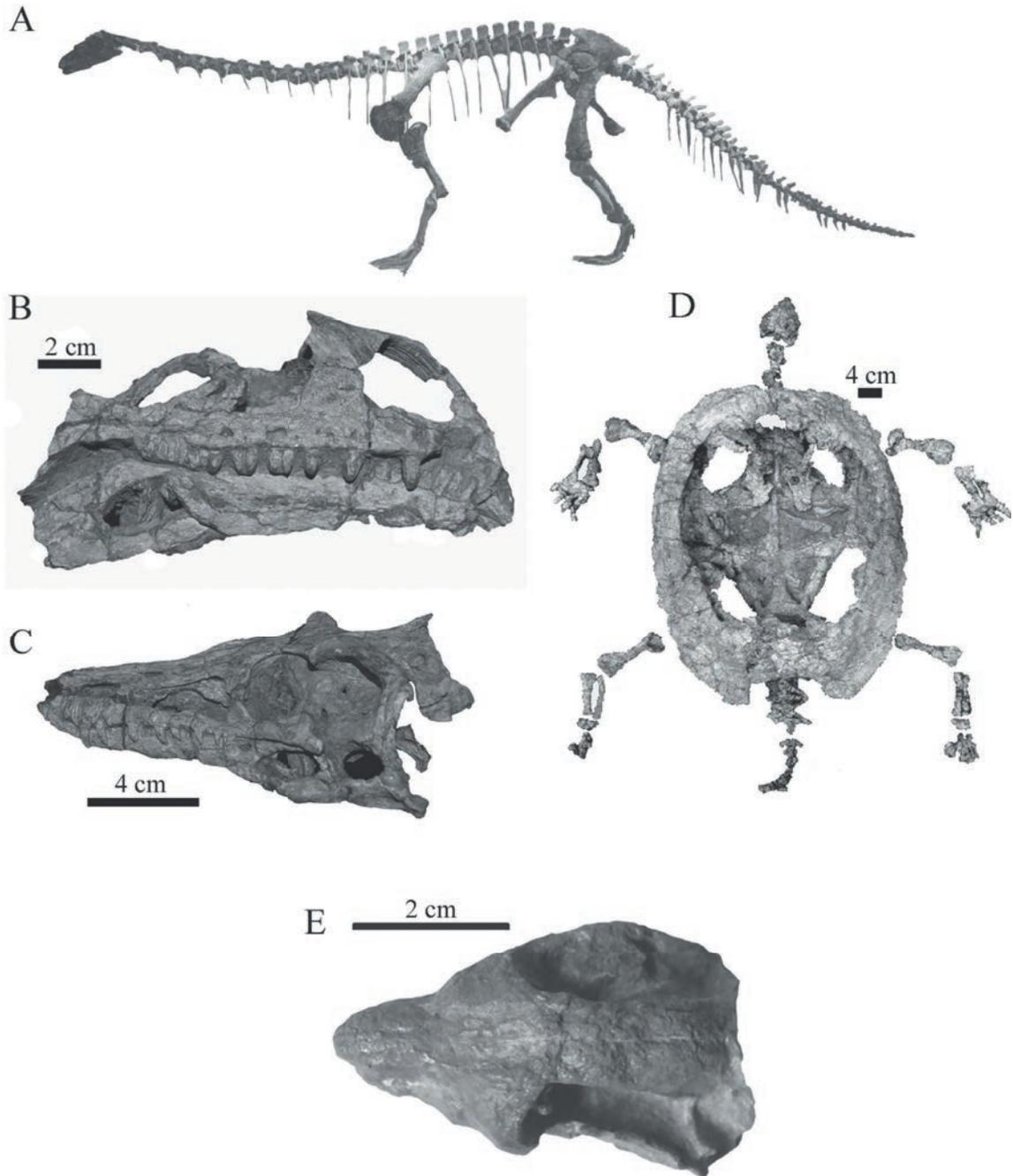


Figura 7. Vertebrados de la fauna de La Esquina, Formación Los Colorados. **A.** Esqueleto de *Riojasaurus incertus*; **B.** Cráneo de *Coloradisaurus brevis*; **C.** Cráneo del cocodrilo *Pseudhesperosuchus jachaleri*; **D.** Esqueleto de la tortuga *Palaeochersis talampayensis*; **E.** Cráneo del cinodonte *Chalimnia musteloides*.

mamaliaformes. Estos son los registros de amniota más pequeños de la fauna de La Esquina. Cinodontes de dentición sectorial están representados por el tritheledóntido *Chalimnia musteloides*, documentado por dos cráneos (Martinelli y Rougier 2007; Figura 7E). Elementos poscraneos aislados fueron atribuidos a cf. *Tritylodon* (Bonaparte 1972). Este género es una forma herbívora con complejos dientes postcaninos, bien representados en la Formación Elliot Superior de Sudáfrica

y Lesotho (Smith y Kitching 1997). Estos restos poscraneos de la fauna de La Esquina fueron reinterpretados como cinodontes indeterminados y podrían incluso representar restos de tritheledóntidos (Gaetano *et al.* 2017).

También existen tres localidades de esta formación donde se descubrieron huellas de tetrapodos. En dos de ellas, las cabeceras de los ríos de los Tarros y Mañero, fueron reconocidas huellas quiroteroides de manos y pies simétricos

(Arcucci *et al.* 2004), en la restante localidad, Río Salado, se identificaron huellas no descriptas de cinodontes indeterminados (Contreras y Bracco 1998).

La fauna de La Esquina ha sido tradicionalmente correlacionada con la de la Formación Elliot Inferior de Sudáfrica y Lesotho, interpretada como de edad triásica superior, donde también hay abundancia de material de sauropodomorfos masópodos de gran talla (Yates y Kitching 2003, McPhee *et al.* 2014). Estudios recientes presentando análisis filogenéticos con diferentes grupos representados en Los Colorados y en la fauna de Elliot Inferior recuperan taxones de dichas faunas como grupos hermanos. Estos son por ejemplo los casos de *Antetonitrus* - *Lessemsaurus* y *Riojasaurus* - *Eucnemesaurus* (Apaldetti *et al.* 2013, McPhee *et al.* 2014) Sin embargo, estudios recientes sugieren que *Antetonitrus* proviene de la Formación Elliot Superior de edad jurásica temprana (Bordy *et al.* 2017). Algunos taxones de Los Colorados (*e.g.* *Hemiprotosuchus* y *Palaeochersis*) están estrechamente emparentados con taxones de la Formación Elliot Superior (Bronzatti *et al.* 2012, Sertich y O'Connor 2014, Lecuona *et al.* 2016, Sterli *et al.* 2007). Pero debe considerarse también que integrantes de estos grupos (cocodrilos basales y tortugas) no están representados en la Formación Elliot Inferior.

La fauna de vertebrados de La Esquina también ha sido correlacionada con la recientemente descubierta fauna de la Formación Quebrada del Barro, localizada en el sur de San Juan (Martínez *et al.* 2015). Estas faunas comparten cinco grandes grupos pero la taxonomía y abundancia relativa de los taxones difieren sugiriendo que la edad de la asamblea de la última es algo más joven que la fauna de la Formación Los Colorados (Martínez *et al.* 2015).

Usando el registro de zonas magnetoestratigráficas y comparándolas con la escala temporal astrocronológica de Newark, la Formación Los Colorados fue recientemente datada entre los 227 y 213 Ma (Kent *et al.* 2014). La fauna de La Esquina está localizada en el tercio superior de la Formación Los Colorados y estos autores estiman que la misma no es más joven que los 213 Ma, representando el Noriano tardío.

Cuenca Marayes-El Carrizal

Una adición reciente es el descubrimiento de una fauna rica de vertebrados en la cuenca Marayes-El Carrizal en el sur de la provincia de San Juan (Figura 1). Vertebrados están representados

en la Formación Quebrada del Barro y en la Formación Balde de Leyes (Martínez *et al.* 2015).

Formación Quebrada del Barro. De esta unidad se describieron el sphenodontido *Sphenotitan leyesi* (Figura 8A; Martínez *et al.* 2013b), el dinosauromorfo lagerpétido *Dromomeron gigas* (Figura 8C; Martínez *et al.* 2016) y el dinosaurio celofisoideo *Lucianovenator bonoi* (Martínez y Apaldetti 2017). Además de estas especies también están representados en esta unidad cinodontes tritheledontidos (Figura 8B), tortugas, pseudosuquios, pterosaurios y dinosaurios sauropodomorfos (Martínez *et al.* 2015). La asociación está dominada por sphenodontidos que representan el 47% del total de especímenes de la fauna, seguido por cinodontes (20%) y dinosaurios sauropodomorfos (18,5%) (Tabla 4). La fauna de esta formación ha sido comparada con la de La Esquina y con la de Faxinal do Soturno del sur de Brasil, ambas de edad noriana. La fauna de la Formación Quebrada del Barro parece ser un poco más moderna que la fauna de La Esquina y de Faxinal do Soturno y se la interpreta como Noriana terminal-Rética (Martínez *et al.* 2015).

Formación Balde de Leyes. De esta nueva unidad (Colombi *et al.* 2015), suprayacente a la Formación Quebrada del Barro, se descubrieron restos del dinosaurio sauropodomorfo *Leyesaurus marayensis* (Apaldetti *et al.* 2011). Este taxón es recuperado como miembro de Massospondylidae, siendo grupo hermano de *Adeopapposaurus mognai* del Jurásico Inferior (Apaldetti *et al.* 2011, ver

Tabla 4. Vertebrados fósiles de las formaciones Quebrada del Barro y Balde de Leyes. Valores entre paréntesis indican número de especímenes y el porcentaje del taxón representado en la fauna. Modificado de Martínez *et al.* (2015).

Formación Quebrada del Barro
Sphenodontia (84; 47%)
<i>Sphenotitan leyesi</i>
Cynodontia (36; 20%)
Tritheledontidae
Testudinata (2; 1,1%)
Pseudosuchia (13; 7,3%)
"Rauisuchid" (5; 2,8%)
Crocodylomorpha (3; 1,7%)
Pterosauria (2; 1,1%)
Dinosauromorpha (1; 0,6%)
<i>Dromomeron gigas</i>
Sauropodomorpha (33; 18,5%)
Theropoda (4; 2,2%)
<i>Lucianosaurus bonoi</i>
Formación Balde de Leyes
Sauropodomorpha
<i>Leyesaurus marayensis</i>

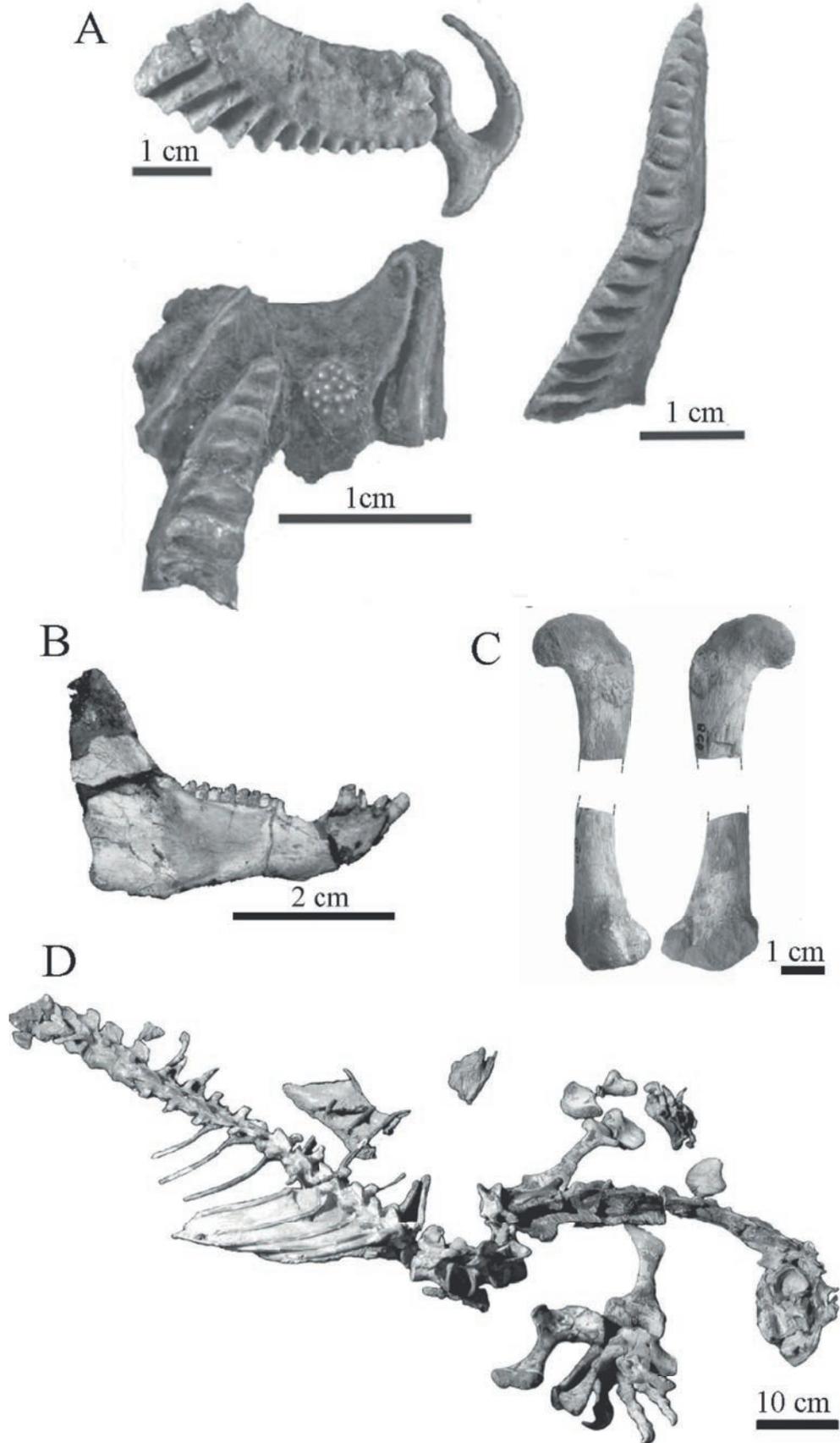


Figura 8. Vertebrados de la formaciones Quebrada del Barro y Cañón del Colorado. **A.** *Sphenotitan leyesi*; fragmento del hocico en vista lateral, arriba, maxila en vista oclusal, derecha y fragmento de paladar en vista ventral, abajo; **B.** Mandíbula de cinco-donte tritheledontido; **C.** Femur de *Dromomeron gigas* en, a la izquierda, vista anterolateral, a la derecha, posteromedial; **D.** Esqueleto de *Adeopapposaurus magnai*. Figura 8A modificada de Martínez *et al.* (2013b) y 8C modificada de Martínez *et al.* (2016).

abajo), por lo cual se considera que la Formación Balde de Leyes sería de la misma edad.

JURÁSICO

Formación Cañón del Colorado. Aflora en la sierra de Mogna, al centro de San Juan. De esta unidad solo se conoce el dinosaurio saurópodomorfo *Adeopapposaurus magnai* (Figura 8D) representado por cuatro especímenes que documentan prácticamente todo el esqueleto (Martínez 2009). *Adeopapposaurus* es recuperado como taxón hermano de *Massospondylus* de la Formación Elliot Superior (Jurásico Inferior) de Sudáfrica en la filogenia de saurópodomorfos (Martínez 2009) y los niveles de la Formación Cañón del Colorado son considerados de la misma edad.

CRETÁCICO

Formación Los Llanos. Esta unidad considerada de edad cretácica superior (Campaniano?; Fiorelli *et al.* 2012, 2016) aflora en el centro de la provincia de La Rioja. En relación a vertebrados hay dos localidades de importancia. En el valle de Sanagasta se hallaron colonias de nidadas de dinosaurios saurópodos (Figura 9A) asociadas a ambientes hidrotermales (Grellet-Tinner y Fiorelli 2010), mientras que, más al sur, en el valle de Colozacán, próxima a la localidad de Tama, se descubrieron restos de dinosaurios saurópodos, terópodos y ornitópodos aún no descritos y elementos craneo-mandibulares fragmentarios del mesoeucocodrilo notosuquio *Llanosuchus tamaensis* (Figura 9B,C) (Fiorelli *et al.* 2016).

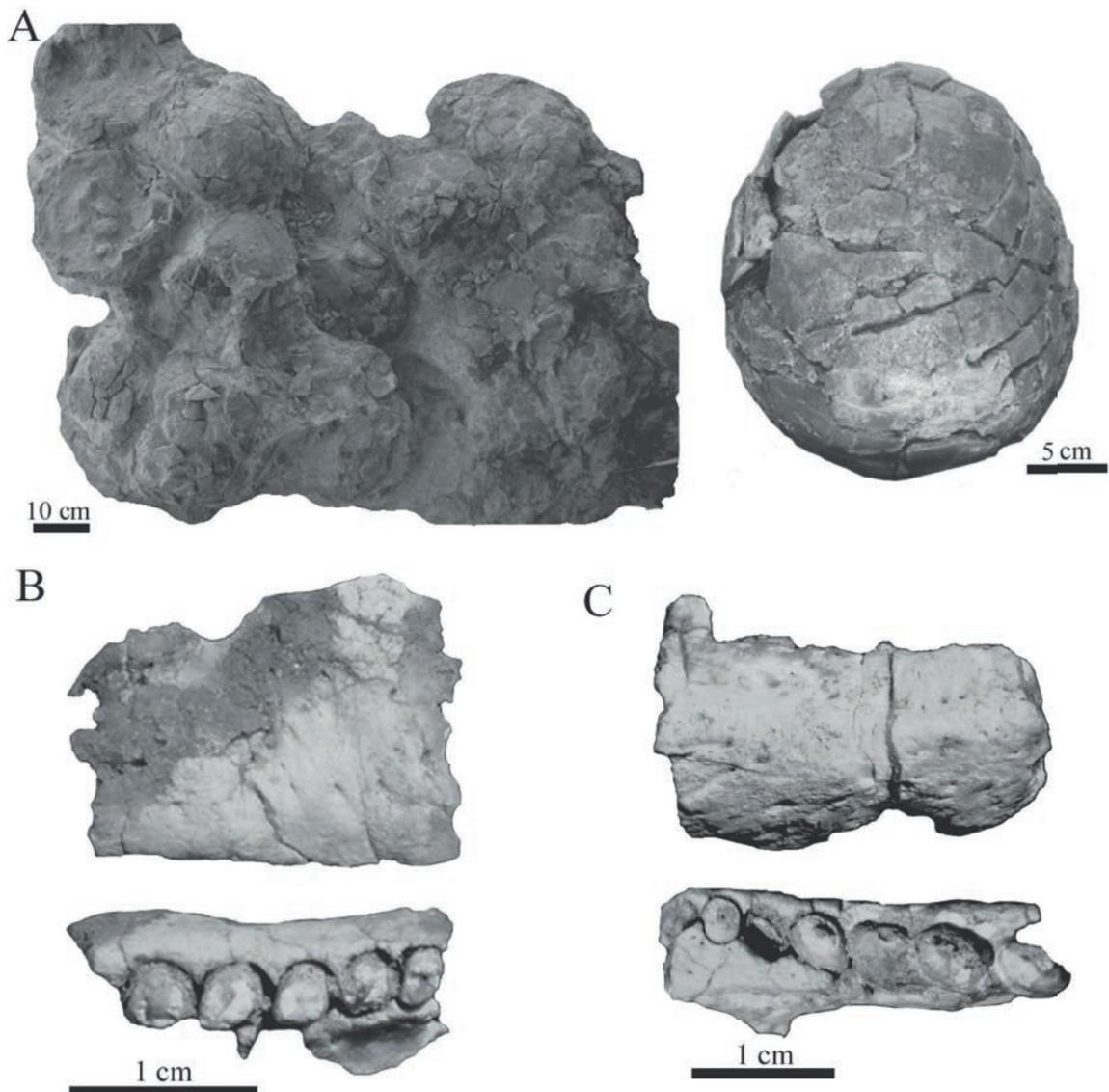


Figura 9. Vertebrados de la Formación Los Llanos. **A.** Nidada de huevos de saurópodos y detalle de uno de los huevos; **B.** Fragmento del maxilar derecho en vista lateral y palatal de *Llanosuchus tamaensis*; **C.** Fragmento de la mandíbula derecha en vista lateral y palatal de *Llanosuchus tamaensis*.

Cuenca del Noroeste

El Grupo Salta (Turner 1959) constituye el relleno de cuenca del rift intracontinental relacionada con la ruptura de Gondwana que se desarrolló en el noroeste argentino desde el Cretácico (ca. 128-125 Ma) y finalizó con la fase Incaica en el Eoceno (ca. 56-47 Ma) (Salfity y Marquillas 1994). Posee tres unidades principales que son, de abajo hacia arriba, los subgrupos Pirgua, Balbuena y Santa Bárbara (Marquillas *et al.* 2005). Gran variedad de ambientes depositacionales se han sucedido en el tiempo de relleno de la cuenca, calculado en aproximadamente 100 Ma, donde se alternan depósitos de capas rojas y depósitos de inundación representados por diversos sistemas fluviales, una plataforma marina somera y varios ambientes lacustres (ver descripción detallada de la sucesión cretácica del NOA en Hernández *et al.* 2017 este Relatorio). En casi la totalidad de la sucesión estratigráfica cretácica de los subgrupos Pirgua (con excepción de la Formación La Yesera) y Balbuena fueron hallados fósiles de vertebrados (Tabla 5).

Subgrupo Pirgua

(Neocomiano-Senoniano Temprano)

El Subgrupo Pirgua se depositó en el estadio sinrift durante el Cretácico, desde el Barremiano Tardío (ca. 125 Ma) hasta el Cenomaniano (ca. 90-100 Ma) (Marquillas *et al.* 2005). Se caracteriza por una secuencia continental de capas rojas y rocas volcánicas que integran las tres formaciones que lo componen (de base a techo): La Yesera, Las Curtiembres y Los Blanquitos, cuyos depósitos (con excepción de la Formación La Yesera) contienen fósiles de vertebrados.

Formación Las Curtiembres. El techo de esta unidad se habría depositado en el Campaniano (77 ± 5 Ma; Valencio *et al.* 1976, Galliski y Viramonte 1988). Los sedimentos finos de esta formación se habrían depositado en un lago somero de aguas salobres a dulce (Sabino 2002) donde se han hallado restos de la rana pípida *Saltenia ibanezi* (Figura 10A), peces teleosteos (Figura 10B), tortugas pleurodiras (Figura 10C), mesoeucrocodilos, dinosaurios terópodos y de *Intiornis*, un ave enantiornite (Narvaez y Sabino 2008, Novas *et al.* 2010, Scanferla *et al.* 2011).

Formación Los Blanquitos. Los sedimentos de esta unidad (principalmente areniscas con paleosuelos carbonáticos incipientes) habrían sido acumulados por ríos arenosos (Marquillas *et al.* 2005). Rocas volcánicas del techo de esta formación

Tabla 5. Vertebrados fósiles de la cuenca del Noroeste.

Subgrupo Pirgua	
Formación Las Curtiembres	
Teleostei	Gen. y espec. indet.
Anura	<i>Saltenia ibanezi</i>
Pleurodira	Gen. y espec. indet.
Crocodylia	Mesoeucrocodylia
	Gen. y espec. indet.
Dinosauria	Theropoda
	Gen. y espec. indet.
Aves	Enantiornithes
	<i>Intiornis inexpectatus</i>
Formación Los Blanquitos	
Crocodylia	Gen. y espec. indet.
Dinosauria	Titanosauridae
	Lithostrotia indet.
	Titanosauridae indet.
	Theropoda
	<i>Unquillosaurus ceibalii</i>
	Theropoda indet.
Aves	Aves indet.
Subgrupo Balbuena	
Formación Lecho	
Dinosauria	Titanosauridae
	<i>Saltasaurus loricatus</i>
	Theropoda
	<i>Noasaurus leali</i>
	Theropoda indet.
Aves	Enantiornithes
	<i>Martinavis vincei</i>
	<i>Martinavis saltariensis</i>
	<i>Martinavis whetstonei</i>
	<i>Martinavis minor</i>
	<i>Yungavolucris brevipedialis</i>
	<i>Lectavis brenticola</i>
	<i>Soroavisaurus australis</i>
	<i>Enantiornis leali</i>
	<i>Elbretornis bonapartei</i>
Formación Yacoraite	
Chondrichthyes	<i>Pucapristis branisi</i>
Holostei	<i>Coelodus toncoensis</i>
Teleostei	<i>Gasteroclupea branisai</i>
Crocodylia	<i>Dolichochochampsia minima</i>
Dinosauria (icnitas)	<i>Salfitichnus mentor</i>
	<i>Taponichnus donottoi</i>
	<i>Telosichnus saltensi</i>
	<i>Hadrosaurichnus australis</i>
	<i>Hadrosauropodus</i> sp.
Aves (icnitas)	<i>Yacoraitichnus avis</i>

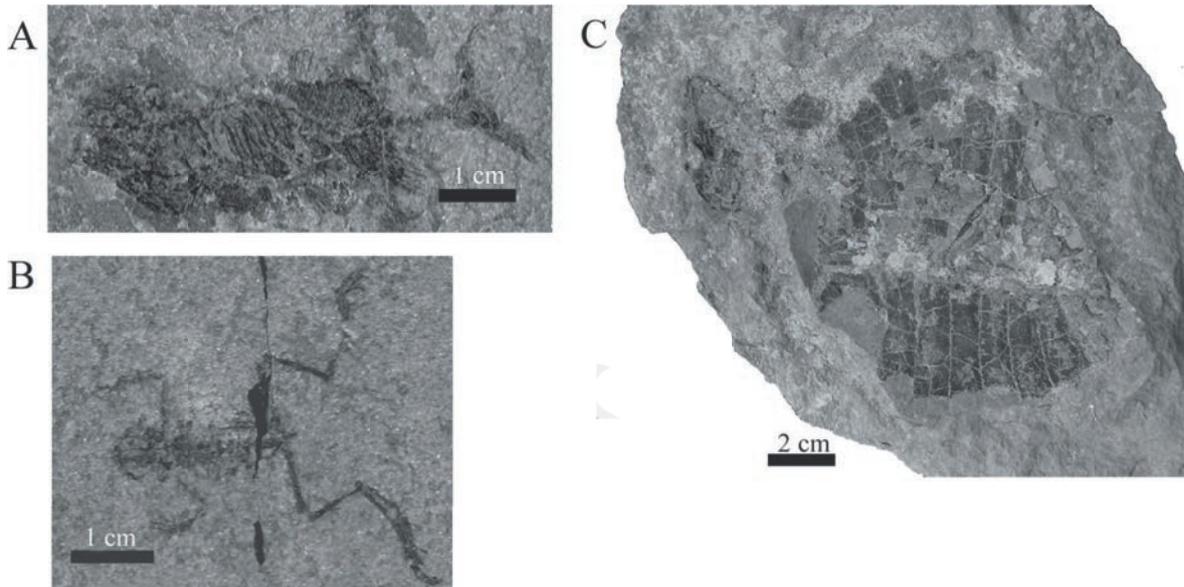


Figura 10. Vertebrados de la Formación Las Curtiembres, Grupo Salta. **A.** Pez teleosteo; **B.** *Saltenia ibanezi*; **C.** Tortuga pleurodira, carapax y parte del cráneo.

fueron datadas en 70 ± 5 Ma correspondiendo al Maastrichtiano temprano (K/Ar; Gómez Omil *et al.* 1989). En estratos del techo (subcuenca de Alemania) se encontraron restos de dinosaurios saurópodos (Titanosauridae) y un par de dientes de representantes de carnosaurios y cocodrilos (Bonaparte y Bossi 1967). Powell (1979, 2003) asignó los restos de titanosaurio a *Titanosaurus* sp., pero una reciente revisión los considera como miembro indeterminado de *Lithostrotia* (Gallina y Otero 2015). Powell (1979) también describió la nueva especie de terópodo *Unquillosaurus ceibalii* en base a restos postcraneanos (Novas y Agnolin 2004). Finalmente, Powell (2003) menciona restos de dinosaurios terópodos, saurópodos y aves para los niveles superiores de la formación en la localidad de Arroyo Potrero del Nogalito, El Ceibal de la provincia de Salta.

Subgrupo Balbuena (Senoniano tardío-Paleoceno temprano)

El Subgrupo Balbuena representa el estadio postrift temprano que ocurrió entre el Cretácico Superior y el Paleoceno (Maastrichtiano-Selandiano, ca. 61-72 Ma; Marquillas *et al.* 2005). Los depósitos son consecuencia de la inundación que afectó el sur de América del Sur durante el Maastrichtiano. En la parte inferior está constituido por areniscas blancas que integran la Formación Lecho, por encima se encuentran las calizas grises de la Formación Yacoraité, y por último, las pelitas oscuras de las Formaciones Olmedo/Tunal (Moreno 1970), depositadas en el Paleoceno.

Formación Lecho. Los sedimentos de esta unidad depositados durante el Cenoniano (ca. 93-100 Ma) son fundamentalmente arenosos y de carácter fluvial (Marquillas *et al.* 2005). En la subcuenca de Metán se hallan depósitos basales lacustres representados por pelitas finas donde se descubrió una asociación de dinosaurios saurópodos (*Saltasaurus loricatus*), ceratosaurio abelisauroida (*Noasaurus leali*) y tetanuros (Bonaparte y Powell 1980). *Saltasaurus* es uno de los taxones más abundantes estando representado por elementos esqueléticos, placas óseas externas y osteodermos (Figura 11). En la localidad de El Brete, al sur de Salta se produjeron los primeros registros de un grupo de aves mesozoicas completamente novedoso, las enantiornites (Walker 1981). Al menos nueve diferentes especies fueron reconocidas: *Enantiornis leali*, *Soroavisaurus australis* (Figura 12 A, C), *Yungavolucris brevipedalis* (Figura 10B), *Lectavis bretincola*, *Martinavis vincei*, *Martinavis saltariensis*, *Martinavis whetstonei*, *Martinavis minor* y *Elbretornis bonapartei* (Walker 1981, Chiappe 1993, Walker *et al.* 2007, Walker y Dyke 2009). Más de sesenta huesos, mayormente desarticulados, están representando este grupo de aves en El Brete (Walker y Dike 2009). Las enantiornites fueron uno de los grupos de aves más diversos durante el Mesozoico y después de su primer hallazgo en el norte de Argentina han sido descubiertas en localidades alrededor del mundo desde China hasta Madagascar (Walker y Dyke 2009). *Martinavis* aparte de ser el género más especioso de la Formación Lecho, también fue descrito en depósitos del Cretácico terminal del sur de Francia (Walker *et al.* 2007).

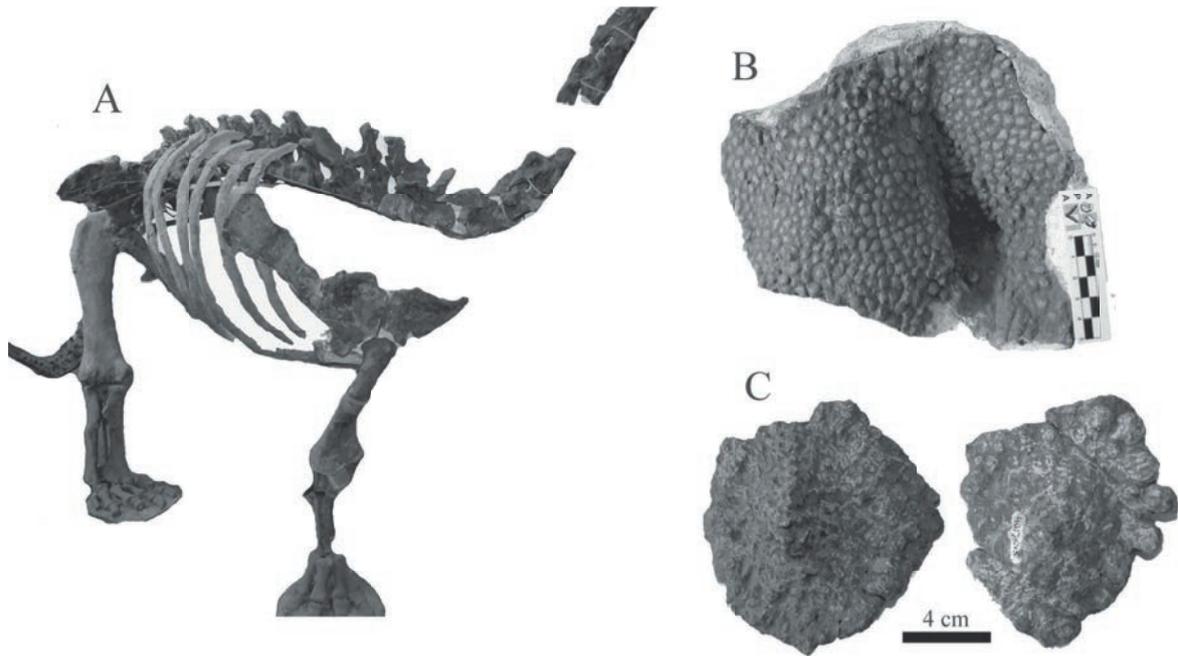


Figura 11. Dinosaurio titanosaurido *Saltasaurus loricatus* de la Formación Lecho, Grupo Salta. **A.** Porción del esqueleto montado; **B.** Huesos intradérmicos; **C.** Placas dorsales.

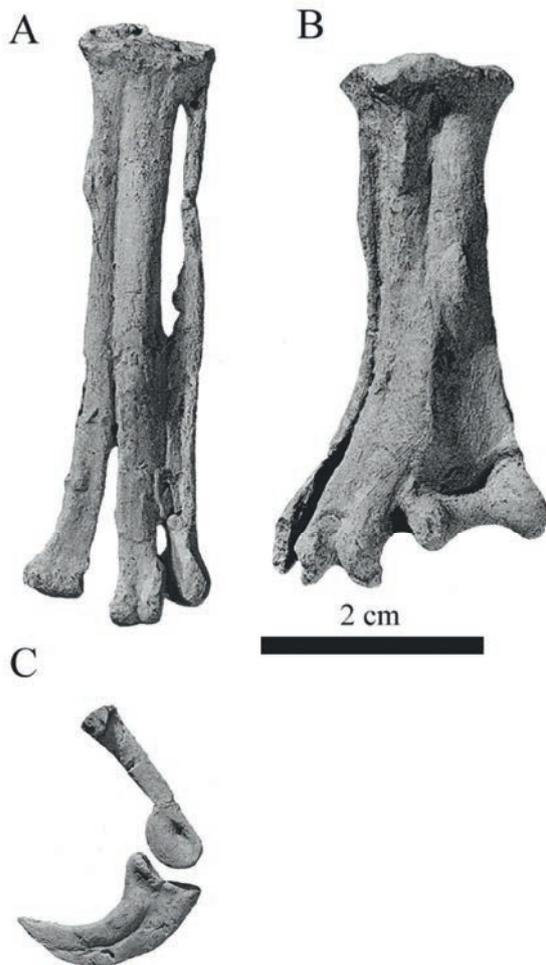


Figura 12. Aves enantiornites de la Formación Lecho, Grupo Salta. **A.** Tarsometatarso de *Soroavisaurus australis*; **B.** Tarsometatarso de *Yungavolucris brevipedalis*; **C.** Dígito I de *Soroavisaurus australis*. Figuras modificadas de Chiappe (1993).

Formación Yacoraite. Esta unidad es considerada un nivel guía dentro del Grupo Salta (Marquillas *et al.* 2005). Se estima que el tiempo de depositación de la misma (ca. 56-93 Ma) contiene al límite Cretácico-Paleoceno (Marquillas *et al.* 2005). Las evidencias sedimentológicas indican un ascenso del nivel del agua en el noroeste argentino (transgresión o inundación de carácter regional) y permiten relacionar esta unidad (a través de una conexión probablemente por el norte) con un ambiente lacustre con influencia marina (Sánchez y Marquillas 2010). Entre los vertebrados, las pelitas contienen usualmente restos de peces *Pucapristis branisi* y *Coelodus toncoensis* que se comparan con los actuales prístidos relacionados a ambientes marinos costeros (Benedetto y Sánchez 1972, Cione 1977, Powell 1979). Además se encontraron restos de *Gasteroclupea branisai* (Figura 13A) y varios siluriformes (Aceñolaza 1968, Cione *et al.* 1985, Cónsole Gonella *et al.* 2009). También se describieron restos de cocodrilos asignados a *Dolichochochampsia minima* (Gasparini y Büffetaut 1980). Otros hallazgos en esta unidad incluyen huellas de dinosaurios que corresponderían a un tetanuro (*Salfitichnus mentor*) y a dos ornitópodos, probablemente hadrosauridos (*Taponichnus donottoi*, *Telosichnus saltensis*) (Alonso 1980 y Alonso y Marquillas 1986, Díaz-Martínez *et al.* 2016). Además completan esta asociación numerosas icnitas de dinosaurios tetrápodos probablemente herbívoros y en una posición estratigráfica por encima de la anterior, se describen huellas de aves (*Yacorai-*

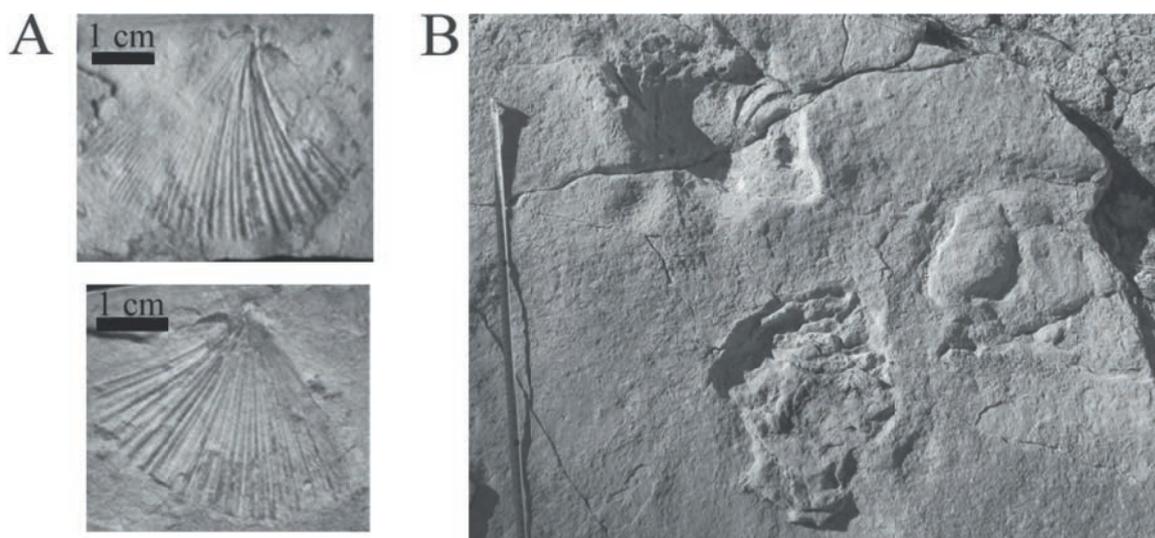


Figura 13. Vertebrados de la Formación Yacoraité, Grupo Salta. **A.** Coracoides de *Gasteroclupea branisai*; **B.** Huellas de ornitópodos de Maimará. Figura 13A modificada de Console Gonella *et al.* (2009) y 13B modificada de Díaz-Martínez *et al.* (2016).

tichnus avis) (Alonso y Marquillas 1986, Chiappe 1991). En calizas de la parte baja de otras secciones de la misma área se encontraron huellas de Ornitisquia (*Hadrosaurichnus australis*) y recientemente se describieron huellas tridáctilas grandes de ornitópodos, *Hadrosauropodus*, de niveles basales de esta formación aflorantes en Maimará (Figura 13B) en la subcuenca Tres Cruces, provincia de Jujuy (Díaz-Martínez *et al.* 2016). Todo este conjunto de icnitas confirma la edad cretácica de gran parte de la formación.

Agradecimientos

A Elvira Guido, Claudia Muruaga y Pablo Grosse por la invitación para desarrollar este capítulo y la paciencia por el atraso en su culminación; Andrea Arcucci por la lectura de la primera versión y recomendaciones bibliográficas; Diego Pol y Ricardo Martínez por la lectura y sugerencias; Lucas Fiorelli, Adriana Mancuso, Claudia Marsicano, Ricardo Martínez, Blair McPhee, Voltaire Paes, Agustín Scanferla y Juliana Sterli por fotografías de especímenes; Rodrigo González por acceso a especímenes de la colección Paleontología de Vertebrados Lillo. La investigación de FA es financiada por el CONICET y la National Research Foundation de Sudáfrica y por el Proyecto de Investigación Científica y Tecnológica (PICT) 2015-2009 a SB.

REFERENCIAS

Abdala, F. y Giannini, N.P. 2000. Gomphodont cynodonts of the Chañares Formation: the analysis of an ontogenetic sequence. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 501-506.
 Abdala, F. y Giannini, N.P. 2002. Chiniquodontid cynodonts: systematic and morphometric considerations. *Palaeontology* 45: 1151-1170.

Abdala, F. y Smith, R.M.H. 2009. A Middle Triassic cynodont fauna from Namibia and its implications for the biogeography of Gondwana. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 837-851.
 Abdala, F., Barberena, M.C. y Dornelles, J. 2002. A new species of the traversodontid cynodont *Exaeretodon* from the Santa Maria Formation (Middle/Late Triassic) of southern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 313-325.
 Abdala, F., Marsicano, C.A., Smith, R.M.H. y Swart, R. 2013. Strengthening western Gondwanan correlations: a Brazilian dicynodont (Synapsida, Anomodontia) in the Middle Triassic of Namibia. *Gondwana Research* 23: 1151-1162.
 Aceñolaza, F.G. 1968. Geología estratigráfica de la región de la Sierra de Cajas, Departamento Humahuaca (Provincia de Jujuy). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 23: 207-222.
 Alcober, O.A. 2000. Redescription of the skull of *Saurosuchus galilei* (Archosauria: Rauisuchidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 302-316.
 Alcober, O.A. y Martínez, R.N. 2010. A new herrerasaurid (Dinosauria, Saurischia) from the Upper Triassic Ischigualasto Formation of northwestern Argentina. *ZooKeys* 63: 55-81.
 Alcober, O.A. y Parrish, J.M. 1997. A new poposaurid from the upper Triassic of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 548-556.
 Alonso, R.N. 1980. Icnitas de dinosaurios (Ornithopoda, Hadrosauridae) en el Cretácico Superior del Norte de Argentina. *Acta Geológica Lilloana* XV: 55-63.
 Alonso, R.N. y Marquillas, R.A. 1986. Nueva localidad con huellas de dinosaurios y primer hallazgo de huellas de aves en la Formación Yacoraité (Maastrichtiano) del Norte Argentino. IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Actas 2: 33-41, Mendoza.
 Apaldetti, C., Martínez, R.N., Alcober, O.A. y Pol, D. 2011. A new basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from Quebrada del Barro Formation

- (Marayes-El Carrizal Basin), Northwestern Argentina. PLoS ONE 6(11): e26964.
- Apaldetti, C., Pol, D. y Yates, A.M. 2013. The postcranial anatomy of *Coloradisaurus brevis* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina and its phylogenetic implications. *Palaeontology* 56: 277-301.
- Apaldetti, C., Martínez, R.N., Pol, D. y Souter, T. 2014. Redescription of the skull of *Coloradisaurus brevis* (Dinosauria, Sauropodomorpha) from the Late Triassic Los Colorados Formation of the Ischigualasto-Villa Unión Basin, northwestern Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34(5): 1113-1132.
- Arcucci, A.B. 1986. Nuevos materiales y reinterpretación de *Lagerpeton chanarensis* Romer (Thecodontia, Lagerpetonidae nov.) del Triásico Medio de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 23: 233-242.
- Arcucci, A.B. 1987. Un nuevo Lagosuchidae (Thecodontia-Pseudosuchia) de la fauna de los Chañares (Edad Reptil Chañarense, Triásico Medio), La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 24: 89-94.
- Arcucci, A.B. y Coria, R.A. 2003. A new Triassic carnivorous dinosaur from Argentina. *Ameghiniana* 40: 217-228.
- Arcucci, A.B. y Marsicano, C.A. 1998. A distinctive new archosaur from the Middle Triassic (Los Chañares Formation) of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 228-232.
- Arcucci, A.B., Marsicano, C.A. y Caselli, A.T. 2004. Tetrapod association and palaeoenvironment of the Los Colorados Formation (Argentina): a significant sample from Western Gondwana at the end of the Triassic. *Geobios* 37: 557-568.
- Ascarrunz, E., Rage, J.C., Legreneur, P. y Laurin, M. 2016. *Triadobatrachus massinoti*, the earliest known lissamphibian (Vertebrata: Tetrapoda) re-examined by μ CT-Scan, and the evolution of trunk length in batrachians. *Contributions to Zoology* 58: 201-234.
- Baczko, M.B. Von y Ezcurra, M.D. 2013. Ornithosuchidae: a group of Triassic archosaurs with a unique ankle joint. En: Nesbitt, S.J., Desojo, J.B. e Irmis, R.B. (Eds.), *Anatomy, phylogeny and palaeobiology of early Archosaurs and their kin*. Geological Society of London, Special Publications 379: 187-202.
- Baczko, M.B. Von, Desojo, J.B. y Pol, D. 2014. Anatomy and phylogenetic position of *Venaticosuchus rusconii* Bonaparte, 1970 (Archosauria, Pseudosuchia), from the Ischigualasto Formation (Late Triassic), La Rioja, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34: 1342-1356.
- Benedetto, J.L. y Sánchez, T.M. 1972. *Coelodus toncoensis* nov. sp. (Pisces, Holostei, Pycnodontiformes) de la Formación Yacoraite (Cretácico Superior) de la Provincia de Salta. *Ameghiniana* 9: 59-71.
- Benton, M.J., Donoghue, P.C.J., Asher, R.J., Friedman, M., Near, T.J. y Vinther, J. 2015. Constraints on the timescale of animal evolutionary history. *Palaeontologia Electronica* 18.1.1FC: 1-106, palaeo-electronica.org/content/18.1.1FC.
- Bittencourt, J.S., Arcucci, A.B. Marsicano, C.A. y Langer, M.C. 2014. Osteology of the Middle Triassic archosaur *Lewisuchus admixtus* Romer (Chañares Formation, Argentina) its inclusivity, and relationships amongst early dinosauromorphs. *Journal of Systematic Palaeontology* 13: 189-219.
- Bonaparte, J.F. 1963. Descripción de *Ischnathus sudamericanus* n. gen. n. sp., nuevo cindonte gonfodonte del Triásico Medio Superior de San Juan, Argentina (Cynodontia-Traversodontidae). *Acta Geológica Lilloana* IV: 111-128.
- Bonaparte, J.F. 1969. Datos sobre la evolución paleoecológica en las formaciones triásicas de Ischigualasto-Villa Unión. *Acta Geológica Lilloana* X: 189-206.
- Bonaparte, J.F. 1972. Los tetrápodos del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triásico Superior). *Opera Lilloana* XXII: 1-183.
- Bonaparte, J.F. 1975. The Family Ornithosuchidae (Archosauria: Thecodontia). *Colloques Internationaux du Centre National de Recherche Scientifique* 218: 485-502.
- Bonaparte, J.F. 1976. *Pisanosaurus mertii* Casamiquela and the origin of Ornithischia. *Journal of Paleontology* 50: 808-820.
- Bonaparte, J.F. 1978. *Coloradia brevis* n. g. et n. sp. (Saurischia, Prosauropoda), dinosaurio Plateosauridae de la Formación Los Colorados, Triásico superior de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 15: 327-332.
- Bonaparte, J.F. 1981. Descripción de *Fasolasuchus tenax* y su significado en la sistemática y evolución de los Thecodontia. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia* 3: 55-101.
- Bonaparte, J.F. 1999. Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha. *Ameghiniana* 36: 115-187.
- Bonaparte, J.F. y Bossi, G.E. 1967. Sobre la presencia de dinosaurios en la Formación Pirgua del Grupo Salta y su significado cronológico. *Acta Geológica Lilloana* IX: 25-44.
- Bonaparte, J.F. y Crompton, A.W. 1994. A juvenile probainognathid cynodont skull from the Ischigualasto Formation and the origin of mammals. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 5: 1-12.
- Bonaparte, J.F. y Powell, J.E. 1980. A continental assemblage of tetrapods from the Upper Cretaceous beds of El Brete, northwestern Argentina (Sauropoda-Coelurosauria-Carnosauria-Aves). *Mémoires de la Société Géologique de France* 139: 19-28.
- Bonaparte, J.F. y Pumares, J.A. 1995. Notas sobre el primer cráneo de *Riojasaurus incertus* (Dinosauria, Prosauropoda, Melanorosauridae) del Triásico Superior de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 32: 341-349.
- Bordy, E.M., Scisio, L., Abdala, F., McPhee, B.W. y Choiniere, J.N. 2017. First Lower Jurassic vertebrate burrow from southern Africa (upper Elliot Formation, Karoo Basin, South Africa). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 468: 362-372.
- Bossi, G.E., Georgieff, S.M. y Stipanovic, P.N. 2002. Agua de la Peña. En: Stipanovic, P.N. y Marsicano, C.A. (Eds.), *Triásico, Léxico estratigráfico de la Argentina VII. Asociación Geológica Argentina, Serie B (Didáctica y Complementaria)* 26: 26-27, Buenos Aires.
- Bronzatti, M., Montefeltro, F.C. y Langer, M.C. 2012. A species-level supertree of Crocodyliformes. *Historical Biology* 24: 598-606.

- Brusatte, S.L., Butler, R.J., Barrett, P.M., Carrano, M.T., Evans, D.C., Lloyd, G.T., Mannion, P.D., Norell, M.A., Peppe, D.J., Upchurch, P. y Williamson, T.E. 2015. The extinction of the dinosaurs. *Biological Reviews* 90: 628-642.
- Butler, R.J., Sullivan, C., Ezcurra, M.D., Liu, J., Lecuona, A. y Sookias, R.B. 2014. New clade of enigmatic early archosaurs yields insights into early pseudosuchian phylogeny and the biogeography of the archosaur radiation. *BMC Evolutionary Biology* 14: 128 pp.
- Carrano, M.T. y Wilson, J.A. 2001. Taxon distributions and the tetrapod track record. *Paleobiology* 27: 564-582.
- Carroll, R.L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W. H. Freeman and Company, New York, 698 pp.
- Caselli, A.T., Marsicano, C.A. y Arcucci, A.B. 2001. Sedimentología y paleontología de la Formación Los Colorados, Triásico Superior (provincias de La Rioja y San Juan, Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 56: 171-188.
- Chiappe, L.M. 1991. Cretaceous birds of Latin America. *Cretaceous Research* 12: 55-63.
- Chiappe, L.M. 1993. Enantiornithine (Aves) tarsometatarsi from the Cretaceous Lecho Formation of northwestern Argentina. *American Museum Novitates* 3083: 1-27.
- Chiappe, L.M. 2007. *Glorified Dinosaurs: The Early Evolution of Birds*. John Wiley & Sons, 263 pp.
- Cione, A.L. 1977. Algunas consideraciones sobre Pycnodontiformes (Pisces, Holostei) procedentes de la Formación Yacoraite, Cretácico Tardío, de la provincia de Salta, Argentina. *Ameghiniana* 14: 315-316.
- Cione, A.L., Pereyra, S.M., Alonso, R. y Arias, J. 1985. Los bagres (Osteichthyes, Siluriformes) de la Formación Yacoraite (Cretácico tardío) del noroeste argentino. Consideraciones biogeográficas y bioestratigráficas. *Ameghiniana* 21: 294-304.
- Clark, J.M., Sues, H.D. y Berman, D.S. 2001. A new specimen of *Hesperosuchus agilis* from the Upper Triassic of New Mexico and the interrelationships of basal procoelomorph archosaur. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 683-704.
- Colombi, C.E., Santi-Malnis, P., Correa, G.A., Martínez, R.N., Fernández, E., Abelín, D., Praderio, A., Apaldetti, C.G., Alcober, O. y Drovand, J. 2015. La Formación Balde de Leyes, una nueva unidad estratigráfica de la cuenca Triásica de Marayes-El Carrizal, San Juan. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 72: 445-455.
- Cónsole Gonella, C.A., Cione, A.L. y Aceñolaza, F.G. 2009. Registro del teleosteo *Gasteroclupea branisai* en la Formación Yacoraite (Maastrichtiano-Daniano) en el área de Tres Cruces, Jujuy, Argentina. *Tafonomía y correlación estratigráfica. Serie Correlación Geológica* 25: 129-138.
- Contreras, V. y Bracco, A. 1998. Aportes a la icnología de la cuenca triásica de Ischigualasto-Villa Unión, Oeste de Argentina. III Reunión Argentina de Icnología y I Reunión del Mercosur, Actas: 10 pp, Mar del Plata.
- Contreras, V.H., Bracco, A. y Sill, W. 1997. Primer registro de restos de tetrápodos en la Formación Los Rastros (Triásico Medio), Parque Provincial Ischigualasto, San Juan, Argentina. *Ameghiniana* 34: 534.
- Cox, C.B. 1965. New Triassic dicynodonts from South America, their origins and relationships. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 248: 457-514.
- Currie, B.S., Colombi, C.E., Tabor, N.J., Shipman, T.C. y Montañez, I.P. 2009. Stratigraphy and architecture of the Upper Triassic Ischigualasto Formation, Ischigualasto Provincial Park, San Juan, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 27: 74-87.
- Dejojo, J.B. y Arcucci, A.B. 2009. New material of *Lupeosuchus fractus* (Archosauria: Crurotarsi) from the Middle Triassic of Argentina: the earliest known South American 'Rauisuchian'. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 1311-1315.
- Dejojo, J.B. y Báez, A.M. 2005. El esqueleto postcraniano de *Neoaetosauroides* (Archosauria: Aetosauria) del Triásico Superior del centro-oeste de Argentina. *Ameghiniana* 42: 115-126.
- Dejojo, J.B. y Báez, A.M. 2007. Cranial morphology of the Late Triassic South American archosaur *Neoaetosauroides engaeus*: evidence of aetosaurian diversity. *Palaeontology* 50: 267-276.
- Dejojo, J.B. y Ezcurra, M.D. 2011. A reappraisal of the taxonomic status of *Aetosauroides* (Archosauria, Aetosauria) specimens from the Late Triassic of South America and their proposed synonymy with *Stagonolepis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 596-609.
- Dejojo, J.B., Ezcurra, M.D. y Schultz, C.L. 2011. An unusual new archosauriform from the Middle-Late Triassic of southern Brazil and the monophyly of Doswelliidae. *Zoological Journal of the Linnean Society* 161: 839-871.
- Díaz-Martínez, I., de Valais, S. y Cónsole-Gonella, C. 2016. First evidence of *Hadrosauropodus* in Gondwana (Yacoraite Formation, Maastrichtian-Danian), Northwestern Argentina. *Journal of African Earth Sciences* 122: 79-87.
- Domnanovich, N.S. 2010. Revisión de los dicinodontes kannemeyéridos (Amniota, Therapsida) de Argentina, relaciones filogenéticas e implicancias paleobiogeográficas. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires (inérita), 387 pp, Buenos Aires.
- Ezcurra, M.D. 2007. The cranial anatomy of the coelophysoid theropod *Zupaysaurus rougieri* from the Upper Triassic of Argentina. *Historical Biology* 19: 185-202.
- Ezcurra, M.D. 2010. A new early dinosaur (Saurischia: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina: a reassessment of dinosaur origin and phylogeny. *Journal of Systematic Palaeontology* 8: 371-425.
- Ezcurra, M.D. 2016. The phylogenetic relationships of basal archosauromorphs, with an emphasis on the systematics of proterosuchian archosauriforms. *PeerJ* 4:e1778.
- Ezcurra, M.D. y Apaldetti, C. 2012. A robust sauropodomorph specimen from the Upper Triassic of Argentina and insights on the diversity of the Los Colorados Formation. *Proceedings of the Geologists' Association* 123: 155-164.
- Ezcurra, M.D. y Novas, F.E. 2007. Phylogenetic relationships of the Triassic theropod *Zupaysaurus rougieri* from NW Argentina. *Historical Biology* 19: 35-72.

- Ezcurra, M.D., Trotteyn, M.J., Fiorelli, L.E.M., Bacsko, M.B. von, Taborda, J.R.A., Iberlucea, M. y Desojo, J.B. 2014. The oldest rhynchosaur from Argentina: a Middle Triassic rhynchosaurid from the Chañares Formation (Ischigualasto–Villa Unión Basin, La Rioja Province). *Paläontologische Zeitschrift* 88: 453-460.
- Ezcurra, M.D., Martinelli, A.G., Fiorelli, L.E., Da-Rosa, A.A.S. y Desojo, J.B. 2015. Archosauromorph remains from the Tarjados Formation (Early–Middle Triassic, NW Argentina). *Ameghiniana* 52: 475-486.
- Fiorelli, L.E., Grellet-Tinner, G., Alasino, P.H. y Argañaraz, E. 2012. The geology and palaeoecology of the newly discovered Cretaceous neosauropod hydrothermal nesting site in Sanagasta (Los Llanos Formation), La Rioja, northwest Argentina. *Cretaceous Research* 35: 94-117.
- Fiorelli, L.E., Leardi, J.M., Hechenleitner, E.M., Pol, D., Basilici, G., Grellet-Tinner, G. 2016. A new Late Cretaceous crocodyliform from the western margin of Gondwana (La Rioja Province, Argentina). *Cretaceous Research* 60: 194-209.
- Forster, C.A., Arcucci, A.B., Marsicano, C.A., Abdala, F. y May, C.L. 1995. New vertebrate material from the Los Rastros Formation (Middle Triassic), La Rioja Province, northwestern Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15: 29A.
- Gaetano, L.C., Abdala, F. y Govender, R. 2017. The postcranial skeleton of the Lower Jurassic *Tritylodon longaevus* from Southern Africa. *Ameghiniana* 54: 1-35.
- Gallina, P.A. y Otero, A. 2015. Reassessment of *Laplata-saurus araukanicus* (Sauropoda: Titanosauria) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 52: 487-501.
- Galliski, M.A. y Viramonte, J.G. 1988. The Cretaceous paleorift in northwestern Argentina: a petrologic approach. *Journal of South American Earth Sciences* 1: 329-342.
- Gasparini, Z. y Büffetaut, E. 1980. *Dolichochoampsia minima*, n.g.n.sp., a representative of a new family of a Eusuchian crocodiles from the Late Cretaceous of northern Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 5: 257-271.
- Gómez Omil, R.J., Boll, A. y Hernández, R.M. 1989. Cuenca cretácico-terciaria del noroeste argentino (Grupo Salta). En: Chebli, G.A. y Spalletti, L.A. (Eds.), *Cuencas Sedimentarias Argentinas. Serie Correlación Geológica* 6: 43-64.
- Gouiric-Cavalli, S., Desojo, J.B., Ezcurra, M.D., Fiorelli, L.E. y Martinelli, A.G. 2017. First fish remains from the earliest late Triassic of the Chañares Formation (La Rioja, Argentina) and their paleobiogeographic implications. *Ameghiniana* 54: 137-150.
- Grellet-Tinner, G. y Fiorelli, L.E. 2010. A new Argentinean nesting site showing neosauropod dinosaur reproduction in a Cretaceous hydrothermal environment. *Nature Communications* 1: 32.
- Hernández, R.M., Hernández, J.I., Raja Gabaglia, G., Bento Freire, E., Lykawka, R., Terra, G., Borges Rodrigues, E., Dalenz Farjat, A., Gallo, L. y Tomezzoli, R.N. 2017. Análisis secuencial de alta frecuencia en el límite Cretácico-Paleógeno del Grupo Salta, subcuenca de Metán, noroeste argentino. Estado actual y perspectivas futuras. Muruaga, C.M. y Grosse, P. (Eds.), *Ciencias de la Tierra y Recursos Naturales del NOA. Relatorio del XX Congreso Geológico Argentino*, San Miguel de Tucumán: 1046-1079.
- Irmis, R.B., Nesbitt, S.J. y Sues, H.D. 2013. Early Crocodylomorpha. En: Nesbitt, S.J., Desojo, J.B. e Irmis, R.B. (Eds.), *Anatomy, phylogeny and palaeobiology of early Archosaurs and their kin*. Geological Society of London, Special Publications 379: 275-302.
- Joachimski, M.M., Lai, X., Shen, S., Jiang, H., Luo, G., Chen, B., Chen, J. y Sun, Y. 2012. Climate warming in the latest Permian and the Permian–Triassic mass extinction. *Geology* 40: 195-198.
- Kemp, T.S. 2005. *The Origin and Evolution of Mammals*. Oxford University Press, Oxford, 331 pp.
- Kent, D.V., Santi Malnis, P., Colombi, C.E., Alcober, O.A. y Martínez, R.N. 2014. Age constraints on the dispersal of dinosaurs in the Late Triassic from magnetochronology of the Los Colorados Formation (Argentina). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States* 111: 7958-7963.
- Klein, H. y Lucas, S.G. 2010. Tetrapod footprints – their use in biostratigraphy and biochronology of the Triassic. *Geological Society of London, Special Publications* 334: 419-446.
- Kokogian, D.A., Spalletti, L., Morel, E., Artabe, A., Martínez, R.N., Alcober, O.A., Milana, J.P., Zavattieri, A.M. y Papú, O.H. 2001. Los depósitos continentales triásicos. En: Caminos, R. (Ed.), *Geología Argentina*, Instituto de Geología y Recursos Minerales, Anales 29: 377-398, Buenos Aires.
- Krapovickas, V., Mancuso, A.C., Marsicano, C.A., Domnanovich, N.S. y Schultz, C.L. 2013. Large tetrapod burrows from the Middle Triassic of Argentina: a behavioural adaptation to seasonal semiarid climate? *Lethaia* 46: 154-169.
- Lacerda, M.B., Schultz, C.L. y Bertoni-Machado, C. 2015. First ‘Rauisuchian’ archosaur (*Pseudosuchia*, Loricata) for the Middle Triassic *Santacruzodon* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence), Rio Grande do Sul State, Brazil. *PLoS ONE* 10: e0118563.
- Langer, M.C., Ribeiro, A.M., Schultz, C.L. y Ferigolo, J. 2007. The continental tetrapod bearing Triassic of south Brazil. *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science* 41: 201-218.
- Langer, M.C., Ezcurra, M.D., Bittencourt, J.S. y Novas, F.E. 2010. The origin and early evolution of dinosaurs. *Biological Reviews* 85: 55-110.
- Langer, M.C., Nesbitt, S.J., Bittencourt, J.S. e Irmis, R.B. 2013. Non-dinosaurian Dinosauriomorpha. En: Nesbitt, S.J., Desojo, J.B. e Irmis, R.B. (Eds.), *Anatomy, phylogeny and palaeobiology of early Archosaurs and their kin*. Geological Society of London, Special Publications 379: 157-186.
- Leardi, J.M. 2012. New paracrocodylomorph (Archosauria, Pseudosuchia) remains from the Chañares Formation (Middle Triassic) from La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 49: 49R.
- Lecuona, A. y Desojo, J.B. 2011. Hind limb osteology of *Gracilisuchus stipanicorum* (Archosauria: Pseudosuchia). *Earth and Environmental Science*

- Transactions of the Royal Society of Edinburgh 102: 105-128.
- Lecuona, A., Ezcurra, M.D. e Irmis, R.B. 2016. Revision of the early crocodylomorph *Trialestes romeri* (Archosauria, Suchia) from the lower upper Triassic Ischigualasto Formation of Argentina: one of the oldest-known crocodylomorphs. *Papers in Palaeontology* 2: 585-622.
- Lecuona, A., Desojo, J.B. y Pol, D. 2017. New information on the postcranial skeleton of *Gracilisuchus stipanicorum* (Archosauria: Suchia) and reappraisal of its phylogenetic position. *Zoological Journal of the Linnean Society* zlx011.
- Li, C., Wu, X.C., Rieppel, O., Wang, L.T. y Zhao, L.J. 2008. An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. *Nature* 456: 497-501.
- Liu, J. 2007. The taxonomy of the traversodontid cynodonts *Exaeretodon* and *Ischignathus*. *Revista Brasileira de Paleontologia* 10: 133-136.
- Liu, J. y Abdala, F. 2014. The taxonomy and phylogeny of Traversodontidae. En: Kammerer, C., Angielczyk, K. y Frobisch, J. (Eds.), *Early evolutionary history of the Synapsida. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series*, Springer: 255-279, Dordrecht.
- López-Arbarello, A., Rogers, R. y Puerta, P. 2006. Freshwater actinopterygians of the Los Rastros Formation (Triassic), Bermejo Basin, Argentina. *Fossil Record* 9: 238-258.
- Mancuso, A.C. 2003. Continental fish taphonomy: a case study in the Triassic of Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 16: 275-286.
- Mancuso, A.C., Caselli, A.T., Barredo, S. y Marsicano, C.A. 2004. Análisis de facies de la sección inferior de la Formación Ischichuca (Triásico Medio) en el Cerro Bola, provincia de La Rioja, Argentina. X Reunión Argentina de Sedimentología, Actas: 91, San Luis.
- Mancuso, A.C., Schutlz, C.L., Krapovickas, V., Domanovich, N., Leardi, J.M. y Gaetano, L. 2010. Post-Permian tetrapod record in the Ischigualasto-Villa Unión Basin (Talampaya and Tarjados Formations, northwestern Argentina). X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología, Resúmenes: 74, La Plata.
- Mancuso, A.C., Gaetano, L.C., Leardi, J.M., Abdala, F. y Arcucci, A.B. 2014. The Chañares Formation: a window to a Middle Triassic tetrapod community. *Lethaia* 47: 244-265.
- Marquillas, R.A., del Papa, C. y Sabino, I.F. 2005. Sedimentary aspects and paleoenvironmental evolution of a rift basin: Salta Group (Cretaceous-Paleogene), northwestern Argentina. *International Journal of Earth Sciences* 94: 94-113.
- Marsicano, C.A., Arcucci, A.B., Mancuso, A. y Caselli, A.T. 2004. Middle Triassic tetrapod footprints of southern South America. *Ameghiniana* 41: 171-184.
- Marsicano, C.A., Irmis, R.B., Mancuso, A.C., Mundile, R. y Chemale, F. 2016. The precise temporal calibration of dinosaur origins. *Proceedings of the National Academy of Science* 113: 509-513.
- Martinelli, A.G. y Rougier, G.W. 2007. On *Chalimiania musteloides* (Eucynodontia: Trithelodontidae) from the Late Triassic of Argentina, and a phylogeny of Ictidosauria. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 442-460.
- Martinelli, A.G., Kammerer, C.F., Melo, T.P., Paes Neto, V.D., Ribeiro, A.M., Da-Rosa, Á.A.S., Schultz, C.L. y Soares, M.B. 2017. The African cynodont *Aleodon* (Cynodontia, Probainognathia) in the Triassic of southern Brazil and its biostratigraphic significance. *PLoS ONE* 12(6): e0177948.
- Martínez, R.N. 2009. *Adeopapposaurus mognai*, gen. et sp. nov. (Dinosauria: Sauropodomorpha), with comments on adaptations of basal Sauropodomorpha. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 142-164.
- Martínez, R.N. y Alcober, O.A. 2009. A basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from the Ischigualasto Formation (Triassic, Carnian) and the early evolution of Sauropodomorpha. *PLoS ONE* 4(2): e4397.
- Martínez, R.N. y Apaldetti, C. 2017. A Late Norian-Rhaetian coelophysid neotheropod (Dinosauria, Saurischia) from the Quebrada del Barro Formation, Northwestern Argentina. *Ameghiniana* 54(5): 488-505.
- Martínez, R.N. y Forster, C.A. 1996. The skull of *Probellesodon sanjuanensis*, sp. nov., from the Late Triassic Ischigualasto Formation of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 285-291.
- Martínez, R.N., May, C.L. y Forster, C.A. 1996. A new carnivorous cynodont from the Ischigualasto formation (Late Triassic, Argentina), with comments on eucynodont phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 271-284.
- Martínez, R.N., Sereno, P.C., Alcober, O.A., Colombi, C.A., Renne, P.R., Montañez, I.P. y Currie, B.S. 2011. A basal dinosaur from the dawn of the dinosaur era in southwestern Pangaea. *Science* 331: 206-210.
- Martínez, R.N., Apaldetti, C., Alcober, O.A., Colombi, C.E., Sereno, P.C., Fernández, E., Santi Malnis, P., Correa, G.A. y Abelin, D. 2013a. Vertebrate succession in the Ischigualasto Formation. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *Memoir* 12: 10-30.
- Martínez, R.N., Apaldetti, C., Colombi, C.E., Praderio, A., Fernández, E., Malnis, P.S., Correa, G. A., Abelin, D. y Alcober, O. 2013b. A new sphenodontian (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Late Triassic of Argentina and the early origin of the herbivore opisthodontians. *Proceedings of the Royal Society B* 280: 20132057.
- Martínez, R.N., Fernández, E. y Alcober, O.A. 2013c. A new non-mammaliaform eucynodont from the Carnian-Norian Ischigualasto Formation, Northwestern Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia* 16: 61.
- Martínez, R.N., Apaldetti, C., Correa, G.A., Colombi, C.E., Fernández, E., Santi Malnis, P., Praderio, A., Abelin, D., Benegas L.G., Aguilar-Cameo, A. y Alcober, O.A. 2015. A new Late Triassic vertebrate assemblage from northwestern Argentina. *Ameghiniana* 52: 379-390.

- Martínez, R.N., Apaldetti, C., Correa, G.A. y Abelin, D. 2016. A Norian lagerpetid dinosauriform from the Quebrada Del Barro Formation, Northwestern Argentina. *Ameghiniana* 53: 1-13.
- McPhee, B., Yates, A., Choiniere, J. y Abdala F. 2014. The anatomy and phylogenetic relationships of *Antetonitrus ingenipes* (Sauropodiformes, Dinosauria): implications for the origins of sauropoda. *Zoological Journal of the Linnean Society* 171: 151-205.
- Melchor, R.N. y de Valais, S. 2006. A review of Triassic tetrapod track assemblages from Argentina. *Palaeontology* 49: 355-379.
- Milana, J.P. y Alcober, O.A. 1994. Modelo tectosedimentario de la cuenca Triásica de Ischigualasto (San Juan, Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 49: 217-235.
- Moreno, J.A. 1970. Estratigrafía y paleogeografía del Cretácico Superior en la cuenca del noroeste argentino, con especial mención de los Subgrupos Balbuena y Santa Bárbara. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 24: 9-44.
- Narváez, P.L. y Sabino, I.F. 2008. Palynology of the Las Curtiembres Formation (Late Cretaceous, Salta Group, Basin), Las Conchas Creek area, northwestern Argentina. *Ameghiniana* 45: 473-482.
- Nesbitt, S.J. 2011. The early evolution of Archosauria: relationships and the origin of major clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 352: 1-292.
- Nesbitt, S. y Desojo, J.B. 2017. The osteology and phylogenetic position of *Luperosuchus fractus* (Archosauria: Loricata) from the latest Middle Triassic or earliest Late Triassic of Argentina. *Ameghiniana* 54: 261-282.
- Nesbitt, S.J., Irmis, R.B., Parker, W.G., Smith, N.D., Turner, A.H. y Rowe, T. 2009. Hindlimb osteology and distribution of basal dinosauriforms from the Late Triassic of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 498-516.
- Nesbitt, S.J., Sidor, C.A., Irmis, R.B., Angielczyk, K.D., Smith, R.M.H. y Tsuji, L.A. 2010. Ecologically distinct dinosaurian sister-group shows early diversification of Ornithodira. *Nature* 464: 95-98.
- Novas, F.E. 1994. New information on the systematics and postcranial skeleton of *Herrerasaurus ischigualastensis* (Theropoda: Herrerasauridae) from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 400-423.
- Novas, F.E. y Agnolin, F.L. 2004. *Unquillosaurus ceibali* Powell, a giant maniraptoran (Dinosauria, Theropoda) from the Late Cretaceous of Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 6: 61-66.
- Novas, F.E., Agnolin, F.L. y Scanferla, C.A. 2010. New enantiornithine bird (Aves, Ornithothoraces) from the Late Cretaceous of NW Argentina. *Comptes Rendus Palevol* 9: 499-503.
- Pol, D. y Powell, J.E. 2007. New information on *Lessem-saurus sauropoides* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Upper Triassic of Argentina. En: Barrett, P.M. y Batten, D.J. (Eds.), *Evolution and palaeobiology of early Sauropodomorph dinosaurs*. *Special Papers in Palaeontology* 77: 223-243.
- Powell, J.E. 1979. Sobre una asociación de dinosaurios y otras evidencias de vertebrados del Cretácico superior de la región de La Candelaria, Provincia de Salta, Argentina. *Ameghiniana* 16: 191-204.
- Powell, J.E. 2003. Revision of South American titanosaurid dinosaurs: palaeobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects. *Records of the Queen Victoria Museum* 111: 1-173.
- Rogers, R.R., Arcucci, A.B., Abdala, F., Sereno, P.C., Forster, C.A. y May, C.L. 2001. Paleoenvironment and taphonomy of the Chañares Formation tetrapod assemblage (Middle Triassic), northwestern Argentina: spectacular preservation in volcanogenic concretions. *Palaios* 16: 461-481.
- Romer, A.S. 1972. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XIV. *Lewisuchus admixtus* a further thecodont from the Chañares bed. *Breviora* 390: 1-13.
- Rougier, G.W., de la Fuente, M.S. y Arcucci, A.B. 1995. Late Triassic turtles from South America. *Science* 268: 855-858.
- Sabino, I.F. 2002. Geología del Subgrupo Pirgua (Cretácico) del noroeste argentino. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Salta (inérita), 260 pp, Salta.
- Salfity, J.A. y Marquillas, R.A. 1994. Tectonic and sedimentary evolution of the Cretaceous-Eocene Salta Group basin, Argentina. En: Salfity, J. (Ed.), *Cretaceous tectonics of the Andes*. *Earth Evolution Sciences, Monograph Series*, Vieweg & Son, Braunschweig/Wiesbaden, Germany: 266-315.
- Sánchez, M.C. y Marquillas, R.A. 2010. Facies y ambientes del Grupo Salta (Cretácico-Paleógeno) en Tumbaya, Quebrada de Humahuaca, provincia de Jujuy. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 67: 383-391.
- Scanferla, A., Agnolin, F., Novas, F.E., de la Fuente, M.S., Bellosi, E., Báez, A.M. y Cione, A. 2011. A vertebrate assemblage of Las Curtiembres Formation (Upper Cretaceous) of northwestern Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 13: 195-204.
- Sereno, P.C. y Arcucci, A.B. 1994a. Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Lagerpeton chanarensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 385-399.
- Sereno, P.C. y Arcucci, A.B. 1994b. Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Marasuchus Lilloensis*, gen. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 53-73.
- Sereno, P.C. y Novas, F.E. 1992. The complete skull and skeleton of an early dinosaur. *Science* 258: 1137-1140.
- Sereno, P.C. y Novas, F.E. 1994. The skull and neck of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 451-476.
- Sereno, P.C., Martínez, R.N. y Alcober, O.A. 2013. Osteology of *Eoraptor lunensis* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology, Memoir* 12: 83-179.
- Sertich, J.J.W. y O'Connor, P.M. 2014. A new crocodyliform from the middle Cretaceous Galula Formation, southwestern Tanzania. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34: 576-596.
- Smith, R.M.H. y Botha-Brink, J. 2014. Anatomy of a mass extinction: Sedimentological and taphonomic

- evidence for drought-induced die-offs at the Permian-Triassic boundary in the main Karoo Basin, South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 396: 99-118.
- Smith, R.M.H. y Kitching, J.W. 1997. Sedimentology and vertebrate taphonomy of the *Tritylodon* Acme Zone: a reworked paleosol in the Early Jurassic Elliot Formation, Karoo Supergroup, South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 131: 29-50.
- Sterli, J., de la Fuente, M.S. y Rougier, G.W. 2007. Anatomy and relationships of *Palaeochersis talampayensis*, a Late Triassic turtle from Argentina. *Palaeontographica Abteilung A* 281: 1-61.
- Trotteyn, M.J. y Ezcurra, M.D. 2014. Osteology of *Pseudochampsia ischigualastensis* gen. et comb. nov. (Archosauriformes: Proterochampsidae) from the Early Late Triassic Ischigualasto Formation of Northwestern Argentina. *PLoS ONE* 9(11): e111388.
- Trotteyn, M.J., Martínez, R.N. y Alcober, O.A. 2012. A new proterochampsid *Chanaresuchus ischigualastensis* (Diapsida, Archosauriformes) in the early Late Triassic Ischigualasto Formation, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32: 485-489.
- Turner, J.C.M. 1960. Estratigrafía de la Sierra de Santa Victoria, provincias de Salta y Jujuy. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias* 41: 163-196.
- Valencio, D.A., Giudice, A., Mendía, J.E. y Oliver, G.J. 1976. Paleomagnetismo y edades K/Ar del Subgrupo Pirgua, provincia de Salta, República Argentina. VI Congreso Geológico Argentino, Actas 1: 527-542, Bahía Blanca.
- Walker, A.D. 1981. New subclass of birds from the Cretaceous of South America. *Nature* 292: 51-53.
- Walker, C.A. y Dyke, G.J. 2009. Euenantiornithine birds from the Late Cretaceous of El Brete (Argentina). *Irish Journal of Earth Sciences* 27: 15-62.
- Walker, C.A., Buffetaut, E. y Dyke, G.J. 2007. Large euenantiornithine birds from the Cretaceous of southern France, North America and Argentina. *Geological Magazine* 144: 977-986.
- Warren, A. y Marsicano, C. 2000. A phylogeny of the Brachyopoidea (Temnospondyli, Stereospondyli). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 462-483.
- Yates, A.M. y Kitching, J.W. 2003. The earliest known sauropod dinosaur and the first steps towards sauropod locomotion. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 1753-1758.