# NUEVOS HALLAZGOS DE RESTOS DE DINOSAURIOS Y CONSIDERACIONES SOBRE LA EDAD DE LA FORMACIÓN GUICHÓN

## NEW FINDINGS OF DINOSAUR REMAINS AND CONSIDERATIONS ON THE AGE OF THE GUICHÓN FORMATION

Soto, M.; Perea, D.; Veroslavsky, G.; Rinderknecht, A; Ubilla, M. y Lecuona, G. Departamento de Evolución de Cuencas, Facultad de Ciencias, 4225 Iguá, 11400 Montevideo, matiassoto1@gmail.com

#### RESUMEN

Se revisan en la presente contribución los primeros hallazgos de dinosaurios de la Formación Guichón, demostrándose que a la luz de los conocimientos actuales poseen un limitado valor bioestratigráfico. Por otro lado, se describen nuevos materiales (comprendiendo numerosos restos óseos y varios fragmentos de cáscaras de huevo), representando el primer registro de dinosaurios saurópodos para la Formación Guichón. Los restos óseos pertenecen a un titanosaurio derivado (Eutitanosauria), en tanto que las cáscaras son asignadas al oogénero *Sphaerovum* Mones 1980. Se discuten las implicancias bioestratigráficas de estos materiales, permitiendo proponer una edad Cretácica Tardía para esta unidad.

Palabras clave: Formación Guichón, dinosaurios, Cretácico Tardío, Uruguay

#### **ABSTRACT**

The first known dinosaur remains from the Guichón Formation are reviewed herein, demonstrating that they have a limited biostratigraphic value. New materials (comprising abundant bones and several eggshell fragments) are described, representing the first record of sauropod dinosaurs from the Guichón Formation. The bones belong to a derived titanosaurian (Eutitanosauria), while the eggshells are referred to the oogenus *Sphaerovum* Mones 1980. Biostratigraphic implications of these materials are discussed, allowing to propose a Late Cretaceous age for this unit.

Key words: Guichón Formation, dinosaurs, Late Cretaceous, Uruguay

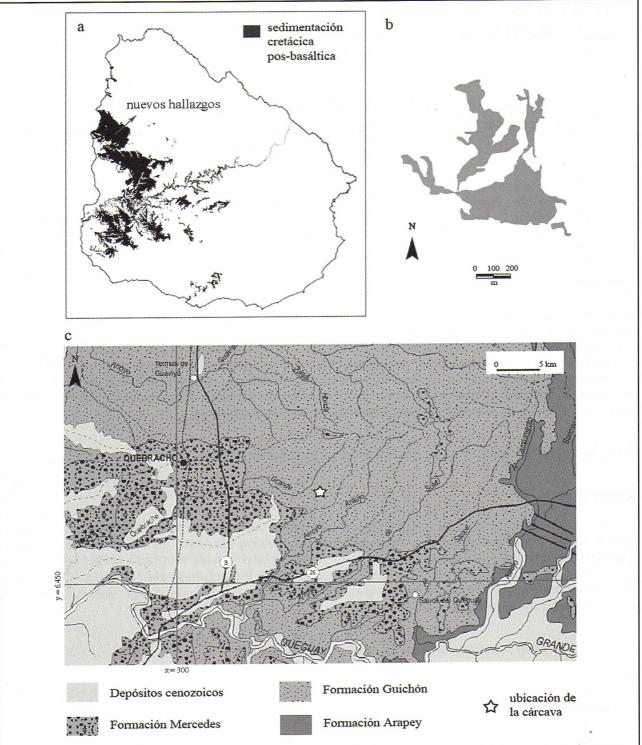
#### INTRODUCCIÓN

La sedimentación cretácica pos-basáltica ocupó un amplio escenario depositacional en el territorio uruguayo. Su origen es exclusivamente continental, si apartamos del análisis a las sedimentitas contemporáneas presentes en las cuencas off-shore.

Los principales registros, por continuidad y potencias, se encuentran en los departamentos de Salto, Paysandú, Río Negro y Soriano. Relictos de esta sedimentación se hallan también en los departamentos de Flores, Florida, Durazno y Canelones (Figura 1a).

Los registros cretácicos pos-basálticos se depositaron sobre una importante superficie de discordancia eocretácica esculpida sobre unidades geológicas de distinta naturaleza. Esto se verifica en las relaciones de contacto que muestran cuando sobreyace, indistintamente, rocas ígneometamórficas precámbricas, rocas sedimentarias paleozoicas, y rocas sedimentarias y volcánicas eocretácicas.

Litoestratigráficamente, la sedimentación cretácica pos-basáltica se reúne en el Grupo Paysandú (Bossi & Navarro, 1991), el cual está integrado, de base a techo, por las formaciones Guichón y Mercedes (Bossi 1966). Si bien este autor definió una tercera unidad, la Formación Asencio, la tendencia es a incluir parcial o totalmente dichos términos en la Formación Mercedes (Ford y Gancio 1989, Goso 1999, Bossi & Ferrando 2001, Goso & Perea 2004, Martínez & Veroslavsky 2004).



**Figura 1 -** Distribución actual en superficie de la sedimentación cretácica pos-basáltica en Uruguay (a), basada en Bossi y Ferrando (2001). Forma de la cárcava, en planta (b). Mapa geológico del área (c), simplificado de Bossi y Ferrando (2001); la estrella indica la ubicación del hallazgo.

**Figure 1 -** Present superficial distribution of the post-basaltic Cretaceous sedimentation in Uruguay (a), based on Bossi y Ferrando (2001). Shape of the gully (b). Geological map of the area (c) simplied from Bossi y Ferrando (2001); the star indicates the location of the findings.

Paleontológicamente, estas unidades cuspidales han aportado restos de crocodiliformes y dinosaurios (Huene 1929b, Rusconi 1933, Huene 1934, Mones 1980, Faccio et al. 1990, 1993, Faccio 1994, Faccio & Montaña 1994, Ford & Gancio 1988, Perea & Ubilla

1994, Mones 1997, Goso & Perea 2004).

En este trabajo nos ocupa particularmente la Formación Guichón. Dicha unidad está integrada por litologías arenosas, principalmente wackes feldespáticos, y subordinadamente por términos

conglomerádicos y pelíticos, depositadas en sistemas fluviales-aluviales, comprendiendo canales de baja sinuosidad que drenaron hacia el SW a través de planicies arenosas (Goso 1999, Goso & Perea 2004). La misma se desarrolla exclusivamente en la región del litoral oeste de Uruguay, y muy probablemente su depositación estuvo controlada por un paleo-relieve influenciado por la reactivación mesozoica de fallas de rumbo NW, al norte, y SW, al sur (de Santa Ana et al. 1993). La Formación Guichón es tradicionalmente correlacionada con la Formación Puerto Yeruá, unidad de la mesopotamia argentina, con particular desarrollo en la vecina provincia de Entre Ríos (Fernández-Garrasino 1989). Sin embargo, es necesario precisar que esa unidad incluye un rango de litologías más amplio, incorporando a los términos arenosos y areno-conglomerádicos y pelíticos de la Formación Mercedes.

La Formación Guichón ha sido objeto de pioneros estudios geológicos (e.g. Lambert 1940) y también paleontológicos (Rusconi 1933, Huene 1934), con numerosos hallazgos a los que se suman algunos muy recientes (Perea et al. 2006, Soto et al. 2007) cuyas implicancias ameritan su comunicación a la comunidad geológica y paleontológica nacional; particularmente, por sus implicancias a nivel bioestratigráfico. A continuación, se revisan brevemente esos primeros hallazgos, para luego analizar las últimas novedades.

Abreviaturas: FC-DPV, Colección de Vertebrados Fósiles, Facultad de Ciencias.

## PALEONTOLOGÍA DE LA FORMACIÓN GUICHÓN

#### **Antecedentes**

Uruguaysuchus es un género perteneciente al grupo de los Notosuchia, pequeños crocodiliformes terrestres del Cretácico (aunque algunos, los Sebecosuchia, llegaron al Paleógeno) de distribución principalmente gondwánica. Hasta el momento Uruguaysuchus es un fósil exclusivo de la Formación Guichón. Fue descrito por Rusconi (1933) a partir de varios esqueletos y cráneos parciales hallados en la localidad homónima. Dicho autor reconoció dos especies, U. aznarezi y U. terrai, aunque es posible que la segunda esté basada en un individuo juvenil de la primera (Soto 2005). Las características primitivas de Uruguaysuchus llevaron en su momento a Rusconi (1933: 56) a proponer una edad "Cenomaniana, o algo más antigua" para la Formación Guichón. Por otra parte, ya Gasparini (1971) comunicaba una posición basal de Uruguaysuchus entre los Notosuchia, un resultado obtenido en la mayoría de las filogenias recientes (e.g. Pol & Norell 2004a,b, Zaher et al. 2006). Esto llevó a algunos autores (Goso et al.

1999, Goso & Perea 2004) a proponer una edad Eocretácica para esta unidad.

Uruguaysuchus es un crocodiliforme enigmático (Gasparini et al. 1998), cuyo estudio en profundidad contribuiría a resolver algunas problemáticas planteadas en la filogenia de los crocodiliformes (Pol 1999), aunque el acceso al material tipo (aún empotrado en una arenisca tenaz) no es fácil por hallarse depositado en una colección privada.

Por otro lado, tres dientes de dinosaurios (actualmente perdidos) procedentes de la misma localidad fueron estudiados por Huene (1934). Dicho autor asignó uno de ellos a una familia de dinosaurios terópodos (Ornithomimidae), lo que le permitió considerar una edad Senoniense para la Formación Guichón, y los dos restantes a dinosaurios Ornithischia. Más tarde, Bonaparte (1978) refirió estos dos últimos dientes a una familia en particular de ornitisquios, Iguanodontidae, lo que según el autor también apoyaba una edad Senoniense. No obstante, una reciente revisión de estas determinaciones reveló que ambas eran erróneas. En efecto, Soto & Cambiaso (2006) reasignaron los dientes de supuestos iguanodóntidos a iguanodontes basales; el biocrón de Iguanodontia sería Calloviense-Maastrichtiense (Norman 2004). A su vez, los dientes de terópodos ornitomímidos, en ausencia del material, sólo pueden ser considerados como pertenecientes a terópodos indeterminados, aunque claramente no pertenecen a los Ornithomimidae dado que dicha familia comprende terópodos exclusivamente desdentados (e.g. Makovicky et al. 2004), lo que en tiempos de Huene (1934) recién comenzaba a reconocerse. Por tanto, la utilidad bioestratigráfica de los dientes de dinosaurios de la Formación Guichón es muy limitada (contra Huene 1934 y Bonaparte 1978), como reconocieron Estes & Báez (1985). Un diente tentativamente asignado a los crocodiliformes Sebecosuchia por Mones (1997) no ha podido ser ubicado; cabe la posibilidad de que se trate del mismo diente de terópodo descrito por Huene (1934), dado que tanto los sebecosuquios como la mayoría de los dinosaurios terópodos comparten la presencia de dientes zifodontos (lateralmente comprimidos, curvados distalmente y dotados de uno o dos bordes aserrados).

En conclusión, la información bioestratigráfica aportada hasta el momento por los fósiles aparenta ser contradictoria o de limitada utilidad.

#### **Nuevos hallazgos**

Recientemente, fue reportado el primer registro de dinosaurios saurópodos para la Formación Guichón, comprendiendo tanto restos óseos como cáscaras de huevo (Perea et al. 2006, Soto et al. 2007).

Los materiales fueron hallados en una gran cárcava de erosión (Figuras 1b y 2a), de unas 23 hectáreas de extensión, excavada en litologías claramente asignables a dicha unidad (Figura 2). La cárcava, sita en campos propiedad de la Compañía Forestal Oriental S.A., se ubica en las coordenadas 31° 58' 21,9" de latitud S y 57° 44' 00,9" de longitud W (Figura 1c).

La formación de la cárcava se explicaría, según A. Schipilov (com. pers. 2006), por la combinación de varios factores:

- 1. decementación local de areniscas, debido al lavado y/o destrucción de arcillas durante la eodiagénesis;
- 2. leve basculamiento (como resultado de fallamiento durante el Oligoceno) con posterior exhumación y erosión;
- 3. prácticas agronómicas inadecuadas a fines del sigo XIX o principios del siglo XX.

Describiremos brevemente a continuación los elementos más representativos, procurando arribar a una determinación sistemática lo más precisa posible.

#### **RESTOS ÓSEOS**

Los restos, catalogados como FC-DPV 1900, incluyen más de medio centenar de vértebras caudales, dos espinas neurales de vértebras caudales, varias epífisis (e.g. un distal de tibia, dos proximales de fíbula), dos astrágalos y algunos metatarsales y falanges pedales no ungueales, así como cientos de fragmentos óseos indeterminables.

El alto número de vértebras caudales y la presencia de elementos de tamaño disímil indican que más de un individuo está representado. Los materiales, desarticulados pero espacialmente asociados, están silicificados, ligeramente abrasionados y a veces fracturados. No es posible llevar a cabo estudios paleocorrientes dado que los huesos no preservan su posición original, puesto que como producto del fallamiento de las paredes de la cárcava ruedan al interior de la misma. Los huesos provienen de un nivel conglomerádico silicificado (Figura 2b) que infrayace a las areniscas decementadas anteriormente mencionadas (la removilización de sílice en estas últimas podría explicar la silificación del nivel conglomerádico).

Los restos habrían pertenecido a un mismo taxón de dinosaurio saurópodo, de unos 12-15 metros de longitud en la adultez (Figura 3), es decir de mediano tamaño si tenemos en cuenta que el rango de tamaño corporal en los saurópodos varía aproximadamente de 7 a 35 metros de longitud (Wilson 2006).

La epífisis distal de tibia presenta una fuerte

expansión transversal, lo que se ha interpretado como una sinapomorfía de los Titanosauria (Wilson 2002, 2005).

Los astrágalos son altos y, a la inversa, están acortados en sentido transversal, por lo que su forma puede ser descrita como piramidal, una sinapomorfía de un grupo derivado de Titanosauria, los Saltasauridae (Wilson 2002, 2005, 2006). El hecho de que la expansión transversal de la tibia no se vea acompañada por el astrágalo ha sido bien documentado (Salgado et al. 2005, Wilson 2006).

Las espinas neurales poseen láminas prespinal y postespinal desarrolladas, como en otros Titanosauria (Wilson & Sereno 1998). Pero los elementos sin duda más importantes son las vértebras caudales. Los centros vertebrales son sub-cilíndricos, con caras ventrales y laterales cóncavas; los de posición más anterior son subcirculares, mientras que los más posteriores pasan a ser ligeramente comprimidos en sentido dorso-ventral.

Pese a que, desafortunadamente, en su mayoría se han preservado solamente los centros vertebrales, perdiéndose así gran cantidad de información de valor sistemático (e.g. forma, desarrollo y disposición de apófisis, láminas, fosas, etc.), la forma de las caras articulares es característica. En efecto, los centros caudales anteriores (con una excepción, ver más adelante) son fuertemente procélicos (Figura 4b): presentan cótilos anteriores fuertemente excavados y cóndilos posteriores prominentes ("socket-and-ball").

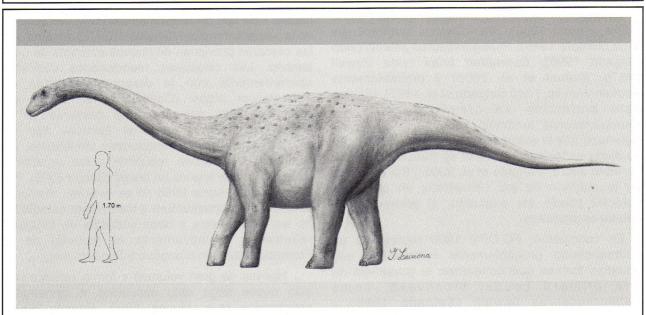
Esto permite asociar indudablemente estos materiales a los "Titanosauridae" (= Lithostrotia), puesto que la procelia de los centros caudales se considera desde fines del siglo XIX y en todos los trabajos posteriores (e.g. Lydekker 1893, Huene 1929, Powell, 1986, Salgado et al. 1997) característica de dicha familia de saurópodos. (Pese a que el término Titanosauridae tiene una larga tradición, dado que la especie tipo, *Titanosaurus* indicus, es considerada un nomen dubium, tanto el nombre *Titanosaurus* como Titanosauridae deben ser abandonados y sustituidos por otros equivalentes como Lithostrotia; Wilson & Upchurch 2003. Para una interpretación distinta ver Salgado, 2003a.)

Pero además, debe destacarse que los centros caudales medios (Figura 4c) y posteriores (Figura 4d) también son fuertemente procélicos, como solamente ocurre en los Lithostrotia derivados (González Riga 2003, Salgado 2003a, Calvo et al., 2007a), o Eutitanosauria sensu Salgado 2003a. En cambio, en Lithostrotia basales (no eutitanosaurios) tenemos generalmente centros anteriores fuertemente procélicos y centros medios y posteriores anfipláticos o ligeramente procélicos (González Riga 2003, Gomani 2005).



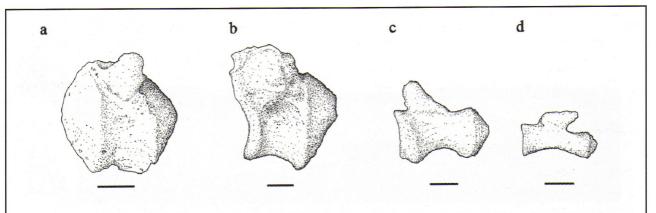
Figura 2. Vista panorámica de la cárcava (a). Conglomerados silicificados (b). Areniscas arcillosas típicas de la Formación Guichón.

**Figure 2.** General view of the gully (a). Silicified conglomerates (b). Typical argillaceous sandstones from the Guichón Formation.



**Figura 3.** Reconstrucción paleobiológica del titanosaurio de la Formación Guichón. La cabeza está basada en el cráneo de Rapetosaurus. Caracteres tales como la ausencia de falanges en la mano y la presencia de osteodermos dorsales se basan en otros titanosaurios. Ilustración: G. Lecuona.

**Figure 3.** Paleobiological restoration of the titanosaur from the Guichón Formation. The head is based on Rapetosaurus skull. Certain characters such as the absence of manual phalanxes and the presence of dorsal osteoderms are based on other titanosaurs. Drawing: G. Lecuona.



**Figura 4.** FC-DPV 1900, vértebras caudales en vista lateral izquierda. Primera caudal (a), caudal anterior (b), media (c) y posterior (d). Escala = 5 cm. Ilustración: G. Lecuona.

**Figure 4.** FC-DPV 1900, caudal vertebrae in left lateral view. First (a), anterior (b), middle (c) and posterior (d) caudals. Scale = 5 cm. Drawing: G. Lecuona.

Existen, por supuesto, variaciones dentro de los Eutitanosauria, desde intercalaciones de vértebras anfipláticas aisladas (e.g. Huene 1929a, Powell 1986, 1987a) hasta series caudales integradas por centros procélicos, anficélicos, biconvexos y opistocélicos (Trotta et al. 2002, Calvo & González Riga 2003), sin olvidar el caso particular de *Opisthocoelicaudia*, cuyas vértebras caudales anteriores son opistocélicas (Borsuk-Bialynicka 1977). Además, las vértebras terminales (no representadas en FC-DPV 1900) pueden ser biconvexas (Huene 1929a, Borsuk-Bialynicka 1977, Wilson et al. 1999, Apesteguía 2005, Wilson, 2006).

Antarctosaurus wichmannianus (vide Huene 1929a, Powell 1986), Alamosaurus sanjuanensis (vide Gilmore 1946), Pellegrinisaurus powelli (vide Salgado 1996), Baurutitan britoi (vide Powell 1987b, Kellner et al. 2005) y probablemente Aeolosaurus sp. (vide Salgado et al. 1997). (Si bien esta condición se creyó presente en Neuquensaurus australis, recientemente se ha reportado que la supuesta primera vértebra caudal de dicha especie en realidad se trata de la última vértebra sacra; Salgado et al. 2005.) Sin embargo en la mayoría de los Lithostrotia en que este carácter puede ser evaluado, el primer centro caudal es procélico.

En conclusión, FC-DPV 1900 representa un eutitanosaurio probablemente relacionado con aquellas formas que comparten la presencia de una primera caudal biconvexa, como Pellegrinisaurus powelli (Salgado 1996) y Baurutitan britoi (Kellner et al. 2005). Los restos óseos hallados hasta el momento no permiten determinar si se trataría de un taxón ya conocido, o bien de uno nuevo.

#### **CÁSCARAS**

Asociados espacialmente a los restos óseos anteriormente descritos se hallaron algunos fragmentos de cáscaras de huevo, catalogados como FC-DPV 2310. Las cáscaras están silicificadas, por lo que sólo tentativamente puede determinarse el sistema de poros, que aparenta ser de tipo multicanaliculado, lo que es diagnóstico de la familia Faveoloolithidae.

El espesor de las cáscaras ronda los 5 mm, por lo que son gruesas en comparación con las de otros huevos descritos para Sudamérica (e.g. Megaloolithidae). Su ornamentación externa es compactituberculosa, como en los Megaloolithidae pero a diferencia del resto de los Faveoloolithidae (de hecho, este tipo de huevos se incluía anteriormente en la primer oofamilia; Mikhailov 1997). Se estima que las cáscaras provienen de huevos esféricos de gran tamaño. Los caracteres mencionados coinciden aparentemente con la diagnosis revisada de Sphaerovum erbeni (Casadío et al. 2002). No obstante, dado que tanto las cáscaras de la Formación Guichón como el ejemplar tipo de Sphaerovum erbeni se encuentran silicificados, las comparaciones deben reducirse a los caracteres externos, lo que implica un riesgo (Simón 2006). Por tales motivos, hasta tanto no se evalúen, mediante estudios de histoestructura y tratamiento estadístico de los datos, estas y otras cáscaras de Uruguay, referiremos tentativamente el material de la Formación Guichón al oogénero Sphaerovum.

Huevos de gran volumen y forma esférica han sido desde larga data asociados a dinosaurios saurópodos (e.g. Mones 1980, Powell 1987a, Mikhailov et al. 1996), aunque sin bases firmes. Esta asociación ha podido ser confirmada en el caso de la localidad de Auca Mahuida, donde fueron descubiertas numerosas nidadas preservando dentro de los huevos (pertenecientes a la oofamilia Megaloolithidae) embriones de titanosaurios (e.g. Chiappe et al. 1998).

En Uruguay nunca se han hallado restos de embriones in ovo, por lo que no es posible determinar con certeza a qué animales pertenecían estos huevos. Por otra parte, los fragmentos de cáscara son fácilmente transportados (Chiappe et al. 2004). No obstante, los titanosaurios fueron los saurópodos más abundantes en el Cretácico Tardío, y los únicos que sobrevivieron hasta fines de dicho período, por lo que salvo evidencia en contra es razonable mantener las interpretaciones antes mencionadas. Si bien en Argentina se han hallado restos embrionarios en el interior de huevos Faveoloolithidae, desafortunadamente el estado del material no permite efectuar determinaciones (Manera de Bianco &Calvo, 2001).

Recordemos que Sphaerovum erbeni, y cáscaras y huevos similares, han sido hallados hasta el momento en depósitos asignables a la Formación Mercedes (sensu Ford & Gancio 1989) en los departamentos de Colonia, Soriano, Río Negro, Paysandú, Durazno (Ford & Gancio 1988, Mones 1980, Faccio et al. 1990, 1993, Faccio 1994, Faccio & Montaña 1994, Mones 1997) y, recientemente, Flores (Verde & Soto 2005). También se han reportado hallazgos en Argentina, en las provincias de La Pampa (Formación Colorado; Casadío et al. 2002), Río Negro (Formaciones Allen y Los Alamitos; Powell 1987a, Manera de Bianco 2000, Martinelli & Forasiepi 2004), Entre Ríos (cf. Formación Puerto Yeruá; De Valais et al. 2003) y La Rioja (Formación Los Llanos; Tauber 2007). Algunas de estas unidades, caso de las Formaciones Mercedes, Allen y Los Alamitos, han sido datadas independientemente como Cretácico Tardío alto (Campaniense-Maastrichtiense; Goso & Perea 2004, Daners & Guerstein 2004, Leanza et al. 2004 y referencias), mientras que para las Formaciones Colorado y Los Llanos se ha asumido una edad Campaniense-Maastrichthiense en base, precisamente, a la presencia de Sphaerovum erbeni (Casadío et al. 2002, Tauber 2007). De hecho, se considera que al ser hallada in situ dicha ooespecie es indicadora del mencionado intervalo (Casadío et al. 2002).

### IMPLICANCIAS PARA LA EDAD DE LA FORMACIÓN GUICHÓN

Como pudo entreverse en la revisión de los fósiles aportados por la Formación Guichón, la posición de dicha unidad dentro del Cretácico no está claramente establecida, como es también el caso de la parcialmente correlacionable Formación Puerto Yeruá (De Valais et al. 2003). Interpretaciones erróneas de larga data sobre algunos restos (Huene 1934, Bonaparte 1978) llevaron a considerar una edad Neocretácica (e.g. Bossi 1966, Sprechmann et al. 1981, Bossi & Navarro 1991, Gasparini 1996, Mones 1997, Bossi & Ferrando 2001). No obstante, como ya fue mencionado, dichos restos tienen limitado valor desde el punto de vista bioestratigráfico (Soto & Cambiaso 2006). Goso et al. (1999) y Goso & Perea (2004) fueron los primeros en proponer una

edad Eocretácica para la formación Guichón, basándose en tres consideraciones:

- los caracteres plesiomórficos de Uruguaysuchus;
- la similitud faciológica con la Formación Migues (Albiense; Campos et al., 1998, Veroslavsky et al. 2004), de la Cuenca Santa Lucía;
- 3. la discordancia con la suprayacente Formación Mercedes, teniendo en cuenta también la edad del magmatismo reactivador del Arco de Río Grande (80 Ma).

Respecto al primer punto, si bien la posición basal de *Uruguaysuchus* dentro de Notosuchia contradiría una edad Neocretácica terminal para la Formación Guichón, algunos autores han propuesto una relación estrecha con *Simosuchus*, del Maastrichtiense de Madagascar (Buckley et al. 2000). Restos inéditos en estudio permitirán precisar las relaciones filogenéticas de *Uruguaysushus* con otros crocodiliformes.

De todas maneras, como ya mencionaban Goñi & Hoffstetter (1964), dado que *Uruguaysuchus* no ha sido hallado hasta el momento más que en la Formación Guichón, su valor es limitado.

En cuanto al segundo punto, si bien coincidimos en la similitud de facies, también es cierto que las condiciones de aridez que produjeron rocas sedimentarias de color rojizo no estuvieron restringidas al Cretácico Temprano alto (pero tal vez sí en las cuencas argentinas inmediatas). La instalación de un régimen tectónico compresivo a partir del Cretácico medio y el aumento de la tasa de convergencia de la Placa Sudamericana hacia el oeste durante el Cretácico Tardío, generó nuevos espacios de sedimentación (Ubilla et al. 2004, Veroslavsky et al. 2004, Leanza et al. 2004). Salvando las distancias, merecen destacarse aquí a título de ejemplo, los importantes registros de red-beds depositados desde el Cenomaniense al Campaniense Temprano en la Cuenca Neuquina (Grupo Neuguén; ver síntesis en Leanza et al. 2004), así como los del Grupo Bauru, de edad Turoniense-Maastrichtiense (Dias-Brito et al. 2001) o Campaniense-Maastrichtiense (Gobbo-Rodrigues et al. 2000). Cabe mencionar que ambas unidades son correlacionables, en virtud de su contenido fosilífero, con las Formaciones Guichón y Mercedes. Por último, Goso et al. (1999) admiten que las condiciones morfoestructurales en las que se depositaron las Formaciones Guichón y Mercedes son diferentes a las de la Cuenca Santa Lucía y la Fosa de Aiguá.

En relación al tercer punto, tradicionalmente y hasta tiempos recientes el pasaje entre la Formaciones Guichón y Mercedes era tenido como concordante (e.g. Caorsi & Goñi 1958, Bossi 1966, Sprechmann et al. 1981, Bossi & Navarro 1991). No

obstante, Preciozzi et al. (1985) mencionaron haber encontrado evidencias de pasajes tantos concordantes como discordantes, mientras que de Santa Ana et al. (1993) propusieron la existencia de una discontinuidad con el rango de diastema. La discontinuidad intracretácica entre las Formaciones Guichón y Mercedes fue luego recogida por otros autores (Perinotto & Goso 1998, Goso 1999, Goso et al. 1999, Bossi & Ferrando 2001, Goso & Perea 2004); en el caso de Goso et al. (1999) y Goso & Perea (2004), adquiriendo una importancia mayor (el hiato implicado por dichos autores abarcaría desde el Aptiense al Campaniense).

¿Qué implicancias bioestratigráficas pueden tener los nuevos restos fósiles de la Formación Guichón? En primer lugar, no se conocen hasta el momento saurópodos Eutitanosauria (titanosaurios con vértebras caudales fuertemente procélicas) en unidades del Cretácico Temprano; de hecho Epachthosaurus, la forma más basal con dicha condición (Salgado 2003, Martínez et al. 2004, Calvo et al. 2007a), procede de la Formación Bajo Barreal (Cenomaniense Tardío-Turoniense Temprano). No obstante, el grupo hermano de Eutitanosauria (representado entre otros por Malawisaurus, del Aptiense de Malawi; Jacobs et al. 1993, Gomani 2005), implica que que deben haber existido titanosaurios con colas procélicas ya en el Cretácico Temprano alto.

En segundo lugar, hasta el momento todos los titanosaurios conocidos con primera caudal biconvexa proceden de unidades que globalmente se restringen al Cretácico Tardío alto, concretamente Campaniense-Maastrichtiense. No obstante, el linaje fantasma de titanosaurios con primera caudal biconvexa podría extenderse al menos al Turoniense.

En tercer lugar, de confirmarse la asignación de las cáscaras a *Sphaerovum erbeni* estaríamos frente a una evidencia de una edad Cretácica Tardía alta, dado que dicha ooespecie es considerada indicadora del Campaniense-Maastrichtiense (Casadío et al. 2002).

A la luz de estas nuevas evidencias, puede concluirse que la Formación Guichón se habría depositado en el Cretácico Tardío, por lo que la importancia de la discontinuidad con la suprayacente Formación Mercedes habría sido de orden menor a lo implicado por Goso et al. (1999) y Goso & Perea (2004). Incluso podría llegar a confirmarse la propuesta de que se trataría de una discontinuidad con rango de diastema.

¿Es coherente esta propuesta con los fósiles anteriormente conocidos para la Formación Guichón, así como los descritos para la litocorrelacionable Formación Puerto Yeruá? En relación al diente de iguanodonte (Huene 1934, Soto & Cambiaso 2006), restos de iguanodontes basales han sido hallados en

Argentina desde el Cenomaniense al Maastrichtiense (Coria & Salgado 1996, Coria & Calvo 2002, Novas et al. 2004, Calvo et al. 2007b), por lo que una edad Cretácica Tardía sería congruente (aunque cabe aclarar que en otros continentes ya se registran iguanodontes en el Jurásico Medio; Norman 2004). En cuanto a *Uruguaysuchus*, su posición basal dentro de Notosuchia y la ausencia de notosuquios basales en el Cretácico tardío alto de los Grupos Neuquén y Bauru vuelve poco probable la hipótesis de una edad Cretácica tardía alta. Es imperioso recobrar nuevos restos, más completos y diagnósticos, de la Formación Guichón, de forma de poder precisar con cierto grado de certeza la edad de esta unidad dentro del Cretácico Tardío.

Por último, la Formación Puerto Yeruá ha aportado algunos restos que serán mencionados brevemente. Un húmero asignado al titanosaurio *Argyrosaurus* fue hallado en las cercanías de Colón (Huene 1929a). Aunque no es segura su pertenencia a dicho taxón, al menos documenta la presencia de un titanosaurio robusto de gran tamaño, tipo de titanosaurios que al menos en el Grupo Neuquén es característico del Cretácico Tardío bajo (Leanza et al. 2004).

De Valais et al. (2003) reportaron recientemente, provenientes de la Formación Puerto Yeruá, restos de ornitisquios (osteodermo de Ankylosauria indet.) y saurisquios (diente de Theropoda indet.), así como una cáscara de huevo (cf. Sphaerovum erbeni). Como los autores reconocen, estos escasos e incompletos restos no permiten precisar la edad de la unidad más allá del Cretácico.

#### CONCLUSIÓN

Los titanosaurios fueron los herbívoros dominantes en el Cretácico de Gondwana (aunque han sido hallados en todos los continentes excepto la Antártida), y los únicos en sobrevivir hasta fines del Cretácico. Representan un tercio de las especies descritas de saurópodos (Wilson 2006) y, pese a estar representados por especímenes frecuentemente incompletos, puede afirmarse que son taxonómicamente diversos y morfológicamente distintivos (Wilson 2002), destacando sus innovaciones a nivel de sistema locomotor (Wilson & Carrano, 1999) y la presencia de osteodermos (Salgado 2003).

Los hallazgos descritos en esta contribución constituyen el primer registro de saurópodos para la Formación Guichón (hasta el momento, restos asignables a titanosaurios y *Sphaerovum* procedían solamente de la Formación Mercedes), así como los materiales más completos y diagnósticos de dinosaurios del Uruguay. Asimismo es la primera asociación reportada entre huesos de dinosaurios y huevos para nuestro país, aunque conviene considerar este punto con cautela.

Los caracteres derivados de los restos óseos, así como probablemente los huevos, permiten proponer por primera vez sobre bases relativamente firmes una edad Cretácica Tardía para la Formación Guichón. Asimismo, la depositación de la Formación Puerto Yeruá habría estado enteramente comprendida en el Cretácico Tardío.

En el caso de eventualmente confirmarse una edad Cretácica Tardía alta, se apoyaría la idea de algunos autores que sostienen que las relaciones estratigráficas entre las formaciones Mercedes y Guichón son concordantes, conformando un cortejo sedimentario penecontemporáneo, donde las superficies erosivas que localmente muestran estas unidades, se debe a la propia dinámica erosiva de los sistemas depositaciones involucrados.

Por último, se vuelve necesario recobrar material más completo y diagnóstico de los otros taxones registrados a efectos de precisar aún más tanto las determinaciones taxonómicas como la edad aquí propuesta.

En el estado actual de los conocimientos, los taxones representados en la Formación Guichón (y en la Formación Mercedes) se asemejan a los de algunas asociaciones faunísticas sudamericanas bien conocidas, como las de los Grupos Neuquén y Bauru (e.g. Leanza et al. 2004, Kellner et al., 2005, Candeiro & Martinelli, 2006).

### La lista paleofaunística actualizada para la Formación Guichón sería la siguiente:

#### Dinosauria

Saurischia

Theropoda

Theropoda gen. et sp. indet.

Sauropoda

Titanosauria

Eutitanosauria

Eutitanosauria gen. et sp. indet.

Ornithischia

Ornithopoda

Iguanodontia

Iguanodontia gen. et sp. indet.

#### Crocodyliformes

Mesoeucrocodylia

Notosuchia

Uruguaysuchus

U. aznarezi

#### En cuanto a la parataxonomía:

Faveoloolithidae

Sphaerovum

?Sphaerovum sp. indet.

#### **Agradecimientos**

Los autores desean agradecer a Rodolfo Beasley y el resto del personal de Compañía Forestal Oriental S.A., por comunicar con prontitud el descubrimiento de los primeros restos y facilitar nuestros trabajos de campo. Asimimo, Alejandro Schipilov y Diego Pol aportaron valiosa información. Comentarios de los árbitros mejoraron una primera versión.

#### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- APESTEGUÍA, S. (2004). Bonitasaura salgadoi gen. et sp. nov.: a beaked sauropod from the Late C r e t a c e o u s o f P a t a g o n i a . Naturwissenschaften 91: 493-497.
- BONAPARTE, JF. (1978). El mesozoico de América del Sur y sus tetrápodos. **Opera Lilloana** 26:1-596.
- BORSUK-BIALYNICKA, M. (1977). A new camarasaurid sauropod Opisthocoelicaudia skarzynskii, gen. n., sp. n. from the Upper Cretaceous of Mongolia. **Acta Palaeontologica Polonica** 37:1-64.
- BOSSI, J. (1966). Geología del Uruguay. Departamento de Publicaciones de la Universidad de la República, Montevideo. 469 pp.
- ----- FERRANDO, L; MONTAÑA, J.; CAMPAL, N.; MORALES, H.; GANCIO, F.; SCHIPILOV, A.; PIÑEYRO, D. & SPRECHMANN, P. 2001. Carta Geológica del Uruguay. Escala 1:500.000. Versión 2.0. Geo Editores SRL, Montevideo. (CD-ROM)
- ----- & NAVARRO, R. (1991). **Geología del Uruguay.**Departamento de Publicaciones de la Universidad de la República, Montevideo. 967 pp.
- BUCKLEY, G.A.; BROCHU, C.A.; KRAUSE, D.W. & POL, D. (2000). A pug-nosed crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. **Nature** 405: 941-944.
- CALVO, J.O.; GONZÁLEZ RIGA, B.J. & PORFIRI, J.D. (2007a). A new titanosaur sauropod from the Late Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. **Arquivos do Museu Nacional**, Rio do Janeiro, 65(4): 485-504.
- PORFIRI, J.D. & NOVAS, F.E. (2007b). Discovery of a new ornithopod dinosaur from the Portezuelo Formation (Upper Cretaceous), Neuquén, Patagonia, Argentina. Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro, 65(4): 471-483.
- CAMPOS, C.; GARCÍA, J.; DINO, R. & VEROSLAVSKY, G. (1997). Registro de palinomorfos na Formação Migues (Poço SL11-SP1), Bacia de Santa Lucía–Uruguai. **Revista UNG, serie Geociências** II(1): 85-97.

- CANDEIRO, C.R.A. & MARTINELLI, A.G. (2006). A review of paleogeographical and chronostratigraphical distribution of mesoeucrocodylian species from the upper Cretaceous beds from the Bauru (Brazil) and Neuquén (Argentina) groups, southern South America. Journal of South American Earth Sciences 22(1-2):116-129.
- CAORSI, J. & GOÑI, J.C. (1958). Geología uruguaya. Instituto Geológico del Uruguay, Boletín 37: 1-73.
- CASADÍO, S.; MANERA, T.; PARRAS, A. & MONTALVO, C.I. 2002. Huevos de dinosaurios (Faveoloolithidae) del Cretácico Superior de la cuenca del Colorado, provincia de La Pampa, Argentina. **Ameghiniana** 39(3): 285-293.
- CORIA, R.A. & CALVO, J. (2002). A new iguanodontian ornithopod from Neuquén Basin, Patagonia, Argentina. **Journal of Vertebrate Paleontology** 22: 503-509.
- ----- & SALGADO, L. (1996). A basal iguanodontian (Ornithischia: Ornithopoda) from the Late Cretaceous of South America. Journal of Vertebrate Paleontology 16: 445-457.
- CHIAPPE, L.M.; CORIA, R.A.; DINGUS, L.; JACKSON, F.; CHINSAMY, A. & Fox, M. (1998). Sauropod dinosaur embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. **Nature**396: 258-261.
- ----- SCHMITT, J.G.; JACKSON, F.; GARRIDO, A.; DINGUS, L. & GRELLETTINNER, G. (2004). Nest structure for sauropods: sedimentary criteria for recognition of dinosaur nesting traces. **Palaios**, 19: 89-95.
- DANERS, G. & GUERSTEIN, G.R. (2004). Dinoflagelados del Maastrichtienese-Paleogeno en la Formación Gaviotín, cuenca Punta del Este. En: G. Veroslavsky, M. Ubilla & S. Martínez (eds.), Cuencas sedimentarias de Uruguay: Geología, Paleontología y Recursos Naturales. Cenozoico. DIRAC, Montevideo, pp. 37-62.
- DE SANTA ANA H.; VEROSLAVSKY G. & GONZÁLEZ, S. (1993). Geología de los sedimentos cretácicos de las Cuencas Sedimentarias del Uruguay. **Acta Geológica Leopoldensia**, 12 (29): 35-36. Brasil.
- DE VALAIS, S.; APESTEGUÍA, S. & UDRIZAR SAUTHIER, D. (2003). Nuevas evidencias de dinosaurios de la Formación Puerto Yeruá (Cretácico), Provincia de Entre Ríos, Argentina. **Ameghiniana** 40(3): 507-511.
- DIAS-BRITO, D.; MUSACCHIO, E.A.; CASTRO, J. C.; MARANHÃO, M.S A.S.; SUÁREZ, J.M. & RODRIGUES, R. (2001). Grupo Bauru: uma unidade continental do Cretáceo no Brasil –

- concepcões baseadas em dados micropaleontológicos, isotópicos e estratigráficos. **Revue de Paléobiologie** 20: 245–304.
- ESTES, R. & BÁEZ, A.M. (1985). Herpetofaunas of North and South America during the Late Cretaceous and Cenozoic: Evidence for interchange? In Stehli, F.G. & Webb, S.D. (eds.), The Great American Biotic Interchange. Plenum Press, New York, pp. 139-197.
- FACCIO, G. 1994. Dinosaurian eggs from the Upper Cretaceous of Uruguay. In: K. Carpenter, J. Horner y K. F. Hirsch (eds.), **Dinosaur eggs and babies.** Cambridge University Press, pp. 7-55.
- ----- FORD, I. & GANCIO, F. 1990. Primer registro fósil in situ de huevos de dinosaurios del Uruguay (Fm. Mercedes). Facultad de Agronomía, **Boletín de Investigación** 26: 1-20.
- ----- & MONTAÑA, J. 1994. Registro fósil in situ de huevos de dinosaurios del Cretácico Superior de Durazno y la presencia de Faveoloolithidae (Zhao et Ding 1976) en huevos de dinosaurios del Uruguay. Paleociencias Serie Didáctica 2: 16-18.
- ----- MONTAÑA, J. & GANCIO, F. 1993. Huevos de dinosaurios del Cretácico de Durazno (Comunicación preliminar). In: Geología y recursos minerales del Departamento de Durazno. Imprenta del M.D.N., Durazno, ). pp. 85-87.
- FERNÁNDEZ GARRASINO, C. 1989. Contribución a la estratigrafía de la mesopotamia central argentina y referencia a la geología de la provincia de Misiones. **Boletín de Informaciones Petroleras** 3ª Ép.: 52-76.
- FORD, I. & GANCIO, F. 1988. Huevos fósiles de dinosaurios en Uruguay. **Notas Informativas de la Facultad de Agronomía** 1 (5): 3. Montevideo. Uruguay.
- ———(1989). Carta Geológica del Uruguay escala 1/100.000 Hoja O-21 Bizcocho. Convenio Facultad de Agronomía-Facultad de Ciencias-DINAMIGE. Montevideo. Uruguay.
- GASPARINI, Z. (1971). Los Notosuchia del Cretácico de América del Sur como un nuevo Infraorden de los Mesosuchia (Crocodylia). **Ameghiniana** 8: 83-103.
- ----- (1996). Biogeographic Evolution of the South American Crocodilians. **Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen** 30: 159-184.
- ----- BUSCALIONI, A.D.; ORTEGA, F. & CALVO, J.O. (1998). Una nueva especie de Araripesuchus (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) del Cretácico Temprano de Patagonia (Argentina). Congreso Uruguayo de Geología, II. Punta del Este. Actas: 177-182.
- GILMORE, C.W. (1946). Reptilian fauna of the North Horn Formation of central Utah. **Geological Survey Professional Paper** 210C: 29-52.

- GOBBO-RODRIGUES, S.G.; PETRI, S.; COIMBRA, J.C. & BERTINI, R.J. (2000). Bioestratigraphic correlations between Bauru, Neuquén and Congo basins, using non-marine ostracodes. Simpósio Brasileiro de Paleoartropodologia, I, Ribeirão Preto, Abstracts: 87-88.
- GONZÁLEZ RIGA, B. (2003). A new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza Province, Argentina. **Ameghiniana** 40: 155-172.
- GOMANI, E.M. (2005). Sauropod dinosaurs from the Early Cretaceous of Malawi. Palaeontologia Electronica 8(1):1-37
- GOÑI, J.C. & HOFFSTETTER, R. (1964). Uruguay. **Lexique Stratigraphique International**, 5 (Amérique Latine, 9a): 1-200. CNRS, Paris.
- GOSO, C. (1999). Análise estratigráfica do Grupo Paysandú (Cretáceo) na Bacia do Litoral Uruguai. Tese de Doutoramento IGCE-UNESP, Rio Claro, 184 pp.
- ---- & PEREA, D. (2004). El Cretácico postbasáltico de la Cuenca litoral del río Uruguay: geología y paleontología. In: Veroslavsky, G.; Ubilla, M. & Martínez, S. (eds.), Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales. Mesozoico. DI.R.A.C., Montevideo, pp. 143-169.
- ----- PEREA, D. & PERINOTTO, J. (1999). Análisis de facies y paleogeografia de la Formación Guichón (Cretácico inferior), en la Cuenca del Litoral, Uruguay. Revista de la Sociedad Uruguaya de Geología, III (6): 2-15.
- HUENE, F. von. (1929a). Los Saurisquios y Ornitisquios del Cretáceo Argentino. **Anales del Museo de La Plata**, 2ª serie, 3: 1-196.
- -----(1934). Nuevos dientes de Saurios del Cretáceo del Uruguay. **Boletín del Instituto Geológico de Uruguay** 21: 13-20.
- JACOBS, L.L.; WINKLER, D.A.; DOWNS, W.R. & GOMANI, E.M. (1993). New material of an Early Cretaceous titanosaurid sauropod dinosaur from Malawi. **Palaeontology** 36: 523-534.
- KELLNER, A.W.A.; CAMPOS, D.A. & TROTTA, M.N.F. (2005). Description of a titanosaurid caudal series from the Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil. **Arquivos do Museu Nacional** 63(3): 529-564.
- LAMBERT, R. (1940). Memoria explicativa de un mapa geológico de reconocimiento del Depto.

- de Paysandú y los alrededores de Salto. **Instituto Geológico del Uruguay,** Boletín 27: 1-41.
- LEANZA, H.A.; APESTEGUÍA, S.; NOVAS, F.E. & DE LA FUENTE, M.S. (2004). Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. Cretaceous Research 25: 61-87.
- LYDEKKER, R. (1893). Contributions to the study of the fossil vertebrates of Argentina. I. The dinosaurs of Patagonia. **Anales del Museo de La Plata** 2: 1-14.
- MAKOVICKY, P.J.; KOBAYASHI, Y. & CURRIE, P.J. (2004). Ornithomimosauria. Pp. 137-150 in Weishampel, D.B.; Dodson, P. & Osmólska, H. (eds.). **The Dinosauria**. Second Edition. University of California Press, Berkeley-Los Angeles-London.
- MANERA DE BIANCO, T. (2000). Nuevas observaciones acerca de las cáscaras de huevo de dinosaurio del Cretácico Superior del Cerro Blanco, Yaminué, provincia de Río Negro, Argentina. **Ameghiniana** 37: 23R.
- ----- & CALVO, J.O. (2001). Primer registro de restos embrionarios de dinosaurios en la provincia de Río Negro. **Ameghiniana** 38(4), Suplemento: 12R.
- MARTINELLI, A.G. & FORASIEPI, A.M. (2004). Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Rio Negro province, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie, 6(2): 257-305.
- MARTÍNEZ, R.D., GIMÉNEZ, O., RODRÍGUEZ, J. LUNA, M. Y LAMANNA, M.C. (2004). An articulated specimen of the basal Titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) Epachthosaurus sciuttoi from the Early Late Cretaceous Bajo Barreal Formation of Chubut Province, Argentina. Journal of Vertebrate Paleontology 24: 107-120.
- MARTÍNEZ, S. & VEROSLAVSKY, G. (2004). Registros no depositacionales del Terciario Temprano de Uruguay. En: Veroslavsky, G., Ubilla, M. y Martínez, S (eds.), Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales. Cenozoico. DIRAC, pp. 63-82.
- MIKHAILOV, K.E. (1997). Fossil and Recent eggshell in amniotic vertebrates: fine structure, comparative morphology and classification. **Palaeontological Association, Special Papers in Paleontology** 56, Londres, 80 pp.
- -----; BRAY, E.S. & HIRSCH, K.F. (1996). Parataxonomy of fossil egg remains (veterovata): Principles and applications. **Journal of Vertebrate Paleontology** 16: 763-769.
- MONES, Á. (1980). Nuevos elementos de la paleoherpetofauna del Uruguay (Crocodilia y Dinosauria). Il Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología, Buenos Aires, Actas (1): 265-277.

- ----- (1997). Los vertebrados mesozoicos del Uruguay y sus relaciones con los de áreas vecinas. Pp. 205-222 in Arroyo Cabrales, J. & Polaco, O.J. (coords.), Homenaje al Profesor Ticul Álvarez. Colección Científica 357: 205-222. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.
- NORMAN, D.B. (2004). Basal Iguanodontia. In: Weishampel, D.B., Osmólska, H., and Dodson, P. (eds.), **The Dinosauria**. 2nd edition.University of California Press, Berkeley, pp. 413-437
- NOVAS, F.E.; CAMBIASO, A. & AMBROSIO, A. (2004). A new basal iguanodontian (Dinosauria, Ornithischia) from the Upper Cretaceous of Patagonia. Ameghiniana 41(1):75-82.
- PEREA, D.; SOTO, M.; VEROSLAVSKY, G.; RINDERKNECHT, A; UBILLA, M. & LECUONA, G. (2006). First record of sauropod bones (Titanosauridae) and eggshells (Sphaerovum) from Guichón Formation, Uruguay, and its Late Cretaceous age. Ameghiniana 43(4, supl.): 51R-52R.
- ----- & UBILLA, M. (1994). Tetrápodos precenozoicos del Uruguay II: comentarios sobre nuevos restos de Titanosauridae (Depto. de Río Negro). **Paleociencias Serie Didáctica** 2: 13-14.
- PERINOTTO, J.A.J. & GOSO, C. (1998). Litofacies da Fm. Guichon (Ks) na regiao de Paso Hervidero (Dpto. de Paysandu-Uruguai). In: Congreso Uruguayo de Geologia, II. Actas: 70-74.
- POL, D. (1999). El esqueleto postcraneano de Notosuchus terrestris (Archosauria: Crocodyliformes) del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina y su información filogenética. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina. 158 pp. Unpublished.]
- ------ & NORELL, M.A. (2004)a. A new crocodyliform from Zos Canyon Mongolia. **American Museum Novitates** 3445: 1-36.
- ----- & NORELL, M.A. 2004b. A new gobiosuchid crocodyliform taxon from the Cretaceous of Mongolia. American Museum Novitates 3458: 1-31.
- POWELL, J.E. (1986). Revisión de los Titanosauridae de América del Sur. Universidad Nacional de Tucumán, Tesis Doctoral, 340 pp.
- -----. (1987a). The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. Part VI The titanosaurids. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales** III(3): 147-153.
- ----. (1987b). Morfología del esqueleto axial de

- los dinosaurios titanosáuridos (Saurischia, Sauropoda) del estado de Minas Gerais, Brasil. Anais do X Congreso Brasileiro de Paleontologia 1: 155-171.
- PRECIOZZI, F.; SPOTURNO, J.: HEINZEN, W. & ROSSI, P. (1985). Carta geológica del Uruguay a escala 1:500.000. Dirección Nacional de Minería y Geología, Ministerio de Industria y Energía, Montevideo. 90 pp.
- RUSCONI, C. (1933). Sobre reptiles cretáceos del Uruguay (Uruguayschus Aznarezi n. g. n. sp.) y sus relaciones con los notosúquidos de Patagonia. **Instituto Geológico del Uruguay** 19: 1-64.
- SALGADO, L. (1996). Pellegrinisaurus powelli nov. gen. et sp. (Sauropoda, Titanosauridae) from the Upper Cretaceous of Lago Pellegrini, northwestern Patagonia, Argentina. **Ameghiniana** 33: 355-365.
- -----(2003a). Should we abandon the name Titanosauridae?: some comments on the taxonomy of titanosaurian sauropods (Dinosauria). **Revista Española de Paleontología** 18: 15-21.
- ----- (2003b). Considerations on the bony plates assigned to titanosaurs (Dinosauria, Sauropoda). **Ameghiniana** 40(3): 441-456.
- -----; APESTEGUÍA, S. & HEREDIA, S. (2005). A new specimen of Neuquensaurus australis, a Late Cretaceous saltasaurine titanosaur from North Patagonia. **Journal of Vertebrate Paleontology** 25(3):623-634.
- -----; CORIA, R.A. & CALVO, J.O. (1997). Evolution of titanosaurid sauropods. I: phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. **Ameghiniana** 34: 3-32.
- SIMÓN, M.E. (2006). Dinosaur eggshells from the Allen Formation (Campanian-Maastrichtian), at Salitral Moreno, Río Negro Province, Argentina. **Ameghiniana** 43(3): 513-528.
- SOTO, M. (2005). Especulaciones sobre Uruguaysuchus (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia). **VIII Jornadas de Zoología del Uruguay,** Montevideo, Actas: 108.
- ----- & CAMBIASO, A. (2006). Reinterpretación de los dientes de dinosaurios de la Formación Guichón: iguanodontes basales y terópodos no ornitomímidos. **Ameghiniana** 43(4, supl.): 55R-56R.
- -----; PEREA, D. & DA SILVA, J. (2007). Nuevos aportes al conocimiento de los vertebrados del Mesozoico uruguayo. Actas del V Congreso Uruguayo de Geología, 10 al 12 de octubre de 2007, Montevideo. [versión CD-ROM]
- SPRECHMANN, P.; BOSSI, J. & DA SILVA, J. (1981). Cuencas del Jurásico y Cretácico de América del Uruguay. In Volkheimer, W. & Mussachio, E. A. (eds.), Cuencas sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur. Comité Sudamericano para el Jurásico y Cretácico, Buenos Aires, pp. 239-270.
- TAUBER, A.A. (2007). Primer yacimiento de huevos de dinosaurios (Cretácico Superior) de la provincia de La Rioja, Argentina. **Ameghiniana** 44(1): 11-28.

- TROTTA, M.N.F.; CAMPOS, D. DE A. & KELLNER, A.W.A. (2002). Unusual caudal vertebral centra of a titanosaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the continental Upper Cretaceous of Brazil. **Boletim do Museo Nacional, nova série, Geologia**, 64:11 pp.
- UBILLAM, VEROSLAVSKY G & MARTÍNEZ S, (2004). El Mesozoico. In: Veroslavsky, G., Ubilla, M. y Martínez, S (eds.), Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales. Mesozoico. DIRAC, pp. 13-34.
- VERDE, M. & SOTO, M. (2005). Sobre una asociación de huevos de dinosaurios y coprolitos del Cretácico Superior de Uruguay. **Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, XXI**, Plaza Huincul. Actas: 42.
- VEROSLAVSKY, G.; DE SANTAANA, H. & ROSSELLO, E. (2004). Depósitos del Jurásico y Cretácico Temprano de la región meridional de Uruguay. El lineamiento Santa Lucía-Aiguá-Merín. In: Veroslavsky, G., Ubilla, M. y Martínez, S (eds.), Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales. Mesozoico. DIRAC, pp. 117-142.
- WILSON, J.A., (2002). Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. **Zoological Journal** of the Linnean Society 136: 217-276.
- -----(2005). Morphological patterns in sauropod evolution. In: Curry Rogers, K. A. & Wilson, J. A. (eds.), **The Sauropods: Evolution and Paleobiology**. University of California Press, Berkeley, pp. .

- -----(2006). An introduction to titanosaur phylogeny and evolution. **Jornadas sobre Dinosaurios y su Entorno**, III, Burgos. Actas: 169–190.
- -----& CARRANO, M.T. (1999). Titanosaurs and the origin of "wide-gauge" trackways: a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion. **Paleobiology** 25: 252-267.
- ---- MARTÍNEZ, R. N. & ALCOBER, O. (1999). Distal tail segment of a titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza, Argentina. Journal of Vertebrate Paleontology 19(4): 591-594.
- ------& SERENO, P.C. (1998). Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. Society of Vertebrate Paleontology, Memoir 5: 1-68. [Journal of Vertebrate Paleontology 18, sup.]
- -----& UPCHURCH, P. (2003). A revision of Titanosaurus Lydekker (Dinosauria - Sauropoda), the first dinosaur genus with a 'Gondwanan' distribution. Journal of Systematic Palaeontology 1:125-160.
- ZAHER, H.; POL, D; CARVALHO, A. B.; RICOMINI, C.; CAMPOS, D. & NAVA, W. (2006). Redescription of the cranial morphology of Mariliasuchus amarali, and its phylogenetic affinities (Crocodyliformes, Notosuchia). American Museum Novitates 3512: 1-40.

Recibido: 4 de Setiembre de 2008 Aceptado: 27 de Diciembre de 2009