

Original article

Zapalасaurus bonapartei, un nuevo dinosaurio saurópodo de La Formación La Amarga (Cretácico Inferior), noroeste de Patagonia, Provincia de Neuquén, Argentina

Zapalасaurus bonapartei, a new sauropod dinosaur from La Amarga Formation (Lower Cretaceous), northwestern Patagonia, Neuquén Province, Argentina

Leonardo Salgado ^{a,*}, Ismar de Souza Carvalho ^b, Alberto C. Garrido ^c

^a CONICET-museo de geología y paleontología de la universidad nacional del Comahue, Buenos Aires 1400, 8300 Neuquén, Argentina

^b Universidade federal do Rio de Janeiro, departamento de geologia,

CCMN/IGEO, RJ 21.949-900, cidade universitária-Ilha do Fundão, Rio de Janeiro, Brasil

^c Museo municipal “Carmen Funes”, 8318 plaza Huincul, Neuquén, Argentina

Reçu le 25 août 2004 ; accepté le 9 juin 2005

Disponible sur internet le 22 juin 2006

Resumen

Un esqueleto incompleto proveniente de Puesto Morales (Provincia de Neuquén, Argentina) es descrito como una nueva especie de saurópodo, *Zapalасaurus bonapartei*. La unidad que brindó el holotipo de este dinosaurio es el Miembro Piedra Parada de la Formación La Amarga, cuya edad es considerada como Barremiano-Aptiano inferior. Distintos caracteres son interpretados como autapomorfias de *Zapalасaurus bonapartei*: vértebras cervicales con una lámina uniendo la prezigapófisis y la porción zigapofisial de la lámina postzigodiapofisial, vértebras cervicales con la porción diapofisial de la lámina postzigodiapofisial reducida, vértebras cervicales con láminas espinoprezigapofisiales pobremente desarrolladas, vértebras caudales medias y posteriores con espinas neurales anteroposteriormente elongadas, cuyas esquinas anterodorsales son más altas que las posterodorsales, y largo del centro caudal que se duplica en las 20 primeras vértebras. *Zapalасaurus bonapartei* es considerado como el grupo hermano de los demás diplodocoideos (excluyendo a *Haplocanthosaurus*). Los diplodocoideos fueron abundantes en el Cretácico Temprano, extinguiéndose hacia el Cretácico Tardío temprano. El registro de *Zapalасaurus bonapartei* demuestra que, al menos en la Cuenca Neuquina, los diplodocoideos basales fueron más diversos de lo sospechado.

© 2006 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Abstract

An incomplete skeleton from Puesto Morales (Neuquén Province, Argentina) is described as a new species of sauropod, *Zapalасaurus bonapartei*. The unit that yielded the holotype of this dinosaur is the Piedra Parada Member of the La Amarga Formation, whose age is regarded as Barremian-lower Aptian. Several characters are interpreted as autapomorphies of *Zapalасaurus bonapartei*: cervical vertebrae with a lamina uniting the prezygapophysis and the zygapophyseal portion of the postzygodiapophyseal lamina, cervical vertebrae with the diapophyseal portion of the postzygodiapophyseal lamina reduced, cervical vertebrae with poorly developed spinoprezygapophyseal laminae, mid and posterior caudal vertebrae with anteroposteriorly elongated neural spines, whose anterodorsal corners are higher than their posterodorsal ones, and caudal centrum length doubles over first 20 vertebrae. *Zapalасaurus bonapartei* is considered as the sister group of the other diplodocoids (excluding *Haplocanthosaurus*). Diplodocoids were abundant in the Early Cretaceous, becoming extinct by the early Late Cretaceous. The record of *Zapalасaurus bonapartei* shows that, at least in the Neuquina Basin, basal diplodocoids were more diverse than previously thought.

© 2006 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

* Autor correspondiente.

Adresse e-mail : lsalgado@uncoma.edu.ar (L. Salgado).

Palabras clave : Sauropoda ; Diplodocoidea ; Cretácico Inferior ; Formación La Amarga ; Miembro Piedra Parada ; Provincia de Neuquén ; Argentina

Keywords: Sauropoda; Diplodocoidea; Lower Cretaceous; La Amarga Formation; Piedra Parada Member; Neuquén Province; Argentina

1. Introducción

El registro de dinosaurios saurópodos de la Cuenca Neuquina (Noroeste de Patagonia, Argentina) se compone mayoritariamente de restos de titanosaurios, casi todos los cuales proceden del Cretácico Superior (Powell, 2003; Salgado, 2003). Los restos más recientes de saurópodos pertenecientes a otros grupos provienen de la parte baja del Cretácico Superior (sector inferior de la Formación Huincul, en la Provincia del Neuquén), lo que demuestra que la existencia única de los titanosaurios entre los saurópodos es una situación posterior al Cenomaniano (Salgado y Coria, 2005).

En los últimos años se han efectuado algunos importantes hallazgos que han permitido incrementar sensiblemente nuestro conocimiento sobre las faunas de dinosaurios del Cretácico Inferior, y mejorar así nuestra comprensión acerca de la evolución de los saurópodos durante ese lapso (Bonaparte, 1999; Salgado et al., 2004).

Hasta el presente, los restos de saurópodos hallados en la cuenca Neuquina correspondientes al intervalo Barremiano-Albiano pertenecen a diplodocoideos (Salgado y Bonaparte, 1991; Bonaparte, 1999; Salgado et al., 2004) y, en menor medida, a titanosaurios (Leanza et al., 2004).

En este trabajo presentamos un nuevo saurópodo proveniente del Cretácico Inferior de la Provincia del Neuquén. Los restos que constituyen su holotipo fueron extraídos durante los años 1995 y 1996 por una comisión conjunta del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, de Buenos Aires, y el Museo “Prof. Dr. Juan A. Olsacher”, de Zapala, Neuquén, bajo la dirección de José F. Bonaparte. Materiales adicionales del mismo espécimen fueron rescatados en Abril de 2004, en una campaña el Museo de Geología y Paleontología de la Universidad Nacional del Comahue y el museo zapalino.

Abreviaturas institucionales: Pv-MOZ, colección de paleontología de vertebrados del Museo “Prof. Dr. Juan A. Olsacher”, Zapala, Neuquén, Argentina.

2. Geología del área

El área de procedencia de los materiales fósiles aquí estudiados se encuentra ubicada en proximidades del borde suroccidental de la Cuenca Neuquina, sobre la ribera norte del arroyo China Muerta (Fig. 1). Este sector exhibe potentes afloramientos del Cretácico Inferior, analizados con detalle sólo recientemente por Leanza y Hugo (1995, 1997) y Leanza (2002). Esta secuencia, adjudicada a depósitos de cuenca marginal, se encuentra integrada por sedimentitas continentales fluviales y lacustres; siendo correlacionadas con los depósitos marinos y litorales del Grupo Bajada del Agrio (Leanza y Hugo, 1999; Leanza, 2002) aflorantes en los sectores depocentrales de la cuenca (Fig. 2).

De acuerdo con las características sedimentológicas y relaciones litoestratigráficas de los niveles portadores del holotipo de *Zapalosaurius bonapartei* nov. gen. y sp. se adjudica los mismos a la Formación La Amarga, bajo cuya denominación se agrupa a un grueso paquete de sedimentitas continentales de edad cretácica inferior, comprendidas entre las discordancias Miránica Inicial y Miránica Intermedia (Leanza y Hugo, 1995, 1997) (Fig. 2).

Las primeras descripciones de estos depósitos fueron llevadas a cabo por Roll (1939), quien los ubicó por encima de la discordancia Intersenoniana, refiriéndolos de esta forma a los “Estratos con Dinosaurios” del Cretácico Superior. Este esquema es seguido posteriormente por Herrero Ducloux (1946) quien los incluye además junto a un conjunto de unidades bajo la denominación de “Grupos del Río Limay”.

El modelo por el cual se establece que estas unidades se depositaron con anterioridad a la discordancia Intersenoniana surge de los estudios realizados por Pozzo (1953). Igualmente conclusiones son obtenidas por Parker (1964), quien con el término de “Grupo de la Amarga” ubica a estos depósitos entre el Barremiano medio-superior y el Aptiano, homologándolos con los depósitos de la Formación Huitrín, en el norte y centro de la cuenca.

La denominación formal de Formación La Amarga fue introducida por Musacchio (1970), estableciendo su localidad tipo en inmediaciones del arroyo epónimo, sobre la vertiente nororiental del Cerro China Muerta. Sobre la base de la presencia de microfósiles, Musacchio (1970, 1971a, 1971b) estableció para la sección basal de esta unidad una edad barremiana. Trabajos posteriores asignan esta unidad al Barremiano – Aptiano (Marchese, 1971), y, por su correlación con la parte alta de la Formación Agrio, al Hauteriviano – Barremiano (Uliana et al., 1975; Dellapé et al., 1978).

En una reciente y completa revisión de la Formación La Amarga, Leanza y Hugo (1995, 1997) reconocen tres miembros, Puesto Antiguo, Bañados de Caichigüe y Piedra Parada, alcanzando en conjunto un espesor aproximado de 160 m. Sobre la base de sus relaciones estratigráficas, estos autores asignaron a estas unidades una edad comprendida entre el Hauteriviano tardío y el Barremiano (Leanza y Hugo, 1995, 1997; Leanza, 1999), quedando finalmente adjudicadas al lapso Barremiano – Aptiano temprano (Leanza, 2002; Leanza et al., 2004).

El Miembro Puesto Antiguo constituye los depósitos basales de esta unidad, encontrándose representado por aproximadamente 30 a 40 m de areniscas medianas a gruesas y fangolitas originadas en un ambiente fluvial de alta energía. De estos niveles se han recolectado numerosos vertebrados fósiles, entre los que se encuentran restos de dinosaurios (Salgado y Bonaparte, 1991; Bonaparte, 1996a, 1996b), cocodrilos (Chiappe, 1988), pterosaurios (Montanelli, 1987), y pequeños mamíferos (Bonaparte, 1986).

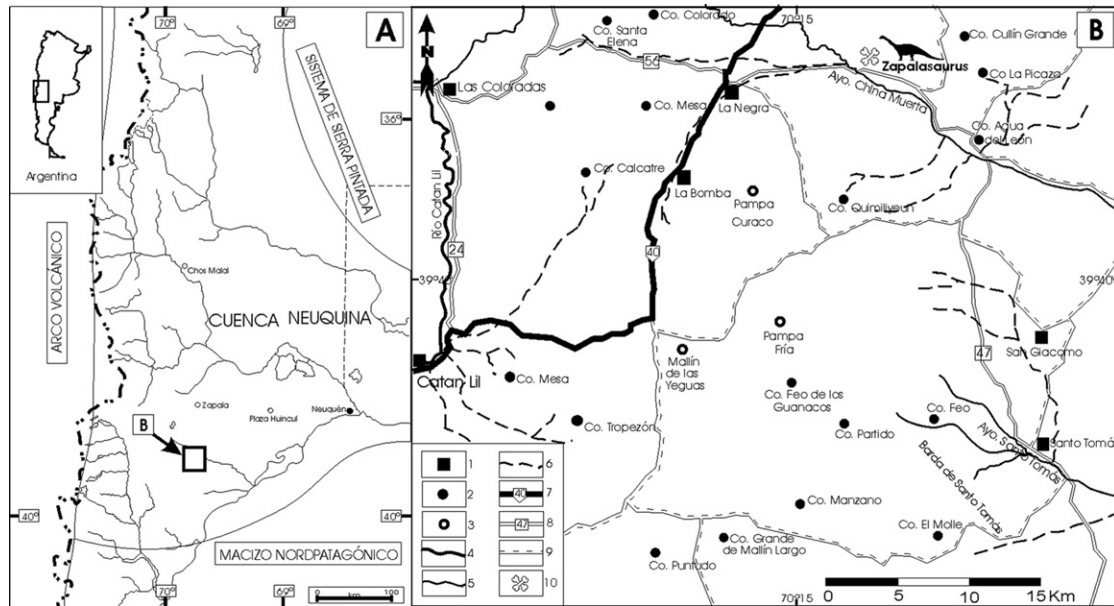


Fig. 1. Mapa de ubicación. **A:** Cuenca Neuquina, configuración y límites. **B:** Locación del sitio fosilífero. Referencias: 1 poblado, 2 cerro, 3 localidad geográfica, 4 río, 5 arroyo, 6 arroyo efimero, 7 ruta provincial, 8 ruta nacional, 9 camino secundario, 10 sitio fosilífero.
 Fig. 1. Location map. **A:** Neuquina basin, limits and configuration. **B:** Location of the fossiliferous site. References: 1 town, 2 hill, 3 geographic locality, 4 river, 5 watercourse, 6 ephemeral river, 7 provincial road, 8 national road, 9 secondary road, 10 fossiliferous site.

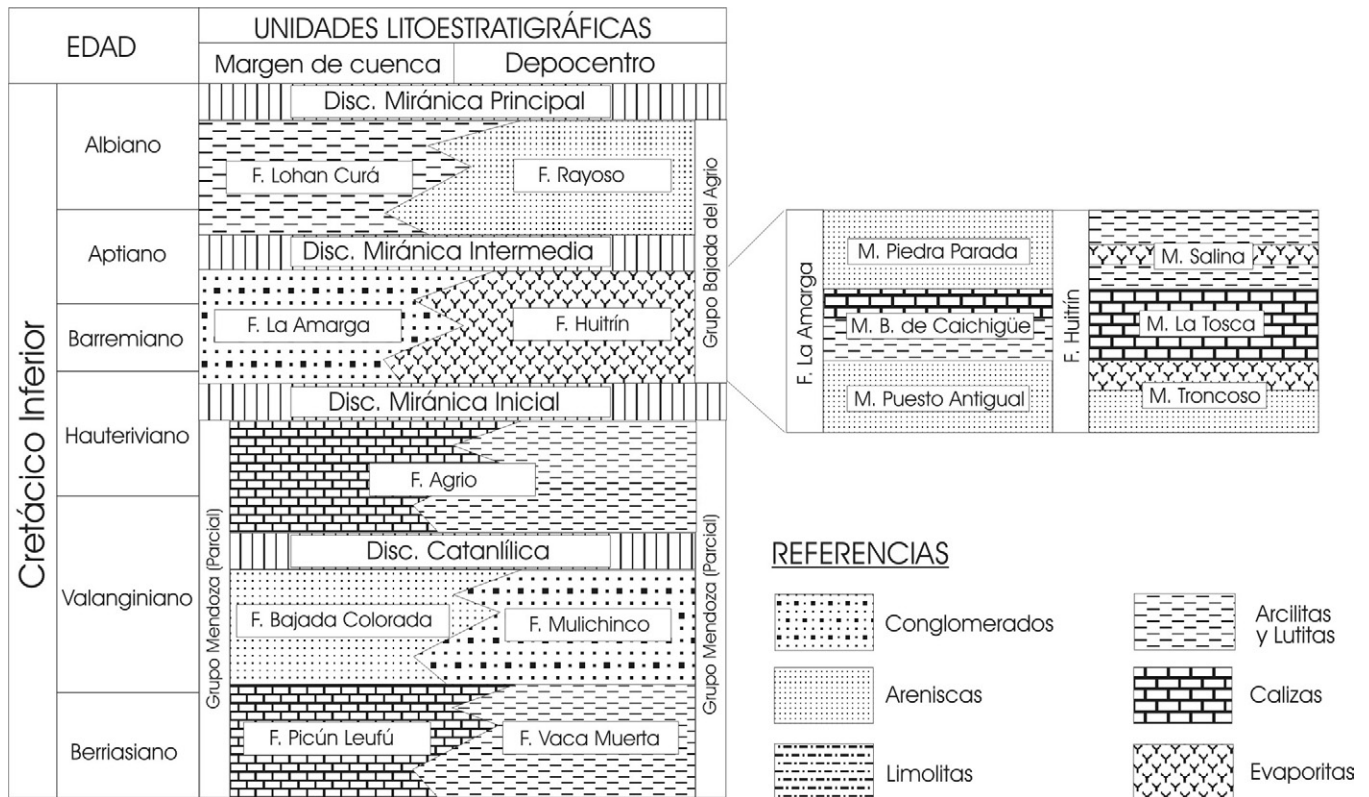


Fig. 2. Esquema litoestratigráfico y correlación de los depósitos del Cretácico Inferior de Cuenca Neuquina, de acuerdo a Leanza (2002).
 Fig. 2. Lithostratigraphic scheme and correlation of the Lower Cretaceous deposits of the Neuquina basin, after Leanza (2002).

El Miembro Bañados de Caichigüe suprayace al anterior, conformando una secuencia de aproximadamente 20 m de espesor compuesta por lutitas, limolitas calcáreas, calizas micri-

ticas y delgadas intercalaciones de areniscas originadas en un ambiente lacustre o lagunar. Estos depósitos contienen numerosos microfósiles representados por carófitas y ostrácodos no

marinos (Musacchio, 1970,1971a,1971b,1979,1981,1990), así como elementos microflorísticos asignados a araucariáceas y podocarpáceas (Volkheimer, 1978).

El Miembro Piedra Parada constituye la última unidad integrante de la Formación La Amarga. Sus depósitos conforman una monótona secuencia de origen fluvial compuesta por areniscas, conglomerados, fangolitas arenosas y limolitas. Con espesores

que fluctúan entre los 110 y 190 m, hasta el momento no se contaba con registros paleontológicos procedentes de estos niveles.

Conforme a este esquema litoestratigráfico, el holotipo de *Zapalasauros bonapartei* provendría de depósitos fangosos de llanura aluvial ubicados en los tramos superiores del Miembro Piedra Parada (Fig. 3), constituyendo el primer registro fósil para la citada unidad.

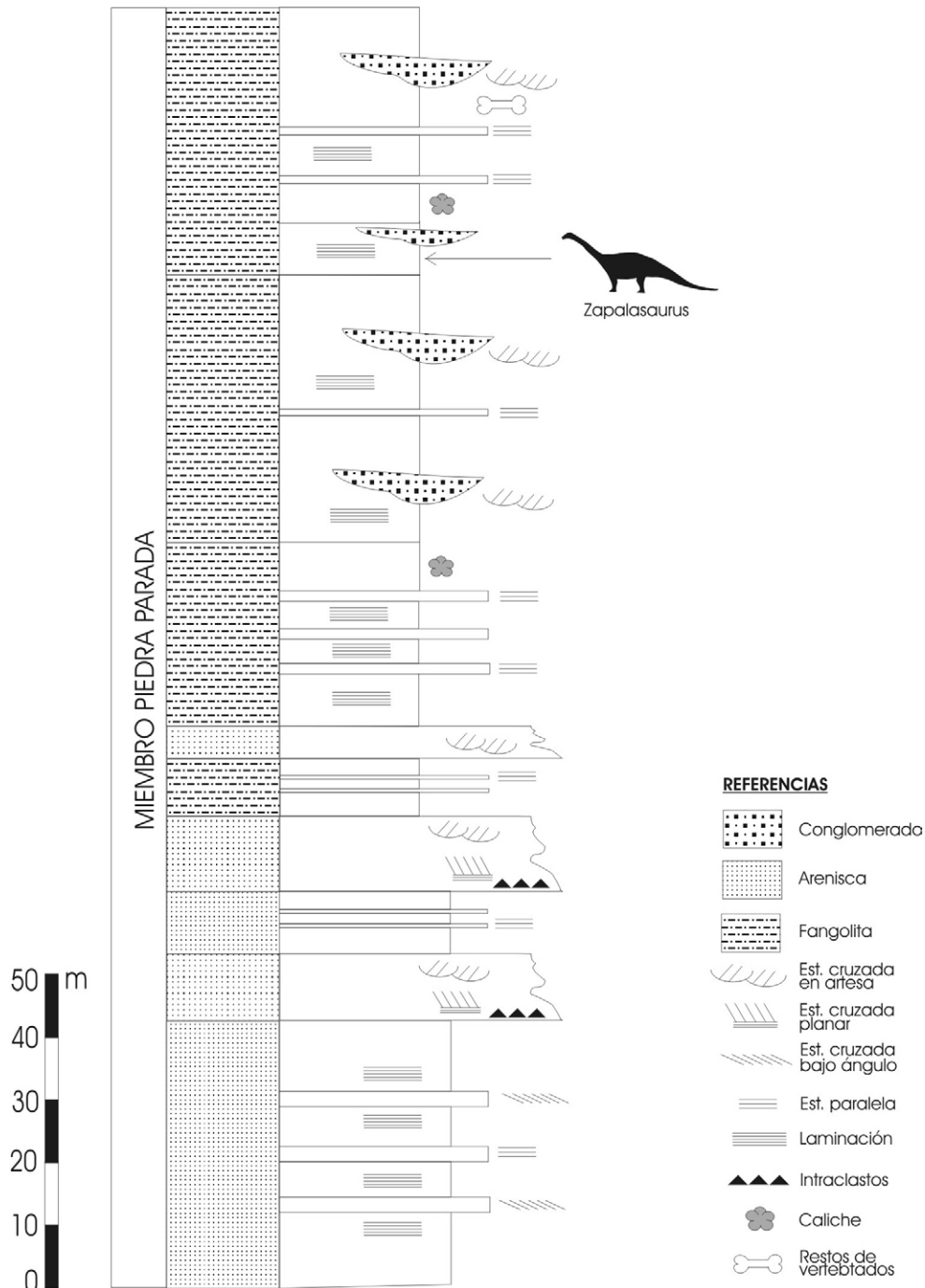


Fig. 3. Perfil litoestratigráfico del Miembro Piedra Parada (Formación La Amarga).
Fig. 3. Lithostratigraphic column of the Piedra Parada Member (La Amarga Formation).

3. Paleontología sistemática

SAURISCHIA Seeley, 1887
 SAUROPODOMORPHA Huene, 1932
 SAUROPODA Marsh, 1878
 DIPLODOCOIDEA Upchurch, 1995

Zapalasauros gen. nov.

Etimología: en referencia a Zapala, ciudad de la Provincia del Neuquén, Argentina, ubicada a unos 80 km al norte de la localidad del holotipo (Fig. 1).

Especie tipo: *Zapalasauros bonapartei* sp. nov.

Diagnosis: arcos neurales cervicales provistos de una lámina que une la prezigapófisis y el sector zigapofisial de la lámina postzigodiapofisial (podl), con la que forma una lámina continua; arcos neurales cervicales con la lámina postzigodiapofisial reducida en su sector diapofisial; arcos neurales cervicales con la lámina espinoprezigapofisial (sprl) pobremente desarrollada, que no alcanza el extremo de la espina neural; vértebras caudales medias y posteriores con la espina neural anteroposteriormente alargada, cuyo extremo anterior se ubica en un nivel más alto que el extremo posterior; vértebras caudales duplican su largo en las 20 primeras vértebras (convergente en diplodocinos).

Zapalasauros bonapartei sp. nov.

Figs. 4–8.

Etimología: en homenaje al Dr. J. Bonaparte, quien colectó el material holotípico, y en reconocimiento a su trayectoria profesional, y al importante trabajo realizado con vertebrados mesozoicos.

Holotipo: Pv-6127-MOZ: una vértebra cervical anterior a media, un fragmento de proceso transversal sacro, 17 vértebras caudales que posiblemente constituyen una serie continua, un isquion izquierdo, un pubis izquierdo, un fragmento de ilion, un fémur izquierdo incompleto y una tibia izquierda completa.

Horizonte y localidad: 39° 33' 19" LS; 70° 09' 11" LO. Puesto Morales, La Picaza, Centro-Sur de la Provincia del Neuquén. Miembro Piedra Parada de la Formación La Amarga (Barremiano superior – Aptiano inferior, Leanza y Hugo, 1997) (Figs. 1,2).

4. Descripción

4.1. Vértebra cervical (Fig. 4)

Únicamente se ha preservado una vértebra cervical anterior a media incompleta. La misma se encuentra mal preservada, deformada, sobre todo en su lado izquierdo. La vértebra parece haber sido tan larga como alta. El cuerpo vertebral es opistocélico, lo que puede saberse por su cara articular posterior, ligeramente cóncava. A partir del único sector preservado de la cara ventral del centro, puede advertirse que el mismo es transversalmente cóncavo. Existen dos fosas neumáticas profundas a cada lado del centro vertebral. Ambas fosas se encuentran separadas medialmente por un delgado tabique de hueso. Dor-

salmente, la fosa neumática se halla cerrada por una lámina de hueso que se expande ligeramente hacia afuera y hacia abajo. La fosa es doble, como en la mayoría de los eusaurópodos (Wilson, 2002, carácter 83), de modo que la lámina que la cierra dorsalmente se encuentra dividida en dos segmentos (láminas a y b, Fig. 4).

Sobre el arco neural se observan distintas láminas de hueso, como es característico en todos los eusaurópodos (Wilson, 2002, carácter 81). Desde la diapófisis parten las láminas centrodiafocifial anterior (acdl), la lámina centrodiafocifial posterior (pcdl), y la lámina prezigodiapofisial (prdl), siendo esta última notablemente robusta (Fig. 4C). Desde la prezigapófisis, se dirige hacia atrás una robusta lamina que llega hasta las inmediaciones de la postzigapófisis (que no se ha preservado). Una lámina similar puede verse en la quinta cervical de *Camarasaurus grandis* Marsh (Wilson y Sereno, 1998: Fig. 11A, B), y en las últimas cervicales de *Amargasaurus cazauí* Salgado y Bonaparte (observación personal). La homología de esta última lámina es difícil de establecer. En *Amargasaurus cazauí*, entre la octava y la undécima cervical, puede observarse el progresivo desarrollo hacia atrás de una lámina que se origina en el sector próximo a la prezigapófisis de la lámina prezigodiapofisial (prdl), y que alcanza la lámina postzigodiapofisial (podl). El sector de la lámina postzigodiapofisial que queda comprendido entre el punto de unión con la nueva lámina y la diapófisis (lo que llamaremos el sector diapofisial de la podl) se vuelve prácticamente vertical, formando un ángulo con el resto de la podl (el sector zigapofisial de la podl), en tanto que la nueva lámina y el sector zigapofisial de la podl forman una lámina continua. Esta observación efectuada sobre el holotipo de *Amargasaurus cazauí* permite identificar, en *Zapalasauros bonapartei*, una pequeña lamina de hueso vertical que se desarrolla a partir de la diapófisis, como el segmento diapofisial de la podl (Fig. 4C). Este segmento ha perdido importancia, a diferencia de lo que puede observarse en *Camarasaurus grandis* y *Amargasaurus cazauí*. Como en *Amargasaurus cazauí*, en *Zapalasauros bonapartei* la nueva lámina y el sector zigapofisial de la podl se encuentran alineados, formando una única lámina.

En *Zapalasauros bonapartei* existen dos láminas de hueso pobremente desarrolladas que son interpretadas como las láminas espinoprezigapofisiales (sprl), las cuales no alcanzan el extremo de la espina (Fig. 4A,C). En vista anterior, se observan ambas láminas centroprezigapofisiales (cpri) muy robustas y no divididas (Fig. 4A).

La espina neural de la vértebra cervical es baja y redondeada en su extremo. Existen dos robustas láminas espinopostzigapofisiales (spol) que encierran una profunda fosa por encima del canal neural (Fig. 4B), y dos láminas centropostzigapofisiales (cpol) (Fig. 4B).

4.2. Vértebras sacras

Se ha preservado un fragmento que es interpretado como el sector distal de una costilla sacra. El extremo articular es algo expandido y se observa una suave superficie convexa, que

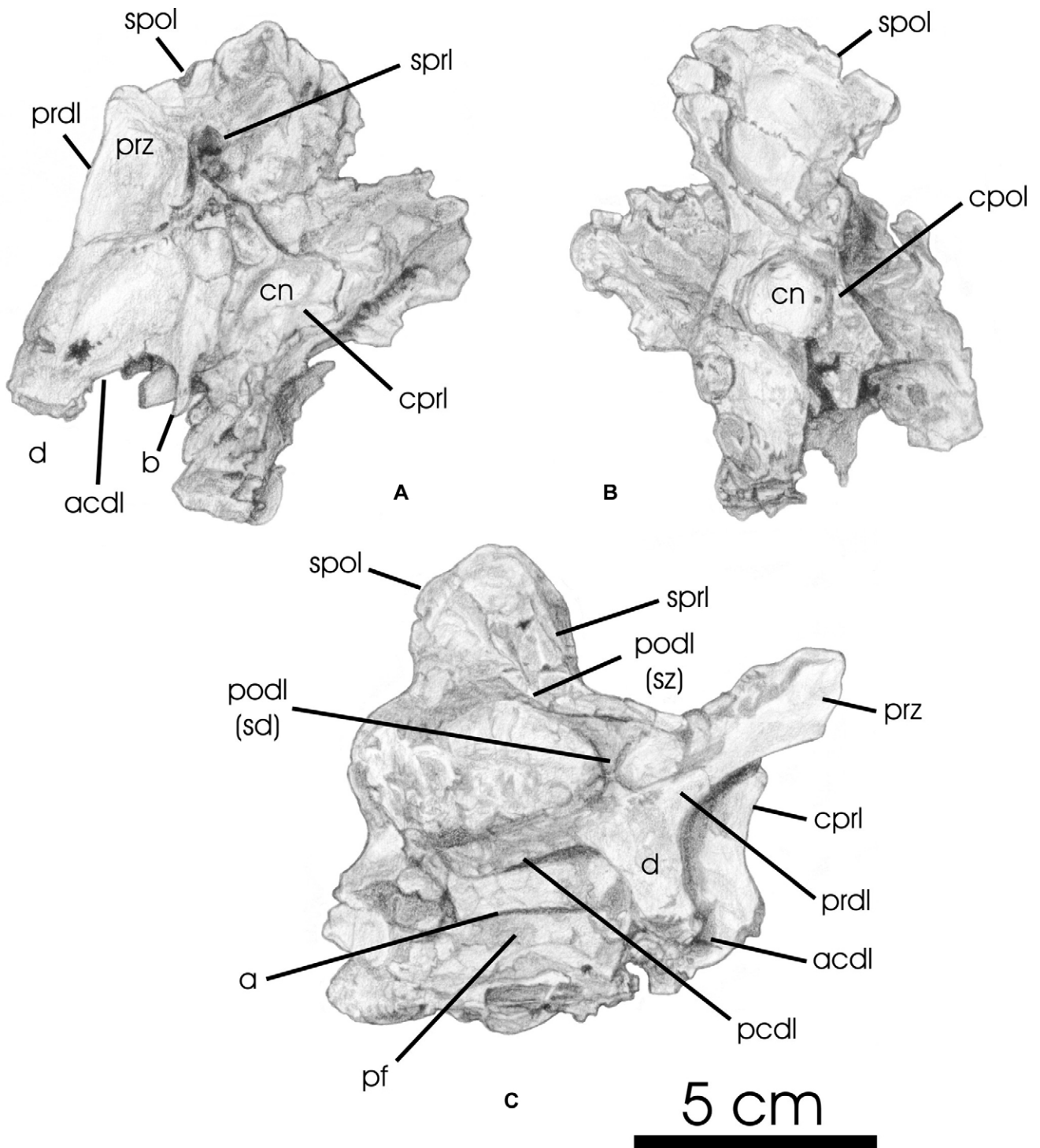


Fig. 4. *Zapalasaurus bonapartei* n. g. y sp. Pv-6127-MOZ Holotipo. Vértebra cervical en vista anterior (A), posterior (B), y lateral derecha (C). a: lámina posterior, acdl: lámina centrodiapofisial anterior, b: lámina anterior, cn: canal neural, cpol: lámina centropostzigapofisial, cpri: centroprezigapofisial, d: diapófisis, pcdl: lámina centrodiapofisial posterior, pf: fosa neumática, podl (sd): lámina postzigodiapofisial (sector diapofisial), podl (sz): lámina postzigodiapofisial (sector zigapofisial), prdl: lámina prezigodiapofisial, prz: prezigapófisis, spol: lámina espinopostzigapofisial, sprl: lámina espinoprezigapofisial.

Fig. 4. *Zapalasaurus bonapartei* n. g. and sp. Pv-6127-MOZ Holotype. Cervical vertebra in anterior (A), posterior (B) and right lateral (C) views. a: posterior lamina, acdl: anterior centrodiapophyseal lamina, b: anterior lamina, cn: neural canal, cpol: centropostzygapophyseal lamina, cpri: centroprezygapophyseal lamina, d: diapophysis, pcdl: posterior centrodiapophyseal lamina, pf: pneumatic fossa, podl (sd): postzygodiapophyseal lamina (diapophyseal sector), podl (sz): postzygodiapophyseal lamina (zygapophyseal sector), prdl: prezygodiapophyseal lamina, prz: prezygapophysis, spol: spinopostzygapophyseal lamina, sprl: spinoprezygapophyseal lamina.

contactaría al ilion. En líneas generales, la pieza coincide con la quinta costilla sacra de *Haplocanthosaurus* Hatcher (Hatcher, 1903: Fig. 16e).

4.3. Vértebras caudales (Fig. 5, Cuadro 1)

Se ha preservado una serie de 17 vértebras caudales (Fig. 5, Cuadro 1). Si bien las vértebras no se hallaban articuladas, las

mismas formaban posiblemente una serie continua (J. Cocca, comunicación personal, 2004). Si bien esto último no puede ser confirmado, es sugestivo que no se observen profundos saltos en la morfología de las vértebras. Por lo tanto, es muy probable que los elementos vertebrales recuperados correspondan al segmento constituido por las primeras 20 vértebras de la cola.

Todos los cuerpos caudales son ligeramente anficélicos. Su cara ventral, al menos en las vértebras en que la misma puede

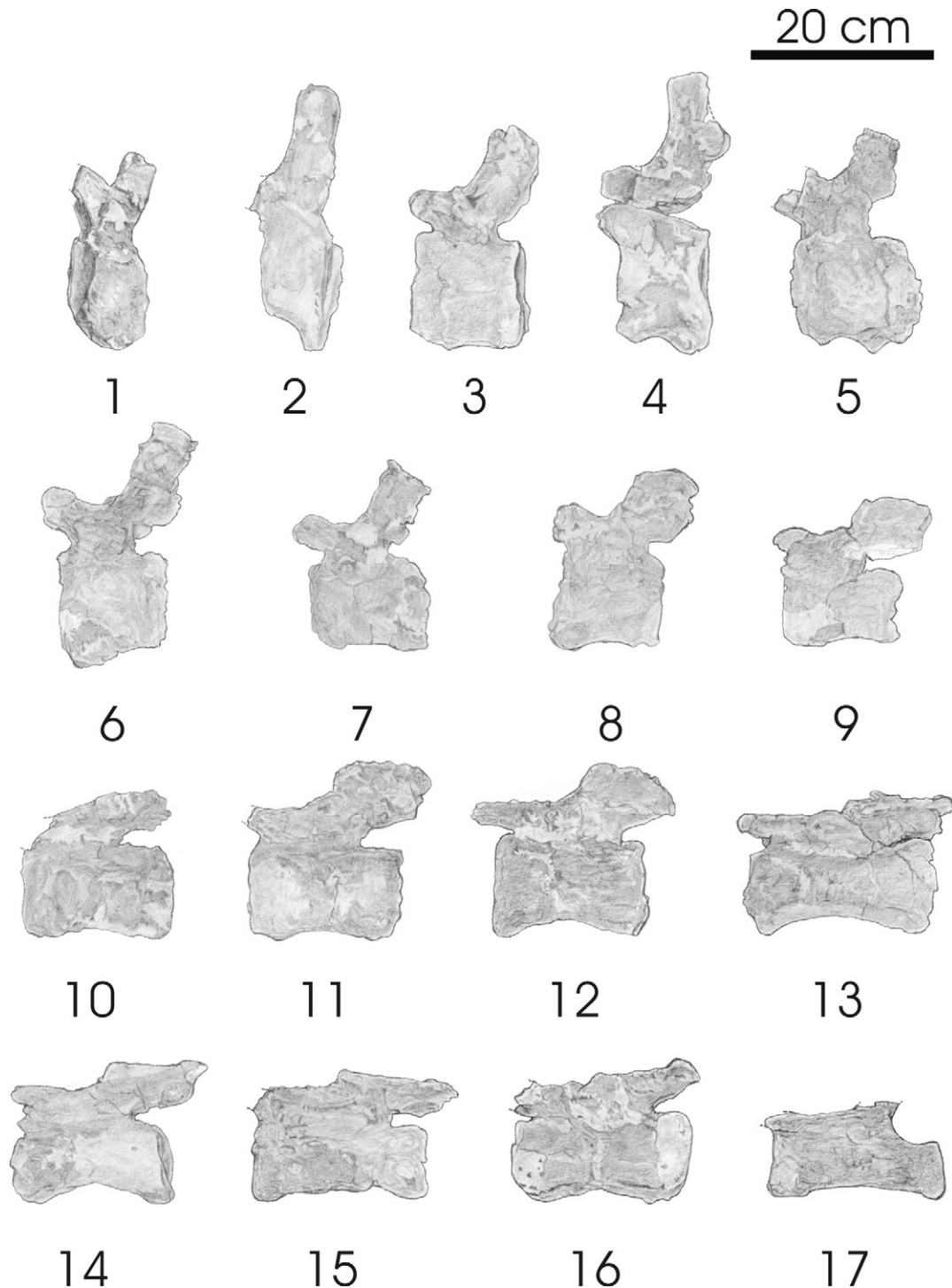


Fig. 5. *Zapalasaurus bonapartei* n. g. y sp. Pv-6127-MOZ Holotipo. Vértebras caudales en vista lateral izquierda (la primera está invertida).
Fig. 5. *Zapalasaurus bonapartei* n. g. and sp. Pv-6127-MOZ Holotipo. Caudal vertebrae in left lateral view (caudal I, reversed).

Cuadro 1
Medidas en cm de los centros vertebrales caudales de Pv-6127-MOZ, holotipo de *Zapalasauros bonapartei*

	Largo	Ancho	Alto
1	7	11	10.5
2	~6	~13	10
3	13	8	13
4	11	9	15
5	11	13.5	13
6	15	8	12
7	13	7	15
8	13.5	6.5	~14
9	15	6	10
10	17	11.5	10.5
11	~17	8	10.5
12	18	10	11
13	22	~8.5	9.5
14	~19	9	10
15	20.5	6.5	9
16	20.5	9	8.5
17	20.5	5.5	6.5

ser observada, es cóncava, sobre todo en los extremos del centro. En general, las caudales anteriores poseen un centro corto, aunque hacia la vértebra Nro. 15 de la serie han prácticamente duplicado su largo (ver Cuadro 1). Interpretamos esta característica como un rasgo autapomórfico de *Zapalasauros bonapartei*, convergentemente desarrollado en los diplodocinos (carácter 20, Wilson, 2002, carácter 120).

De las dos primeras caudales se ha preservado parte del proceso transversal derecho, el cual se habría proyectado hacia afuera y hacia arriba. Lamentablemente, no es posible saber si dichos procesos eran triangulares o aliformes. De todos modos, por lo que puede verse en la cuarta caudal, la porción del proceso transversal correspondiente al arco neural se encuentra muy bien desarrollada, y está dirigida hacia afuera y hacia arriba, como en los diplodocoideos más derivados.

Las prezigapófisis están proyectadas anterodorsalmente en las caudales más anteriores, aunque hacia la 11-12 las mismas ya se dirigen anteriormente.

En algunas de las primeras caudales se observa una estructura que puede ser interpretada como la base de la lámina espinopostzigapofisial (spol), la cual parece haber tenido una ubicación lateral. Lo anterior se concluye a partir de la presencia de un robustecimiento, claramente observable en la cuarta caudal.

Sin duda, las láminas espinoprezigapofisiales (sprl) no participan de la formación de una lámina lateral, como sucede en los diplodócidos, los dicraeosáuridos, y en *Amazonsaurus* Carvalho, Avilla y Salgado (Carvalho et al., 2003). Por el contrario, las sprl recorren en forma paralela los márgenes anteriores de la espina hasta alcanzar su extremo.

En la cuarta caudal (la mejor preservada de las caudales anteriores) se observa una robusta lámina prezigodiapofisial (prdl) y una muy incipiente lámina postzigodiapofisial (podl). Por encima de la diapófisis se presenta una profunda concavidad, como en *Amazonsaurus* y en otros diplodocoideos. Sin embargo, no hay indicios de la existencia de otras láminas diapofisiales.

Las espinas neurales parecen ser cortas con relación a otros diplodocoideos y, definitivamente, no son verticales como en los diplodocinos, sino que se inclinan hacia atrás. A partir de la tercera y hasta la octava caudal, el ángulo comprendido entre las prezigapófisis y la espina neural es de aproximadamente 90°. A partir de la caudal 8, ese ángulo se hace significativamente más abierto.

Hacia las caudales 10-11 la espina neural se hace más baja y se alarga anteroposteriormente. En este sector de la cola, la esquina anterodorsal de la espina se encuentra algo elevada con relación a la posterodorsal, lo que es interpretado también como una característica diagnóstica de la especie.

4.4. Isquion (Figs. 6A,7)

Se ha conservado un isquion izquierdo. Su porción proximal es laminar y el vástago delgado y de sección oval. El eje mayor de la sección del vástago está formando un ángulo de unos 50° con la expansión proximal. El pedicelo iliaco no se ha conser-

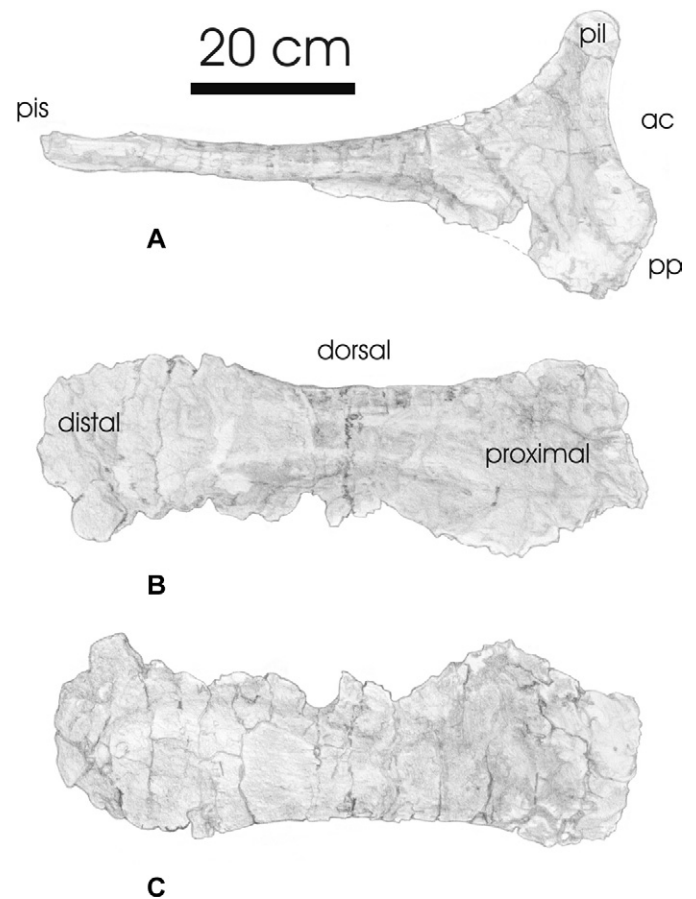


Fig. 6. *Zapalasauros bonapartei* n. g. y sp. Pv-6127-MOZ Holotipo. Isquion izquierdo en vista externa (invertido) (A), pubis izquierdo en vista externa (B) y medial (C). ac: acetábulo, pil: proceso para el ilion, pis: proceso isquiático, pp: proceso para el pubis.

Fig. 6. *Zapalasauros bonapartei* n. g. and sp. Pv-6127-MOZ Holotype. Left ischium in external view (reversed) (A), left pubis in external (B) and medial (C) views. ac: acetabulum, pil: iliac process, pis: ischiatic process, pp: pubic process.

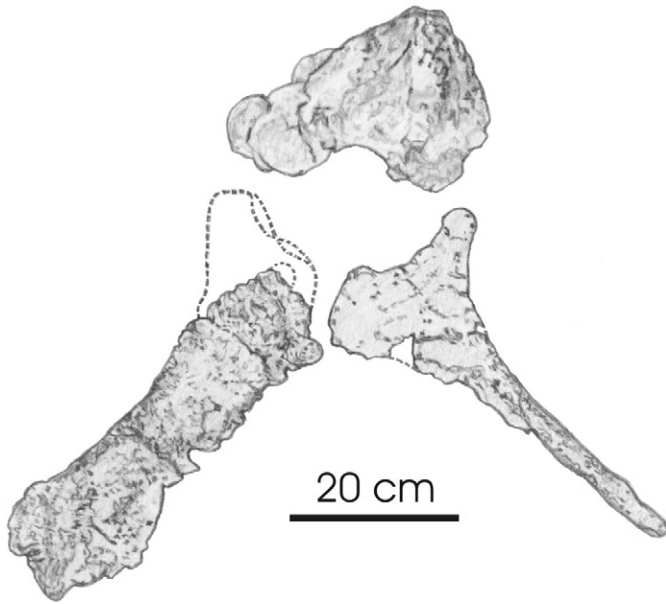


Fig. 7. *Zapalasaurus bonapartei* n. g. y sp. Pv-6127-MOZ Holotipo. Reconstrucción de la cadera.

Fig. 7. *Zapalasaurus bonapartei* n. g. and sp. Pv-6127-MOZ Holotype. Reconstruction of the pelvic girdle.

vado completo. La lámina, aunque incompleta, es poco profunda. En líneas generales, el isquion recuerda al de *Limaysaurus* Salgado, Garrido, Cocca y Cocca (Calvo y Salgado, 1995: Fig. 14; Salgado et al., 2004), aunque en este último género el vástago es algo más aplanado (Calvo y Salgado, 1995: Fig. 14B).

4.5. Pubis (Figs. 6B,C,7)

Se ha preservado un pubis izquierdo incompleto. Contrariamente a lo que ocurre en otros diplodocoideos hallados en niveles superiores y asignados a *Limaysaurus* sp. por Salgado et al. (2004), el cuerpo del pubis es laminar. La lámina media abarca una buena parte de la longitud del sector preservado del pubis. En *Limaysaurus*, la reducción de la porción laminar del pubis posiblemente significó una disminución o al menos una modificación del área de inserción del músculo *puboischiofemoralis externus* (Borsuk-Bialynicka, 1977; Carrano y Hutchinson, 2002). En *Zapalasaurus*, en principio, dicho músculo habría tenido un desarrollo y distribución normales.

4.6. Ilium (Fig. 7)

Se ha recolectado un fragmento de ilion izquierdo, correspondiente al sector del acetábulo. Lo escaso del material no permite observar ningún rasgo de interés.

4.7. Fémur (Fig. 8A,B)

Se han conservado dos fragmentos de un fémur izquierdo. La porción distal es la mejor preservada. Se observa el cóndilo tibial y el fibular, este último muy pobremente preservado. El ancho transversal de la pieza a la altura de los cóndilos distales

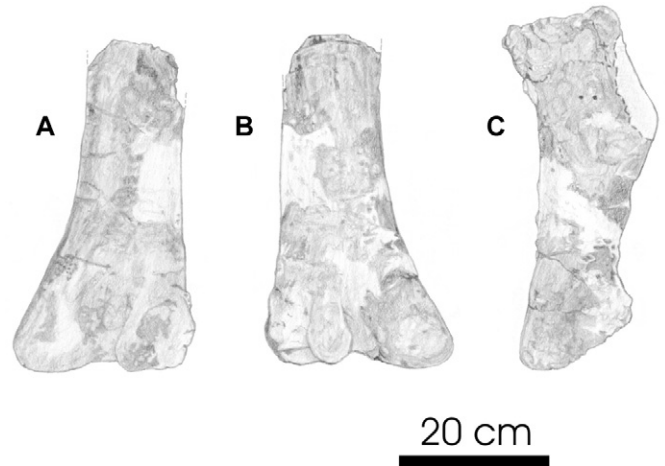


Fig. 8. *Zapalasaurus bonapartei* n. g. y sp. Pv-6127-MOZ Holotipo. Fémur izquierdo en vista anterior (A) y posterior (B). Tibia izquierda en vista medial (C).

Fig. 8. *Zapalasaurus bonapartei* n. g. and sp. Pv-6127-MOZ Holotype. Left femur in anterior (A), y posterior (B) views. Left tibia in medial view (C).

es de 30.5 cm, en tanto que en la parte de la diáfisis, de 16.5 cm.

4.8. Tibia (Fig. 8C)

Se ha preservado una tibia izquierda completa. Los extremos proximal y distal se encuentran igualmente expandidos en sentido anteroposterior. La cresta cnemial no se ha preservado completa, aunque aparentemente habría tenido una posición relativamente baja, a diferencia de lo que ocurre en *Limaysaurus tessonei* Calvo y Salgado (Calvo y Salgado, 1995: Fig. 15b). La articulación proximal posee un contorno oval (el ancho es menos de la mitad del largo), aunque no debe descartarse que esto sea el resultado de deformación.

5. Discusión

El conjunto de caracteres observados en el saurópodo de Puesto Morales permite reconocer a un nuevo género y especie de saurópodo: *Zapalasaurus bonapartei*. Comparado con otros taxones registrados en el área de La Picaza y La Amarga (centro-Sur de la Provincia del Neuquén), y provenientes de niveles estratigráficos del Cretácico Inferior, el saurópodo de Puesto Morales exhibe notables diferencias. De *Amargasaurus cazau* (Barremiano inferior, Puesto Antiguo, Formación La Amarga), el nuevo saurópodo se distingue por la escasa altura de las espinas neurales cervicales, y por la condición anfiplática de sus vértebras caudales anteriores (ligeramente procélicas en *Amargasaurus*). Por otra parte, *Zapalasaurus* carece de los siguientes caracteres diagnósticos de *Limaysaurus* (Aptiano, Miembro Puesto Quiroga de la Formación Lohan Cura): arcos neurales cervicales con lámina accesoria extendiéndose anterodorsalmente desde la lámina postzigodiapofisial, espinas neurales de las caudales anteriores con lámina lateral engrosada distalmente, terminando en un hueso robusto, parte media del pubis oval en sección transversal (Salgado et al., 2004).

En cambio, *Zapalasauros* exhibe una serie de caracteres que son interpretados como autapomórficos: arcos neurales cervicales con una lámina uniendo la prezigapófisis y el sector zigapofisial de la lámina postzigodiapofisial; arco neurales cervicales con la lámina postzigodiapofisial reducida en su sector diapofisial; aros neurales cervicales con la lámina espinoprezigapofisial pobremente desarrollada, que no alcanza el extremo de la espina neural; vértebras caudales medias y posteriores con la espina neural anteroposteriormente alargada, cuyo extremo anterior se ubica a un nivel más alto que el extremo posterior; vértebras caudales duplican su largo en las 20 primeras vértebras (convergente en diplodocinos).

Con el objeto de conocer las probables relaciones filogenéticas de *Zapalasauros bonapartei*, se ha efectuado un análisis de distintos diplodocoideos sobre la base de 37 caracteres (la mayoría de ellos tomados directamente o reformulados de Wilson, 2002), con *Camarasauromorpha* y *Jobaria* Sereno, Beck, Dutheil, Larsson, Lyon, Moussa, Sadleir, Sidor, Varricchio, Wilson y Wilson como sucesivos grupos externos (Apéndices 1 y 2) (*Camarasauromorpha* ha sido anotado usando *Camarasaurus* Cope, *Brachiosaurus* Riggs, y Titanosauria). Se empleó el programa Nona (Goloboff, 1999) y se obtuvo un único árbol de $L = 47$; $Ci = 0.78$; $Ri = 0.87$. Los valores de bootstrap y Bremer obtenidos (Fig. 9) muestran que, excepto Diplodocoidea (índice de bootstrap = 85) y Diplodocinae (*Barosaurus* Marsh + *Diplodocus* Marsh) (80), los demás grupos están pobremente soportados.

De acuerdo con nuestro análisis, los Diplodocoidea incluyen a *Haplocanthosaurus*, aunque sobre la relación de este género existen aún serias dudas (Upchurch et al., 2004). El análisis muestra a *Zapalasauros* como el grupo hermano de los diplo-

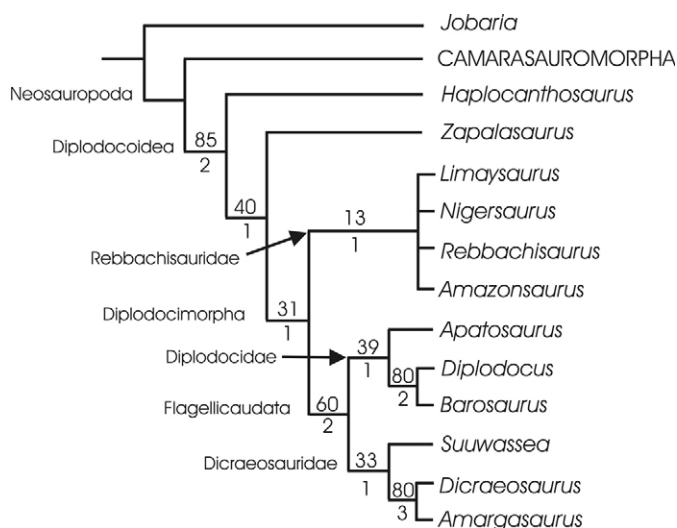


Fig. 9. Relaciones filogenéticas de *Zapalasauros bonapartei*. Cladograma en donde se muestra la optimización no ambigua de caracteres. Arriba se muestran los valores de bootstrap (número de réplicas obtenidas = 1000), mientras que abajo, se indican los valores de soporte Bremer. Para la optimización y figura se utilizó el programa Winclada (Nixon, 1999-2002).

Fig. 9. Phylogenetic relationships of *Zapalasauros bonapartei*. Cladogram showing unambiguous character optimization. Above, bootstrap values (obtained replica number = 1000), below, values of the Bremer support. Optimizations and figure using Winclada (Nixon, 1999-2002).

docoideos más derivados que *Haplocanthosaurus* (Fig. 9). Con ellos comparte el carácter vértebras caudales anteriores con componente dorsal del proceso transversal bien desarrollado (carácter 26). Los demás diplodocoideos, a su vez, comparten un carácter que no se halla presente en *Zapalasauros*: láminas espinoprezigapofisiales (sprl) en las vértebras caudales anteriores presente y extendida lateralmente (carácter 24). Los Flagellicaudata (Harris y Dodson, 2004) se hallan diagnosticados por: espinas neurales presacras bífidas (carácter 7), lámina centropostzigapofisial (cpol) dividida en las vértebras dorsales medias y posteriores (carácter 14), vértebras caudales anteriores procélicas (carácter 21), canal hemal cerrado (carácter 30), pubis con proceso para el ambiens prominente (carácter 32), extremos distales articulados de ambos isquiones formando un ángulo de 50° uno con el otro (carácter 34), espesor medial del extremo distal del isquion mayor que el espesor lateral (carácter 35), y proyección posterolateral del metatarso I presente (carácter 36).

El análisis muestra que *Suuwassea* Harris y Dodson (Harris y Dodson, 2004) es un dicraeosáurido (definidos los Dicraeosauridae como diplodocoideos más cercanamente relacionados con *Dicraeosaurus* Janensch que con *Diplodocus*, Upchurch et al., 2004).

Los Rebbachisauridae (incluyendo a *Limaysaurus*, *Nigersaurus*, *Rebbachisaurus* Lavocat y *Amazonsaurus*) están diagnosticados por: ausencia de complejo articular hipósfero-hipantro en las vértebras dorsales (carácter 13), espinas neurales dorsales posteriores cuatro veces el largo del centro vertebral (carácter 16), espinas neurales de las vértebras dorsales posteriores y caudales anteriores con aspecto de pétalo (carácter 17), y extremo de la escápula expandido distalmente (carácter 31). *Amazonsaurus* es un rebauisáurido (contra Salgado et al., 2004). *Rayososaurus* Bonaparte no ha sido incluido en el análisis, debido a la condición fragmentaria del material, aunque la presencia de una escápula distalmente expandida (Bonaparte, 1996b; Salgado et al., 2004) permite relacionarlo con los Rebbachisauridae.

6. Conclusiones

Hasta la fecha, el registro de saurópodos en la parte alta del Cretácico Inferior (Aptiano-Albiano) de Patagonia consistía en un único grupo de diplodocoideos: los rebauisáuridos, representados por dos géneros estrechamente relacionados: *Limaysaurus* y *Rayososaurus* (Leanza et al., 2004). El registro de *Agustinia* (un posible diplodocoideo) y *Zapalasauros* hace suponer que la diversidad de diplodocoideos basales en la parte alta del Cretácico Inferior de Sudamérica es mayor de lo que se pensaba. De todas formas, estos tres últimos géneros se encuentran muy mal conocidos, a partir de materiales fragmentarios, y es de esperar que nuevas exploraciones arrojen materiales más completos.

Según parece, en el Cretácico Inferior de Sudamérica los diplodocoideos fueron al menos tan abundantes y diversos como los titanosauriformes. Esta situación contrasta notablemente con la que se da en el Cretácico Inferior de Norteamé-

rica, en dónde no se registran saurópodos pertenecientes al primero de los grupos (Tidwell et al., 2001; Salgado y Bonaparte, en prep.).

En el Norte de Patagonia, hacia finales del Cenomaniano (al menos hasta la edad correspondiente a la base de la Formación Huincul), los últimos diplodocoideos del grupo de los Rebbachisauridae se extinguen, dando lugar a la radiación de los eutitanosaurios (Salgado y Coria, 2005; Salgado y Bonaparte, en prep.). Este reemplazo faunístico habría ocurrido en todo el mundo, y habría involucrado a varios grupos de dinosaurios (Coria y Salgado, 2005). Al menos en el norte de Patagonia, un linaje de titanosaurios basales de vértebras caudales medias y posteriores anfipláticas, habría permanecido al menos hasta el Turoniano (Salgado y Bonaparte, en prep.).

Agradecimientos

Agradecemos muy especialmente a José F. Bonaparte, del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” por habernos permitido estudiar este espécimen, colectado por él y sus colaboradores en 1995-1996. Los trabajos de campo realizados por la Universidad Nacional del Comahue y el Museo “Prof. Dr. Juan A. Olsacher” fueron financiados por la Jurassic Foundation y la Dirección General de Minería de la Provincia del Neuquén. Sergio Cocca, director del Museo Olsacher, nos permitió el acceso al material holotipo, y organizó, conjuntamente con el Museo de la Universidad del Comahue, las tareas de campo realizadas en 2004. Los Sres. Juan R. Cocca y Javier Chaves, del Museo de Zapala, participaron de los trabajos de campo. Marta Fernández (Museo de La Plata) prestó una colaboración inestimable en el empleo del programa NONA, y Prebiterio Pacheco (Universidad del Comahue) realizó los dibujos a lápiz.

Apéndice 1

Lista de caracteres

1-Contacto de los frontales en la línea media: sin fusionar (0); fusionados (1). [Wilson, 2002, carácter 19].

2-Fenestra postparietal: ausente (0); presente (1). [Wilson, 2002, carácter 23].

3-Ángulo de divergencia de los procesos basiapterigoideos: 45° (0); menos de 30° (1). [Wilson, 2002, carácter 47].

4-Margen anterior del premaxilar: escalonado (0); no escalonado (1). [Wilson, 2002, carácter 2].

5-Orientación de los procesos basiapterigoideos: perpendicular (0); formando un ángulo aproximado de 45° con el techo craneano (1). [Wilson, 2002, carácter 53].

6-Sección media de la corona dental: elíptica o en forma de D (0); cilíndrica (1). [reformulado de Wilson, 2002, carácter 70].

7-Morfología de las espinas neurales cervicales y dorsales anteriores: simples (0); bifidas (1). [Wilson, 2002, carácter 89].

8-Número de vértebras cervicales: 13 o menos (0); 15 o más (1). [reformulado de Wilson, 2002, carácter 91].

9-Morfología de la lámina centroprezigapofisial (cp1) en las cervicales medias y posteriores: simple (0); dividida (1). [Wilson, 2002, carácter 88].

10-Largo de las costillas cervicales: mucho más largas que el centro (0); más cortas que el centro (1). [Wilson, 2002, carácter 140].

11-Número de vértebras dorsales: 11 o más (0); 10 o menos (1) [reformulado de Wilson, 2002, carácter 91].

12-Pleurocelos en las vértebras dorsales: presentes (0); ausentes (1) [reformulado de Wilson, 2002, carácter 78].

13-Complejo articular hipósfeno-hipantro en las vértebras dorsales: presente (0); ausente (1). [Wilson, 2002, carácter 106].

14-Morfología de la lámina centropostzigapofisial (cp2) en las vértebras dorsales medias y posteriores: simple (0); dividida (1) [Wilson, 2002, carácter 95].

15-Morfología de las espinas neurales en las vértebras dorsales medias y posteriores: expandidas hacia afuera (0); no expandidas (1). [reformulado de Wilson, 2002, carácter 102].

16-Altura de las espinas neurales dorsales posteriores: dos (0), o cuatro (1) veces el largo del centro vertebral. [Wilson, 2002, carácter 93].

17-Morfología de las espinas neurales en las vértebras dorsales posteriores, sacras, y caudales anteriores: rectangular (0); con aspecto de pétalo (1). [reformulado de Wilson, 2002, carácter 107].

18-Láminas axiales anteriores en las vértebras dorsales posteriores: ausente (0); presente (1).

19-Altura de las espinas neurales de las vértebras sacras: dos (0), o cuatro (1) veces el largo del centro vertebral. [Wilson, 2002, carácter 111].

20-Largo de los centros de las caudales anteriores: el mismo (0), o se duplica (1) en las primeras 20 vértebras. [Wilson, 2002, carácter 120].

21-Morfología de la cara articular anterior de las vértebras caudales anteriores: plana (0); procélica (1) [reformulado de Wilson, 2002, carácter 118].

22-Pneumatoporos en las vértebras caudales anteriores: ausentes (0); presentes (1). [Wilson, 2002, carácter 119].

23-Morfología de las vértebras caudales medias y posteriores: cilíndrica (0); cuadrangular, plana ventralmente y lateralmente (1). [reformulado de Wilson, 2002, carácter 135].

24-Láminas espinoprezigapofisiales (sp1) en las vértebras caudales anteriores: ausente (0); presente y extendida lateralmente (1). [Wilson, 2002, carácter 121].

25-Procesos transversos en las vértebras caudales anteriores: triangulares (0); “aliformes” (1). [Wilson, 2002, carácter 128].

26-Desarrollo relativo del componente dorsal del proceso transversal en las vértebras caudales anteriores: pobremente (0), o bien (1) desarrollado.

27-Lámina lateral resultante de la fusión de la espinoprezigapofisial (sp1) y la espinopostzigapofisial (sp2) en las vértebras caudales anteriores: ausente (0); presente (1) [Wilson, 2002, carácter 122].

28-Láminas diapofisiales en las vértebras caudales anteriores: ausente (0); presente (1). [Wilson, 2002, carácter 129].

29-Morfología de la lámina centrodiafosal anterior (acdl) en las vértebras caudales anteriores: simple (0); dividida (1). [Wilson, 2002, carácter 130].

30-Canal hemal: cerrado (0); abierto dorsalmente (1). [reformulado de Wilson, 2002, carácter 145].

31-Morfología del extremo de la escápula: no expandido (0); expandido (1). [reformulado de Wilson, 2002, carácter 152].

32-Proceso en el pubis para inserción del ambiens: pequeño (0); prominente (1). [Wilson, 2002, carácter 189].

33-Largo relativo de la superficie articular del pubis para el ilion: más corta (0), o más larga (1) que la porción acetabular del pubis.

34-Morfología de la sección transversal de los extremos distales articulados de ambos isquiones: casi en un mismo plano, formando un ángulo de casi 180° (0); en forma de V, formando un ángulo de 50° uno con el otro (1). [reformulado de Wilson, 2002, carácter 195].

35-Morfología del extremo distal del isquion: espesor medial y lateral prácticamente iguales (0); espesor en la parte media mayor que en la parte lateral (1). [reformulado de Wilson, 2002, carácter 194].

36-Proyección posterolateral del cóndilo distal del metatarsal I: ausente (0); presente (1). [Wilson, 2002, carácter 220].

37-Lámina espinopostzigapofisial lateralizada en las caudales anteriores: ausente (0); presente (1).

Apéndice 2

Distribución de 37 caracteres entre 12 taxones del grupo interno y dos extragrupos considerados en este análisis. Todos los caracteres son binarios (0, plesiomórfico; 1, apomórfico). Datos obtenidos de Wilson (2002)

	5	10	15	20	25	30	35	
<i>Jobaria</i>	0 0 ? 0 0	0 0 0 0 0	0 0 0 0 0	0 0 0 0 0	0 0 0 0 0	0 0 0 0 0	0 0 ? 0 0	0 0
CAMARASAUROMORPHA	0 0 0 0 0	0 0 0 0 0	0 0 0 0 0	0 0 0 0 0	0 0 0 0 0	0 0 0 0 1	0 0 0 0 1	0 0
<i>Haplocanthosaurus</i>	? ? ? ? ?	? 0 0 0 1	0 0 0 0 0	0 0 1 0 0	0 0 0 0 0	0 0 0 0 1	0 0 0 0 0	? 1
<i>Zapalasaurus</i>	? ? ? ? ?	? ? ? 0 ?	? ? ? ? ?	? 0 ? ? 1	0 0 0 0 ?	1 0 ? ? ?	? ? ? ? 0	? 1
<i>Limaysaurus</i>	0 0 0 ? 1	1 0 ? 0 ?	? 0 1 0 1	1 1 1 ? 0	0 0 1 1 0	1 ? 0 ? 1	1 0 1 0 0	0 1
<i>Nigersaurus</i>	0 ? ? 1 1	1 0 ? ? 1	? ? ? ? ?	? ? ? ? ?	? ? ? ? ?	? ? ? ? ?	1 ? ? ? ?	? ?
<i>Rebbachisaurus</i>	? ? ? ? ?	? 0 ? ? ?	? 0 1 ? 1	1 1 1 ? ?	? ? ? ? 1	? ? ? ? ?	1 ? ? ? 0	? ?
<i>Amazonsaurus</i>	? ? ? ? ?	? 0 ? ? ?	? 0 ? ? 1	? 1 1 ? ?	0 0 0 1 ?	1 ? 1 0 1	? 0 ? ? ?	? 1
<i>Suuwassea</i>	0 1 ? ? ?	? 1 ? ? 1	? 0 1 ? 1	0 0 1 ? 0	1 0 ? ? ?	? ? ? ? ?	0 ? ? ? ?	1 ?
<i>Dicraeosaurus</i>	1 1 1 1 1	1 1 0 0 1	0 1 0 1 1	1 1 1 1 0	1 0 0 1 1	1 0 0 0 0	0 1 1 1 1	1 1
<i>Amargasaurus</i>	1 1 1 ? 1	? 1 0 0 ?	1 1 0 ? 1	1 1 1 1 ?	1 0 ? 1 1	1 ? ? ? ?	0 ? ? ? ?	? ?
<i>Diplodocus</i>	0 0 0 1 1	1 1 1 1 1	1 0 0 1 1	0 0 1 1 1	1 1 1 1 1	1 1 1 1 0	0 1 1 1 1	1 1
<i>Apatosaurus</i>	0 ? 0 1 1	1 1 1 1 1	1 0 0 1 1	0 0 1 1 0	1 0 0 1 1	1 1 1 1 0	0 1 1 1 1	1 1
<i>Barosaurus</i>	? ? ? ? ?	? 1 1 ? ?	? 0 0 ? 1	0 0 1 ? 1	1 1 1 1 1	1 1 1 1 0	? 1 1 1 ?	? 1

Referencias

Bonaparte, J.F., 1986. Sobre *Mesungulatum houssayi* y nuevos mamíferos cretácicos de Patagonia, Argentina. Actas del 4° Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía, Mendoza pp. 48–61.

Bonaparte, J.F., 1996a. Dinosaurios de América del Sur. Artes Gráficas Sagitario (Segunda Edición), Buenos Aires.

Bonaparte, J.F., 1996b. Cretaceous tetrapods of Argentina. In: Arratia, G. (Ed.), Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology. Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen A 30, pp. 73–130.

Bonaparte, J.F., 1999. An armoured sauropod from the Aptian of Northern Patagonia, Argentina. In: Tomida, Y., Rich, T.H., Vickers-Rich, P. (Eds.), Proceedings of the Gondwanan Dinosaur Symposium. National Science Museum Monograph, Tokyo 15, pp. 1–12.

Borsuk-Bialynicka, M., 1977. A new camarasaurid sauropod *Opisthocoeleucaudia skarzynskii* gen. n., sp. n. from the Upper Cretaceous of Mongolia. Palaeontologia Polonica 37, 5–64.

Calvo, J.O., Salgado, L., 1995. *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov. a new Sauropoda from the Albian-Cenomanian of Argentina; new evidence on the origin of the Diplodocidae. Gaia 11, 13–33.

Carrano, M.T., Hutchinson, J.R., 2002. Pelvic and Hindlimb Musculature of *Tyrannosaurus rex* (Dinosauria: Theropoda). Journal of Morphology 253, 207–228.

Carvalho, I.S., Avilla, L.S., Salgado, L., 2003. *Amazonsaurus maranhensis* gen. and sp. nov. (Sauropoda, Diplodocoidea) from the Lower Cretaceous (Aptian-Albian) of Brazil. Cretaceous Research 24, 697–713.

Coria, R.A., Salgado, L., 2005. Mid-Cretaceous turnover of saurischian communities: evidence from the Neuquén Basin. In: Veiga, G., Spalletti, L., Howell, J.A., Schwartz, E. (Eds.), The Neuquén Basin: A case Study in Sequence Stratigraphy and Basin Dynamics. Special Publications of the Geological Society 252, pp. 317–327.

Chiappe, L.M., 1988. A new trematochampsid crocodile from the Early Cretaceous of northwestern Patagonia, Argentina, and its paleobiogeographical and phylogenetic implications. Cretaceous Research 9, 379–389.

Dellapé, D., Pando, G., Volkheimer, W., 1978. Estratigrafía y palinología de las Formaciones Mulichinco, Agrio y Grupo de La Amarga, al sur de Zapala (Provincia del Neuquén). Actas del 7° Congreso Geológico Argentino 1, pp. 593–607.

Goloboff, P., 1999. NONA. 2 Published by the author. Tucumán, Argentina.

Harris, J.D., Dodson, P., 2004. A new diplodocoid sauropod dinosaur from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. Acta Palaeontologica Polonica 49, 197–210.

Hatcher, J.B., 1903. Osteology of *Haplocanthosaurus* with description of a new species y some remarks on the probable habits of the Sauropoda y the age y origin of the *Atlantosaurus* beds. Memoirs of the Carnegie Museum Pittsburgh 2, 1–72.

Herrero Ducloux, A., 1946. Contribución al conocimiento geológico del Neuquén extraandino. Boletín de Informaciones Petroleras 23, 245–281.

Leanza, H.A., 1999. The Jurassic y Cretaceous terrestrial beds from Southern Neuquén Basin, Argentina. Field Guide. Universidad Nacional de Tucumán. Instituto Superior de Correlación Geológica, Miscelanea, San Miguel de Tucumán.

- Leanza, H.A., 2002. Las sedimentitas huitruinianas y rayosianas (Cretácico Inferior) en el ámbito central y meridional de la Cuenca Neuquina, Argentina: edades, correlaciones y discontinuidades principales. Instituto de Geología y Recursos Minerales – SEGEMAR. Serie Contribuciones Técnicas, Geología 2, Buenos Aires.
- Leanza, H.A., Apestequia, S., Novas, F., de la Fuente, M.S., 2004. Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. *Cretaceous Research* 25, 61–87.
- Leanza, H.A., Hugo, C.A., 1995. Revisión estratigráfica del Cretácico inferior continental en el ámbito sudoriental de la Cuenca Neuquina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 50, 30–32.
- Leanza, H.A., Hugo, C.A., 1997. Hoja Geológica 3969-III – Picún Leufú, provincias del Neuquén y Río Negro. *Boletín Instituto de Geología y Recursos Naturales*. SEGEMAR, Buenos Aires 218, 1–135.
- Leanza, H.A., Hugo, C.A., 1999. Hoja Geológica 3969-I – Zapala, provincia del Neuquén. *Boletín Instituto de Geología y Recursos Naturales*. SEGEMAR, Buenos Aires 275, 1–147.
- Marchese, H.G., 1971. Litoestratigrafía y variaciones faciales de la Cuenca Neuquina, Provincia de Neuquén, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 26, 343–410.
- Montanelli, S.B., 1987. Presencia de Pterosauria (Reptilia) en la Formación La Amarga (Hauteriviano-Barremiano), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 24, 109–113.
- Musacchio, E.A., 1970. Ostrácodos de las Superfamilias Cytheracea y Darwinulacea de la Formación La Amarga (Cretácico Inferior), provincia de Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 7, 301–316.
- Musacchio, E.A., 1971a. Hallazgo del género *Cypridea* en Argentina y consideraciones estratigráficas sobre la Formación La Amarga (Cretácico Inferior), en la provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 8, 105–125.
- Musacchio, E.A., 1971b. Carophytas de la Formación La Amarga (Cretácico Inferior), provincia del Neuquén. *Revista Museo de La Plata, Nueva Serie, Paleontología* 6, 19–38.
- Musacchio, E.A., 1979. Datos paleobiogeográficos de algunas asociaciones de foraminíferos, ostrácodos y carófitas del Cretácico Inferior de Argentina. *Ameghiniana* 16, 247–271.
- Musacchio, E.A., 1981. South American Jurassic and Cretaceous Foraminifera, Ostracoda, and Carophyta of the Yean and Subyeen regions. In: Volkheimer, W., Musacchio, E.A. (Eds.). *Cuencas Sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur*, Buenos Aires 2, pp. 461–498.
- Musacchio, E.A., 1990. Non-marine Cretaceous ostracods from Argentina and their paleobiogeographical relationships. In: Whatley, R., Maybury, C. (Eds.). *Ostracoda y Global Events*. Chapman y Hall, London, pp. 557–569.
- Nixon, K.C., 1999–2002. WinClada ver. 1.0000 Published by the author. Ithaca, NY, USA.
- Parker, G., 1964. Relevamiento geológico escala 1:25.000 entre el arroyo Picún Leufú y Catan Lil, a ambos lados de la Ruta N° 40. Informe inédito, Yacimientos Petrolíferos Fiscales.
- Powell, J.E., 2003. Revision of South American Titanosaurid dinosaurs: palaeobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects. *Records of the Queen Victoria Museum* 111, 1–173.
- Pozzo, A., 1953. Relevamiento geológico entre el río Picún Leufú y alrededores del Paralelo 40° S. Informe inédito. Yacimientos Petrolíferos Fiscales.
- Roll, A., 1939. La cuenca de los estratos con dinosaurios al sur del río Neuquén. Informe inédito. Yacimientos Petrolíferos Fiscales.
- Salgado, L., 2003. Los saurópodos de Patagonia: Sistemática, Evolución y Paleobiogeografía. In: Colectivo Arqueológico-Paleontológico de Salas, C.A.S. (Ed.), *Actas de las II Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*. Salas de los Infates (Burgos, España). Septiembre de 2001. pp. 139–168.
- Salgado, L., Bonaparte, J.F., 1991. Un nuevo saurópodo Dicraosauridae, *Amargasaurus cazaui*, gen. y sp. nov., de la Formación La Amarga, Neocomiano de la provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 28, 333–346.
- Salgado, L., Coria, R.A., 2005. Sauropods of Patagonia: Systematic update and notes on the sauropod global evolution. In: Tidwell, V., Carpenter, K. (Eds.), *Thunder-Lizards: The Sauropodomorpha Dinosaurs*. University Press, Bloomington, Indiana, pp. 430–453.
- Salgado, L., Garrido, A., Cocca, S.E., Cocca, J.R., 2004. Lower Cretaceous rebbachisaurid sauropods from Cerro Aguada del León (Lohan Cura Formation), Neuquén Province, northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24, 903–912.
- Tidwell, V., Carpenter, K., Meyer, S., 2001. New Titanosauriform (Sauropoda) from the Poison Strip Member of the Cedar Mountain Formation (Lower Cretaceous), Utah. In: Tanke, D.H., Carpenter, K. (Eds.). *Mesozoic Vertebrate Life*. Indiana University Press, Bloomington, pp. 139–165.
- Uliana, M.A., Dellapé, D.A., Pando, G.A., 1975. Distribución y génesis de las sedimentitas rayosianas (Cretácico Inferior de las provincias de Neuquén y Mendoza). *Actas del 2° Congreso Iberoamericano de Geología Económica*. Buenos Aires 1, 151–176.
- Upchurch, P., Barrett, P.M., Dodson, P., 2004. Sauropoda. In: Weishampel, D. B., Dodson, P., Osmólska, H. (Eds.), *The Dinosauria*, Second edition. University of California Press, Berkeley, pp. 259–322.
- Volkheimer, W., 1978. Microfloras fósiles. *Relatorio del Geología y Recursos Naturales del Neuquén*. *Actas del 7° Congreso Geológico Argentino*, Buenos Aires, pp. 147–161.
- Wilson, J.A., 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136, 217–276.
- Wilson, J.A., Sereno, P.C., 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* 5, 1–68 (Suppl. to *Journal of Vertebrate Paleontology* 18[2]).