



**Universidad Nacional del
Comahue
Centro Regional Universitario
Bariloche**



**LOS SAURÓPODOS DE CERRO DE LOS LEONES,
FORMACIÓN LOHAN CURA (CRETÁCICO INFERIOR),
PROVINCIA DEL NEUQUÉN:
OSTEOLOGÍA Y RELACIONES FILOGENÉTICAS**

Trabajo de Tesis para optar al Título de Doctor en Biología:

Postulante: Lic. Flavio Bellardini

Director: Dr. Rodolfo Aníbal Coria

2020

RESUMEN

La presente Tesis Doctoral tiene como objeto de estudio los materiales fósiles de dinosaurios saurópodos procedentes de los afloramientos cretácicos de la Formación Lohan Cura (Aptiano-Albiano), ampliamente expuestos en la localidad de Cerro de los Leones, al sureste de la ciudad de Picún Leufú (Provincia del Neuquén, Patagonia, Argentina). Estos materiales, junto a numerosos otros fósiles de vertebrados e invertebrados, fueron recolectados durante las campañas paleontológicas realizadas desde el 1996 hasta el 2004 bajo la dirección del Dr. José Bonaparte (1928-2020), y están representados por diferentes ejemplares de saurópodos de gran tamaño, algunos de los cuales en buenas condiciones de preservación y parcialmente articulados.

El objetivo principal de esta tesis es contribuir al conocimiento osteológico, morfológico y filogenético de estos ejemplares de dinosaurios saurópodos, entre los cuales se reconocen dos taxones formalmente establecidos, *Agustinia ligabuei* Bonaparte, 1999 y *Ligabuesaurus leanzai* Bonaparte et al., 2006, así como materiales inéditos recolectados en diferentes sectores y niveles fosilíferos del Cerro de los Leones. Para lograr con el objetivo principal, se realizaron distintas tareas, tanto de campo, como de laboratorio y de gabinete, y cuyos resultados se encuentran sintetizados en la presente Tesis Doctoral. A tal propósito, entre el 2014 y el 2016 se organizaron cinco campañas paleontológicas en el Cerro de los Leones, dos de exploración y tres de excavación, las cuales permitieron reconocer nuevos sitios fosilíferos y hallar materiales inéditos referibles a *Ligabuesaurus leanzai*. Estas campañas se llevaron a cabo en colaboración con el Museo Municipal “Carmen Funes” de Plaza Huincul y fueron en parte financiadas por los subsidios otorgados por la “Jurassic Foundation” (Grant 2014). Paralelamente, más de veinte ejemplares fósiles, entre dientes, elementos axiales y apendiculares, la mayor parte de los cuales inéditos, fueron preparados mecánicamente en las instalaciones del Museo Municipal de Plaza Huincul. Además, se realizaron estudios paleohistológicos sobre diez cortes delgados obtenidos de las estructuras óseas atribuidas a *Agustinia* como osteodermos, los cuales permitieron descartar dicha asignación y reevaluar la mayor parte de dichas estructuras como costillas cervicales y dorsales incompletas y alteradas diagenéticamente.

Se visitaron cinco repositorios paleontológicos dentro de la Provincia del Neuquén (MUC-PV, MCF, MMCH, MOZ, MAU), y tres dentro del territorio Nacional (MACN, IANIGLA, CRILAR), lo que permitió acceder de manera directa a más de treinta ejemplares de dinosaurios saurópodos, de los cuales se obtuvieron medidas, fotos, y datos morfológicos fundamentales para la codificación de los caracteres y los análisis filogenéticos correspondientes.

Con el desarrollo de esta tesis doctoral se amplía el conocimiento anatómico de los saurópodos de la Formación Lohan Cura, permitiendo así la revisión y el incremento de los datos morfológicos, así como análisis filogenéticos más detallados y actualizados. Con el objetivo de establecer una determinación taxonómica más precisa y definir las relaciones filogenéticas de los taxones de Cerro de los Leones dentro de Sauropoda, se elaboró una matriz de datos de 96 taxones de dinosaurios saurópodos y 471 caracteres

morfológicos craneanos y postcraneanos. Los resultados de los análisis filogenéticos aquí presentados permitieron poner a prueba las hipótesis iniciales relativas a *Agustinia ligabuei* como una forma de diplodocoideo y a *Ligabuesaurus leanzai* como un titanosaurio basal. Por lo que concierne *Agustinia ligabuei*, se completó la preparación mecánica de algunos elementos del ejemplar holotipo y se realizó una revisión de la osteología, la cual permitió modificar la diagnosis del taxón. De esta forma, la re-descripción y la caracterización del ejemplar holotipo permitieron actualizar y ajustar el análisis filogenético y redefinir la posición de *Agustinia ligabuei* dentro de Sauropoda, que se recuperó como taxon hermano de *Zapalasauros bonapartei* Salgado et al., 2006 en la base de la familia Rebbachisauridae.

Por otro lado, la reactivación de los trabajos de campo en la localidad de donde proceden los ejemplares holotipo y la preparación de materiales inéditos, permitieron ampliar el conocimiento osteológico de *Ligabuesaurus leanzai* y reconsiderar los caracteres diagnósticos del taxón. De esta forma se pudo incrementar el número de caracteres codificados y realizar un análisis filogenético novedoso que recuperó a *Ligabuesaurus leanzai* como taxon hermano de *Andesaurus* Calvo y Bonaparte, 1991 estrechamente relacionado a la evolución temprana de los Titanosauria.

Por último, en esta tesis se presentan los elementos apendiculares de un ejemplar de dinosaurio saurópodo inédito procedentes del mismo nivel fosilífero que el holotipo de *Ligabuesaurus leanzai*, cuyos caracteres permiten diferenciarlo de los otros taxones del Cerro de los Leones, indicando una diversidad de saurópodos más amplia que la anteriormente conocida.

ABSTRACT

The purpose of this thesis is the study of the several sauropod fossil remains coming from the Lohan Cura Formation (Aptian-Albian) outcrops, which are widely exposed in the Cerro de los Leones locality, to the southeast of the Picún Leufú city (Neuquén Province, Patagonia, Argentina). These materials were collected during the field works directed by the palaeontologist Dr. José Bonaparte (1928-2020) and carried out from 1996 to 2004; these yielded many invertebrate and vertebrate fossil evidence, such as gasteropods, bivalves, turtles, pterosaur and dinosaur remains that allow to reconstruct part of the Early Cretaceous ecosystem, at least in the south of Neuquén Basin. Among these fossils are different specimens of large sauropods, some of them in good condition and partially articulated. The aim of this thesis is to contribute to the osteological, morphological, and phylogenetic knowledge of these sauropod dinosaurs, among which two formally established taxa are recognized: *Agustinia ligabuei* Bonaparte, 1999 and *Ligabuesaurus leanzai* Bonaparte et al., 2006. Furthermore, new fossil bones collected in different sectors and fossiliferous levels of the Cerro de los Leones are here presented.

To achieve the main goal of this thesis, different tasks were carried out, among which the results of the new field and laboratory works, as well as morphological and phylogenetic analyses are here synthesized. In this sense, between 2014 and 2016, five paleontological palaeontological expeditions in different sites of the Cerro de los Leones locality were organized, which allow to recognize new fossil sites and found new materials referred to *Ligabuesaurus leanzai*. These campaigns were carried out in collaboration with the Municipal Museum “Carmen de Patagones” in Plaza Huincul and were partially supported by the “Jurassic Foundation” grant (2014).

At the same time, more than twenty fossil materials, including teeth, axial and appendicular elements, most of them unpublished, were mechanically prepared in the Museo Municipal of Plaza Huincul, to allow both their osteological and morphological analysis, as well as to ensure its preservation.

In addition, paleohistological studies were carried out on ten thin cuts obtained from the bone structures attributed to *Agustinia*, which allowed to re-evaluate most of these structures as incomplete and diagenetically altered cervical and dorsal ribs.

Five paleontological repositories in the Neuquén Province (MUC-PV, MCF, MMCH, MOZ, MAU) and other three argentine museums (MACN, IANIGLA, CRILAR) were visited to access to more than thirty specimens of dinosaur sauropods, so to obtain measurements, photos, and morphological data for the phylogenetic analyses.

With this thesis, the anatomical, morphological, and phylogenetic knowledge of Lohan Cura Formation sauropods is improved. To establish a more precise taxonomic determination and define the phylogenetic relationships of the Cerro de los Leones dinosaur taxa within Sauropoda, a novel sampling of characters and taxa was sorted, which allowed a new data matrix of 96 taxa and 471 morphological characters. The results of the phylogenetic analysis presented in this thesis allow to test the initial hypotheses regarding *Agustinia ligabuei* as a form of diplodocoid and *Ligabuesaurus leanzai* as a basal titanosaur.

Considering *Agustinia ligabuei*, the mechanical preparation of some elements of the holotype specimen was completed and a revision of the osteology was carried out, which allowed modifying the osteology and the taxon diagnosis.

The re-description and characterization of the holotype allowed updating and adjusting the phylogenetic analysis and redefining the position of *Agustinia ligabuei* within Sauropoda, which was recovered as the sister taxon of *Zapalasauros bonapartei* Salgado et al., 2006 to the base of the family Rebbachisauridae.

On the other hand, the reactivation of field work in the type locality and the preparation of unpublished materials, allowed expanding the osteological knowledge of *Ligabuesaurus leanzai* and reconsidering the diagnostic features of this taxon. In this way, it was possible to increase the number of encoded characters and carry out a new phylogenetic analysis that recovered *Ligabuesaurus leanzai* as the sister taxon of *Andesaurus* Calvo and Bonaparte, 1991, both closely related to the early stage of Titanosauria evolution.

Finally, in this thesis the appendicular elements of an unpublished specimen from the same fossil level as the holotype of *Ligabuesaurus leanzai* are presented, whose characters allow it to be differentiated from the other taxa of Cerro de los Leones, indicating a diversity of sauropods broader than the previously known.

Índice

RESUMEN.....	2
ABSTRACT	4
AGRADECIMIENTOS	9
ABREVIATURAS INSTITUCIONALES.....	12
CAPÍTULO I.....	14
INTRODUCCIÓN	14
I.1. Objetivos	14
I.2. Estructura de la tesis	16
I.3. Materiales y métodos	17
I.3.1. Materiales: osteología	17
I.3.2. Trabajo de campo: campañas de exploración y excavación	18
I.3.3. Trabajo de laboratorio: preparación mecánica	19
I.3.4. Curaduría	21
I.3.5. Histología	22
I.3.6. Análisis filogenético	24
I.3.7. Muestreo taxonómico	25
I.3.8. Lista de caracteres	26
I.3.9. Conformación de la matriz de datos	26
I.3.10. Busqueda de los MPT (most parsimonious trees)	29
I.3.11. Interpretación de los resultados	29
I.3.12. Medidas de soporte	30
CAPITULO II.....	31
CONTEXTO GEOLÓGICO DE LOS TAXONES TRATADOS EN ESTA TESIS	31
II.1. La Cuenca Neuquina: generalidades	31
II.2. El Grupo Bajada del Agrio	36
II.2.1. La Formación La Amarga	41
II.2.2. La Formación Lohan Cura	43
II.3. Contenido paleontológico de la Fm. Lohan Cura	46
II.3.1. Cerro Aguada del León	46
II.3.2. Cerro de los Leones	47
CAPITULO III	56
GENERALIDADES DE LOS SAURÓPODOS.....	56
III.1. Sauropoda	56

III.1.1. Eusauropoda	59
III.1.2. Neosauropoda	60
CAPITULO IV	66
OSTEOLOGÍA Y RELACIONES FILOGENÉTICAS DE <i>AGUSTINIA LIGABUEI</i>	
BONAPARTE, 1999.....	66
IV.1. Sistemática paleontológica.....	66
IV.2. Descripción y comparación.....	70
IV.3. Análisis filogenético	127
IV.3.1. Mapeo caracteres comunes.....	132
IV.3.2. Hipótesis alternativas	135
IV.4. Caracteres diagnósticos de <i>Agustinia</i> y comparaciones con otros Rebbachisauridae	137
IV.4.1. Comentarios sobre la revisión de la diagnosis de <i>Agustinia</i>	137
IV.4.2. Comparación con otros Rebbachisauridae	142
IV.4.2.1. Comparación con rebaquisáuridos del Grupo Bajada del Agrio.....	143
IV.4.2.2. Comparación con otros rebaquisáuridos.....	152
IV.5. Paleohistología de las costillas de <i>Agustinia</i>	167
IV.5.1. Histología de las estructuras óseas de <i>Agustinia</i>	167
IV.5.2. Discusión.	171
IV.5.3. Conclusiones.	172
IV.6. Consideraciones finales	173
IV.7. Historia evolutiva de Rebbachisauridae	176
IV.7.1. Dispersión de la familia Rebbachisauridae	179
IV.7.2. Diversificación de la familia Rebbachisauridae	183
CAPITULO V	188
OSTEOLOGÍA Y RELACIONES FILOGENÉTICAS DE <i>LIGABUESAURUS LEANZAI</i>	
BONAPARTE, GONZÁLEZ RIGA Y APESTEGUÍA, 2006.....	188
V.1. Sistemática paleontológica	189
V.2. Descripción y comparación	199
V.3. Análisis filogenético	294
V.3.1. Mapeo de caracteres comunes	298
V.3.2. Hipótesis alternativas	302
V.4. Caracteres diagnósticos de <i>Ligabuesaurus</i> y comparaciones con otros	
Andesauridae	303
V.4.1. Comentarios sobre la revisión de la diagnosis de <i>Ligabuesaurus</i>	304

V.4.2. Comparación con otro Andesauridae	305
V.5. Discusión	311
V.6. Historia evolutiva de Titanosauria	317
V.6.1. Origen de Andesauroida	321
V.6.2. Dispersión de Andesauroida	323
V.6.3. Diversificación de Andesauroida.	324
CAPITULO VI.....	327
OSTEOLOGÍA DE UN NUEVO NEOSAUROPODA INDET.....	327
VI.1. Sistemática paleontológica	327
VI.2. Descripción y comparación	328
VI.3. Comparación con otros saurópodos de la Formación Lohan Cura.....	334
VI.4. Discusión	338
VI.4.1. Hipótesis Alternativas.....	342
VI.5. Consideraciones paleoecológicas	343
CAPITULO VII.....	346
SUMARIO DE RESULTADOS.....	346
VII.1. <i>Agustinia ligabuei</i> Bonaparte, 1999	347
VII.2. <i>Ligabuesaurus leanzai</i> Bonaparte, Gonzalez Riga y Apestegua, 2006.....	348
VII.3. Nuevo neosaurópodo indet. MCF-PVPH-882.....	349
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	351
ANEXO.....	388
1. Tablas.....	388
2. Muestreo taxonómico	395
3. Lista de caracteres	473
4. Codificaciones modificadas	535
5. Matriz de datos en formato TNT	539
6. Libretas de campo del Dr. Bonaparte	557

AGRADECIMIENTOS

Espero que todas y todos aquellos que se involucraron más o menos directamente con el desarrollo de esta tesis comprendan que antes que pensar en ellos, mi primer agradecimiento va, indudablemente, al Dr. José Bonaparte, pionero, paleontólogo, maestro y, sobre todo, apasionado incansable de una disciplina a la cual muchas generaciones de científicos se han acercado gracias a su gran labor. Le agradezco sabiendo que nunca podrá leer estas páginas, pero con la tranquilidad de haberle dado un sincero abrazo en nuestro único encuentro, en su casa, en su mundo, con un calor inesperado. Le agradezco por haber creído en las indicaciones de unos colegas, por haber cruzado medio país para perderse en los faldeos del Cerro de los Leones, por haber picado piedras días tras días, semana tras semanas, año tras año, para devolver a la luz los restos fósiles que hoy intentamos interpretar. Lo agradezco por no haber olvidado estos lugares, ni estos restos, ni todas aquellas personas que de alguna forma permitieron su preservación y su valorización, así como agradezco que haya intentado trasmitirme todos sus recuerdos de aquellas campañas en Cerro de los Leones durante nuestro breve encuentro.

A continuación, mi agradecimiento va, indudablemente, a quien me dio la posibilidad de acercarme a todo lo que significa “Cerro de los Leones”, quien me permitió conocer la historia de este lugar y de sus restos, quien me ofreció ocuparme de ellos, y quien me encargó de darle otra mirada y una nueva interpretación. Agradezco a mi director, el Dr. Rodolfo Coria, quien no solo me permitió todo eso, sino que confió en mi para llevar adelante este proyecto, tal vez por unos años más de lo esperado, pero siempre alentándome para no perder de vista el objetivo principal, así como el tiempo. Su tarea no fue solamente la de capacitarme, guiarme y enseñarme cómo ser un paleontólogo y cómo hacer una buena paleontología, sino que también implicó descubrirse como un paciente maestro de idioma, para corregir hojas y hojas de un castellano precario y entender lo que solo en mi cabeza era claro. Le agradezco por esta gran oportunidad y por sus enseñanzas que marcaron mi vida, no solo profesional, y que darán sus frutos, aunque con mis tiempos y a mi manera.

Agradezco a los amigos y colegas José Luis Carballido, Alejandro Otero e Ignacio Cerda, quienes, en el medio del campo chubutense, insistieron y me alentaron en tomar de vuelta la vía del doctorado, convenciéndome en que era la única posibilidad de crecer

profesionalmente en lo que es mi gran pasión, la paleontología, y para que ésta no fuera y quedara, simplemente, en una pasión.

Agradezco a todas las trabajadoras y trabajadores del Museo Municipal “Carmen Funes” de Plaza Huinul, que por varios años compartieron conmigo los largos días de estudio, preparación y demás tareas y ocupaciones, no siempre laborales. Déjenme agradecer en particular a los técnicos y amigos, Eduardo Montes y Daniel Hernández, quienes me acompañaron durante buena parte de esta gran experiencia y que me enseñaron más de lo que probablemente han podido imaginar. Los extrañaré. Un agradecimiento importante va también al ex intendente de la Municipalidad de Plaza Huinul, Geol. Juan Carlos Giannattasio, quien me dio la posibilidad de trabajar en el Museo en calidad de curador y así poder financiar parte de mis estudios y de mi vida en la región.

Entre quienes estuvieron directamente involucrados en esta tesis se encuentran varios amigos y colegas, pero, entre ellos, quiero agradecer en particular a un grupo especial de compañeros que siempre ha estado presente, y que lo sigue estando, no sólo por cuestiones paleontológicas; agradezco enormemente a Francisco “Pancho” Barrios y a Paulina “Premji” Carabajal por el apoyo en los primeros años de esta experiencia, y a Mattia Baiano y Guillermo Windholz, que todavía siguen empujando, aconsejando, enseñando y compartiendo para salir adelante con los objetivos planeados, y no sólo para esta tesis.

En estos años de estudios he visitado diferentes instituciones tanto de la provincia como del país, y en consecuencia he podido conocer muchos profesionales, técnicos y trabajadores del sector que, de alguna forma, me han permitido avanzar con este trabajo. Entre ellos, agradezco en particular a Leonardo Filippi, Juan Canale, Alberto Garrido, Sebastián Apesteguía, Bernardo González-Riga, y Alejandro Kramarz, no solo por haberme permitido acceder a las colecciones a su cargo, sino también por aportar ideas, conceptos y miradas para mí desconocidas.

Envío un agradecimiento particular también a las autoridades de la Universidad Nacional del Comahue, especialmente a Patricia Gaglioti, Gustavo Pagliari y a Marcela Ojeda, quienes en estos años me han pacientemente asesorado, escuchado y guiado.

Un gracias enorme a los revisores Martinelli, Apesteguía y Otero, quienes aportaron con comentarios y sugerencias en pos de mejorar tanto este manuscrito como los además trabajos que surgirán con esta tesis.

Un saludo particular a Paolo Gandossi, “el tano” verdadero que en el 2009 me invitó a cruzar el océano y a emprender esta grande aventura que recién empieza.

Agradezco enormemente a mis afectos y a mis queridos, y sobre todo a mi familia, siempre más grande y siempre más fuerte, por haber siempre creído en mí y en mis objetivos, a pesar de no entender bien, todavía hoy, el porqué de tanto escribir.

Por último, agradezco a todos los que indirectamente han participado en la realización de este trabajo, con su apoyo, ayuda o, simplemente con su presencia a lo largo de este camino.

ABREVIATURAS INSTITUCIONALES

AMNH, American Museum of Natural History, New York, Estados Unidos; **BP**, Bernard Price Institute for Palaeontological Research, University of the Witwatersrand, Johannesburg; **BYU**, Brigham Young University, Provo, Utah, Estados Unidos; **CPSGM**, Collections Paléontologiques du Service Géologique du Maroc, direction de la Géologie, ministère de l'Énergie et des Mines, Rabat, Marruecos; **CH**, Palaeontological collection, Department of Mineral Resources, Thailand; **CHMO**, Museo Provincial de Ciencias Naturales y Oceanografía, Puerto Madryn, Argentina; **CM**, Carnegie Museum of Natural History, Estados Unidos; **CMNH**, Cleveland Museum of Natural History; **CL**, Cuesta Lonsal, Galve, España; **CLH**, Cuesta Lonsal Herrero, Galve, España; **CPT**, Museo de la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis, Teruel, Aragón, España; **DFMMh**, Dinosaurier-Freilichtmuseum Münchehagen/Verein zur Förderung der Niedersächsischen Paläontologie (e.V.), Alemania; **DMNH**, Denver Museum of natural History, Denver, Estados Unidos; **FMNH**, Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois, Estados Unidos; **FWMSH**, Fort Worth Museum of Science and History, Fort Worth; **HMN**, Humboldt Museum für Naturkunde, Berlin, Alemania; **ISI**, Indian Statistical Institute, Kolkata, India; **ISIR**, Palaeontological collection, Geological Studies Unit, Indian Statistical Institute, India; **IVPP**, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Beijing, China; **IANIGLA-PV**, Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales, Colección Paleovertebrados, Mendoza, Argentina; **LO**, Museo de Losilla, Losilla, España; **LCM**, Leicester City Museum, Leicester; **MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina; **MCF-PVPH**, Museo Carmen Funes, Paleontología de Vertebrados, Plaza Huincul, Neuquén, Argentina; **MCS**, Museo de Cinco Saltos, Río Negro, Argentina; **MCT**, Museu de Ciências da Terra (Departamento Nacional de Produção Mineral), Portugal; **MDS**, Museo de Dinosaurios de Salas de los Infantes, Salas de los Infantes, Burgos, España; **MIGM**, Geological Museum of the Geological and Mining Institute, Lisboa, Portugal; **ML**, Museu da Lourinhã, Paleontology, Lourinhã, Portugal; **MLP**, Museo de La Plata, La Plata, Argentina; **MMCH**, Museo Municipal Ernesto Bachmann, Villa El Chocón, Neuquén, Argentina; **MNHN**, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Francia; **MNN**, Musée National du Níger, Níger; **MOZ**, Museo “Profesor Dr. Juan Olsacher”, Zapala, Neuquén, Argentina; **MPEF**, Museo

Paleontológico “Egidio Feruglio”, Trelew, Chubut, Argentina; **MPCA**, **MPZ**, Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza, Zaragoza, España; **MPS-RV-II**, Museo de Dinosaurios - Paleontología, Salas de los Infantes, Burgos, España; **MSF**, Sauriermuseum Frick, Frick, Suiza; **MUCPv**, Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina; **MZSP**, Museu de Zoologia da Universidade de Sao Paulo, Brasil; **OUMNH**, Oxford University Museum of Natural History, Oxford, Estados Unidos; **PMU**, Palaeontological Museum, Uppsala, Suecia; **PVL**, Fundación Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán, Argentina; **QMF**, Queensland Museum Fossil; **SM**, Sirindhorn Museum, Kalasin Province, Tailandia; **SMA**, Sauriermuseum, Aathal, Suiza; **UE**, Universität Erlangen, Institut für Geologie und Mineralogie, Suiza; **UNPSJB**, Universidad Nacional de la Patagonia “San Juan Bosco”, Comodoro Rivadavia, Chubut, Argentina; **USNM**, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D.C., Estados Unidos; **WN-V**, Vertebrate Paleontology Collection of the Municipality of Bale, Croacia; **YPM**, Yale Peabody Museum; Yale, Estados Unidos; **ZDM**, Zigong Dinosaur Museum, Zigong, China; **Z. PAL**, Palaeobiological Institute of the Polish Academy of Sciences, Varsovia.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN

I.1. Objetivos

La finalidad de esta Tesis Doctoral es ampliar el conocimiento sobre el registro fósil de una asociación de dinosaurios saurópodos de la Fm. Lohan Cura, del Cretácico Inferior la Cuenca Neuquina, a través de análisis osteológicos y filogenéticos de especímenes inéditos y la revisión de aquellos para los cuales la validez y la posición filogenética son dudosas y/o debatidas.

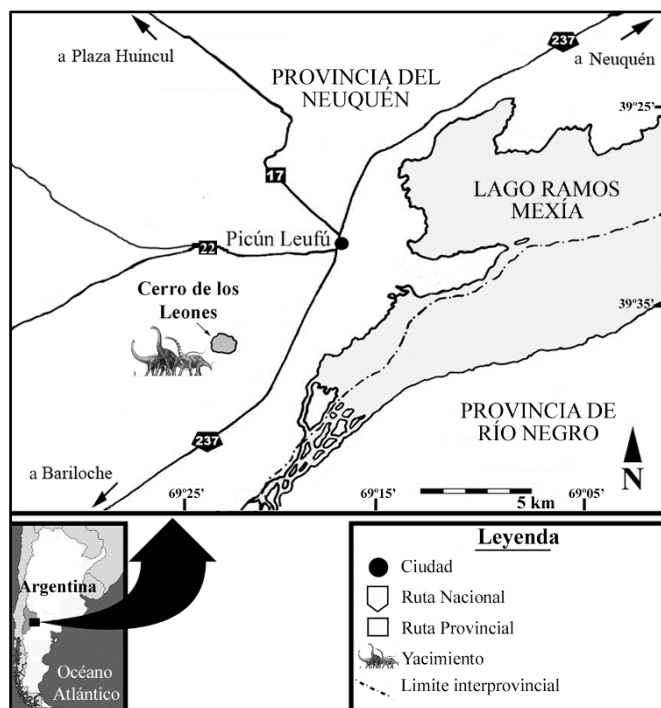


Figura I.1. Ubicación geográfica de Cerro de los Leones, sitio de procedencia de los materiales fósiles objeto de esta Tesis Doctoral.

El objetivo es el estudio de la comunidad de saurópodos procedentes de la localidad de Cerro de los Leones (Picún Leufú, Provincia del Neuquén, Patagonia, Argentina; Fig. I.1), representada por los taxones *Agustinia ligabuei* Bonaparte, 1999 y *Ligabuesaurus leanzai* Bonaparte et al., 2006, y también por otros materiales incompletos e inéditos, cuya caracterización contribuye al conocimiento general acerca de la evolución paleobiológica de Sauropoda.

Además, se plantearon, como objetivos específicos (OE):

- OE-1: contribuir al conocimiento osteológico y morfológico de *Agustinia ligabuei* mediante el reestudio de los materiales.
- OE-2: efectuar un estudio morfológico y paleohistológico de los osteodermos de *Agustinia ligabuei*, al fin de poner a prueba la hipótesis que ellas representarían elementos dérmicos atípicos, dentro de Sauropoda.

- OE-3: establecer una hipótesis filogenética sobre las relaciones de parentesco de *Agustinia ligabuei* dentro del clado Sauropoda.
- OE-4: contribuir al conocimiento osteológico y morfológico de *Ligabuesaurus leanzai* mediante el reestudio de los materiales publicados y la descripción de materiales inéditos.
- OE-5: establecer una hipótesis filogenética sobre las relaciones de parentesco de *Ligabuesaurus leanzai* dentro del clado Sauropoda.
- OE-6: realizar un estudio morfológico de los materiales asignados a saurópodos indeterminados de la Fm. Lohan Cura y efectuar identificaciones taxonómicas más precisas.
- OE-7: proponer una hipótesis sobre la diversidad de saurópodos de la Fm. Lohan Cura dentro de un marco paleoecológico, teniendo en cuenta que diferentes ejemplares de saurópodos neosaurópodos han sido recolectados del mismo nivel fosilífero.
- OE-8: inferir consideraciones paleobiogeográficas en base a la composición faunística de saurópodos de la Fm. Lohan Cura.

Para llegar a estos objetivos, se procedió en primer lugar a la revisión y a la reconstrucción de la procedencia estratigráfica y de la composición osteológica de los diferentes ejemplares procedentes de los niveles de la Fm. Lohan Cura en Cerro de los Leones.

Posteriormente se realizó un estudio morfológico macroscópico de todos los materiales disponibles y, en algunos casos, se implementaron técnicas para análisis microscópicos específicos, como aquellos paleohistológicos sobre las costillas cervicales y dorsales de *Agustinia ligabuei*.

Por último, se utilizaron todos estos datos para completar matrices de caracteres morfológicos útiles, realizar análisis filogenéticos y poner así a prueba las hipótesis sobre las relaciones de parentesco de los ejemplares de Cerro de los Leones dentro de Sauropoda.

Las hipótesis (H) generales para este trabajo son:

- H-1: *Agustinia ligabuei* representa una forma de diplodocoideo.
- H-2: *Ligabuesaurus leanzai* representa una forma de Titanosaurio basal.
- H-3: la diversidad taxonómica de dinosaurios saurópodos para la Fm. Lohan Cura es más amplia de lo registrado hasta el presente.

I.2. Estructura de la tesis

La organización de esta tesis sigue el orden en el que se han trazados los objetivos específicos, teniendo en cuenta la finalidad principal del trabajo, es decir la caracterización de la diversidad de saurópodos de la Fm. Lohan Cura de Cerro de los Leones. De esta manera, una vez detallados los materiales y métodos sobre los cuales se basa este trabajo de tesis en la primera parte de esta Introducción, en el siguiente capítulo (Capítulo II) se trata brevemente sobre la evolución de la Cuenca Neuquina y el contexto geológico y estratigráfico de la Fm. Lohan Cura en general, y de la localidad de Cerro de los Leones y de sus sitios fosilíferos en particular. Además, en este segundo capítulo se exponen también los resultados de los relevamientos y de las correlaciones directas realizadas en el campo, así como las informaciones recaudadas de las libretas de campo, las anotaciones personales y las fotos originales gentilmente brindadas por los protagonistas de las campañas paleontológicas en Cerro de los Leones. El capítulo tercero está dedicado a encuadrar el argumento en general, tratando los fundamentos de Sauropoda, cuyos representantes constituyen el objeto de estudio de esta tesis doctoral.

Los sucesivos tres capítulos (Capítulo IV, V, y VI) representan la sección dedicada a la descripción, comparación y discusión de los diferentes ejemplares de saurópodos procedentes de Cerro de los Leones. Para cada uno de los ejemplares identificados, se analiza la osteología, se revisan los materiales tipo y las diagnósis, sobre todo en caso de revisiones o descripciones de elementos inéditos, así como se realizan nuevas comparaciones. De la misma forma se analizan los resultados obtenidos sobre las relaciones filogenéticas y la distribución de ciertos caracteres morfológicos dentro de Sauropoda, y se ponen a prueba las hipótesis alternativas sobre las relaciones de parentesco de los ejemplares de Cerro de los Leones. Además, el conjunto de los resultados filogenéticos discutidos en estos capítulos, constituyen la base para consideraciones sobre la historia evolutiva de los clados representados en la Formación Lohan Cura, cuyas hipótesis sobre el origen, la dispersión y la diversificación de cada clado son tratadas a final de sus respectivos capítulos.

Los especímenes inéditos, son tratados en un capítulo aparte (Capítulo VI).

Los resultados de los análisis de cada uno de los especímenes tratados en esta tesis vienen unificados en el capítulo final (Capítulo VII), el cual representa un *compendium* de las conclusiones de las diferentes temáticas tratadas. Estos datos amplían el conocimiento sobre la diversidad de saurópodos de la Fm. Lohan Cura, cuyas

implicancias paleoecológicas y paleobiogeográficas permitirán una más precisa reconstrucción de la historia evolutiva de Sauropoda en este sector de la Cuenca Neuquina, por los menos durante el Albiano.

I.3. Materiales y métodos

Esta Tesis Doctoral es el resultado de una serie de tareas realizadas teniendo en cuenta principios, metodologías y protocolos estandarizados, los cuales pueden encontrarse formalizados tanto en bibliografía como en técnicas, especialmente de campo y de laboratorio. En esta sección se detallan tanto los objetos de estudio, representados por restos fosilizados de dinosaurios saurópodos, como las técnicas implementadas para rescatarlos, prepararlos, preservarlos y analizarlos.

I.3.1. Materiales: osteología

Todos los materiales fósiles tratados en esta tesis proceden de los niveles del Miembro Cullín Grande de la Formación Lohan Cura (Albiano) que afloran en la localidad de Cerro de los Leones.

En particular, aquellos que representan el objeto principal de esta tesis, son atribuidos a diferentes especímenes de dinosaurios saurópodos y están constituidos por: los materiales tipo de los taxones *Agustinia ligabuei* Bonaparte, 1999 MCF-PVPH-110 (ver Capítulo IV) y *Ligabuesaurus leanzai* Bonaparte et al., 2006 MCF-PVPH-233 y MCF-PVPH-261 (ver Capítulo V), así como un nuevo taxon de dinosaurio neosaurópodo cuyos elementos (MCF-PVPH-882) procedentes de la “excavación 2” (ver Capítulo VI).

La terminología utilizada para la descripción y la comparación de los elementos osteológicos sigue el trabajo de Romer (1956). Sin embargo, en diferentes ocasiones, y dependiendo del elemento, las condiciones de preservación, la orientación y la particular vista elegida, se han considerado también otras terminologías estándar, como las propuestas por Weishampel et al. (1990, 2004), Harris (2004), Wilson y Sereno (1998) y Wilson (2006). Para las medidas biométricas de algunos elementos apendiculares, ver la sección de tablas en Anexos.

En el caso específico de los elementos de Sauropoda, las definiciones de las láminas y de las fosas presentes en el esqueleto axial siguen la nomenclatura propuesta por Wilson (1999 y 2012) y Wilson et al. (2011). Para la descripción de la morfología dentaria se tomó en cuenta el trabajo de Chure et al. (2010). Para la descripción de las inserciones musculares y de las estructuras a ellas asociadas presentes en el esqueleto apendicular se

tomó como referencia el trabajo de Borsuk-Bialynicka (1977) y Otero (2010, 2018). Para la anatomía de la cintura pélvica se usó la nomenclatura propuesta por Wilson (2011).

I.3.2. Trabajo de campo: campañas de exploración y excavación

Con el fin de ubicar estratigráficamente los sitios de procedencia de los materiales tratados en esta tesis, se organizaron cinco campañas paleontológicas en Cerro de los Leones dirigidas por el autor de esta Tesis, las cuales han incluido tareas de exploración y excavación.

A tal propósito, el estudio de las libretas de campo del Dr. José Bonaparte (libreta 1999, ver Anexo) permitió reconocer cuatro excavaciones en el flanco sur del cerro, (excavaciones n°1, 2, 3 y 4; Fig. I.2).

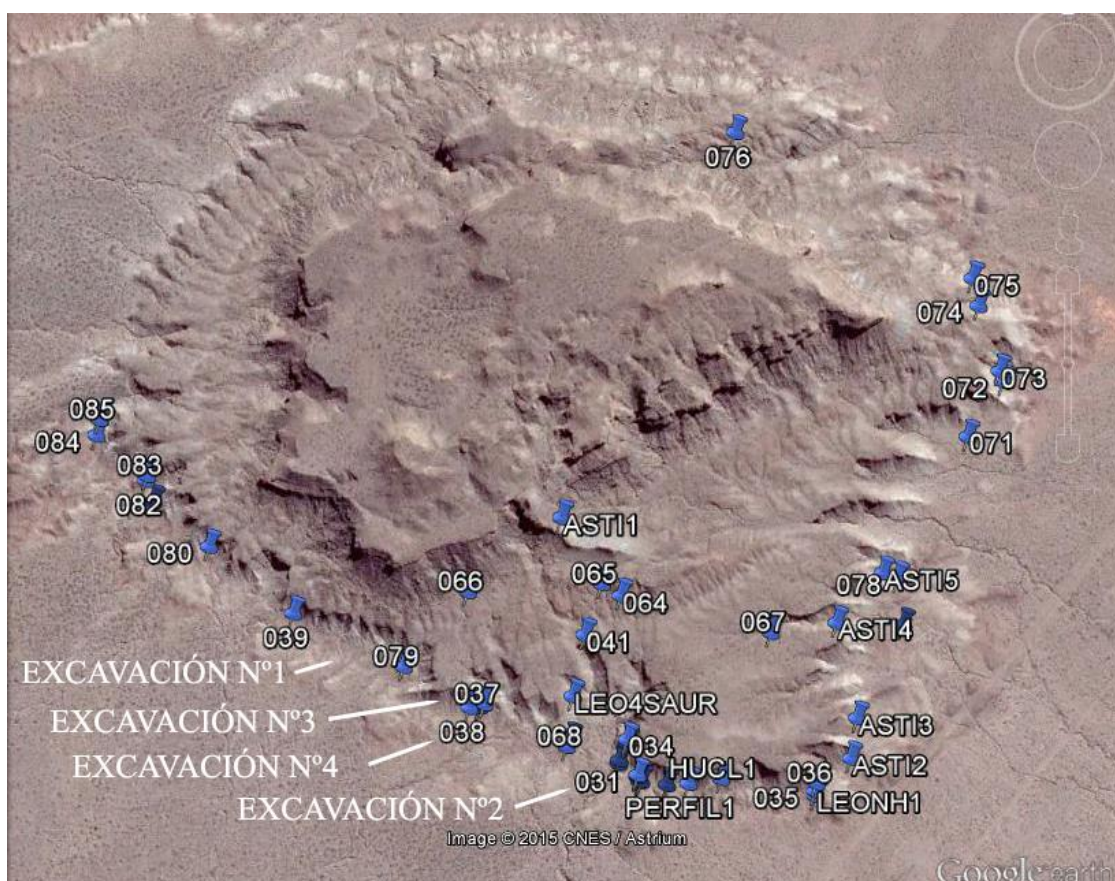


Figura I.2. Imagen satelital de Cerro de los Leones con las marcas de los hallazgos de elementos fósiles preliminarmente referidos a Sauropoda. Punto 31, excavación n°2; punto 38, excavación n°3; punto 37, excavación n°4. La ubicación de la excavación n°1 no fue detectada durante las campañas 2014-2016.

Así, se ha reactivado la extracción de materiales de la excavación n°4 (holotipo de *Ligabuesaurus leanzai*), se reubicaron las excavaciones n°2 (MCF-PVPH-882) y n°3 (MCF-PVPH-228), y se detectaron números nuevos hallazgos paleontológicos, muchos de los cuales referibles a dinosaurios saurópodos de gran tamaño (Fig. I.2 y I.3).

La realización de estas campañas ha incluido el trámite para la obtención de los permisos de la Autoridad de Aplicación (Ley Provincial n°2184/96), el permiso para el acceso a los campos privados, la organización de la logística, la compra de insumos, y la promulgación de la Declaración de Interés Cultural del Cerro de los Leones por parte del Honorable Concejo Deliberante de Picún Leufú.



Figura 1.3. Imágenes de algunas de las tareas de exploración y excavación realizadas durante las campañas paleontológicas en Cerro de los Leones desde el 2014 hasta el 2016. Arriba, a la derecha, la ubicación de las excavaciones n°3 y n°4 del Dr. Bonaparte; abajo, tareas de excavación en el sitio de Ligabuesaurus sobre parte de la cadera y unas vértebras caudales anteriores.

Parte de las campañas organizadas en Cerro de los Leones se financió con un subsidio obtenido de la Jurassic Foundation (2014).

I.3.3. Trabajo de laboratorio: preparación mecánica

Las tareas de preparación de los materiales fósiles procedentes de Cerro de los Leones se realizaron en el Laboratorio de Paleontología del Museo Municipal “Carmen Funes” de Plaza Huincul. La preparación fue exclusivamente mecánica, tanto con herramienta manual, utilizando mazas, puntas, buriles, y exploradores dentales, como neumática, utilizando martillos percutores a aire comprimido modelo Paleo Tools (Micro-Jack n°5 y 6, y Aro), Chicago Neumatics, y de fabricación alternativa (DN-Sons). La reconstrucción y la restauración de los fragmentos se realizaron con diferentes adhesivos de fraguado rápido, como los cianocrilatos líquidos de un componente (ej., Gotita líquida), o las resinas epoxi (“soldaduras en frío”) de dos componentes (ej. Poxipol tipo transparente). Para consolidar los materiales durante la preparación y para la posterior

conservación, se utilizó la resina sintética (metacrilato de etilo) Paraloid B-72 diluida en acetona o alcohol, a diferentes concentraciones (10-15%) dependiendo de la naturaleza y las condiciones de preservación del material (ej., tamaño, porosidad, etc).

En primer lugar, se prepararon algunos de los materiales del ejemplar holotipo de *Agustinia ligabuei* Bonaparte, 1999 (MCF-PVPH-110), tales como unas espinas neurales, costillas, una tibia, una fíbula, y metatarsianos. Las espinas neurales de las vértebras caudales anteriores MCF-PVPH-110/13-20 fueron parcialmente preparadas y acomodadas en bases de yeso según la secuencia anatómica reconstruida sobre la base de su anatomía y la distribución espacial en el sitio de origen. Las espinas neurales de las vértebras dorsales, sacras y caudales anteriores MCF-PVPH-110/21-32 fueron parcialmente preparadas, sobre todo para eliminar los residuos de matriz entre las fosas y las láminas de las espinas neurales. La tibia y la fíbula, originalmente acomodados en una cama de yeso, se mantuvieron articuladas y se dispusieron en una estructura de hierro, a fin de permitir la inclinación y la rotación de estos sin la necesidad de manipularlos directamente. Los metatarsianos fueron consolidados y acomodados en secuencia anatómica en una base de yeso. De las costillas y del fragmento de ilion se eliminaron los hierros que habían sido pegados directamente al hueso.

De los materiales tipo de *Ligabuesaurus leanzai* MCF-PVPH-233 se preparó parcialmente el elemento considerado por Bonaparte et al. (2006) como el maxilar derecho MCF-PVPH-233/01. La eliminación de la matriz permitió reconsiderar la pieza como una secuencia de dientes preservada en matriz sedimentaria y no en hueso. De los materiales inéditos referidos a *Ligabuesaurus* (MCF-PVPH-261) se prepararon tres vértebras cervicales, una vértebra dorsal anterior, dos vértebras dorsales posteriores, una vértebra caudal anterior, parte de un ilion, la porción proximal de un pubis, parte de un fémur, y las epífisis proximales de una tibia y una fíbula articuladas (Fig. I.4).



Figura 1.4. Ejemplo de preparación mecánica de materiales fósiles realizada en el laboratorio del Museo Municipal “Carmen Funes” de Plaza Huincul (Neuquén). A la izquierda, las epífisis proximales de tibia y fibula izquierdas MCF-PVPH-261/13-14 de Ligabuesaurus en vista posterior, antes del trabajo de desarticulación y preparación. A la derecha, las epífisis en vista dorsal, completamente preparadas.

En lo que concierne a los elementos procedentes de las excavaciones n°2 y n°3, las tareas de laboratorio se focalizaron en la sustitución de camas de yeso y estructuras de hierro obsoletas, y en la preservación, mediante el uso de consolidantes.

I.3.4. Curaduría

Todos los elementos tratados en esta tesis se encuentran depositados en la colección de Paleontología de Vertebrados del Museo Municipal “Carmen Funes” de Plaza Huincul, (Provincia del Neuquén, Patagonia, Argentina), y rotulados con el acrónimo general MCF (Museo Carmen Funes), seguido del acrónimo particular PVPH (Paleontología de vertebrados de Plaza Huincul), y de un número progresivo (ej. MCF-PVPH-110). Todos los datos sobre la procedencia geográfica y estratigráfica, la atribución taxonómica, la descripción resumida, la fecha de recolección y el recolector se encuentran guardados y actualizados tanto en el inventario en papel como en el registro digital del Museo Municipal “Carmen Funes”. Los cortes delgados realizados en las estructuras óseas de *Agustinia* Bonaparte, 1999 fueron incluidos en la colección de paleohistología con el acrónimo MCF-PVPH-110-PH.

Para asegurar el resguardo de algunos de los materiales, se realizaron bases de yeso utilizando yeso de alta calidad tipo Paris, moldes de plástico de diferentes medidas dependiendo del tamaño del material a resguardar, y aislantes plásticos para interponer entre el yeso y el hueso para evitar roces y contaminaciones dañosas.

A fin de acomodar los elementos más pesados, alargados, articulados o de manipulación frecuente, se fabricaron estructuras de hierro a medida utilizando varillas

de hierro liso n°8, 10, 12 y planchuelas soldables de 1,5-2-2.5mm, las cuales se moldearon directamente sobre los materiales.

I.3.5. Histología

El análisis paleohistológico presentado en esta tesis fue desarrollado con el fin de testear la hipótesis que las estructuras óseas de *Agustinia ligabuei* Bonaparte, 1999 corresponden a osteodermos. La microestructura de los elementos de *Agustinia* Bonaparte, 1999 fue analizada a través de secciones delgadas obtenidas de cada una de las estructuras óseas de *Agustinia* Bonaparte, 1999 mejor preservadas (Fig. I.5).

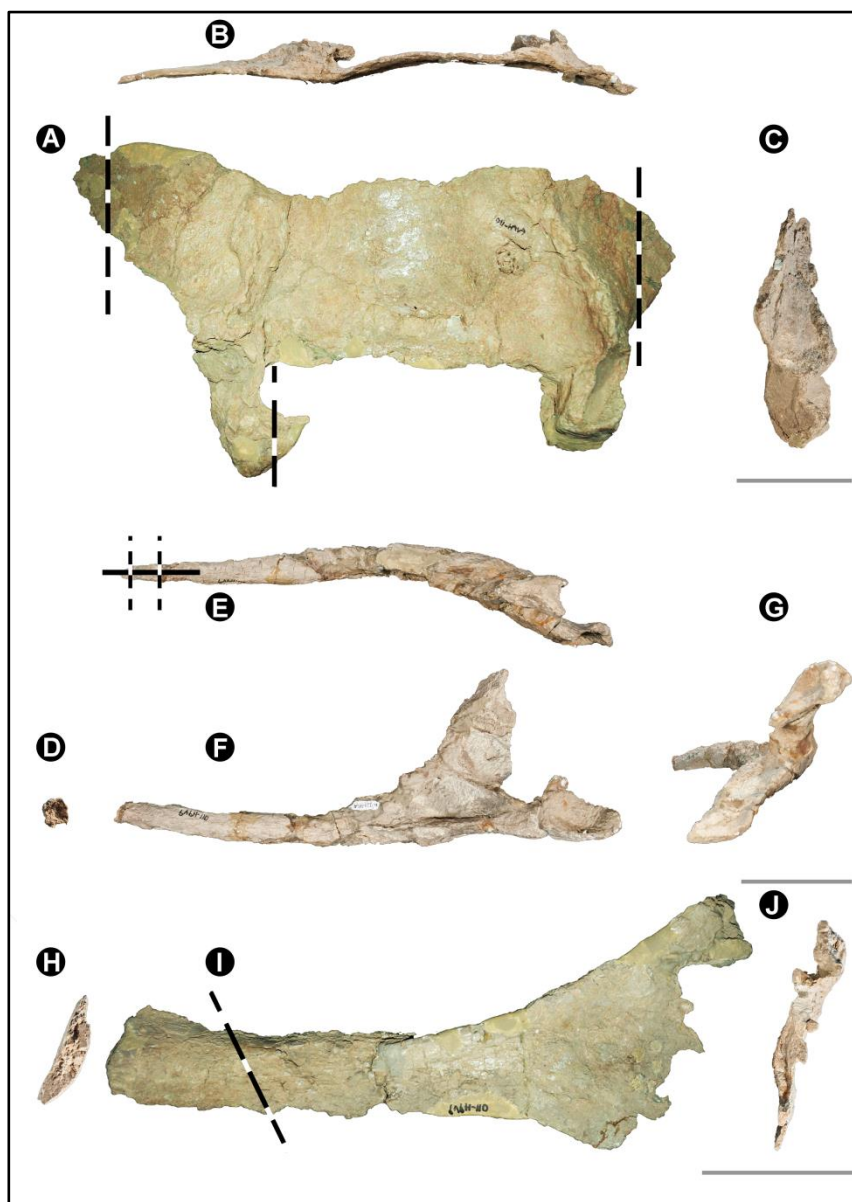


Figura I.5. Ubicación de los cortes tomados en las estructuras óseas de *Agustinia* (Bonaparte, 1999) para la preparación de las secciones delgadas y su análisis paleohistológico. A-C, estructura Tipo 2 (MCF-PVPH-110/08) en vista lateral (A), dorsal (B) y anterior (C). D-G, estructura Tipo 3 (MCF-PVPH-110/10) en vista distal (D), dorsal (E), mediana (F) y proximal (G); H-J, estructura de Tipo 4 (MCF-PVPH-110/03) en vista distal (H), mediana (I) y proximal (J).

Las secciones delgadas se realizaron en el Departamento de Geología de la Universidad Nacional de San Luis, siguiendo las técnicas estandarizadas de preparación petrográfica definidas por Chinsamy y Raath (1992). El elemento propuesto originalmente como el único representante del morfotipo Tipo 1 (MCF-PVPH-110/04), ha sido reconsiderado como un fragmento de la estructura de Tipo 4 tras una nueva preparación del material y la comparación con las otras estructuras óseas. De esta forma, la original clasificación de Bonaparte (1999) se reduce a tres morfotipos: Tipo 2, 3 y 4. De esta manera, de la estructura Tipo 2 (fragmento de ílion MCF-PVPH-110/08) se tomaron tres muestras, dos de la porción laminar y una de los “procesos basales” (fragmentos de costillas sacras, ver descripción capítulo IV), de las cuales se obtuvieron tres secciones delgadas transversales (MCF-PVPH-110/08-PH-01, MCF-PVPH-110/08-PH-02, y MCF-PVPH-110/08-PH-03). De la estructura ósea Tipo 3 (costilla cervical MCF-PVPH-110/10) se muestreó la porción cilíndrica (vástago), de la cual se obtuvieron tres secciones: dos transversales (MCF-PVPH-110/10-PH-01 y MCF-PVPH-110/10-PH-02), y una paralela al eje principal del elemento (MCF-PVPH-110/10-PH-03). Por otro lado, de la estructura de Tipo 4 (costilla dorsal MCF-PVPH-110/03) se muestreó la porción laminar, de la cual se obtuvo una sección oblicua al eje principal del hueso (MCF-PVPH-110/03-PH-01). Todas las secciones delgadas se analizaron usando un microscopio petrográfico de luz polarizada LabKlass, mientras que las fotos se obtuvieron con una cámara digital Nikon Coolpix 4500. La nomenclatura y las definiciones de las estructuras citadas en esta tesis proceden de Francillont-Vieillot et al. (1990) y Chinsamy-Turan (2005).

Con el objetivo de testear las diferentes hipótesis sobre el origen de las estructuras óseas de *Agustinia* se analizó primeramente la histología de diferentes elementos óseos de dinosaurios saurópodos, como osteoderms y costillas cervicales y dorsales (Tabla I.1, ver Anexo 1). Los osteoderms de comparación proceden del titanosaurio *Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell, 1980 (PVL-4017-113) y de dos titanosaurios indeterminados (MCS-PV-181, MCS-PV-184, Cerda et al., 2015). Por otro lado, las secciones delgadas de las costillas proceden del titanosaurio *Bonitasaura salgadoi* Apesteguía, 2004 (MPCA-460), y de un titanosaurio indeterminado, del cual se analizó una costilla cervical (MCS-PV-u.e., Cerda, 2009).

En cuanto la morfología general y la histología de estos elementos comparativos han sido tratadas ampliamente en trabajos previos (Cerda 2009; Cerda y Powell 2010; Gallina 2012; Cerda et al. 2015a, 2015b), en esta tesis se hace referencia exclusivamente

a las características histológicas generales. Por último, los resultados obtenidos fueron comparados con varias fuentes bibliográficas, particularmente Klein et al. (2012) y Waskow y Sander (2014).

I.3.6. Análisis filogenético

Con el objetivo de definir las relaciones de parentesco de los taxones objeto de esta tesis en el marco de la sistemática filogenética, se procedió a la realización de análisis cladísticos cuyos fundamentos se basan sobre los principios de monofilia, sinapomorfía, y parsimonia (Hennig, 1950).

De esta forma, según el principio de la monofilia, se clasifican las relaciones de parentesco de los taxones mediante la definición progresiva de grupos hermanos (taxones o clados hermanos) sobre la base de sus similitudes morfológicas (definida a través del muestreo de caracteres), y teniendo en cuenta que los únicos grupos considerados válidos son aquellos para los cuales se implica la presencia de un ancestro común. Con el fin de analizar detalladamente las relaciones así obtenidas, esta tesis se basa sobre el principio de monofilia, que tiene en cuenta el ancestro común y también a todos sus descendientes.

A este principio se tiene que sumar el concepto de sinapomorfía, herramienta fundamental para definir las evidencias válidas para justificar las relaciones filogenéticas (Hennig, 1953). En el presente trabajo, estas evidencias válidas están representadas por caracteres morfológicos apomórficos derivados y compartidos (sinapomorfías). A través de este principio se procede a la distinción entre los caracteres menos derivados (plesiomórficos) y aquellos más derivados (apomórficos), al reconocimiento de cada uno de estos en los taxones analizados, y así a la caracterización de las relaciones de parentesco con el análisis filogenético.

La tercera metodología aplicada para establecer las relaciones de parentesco está representada por el principio de parsimonia, que, mediante el concepto de similitud derivada, permite cuantificar la monofilia de los grupos filogenéticos reconocidos (taxones o clados), de forma probabilística y proporcional a la cantidad de sinapomorfias no contradictorias encontradas en cada uno de ellos (Hennig, 1966). Por último, la necesidad de tratar los resultados obtenidos de forma cuantitativa, se implementa la metodología de la cladística moderna (Farris, 1970), mediante la cual se traducen y visualizan las relaciones de parentesco obtenidas a través de árboles filogenéticos cuya longitud se expresa en el menor número de modificaciones en los pasos evolutivos necesarios para su misma resolución.

A continuación, se detallan los principios según los cuales se eligieron los elementos con los cuales se realizó la búsqueda de dichas relaciones filogenéticas más parsimoniosas, representados tanto por especies de dinosaurios saurisquios sauropodomorfos de diferente procedencia geográfica y cronológica (ver muestreo taxonómico en Anexo 2), así como por caracteres morfológicos craneanos y postcraneanos inéditos, o de distintas fuentes bibliográficas (ver muestreo de caracteres en Anexo 3).

I.3.7. Muestreo taxonómico

Los taxones considerados para la conformación de la matriz de datos representan las Unidades Taxonómicas Operativas (OTUs, en sus siglas en Inglés) y constituyen el muestreo taxonómico que, en la presente Tesis Doctoral, está compuesto por 96 especies de dinosaurios sauropodomorfos, 86 de las cuales proceden del trabajo de referencia Canudo et al. (2018). De los taxones propuestos por Canudo y colaboradores (2018), se excluyeron, a priori, *Muyelensaurus pecheni*, cuyo material tipo se considera sospecha que proceda de diferentes individuos y probablemente de diferentes taxones, por lo que se encuentra bajo estudio (Filippi, *com. pers.*), y *Drusilasaura deseadensis* y *Puertasaurus reuilli*, ambos recuperados de forma inestable después de la primera búsqueda y, por sus condiciones fragmentarias, fueron desactivados a posteriori de los siguientes análisis filogenéticos considerados poco informativos dentro del análisis de la presente tesis. Por otro lado, se sumaron nueve nuevos taxones: *Supersaurus vivianae*, *Paluxysaurus jonesi*, *Leinkupal laticaudata*, *Dinheirosaurus lourinhanensis*, *Angolatitan adamastor*, *Huanghetitan liujiaxiaensis*, *Yunmenglong ruyangensis*, *Choconsaurus baileywillisi* y *Agustinia ligabuei*.

El elenco completo de los taxones que conforman el muestreo taxonómico se detalla en anexos (Anexo 2), donde se indican el nombre de la especie, los autores del taxón, el listado de los materiales tipo y de materiales referidos, la procedencia cronoestratigráfica, y si la consulta de tales materiales fue bibliográfica o directa.

Para el desarrollo del análisis filogenético, el enraizamiento se realizó a partir del sauropodomorfo no-saurópodo *Plateosaurus engelhardti*, el cual constituye uno de los taxones más completos y mejor conocidos dentro de este grupo y con una posición filogenética estable y consensuada (Galton y Upchurch, 2004; Moser, 2003).

Con el objetivo de resolver las relaciones de parentesco entre las formas propuestas, el grupo interno incluye formas de sauropodomorfos, eosaurópodos, y neosaurópodos,

los cuales fueron elegidos sin sesgos paleogeográficos y cronológicos. El orden con el cual se presentan estos taxones se basa sobre el resultado del análisis cladístico de referencia (Canudo et al., 2018), teniendo en cuenta que las topologías de los clados obtenidos en este trabajo serán eventualmente discutidas en los capítulos relativos a cada ejemplar tratado.

I.3.8. Lista de caracteres

Los caracteres elegidos para interpolar con las Unidades Taxonómicas Operativas (OTUs) y que completan la matriz de datos presentada en esta tesis, constituyen una lista de 471 caracteres, de los cuales 468 proceden de los trabajos de referencia Canudo y colaboradores (2018), Mannion et al. (2017), Tschopp et al. (2015), Pol y Powell (2007), Bonnan (2005), y D’Emic et al. (2016), mientras que 3 son propuestos como nuevos caracteres. La lista completa de los caracteres se detalla en Anexo 3, donde los mismos se distinguen sobre la base de la posición anatómica en craneanos (cráneo y dentición) y en postcraneanos (esqueleto axial y apendicular). Además, por cada carácter se indican: una descripción útil al momento de su codificación, los estados considerados, las referencias bibliográficas, y si se considera “ordenado” o “no-ordenado” durante el análisis. Además, se indica si hubo modificaciones en la descripción o en el número de estados respecto a las versiones originales. En el caso de los nuevos caracteres, se añade una justificación de soporte a la creación de estos.

I.3.9. Conformación de la matriz de datos

El procedimiento para desarrollar el análisis filogenético se basa en la confección de una matriz de datos, que prevé la elección de unidades taxonómicas operativas (OTUs), representadas por especies de dinosaurios saurisquios Sauropodomorpha, y de caracteres morfológicos. Tomando en cuenta la diversidad taxonómica y la variabilidad morfológica, los caracteres morfológicos se codifican de forma discreta, y dependiendo del grado de heterogeneidad de estos, en binarios o multiestado.

La matriz de datos utilizada en esta tesis se basó en las matrices de los trabajos de Canudo et al. (2018), Tschopp et al. (2015), Mannion et al. (2017), Wilson y Sereno (1998), Wilson (2002, 2005), Carballido (2011), Carballido y Sander (2013), Carballido et al. (2017).

La síntesis de estas matrices, con el agregado de nuevos caracteres y taxones, permite disponer de una matriz novedosa para un análisis cladístico dentro de Neosauropoda, y poner así a prueba las hipótesis de esta tesis.

La edición, el análisis, y la modificación de las matrices se realizaron a través del programa MESQUITE versión 2.74 (Maddison y Maddison, 2011). La matriz de datos obtenida es analizada a través del programa TNT v.1.5 (Goloboff et al., 2016). En lo que concierne el muestreo de taxones, se trabajó modificando la matriz de datos de Canudo et al. (2018), con el objetivo de ampliar la diversidad taxonómica y la relativa variabilidad morfológica. Aunque el objeto de esta tesis son formas de dinosaurios saurópodos del Cretácico Inferior del Gondwana occidental, el muestreo de taxones incluye taxones procedentes de ambos supercontinentes (Gondwana y Laurasia), tanto del Jurásico como del Cretácico. De esta forma se obtiene un universo comparativo de 96 OTU's.

Las codificaciones de *Lusotitan atalaiensis*, *Rebbachisaurus garasbae*, y *Wintonotitan watti* se modifican sobre la base de las revisiones publicadas por Mannion et al. (2013), Wilson y Allain (2015), y Poropat et al. (2015), respectivamente. Por otro lado, se amplían las codificaciones de *Bellusaurus sui*, *Katapultisaurus goicoecheai*, *Mussaurus patagonicus*, *Ruyangosaurus giganteus*, y *Tastavinsaurus sanzi*, teniendo en cuenta posteriores modificaciones de sus materiales tipo (sobre *Katapultisaurus*, Ibiricu et al., 2015; sobre *Mussaurus*, Otero y Pol, 2013; sobre *Tastavinsaurus*, Royo-Torres et al., 2012), la publicación de la monografía sobre *Ruyangosaurus* (Lü et al., 2014), o el nuevo trabajo, más detallado que el original, sobre *Bellusaurus* (Mo, 2013). Las codificaciones de *Argentinosaurus huinculensis*, *Comahuesaurus windhanseni*, *Malarguesaurus florenciae*, *Mendozasaurus neguyelap*, *Chubutisaurus insignis*, *Zapalasaurus bonapartei*, y *Lavocatisaurus agrioensis* se modifican sobre la base de la revisión directa de los materiales tipo.

Todas las codificaciones modificadas respecto a los trabajos de referencia (e.g., Canudo et al., 2018; Mannion et al., 2017; Tschopp et al., 2015) se detallan en Anexo 3.1.

Por otro lado, para la composición del muestreo de caracteres, se modificó la matriz de datos de Canudo et al. (2018), establecida originariamente en 413 caracteres, 70 de los cuales polimórficos. La modificación, la inclusión o la exclusión de caracteres, así como la revisión de su polaridad o de la adición de aquellos multiestado, se realizó con los objetivos de: 1) optimizar el muestreo de taxones, 2) abarcar la mayor cantidad de variabilidad morfológica, 3) minimizar la cantidad de datos perdidos, 4) minimizar las influencias homoplásicas, 5) minimizar las influencias de las convergencias adaptativas, 6) minimizar las influencias dispuestas por el estadio ontogenético. El muestreo original de Canudo et al. (2018) quedó ampliado con la inclusión de 45 caracteres (c. 414-458) procedentes del trabajo de Mannion et al. (2017), 7 caracteres (c. 459-465) del trabajo de

Tschopp et al. (2015), un carácter de Pol y Powell (2007, Ca. 466), uno de Bonnan (2005, Ca. 467), uno de D’Emic et al. (2016, Ca. 468) y 3 caracteres nuevos (c. 469-471). A su vez, con el fin de aclarar la definición de algunos caracteres considerados ambiguos al momento de su identificación y/o codificación, se reformulan 4 caracteres (Ca. 277, 283, 314, y 364) de Canudo et al. (2018), un carácter (Ca. 414) de Mannion et al. (2017), 2 caracteres (Ca. 456, 465) de Tschopp et al. (2015), y los caracteres de Pol y Powell (2007, Ca. 466), Bonnan (2005, Ca. 467) y D’Emic et al. (2016, Ca. 468). De esta forma, el muestreo final se compone de 471 caracteres, de los cuales 73 polimórficos. De estos caracteres, 26 vienen considerados ordenados (14, 61, 100, 102, 109, 115, 127, 132, 135, 136, 167, 180, 196, 257, 260, 277, 278, 279, 283, 300, 304, 353, 355, 435, 466, 471), distinción que se realiza evaluando los gastos evolutivos necesarios al pasar de un estado morfológico a otro, sin tener en cuenta y/o especificar hipótesis sobre las eventuales tendencias evolutivas de los mismos.

De la totalidad de los caracteres considerados (471), 122 corresponden a caracteres craneanos, a decir el 26% del total, mientras 349 se refieren a caracteres postcraneanos, a decir el 74% del total (Fig. I.6).

De los caracteres craneanos, 101 son osteológicos (21%), mientras que 21 corresponden a la dentición (5%). Por otro lado, entre los caracteres postcraneanos, 188 se refieren al esqueleto axial (40%), mientras que 161 corresponden al esqueleto apendicular (34%; Fig. I.6).

La cuantificación de los caracteres de la matriz de datos presentada en este trabajo evidencia como la mayor parte de las informaciones utilizadas en el análisis cladístico proceden del cráneo (101 caracteres, el 21%), de las vértebras dorsales (70 caracteres,

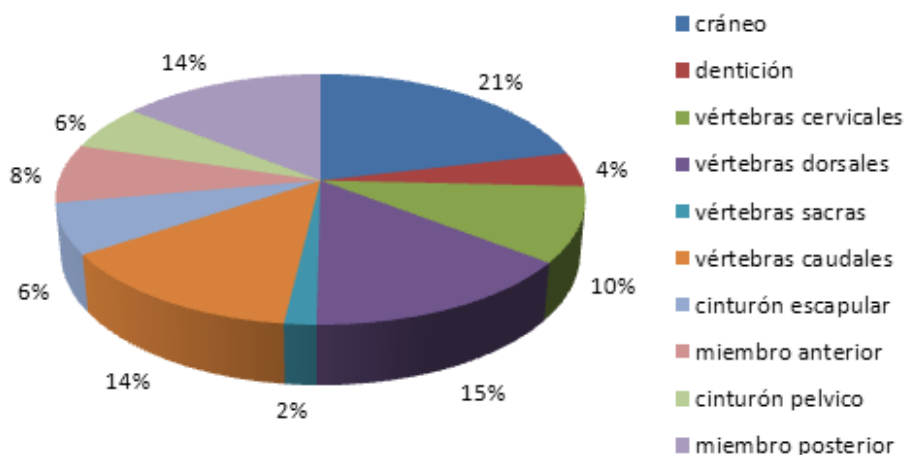


Figura I.6. Gráfico sobre la distribución de los distintos caracteres según su ubicación anatómica, utilizados en la matriz de datos de la presente Tesis Doctoral

14%), del miembro posterior (68 caracteres, 14%), y de las vértebras caudales (65 caracteres, el 13%; Fig. I.6).

I.3.10. Búsqueda de los MPT (most parsimonious trees)

Teniendo en cuenta el tamaño de la matriz (471 caracteres por 96 taxones), la búsqueda de los árboles filogenéticos más parsimoniosos se realizó implementando el procedimiento “New Technology” del programa de análisis estadísticos TNT v.1.5 (Goloboff et al., 2016), con un máximo de 200000 árboles en memoria (opción “hold 200000”). Esta búsqueda heurística se ejecutó utilizando la opción “Xmult=hits 100”, mediante la cual el programa elaborará la cantidad de réplicas suficientes para resolver, 100 veces, la matriz de datos siempre con el menor número posible de pasos evolutivos. Con el objetivo de encontrar los restantes árboles más parsimoniosos eventualmente no considerados por limitaciones de número de árboles en memoria (overflow), se aplica la estrategia del branch-swapping de tipo TBR (i.e., *tree bisection-reconstruction*) salvando 10 árboles por réplica (opción “bb”), a través de la cual, a partir de un determinado árbol, se realizan intercambios de ramas y nudos de forma secuencial en búsqueda de árboles progresivamente más parsimoniosos.

I.3.11. Interpretación de los resultados

Una vez resuelta la matriz de datos, se calcularon los índices de consistencia (CI, consistence index) y de retención (RI, retention index), es decir los valores utilizados para cuantificar el nivel de homoplasias en la matriz, y se elaboró el consenso estricto de todos los árboles más parsimoniosos encontrados, el cual revelará de forma sintética las relaciones de parentesco entre los taxones considerados en la matriz de datos.

A fin de permitir los análisis cualitativos de los resultados obtenidos, se realizó una búsqueda de las sinapomorfías comunes a todos los árboles encontrados mediante la opción “List common synapomorphies” del TNT, la cual permitió analizar, en forma de texto, el elenco de los caracteres apomórficos compartidos por los diferentes miembros de cada clado recuperado en el presente análisis. De la misma manera, se realizó, a partir del consenso estricto o estricto reducido, dependiendo de la presencia de taxones inestables, un mapeo de caracteres teniendo en cuenta exclusivamente los taxones objeto de esta tesis, es decir *Agustinia ligabuei* Bonaparte, 1999 y *Ligabuesaurus leanzai* Bonaparte et al., 2006. El objetivo del mapeo, cuyos resultados son discutidos en el capítulo relativo a cada taxón (Capítulos IV y V), es lo de analizar eventuales

convergencias, retenciones, o reversiones. El mapeo de los caracteres se obtuvo en forma de texto mediante la opción “Character mapping” del TNT.

En el caso de relaciones de parentesco no resueltas, evidenciadas en el consenso estricto a través de politomías, se realizó una búsqueda de los taxones inestables y de las razones de su inestabilidad. A tal fin se aplicó la técnica del PCR iterativo (i.e., Positional Congruente Reduced), utilizando la opción “Iterpcr” de TNT, el cual permite generar un listado de taxones inestables (Pol y Escapa, 2009).

I.3.12. Medidas de soporte

Con el fin de cuantificar la estabilidad de los nodos de los árboles obtenidos se realizaron los cálculos de los índices de Bremer, Bootstrap y Jackknife mediante la implementación de las relativas opciones en el programa TNT v.1.5.

El soporte de Bremer cuantifica la estabilidad de la monofilia de los clados, es decir calcula cuántos pasos evolutivos extra son necesarios para romper la monofilia de cada nodo. El valor del soporte de Bremer es el resultado entre los caracteres que apoyan a la monofilia del clado y los caracteres que están en contra. Evalúa por lo tanto la relación entre las sinapomorfias y las convergencias por cada nodo.

Por otro lado, los índices de Bootstrap y Jackknife representan medidas de “remuestreo” (resampling), a decir cuantifican la estabilidad de los nodos “perturbando” la matriz, mediante la selección al azar de cada carácter y evaluando los árboles filogenéticos resultantes a través de su inclusión/exclusión. Los valores de los índices, expresados en porcentual, evidencia la probabilidad con la cual se mantuvieron los nodos durante el resampling.

CAPITULO II

CONTEXTO GEOLÓGICO DE LOS TAXONES TRATADOS EN ESTA TESIS

Introducción

El Mesozoico representa una Era de gran actividad tectónica y magmática, cuyos efectos influyeron notablemente tanto sobre la distribución, la extensión y la conformación de las masas continentales y de los océanos, que afectaron la evolución biológica a escala global (Sepkoski, 1981; Sheehan, 2001; Goddérís, 2008; Kiessling, 2010;). De hecho, durante el Mesozoico se produce la fragmentación del super-continente Pangea y comienza un largo proceso de dispersión de las masas continentales que todavía sigue vigente (Blakey, 2008; Frisch et al., 2010; ver también www.deeptimemaps.com). Durante millones de años, el rifting generalizado en diferentes sectores de Pangea produjo innumerables cuencas extensionales que fueron con el tiempo rellenas por potentes depósitos continentales y marinos. La exploración y el estudio del contenido paleontológico de estas secuencias permiten conocer en detalle la composición faunística y florística de los distintos ecosistemas mesozoicos y su variación a lo largo del tiempo (Benedetto, 2010, 2019).

Una de estas cuencas está representada por la Cuenca Neuquina, cuya evolución y caracterización estratigráfica representan el contexto geológico de los taxones de dinosaurios saurópodos objeto de esta Tesis Doctoral. En este capítulo se tratarán tanto unas temáticas generales sobre la formación y la evolución de la Cuenca Neuquina, así como las propiedades litológicas y los contenidos fosilíferos de los paquetes de rocas que caracterizan los afloramientos de la localidad de Cerro de los Leones.

II.1. La Cuenca Neuquina: generalidades

La Cuenca Neuquina representa uno de los cuerpos sedimentarios probablemente más conocidos de Argentina, y comprende una de las secuencias de depósitos continentales cretácicos estratigráficamente más completas y paleontológicamente más ricas del mundo (Leanza *et al.*, 2004; Gasparini et al., 2007). Este depocentro está compuesto por una sucesión casi continua de rocas de origen marino y continental

depositadas a lo largo del Mesozoico, y su desarrollo y evolución están relacionados con los procesos de *rifting* que causaron la ruptura del mega-continente Gondwana a partir del Pérmico-Triásico (Digregorio y Uliana, 1980; Mpodozis y Ramos, 1989; Spalletti y Franzese, 2007).

En conjunto con la creciente prospección y explotación petrolífera y minera, la Cuenca Neuquina fue, en los últimos 30 años, el centro de numerosos proyectos científicos, los cuales incrementaron no solamente el conocimiento geológico de la cuenca, sino que permitieron también descubrir la gran riqueza paleontológica relativa a la fauna de invertebrados marinos y a la fauna reptiliana continental. Entre estos, los yacimientos fosilíferos más importantes fueron descubiertos en depósitos cretácicos pertenecientes a las formaciones Agrio, La Amarga y Lohan Cura, del Cretácico Inferior, así como en el Grupo Neuquén y en la Formación Allen, del Cretácico Superior (Leanza y Hugo, 2001). En los últimos años, el estudio de estas formaciones tuvo un desarrollo importante en el contexto de la paleontología de vertebrados en general, y de la fauna de dinosaurios en particular (Gasparini *et al.*, 2007). En este ámbito, gracias a los numerosos e importantes hallazgos, actualmente la Cuenca Neuquina viene considerada a nivel

mundial una de las zonas más relevantes, ya sea por cantidad de hallazgos como por la diversidad taxonómica allí representada.

En termino geográficos, la Cuenca Neuquina representa una amplia área ubicada en el oeste Argentino y extendida por más de 120.000 km², que incluyen parte del este chileno (Cuenca Chañarcillo), del suroeste de las provincias de Mendoza (Cuenca Aconcagua) y de La Pampa, la provincia del Neuquén y parte de la provincia del Río Negro (Fig. II.1).

Caracterizada por depósitos continentales y marinos potentes hasta 5000 m, la Cuenca posee un extenso arco magmático en su margen oeste y un

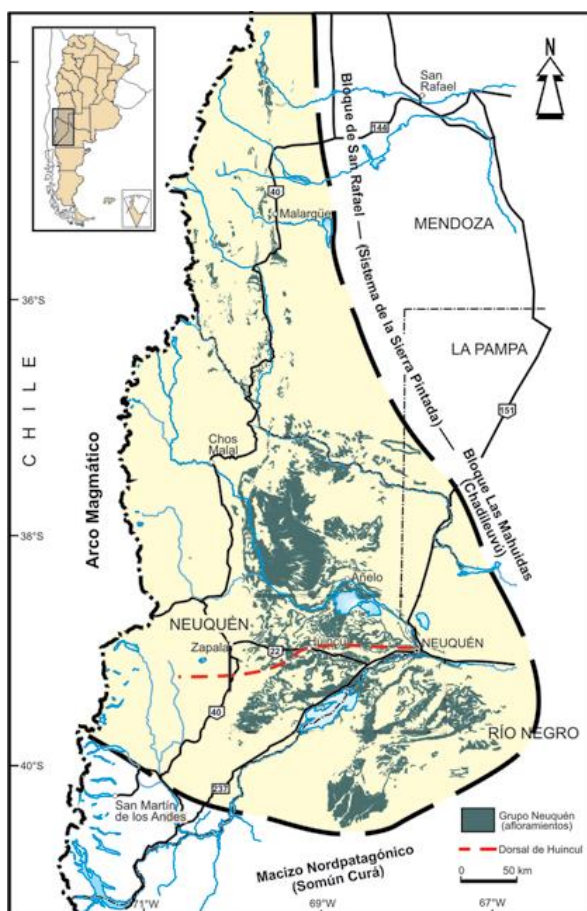


Figura II.1. Límites geográficos de la Cuenca Neuquina. Modificado de Garrido, 2010.

amplio engolfamiento oriental (i.e., Engolfamiento Neuquino) que favoreció la producción y el mantenimiento de importantes yacimientos petrolíferos (Benedetto, 2010, 2019). La episódica pero constante actividad volcánica desde el Jurásico Inferior, las variaciones eustáticas y los movimientos tectónicos representaron unas de las principales variables que influenciaron la conexión de la Cuenca con el Océano Pacífico, con directas

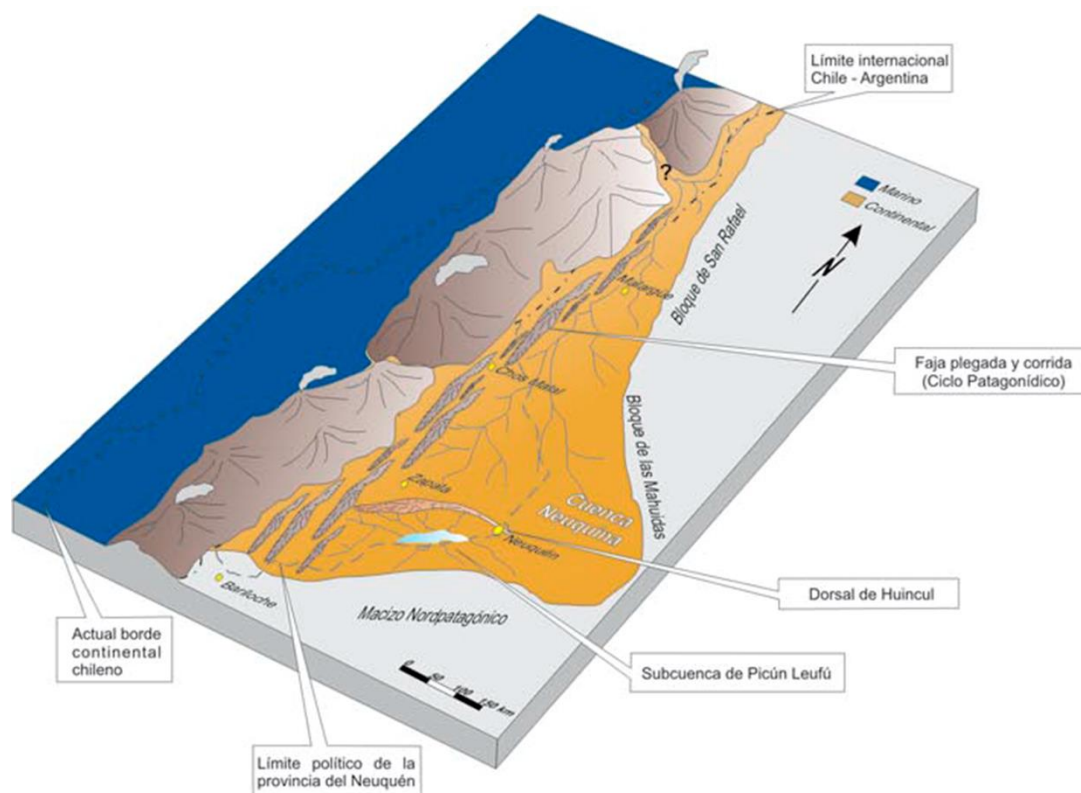


Figura II.2. Esquema paleogeográfico de la Cuenca Neuquina. Modificado de Garrido, 2010.

consecuencias sobre las condiciones paleoclimáticas y paleoecológicas de la región (Fig. II.2).

En términos generales, la evolución geológica de la Cuenca presenta tres fases: 1) Etapa de *Rift*, 2) Etapa de *Post-Rift*, y 3) la Etapa de Cuenca Ante-país (Fig. II.3). Con el objetivo de entender de manera más completa los mecanismos paleogeográficos que han influenciado el contexto ambiental de los ecosistemas del Cretácico Inferior de Patagonia, es importante tratar por lo menos los fundamentos básicos de todas las etapas de evolución de la Cuenca Neuquina:

- **Etapa de *Rift*.** En esta etapa, que se desarrolla durante la transición Triásico-Jurásico, unos fenómenos de transcurrencia se activan por encima de zonas de debilidad paleozoicas, instaurando en el área un régimen extensional horizontal (Franzese y Spalletti, 2001; Ramos y Folguera, 2005). El resultado fue la depositación de potentes

depósitos aluviales, fluviales y lacustres, intercalados con tobas y basaltos, referidos a la Formación Lapa del Triásico Superior-Jurásico Inferior.

- **Etapa de Post-Rift.** Durante esta fase, modificaciones litostáticas producen el hundimiento de la Cuenca, con consecuente ingresión marina desde el proto-Pacífico a través del arco volcánico. El resultado fue la migración de los depósitos marinos hacia el antepaís y la abertura de un amplio engolfamiento en posición de retroarco. Las formaciones pertenecientes a los principales Grupos del Jurásico Inferior-Cretácico Inferior (Grupo Cuyo, Lotena, Mendoza y parte del Grupo Bajada del Agrio), se asocian a estos eventos.
- **Etapa de Cuenca Ante-país.** Esta fase se desarrolla desde el Cretácico Tardío en la zona del arco magmático, en concomitancia con la producción de potentes batolitos y

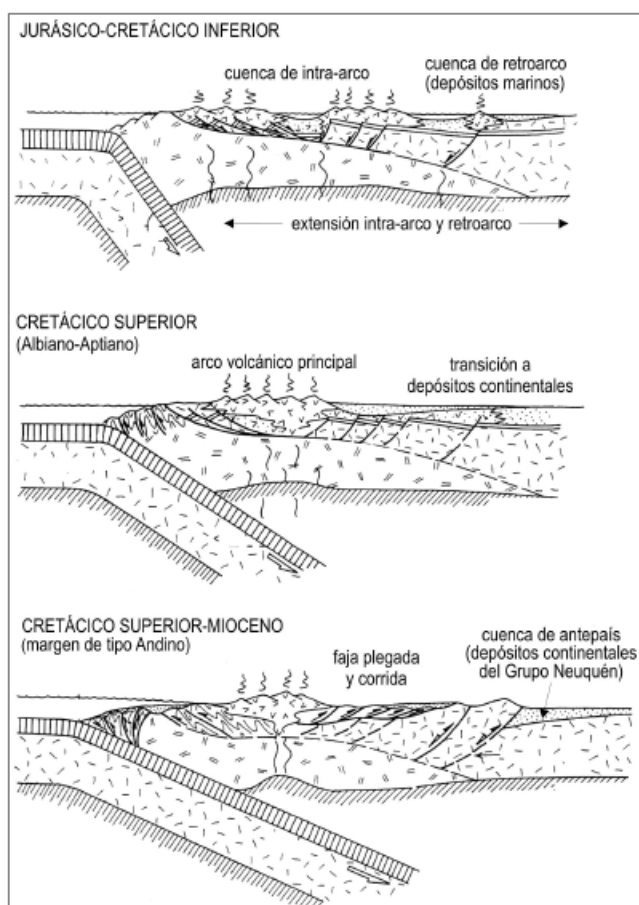


Figura II.3. Evolución geodinámica de la Cuenca Neuquina. Modificado de Ramos y Aleman, 2000.

la activación de las primordiales deformaciones y elevaciones asociadas a la orogénesis Andina. Con la activación de la faja plegada y corrida del Agrio, se produce la cuenca de antepaís, progresivamente rellenas por lo que constituirán los más de 2000m de depósitos clásticos continentales de los Grupos Bajada del Agrio y Neuquén. Con la trasgresión marina del final del Maastrichthiano, se depositaron, por primera vez en la región, sedimentos marinos provenientes del Océano Atlántico, y referidos a la Formación Roca y Jagüel (Fig. II-4).

Entre los grupos estratigráficos depositados en el

contexto de la Cuenca, el Grupo Neuquén es seguramente el más estudiado y conocido a nivel mundial tanto por su contenido en hidrocarburos como por su riqueza paleontológica. Sin embargo, los depósitos del Grupo Bajada del Agrio, representados por las sedimentitas continentales de las formaciones La Amarga y Lohan Cura en el

sector meridional de la Cuenca (Depocentro Picún Leufú), y Rayoso y Huitrín en el sector central, son extremadamente importantes para entender la evolución paleoambiental de la región y los aspectos paleoecológicos que han permitido la instauración de ecosistemas autóctonos y la modificación de sus composiciones faunísticas a lo largo del Cretácico Inferior. En cuanto estrechamente relacionado al desarrollo de esta tesis, las características estratigráficas, el contenido paleontológico y los aspectos paleoambientales de este grupo en general, y de la Formación Lohan Cura en particular,

MESOZOICO	CRETÁCICO	SUPERIOR	Campaniano	Andesita El Sillero (21)		
			Santoniano	GRUPO NEUQUÉN	Subgrupo R. Colorado	Formación B. de la Carpa (19)
			Coniaciano		Subgrupo R. Neuquén	Fms. Portezuelo + Plottier (18)
			Turoniano			Fm. Portezuelo (17)
			Cenomaniano		Subgrupo Río Limay	Formación Cerro Lisandro (16)
		INFERIOR	GR. B DELAGRIO	Albiano	Granodiorita Tres Puntas (20)	Mb. Cdón. de la Zorra (13d)
					Formación Rayoso (13)	Miembro Pichi Neuquén (13c)
					— ? —	Miembro Quli Malal (13b)
					Formación Huitrín (12)	Miembro Rincón (13 a)
					Formación Agrio (11)	Miembro Salina (12b)
	GRUPO MENDOZA		Barremiano	Miembro La Tosca (12 a)	Miembro Agua de la Mula (11c)	
				Miembro Avilé (11b)	Miembro Pilmatué (11a)	
				Formación Mulichinco (10)	Mb. Hincal (8b)	
				Fm. Picún Leufú (9)		
				Mb. Los Canutos (8a)	Formación Vaca Muerta (8)	
	GRUPO LOTENA	MALM	Tithoniano	Formación Tordillo (7)		
			Kimmeridgiano	Formación La Manga (5)		
			Oxfordiano	Formación Lotena (4)		
			Formación Tábanos (3)	Fm. Auquílco (6)		
			Formación Lajas (2)			
GRUPO CUYO	DOGGER	Formación Los Molles (1)				
		Formación Lajas (2)				
		Formación Tábanos (3)				
		Formación Lotena (4)				
		Formación La Manga (5)				
JURÁSICO	LIÁSICO	Calloviano				
		Bathoniano				
		Bajociano				
		Aaleniano				
		Toarciano				

Figura II.4. Cuadro cronoestratigráfico de la Cuenca Neuquina. Modificado de Leanza y Hugo, 1999.

serán tratados con mayor detalle en la sección II.2.

La apertura del Atlántico Sur y la separación de los continentes suramericano y africano de un lado, y la evolución de la Cuenca Neuquina del otro, representaron unos de los eventos paleogeográficos que más influyeron sobre los aspectos paleoclimáticos y paleoambientales tanto en ámbito gondwanico, como a nivel global. La actividad volcánica, los eventos de ingresión y regresión marina, la variación del nivel base de los

ríos, la creación de nuevas cuencas deposicionales, y la abertura de nuevos ambientes marinos, representan solamente algunos de los efectos de grandes implicancias en la biosfera asociados a la evolución tectónica de este sector de Gondwana durante el Mesozoico. A su vez, estos eventos representan las causas de grandes variaciones climáticas, aberturas (o interrupciones) de corredores de intercambios faunístico y/o florístico, cambios en las corrientes oceánicas y en la circulación de las masas de aire húmedas, con grandes repercusiones en los ambientes continentales y oceánicos. Estas variables y estos eventos tienen que ser tomados en cuenta a la hora de inferir hipótesis paleobiogeográficas, paleoecológicas, o de “recambios” faunísticos.

En particular, en el marco de este trabajo, es importante considerar que el ecosistema reconstruido para el Albiano Inferior de Cerro de los Leones se instauró en un sector occidental de la Cuenca Neuquina, durante un periodo de grandes cambios paleogeográficos, paleoclimáticos, paleoambientales y paleobiogeográficos. En este lapso de tiempo no solo se produce la apertura del Atlántico Sur sino que también se activan los procesos asociados al Orógeno Andino.

En este contexto, es coherente y esperable detectar en el registro fósil de saurópodos, variaciones en la composición faunística a lo largo del Mesozoico, por ejemplo, entre las comunidades más “gondwánicas” juro-cretácicas, y las más endémicas del Cretácico Superior. A tal respecto, el estudio de las comunidades de transición del Cretácico “Medio”, como la de Cerro de los Leones, será útil para inferir hipótesis sobre la evolución paleobiogeográfica y paleobiológica de estos mega-herbívoros mesozoicos.

II.2. El Grupo Bajada del Agrio

En esta sección se tratan los aspectos geoestratigráficos de las rocas de ambiente continental del Cretácico Inferior que afloran en el sector central y meridional de la Cuenca Neuquina, y que conforman parte del Grupo Bajada del Agrio (Leanza y Hugo, 1995, 1997; Leanza, 2003, 2009).

Estratigráficamente, estos niveles se ubican entre los depósitos del Jurásico y Cretácico del Grupo Mendoza, y aquellos del Cretácico Superior del Grupo Neuquén. Están representados por la Formación La Amarga y la Formación Lohan Cura en el sector meridional de la Cuenca Neuquina (Depocentro de Picún Leufú), y por la Formación Huitrín y la Formación Rayoso en el sector central de la cuenca (Fig. II.5). Los límites de estas unidades están establecidos por discordancias, y afloran ampliamente al noroeste de la ciudad de Picún Leufú (Provincia del Neuquén, Patagonia, Argentina).

Agrio del Grupo Mendoza, y 2) la Formación Rayoso, que infrayace a la Formación Candeleros del Grupo Neuquén (Fig. II.6).

- **Formación Huitrín.** El conjunto estratigráfico de La Formación Huitrín fue inicialmente individualizado por Groeber (“Yeso de Transición” o “Huitrínico”, Groeber, 1929) en el norte neuquino y en el sur de Mendoza, quien lo dividió en tres miembros: el Miembro Troncoso, Miembro La Tosca, y el Miembro Salina (Uliana et al., 1975; Leanza et al., 2006, Leanza et al., 2001). La litología está caracterizada por una potencia de unos 180 metros donde areniscas, calizas y arcillitas definen un ambiente desarrollado en una marcada etapa de regresión marina (Leanza, 2003) (FIG.II.1: esquema estratigráfico grupo Bajada del Agrio en el sector central de la cuenca neuquina Leanza, 2003 FIG4). De hecho, a las areniscas de origen fluvial y eólico del Mb. Troncoso se alternan las calizas marinas del Mb. La Tosca, típicas de una cuenca somera y cerrada (Leanza, 2003). La Fm Huitrín, en su techo, remarca un ambiente fluvial árido, con escasos cuerpos de agua efímeros e hípseralinos (Leanza et al., 2001). El registro fósil de la Formación Huitrín está caracterizado por restos microflorísticos (Vallati, 2001), invertebrados de agua dulce y salobre (Uliana et al., 1975; Simeoni, 2000), y diversos palinomorfos (Volkheimer y Salas, 1975, 1976; Volkheimer et al., 1976; Vallati, 2001). En base al contenido fosilífero de la infrayacente Formación Agrio (Leanza et al., 2001) y a la correlación entre las unidades de Grupo Mendoza y Bajada del Agrio (Leanza y Hugo, 1995, 1997), la edad de la Formación Huitrín puede ser establecida entre el Barremiano superior y el Aptiano inferior (Leanza, 2003).

- **Formación Rayoso.** Por otro lado, la Formación Rayoso fue reconocida por Herrero Ducloux (1946) para incluir los estratos comprendidos entre la Formación Huitrín y la base del Grupo Neuquén en la Cuenca Neuquina. La formación se divide actualmente en cuatro miembros (Mb. Rincón, Mb. Quilil Malal, Mb. Pichi Neuquén y Mb. Cañadón de la Zorra), y se caracteriza por una litología típica de ambiente continental con limitadas intercalaciones de origen marino (Leanza, 2003). De esta forma, los depósitos detríticos de los miembros Rincón y Pichi Neuquén, delinean un desarrollo de los sistemas fluviales hasta los ambientes costeros, con planicies aluviales bajas y surcadas por escasos ríos meandrosos (Leanza, 2003). En tanto, la alternancia pelita-yeso-caliza de los miembros Quilil Malal y Cañadón de la Zorra, se asocian a un ambiente costero con extensos barreales, cuerpos de agua somera y lagunas hípseralinas, conectadas esporádicamente al medio marino (Leanza, 2003). El contenido paleontológico de la Formación Rayoso consiste principalmente en palinomorfos (Vallati,

1995, 1996, 2001), entre los cuales se destacan materiales palinológicos propios de angiospermas cretácicas identificadas como *Huitrinopollenites* y *Stephanocolpites* (Volkheimer y Salas, 1975, 1976). Entre los vertebrados, se destacan los elementos fósiles procedentes de Agrio del Medio y que constituyen los materiales tipo de *Lavocatisaurus* (Salgado et al., 2012; Canudo et al., 2012). En base a la edad relativa de la Discordancia Patagónica, sobre la cual se deposita la Formación Candeleros del Grupo Neuquén (Cenomaniano inferior), y del contenido paleobotánico de la transición Fm. Huitrín-Fm Rayoso (Albiano), la edad de la Fm. Rayoso está establecida entre el Aptiano superior y el Albiano superior (Leanza, 2003).

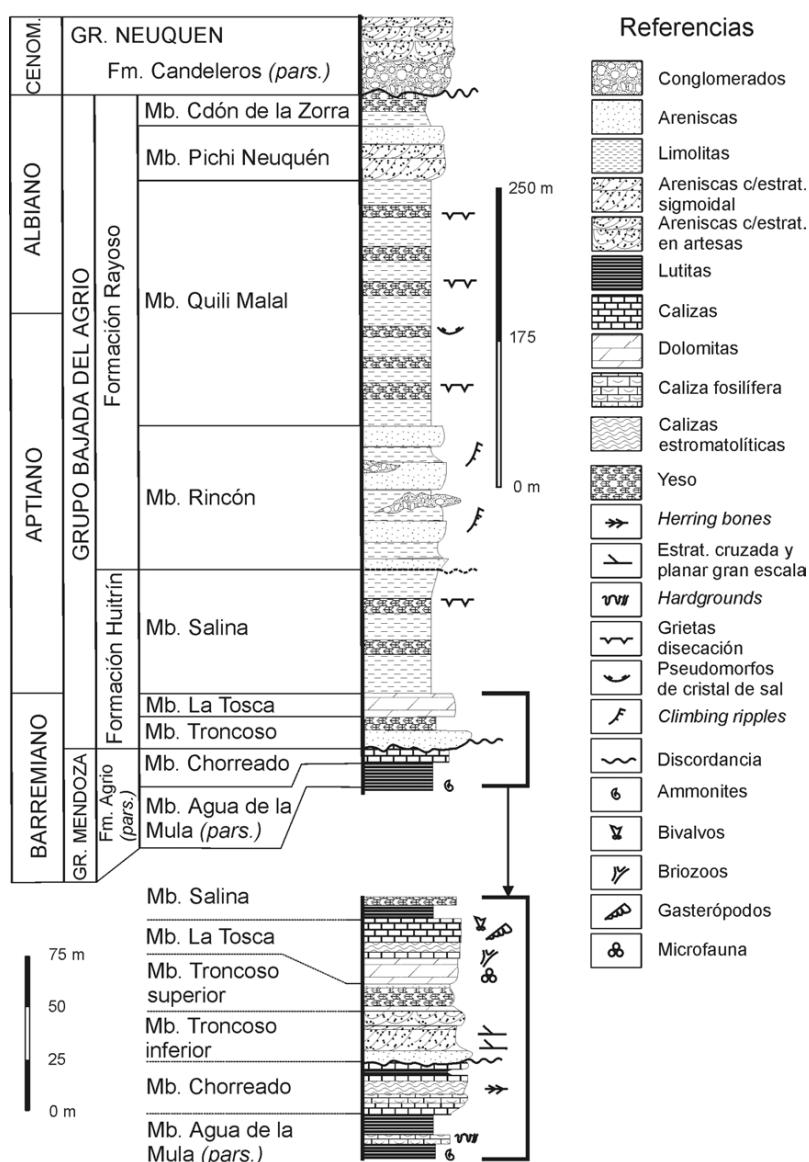


Figura II.6. Perfil estratigráfico del Grupo Bajada del Agrio en el sector central de la Cuenca Neuquina. Modificado de Leanza y Hugo, 1999.

El sector central y el sector meridional de la Cuenca Neuquina están separados por la Dorsal de Huincul, una estructura geológica asociada a la amplia zona de fallas que

constituye el cinturón de deformación denominado Falla de Huincul (Hogg, 1993; Ramos et al., 2004; Kostadinoff et al., 2005; Mosquera y Ramos, 2005).

La Dorsal de Huincul está representada por un sistema de fosas tectónicas (i.e., grabens) y de fallas que se extiende por más de 200 kilómetros en sentido este-oeste, en lo que actualmente representa el sur de la Provincia del Neuquén y el norte de Río Negro. Esta estructura se asocia a la evolución tectónica de la zona de sutura entre las placas Patagonia y Gondwana Occidental (Mosquera y Ramos, 2005), y refleja los eventos de deformación desarrollados en la región desde el Toarciense (Jurásico Inferior) hasta el Albiano (Cretácico Inferior) (Mosquera et al., 2011).

Las sucesivas fases de deformación y extensión permitieron la formación de una serie de altos y cuencas secundarias reconocibles a lo largo de toda la región, las cuales recubren una importancia relevante por el estudio de la evolución de la Dorsal de Huincul.

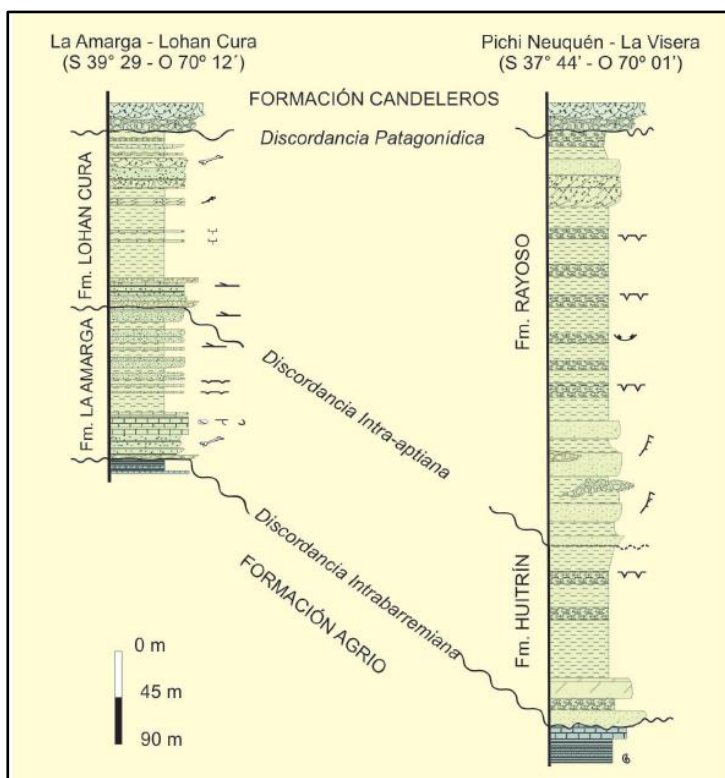


Figura II.7. Correlación estratigráfica entre las formaciones del Grupo Bajada del Agrío. A la izquierda, perfil de las formaciones La Amarga y Lohan Cura en el sector meridional de la Cuenca Neuquina; a la derecha, perfil de las formaciones Huitrín y Rayoso al norte de la Dorsal de Huincul. Modificado de Leanza, 2003

Amarga y Formación Lohan Cura (Fig. II.7), cuyas caracterizaciones y relaciones estratigráficas han sido establecidas en los últimos 20 años, sobre todo en concomitancia con el avance de la industria hidrocarburífera (Leanza y Hugo, 1995, 1997; Leanza, 2003, 2009).

El desarrollo de la Dorsal de Huincul influyó la estratigrafía de la Cuenca Neuquina tanto por representar un importante zócalo magmático y metamórfico de la región, así como un hito entre los sectores septentrionales y meridionales de la misma (Mosquera y Ramos, 2005; Pángaro et al., 2009). De hecho, al sur de la Dorsal de Huincul, los estratos que correlacionan lateralmente con la Formación Huitrín y la Fm. Rayoso, están representadas por las sincrónicas Formación La

II.2.1. La Formación La Amarga

La primera unidad del Grupo Bajada del Agrio fue definida por Musacchio (1970) y redefinida por Leanza y Hugo (1995) para incluir a los estratos exclusivamente continentales comprendidos entre la Fm. Agrio (Grupo Mendoza) y la Fm. Lohan Cura. De esta manera, la Formación La Amarga está constituida por los miembros Puesto Antigüal, Bañados de Caichigüe y Piedra Parada (Leanza y Hugo, 1995, 1997; Fig. II.8). La localidad tipo se encuentra en el margen derecho del Arroyo La Amarga, al norte del Cerro China Muerta, Dpto. Catan Lil, Provincia del Neuquén (Leanza y Hugo, 1995).

En base a los análisis sedimentológicos y paleontológicos, la edad relativa de la formación está considerada entre el Barremiano tardío y el Aptiano temprano (Leanza y Hugo, 1995).

➤ **Mb. Puesto Antigüal.** Esta unidad está compuesta principalmente por areniscas de grano grueso, con lentes conglomerádicos e intercalaciones de pelitas/limolitas, típicas de ambiente continental, ocasionalmente de dominio fluvial-lacustre (Leanza y Hugo, 1995, 1997). El registro fósil de vertebrados consiste en varios taxones de arcosaurios tales como el saurópodo dicreosáurido *Amargasaurus cazawi* Salgado y Bonaparte, 1991, el terópodo abelisauroideo *Ligabueino andesi* Bonaparte, 1996, el cocodrilo peirosáurido *Amargasuchus minor* Chiappe, 1988, el mamífero basal *Vincelestes neuquenianus* Bonaparte, 1986, y ejemplares aislados y fragmentarios de otros vertebrados (Bonaparte, 1996; Montanelli, 1987; Apesteguía, 2007). La edad relativa de esta unidad está basada teniendo en cuenta el contenido fosilífero de la infrayacente Fm. Agrio (Musacchio, 1993; Leanza, 1994), compuesta por una abundante fauna de invertebrados marinos, entre los cuales existen numerosos fósiles guía (Weaver, 1931; Groeber, 1946; Leanza et al., 1978; Leanza y Wiedmann 1980, 1992; Leanza et al., 1997), y del suprayacente Miembro Bañados de Caichigüe. Así, se le atribuye una edad Barremiano inferior. La discordancia a la base de la Fm. La Amarga (i.e., Discordancia Miránica Inicial, Leanza, 2009), está asociada con aquella de la Fm. Huitrín en el sector central de la Cuenca Neuquina (Fig. II.6-7), tanto que el Mb. Puesto Antigüal y el Mb. Troncoso resultan correlativos (Leanza, 2003).

➤ **Mb. Bañados de Caichigüe.** Esta unidad está compuesta principalmente por arcillitas y calizas típicas de ambiente continental y lacustre de baja salinidad (Prámparo y Volkheimer, 2002). Los niveles lacustres poseen un abundante registro de ostrácodos, palinomorfos y carofitas (Musacchio, 1970, 1971a, 1971b, 1979, 1981, 1990). Por otro lado, en ambientes terrestres no-lacustres se registraron macrofloras representadas por

gimnospermas y escasas pteridofitas (Volkeimer, 1978). La edad de la unidad se define como Barremiana, sobre la base del contenido fosilífero mencionado y a los límites con los miembros contiguos (i.e., Mb. Puesto Antigua y Mb. Piedra Parada). De esta manera, es posible relacionar las calizas lacustres del Mb. Bañados de Caichigüe con las calizas de lagunas costeras del Mb. La Tosca de la Fm. Huitrín (Leanza, 2003; Fig. II.6-7).

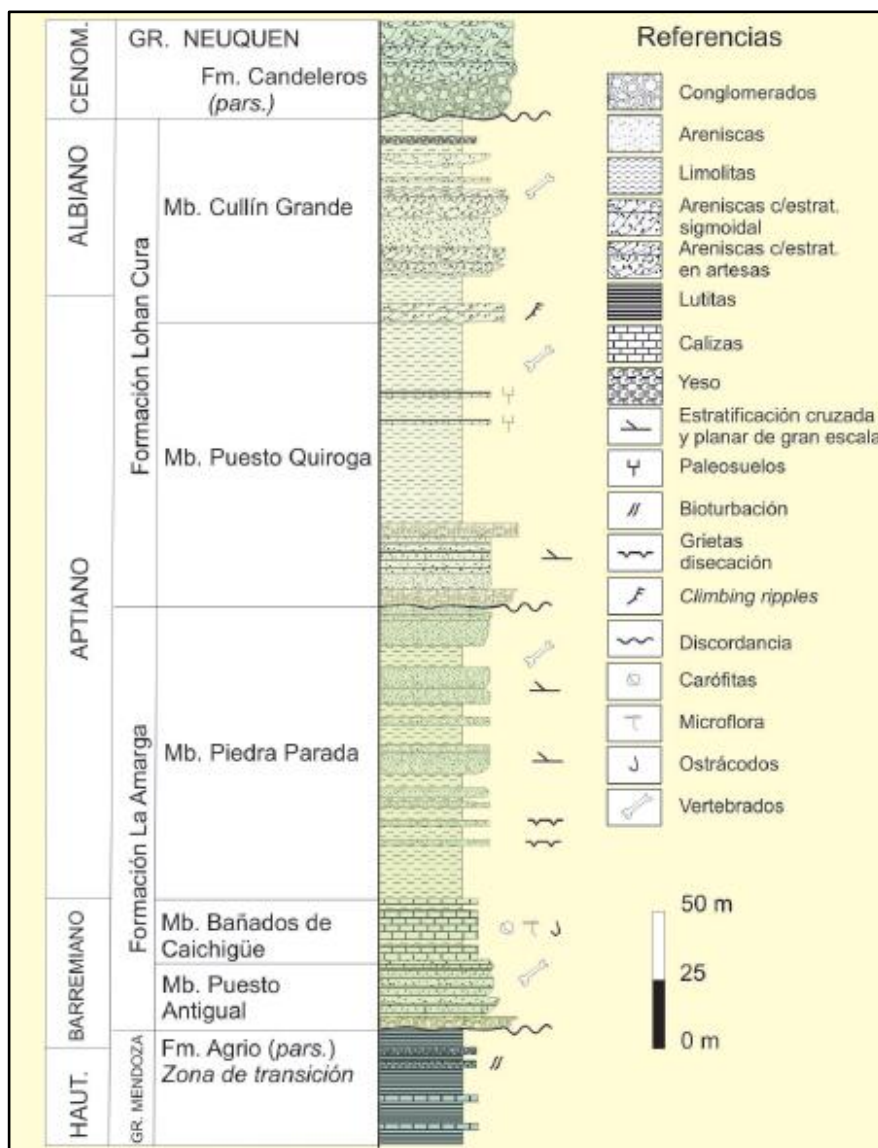


Figura II.8. Perfil estratigráfico de la Formación La Amarga y Lohan Cura. Modificado de Leanza, 2003.

➤ **Mb. Piedra Parada.** El miembro superior de la Fm La Amarga está compuesto principalmente por pelitas y margas (sección inferior de la sucesión), y areniscas de grano mediano y grueso (sección superior) típicas de ambiente fluvial, de ríos meandrosos (Leanza y Hugo, 1995, 1997; Leanza, 2003). El contacto con las areniscas de la Fm. La Amarga subyacentes está delimitado por la discordancia Pichineuquénica (Leanza, 2009), así como es neta la discordancia con los conglomerados polimícticos de la Fm. Lohan

Cura suprayacente. El registro fosilífero del Mb. Piedra Parada es escaso, sin embargo, de esta unidad procede el saurópodo rebaquisáurido basal *Zapalasaurus bonapartei* Salgado et al., 2006. Sin referencias paleontológicas de guía, la edad del miembro es asignada tentativamente al Aptiano *sensu lato*. En el sector central de la Cuenca Neuquina, la discordancia Pichineuquenica separa la Fm. Huitrín de la Fm. Rayoso, tanto que el Mb. Piedra Parada se correlaciona con el Mb. Salina (Fig. II.6-7).

II.2.2. La Formación Lohan Cura

La Fm. Lohan Cura aflora extensamente en el sector meridional de la Cuenca Neuquina, al suroeste de la Provincia del Neuquén. Aparte de su localidad tipo (Cerro Lohan Cura), los depósitos se reconocen abundantemente en el valle del Arroyo China Muerta, en proximidad de la barda de Pampa Curaco, como límite más occidental, y hasta el Arroyo Santo Tomás en sus límites sudorientales.

La unidad formacional superior del Grupo Bajada del Agrio fue definida por Leanza y Hugo (1995) para reunir los estratos continentales comprendidos entre la Fm. La Amarga y la Fm. Candeleros. Sobre la base de las características litológicas, la Fm. Lohan Cura está dividida en dos miembros, Puesto Quiroga y Cullín Grande respectivamente (Fig. II.8-9), y su localidad tipo fue definida en el Cerro Lohan Cura, Dpto. Catan Lil, Prov. del Neuquén (Leanza y Hugo, 1997).

La edad de la formación está definida inferiormente por la discordancia Pichineuquénica (intra-aptiana, *sensu* Leanza, 2003) del Aptiano tardío, mientras que superiormente está delimitada por la discordancia Patagonídica del Cenomaniano temprano (Leanza, 2009; Fig. II.7). La fase de inversión tectónico-sedimentaria relevada en la Fm. La Amarga sigue su desarrollo durante la depositación de los paquetes de la Fm. Lohan Cura, y tendrá su apogeo en el Cretácico Superior cuando la depositación de extensos depósitos fluviales y eólicos del Grupo Neuquén permitirá la unificación de las cuencas patagónicas (i.e., Cuenca Neuquina y San Jorge) en un único gran depocentro continental.

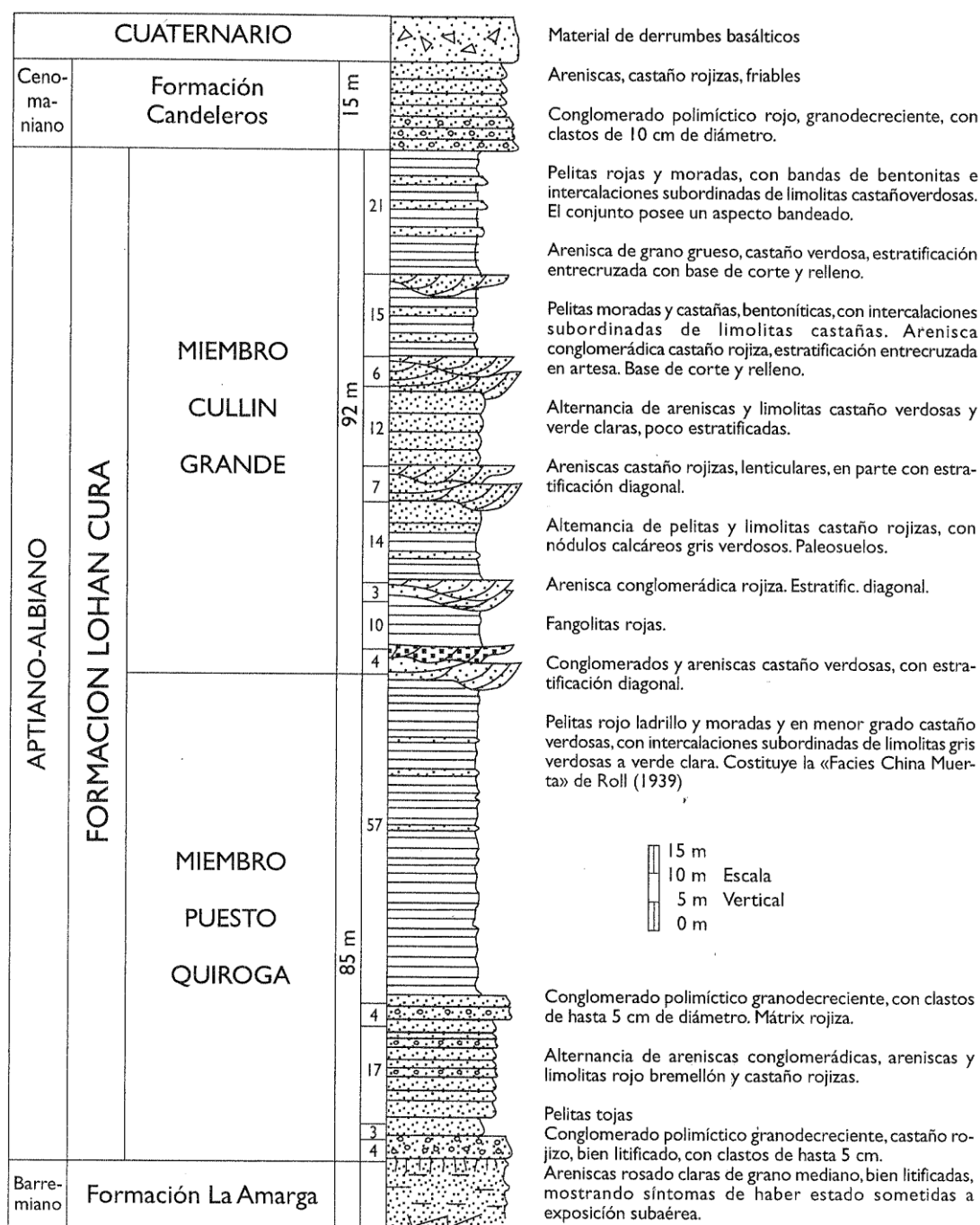


Figura II.9. Perfil estratigráfico de la Formación Lohan Cura con el Miembro Puesto Quiroga a la base y el Miembro Cullin Grande en su tramo superior. Modificado de Leanza y Hugo, 1997.

➤ **Mb. Puesto Quiroga.** El miembro inferior de la Fm. Lohan Cura fue redefinido por Leanza y Hugo (1997), rectificando la anterior atribución del mismo tramo estratigráfico a la base de la Fm. Bajada Colorada (e.g., Roll, 1939; Digregorio, 1972). La composición litológica de la porción inferior de la secuencia está caracterizada por una potente alternancia de areniscas y conglomerados, suprayacentes a un paquete de

conglomerados polimícticos basales (Fig. II.9). Esta sección refleja un típico ambiente fluvial dominado por ríos anastomosados (Leanza y Hugo, 1997). Por otro lado, la sección superior está dominada por fangolitas con intercalaciones de areniscas y limolitas, cuya reconstrucción paleoambiental se asocia a una amplia planicie de inundación donde se desarrollan ríos meandrosos y lagunas someras (Leanza y Hugo, 1997; Martinelli et al., 2007). La base de la sucesión del Mb. Puesto Quiroga está delimitada por la discordancia Pichineuquénica (Leanza, 2009), la cual puede encontrarse por encima tanto de los depósitos de la Fm. La Amarga como de la Fm. Agrio o Bajada Colorada, reflejando fuertes cambios en las tasas de sedimentación y erosión durante el Aptiano en este sector meridional de la Cuenca Neuquina. De este miembro procede el saurópodo rebaquisáurido *Comahuesaurus windhausenii* Carballido et al., 2012. Por su composición litológica y su edad relativa basada en la posición de la Discordancia Pichineuquénica (Aptiano Tardío), el tramo estratigráfico del Mb. Puesto Quiroga es correlacionable con el Miembro Rincón de la Fm. Rayoso de sector central de la cuenca (Leanza y Hugo 2011; Fig. II.6-7).

➤ **Mb. Cullín Grande.** Este tramo estratigráfico fue definido por Leanza y Hugo (1995, 1997) para caracterizar el sector superior de la Fm. Lohan Cura. La litología está dominada por areniscas gruesas con intercalaciones de fangolitas y limolitas, a las cuales se sucede una característica secuencia de arcillitas bandeadas en la sección superior de la secuencia (Leanza y Hugo, 1997; Leanza, 2003; Leanza y Hugo, 2011; Fig. II.9). Los depósitos inferiores se asocian a ciclos de típica reactivación de cuenca, con ambientes fluviales caracterizados por ríos meandrosos con ciclos de cargas fluctuantes, justamente reflejados en la alternancia de arcillas-fangolitas (Leanza y Hugo, 1997; Leanza, 2003; Leanza y Hugo, 2011). Superiormente, cercano al nivel de base, el ambiente es típicamente fluvial, donde se alternan fangolitas con delgados niveles de areniscas y, frecuentemente, episodios evaporíticos caracterizados por ciclos de pelita-yeso-caliza indicadores de alternancias de climas secos/húmedos en ambiente lagunar (Leanza y Hugo, 1997; Leanza, 2003; Leanza y Hugo, 2011). En este sentido, es remarcable la presencia de un potente nivel evaporítico (1,20m) cerca del techo del miembro (y de la formación), que testimonia probablemente un primer evento de cambio climático antes de la gran variación con la depositación de la Fm. Candeleros (Leanza y Hugo, 2011). En base a su posición estratigráfica, el Mb. Cullín Grande está considerado de edad Aptiana tardía-Albiana sensu lato (Leanza y Hugo, 1997; Leanza, 2003; Leanza y Hugo, 2011). A su vez, en base a correlaciones estratigráficas (Fig. II.6-7), características litológicas y

ambientes de sedimentación, el Mb. Cullín Grande se lo asocia al Mb. Pichi Neuquén (sección inferior) y al Mb. Cañadón de la Zorra (sección superior en general, eventos evaporíticos en particular) de la Fm. Rayoso del sector central de la cuenca (Leanza, 2003, 2009).

II.3. Contenido paleontológico de la Fm. Lohan Cura

La relevancia paleontológica de los afloramientos de la Fm Lohan Cura fue inicialmente relevada por los geólogos Héctor Leanza y Carlos Hugo en 1995, quienes exploraron ampliamente la zona en el marco de la confección de la Hoja Geológica “Picún Leufú” (Hoja Geologica 3969-III; Leanza y Hugo, 1997). Aunque en varios sectores se registraron hallazgos paleontológicos aislados (e.g., Pje. El Sauce, Ea. Pantanito, Dobladero de los Perros, com. pers. J.F. Bonaparte, 2015), en el contexto de esta tesis se tratan con mayor detalle los yacimientos paleontológicos objeto de las campañas del Dr. José Bonaparte llevadas a cabo entre los años 1996 y 2004.

Los dos principales sitios fosilíferos referidos a la Fm. Lohan Cura se ubican en el sector de Cerro Aguada del León, a 50 kilómetros al norte de Piedra del Águila, donde afloran sedimentitas referidas al Miembro Puesto Quiroga, y en el Cerro de los Leones, a 7 kilómetros al oeste de Picún Leufú, donde afloran potentes depósitos del Miembro Cullín Grande.

II.3.1. Cerro Aguada del León.

La localidad se ubica al norte del Arroyo China Muerta y a unos 15 kilómetros al sureste del empalme entre la RN n°40 y la RP n°47 (Fig. II.10). En la zona aflora la sección medio-superior del Miembro Puesto Quiroga, representada por areniscas de grano fino a mediano y fangolitas con intercalaciones de limolitas, típicas de planicie de inundación ocasionalmente surcadas por ríos meandrosos y con cuerpos de agua somera (Leanza y Hugo, 2011).

En proximidad de Puesto Díaz se recuperaron numerosos elementos postcraneos de dinosaurios saurópodos (Salgado et al., 2004; Carballido et al., 2012) asociados en un mismo nivel fosilífero (Garrido y Salgado, 2015). Estos materiales, recolectados originalmente por los equipos del Dr. Bonaparte entre los años 1995 y 1997 y, posteriormente, del Dr. Salgado en 2002, permitieron la identificación de por los menos tres ejemplares del saurópodo rebaquisáurido basal, *Comahuesaurus windhauseni* Carballido et al., 2012. En este sitio la secuencia estratigráfica está compuesta principalmente por fangolitas, con delgadas intercalaciones de areniscas finas y escasos

niveles tobaceos (Garrido y Salgado, 2015). La estructura interna de los cuerpos arenosos define la presencia de pequeños canales sinuosos, probablemente instaurados en una cuenca marginal poco desarrollada, cerca del nivel de base, como sugiere la ocurrencia de la dominante secuencia de fangolitas (Garrido y Salgado, 2015).



Figura II.10. Imagen satelital con la ubicación del sitio de hallazgo del dinosaurio *rebaquisáurido* *Comahuesaurus* (Carballido et al., 2012) en proximidad de la localidad de Cerro Aguada del Leon (Piedra del Águila, Prov. Del Neuquen, Argentina).

Además, análisis tafonómicos y sedimentológicos realizados durante las últimas excavaciones y en proximidad del sitio “Puesto Diaz”, permitieron relacionar la acumulación de materiales fósiles a un evento de flujo masivo dentro de un sistema de canales efímeros más amplio en las porciones medio-distales de un abanico aluvial (Garrido y Salgado, 2015).

Por último, la presencia de caliche en los paleosuelos, indicaría la alternancia de estaciones secas y húmedas en un contexto paleoclimático general de cálido a cálido-semi árido (Garrido y Salgado, 2015).

II.3.2. Cerro de los Leones.

La localidad de Cerro de los Leones se encuentra a 11 kilómetros al suroeste de la ciudad de Picún Leufú y a 4 kilómetros al noroeste de la RN n°237 (Fig.II.11). En la zona aflora una secuencia de sedimentitas fluviales con una potencia de más de 90 metros, asignadas al Miembro Cullín Grande de la Fm. Lohan Cura.

Los primeros hallazgos paleontológicos fueron detectados por los geólogos Leanza y Hugo, quienes avisaron sobre la existencia de fósiles de dinosaurios saurópodos de gran tamaño en el flanco norte del Cerro de los Leones en 1995 (Bonaparte, 1999). Entre los

años 1996 y 2004, las campañas paleontológicas realizadas por el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” de Buenos Aires y el Museo Municipal “Carmen Funes” de Plaza Huincul permitieron coleccionar numerosos elementos fósiles de vertebrados, invertebrados y plantas de diferentes puntos del cerro.

En dicha secuencia, Martinelli y colaboradores (2007) identificaron cuatro niveles fosilíferos principales, de los cuales, los primeros tres han producido la mayor parte de los especímenes presentados en esta tesis y que proceden de la sección inferior del perfil presentado por esos autores (fig.II.12).

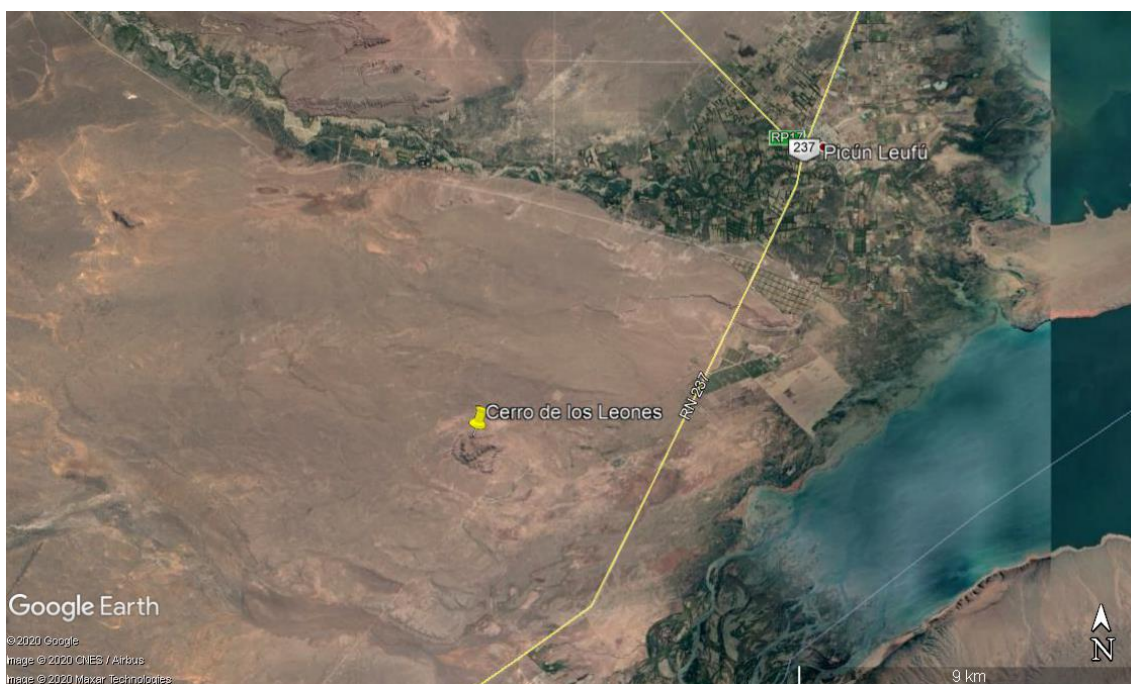


Figura II.11. Imagen satelital con la ubicación de Cerro de los Leones, localidad al suroeste de Picún Leufú (Prov. del Neuquén, Argentina), de donde se coleccionaron los dinosaurios saurópodos objeto de esta tesis.

La mayor parte de los materiales recolectados de los afloramientos de Cerro de los Leones proceden de cuatro principales excavaciones que fueron abiertas en el flanco sur y noreste del cerro (Fig. II.13).

Gracias a las indicaciones del Dr. Bonaparte (com. pers., 2015), durante las más recientes campañas paleontológicas en el Cerro de los Leones, realizadas con el fin de reconstruir la procedencia estratigráfica de los materiales objeto de esta tesis, corroborar la presencia de eventuales materiales todavía *in situ* y elaborar hipótesis tafonómicas, fueron reubicadas tres de dichas excavaciones: la excavación n°2, la excavación n°3, y la excavación n°4, todas en el flanco sur del cerro.

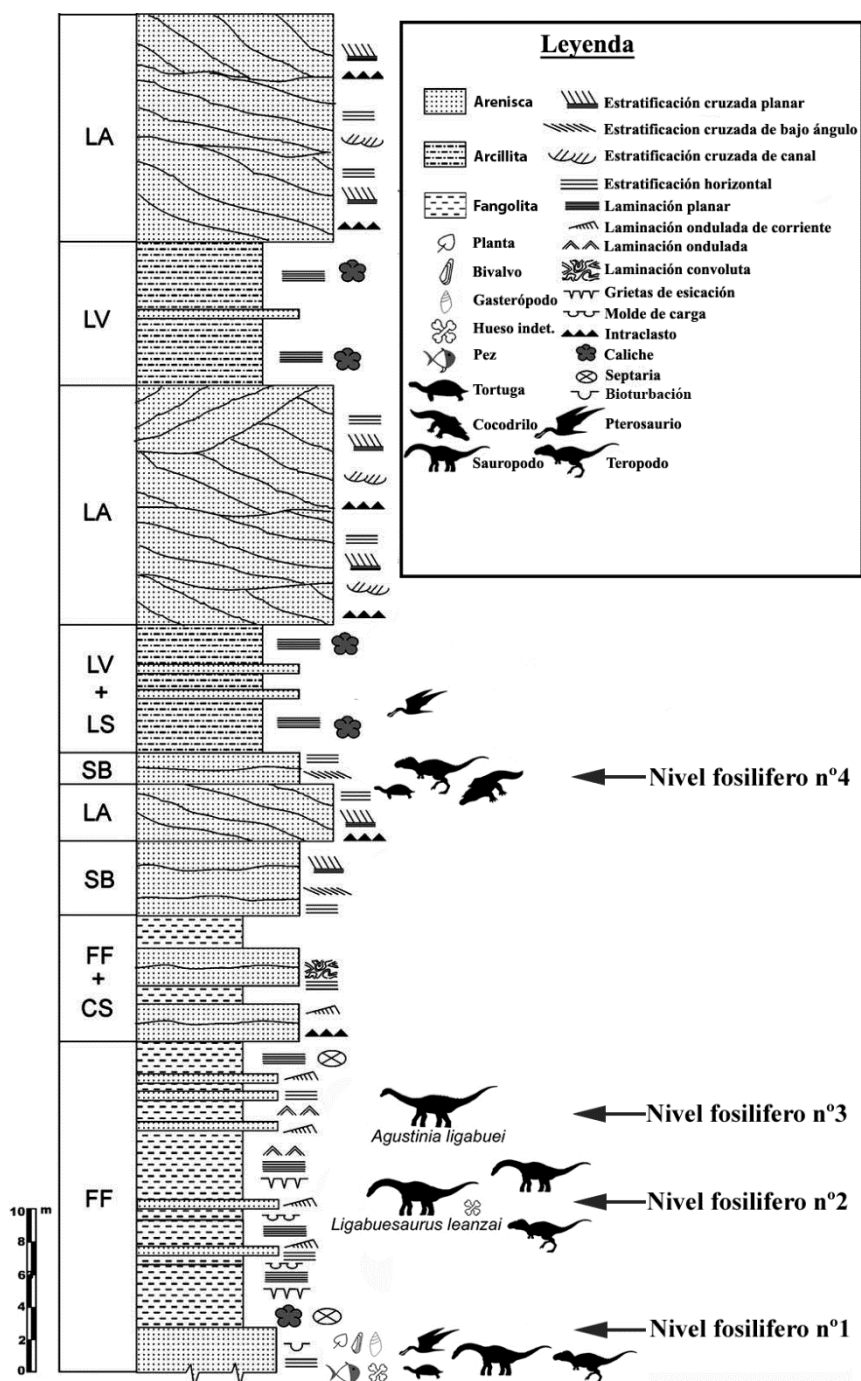


Figura II.12. Perfil estratigráfico de la sección superior del Miembro Cullín Grande de la Formación Lohan Cura que aflora en Cerro de los Leones. Abb.: CR, crevasse splay (lóbulo de derrame); CS, crevasse channel (canal de derrame); FF, floodplain fines (llanra de inundación); LV, levee (barra); LA, lateral accretion (acreción lateral); LS, laminated sand sheets (bancos de arena laminada); SB, sandy badforms (barras arenosas). Las siglas de los elementos arquitecturales siguen Mial, 1996. Modificado de Martinelli et al., 2007.

Como parte de la información disponible, se tuvo además acceso a los apuntes de campo, fotografías y los comentarios de los profesionales involucrados en los primeros trabajos de campo (J. Bonaparte, A. Martinelli, M. Isasi, S. de Valais, L. Chornogbusky).

A continuación, se detalla la descripción estratigráfica y de contenido paleontológico de los cuatro niveles fosilíferos definidos por Martinelli y colaboradores

(2007), a los cuales se incorporan materiales inéditos hallados durante el desarrollo de esta tesis.

➤ **Nivel fosilífero n°1.** Según Martinelli et al. (2007), este nivel corresponde a la base del cerro, y está formado por un potente paquete de areniscas de grano fino asociado a canales efímeros de pequeño tamaño y a cuerpos de agua somera. Desde este nivel procede la mayor parte de los materiales atribuidos a pterosaurios, dinosaurios saurópodos y terópodos, invertebrados de agua dulce, peces, tortugas y plantas (Martinelli et al., 2007), parte de los cuales ha sido recuperada mediante disolución de roca *in situ* (*screen washing*; com. pers. Martinelli). Exploraciones recientes del sitio en este nivel fosilífero, por parte del autor de esta Tesis (2014-2016), han permitido detectar algunos materiales de saurópodos indeterminados *in situ* así como numerosos elementos rodados y sueltos en superficie representados por placas de tortugas y dientes incompletos de dinosaurios saurópodos y terópodos, los cuales, sin embargo, podrían proceder de la erosión de los niveles superiores y progresiva acumulación aluvial y coluvial a la base de la sección.

➤ **Nivel fosilífero n°2.** El segundo nivel fosilífero propuesto por Martinelli et al.

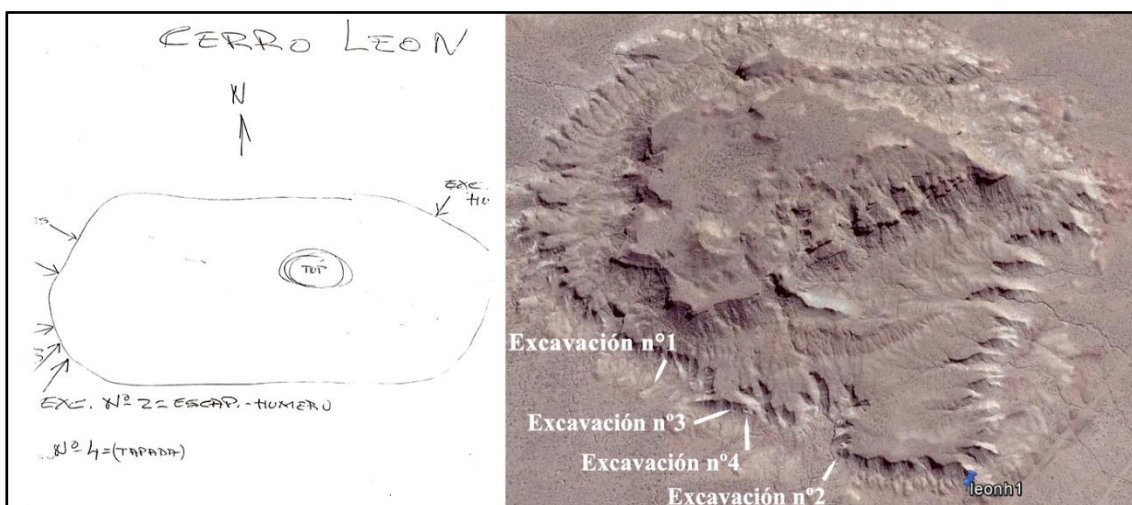


Figura II.13. Ubicación de las excavaciones del Dr. Bonaparte en el Cerro de los Leones. Izquierda, bosquejo encontrado entre los apuntes del Dr. Bonaparte utilizado para ubicar los sitios en el campo. La excavación n°1 (Agustinia), no pudo ser localizada durante las campañas paleontológicas 2014-2016.

(2007) es fácilmente detectable y ampliamente distribuido a lo largo de todo el cerro, siendo posible seguir su extensión desde el flanco este, donde se ubica a unos 10 metros de la base, hasta el flanco oeste, donde por la inclinación NO-SE general de los estratos, se encuentra casi a nivel del suelo. Este nivel subyace a un delgado estrato compacto, con concreciones globulares de forma y tamaño heterogéneos, de origen carbonático y de

color verde-blancuzco, que pueden contener huesos bien preservados en su interior (obser. pers.).

Por debajo de este nivel macizo, los paquetes rocosos del nivel fosilífero nº2 están constituidos por una alternancia de fangolitas y areniscas finas típica de una planicie de inundación marginal, con depósitos asociados a cuerpos de agua somera, canales efímeros, barras y paleosuelos (Martinelli et al., 2007).

En el flanco sur del cerro se encuentran tres sitios con huesos de dinosaurios saurópodos que fueron trabajadas por el Dr. Bonaparte y colaboradores, y que el mismo denominó Excavación nº2, nº3 y nº4 (Bonaparte, com. pers.). En las tres excavaciones se encontraron principalmente elementos axiales y apendiculares de dinosaurios saurópodos de gran tamaño, tanto en forma dispersa (excavaciones nº2 y 3) como parcialmente asociada o semi-articulada (Excavación nº4). Hasta el presente el único taxón identificado proveniente de este nivel es *Ligabuesaurus leanzai* Bonaparte et al., 2006, el cual será discutido en los próximos capítulos de esta tesis (Capítulo V).

Durante las campañas de prospección realizadas por el autor en el marco de esta tesis, se detectaron también huesos aislados de dinosaurios saurópodos *in situ* en diferentes puntos del flanco sur y este, así como una acumulación de elementos apendiculares de un dinosaurio saurópodo en el margen oeste de cerro (Fig. I.2). Estas evidencias se suman a una serie de elementos aislados de saurópodos que representan los primeros hallazgos realizados durante las primeras campañas del Dr. Bonaparte y que están representados por: un astrágalo completo (MCF-PVPH-709), un distal de femur (MCF-PVPH-890), una falange ungueal (MCF-PVPH-888), una vértebra dorsal posterior (MCF-PVPH-891) y dos vertebras dorsales articuladas (MCF-PVPH-886/01-02).

Por último, de este nivel se ha comunicado la presencia de dientes aislados, entre los cuales un diente referido a Titanosauria indet. y varios a dinosaurios terópodos indet. (Martinelli et al., 2007).

Por otro lado, de la Excavación nº2 se rescataron elementos apendiculares incompletos y mal preservados de un dinosaurio saurópodo de gran tamaño (MCF-PVPH-882). La excavación se abrió por encima de una loma en el flanco sur del cerro, y su localización fue facilitada por la presencia de numerosos elementos fósiles fragmentarios en la base de dicha loma, y de rastros de las actividades de excavación (frascos de pegamento, latas, yeso, telas, etc.). En su libreta de campo, el Dr. Bonaparte remarca que los huesos se encontraron “cubiertos por una fuerte costra calcárea que dificulta mucho el trabajo” (Día 28 de febrero, Libreta de campo 1997; ver Anexo).

Teniendo en cuenta la ausencia de elementos repetidos, las mismas condiciones de preservación y el tamaño de los elementos, se considera que los materiales pertenecen de un mismo ejemplar de dinosaurio saurópodo, cuyas características y atribución taxonómicas serán discutidas en el Capítulo VI.

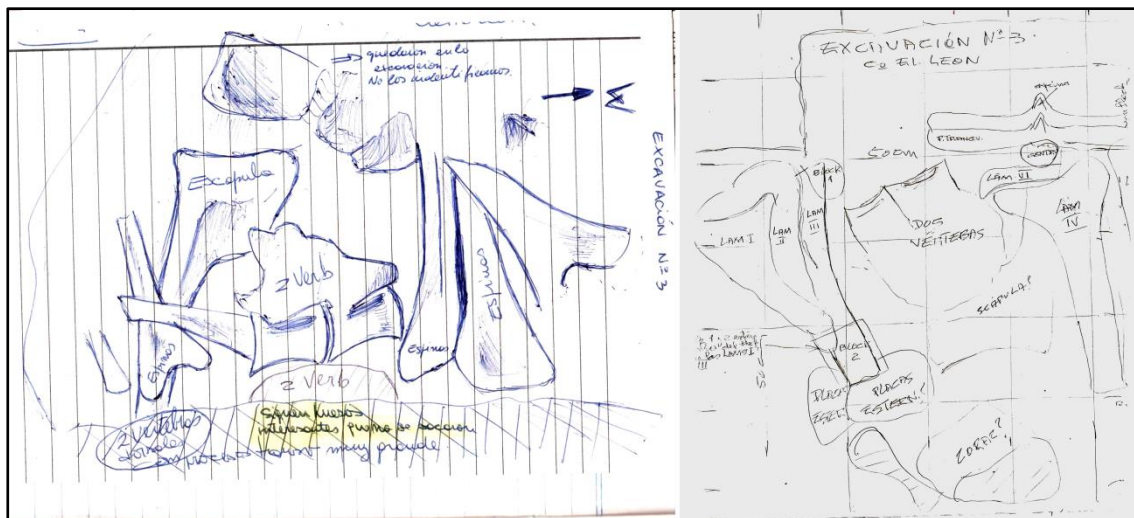


Figura II.14. Dibujos de campo realizados durante las tareas de excavación del Dr. Bonaparte y su equipo en el sitio n°3 de Cerro de los Leones (1999). A la izquierda, dibujo de campo realizado por Martinelli, a la derecha dibujo procedente de la libreta de campo del Dr. Bonaparte.

La Excavación n°3 se abrió en el año 1999, en el flanco sur del cerro (Día 29 de enero, Diario de Campo 1999; ver Anexo), y está ubicada a unos 250 metros al oeste de la Excavación n°2. El sitio se coloca por debajo del nivel evaporítico blanquecino característico de la sección inferior del perfil. Un dibujo de campo realizado por el Dr. Bonaparte durante las tareas de excavación permite reconstruir la disposición original de los huesos en el nivel fosilífero (Fig. II.14).

Desde la excavación se rescataron varios elementos axiales y apendiculares en buen estado de preservación, algunos de los cuales articulados, referibles a un dinosaurio saurópodo de gran tamaño (MCF-PVPH-228). El Dr. Bonaparte cita otros elementos procedentes de la Excavación n°3, como dos probables isquiones, un pubis, un coracoides, dos probables placas esternas (dibujo de campo B) y diversos huesos largos y planos, entre 1.10 y 1.25 metros de largo considerados como placas dérmicas referibles a las de *Agustina* (Día 30 de enero, Libreta de campo 1999; ver Anexo).

Una vez realizada la preparación en laboratorio, estos elementos resultaron ser costillas dorsales alteradas diagenéticamente (MCF-PVPH-228/06-12), sin embargo, no se excluye que otros elementos hayan quedado en la excavación (ver anotaciones Fig. II.14). Teniendo en cuenta el tamaño de los elementos, la falta de huesos repetidos y las condiciones generales de preservación, es posible considerar que los huesos de la

Excavación n°3 procedan de un ejemplar estrechamente relacionado a *Ligabuesaurus* Bonaparte et al., 2006 (Capítulo V).

En enero del 1999 (Día 31, Libreta de Campo 1999, ver Anexo), a unos 40 metros más al este y a la altura del mismo nivel fosilífero que la Excavación n°3, el equipo del Dr. Bonaparte empezó las tareas de excavación en un nuevo sitio (Excavación n°4), desde el cual se recuperaron numerosos elementos parcialmente articulados y en buenas condiciones de preservación de dinosaurios saurópodos de gran tamaño. Los mismos representan los materiales tipo de *Ligabuesaurus leanzai* Bonaparte et al., 2006 (MCF-PVPH-233 y MCF-PVPH-261).

El mapa de esta excavación (1999) refiere a las disposiciones espaciales solamente de los huesos encontrados durante las primeras fases del trabajo (Fig.II.15). De hecho, las sucesivas fases de la excavación fueron reconstruidas sobre la base de las fotografías y de los comentarios realizados por diferentes integrantes de esas campañas.

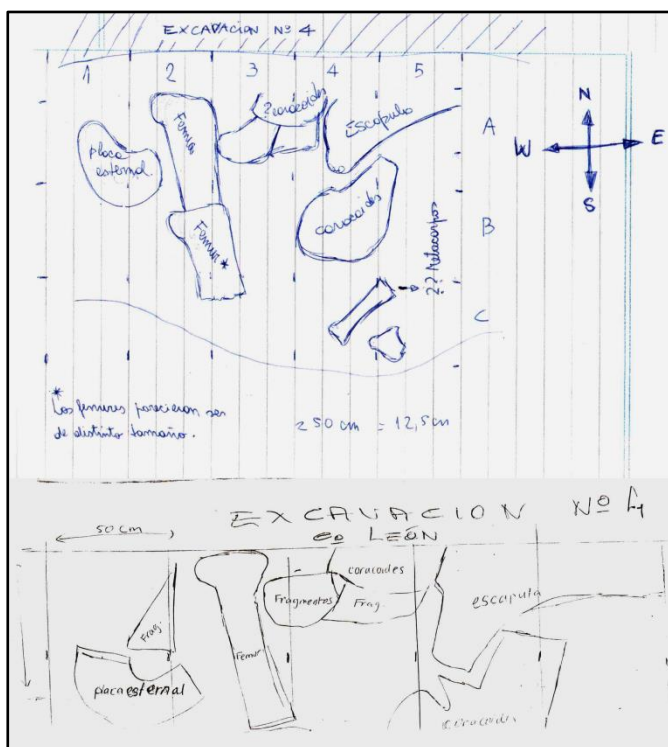


Figura II.15. Dibujos de campo realizados durante las tareas de excavación del Dr. Bonaparte y su equipo en el sitio n°4 de Cerro de los Leones (1999). Arriba, dibujo de campo realizado por Martinelli; abajo, dibujo procedente de la libreta de campo del Dr. Bonaparte..

La relocalización de la excavación durante las últimas campañas en Cerro de los Leones (2014-2016) permitió analizar más en detalle la estratigrafía del yacimiento y corroborar la presencia de más elementos fósiles in situ, algunos de los cuales parcialmente articulados, como algunas vértebras caudales anteriores, y articulados, como una pelvis completa. Los materiales holotipo MCF-PVPH-233 y MCF-PVPH-261 y los referidos a *Ligabuesaurus leanzai* son analizados en detalle en el Capítulo V.

➤ **Nivel fosilífero n°3.** De este nivel proceden los materiales fósiles atribuidos al saurópodo *Agustinia ligabuei* Bonaparte, 1999, uno de los objetos de análisis en esta tesis. En este nivel se realizó la primera excavación en el año 1996 por parte del Dr. Bonaparte, ubicada en el flanco sur del cerro.

En este sector, la secuencia está dominada por depósitos de fangolitas con intercalaciones de areniscas finas, típicos de depósitos asociados a planicie de inundación marginal (Martinelli et al., 2007). La Excavación n°1 se abrió en el sector de bajas lomadas en el flanco sur del cerro (39°35'38"S/69°24'00"O; Martinelli et al., 2007, p. 12), sin embargo, durante la exploración realizada por el autor de esta tesis, no fue posible hallar ningún tipo de rastros en este sector, probablemente debido a la erosión constante del viento a la cual está expuesto el nivel fosilífero n°3, que en este sector es superficial (Fig. II.13).

Teniendo en cuenta las fotografías disponibles, el dibujo de la excavación provisto por el Dr. Bonaparte, y las indicaciones presentes en sus apuntes de campo, fue posible

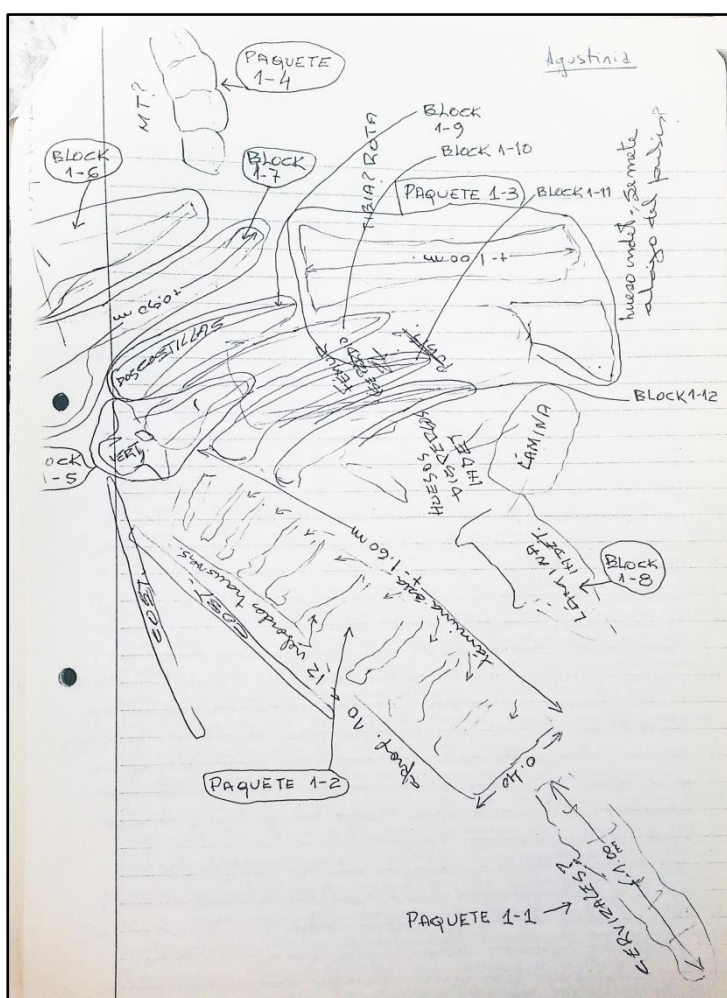


Figura II.16. Dibujo de campo realizado durante las tareas de excavación del Dr. Bonaparte y su equipo en el sitio n°1 de Cerro de los Leones (1996).

la realización tentativa de la disposición de los fósiles en el espacio y se determinó que los materiales de la Excavación n°1 proceden de un esqueleto postcraneano incompleto y parcialmente articulado, cuyas condiciones de preservación son muy precarias a causa de la acción de la meteorización y de las alteraciones diagenéticas. (Fig.II.16).

Teniendo en cuenta el sedimento todavía presente entre las espinas neurales, se infirió que el nivel portador de los huesos está representado por un estrato de fangolitas gris-moradas, ampliamente reconocible en toda la base del cerro. El análisis de estos

materiales que constituyen el holotipo de *Agustinia ligabuei* Bonaparte, 1999 MCF-PVPH-110 será desarrollado en el capítulo Capitulo IV.

➤ **Nivel fosilífero n°4.** Por encima de la primera terraza del cerro, el registro fósil de mega-vertebrados es escaso, conociéndose únicamente un hueso apendicular fragmentado de pterosaurio (Bellardini y Codorniú, 2019), fragmentos de elementos apendiculares de saurópodos fuertemente re TRABAJADOS (com. pers.), así como elementos aislados de tortugas, cocodrilos y terópodos (Martinelli et al., 2007).

El cuarto nivel fosilífero fue detectado sobre la base de un paquete de arenisca de grano medio asociado a depósitos de barras (Martinelli et al., 2007).

CAPITULO III

GENERALIDADES DE LOS SAURÓPODOS

III.1. Sauropoda

Los dinosaurios saurópodos representan a un grupo evolutivamente exitoso de tetrápodos mesozoicos que, gracias a una temprana diversificación taxonómica y a una rápida radiación geográfica, ha constituido un componente fundamental de las faunas de vertebrados de todas las masas continentales, por lo menos desde el Jurásico Medio hasta el final del período Cretácico (Upchurch et al., 2004; Barrett, 2014). Descendientes directos de las formas cuadrúpedas de mediano tamaño del Triásico Superior incluidas en el grupo de los sauropodomorfos basales (Buffetaut et al., 2000), los saurópodos se caracterizan por mantener un modelo anatómico relativamente conservador a lo largo de su historia evolutiva, adaptado a un ambiente exclusivamente continental y a una dieta herbívora (Fig. III.1).

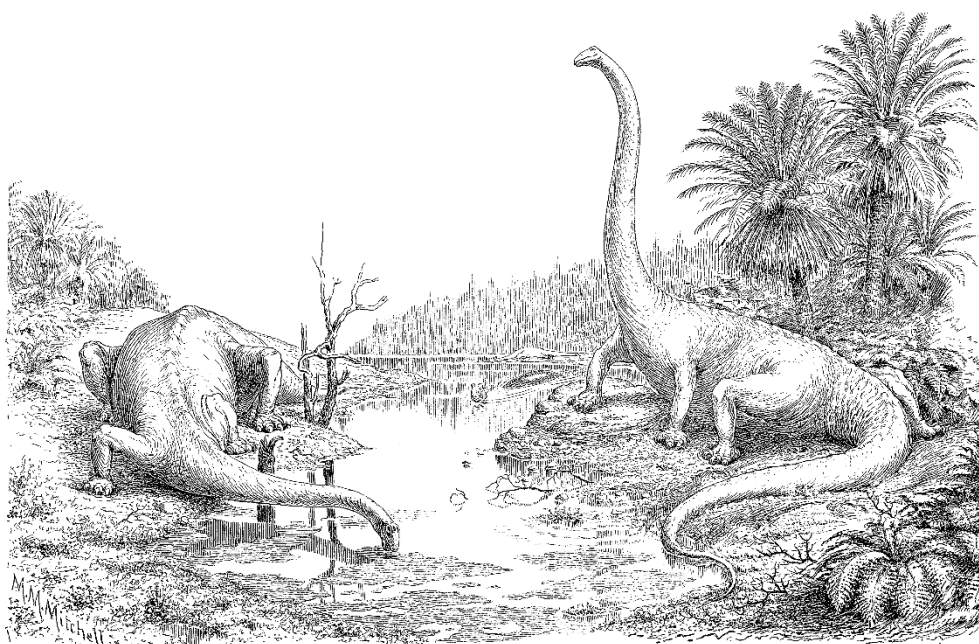


Figura III.1. Interpretación del dinosaurio saurópodo Diplodocus Marsh, 1878 realizada por Hay O.P. en 1910. Las primeras reconstrucciones paleoecológicas y paleoetológicas remarcaban la adaptación semiacuática de estos gigantesos tetrápodos mesozoicos, hoy abandonada.

En general, los saurópodos se pueden reconocer por su cráneo relativamente pequeño con respecto a un cuerpo voluminoso, miembros columnares, y cuello y cola extremadamente alargados (Upchurch et al., 2004). A pesar de eso, el clado Sauropoda

presenta una gran diversidad morfológica y una elevada variedad taxonómica, tanto que es posible reconocer, entre más de 180 géneros (Mateus et al., 2014), formas de mediano tamaño como los saltosaurinae, de cuellos relativamente cortos como los dicreosáuridos, y hasta los gigantescos cuadrúpedos de más de 30 metros de largo y 80 toneladas de masa corporal, como algunos Mamenchisauridae, Diplodocidae y la mayor parte de los titanosaurios lognkosaurios (Benson et al., 2014; Carballido et al., 2017).

Varios autores proponen que el alto grado de diversificación morfológica y la amplia radiación geográfica alcanzada por los saurópodos sería relacionable a dos grandes eventos de vicarianza y divergencia (Barrett y Upchurch, 2005; Upchurch y Barrett, 2005). Una primera radiación se habría desarrollado a comienzo del periodo Jurásico, con formas basales poco diversificadas y en un contexto paleogeográfico propicio como lo del supercontinente Pangea, mientras que una segunda gran radiación se habría concretado durante la transición Juro-Cretácico, cuando la gradual fragmentación de los continentes Laurasia en el hemisferio norte, y Gondwana en el sur, habrían permitido la ocupación de nuevos nichos ecológicos y una consecuentemente rápida colonización y un amplia diversificación taxonómica (Remes et al., 2009; Fig. III.2).

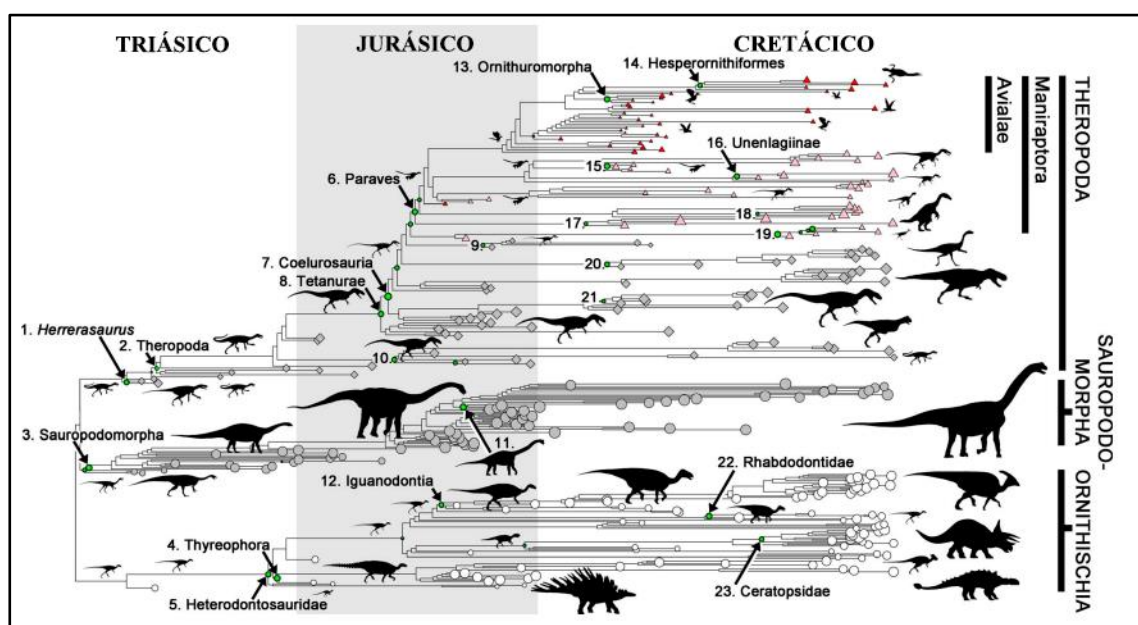


Figura III.2. Cladograma de Dinosauria donde se esquematiza la diversidad taxonómica de los distintos clados durante los tres periodos de la Era Mesozoica, según el cual Saurópoda experimenta una gran diversificación sobre todo a partir del Jurásico Superior. Modificado de Benson et al., 2014.

Durante este período de tiempo los saurópodos neosaurópodos alcanzaron una gran diversidad morfológica y constituyeron gradualmente los componentes dominantes de los ecosistemas continentales del Cretácico. Aunque en las últimas décadas se han

multiplicado los descubrimientos de formas más basales, relacionadas a la transición Sauropodomorpha basal-Sauropoda (Remes et al., 2009), e incrementado notablemente el número de nuevos géneros de saurópodos más derivados (i.e., Eusauropoda), tanto la historia evolutiva más temprana de este último gran clado, como las relaciones filogenéticas entre las formas más derivadas (por ej., Titanosauriformes) siguen siendo debatidas (Wilson, 2002, 2005; D’Emic, 2011; Mannion et al., 2011; Carballido y Sander, 2013; Carballido et al., 2017; Gorscak y O’Connor, 2019; Mannion et al., 2019).

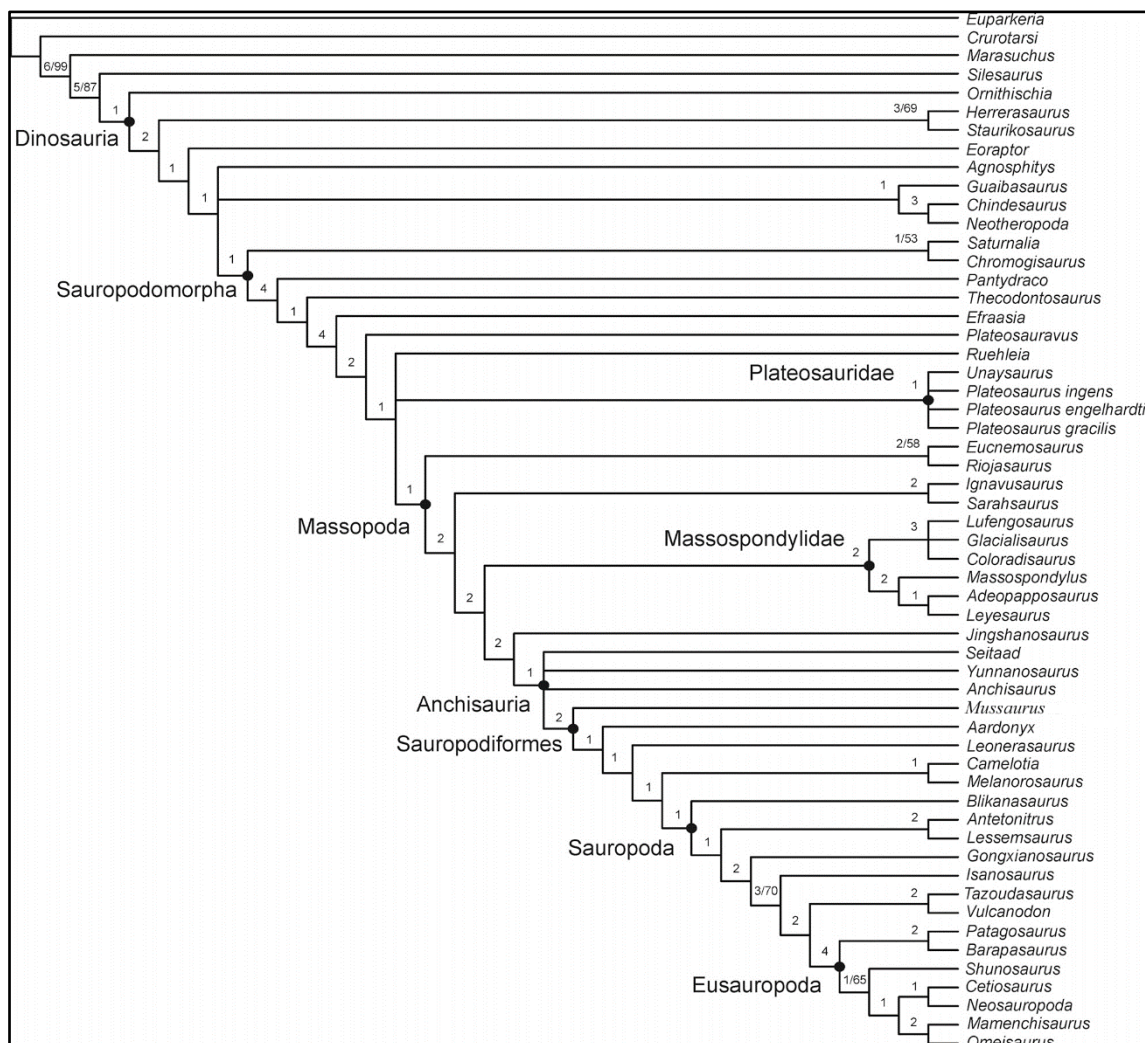


Figura III.3. Consenso estricto del análisis filogenético de Sauropodomorpha basales propuesto por Otero y Pol (2013). Modificado de Otero y Pol, 2013.

Los Sauropoda representan a un clado de dinosaurios saurisquios definido en la rama, el cual, siguiendo a Yates (2007), está definido como el clado más inclusivo que contiene a *Saltasaurus loricatus* pero no a *Melanorosaurus readi*. Siguiendo esta definición, los Lessemsauridae constituyen el grupo más basal de Sauropoda, los cuales, a pesar de su condición fragmentaria, preservan una serie de caracteres apomorficos que permiten distinguirlos de los sauropodomorfos no-sauropodos (e.g., *Mussaurus*,

Aardonyx) y, al mismo tiempo, de los Gravisauria más basales, los saurópodos no-eusauropodos como *Vulcanodon* o *Tazoudasaurus*.

Por otro lado, Upchurch y colaboradores (2007), sugieren que pueden reconocerse dos principales *sister-groups* relacionados a la evolución temprana de los saurópodos: “Prosauropoda” de un lado, con las formas basales *Ammosaurus* (Marsh, 1889), *Anchisaurus* (Marsh, 1885), *Yunnanosaurus* (Young 1942) y *Massospondylus* (Owen, 1854) entre otras; y Sauropoda por el otro, basado en el nodo e incluyendo a *Jingshanosaurus* (Zhang y Yang, 1994), *Lessemsaurus* (Bonaparte, 1999), *Antetonitrus* (Yates y Kitching, 2003) y *Chinshakiangosaurus* (Yeh 1975) como algunos de los saurópodos más basales. Sauropoda tendría a *Lessemsaurus* (Bonaparte, 1999) y *Antetonitrus* (Yates y Kitching, 2003) como formas más basales, mientras que *Melanorosaurus* (Haughton 1924) y *Aardonyx* (Yates et al. 2010) representarían, para Yates et al. (2010), las formas más cercanas a la transición con los Sauropodomorpha basales, en los cuales persiste el carácter plesiomórfico del bipedalismo facultativo/no-habitual, entre otras condiciones (e.g., Bonnan, 2003; Carrano, 2005; Pol y Powell, 2007). Sin embargo, trabajos más recientes han evidenciado la falta de un ancestro común a los representantes de “Prosauropoda” recuperando este clado como parafilético, por lo que el conjunto de prosauropodomorfos no-sauropodos constituyen una serie de grupos naturales hermanos a Sauropoda (e.g., Yates et al., 2010; Pol et al., 2011; McPhee et al., 2015; Müller, 2020).

A tal respecto, a pesar de las dificultades para determinar los aspectos de la evolución temprana de Sauropoda, es de primaria importancia definir la composición taxonómica de Sauropoda en tanto que de esta dependen los resultados de los análisis filogenéticos que se presentarán en esta Tesis Doctoral.

Sin embargo, a pesar de las consideraciones sobre la composición taxonómica de Sauropoda, existe un cierto consenso en incluir dentro del clado a ciertas formas basales de saurópodos no-eusaurópodos, como *Vulcanodon* (Raath 1972), *Cetiosaurus* (Owen 1841), *Tazoudasaurus* (Allain et al. 2004), *Spinophorosaurus* (Remes et al. 2009), y a una serie de taxones que representan a los dos principales linajes de dinosaurios sauropodomorfos más derivados: Eusauropoda y Neosauropoda (Upchurch et al., 2004).

III.1.1. Eusauropoda.

El primero de estos linajes se define sobre la rama, como el clado que reúne a todos los saurópodos más estrechamente relacionados a *Saltasaurus loricatus* que a *Vulcanodon*

karibaensis (*sensu* Sereno, 2005), y comprende formas cuadrúpedas obligatorias de gran tamaño, con cuellos largos y de hábito exclusivamente herbívoro. Las características morfológicas peculiares de estos saurópodos están particularmente relacionadas a los procesos asociados a la alimentación, al tamaño corporal y a la postura graviportal.

Los eusaurópodos presentan cráneos relativamente cortos y altos, con narices retraídas y mandíbulas “U-shaped” (Upchurch et al., 2004). Los dientes son robustos, espatulados, con facetas apicales simétricas, superficie externa del esmalte de textura compleja, y facetas basales típicas de una dentición imbricada (Wilson y Sereno, 1998; Barrett y Upchurch, 2007; Fig. III.4).

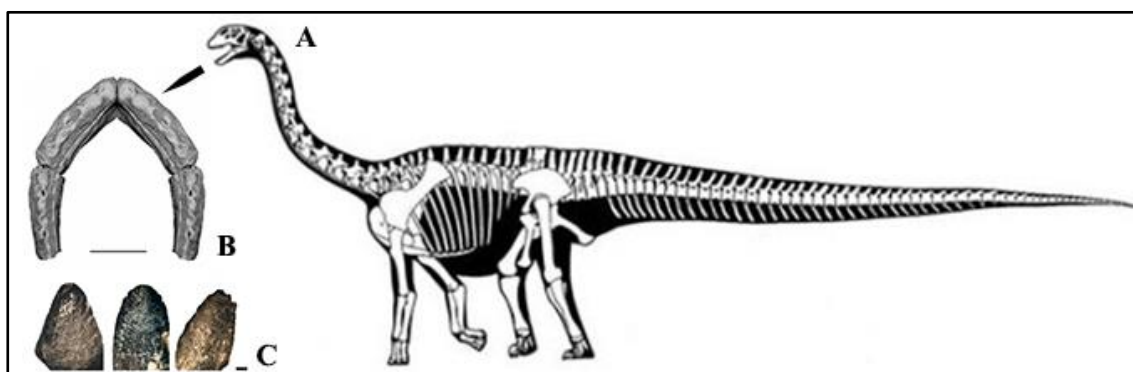


Figura III.4. Silueta del esqueleto (A) de *Patagosaurus* (Bonaparte, 1979), eusaurópodo del Jurásico Medio de Patagonia. B), reconstrucción del dentario MPEF-PV 1670 y dientes MACN-CH 934, MPEF-PV-1670 y MACN-CH-933 referidos a *Patagosaurus*. Modificado de Rauhut, 2003 y Holwerda et al., 2015.

A nivel post-craneano los eusaurópodos muestran un incremento del número y del tamaño de las vértebras cervicales, miembros anteriores más cortos que los posteriores y una postura semidigitígrada (Bonnar, 2003, 2004; Upchurch et al., 2004). El registro fósil de Eusauropoda es conocido desde el Jurásico Inferior de Gondwana (e.g., *Barapasaurus*) y está ampliamente distribuido sobre todo en Laurasia, por las formas de Europa (e.g., *Cetiosaurus*, Turiosauridae) y Asia (e.g., *Shunosaurus*, *Omeisaurus*, Mamenchisauridae).

A pesar de la gran variedad morfológica, los materiales que representan a este clado son de naturaleza fragmentaria y precario estado de preservación. Sin embargo, en las últimas décadas, el hallazgo de nuevas formas asociadas a Eusauropoda (Bandyopadhyay et al., 2010; Mo et al., 2010; Mateus et al., 2014; Moore et al., 2018, 2020) amplió el espectro taxonómico del clado y permitió nuevas líneas investigativas enfocadas en redefinir y ajustar estas relaciones de parentesco fundamentales para dilucidar la temprana evolución de Sauropoda.

III.1.2. Neosauropoda.

Neosauropoda (Bonaparte, 1986), está definido en el nodo como el clado que contiene el ancestro común de *Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell 1980 y

Diplodocus longus Marsh 1878, y a todos sus descendientes (sensu Wilson y Sereno, 1998; Fig. III.5). El registro fósil de Neosauropoda es conocido desde el Jurásico Medio-Superior, sobre todo gracias a las abundantes y ampliamente estudiadas formas de la Formación Morrison del Norte América y de la Fm. Tendaguru de África (Foster, 2003; Bussert et al., 2009). Los miembros de los dos principales clados de Neosauropoda (Diplodocoidea y Macronaria) tuvieron una rápida dispersión geográfica ya desde el Jurásico Superior, y por millones de años compartieron el rol de importantes componentes en los ecosistemas continentales de prácticamente todas las masas continentales. Sin

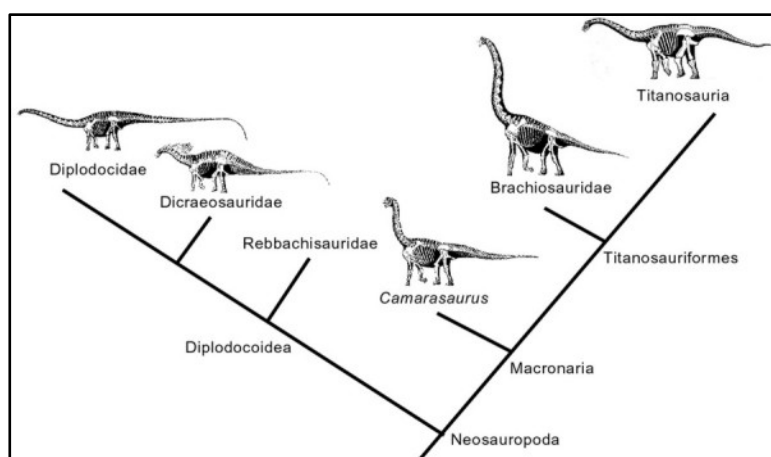


Figura III.5. Árbol filogenético simplificado de Neosauropoda. La definición sobre la rama de los grupos hermanos Diplodocoidea y Macronaria permite reconocer el clado Neosauropoda sobre el nodo. Modificado de Wilson y Sereno, 1998.

embargo, desde el Cretácico “Medio”, con la supuesta extinción de los últimos representantes de Diplodocoidea (i.e., Rebbachisauridae), los macronarios se convierten en los mega-herbívoros dominantes a nivel global, entre los cuales los titanosaurios más derivados serán los únicos representantes de Sauropoda en presentar evidencias fósiles próximas el límite Cretácico-Paleógeno (Fig. III-6).

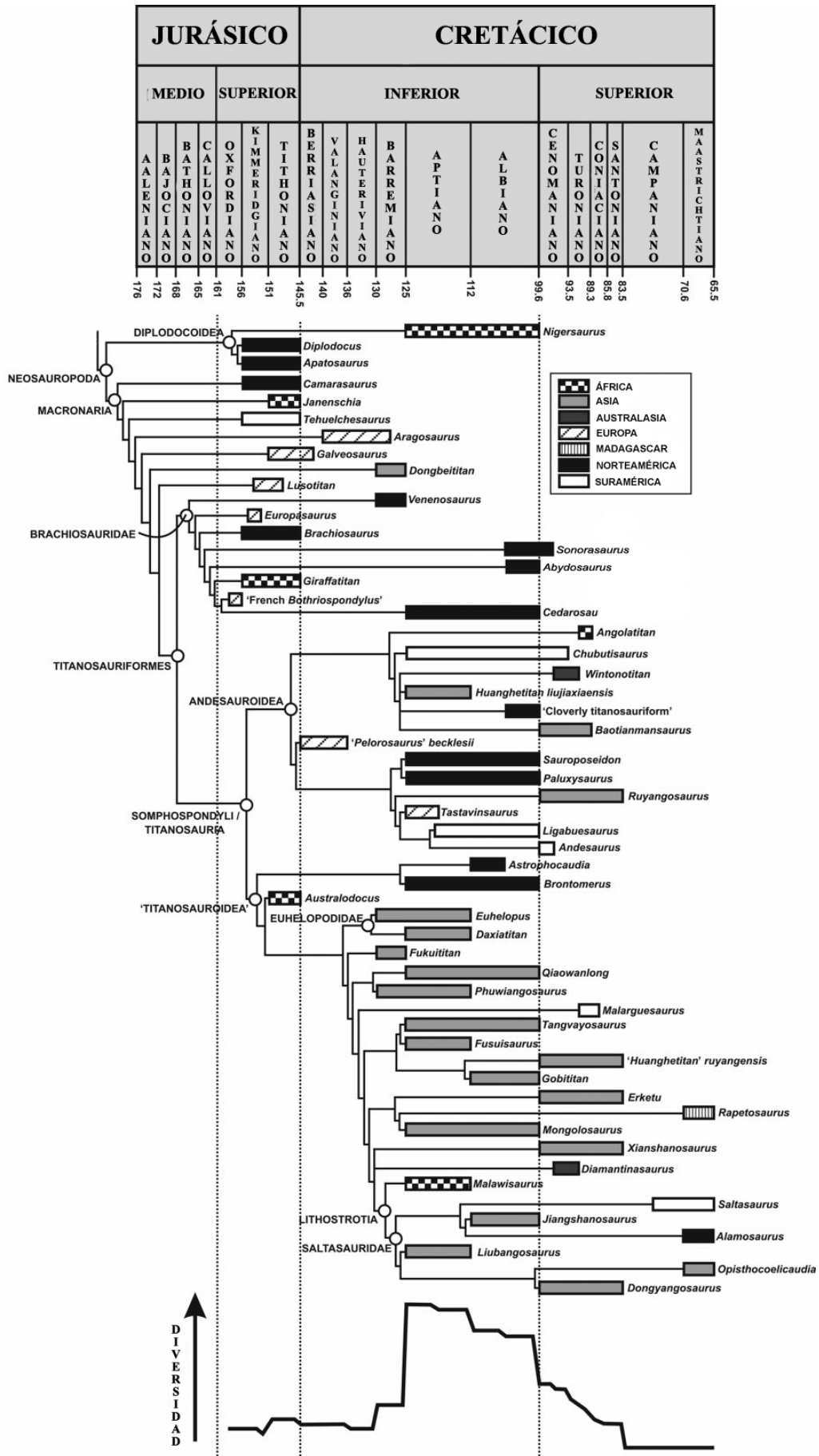


Figura III.6. Cladograma de los taxones elegidos en el análisis filogenético propuesto por Mannion et al., 2013. Abajo, grafico de la diversidad de Neosauropoda desde el Jurásico Superior hasta el Cretácico Inferior. Modificado de Mannion et al., 2013.

- **Diplodocoidea.** Este clado, fue definido en un contexto filogenético por Wilson y Sereno (1998) en base a la rama, como el clado que incluye a todos los neosaurópodos más relacionados a *Diplodocus longus* que a *Saltasaurus loricatus*. La definición de los Diplodocoidea se ha debatido ampliamente en los últimos años (Upchurch, 1995; Sereno, 2005; Taylor y Naish, 2005), sobre todo con respecto a las implicancias que sus variaciones tuvieran sobre su composición taxonómica.

En este contexto, Calvo y Salgado (1995) proponen el nuevo clado Diplodocimorpha basado en el nodo y lo definen como el clado que reúne a *Limaysaurus tessonei* (Calvo y Salgado, 1995), *Diplodocus longus* y a todos sus descendientes. A pesar de ser considerado por varios autores como un clado redundante de Diplodocoidea (Wilson y Sereno, 1998; Pereda-Superbiola et al., 2003), en la bibliografía disponible existe un cierto consenso en aceptar la definición de Diplodocimorpha basada en el nodo (Torcida et al., 2011; Canudo et al., 2017, 2018), en base a la cual representa el clado que incluye al ancestro común de *Rebbachisaurus garasbae*, *Diplodocus longus*, y todos sus descendientes. De esta forma, Diplodocimorpha representa un clado menos inclusivo que Diplodocoidea (Wilson, 2002; Taylor y Naish, 2005), el cual se define sobre la rama como el clado que reúne a todos los neosauropodos más relacionados a *Diplodocus longus* que a *Saltasaurus loricatus* (sensu Wilson y Sereno, 1998).

Los diplodocoideos son neosaurópodos muy diversos y geográficamente dispersos, especialmente en el hemisferio norte. El clado comprende tres grandes familias: Rebbachisauridae, Diplodocidae y Dicraeosauridae, estas últimas dos reunidas en el clado Flagellicaudata por las características de sus vértebras caudales distales (Harris y Dodson, 2004).

Los diplodocoideos se caracterizan por presentar varias especializaciones en la dentición (gran número de dientes tipo lápiz, con alta tasas de reemplazo), cuellos extremadamente alargados (o con evidentes reversiones a cuellos cortos, como en los dicreosáuridos), colas largas tipo látigo, vértebras con espinas neurales bífidas y arcos hemales expandidos (Fig. III.7).

El registro fósil de Diplodocoidea es conocido desde el Jurásico Superior hasta el Cretácico Superior temprano, cuando con la última aparición de un representante de la familia Rebbachisauridae (Ibiricu et al., 2013) probablemente se concreta la extinción del linaje. Considerando la hipótesis inicial de que *Agustinia ligabuei* comparta más afinidades con Rebbachisauridae que con cualquier otro clado de Sauropoda, en el marco de esta tesis se pone particular atención al muestreo taxonómico de esta última familia en

general, y de sus miembros gondwánicos en particular. De hecho, en Patagonia se registran varias formas procedentes de la Cuenca Neuquina y de la Cuenca Cañadón Asfalto, tanto del Cretácico Inferior como del Cretácico Superior temprano.

La presencia de formas basales y más derivadas de rebaquisáuridos en este muestreo taxonómico, permite ampliar el contexto comparativo con *Agustinia*, revisar la diagnosis, y afinar las relaciones de parentesco del ejemplar de Cerro de los Leones con la implementación por primera vez de un análisis filogenético detallado.

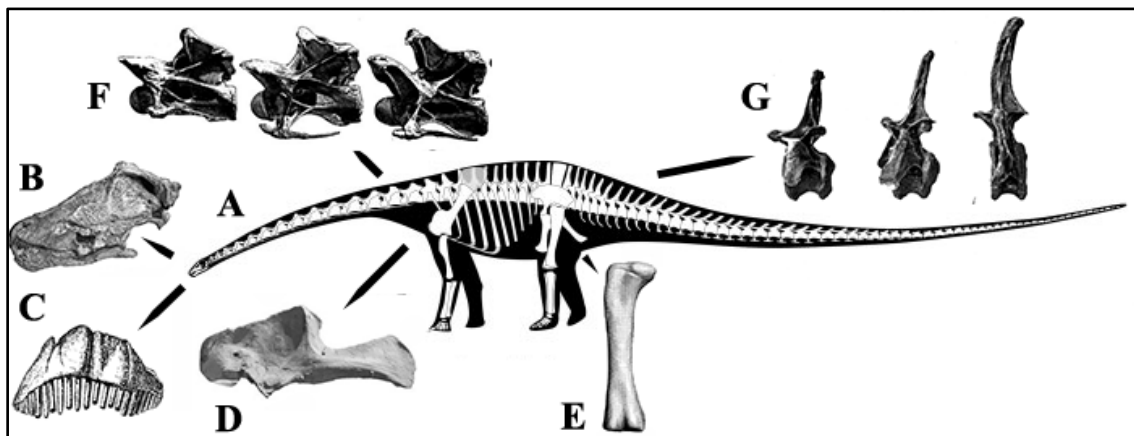


Figura III.7. Silueta del esqueleto (A) de *Diplodocus* (Marsh, 1878) diplodócido del Jurásico Superior de Estados Unidos. B) cráneo completo, C) dentario y dentición, D) escápulo-coracoides, E) fémur, F) vértebras cervicales, G) vértebras caudales. Modificado de Hatcher, 1901; Bonnan, 2004; Whitlock et al., 2010.

- **Macronaria.** El sister-group de Diplodocoidea, Macronaria, fue propuesto por Wilson y Sereno (1998) para distinguir la línea evolutiva de saurópodos que incluye a los titanosaurios, y fue definido en base a la rama, como el clado que reúne a todos los neosaurópodos más estrechamente relacionados a *Saltasaurus loricatus* que a *Diplodocus longus*. Aunque dentro de Macronaria se incluyen unos de los primeros clados de Dinosauria formalmente reconocidos y por ende ampliamente estudiados ya desde el siglo XIX, como Brachiosauridae, Camarasauridae o Titanosauria, recién en los últimos años diferentes líneas investigativas se han propuesto resolver la evolución temprana de este importante linaje de Neosauropoda (Carballido, 2011; Mannion et al., 2013; Mocho et al., 2014).

Conocidos desde el Jurásico Superior de América del Norte, Europa, África y Sur América, los macronarios basales recubren un rol importante en un contexto paleobiológico más general, en cuanto se han registrado varios taxones estrechamente relacionados a linajes más derivados, con grandes implicancias sobre la interpretación y al conocimiento de la evolución filogenética y paleobiogeográfica del clado (Fig. III.8).

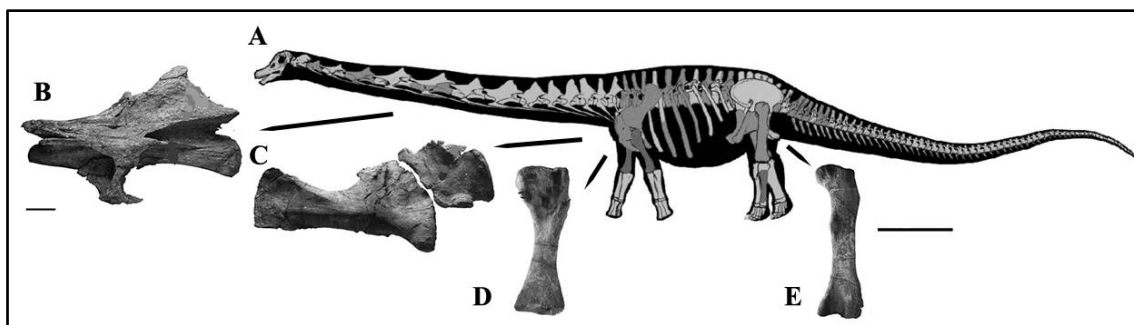


Figura III.8. Silueta del esqueleto (A) de *Patagotitan* (Carballido et al., 2017) titanosaurio derivado del Cretácico Inferior de Patagonia. B), vértebra cervical, C) escapulo-coracoides, D) húmero y E) fémur. Modificado de Carballido et al., 2017.

En Patagonia, se registran varias formas relacionadas a la evolución temprana de Titanosauria, tanto en la Cuenca Neuquina, como *Andesaurus* (Calvo y Bonaparte, 1991), *Choconsaurus* (Simón et al., 2017) y *Argentinosaurus* (Bonaparte y Coria, 1993), como en la Cuenca Cañadón Asfalto, de donde proceden los titanosaurios basales *Chubutisaurus* (Del Corro, 1975) y *Epachthosaurus* (Powell, 1990).

En el marco del desarrollo de esta tesis, los taxones patagónicos arriba citados constituyen parte fundamental del muestreo taxonómico, en tanto que uno de los objetivos principales es redefinir la diagnosis y la posición filogenética de *Ligabuesaurus leanzai*, considerado en los últimos años como una debatida forma basal de Titanosauria.

CAPITULO IV

OSTEOLOGÍA Y RELACIONES FILOGENÉTICAS DE *AGUSTINIA LIGABUEI* BONAPARTE, 1999

Introducción

La especie *Agustinia ligabuei* Bonaparte, 1999 está representada por un único ejemplar procedente de los niveles inferiores del Miembro Cullín Grande (Albiano) de la Formación Lohan Cura, en el Cerro de los Leones (nivel fosilífero nº3, *sensu* Martinelli et al., 2007; Fig. II.12). Sobre la base de una serie de elementos postcraneos parcialmente articulados, en su mayoría fragmentados y en condiciones malas de preservación, Bonaparte (1999) formalizó la identificación de un nuevo taxón, cuya característica más llamativa era la presencia de unas osificaciones dérmicas por encima de las espinas neurales del esqueleto axial (Bonaparte, 1999).

Aquí se presenta una descripción anatómica detallada del ejemplar holotipo y un análisis filogenético con el objetivo de analizar su validez taxonómica, así como se discuten y se proponen las relaciones de parentesco de *Agustinia ligabuei* Bonaparte, 1999 dentro de Sauropoda. Por último, la información osteológica novedosa y los resultados provenientes del análisis filogenético son considerados en un contexto paleobiogeográfico.

IV.1. Sistemática paleontológica

SAURISCHIA Seeley, 1888

SAUROPODOMORPHA von Huene, 1932

SAUROPODA Marsh, 1878

NEOSAUROPODA Bonaparte, 1986

DIPLODOCOIDEA Marsh, 1884 (*sensu* Upchurch, 1995)

REBBACHISAURIDAE Bonaparte, 1997

Agustinia ligabuei Bonaparte, 1999

- **Holotipo.** MCF-PVPH-110, esqueleto postcraneano incompleto y parcialmente articulado (Fig. IV.1) compuesto por una secuencia de las espinas neurales de cinco vértebras dorsales posteriores (MCF-PVPH-110/12a, 12b, 21-23), cinco vértebras sacras

(MCF-PVPH-110/24-28) y de doce vértebras caudales anteriores (MCF-PVPH-110/13-20, y 29-32), nueve costillas, entre cervicales y dorsales (MCF-PVPH-110/03, 04, 05, 06, 07, 09, 10 y 11), un fragmento de ilion izquierdo (MCF-PVPH-110/08), una tibia y una fíbula derechas articuladas (MCF-PVPH-110/01-02) y cinco metatarsianos derechos (MCF-PVPH-110/31-35).

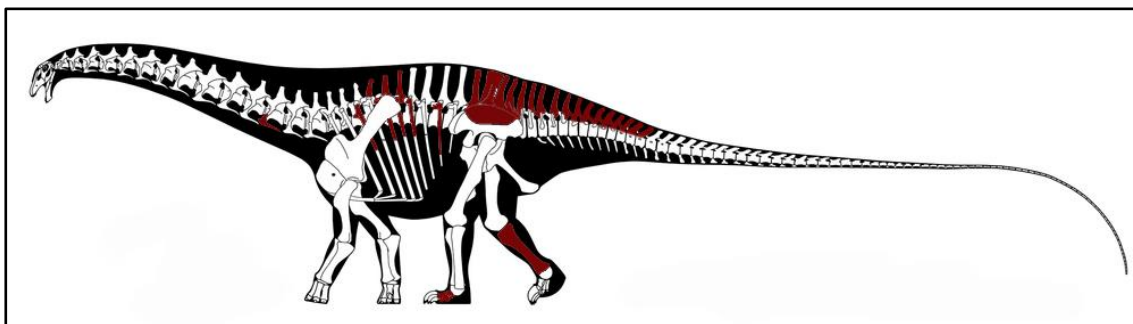


Figura IV.1. Silueta del esqueleto de Agustinia (Bonaparte, 1999) en la cual se evidencian los elementos óseos preservados. Modificado de Hartman, 2014.

- **Diagnosis original (Bonaparte, 1999).** *Sauropod with the top of the neural spines transversely expanded in the last dorsal, all the sacral, and the three anterior caudal vertebrae. With three types of osteoderms articulating on the top of the neural spines: type a) unpaired leaf shaped, type b) laminar, transversely wide with lateral projections, and type c), elongate, flat or cylindrical dorsolaterally projected. Fibula with a pronounced posterior projection on its proximal section, and a bend internally directed, bounding the cnemial crest of the tibia. Metatarsals of the type present in titanosaurs* (Dinosaurio saurópodo con ápices de las espinas neurales de las últimas vértebras dorsales, de las vértebras sacras, y de las primeras tres vértebras caudales, expandidos transversalmente. Tres morfotipos de osteodermos articulados a los ápices de las espinas neurales: tipo a) impar, a forma de hoja, tipo b) de aspecto laminar, expandido transversalmente y con proyecciones laterales, y tipo c) alargado, de aspecto cilíndrico o aplanado, y expandido dorsolateralmente. Porción proximal de la fíbula con una marcada proyección posterior, y una cresta dirigida medialmente en contacto con la cresta cnemial de la tibia. Metatarsianos de tipo presente en los titanosaurios).

- **Diagnosis revisada.** Dinosaurio saurópodo que presenta los siguientes caracteres morfológicos únicos (autapomorfías): 1) procesos expandidos anteroposteriormente y prominentes lateralmente en los márgenes dorsolaterales de las porciones distales de las vértebras dorsales posteriores, sacras y de las caudales anteriores, 2) espinas neurales de las vértebras dorsales posteriores, sacras y caudales más anteriores, con profundas fosas espinoprezigapofisiales (sprf) y espinopostzigapofisiales (spof) de forma elíptica y

alargadas dorsoventralmente, 3) láminas laterales (II) de las vértebras caudales anteriores más posteriores divergentes distalmente y a forma de “V”, 4) metatarsiano I con márgenes anterior y posterior alargados distalmente hasta la mitad del hueso y paralelos proximodistalmente en vista lateral (ver sección IV.4.1 para la discusión sobre la revisión de la diagnosis).

- **Localidad geográfica y horizonte estratigráfico.** El material tipo procede de la Excavación n°1, ubicada en el flanco noreste de Cerro de los Leones (39°35'20"S/69°23'14"O; Fig. II.13), Picún Leufú, Provincia del Neuquén, Patagonia, Argentina (Fig. I.1). En base a los apuntes de campo del Dr. Bonaparte, el material tipo de *Agustinia* fue recolectado de la parte alta de una loma en el extremo nordeste del cerro (Libreta de Campo 1997: Día 24 de febrero; ver Anexo; Fig. IV.2), donde aflora la sección pelítica más inferior del Miembro Cullín Grande de la Formación Lohan Cura (Albiano). En este sector, los depósitos fluviales se caracterizan por la alternancia de fangolitas moradas y gris-verdosas, con delgadas intercalaciones de areniscas finas. Estos niveles se asocian a facies de planicies de inundación distales (Martinelli et al., 2007; Fig. II.12).



Figura IV.2. Fotografías tomadas durante los trabajos en la excavación n°1, sitio de procedencia del holotipo de Agustinia (Bonaparte, 1999). Estas imágenes se refieren a las primeras fases de extracción (año 1997) y fueron brindadas por algunos integrantes de las campañas en el Cerro de los Leones, como J. Isasi y A. Martinelli (foto arriba a la derecha) o S. de Valais (foto abajo a la izquierda).

- **Consideraciones tafonómicas Excavación n°1.** Sobre la base de las condiciones de preservación y de la disposición de los materiales recuperados, el sitio está

caracterizado por una acumulación de elementos preservados en tres dimensiones, poco dispersos y dispuestos sin una aparente orientación preferencial (Fig. II.16). La mayoría de los huesos se encontró articulada (e.g., espinas neurales, tibia y fíbula, elementos metatarsianos) y en secuencia anatómica, aunque en un deficiente estado de preservación a causa de deformación diagenética y meteorización.

En el yacimiento se encontraron elementos referibles a un único ejemplar de dinosaurio saurópodo, correspondientes a la porción medio-posterior del esqueleto axial, incluso parte del miembro posterior derecho y fragmentos de la cintura pélvica.

Todos los huesos presentan signos de meteorización, evidentes deformaciones diagenéticas por compresión y leves alteraciones pre-entierro. Tibia, fíbula y metatarsianos, presentan áreas donde falta la superficie más externa del hueso, así como trazas de abrasión o superficies redondeadas. En los huesos apendiculares, las epífisis proximales son incompletas y fracturadas, sobre todo en la tibia, mientras que las epífisis distales no se preservaron. Las porciones de diáfisis preservadas presentan numerosas fracturas tanto longitudinales como transversales, estas últimas más marcadas que las otras.

Por otro lado, los elementos metatarsianos están casi completos, pero fuertemente alterados por meteorización. A su vez presentan signos de abrasión, así como numerosas fracturas longitudinales y transversales, especialmente en los extremos distales.

En la mayoría de las costillas está preservada parte de la porción proximal, donde en algunos casos es posible reconocer capitulum, tuberculum, y el vástago. La preservación de estos elementos está muy comprometida por la meteorización y abrasión, aunque las deformaciones diagenéticas por compresión, no parecen ser tan evidentes como en los elementos axiales y apendiculares.

Las espinas neurales de las vértebras están generalmente casi completas y poco fracturadas. Sin embargo, son bien evidentes las deformaciones por compresión, sobre todo a la altura de los ápices de las espinas, así como los signos de meteorización en la superficie externa del hueso.

El nivel de fragmentación y fracturación de materiales fósiles puede atribuirse, en general, a fracturas preentierro causadas por diferentes tipos de eventos, como el transporte en medio acuático, el pisoteo o la masticación por parte de otros vertebrados (Voorhies, 1969; Hill, 1979; Bown y Kraus, 1981). Sobre todo en los elementos apendiculares, las superficies externas de los huesos de *Agustinia* muestran signos de abrasión y superficies redondeadas atribuibles posiblemente a eventos de transporte en

medio acuático (Behrensmeyer, 1975). Sin embargo, elementos más frágiles, como las costillas, las espinas neurales y las láminas del arco neural, presentan pocas rupturas y limitadas evidencias de abrasión. Al mismo tiempo, la preservación de diferentes elementos del esqueleto, como costillas, vértebras y metacarpianos, y la presencia de un cierto grado de articulación y de asociación de los materiales, indicarían una limitada dispersión de los huesos y soportarían la hipótesis de un entierro lo suficientemente repentino para no permitir la desarticulación de buena parte de la carcasa. A tal respecto, hay que remarcar que los elementos axiales fueron encontrados en secuencia anatómica, así como las costillas a la altura de la secuencia dorsal y los elementos apendiculares y de la cintura pélvica en proximidad de la secuencia sacra.

Por otro lado, considerando que las rupturas pre-entierro por transporte se generarían durante prolongados eventos de flujos de alta energía (Holz y Barbarena, 1994), sería más parsimonioso atribuir las fracturas de los huesos procedentes de la Excavación nº1 a eventos de pisoteo y/o masticación más que a eventos de transporte.

La falta de evidencias directas (e.g., surcos, perforaciones, fracturas netas por mordidas) o indirectas (e.g., hallazgo de dientes de carnívoros) asociados a la acción de carroñeros, apoyaría la hipótesis de una causa principalmente por pisoteo. Si de un lado estas consideraciones sugerirían un muy limitado transporte, las alteraciones de la superficie externa de la mayoría de los huesos indicarían un cierto grado de meteorización debida a un evento, aunque no prolongado, por lo menos de una parte de la carcasa (por ej., huesos apendiculares). Además, la falta de los cuerpos vertebrales, la dislocación de los elementos apendiculares, la fragmentación de los elementos de la pelvis y la dispersión de algunas costillas podrían sugerir uno o más eventos de retrabajo en la acumulación por parte de corrientes efímeras.

Por último, el nivel de deformación macroscópica detectado en la mayoría de los huesos (e.g., huesos largos, ápices espinas neurales) indicaría alteraciones diagenéticas por la acción de compresiones litostáticas, cuya intensidad se ha reflejado también en la microestructura (ver la sección del análisis paleohistológico).

IV.2. Descripción y comparación

A pesar del estado fragmentario y mal preservado de los materiales, la preparación de algunos elementos, sobre todo axiales, ha permitido identificar y redefinir la morfología de estructuras diagnósticas, como láminas y fosas, útiles para un mejor

conocimiento anatómico y una caracterización taxonómica y filogenética más precisa de *Agustinia*.

- **Esqueleto axial.** Los elementos axiales de *Agustinia* están representados por extremos distales de espinas neurales de vértebras dorsales, sacras y caudales, y por porciones de costillas cervicales y dorsales.

En vista ventral, todas las espinas neurales (a excepción del espécimen MCF-PVPH-11/32, muy incompleto) presentan una morfología tetraradiada de las láminas neurales, con las láminas prespinal (prsl) y postspinal (posl) dirigidas anteroposteriormente, y las láminas laterales (ll) dispuestas ortogonalmente a estas (Fig. IV.22, 25, 28, 31, 34).

En las espinas neurales de las vértebras dorsales posteriores y primeras sacras (Fig. IV.5-6, 9, 12), la lámina lateral (ll) se ubica en la mitad anterior en tanto que en vista lateral la lámina postspinal (posl) resulta más expandida que la lámina prespinal (prsl).

Por otro lado, en las últimas sacras y las caudales (Fig. IV.9, 12, 19-20, 23, 26, 29, 32, 35, 37-38, 40) la lámina lateral (ll) se ubica en la mitad posterior de la espina en cuanto es la lámina prespinal (prsl) a ser más desarrollada que la postspinal (posl). A excepción de los elementos caudales más posteriores (MCF-PVPH-110/17-20), que presentan los ápices de las espinas neurales poco expandidos distalmente y con laminación más reducida, todos los elementos axiales dorsales, sacros y caudales presentan fosas espinoprezigapofisiales (sprf) y espinopostzigapofisiales (spof) amplias y bien marcadas, sobre todo distalmente donde son delimitadas por el borde laterodorsal del ápice y los márgenes sobresalientes de las láminas laterales (ll), prespinales (prsl) y postspinales (posl).

En vista dorsal, las porciones apicales de las espinas neurales son de forma romboidal a subrectangular, más anchos que largos (Fig. IV.7-11, 13-18, 21, 24, 27, 30, 33, 36, 39). Sin embargo, a lo largo de la serie se registra una reducción en la expansión transversal de los ápices, tanto que en las caudales resultan levemente más largos que anchos.

La secuencia MCF-PVPH-110/21-32 presenta una evidente asimetría en los extremos distales de las espinas neurales. En las últimas vértebras dorsales (MCF-PVPH-110/22-23, Fig. IV.7-8), en la dorsosacra (MCF-PVPH-110/24, Fig. IV.10) y la primera sacra (MCF-PVPH-110/25, Fig. IV.11), el lado derecho es más expandido que el izquierdo, mientras que en la última sacra (MCF-PVPH-110/27, Fig. IV.14), en la caudo-sacra (MCF-PVPH-110/28, Fig. IV.15) y en las primeras caudales (MCF-PVPH-110/29-

31, Fig. IV.16-18) el lado izquierdo es más prominente que el derecho en sentido transversal.

Es probable que las alteraciones diagenéticas hayan modificado la morfología original de estas espinas neurales. Sin embargo, existe información anatómica suficiente para identificar morfologías diagnósticas.

Vértebras dorsales. Sobre la base de la morfología general, de la porción apical y de las láminas neurales de las espinas, y mediante comparaciones con series vertebrales completas y mejor preservadas presentes en bibliografía (e.g., *Diplodocus* Marsh, 1878; *Camarasaurus* Marsh, 1889; *Brachiosaurus* Riggs, 1903, ver también Taylor, 2009; *Euhelopus* Wiman, 1929, ver también Wilson y Upchurch, 2009; *Overosaurus* Coria et al., 2013; *Trigonosaurus* Campos et al., 2005), es posible atribuir los especímenes MCF-PVPH-110/12 y MCF-PVPH-110/21-23 a espinas neurales de vértebras dorsales posteriores.

➤ **Vértebra dorsal posterior Dv-06?, MCF-PVPH-110/12a.** De este elemento se cuenta con el ápice de la espina neural, la porción distal de ambas láminas espinodiapofisiales (spdl), la lámina postespinal (posl), y parte de la lámina preespinal (prsl).

MCF-PVPH-110/12a (Fig. IV.3) se encontró asociado al ápice de la espina neural de la vértebra siguiente a formar un único bloque, en el cual, por las condiciones de preservación, los dos elementos se encuentran parcialmente sobrepuestos (Fig. IV.3). El estado de preservación de ambos huesos es deficiente debido a numerosas fracturas y evidentes signos de alteraciones diagenéticas, las cuales afectaron sobre todo el lado derecho de la secuencia. Es evidente que las compresiones litostáticas durante los procesos de fosilización, han modificado la morfología general de los huesos, la disposición y la orientación de las láminas. En particular, el lado derecho de ambas espinas es altamente fragmentado y alterado, tanto que no es posible registrar otros caracteres morfológicos que una serie de depresiones, de forma y tamaño diferente, e irregularmente distribuidas.

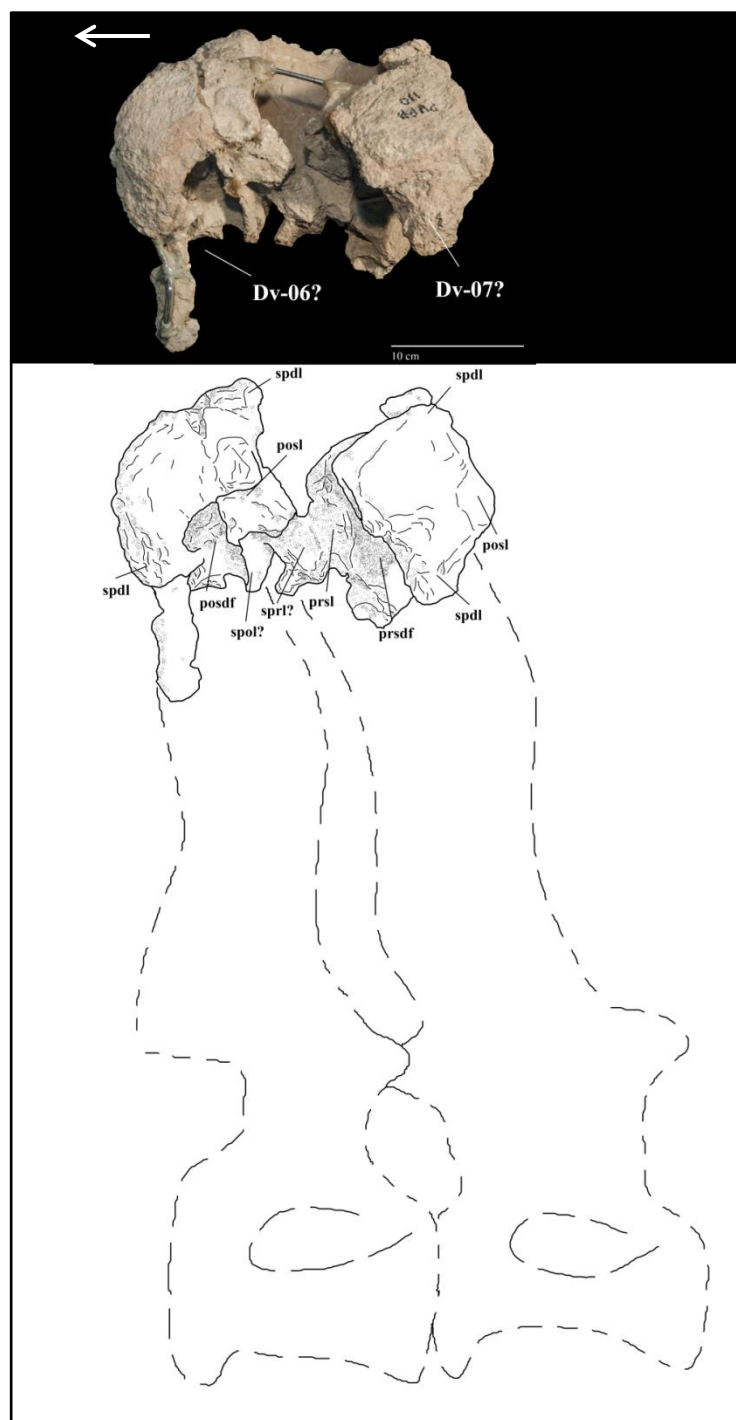


Figura IV.3. Vértebras dorsales posteriores Dv-06-07? MCF-PVPH-110/12a-b, en vista dorsal y con sus respectivos dibujos interpretativos. Abrev.: posdf, fosa postzigoespinodiapofisial; postl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal; prsdf, fosa prezigoespinodiapofisial; spd, lámina espinodiapofisial; spol, lámina espinopostzigapofisial; sprl, lámina espinoprezigapofisial. Reconstrucción sobre la base de *Demandasaurus* (Torcida et al., 2011). La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

A pesar de sus condiciones de preservación, la comparación con los otros elementos de la secuencia vertebral de *Agustinia* (MCF-PVPH-110/21-32) permite aproximar la orientación de los elementos MCF-PVPH-110/12 y, por ende, una descripción más precisa de sus estructuras y caracteres. Comparando la morfología del ápice y de las láminas neurales de MCF-PVPH-110/12a con aquellas de las espinas dorsales, sacras y

caudales en secuencia anatómica (ver serie MCF-PVPH-110/21-32), la superficie dorsal de la espina es de forma romboidal, como en todas las otras espinas neurales. Sin embargo, en MCF-PVP-110/12a la espina es más ancha que larga, como en las últimas dorsales (MCF-PVPH-21-23), y no más larga que ancha como en las caudales anteriores (ver MCF-PVPH-110/29-32 y MCF-PVPH-110/13-20). Además, en la espina MCF-PVPH-110/12a las láminas y las fosas resultan bien prominentes y marcadas, más similares a las espinas de las vértebras dorsales que las caudales anteriores, donde la laminación se reduce hacia los elementos más posteriores. Teniendo en cuenta estas morfologías, es posible asociar MCF-PVPH-110/12a a una vértebra dorsal posterior, aunque de posición más anterior que las vértebras dorsales MCF-PVPH-110/21-23, consideradas las últimas tres de la serie presacra. Por lo tanto, el elemento MCF-PVPH-110/12a se considera tentativamente como las espinas neurales de la vértebra dorsal Dv-06.

En vista dorsal, la espina es de forma romboidal, más ancha que larga, y de vértices redondeados (Fig. IV.3), como en *Haplocanthosaurus* (Hatcher, 1903; Forster y Wedel, 2014), *Apatosaurus* (Marsh, 1877), *Diplodocus* (Marsh, 1878), *Rebbachisaurus* (Lavocat, 1954; Wilson y Allain, 2015), y la vértebra dorsal del rebaquisáurido indeterminado de la Fm. La Amarga (Barremiano) MACN-PV-N35 (Apesteguía, 2007). Las láminas espinodiapofisiales (spdl) son robustas y expandidas anteroposteriormente en la porción distal, como en *Rebbachisaurus*. Éstas, juntas con las láminas preespinal (prsl) y postespinal (posl), delimitan fosas espinoprezigapofisiales (sprf) y espinopostzigapofisiales (spof) de contorno ovalado y alargadas dorsoventralmente, como en *Katapsaurus* (Ibiricu et al., 2013, 2015), *Rebbachisaurus*, *Comahuesaurus* y MACN-PV-N35 (Apesteguía, 2007). Las fosas resultan mejor preservadas en el lado derecho de la espina y son más amplias en la porción posterior. En vista lateral, la lámina postespinal (posl) está bien preservada, de contorno convexo y más prominente que la lámina preespinal (prsl). El estado de preservación no permite identificar la presencia de láminas zigapofisiales ni de fosas medianas en la cara anterior y posterior de la espina neural. Sin embargo, en el lado derecho, se reconoce una estructura laminar que se atribuye tentativamente a parte de la lámina espinopostzigapofisial (spol). En vista lateral izquierda, la lámina espinopostzigapofisial (spol) es delgada, prominente, y levemente inclinada anteriormente (Fig. IV.3). Como el resto del elemento, la lámina sufrió fuerte alteración diagenética, resultando deformada y parcialmente desplazada lateralmente.

En proximidad del ápice de la espina, una lámina accesoria divide dicha fosa en dos subfosas: una anterior, corta y expandida dorsoventralmente, y una posterior más amplia y marcada anteriormente.

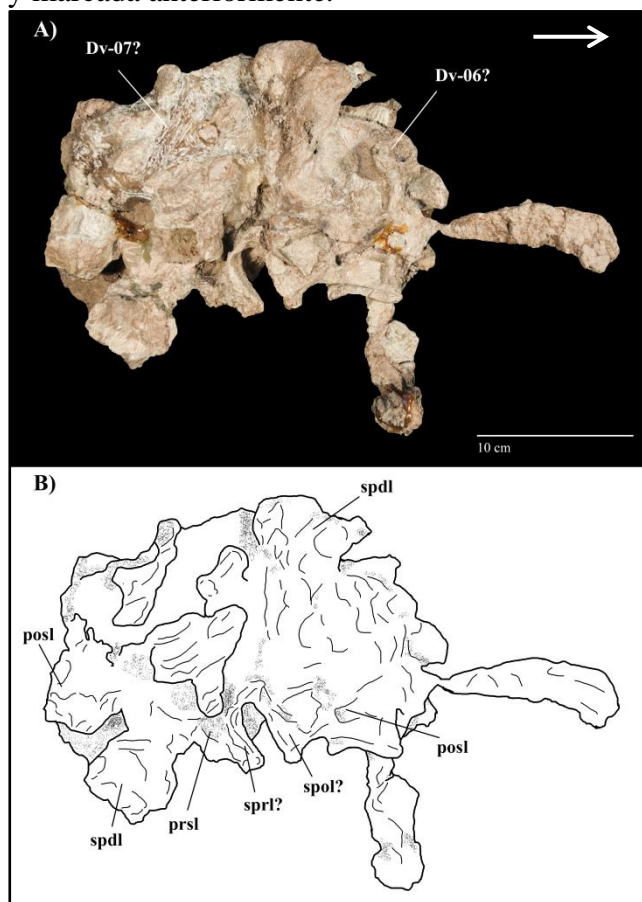


Figura IV.4. Vértebras dorsales posteriores Dv-06-07? MCF-PVPH-110/12a-b, en vista dorsal (A) y con sus respectivos dibujos interpretativos (B). Abrev.: posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal; spdl, lámina espinodiapofisial; spol, lámina espinopostzigapofisial; sprl, lámina espinoprezigapofisial. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

➤ **Vértebra dorsal posterior Dv-07?, MCF-PVPH-110/12b.** Este elemento representa la porción distal de la espina neural de la vértebra dorsal que sigue a MCF-PVPH-110/12a, con el cual se encuentra parcialmente sobrepuesto. Considerando la morfología de la superficie dorsal de la espina neural y el desarrollo de las láminas y de las fosas neurales, así como la estrecha asociación con la espina neural de la vértebra dorsal Dv-06, la espina MCF-PVPH-110/12b se asocia tentativamente a la vértebra dorsal posterior Dv-07. (Fig. IV.3-4).

El hueso está representado por las porciones distales de las láminas espinodiapofisiales (spdl), parte de la lámina postespinal (posl), la lámina prespinal (prsl), y una estructura laminar que se atribuye tentativamente a la lámina espinoprezigapofisial (sprl).

A ambos lados de la espina neural existen delgadas láminas accesorias y pequeñas depresiones, sobre todo en proximidad de la extremidad de la espina neural, como en *Katpensaurus*, *Rebbachisaurus*, y el rebaquisáurido indet. de la Fm. Huincul (Cenomaniano) MMCH-PV-49/17 (Haluza et al., 2012).

En vista ventral (Fig. IV.4), las estructuras son fuertemente aplastadas y alteradas, lo que impide reconocer caracteres adicionales a los detectados en vista dorsal o transversal.

En vista dorsal la espina neural presenta un perfil romboidal, más ancho que largo, y con bordes redondeados, como en el elemento descrito precedentemente (Fig. IV.3). La lámina prespinal (prsl) es poco prominente en vista lateral y presenta, en ambos lados, pequeñas depresiones en proximidad del margen anterodorsal de la espina. La lámina

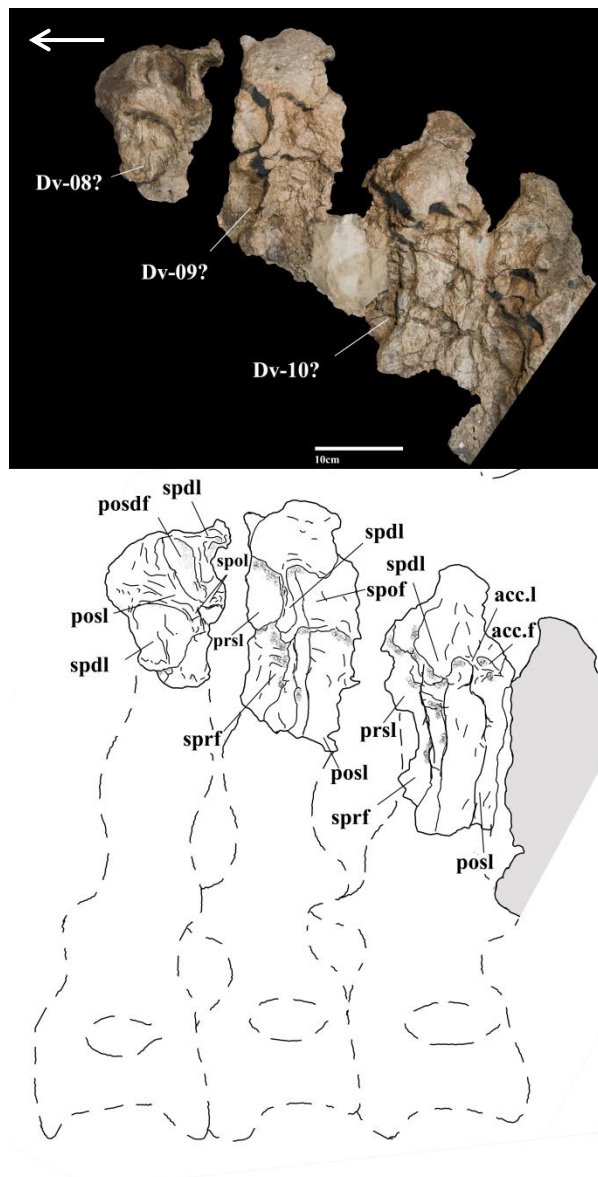


Figura IV.5. Vértebras dorsales posteriores Dv-08-09-10? MCF-PVPH-110/21-22-23, en vista lateral izquierda (A) y con sus respectivos dibujos interpretativos (B). Abrev.: acc. f., fosa accesoria; acc. l., lámina accesoria; posdf, fosa postzigoespinodiapofisial; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal; spdl, lámina espinodiapofisial; spol, lámina espinopostzigapofisial; sprf, fosa espinoprezigapofisial; sprl, lámina espinoprezigapofisial. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

espinodiapofisial (spdl) es bien desarrollada y delimita las fosas espinoprezigapofisiales (sprf) y espinopostzigapofisiales (spof), que son ovaladas y alargadas proximodistalmente, como en MCF-PVPH-110/12a.

En vista ventral, es posible reconocer parte de las estructuras laminares visibles en vista dorsolateral (Fig. IV.4). Sin embargo, debido a las condiciones de preservación y al grado de alteración del elemento, no es posible reconocer otros caracteres morfológicos.

➤ **Vértebra dorsal posterior Dv-08?, MCF-PVPH-110/21.** Este elemento está representado por el extremo apical de la espina neural de una vértebra dorsal posterior (Fig. IV.5). Carece de la porción derecha, y presenta signos de alteración diagenética, la cual ha causado un leve aplastamiento del elemento sobre todo en sentido transversal. Por tal motivo no es posible definir la forma del ápice en vista dorsal, aunque resulta alargado

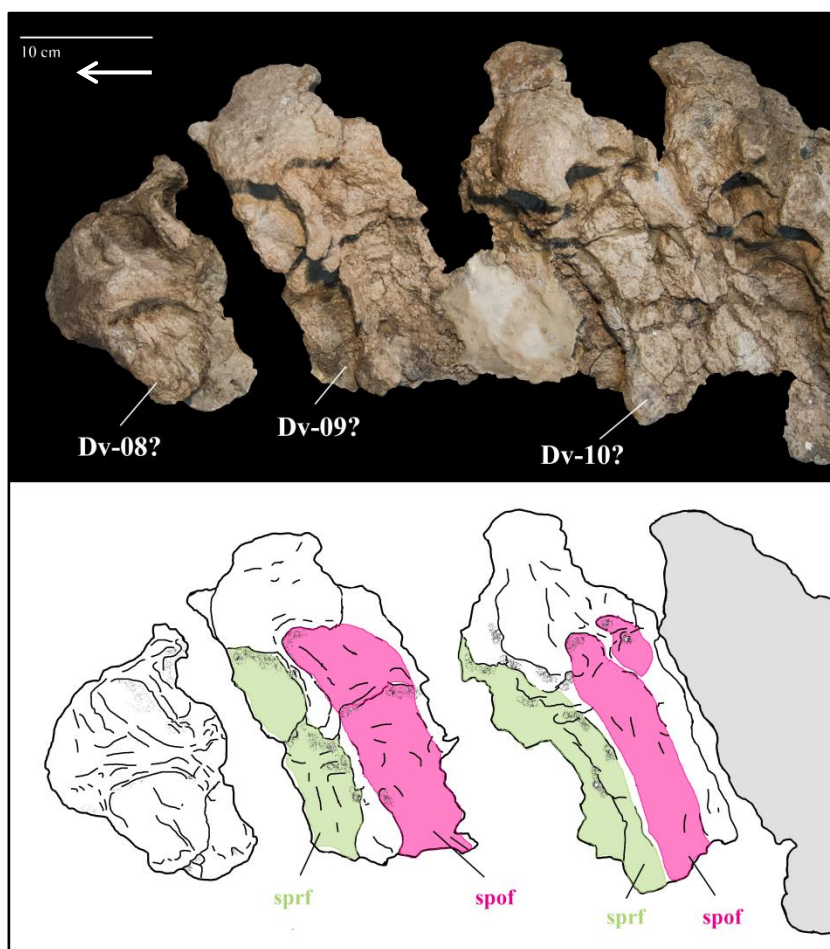


Figura IV.6. Vértebras dorsales posteriores Dv-08-09-10? MCF-PVPH-110/21-22-23, en vista lateral izquierda (A) y con sus respectivos dibujos interpretativos (B). Abrev.: spof, fosa espinopostzigapofisial; sprf, fosa espinoprezigapofisial. Los colores indican la extensión de las fosas. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

anteroposteriormente y expandido transversalmente por el desarrollo de las láminas prespinal (prsl), postspinal (posl), y del margen dorsolateral de las láminas espinodiapofisiales (spdl).

En vista lateral, la extremidad de la espina neural es plana y levemente orientada anteriormente. El sistema de láminas y fosas es complejo, sobre todo en el extremo dorsal (Fig. IV.5-6). La lámina prespinal (prsl) está incompleta y aun parcialmente incluida en

el sedimento. En vista lateral, dicha lámina es convexa, como en *Rebbachisaurus* (Lavocat, 1954; ver Wilson y Allain, 2015) y *Comahuesaurus* (Carballido et al., 2012), pero menos prominente que la lámina postespinal (posl), como en *Katapultisaurus* (Ibiricu et al., 2013, 2015). Una delgada lámina levemente inclinada anteriormente, divide la lámina prespinal (prsl) en un sector anteroventral de un sector posterodorsal (Fig. IV.5).

En vista lateral, la lámina espinodiapofisial (spdl) es subvertical proximalmente y levemente inclinada anteriormente en su mitad distal. En vista dorsoventral, dicha lámina presenta el borde expandido anteroposteriormente, como en los otros elementos de la serie, siendo ésta una condición observada también en *Rebbachisaurus*. En vista lateral, la lámina espinodiapofisial (spdl) se ubica en la mitad anterior de la espina, como en la vértebra dorsal posterior de *Rebbachisaurus* (MNHN-MRS-2000, ver Wilson y Allain, 2015) y la medioposterior de *Katapultisaurus* (UNPSJB-PV-1007/5, ver Ibiricu et al., 2015), de manera que la lámina prespinal (prsl) resulta más reducida que la postespinal (posl), aunque esta última es incompleta y fuertemente aplastada. Entre la lámina espinodiapofisial (spdl) y la postespinal (posl) hay una amplia fosa espinopostzigodiapofisial (spof), más profunda en su extremo dorsal y dividida por una delgada lámina accesoria subhorizontal.

Una corta lámina accesoria se origina del margen posterodorsal del ápice de la espina y se dirige anteroventralmente a dividir la subfosa dorsal en una porción anterior y una posterior, de manera parecida a la de la fosa espinoprezigodiafisial (sprf, Fig. IV.6). En la porción apical de la espina neural es evidente un sistema de láminas y fosas accesorias, como en las otras espinas de la serie.

➤ **Vértebra dorsal posterior Dv-09?, MCF-PVPH-110/22.** Este elemento representa la porción apical de la espina neural de la anteúltima vértebra dorsal de *Agustinia* (Fig. IV.5).

En vista dorsal (Fig. IV.7), el ápice es de forma subrectangular, más ancho que largo debido a la marcada expansión de las porciones distales de las láminas espinodiapofisiales (spdl), como en la vértebra dorsal posterior de *Rebbachisaurus* (MNHN-MRS-2000, ver Wilson y Allain, 2015). En vista anteroposterior la superficie dorsal de la espina es transversalmente cóncava, como en *Diplodocus* (Marsh, 1878), *Barosaurus* (Marsh, 1890), *Supersaurus* (Jensen, 1985), *Apatosaurus* (Marsh, 1877) y el rebaquisáurido indet. MMCH-PV-49/17 (Haluza et al., 2012), y convexa en proximidad de los bordes laterales, donde la superficie resulta levemente inclinada ventralmente.

En vista anterior, la lámina prespinal (prsl) presenta márgenes paralelos proximalmente, mientras que es expandida transversalmente en su mitad distal. Sin embargo, esta morfología podría haber sido alterada por diagénesis. En vista lateral la lámina prespinal (prsl) es recta y poco prominente, y no sobrepasa el borde anterior del ápice de la espina. En la superficie lateral de la lámina prespinal (prsl) hay depresiones poco marcadas y de bordes indistintos. Dos láminas, una vertical y otra inclinada lateroventralmente, dividen la fosa espinopreszigapofisial (sprf) en dos pequeñas fosas dorsales bien marcadas y de contorno ovalado (Fig. IV.6).

La lámina espinodiapofisial (spdl) es recta proximalmente y levemente inclinada anteriormente en su mitad distal, mientras que su porción más proximal es de forma triangular, con la base expandida anteroposteriormente. Esta morfología es interpretada como el punto donde la lámina espinodiapofisial (spdl) y la lámina espinopostzigapofisial lateral (lat. spol) se funden para formar un complejo laminar lateral (spdl+lat. spol), como está presente en *Rebbachisaurus* (Wilson y Allain, 2015). Sin embargo, debido al estado de preservación y la falta de la porción proximal del arco neural no es posible identificar la composición de esta estructura laminar. Más distalmente, este complejo laminar lateral (spdl+lat. spol) tiene un borde expandido e inclinado anteriormente. Como en MCF-PVPH-110/21, este complejo laminar se ubica en la mitad anterior de la espina neural

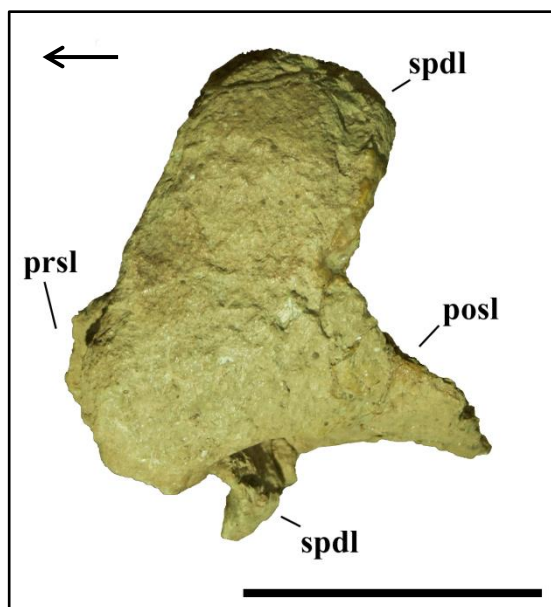


Figura IV.7. Vértebra dorsal posterior Dv-09? MCF-PVPH-110/22 en vista dorsal. Abrev.: spdl, lámina espinodiapofisia; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal. Escala 10cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

(Fig. IV.5), de manera que la lámina prespinal (prsl) es menos prominente que la postespinal (posl), como en *Katepensaurus*.

Entre el complejo laminar lateral (spdl+lat. spol) y la lámina postespinal (posl) hay una fosa espinopostzigapofisial (spof) levemente más marcada anterodorsalmente. Una delgada lámina accesoria subhorizontal divide dicha fosa en dos depresiones, una dorsal, más profunda, y una ventral más amplia.

En vista posterior, la lámina postespinal (posl) es delgada proximalmente y levemente expandida distalmente, aunque no tanto como la lámina prespinal (prsl). En vista lateral, la lámina postespinal (posl) es bien prominente, sobrepasando el margen posterior del ápice de la

espina, y presenta un perfil levemente convexo, sobre todo proximalmente, como en *Katepensaurus* Ibiricu et al., 2013.

➤ **Vértebra dorsal posterior Dv-10?, MCF-PVPH-110/23.** Este elemento representa la espina neural de la última vértebra dorsal de *Agustinia* (Fig. IV.5).

En vista dorsal, el ápice es de forma romboidal, más ancho que largo (Fig. IV.8). El lado derecho de la espina resulta más robusto y expandido transversalmente que el izquierdo. Sin embargo, esta condición es más probablemente debida a una deformación por presión litostática.

La superficie dorsal del ápice está mal preservada, aunque en vista anteroposterior es posible observar que es cóncava medialmente y convexa lateralmente como en los elementos precedentes. Se ha preservado únicamente una pequeña porción proximal y el tercio distal de las láminas prespinal (prsl) y de la lámina espinodiapofisial (spdl). En proximidad del margen anterodorsal del ápice de la espina neural, entre dichas láminas la fosa espinoprezigapofisial (sprf) está dividida en dos subfosas, una ventral y una dorsal,

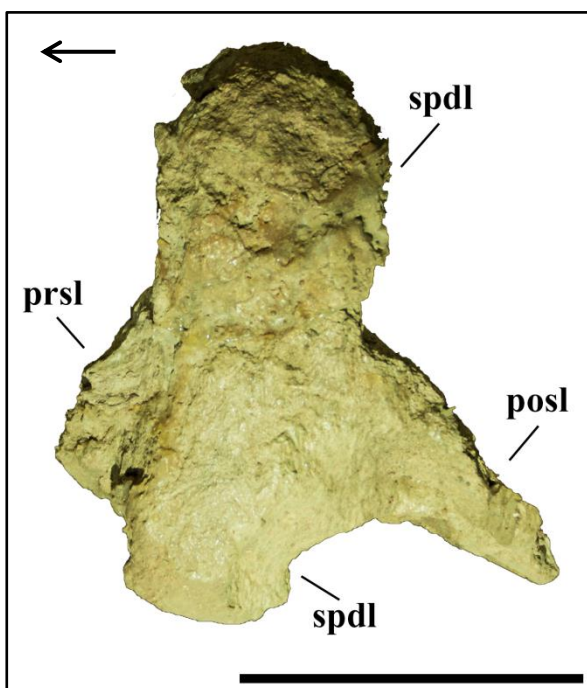


Figura IV.8. Vértebra dorsal posterior Dv-10? MCF-PVPH-110/23 en vista dorsal. Abrev.: spdl, lámina espinodiapofisial; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal. Escala 10cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

de las cuales la última mejor preservada, de forma ovalada y bien marcada posterodorsalmente (Fig. IV.6).

La lámina espinodiapofisial (spdl) es recta proximalmente y levemente inclinada anteriormente en su porción distal. Como en MCF-PVPH-110/22, no es posible corroborar si la morfología triangular de la porción basal del de la lámina es atribuible a la convergencia de la lámina espinodiapofisial (spdl) y la lámina espinopostzigapofisial lateral (lat. spol), a la cual se puede atribuir solo tentativamente.

En vista lateral la lámina postespinal (posl) resulta más expandida que la prespinal (prsl), debido a la posición relativa del complejo laminar lateral, ubicada en la mitad anterior de la espina, como en los otros elementos dorsales (Fig. IV.5). La lámina postespinal (posl) es prominente y de perfil levemente convexo.

Distalmente, entre el complejo laminar lateral y la lámina postespinal, se abre una amplia fosa espinopostzigapofisial (spof), de forma circular y mayormente profunda anterodorsalmente. En la porción posterodorsal de la lámina postespinal, existe una delgada lámina accesoria subvertical que divide dos fosas: una dorsal, dirigida horizontalmente y de forma elíptica, y una ventral, más amplia y de forma ovalada (Fig. IV.5-6).

Vértebras sacras. Con el objetivo de ubicar anatómicamente cada elemento de la secuencia axial, se tomaron como referencias las espinas neurales fusionadas MCF-PVPH-110/25-27, consideradas espinas de vértebras sacras (Fig. IV.9).

En ausencia de cuerpos vertebrales, costillas sacras o de elementos completos de la cintura pélvica que permitan consideraciones más precisas sobre la cantidad de elementos constituyentes el sacro de *Agustinia*, se consideraron las morfologías de las espinas, la disposición relativa de las láminas y el nivel de coosificación de las espinas para intentar identificar los elementos sacros. Durante la ontogenia, los centros vertebrales y las espinas neurales tienden a fusionarse, mientras que las costillas sacras tienden a coosificar formando una única estructura (“*sacricostal yoke*”) junto a la lámina iliaca (Wilson y Sereno, 1998). Durante este proceso, los elementos que preceden y suceden a las vértebras sacras verdaderas (S) presentan momentos distintos de fusión, tanto que las vértebras caudosacras (CS) suelen fusionarse antes que las dorsosacras (DS).

Teniendo en cuenta el nivel de fusión de las láminas neurales de la secuencia vertebral MCF-PVPH-110/21-32 de *Agustinia* es posible considerar MCF-PVPH-110/25 como la espina de la primera vértebra sacra verdadera (S1), MCF-PVPH-110/26 de la segunda (S2), y MCF-PVPH-110/27 de la tercera (S3). Además, considerando que las vértebras sacras anteriores conservan una morfología general más parecida a las vértebras dorsales que a las caudales (“*sacral dorsalization*”, sensu Wilson y Sereno, 1998; ver también Canudo et al., 2008), es plausible asumir que el elemento precedente a estas (MCF-PVPH-110/24), solo parcialmente fusionada, represente la primera vértebra del sacro, a decir la vértebra dorsosacra (DS). De hecho, este elemento comparte varios caracteres con las vértebras sacras (S1-S2-S3) y las dorsales (e.g., ubicación y morfología de la lámina espinodiapofisial (spdl) y del ápice de la espina neural), y no resulta completamente coosificado al elemento siguiente a través de su porción posterior.

Por otro lado, el elemento que sigue a las tres vértebras sacras fusionadas, MCF-PVPH-110/28, comparte unos caracteres morfológicos con las vértebras caudales (p.e., ubicación de la lámina lateral (ll) y reducción de la laminación), y resulta completamente

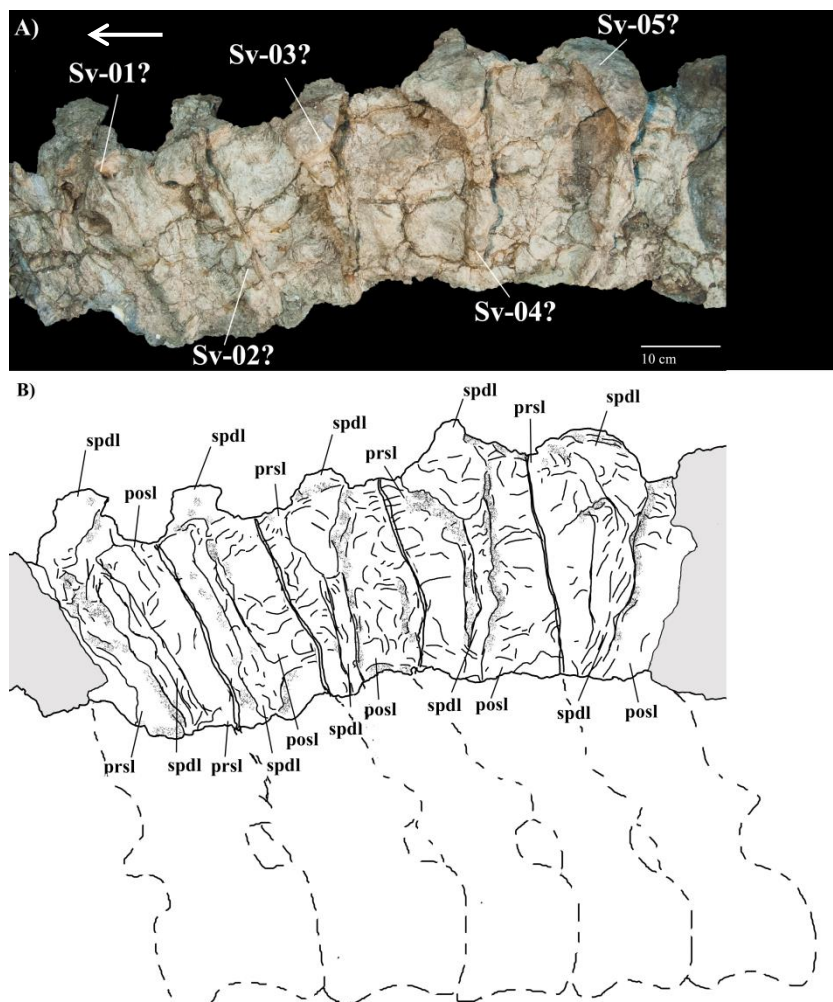


Figura IV.9. Vértebras sacras Sv-01-05? MCF-PVPH-110/24-28 en vista lateral izquierda (A) y con sus respectivos dibujos interpretativos (B). Abrev.: spd1, lámina espinodiapofisial; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

coosificado con el elemento precedente a través de su porción anterior. En base a estas características, este elemento se considera el último elemento del sacro, o vértebra caudosacra (CS).

Se reconocen así cinco elementos sacros; sin embargo, teniendo en cuenta la falta de elementos que permitan una más precisa caracterización del sacro de *Agustinia* (e.g., centros vertebrales, costillas sacras), y que las variaciones ontogenéticas y intraespecíficas pueden alterar el número de elementos involucrados y el nivel de coosificación, así como confundir las relativas consideraciones filogenéticas, es parsimonioso considerar que *Agustinia* presente un sacro de por lo menos cinco elementos. La exclusión de un elemento sacro adicional excluiría a *Agustinia* del clado

Somphospondyli, donde son presentes por lo menos seis vértebras sacras, mientras que la presencia de cinco elementos sacros incluye a *Agustinia* dentro de los Neosauropoda no-Somphospondyli.

➤ **Vértebra dorsosacra Sv-01?, MCF-PVPH-110/24.** La espina neural de la vértebra dorsosacra presenta un ápice mal preservado e incompleto, faltando buena parte de la porción mediana (Fig. IV.9). Este elemento está solo parcialmente fusionado al elemento siguiente a través de la lámina postespinal (posl).

En vista dorsal, la porción apical de la espina neural es de contorno romboidal, más ancho que largo (Fig. IV.10). En vista lateral, las láminas prespinal (prsl) y postespinal (posl) presentan un perfil redondeado, poco prominente anteroposteriormente, y son más robustas transversalmente que en la última vértebra dorsal (MCF-PVPH-110/23). La lámina prespinal (prsl) presenta el margen anterior levemente convexo e inclinado anteriormente, como en *Diplodocus* y *Brachiosaurus*.

Proximalmente, entre la lámina espinodiapofisial (spdl) y la prespinal (prsl), se abre una fosa espinoprezigapofisial (sprf) amplia, mientras que distalmente, numerosas depresiones y láminas accesorias constituyen un sistema más complejo (Fig. IV.12), como en *Rebbachisaurus* (Lavocat, 1954; Wilson y Allain, 2015).

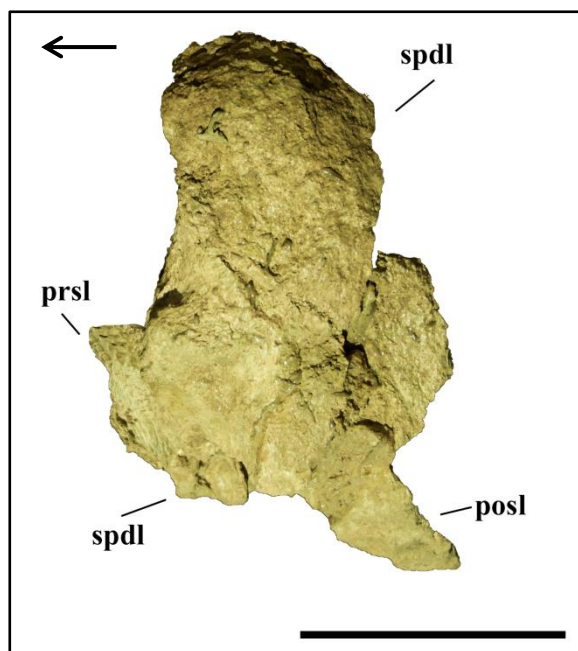


Figura IV.10. Vértebra sacra Sv-01? MCF-PVPH-110/24 en vista dorsal. Abrev.: spdl, lámina espinodiapofisial; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal. Escala 10cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

En vista lateral, la lámina espinodiapofisial (spdl) está incompleta, sobre todo proximalmente, levemente inclinada anteriormente y con la extremidad anteriormente expandida anteroposteriormente en el extremo apical de la espina neural. La porción distal de la lámina espinodiapofisial (spdl) forma un robusto proceso con el borde lateral del ápice de la espina, aunque mal preservado, particularmente anteroposteriormente, como en

Haplocanthosaurus (Hatcher, 1903; Forster y Wedel, 2014), *Diplodocus* (Marsh, 1878), *Brachiosaurus* (Riggs, 1903; Taylor, 2009), y varios macronarios (e.g., *Phuwiangosaurus* Martin et al., 1994, ver también Suteethorn et al., 2009; *Tastavinsaurus* Canudo et al., 2008, ver también

Royo-Torres et al., 2012), condición debida probablemente a las inserciones musculares y ligamentosas asociadas al sacro (e.g., *ligamentum supraspinale*). En vista lateral, la lámina espinodiapofisial (spdl) se ubica en la mitad anterior de la espina neural, como en las vértebras sacras MCF-PVPH-110/25-27 y en *Rebbachisaurus*, de manera que la lámina postespinal (posl) es más prominente anteroposteriormente que la prespinal (prsl), a diferencia de las vértebras sacras de *Tataouinea* (Fanti et al., 2013, 2015), *Phuwiangosaurus* (Martin et al., 1994 (ver Suteethorn et al., 2009), *Brasilotitan* (Machado et al., 2013), y de la caudosacra MCF-PVPH-110/28, donde la lámina espinodiapofisial (spdl) se ubica en la mitad posterior de la espina neural.

En vista lateral, la lámina postespinal (posl) presenta un margen levemente inclinado anteriormente (Fig. IV.9). Debido a la mala preservación, no es posible definir los límites posteriores de la lámina postespinal (posl). Sin embargo, su extensión no se diferencia particularmente de la lámina prespinal (prsl).

Distalmente, entre la lámina espinodiapofisial (spdl) y la postespinal (posl), existe una pequeña cavidad ovalada, con su eje mayor inclinado posteroventralmente.

➤ **Vértebra sacra Sv-02?, MCF-PVPH-110/25.** La espina neural del segundo elemento sacro de *Agustinia*, tentativamente considerado como la primera vértebra sacra verdadera de la serie (S1), presenta un ápice incompleto, sin la porción mediana, de contorno romboidal en vista dorsal, y más ancha que larga (Fig. IV.9-10-11).

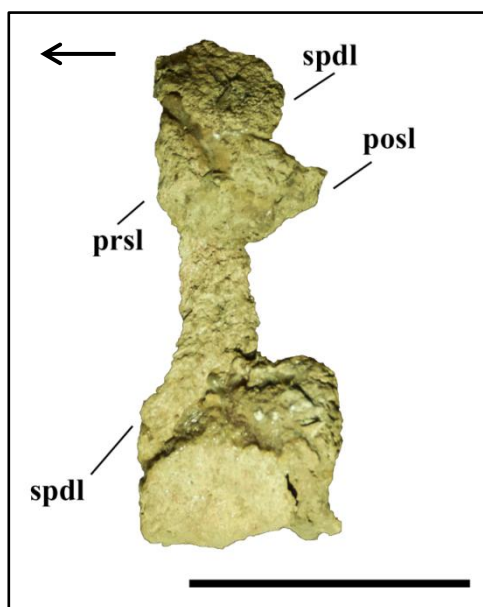


Figura IV.11. Vértebra sacra Sv-02? MCF-PVPH-110/25 en vista dorsal. Abrev.: spdl, lámina espinodiapofisial; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal. Escala 10cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

Este elemento está fusionado a los elementos contiguos a través de las láminas prespinal (prsl) y postespinal (posl; Fig. IV.9). En vista lateral, estas láminas son más cortas y delgadas que en el elemento precedente (p.e., MCF-PVPH-110/24). Como en otras espinas neurales (MCF-PVPH-110/22-24), el proceso apical derecho resulta más robusto y expandido anteroposteriormente que el izquierdo. En vista lateral, la lámina prespinal (prsl) está mal preservada y parcialmente incluida en el sedimento. Sin embargo, proximalmente es

posible evidenciar la presencia de una amplia fosa espinoprezigapofisial (sprf), sin

depresiones ni láminas accesorias, y un sistema de depresiones distales más complejo, con delgadas láminas subverticales que delimitan pequeñas subfosas en proximidad del borde anterodorsal del ápice (Fig. IV.12).

En vista lateral, la lámina espinodiapofisial (spdl) se dirige ligeramente en sentido anterodorsal y presenta un perfil convexo posteriormente, con la porción basal levemente inclinada posteriormente y la distal dirigida anteriormente, como en otros elementos de

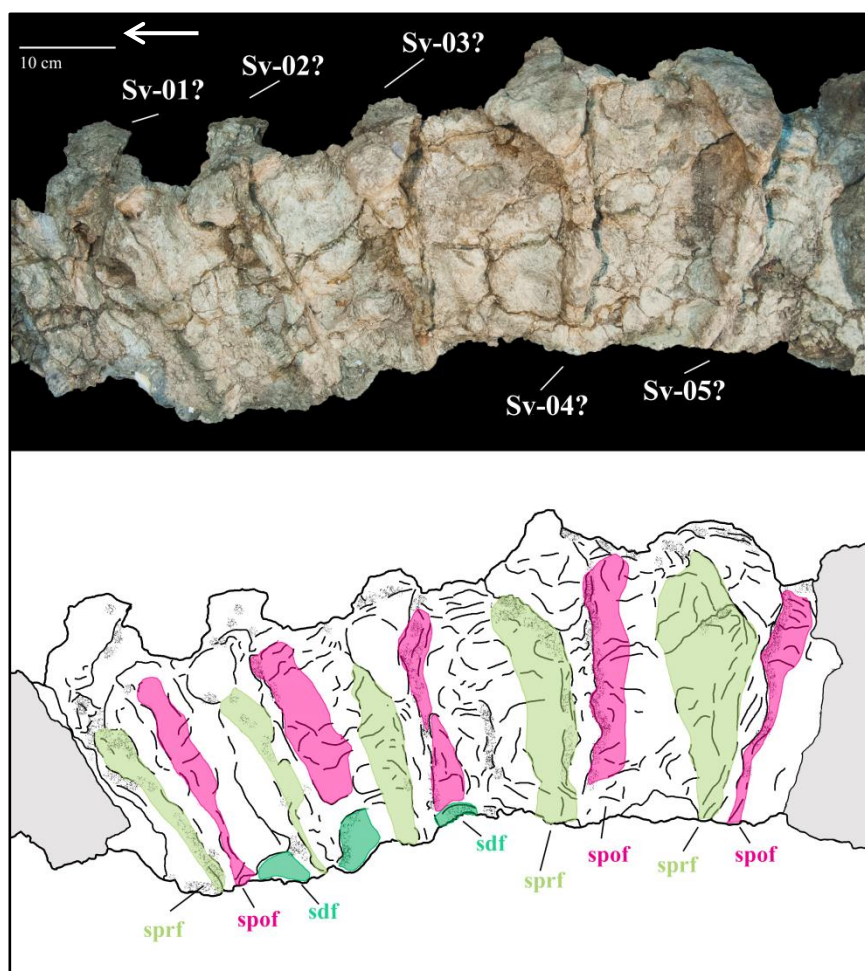


Figura IV.12. Vértebras sacras Sv-01-05? MCF-PVPH-110/24-28 en vista lateral izquierda y con sus respectivos dibujos interpretativos. Abrev.: sdf, fosa espinodiapofisial; spof, fosa espinopostzigapofisial; sprf, fosa espinoprezigapofisial. Los colores indican la extensión de las fosas. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

la serie (MCF-PVPH-110/22, 27, 29). La extremidad de la lámina espinodiapofisial (spdl) es particularmente expandida anteroposteriormente en la porción más proximal, y en la apical, donde forma con el borde dorsolateral de la espina neural unos procesos robustos y prominentes anteroposteriormente.

La lámina postespinal (posl) es ligeramente más prominente que la prespinal (prsl) en vista lateral (Fig. IV.9). Entre la lámina espinodiapofisial (spdl) y la postespinal (posl) la fosa espinopostzigapofisial (spof) está dividida en una pequeña cavidad apical y una

más amplia fosa proximal, alargada dorsoventralmente y delimitada por dos delgadas láminas accesorias: una ventral, más robusta y dirigida subhorizontalmente, y una dorsal, mal preservada y más delgada, inclinada posterodorsalmente (Fig. IV.12).

➤ **Vértebra sacra Sv-03?, MCF-PVPH-110/26.** La espina neural del tercer elemento sacro de *Agustina*, considerada tentativamente como la segunda vértebra sacra verdadera (S2), presenta un ápice incompleto medialmente y de forma romboidal en vista dorsal (Fig. IV.13), con las láminas prespinal (prsl) y postspinal (posl) muy cortas y

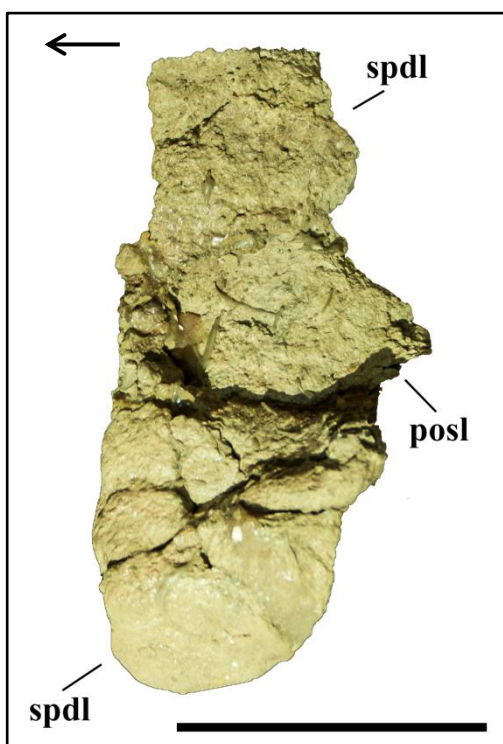


Figura IV.13. Vértebra sacra Sv-03? MCF-PVPH-110/26 en vista dorsal. Abrev.: *spdl*, lámina espinodiapofisial; *posl*, lámina postspinal; *prsl*, lámina prespinal. Escala 10cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

delgadas, y los procesos laterales particularmente robustos anteroposteriormente y prominentes transversalmente (Fig. IV.9 y 12). Debido al estado de preservación general y a la fusión parcial de las espinas neurales del sacro, no es posible discernir con claridad la extensión de las láminas prespinal (*prsl*) y postspinal (*posl*) de MCF-PVPH-110/26.

Entre la lámina espinodiapofisial (*spdl*) y la prespinal (*prsl*) se abre distalmente una amplia fosa espinoprezigapofisial (*sprf*), particularmente marcada dorsomedialmente (Fig. IV.12). Por otro lado, en la mitad proximal, la lámina prespinal (*prsl*) presenta medialmente la porción posterior de la cresta subhorizontal procedente de la espina de la vértebra sacra precedente (S1). Esta robusta

cresta presenta un proceso mediano más expandido dorsoventralmente, que probablemente representa el punto donde se funden las espinas neurales, y de consecuencia las láminas accesorias subhorizontales.

La lámina espinodiapofisial (*spdl*) está incompleta proximalmente, aunque en esta porción está levemente aplastada transversalmente de manera que la cara lateroapical es cóncava anteroposteriormente y no convexa, como en todos los otros ejemplares que preservaron dicha porción de la lámina. En vista lateral, el borde lateral de la lámina espinodiapofisial (*spdl*) se expande en sentido dorsal. La lámina espinodiapofisial (*spdl*) está levemente inclinada anteriormente, y su perfil es solo levemente convexo

posteriormente, con la porción proximal dirigida posteriormente y la distal anteriormente (Fig. IV.9).

Entre la lámina espinodiapofisial (spdl) y la postespinal (posl) se abre distalmente una amplia fosa espinipostzigapofisial (spof), particularmente marcada anterodorsalmente (Fig. IV.12). Por otro lado, proximalmente y en proximidad de la lámina espinodiapofisial (spdl), la lámina postespinal (posl) presenta una robusta cresta inclinada posteroventralmente y convexa anteriormente.

➤ **Vértebra sacra Sv-04?, MCF-PVPH-110/27.** En vista dorsal el ápice del cuarto elemento sacro de *Agustinia*, tentativamente considerado la tercera vértebra sacra verdadera (S3) presenta forma de cruz, más expandida transversalmente que anteroposteriormente (Fig. IV-14).

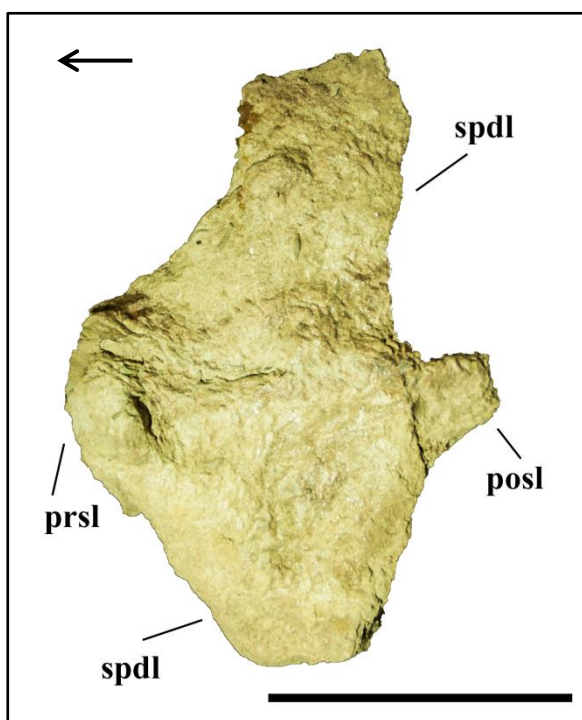


Figura IV.14. Vértebra sacra Sv-04? MCF-PVPH-110/27 en vista dorsal. Abrev.: spdl, lámina espinodiapofisial; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal. Escala 10cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

Las láminas prespinal (prsl) y postespinal (posl) son delgadas, mientras las espinodiapofisiales (spdl) son robustas, con la derecha más prominente que la izquierda, como en las espinas neurales de las vértebras precedentes. En vista anteroposterior la superficie dorsal es levemente convexa transversalmente, mientras que es recta y ligeramente inclinada posterodorsalmente en vista lateral.

La lámina espinodiapofisial (spdl) está bien preservada, faltando solamente la porción ventral. En vista lateral, la mitad proximal de la lámina espinodiapofisial (spdl) está inclinada posteriormente, y el borde posterior es convexo (Fig. IV.9). Por otro lado, la mitad distal está levemente inclinada anteriormente y presenta el borde anterior prominente. Las láminas prespinal (prsl) y postespinal (posl) no presentan una diferencia relevante en cuanto a extensión. La lámina espinodiapofisial (spdl) se ubica aproximadamente en la mitad entre estas dos láminas, aunque en posición levemente más posterior que en la espina precedente (MCF-PVPH-110/26).

➤ **Vértebra caudosacra Sv-05?, MCF-PVPH-110/28.** La espina neural de la vértebra tentativamente considerada como caudosacra (CS) presenta forma romboidal en vista dorsal, más ancha que larga, con láminas prespinal (prsl) y postespinal (posl) angostas y poco prominentes (Fig. IV.15). Ambas láminas espinodiapofisiales (spdl) son robustas y expandidas, con la izquierda levemente más expandida que la derecha. Este elemento está parcialmente fusionado a la espina neural precedente a través de la lámina prespinal (prsl; Fig. IV.9).

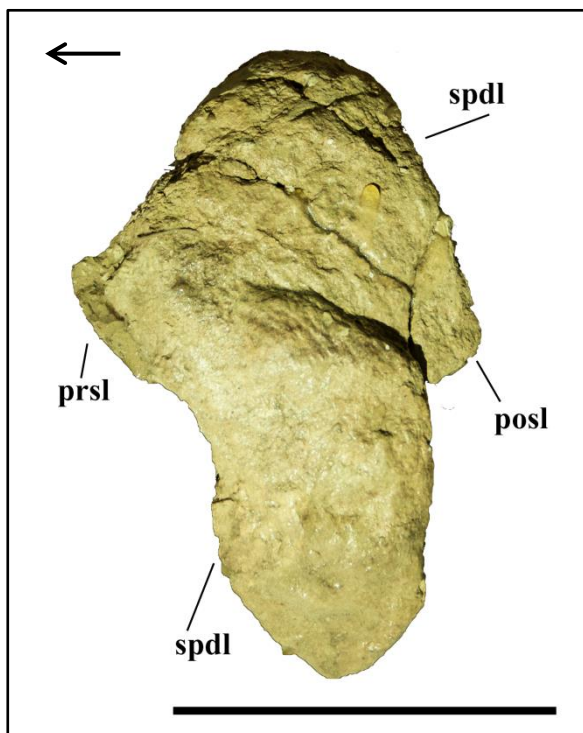


Figura IV.15. Vértebra sacra Sv-05? MCF-PVPH-110/28 en vista dorsal. Abrev.: spdl, lámina espinodiapofisial; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal. Escala 10cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

En vista anteroposterior, la superficie dorsal de la espina neural es transversal y anteroposteriormente convexa y, con una depresión mediana angosta. En vista lateral, la lámina espinodiapofisial (spdl) es robusta y convexa posteriormente en el tercio proximal, mientras que es más delgada e inclinada anteriormente en la porción distal (Fig. IV.9). La expansión anteroposterior presente en la porción proximal de la lámina espinodiapofisial (spdl) podría representar el punto de unión de la lámina espinodiapofisial (spdl) y la espinopostzigapofisial lateral (lat. spol). Sin embargo, debido al estado de preservación del elemento no es

posible distinguir dichas estructuras por separado y por lo tanto se prefiere considerar dicha estructura laminar como una lámina espinodiapofisial (spdl). Como en MCF-PVPH-110/27, la lámina espinodiapofisial (spdl) presenta un proceso mediano prominente posteriormente, sin embargo, es más expandido dorsoventralmente que en la espina precedente. A diferencia de los elementos más anteriores, en MCF-PVPH-110/28 la lámina espinodiapofisial (spdl) se ubica en la mitad posterior de la espina, como en *Haplocanthosaurus* (Hatcher, 1903) y *Diplodocus* (Marsh, 1878). Como en todos los elementos axiales, las láminas espinodiapofisiales (spdl) forman con el margen dorsolateral del ápice de la espina un proceso lateral robusto.

En vista lateral, entre la lámina espinodiapofisial (spdl) y la lámina prespinal (prsl) hay una amplia fosa espinoprezigapofisial (sprf), que se halla dividida en una subfosa dorsal y otra ventral por una lámina accesoria, robusta e inclinada anteroventralmente de forma parecida a MCF-PVPH-110/29 (Fig. IV.9-12). La subfosa dorsal es menos marcada que la ventral, y está dividida en dos depresiones de forma ovalada por una corta y delgada lámina accesoria inclinada anteroventralmente (Fig. IV.12). Entre la lámina espinodiapofisial (spdl) y la lámina postespinal (posl) hay una fosa espinopostzigapofisial (spof) bien marcada distalmente y parcialmente recubierta por el borde de la lámina espinodiapofisial (spdl), el cual es prominente posteriormente. La fosa espinopostzigapofisial (spof) está dividida medialmente en una subfosa dorsal y otra ventral mediante una delgada lámina accesoria levemente inclinada posterodorsalmente (Fig. IV.12).

Vértebras caudales. Los cuatro elementos axiales articulados que siguen la secuencia sacra son considerados espinas neurales de vértebras caudales anteriores (Fig. IV.19). Dichos elementos, juntos a las otras ocho porciones de espinas neurales parcialmente articuladas o asociadas que fueron halladas por detrás de esta secuencia sacrocaudal (Fig. II.16), representarían tentativamente una secuencia continua de las doce vértebras caudales anteriores de *Agustinia*.

➤ **Vértebra caudal Ca-01?, MCF-PVPH-110/29.** El extremo distal de la primera vértebra de la serie caudal es de forma elíptica en vista dorsal (Fig. IV.16), fuertemente más expandido transversalmente que anteroposteriormente por el desarrollo de los procesos distales de las láminas laterales (ll), como en *Rebbachisaurus* (Lavocat, 1954; Wilson y Allain, 2015) y *Demandasaurus* (Torcida et al., 2011).

Aunque mal preservadas, las extremidades distales de las láminas prespinal (prsl) y postespinal (posl) son poco prominentes, como en *Rebbachisaurus*, mientras que en *Demandasaurus* (MPS-RV-II-15), *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995; ver también Salgado et al., 2004), el rebaquisáurido indet. CCC-017 del Cretácico Inferior de Brasil (Ferreira Castro et al., 2007) y en el rebaquisáurido indet. del Cretácico Superior de Neuquén MMCH-PV-45 (obs. pers.), el desarrollo de ambas láminas espinales muestra una gran variabilidad. De hecho, en las caudales anteriores MMCH-PV-45/41 y MMCH-PV-45, las láminas prespinales (prsl) son muy prominentes, mientras que las láminas postespinales (posl) están reducidas a crestas cortas anteroposteriormente.

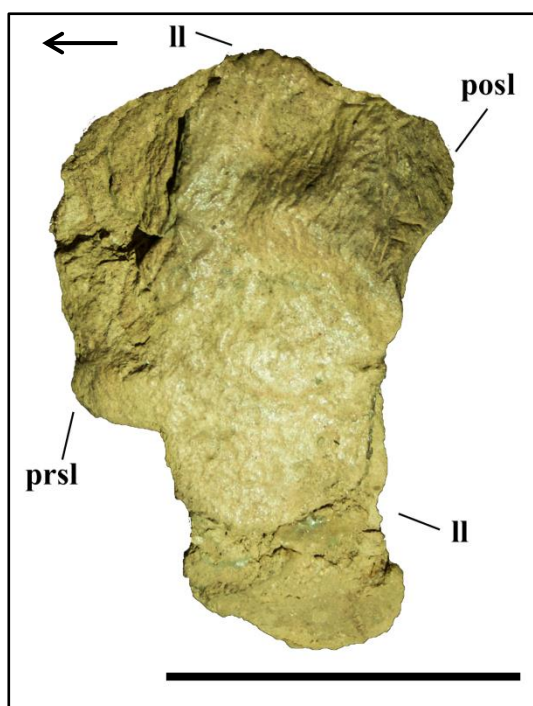


Figura IV.16. Vértebra caudal anterior Ca-01? MCF-PVPH-110/29 en vista dorsal. Abrev.: ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal. Escala 10cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

Al mismo tiempo, en las caudales anteriores de *Demandasaurus* (MPS-RV-II-15), MMCH-PV-45/06 y MMCH-PV-45/09 las láminas postespinales (posl) están bien desarrolladas y las prespinales (prsl) son muy reducidas anteroposteriormente, tanto en vista dorsal como en vista lateral. Por otro lado, en *Katapultasaurus* (UNPSJB-PV-580 y UNPSJB-PV-1007/8, ver Ibiricu et al., 2015), *Zapalasaurus* (Salgado et al., 2006) y *Amazonsaurus* (UFRJ-DG-58-R/7, Carvalho et al., 2003), el desarrollo de las láminas laterales (ll) y espinales (prsl y posl) es relativamente homogéneo, confiriendo a la superficie dorsal de la espina neural un aspecto romboidal.

En MCF-PVPH-110/29, la lámina postespinal (posl) está incompleta, y es poco prominente en vista lateral (Fig. IV.19). Entre esta lámina y la lateral (ll) hay una fosa espinopostzigapofisial (spof) angosta y alargada dorsoventralmente (Fig. IV.20). La lámina lateral (ll) se desarrolla en la mitad posterior de la espina neural, en tanto que la lámina prespinal (prsl) es más expandida anteroposteriormente que la postespinal (posl). En vista lateral, la lámina lateral (ll) es convexa posteriormente e inclinada anteriormente en la porción distal, como en *Rebbachisaurus*.

➤ **Vértebra caudal Ca-02?, MCF-PVPH-110/30.** El segundo elemento de la serie caudal (Fig. IV.19) presenta el ápice de la espina neural de forma elíptica en vista dorsal, más ancho que largo por el desarrollo de extremos distales de las láminas laterales (ll; Fig. IV.17).

La superficie dorsal del ápice es ligeramente convexa en vista lateral, como en *Demandasaurus* (Torcida et al., 2011), *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995; Salgado al., 2004), *Amazonsaurus* (Carvalho et al., 2003), y *Zapalasaurus* (Salgado et al., 2006). Como en los elementos precedentes, la lámina postespinal (posl) es más reducida que la lámina prespinal (prsl).

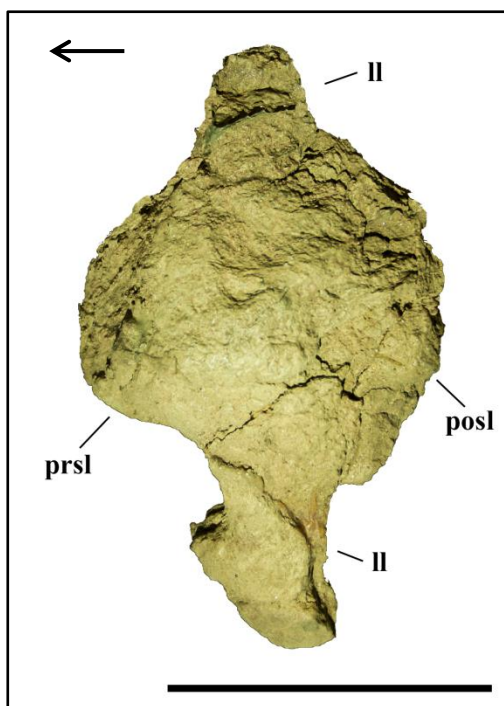


Figura IV.17. Vértebra caudal anterior Ca-02? MCF-PVPH-110/30 en vista dorsal. Abrev.: ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal. Escala 10cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

En vista anteroposterior, la lámina lateral (ll) es prominente y forma un robusto proceso con el borde laterodorsal de la espina neural, pero más expandido dorsoventralmente que en MCF-PVPH-110/29.

En vista lateral (Fig. IV.19), la lámina prespinal (prsl) es convexa proximalmente y recta distalmente, como en *Demandasaurus* Torcida et al., 2011. Los márgenes dorsolaterales de la espina neural y los bordes anteroposteriores de las láminas laterales (ll) son particularmente prominentes y delimitan amplias fosas espinoprezigapofisiales (sprf) y espinopostzigapofisiales (spof; Fig. IV.20).

Entre la lámina postespinal (posl) y la lámina lateral (ll) hay una fosa espinopostzigapofisiales (spof) angosta, alargada dorsoventralmente, y dividida proximalmente por una delgada lámina accesoria subhorizontal. Por otro lado, entre la lámina lateral (ll) y la lámina prespinal (prsl) hay una amplia fosa espinoprezigapofisiales (sprf), dividida ventral y dorsalmente en subfosas por delgadas crestas levemente inclinadas anteroventralmente. Además, en el borde anterodorsal de la lámina prespinal (prsl) se observan depresiones de forma ovalada (Fig. IV.19-20).

El complejo sistema de fosas, subfosas y láminas accesorias de MCF-PVPH-110/30 es muy parecido al sistema presente en el rebaquisáurido indet. MMCH-PV-49 (Haluza et al., 2012).

➤ **Vértebra caudal Ca-03?, MCF-PVPH-110/31.** La tercera espina caudal de la serie (Fig. IV.19) conservó las láminas prespinal (prsl), postespinal (posl) y lateral (ll).

En vista dorsal, el ápice de la espina neural es de forma romboidal, levemente más largo que ancho. La superficie dorsal es levemente convexa en vista lateral e inclinada posterodorsalmente, como en *Amazonsaurus* (Carvalho et al., 2003).

La lámina postespinal (posl) no está bien preservada, aunque se mantiene incluida en el sedimento. Sin embargo, el margen posterior está ligeramente inclinado posteriormente. Además, pequeñas cavidades se abren medialmente a la altura de la mitad

proximal de la lámina y están divididas por delgadas láminas accesorias subhorizontales. En vista lateral, la lámina postespinal (posl) es menos prominente que la lámina prespinal (prsl) a causa de la posición relativa de la lámina lateral (II). Esta última se ubica en la mitad posterior de la espina neural y se dirige distalmente hacia el margen posterodorsal del extremo distal de la espina (Fig. IV.19-20).

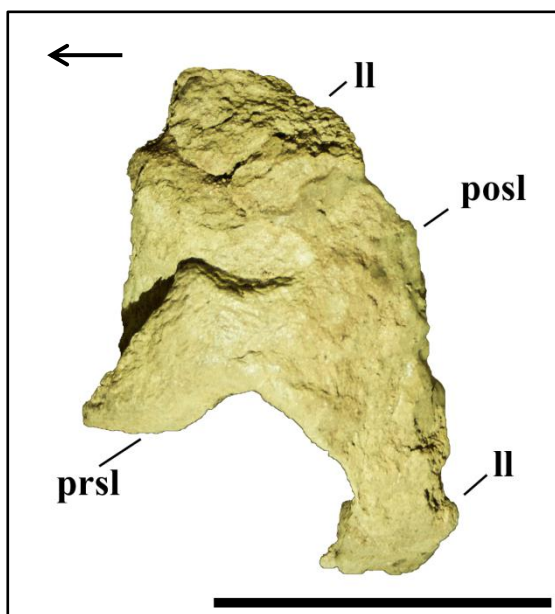


Figura IV.18. Vértebra caudal anterior Ca-03? MCF-PVPH-110/31 en vista dorsal. Abrev.: II, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal. Escala 10cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

En vista anteroposterior, la lámina lateral (II) es prominente y convexa en su porción distal, como en *Rebbachisaurus* (Lavocat, 1954; Wilson y Allain, 2015), *Katapultisaurus* (Ibiricu et al., 2013, 2015), y *Demandasaurus* (Torcida et al., 2011). No obstante, los procesos laterales en MCF-PVPH-110/31 no son tan pronunciados como en los últimos dos taxones. Por otro lado, en vista lateral, la lámina lateral (II) presenta un perfil curvilíneo, con la porción proximal levemente dirigida posteriormente y la distal inclinada anteriormente (Fig. IV.19), como en *Cathartesaura* (Gallina y

Apesteuguía, 2005). Distalmente, la lámina lateral (II) se expande anteroposteriormente y forma, con el borde lateral de la porción apical de la espina neural, un robusto proceso inclinado ventralmente en vista anteroposterior y alargado transversalmente en vista dorsal.

Aunque parcialmente incluida en el sedimento, la lámina prespinal (prsl) es amplia transversalmente en vista anterior y prominente en vista lateral. La lámina lateral (II) y la lámina prespinal (prsl) delimitan una amplia fosa espinoprezigapofisial (sprf), particularmente marcada dorsalmente en proximidad de la extremidad de la espina neural. Distalmente, dicha fosa está dividida en una amplia porción dorsal y una más reducida subfosa ventral por una delgada lámina accesoria subhorizontal (Fig. IV.20).

➤ **Vértebra caudal Ca-04?, MCF-PVPH-110/32.** De los cuatro elementos caudales articulados MCF-PVPH-110/29-32, el más posterior es el más fragmentario e incompleto, representado solamente por parte de la porción apical de la espina neural y la porción más distal de la lámina postespinal (posl; Fig. IV.19). La naturaleza y el estado

de preservación de ambos lados del material no permiten relevar caracteres morfológicos diagnósticos.

➤ **Vértebra caudal Ca-05?, MCF-PVPH-110/13.** De este elemento, considerado tentativamente como la quinta vértebra caudal anterior, se preservó la extremidad distal de la espina neural, parte de la lámina lateral (II) derecha y de la cara posterior. La porción izquierda de la espina está mal preservada y fragmentaria, probablemente debido a una prolongada exposición.

En vista dorsal (Fig. IV.21), la extremidad distal de la espina neural es de forma romboidal, levemente más larga que ancha, y deformada diagenéticamente en sentido transversal. El margen anterior es convexo, mientras que el posterior es levemente más prominente y de contorno cuadrangular.

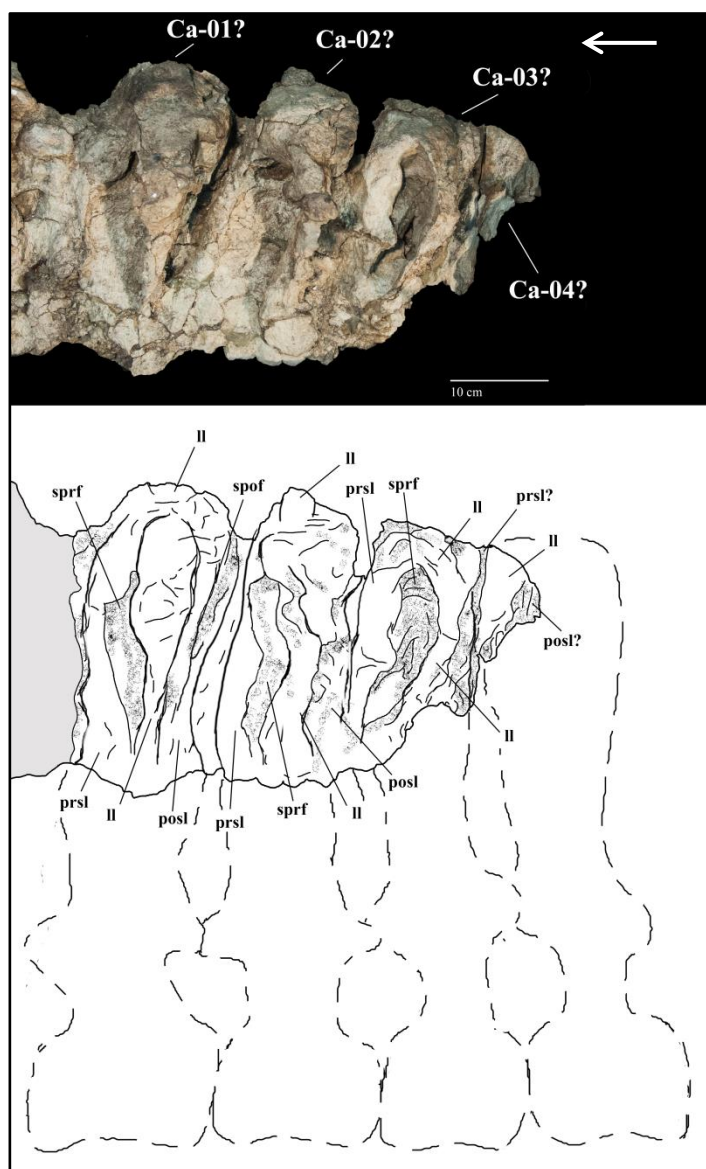


Figura IV.19. Vértebras caudales anteriores Ca-01-04? MCF-PVPH-110/29-32 en vista lateral izquierda y con sus respectivos dibujos interpretativos. Abrev.: II, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal; spof, fosa espinopostzigapofisial; sprf, fosa espinoprezigapofisial. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

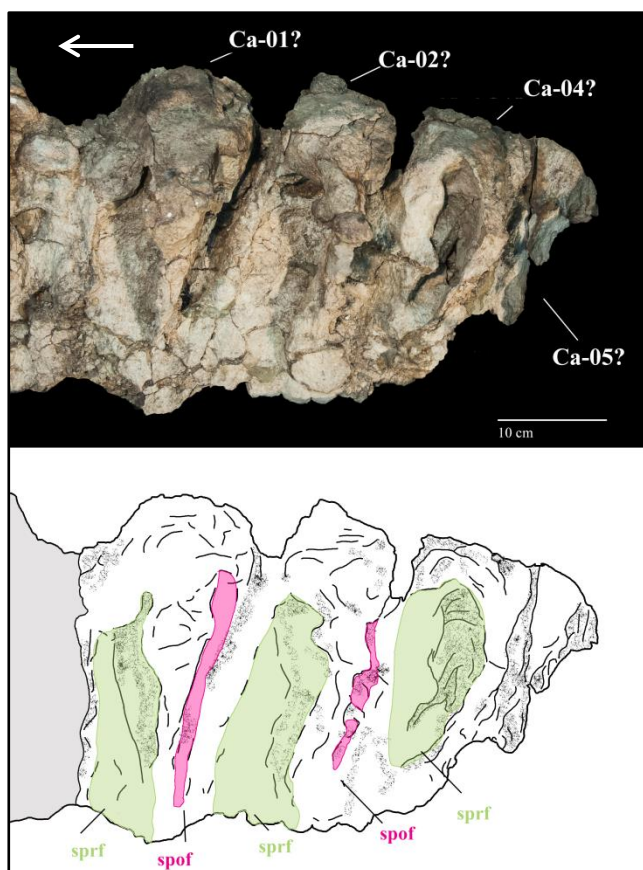


Figura IV.20. Vértices caudales anteriores Ca-01-04? MCF-PVPH-110/29-32 en vista lateral izquierda y con sus respectivos dibujos interpretativos. Abrev.: spof, fosa espinopostzigapofisial; sprf, fosa espinoprezigapofisial. Los colores indican la extensión de las fosas. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

En la cara anterior es visible la extremidad más distal de la cresta prespinal (prsr, *sensu* Mannion et al., 2011), estructura representada por una superficie rugosa y ancha, delimitada por las láminas espinoprezigapofisiales (sprl) levemente divergentes (Fig. IV.23A). De la misma forma, en la cara posterior de la espina neural la cresta postespinal (posr) es amplia y rugosa, delimitada por las láminas espinopostzigapofisiales (spol) paralelas, por lo menos en su extremidad distal (Fig. IV.23B). Este mismo patrón en la forma y

disposición de las crestas y láminas espinales se encuentra también en el rebaquisáurido indet. del Cretácico Inferior de la Isla de Wight (UK),

como descrito por Mannion y colaboradores (2011), mientras que por Carballido y colaboradores (2012) el conjunto de estructuras en la cara anterior y posterior de la espina neural definen la lámina media anterior (amedl) y la media posterior (pmedl), respectivamente.

Por otro lado, la lámina lateral (ll) es delgada, levemente inclinada anteriormente en vista ventral (Fig. IV.22), como en *Rebbachisaurus* (Lavocat, 1954; Wilson y Allain, 2015), *Demandasaurus* (Torcida et al., 2011), *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995; Salgado et al., 2004), en el rebaquisáurido

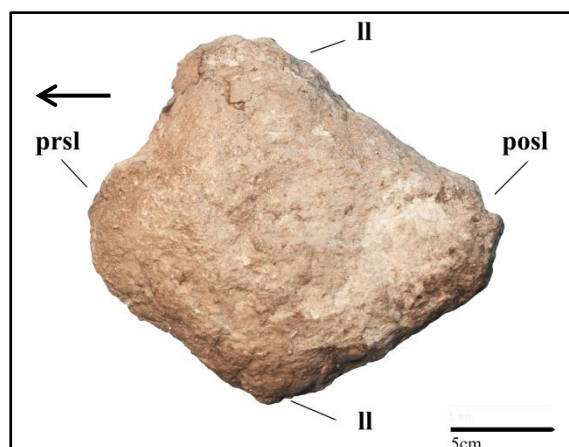


Figura IV.21. Vértice caudal anterior Ca-05? MCF-PVPH-110/13 en vista dorsal. Abrev.: ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

indet. MMCH-PV-45/06 (*obs. pers.*), y en el rebaquisáurido indet. CCC-017 (Ferreira Castro et al., 2007). Distalmente, la lámina lateral (II) es fuertemente expandida anteroposteriormente y forma un robusto proceso con el borde posterolateral de la extremidad distal de la espina. Dicho proceso está dirigido anteroventralmente en vista lateral e inclinado anterolateralmente en vista ventral.

En vista ventral (Fig. IV.22), la lámina lateral (II) divide dos amplias fosas de forma triangular: una anterior, la fosa espinoprezigapofisial (sprf), más alargada dorsoventralmente, y una posterior, la fosa espinopostzigapofisial (spof), levemente más expandida anteroposteriormente. La fosa espinoprezigapofisial (sprf) está más marcada posterodistalmente y parcialmente obliterada por la inclinación anterior de la lámina lateral (II) y del proceso anterolateral de la extremidad distal de la espina neural. Por otro lado, la fosa espinopostzigapofisial

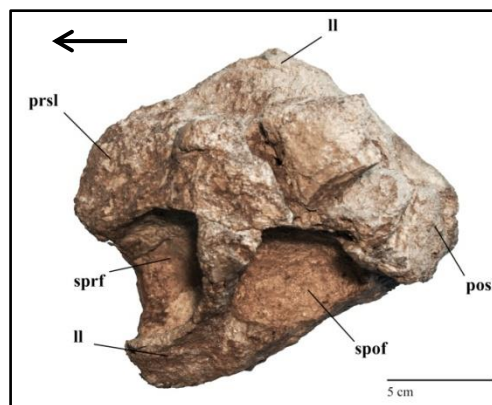
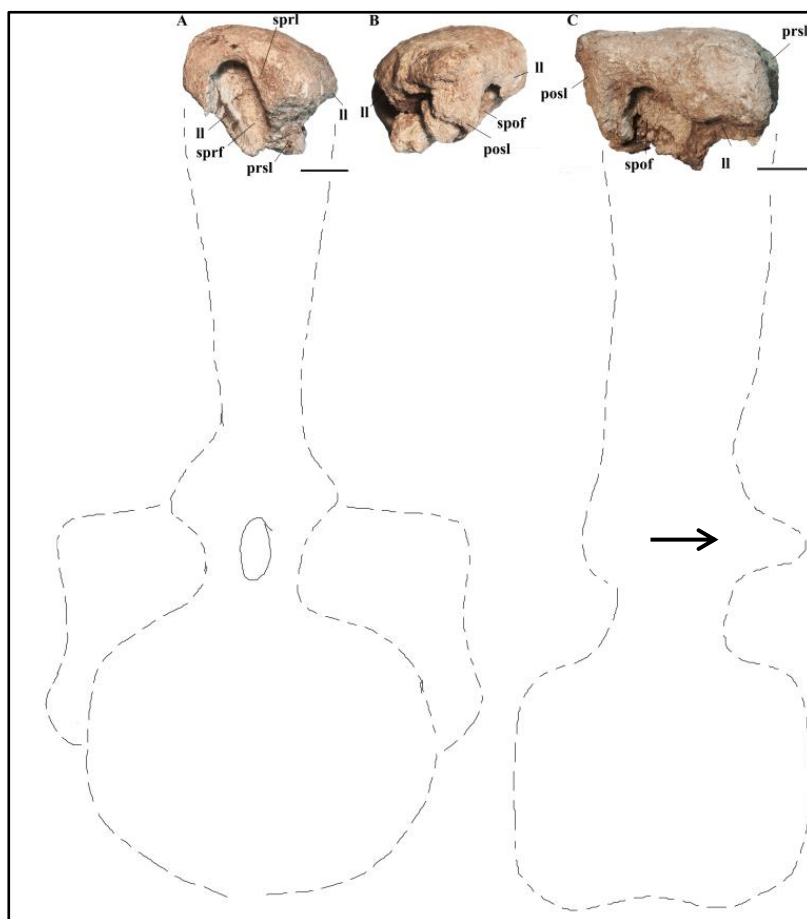


Figura IV.22. Vértebra caudal anterior Ca-05? MCF-PVPH-110/13 en sección transversal. Abrev.: II, lámina lateral; postl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal; spof, fosa espinopostzigapofisial; sprf, fosa espinoprezigapofisial. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.



(spof) está más marcada anterodistalmente y está parcialmente obliterada distalmente por la inclinación ventral del margen posterolateral del borde de la espina.

Figura IV.23. Vértebra caudal anterior Ca-05? MCF-PVPH-110/13 en vista anterior (A), posterior (B) y lateral derecha (C). Abrev.: II, lámina lateral; postl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal; spof, fosa espinopostzigapofisial; sprf, fosa espinoprezigapofisial; sprl, lámina espinoprezigapofisial. Escala 5cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

➤ **Vértebra caudal Ca-06?, MCF-PVPH-110/14.** De este elemento, que representaría el sexto de la serie caudal, se preservó la porción distal de la espina neural, con las láminas prespinal (prsl) y postespinal (posl), la lámina lateral (ll) izquierda y parte de la derecha.

En vista dorsal (Fig. IV.24), la porción apical de la espina neural es de forma romboidal, más larga que ancha, con los márgenes laterales rectos y divergentes anteriormente, y el posterior más prominente que el anterior. En vista lateral (Fig. IV.26C), la superficie dorsal de la espina es levemente convexa e inclinada posterodorsalmente. En vista ventral (Fig. IV.25), las láminas están dispuestas de manera tetraradiada, con las láminas laterales (ll) ligeramente inclinadas posteriormente, como en MCF-PVPH-110/13.

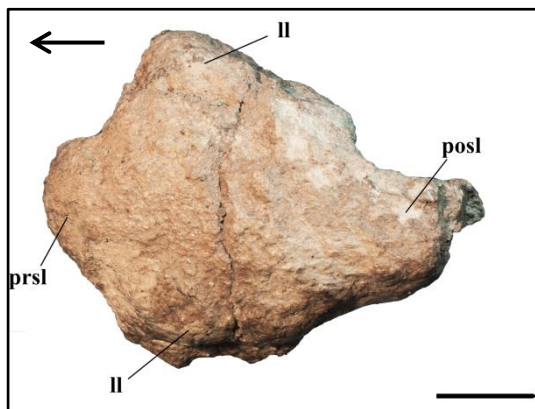


Figura IV.24. Vértebra caudal anterior Ca-06? MCF-PVPH-110/14 en vista dorsal. Abrev.: ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal. Escala 5cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

En vista anterior (Fig. IV.26A), la lámina prespinal (prsl) es amplia y de superficie rugosa, delimitada por las láminas espinoprezigapofisiales (sprl) paralelas proximalmente y ligeramente divergentes distalmente. En vista lateral, dicha cresta está levemente inclinada posteriormente.

Las láminas laterales (ll) son más delgadas que las láminas prespinal (prsl) y postespinal (posl), y presentan extremos expandidos anteroposteriormente y levemente inclinadas posteriormente en vista ventral. Distalmente, las láminas laterales (ll) se

conectan con los márgenes laterodorsales de la espina neural para formar procesos robustos y prominentes.

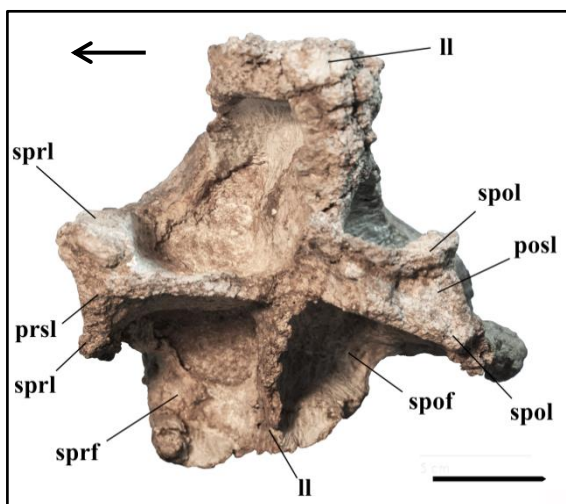


Figura IV.25. Vértebra caudal anterior Ca-06? MCF-PVPH-110/14 en sección transversal. Abrev.: ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal; spof, fosa espinopostzigapofisial; spol, lámina espinopostzigapofisial; sprf, fosa espinoprezigapofisial; sprl, lámina espinoprezigapofisial. Escala 5cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

En vista posterior (Fig. IV.26B), las láminas espinopostzigapofisiales (spol) divergen levemente en proximidad del borde posterodorsal de la espina neural y delimitan una lámina postespinal (posl) amplia y de superficie rugosa. Las láminas espinales, juntas con los bordes laterodorsales de la espina neural, delimitan cuatro fosas espinales bien marcadas y alargadas dorsoventralmente, dos espinoprezigapofisiales (sprf) y dos espinopostzigapofisiales (spof).

Sobre el lado derecho de la espina, dos delgadas láminas accesorias dirigidas anteroposteriormente y levemente inclinadas posterodorsalmente, dividen las fosas en una porción dorsal y una ventral.

Las subfosas dorsales son de contorno ovalado en vista lateroventral y más profundas dorsalmente hacia la porción apical de la espina, mientras que las subfosas ventrales son más amplias anteroposteriormente y menos profundas.

En las porciones apicales de las láminas prespinal (prsl) y postespinal (posl) se abren varias depresiones poco marcadas y de diferente forma y tamaño, como en MMCH-PV-49 (Haluza et al., 2012).

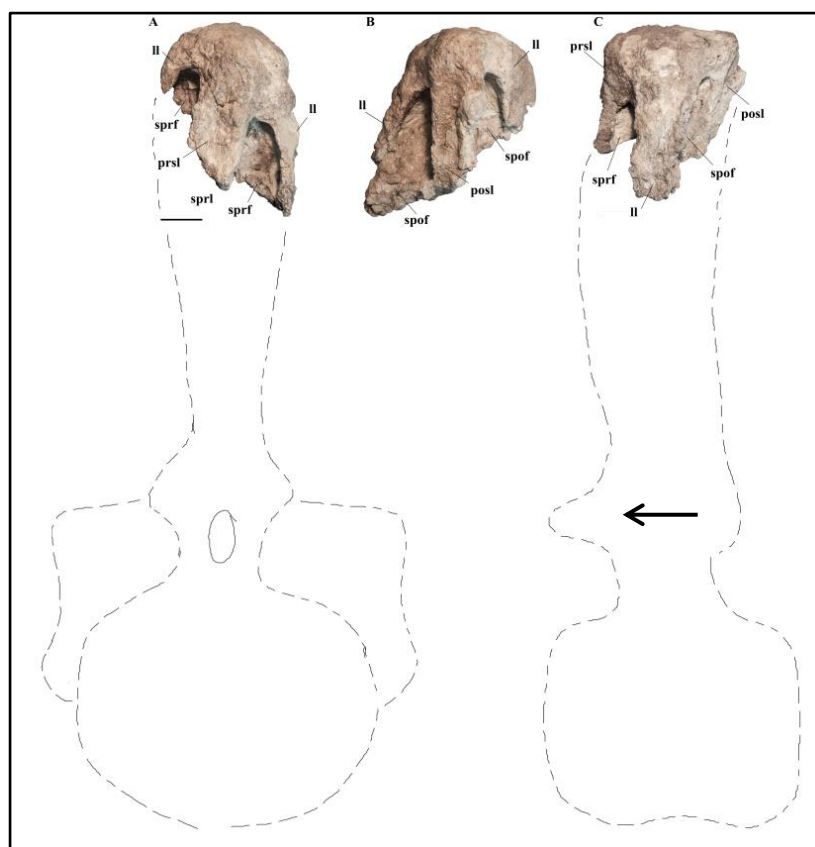


Figura IV.26. *Vértebra caudal anterior Ca-06? MCF-PVPH-110/14 en vista anterior (A), posterior (B) y lateral izquierda (C). Abrev.: ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal; spof, fosa espinopostzigapofisial; spol, lámina espinopostzigapofisial; sprf, fosa espinoprezigapofisial; sprl, lámina espinoprezigapofisial. Escala 5cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.*

➤ **Vértebra caudal Ca-07?, MCF-PVPH-110/15.** En este elemento caudal, la

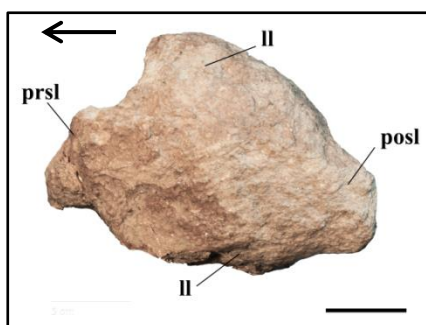


Figura IV.27. Vértebra caudal anterior Ca-07? MCF-PVPH-110/15 en vista dorsal. Abrev.: ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal. Escala 5cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

extremidad de la espina neural es de forma romboidal en vista dorsal (Fig. IV.27), más larga que ancha, y con los márgenes anterior y posterior de aspecto cuadrangular, siendo el posterior levemente más prominente que el anterior, como en MCF-PVPH-110/14.

En vista lateral (Fig. IV.29C), la superficie dorsal es convexa y las láminas prespinal (prsr) y postespinal (posr) son paralelas y levemente inclinadas posteriormente.

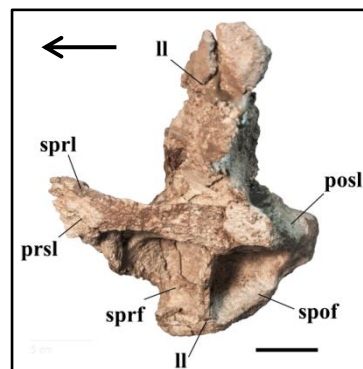


Figura IV.28. Vértebra caudal anterior Ca-07? MCF-PVPH-110/15 en sección transversal. Abrev.: ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal; spof, fosa espinopostzigapofisial; sprf, fosa espinoprezigapofisial; sprl, lámina espinoprezigapofisial. Escala 5cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

En vista ventral (Fig. IV.28), las láminas y las crestas presentan una disposición tetra radiada, aunque las láminas laterales (ll) resultan desplazadas, probablemente por alteraciones diagenéticas. Las láminas laterales (ll) son delgadas, con los extremos expandidos anteroposteriormente, y levemente inclinadas posteriormente, sobre todo en el lado izquierdo.

Proximalmente, en el lado izquierdo de la espina es posible distinguir las porciones de las que tentativamente se atribuyen a láminas espinodiapofisial (spdl) y espinopostzigapofisial (spol), las cuales convergen para formar la lámina lateral (ll; Fig. IV.29C). En vista ventral, las láminas prespinal (prsl) y postespinal (posl) son más robustas que las láminas laterales (ll). Como en los otros elementos caudales, tanto en vista ventral como en vista lateral, la lámina prespinal (prsl) es más prominente que la postespinal (posl).

En MCF-PVPH-110/15, las láminas neurales delimitan cuatro grandes fosas, dos anteriores (sprf) y dos posteriores (spof). Sin embargo, a diferencia de MCF-PVPH-110/14, solamente la fosa espinoprezigapofisial (sprf) está dividida por una lámina accesoria delgada.

Al mismo tiempo, en la porción dorsolateral de la lámina prespinal (prsl) existen pequeñas depresiones, mientras que, a diferencia del elemento anterior, estas depresiones no se encuentran en la superficie de la lámina postespinal (posl).

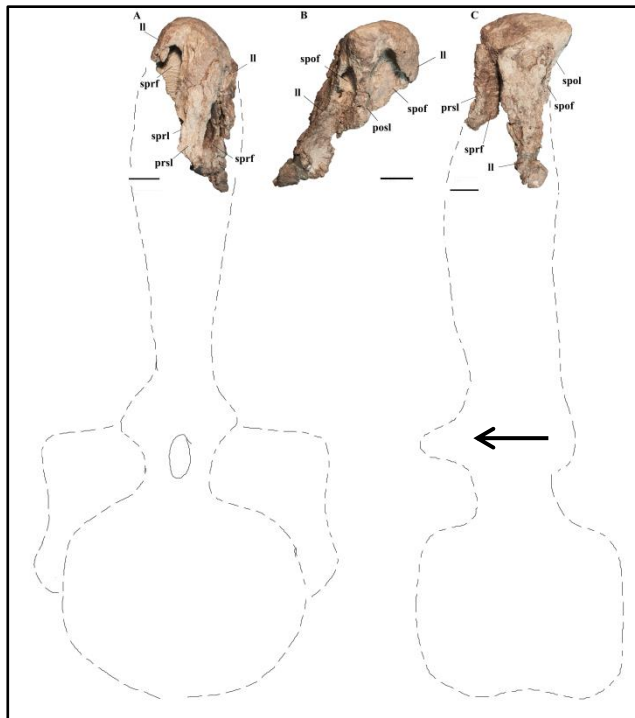


Figura IV.29. Vértebra caudal anterior Ca-07? MCF-PVPH-110/15 en vista anterior (A), posterior (B) y lateral izquierda (C). Abrev.: ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal; spof, fosa espinopostzigapofisial; spol, lámina espinopostzigapofisial; sprf, fosa espinoprezigapofisial; sprl, lámina espinoprezigapofisial. Escala 5cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

➤ **Vértebra caudal Ca-08?, MCF-PVPH-110/16.** Esta espina neural incompleta se refiere tentativamente al octavo elemento de la serie caudal.

La superficie dorsal (Fig. IV.30) de la espina es de forma triangular, más larga que ancha, con el margen anterior ligeramente convexo y el posterior de forma cuadrangular y fuertemente más prominente.

En vista lateral (Fig. IV.32C), la superficie dorsal es plana e inclinada posterodorsalmente, mientras los márgenes anterior y posterior son paralelos y levemente inclinados posteriormente. En vista ventral (Fig. IV.31), las láminas se disponen de manera tetra radiada, con la lámina prespinal (prsl) más prominente que la postespinal (posl), pero ambas más robustas que las láminas laterales (ll).

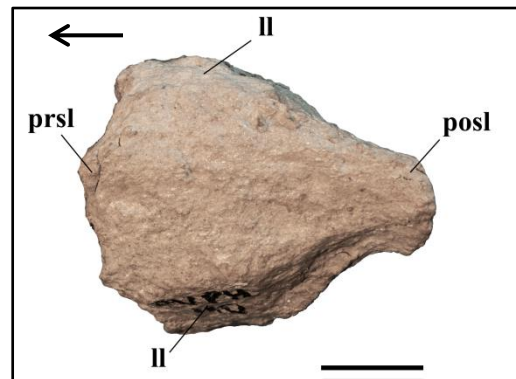


Figura IV.30. Vértebra caudal anterior Ca-08? MCF-PVPH-110/16 en vista dorsal. Abrev.: ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal. Escala 5cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

En vista anterior (Fig. IV.32A) la lámina prespinal (prsl) es rugosa, angosta proximalmente y más amplia distalmente, con los márgenes laterales que divergen dorsalmente. A diferencia de MCF-PVPH-110/15, las láminas espinoprezigapofisiales

(sprl) son indistintas en vista anterior, mientras que en vista ventral delimitan claramente una amplia y rugosa lámina prespinal (prsl), levemente convexa transversalmente.

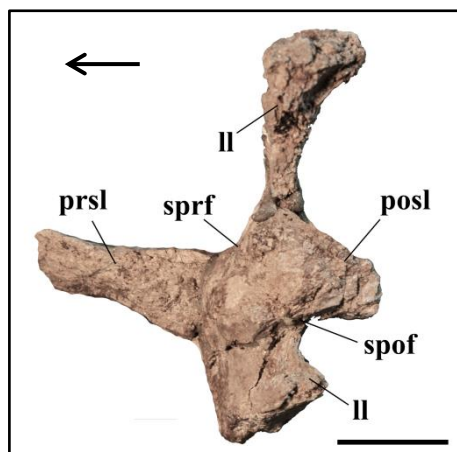
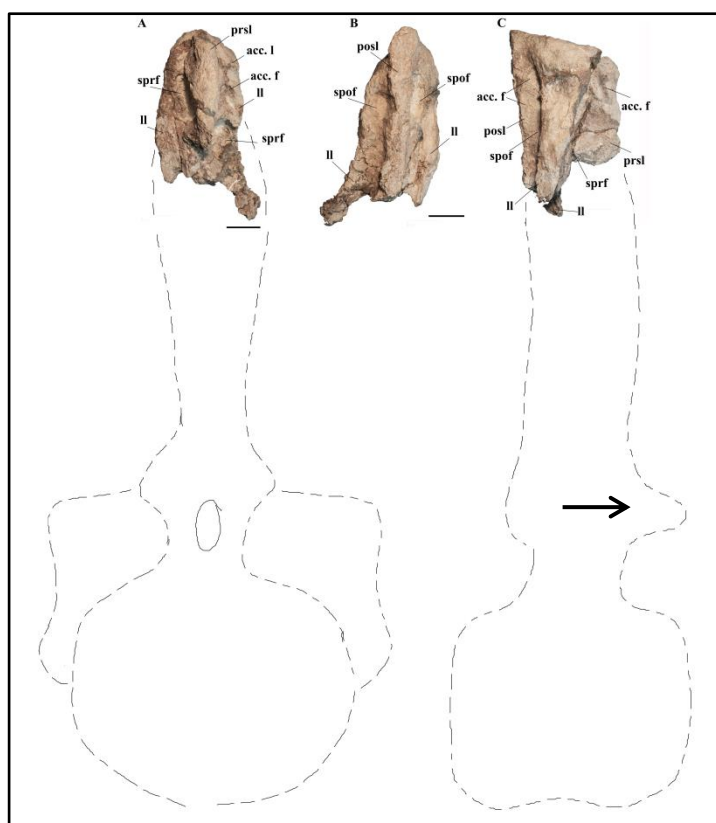


Figura IV.31. Vértebra caudal anterior Ca-08? MCF-PVPH-110/16 en sección transversal. Abrev.: ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal; spof, fosa espinopostzigapofisial; sprf, fosa espinoprezigapofisial. Escala 5cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

En vista posterior (Fig. IV.32B), las láminas espinopostzigapofisiales (spol) corren paralelamente a lo largo de la mayor parte de la espina neural, divergiendo solo ligeramente en el ápice de la espina donde forman una estructura convexa dorsalmente y poco expandida transversalmente. Entre las láminas espinopostzigapofisiales (spol) la lámina postespinal (posl) presenta una superficie rugosa y levemente cóncava solo en la porción más apical. En vista lateral (Fig. IV.32C), se observan pequeñas depresiones circulares en la porción dorsal de la lámina prespinal (prsl) derecha. Las láminas laterales (ll) están formadas tentativamente por las láminas espinodiapofisial (spdl) y espinopostzigapofisiales (spol), las cuales divergen distalmente para formar un complejo laminar a forma de “V”, particularmente evidente en el lado izquierdo de la espina.

En MCF-PVPH-110/16, las láminas delimitan fosas menos marcadas que en los elementos vertebrales precedentes.

Figura IV.32. Vértebra caudal anterior Ca-08? MCF-PVPH-110/16 en vista anterior (A), posterior (B) y lateral derecha (C). Abrev.: acc.f., fosa accesoria; acc.l., lámina accesoria; ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal; spof, fosa espinopostzigapofisial; spol, lámina espinopostzigapofisial; sprf, fosa espinoprezigapofisial; sprl, lámina espinoprezigapofisial. Escala 5cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.



Existen dos pequeñas fosas espinoprezigapofisiales (sprf), una dorsal y una ventral, y dos espinopostzigapofisiales (spof), de las cuales la izquierda es más reducida en tamaño y menos marcada que la derecha (Fig. IV.32C).

Como en MCF-PVPH-110/15, en el lado izquierdo de la espina es posible distinguir dos láminas que se funden en el complejo laminar lateral (ll), las cuales se interpretan como las láminas espinodiapofisial (spdl) y la espinopostzigapofisial (spol).

➤ **Vértebra caudal Ca-09?, MCF-PVPH-110/17.** La espina neural incompleta tentativamente considerada el noveno elemento de la serie caudal de *Agustinia*, está compuesta por la espina neural y parte del arco neural, en el cual se reconocen ambas postzigapófisis y parte del techo del canal neural. Como MCF-PVPH-110/16, la espina neural es maciza, con fosas y láminas poco marcadas. Las caras anterior y posterior son paralelas y levemente inclinadas posteriormente en vista lateral.

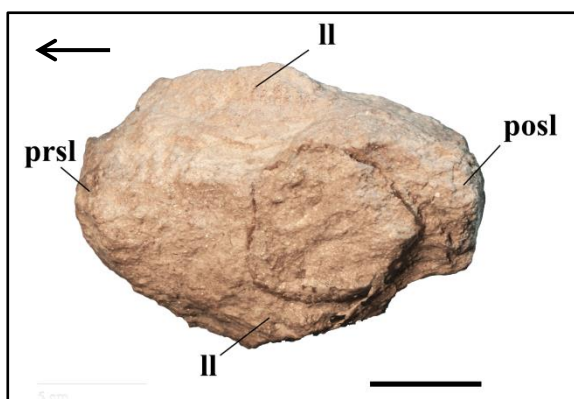


Figura IV.33. Vértebra caudal anterior Ca-09? MCF-PVPH-110/17 en vista dorsal. Abrev.: ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal. Escala 5cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

En vista dorsal (Fig. IV.33), la superficie apical de la espina neural es de contorno ovalado, más larga que ancha, con el margen anterior convexo y el posterior cuadrangular. En vista lateral, la superficie es recta, y fuertemente dirigida posterodorsalmente. En vista ventral (Fig. IV.34), las láminas están dispuestas de manera tetra radiada, como en todos los precedentes elementos, con la cresta

prespinal (prsr) más alargada y robusta que la postespinal (posr), y ambas más robustas que las láminas laterales (ll).

Como en MCF-PVPH-110/16, el sistema de fosas y láminas está menos desarrollado que en las espinas neurales de las caudales más anteriores. De hecho, las láminas son robustas en vista ventral, pero menos prominentes en vista anteroposterior y lateral, así como las fosas son reducidas en número y tamaño. Sobre el lado izquierdo de

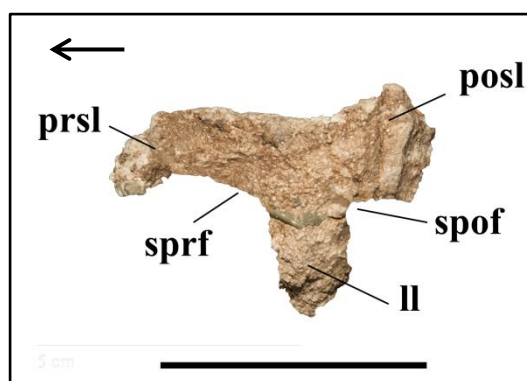


Figura IV.34. Vértebra caudal anterior Ca-09? MCF-PVPH-110/17 en sección transversal. Abrev.: ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal; spof, fosa espinopostzigapofisial; sprf, fosa espinoprezigapofisial. Escala 5cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

MCF-PVPH-110/17 (Fig. IV.35C), la fosa espinoprezigapofisial se encuentra dividida en pequeñas subfosas de forma subcircular, en proximidad del margen anterodorsal de la espina, y en una fosa alargada dorsoventralmente y comprimida anteroposteriormente en posición posteroventral. Por otro lado, sobre el lado derecho de la espina, la fosa espinopostzigapofisial (spof) es amplia, de forma elíptica y alargada dorsoventralmente, mientras que la espinoprezigapofisial (sprf) está dividida en una serie de pequeñas subfosas de forma y tamaño diverso.

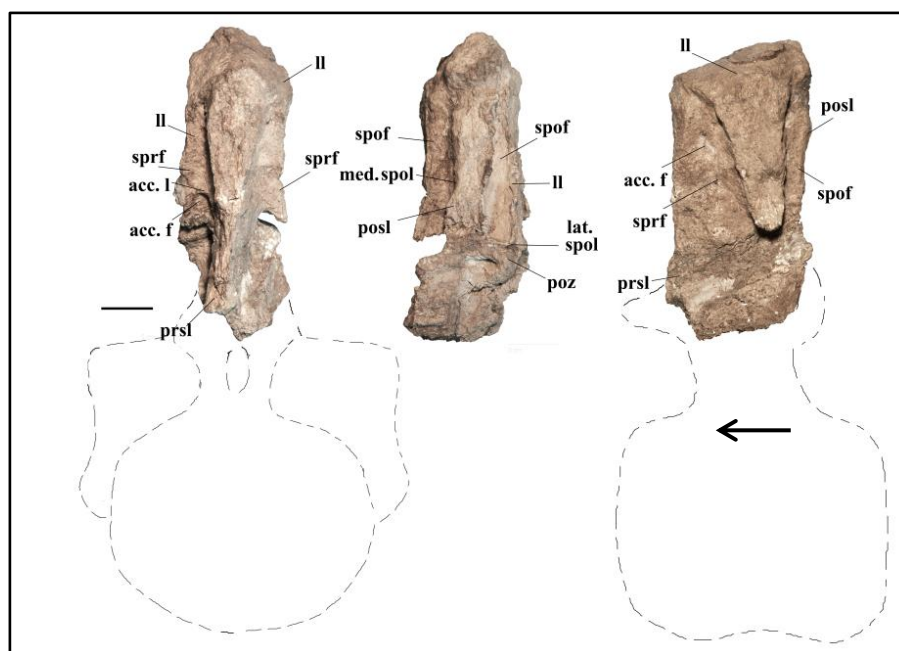


Figura IV.35. Vértebra caudal anterior Ca-09? MCF-PVPH-110/17 en vista anterior (A), posterior (B) y lateral izquierda (C). Abrev.: acc.f., fosa accesoria; acc.l., lámina accesoria; ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; poz, postzigapófisis; prsl, lámina prespinal; spof, fosa espinopostzigapofisial; spol, lámina espinopostzigapofisial; sprf, fosa espinoprezigapofisial; sprl, lámina espinoprezigapofisial. Escala 5cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

En vista posterior (Fig. IV.35B), es posible reconocer parte de la postzigapófisis derecha y del techo del canal neural, reconocible por una superficie lisa y cóncava transversalmente. La superficie articular de la postzigapófisis es cóncava dorsoventralmente y levemente dirigida posterolateralmente, mientras que las láminas postzigapofisiales son divididas en una rama mediana (med. spol) y una rama lateral (lat. spol) que corre hacia el ápice de la espina neural. Ambas láminas espinopostzigapofisiales medias (med. spol) delimitan una cresta postespinal (posr) angosta y cóncava transversalmente e su porción proximal, y amplia y prominente posteriormente en su porción distal. En vista posterior, las láminas espinopostzigapofisiales medias (med. spol) presentan un perfil sinusoidal, convergiendo proximalmente y divergiendo distalmente.

Por otro lado, las láminas espinopostzigapofisiales laterales (lat. spol) forman con la lámina espinodiapofisial (spdl) un complejo laminar en forma de “V” en vista lateral, muy evidente sobre el lado izquierdo de la lámina neural, como en los dos elementos anteriores (MCF-PVPH-110/15-16).

➤ **Vértebra caudal Ca-10?, MCF-PVPH-110/18.** Los últimos tres elementos de la serie caudal de *Agustinia* se encuentran articulados, sin embargo, la espina neural MCF-PVPH-110/20 fue encontrada separada del resto de los elementos y probablemente reconstruyó con una inclinación innatural durante las tareas de preparación.

En vista dorsal (Fig. IV.36), MCF-PVPH-110/18 presenta la porción apical de la espina neural más larga que ancha, y con extremidades anterior y posterior de perfil cuadrangular, aunque la posterior más larga que la anterior.

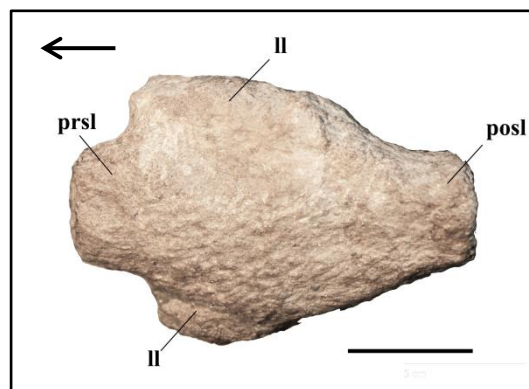


Figura IV.36. Vértebra caudal anterior Ca-10? MCF-PVPH-110/18 en vista dorsal. Abrev.: ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal. Escala 5cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

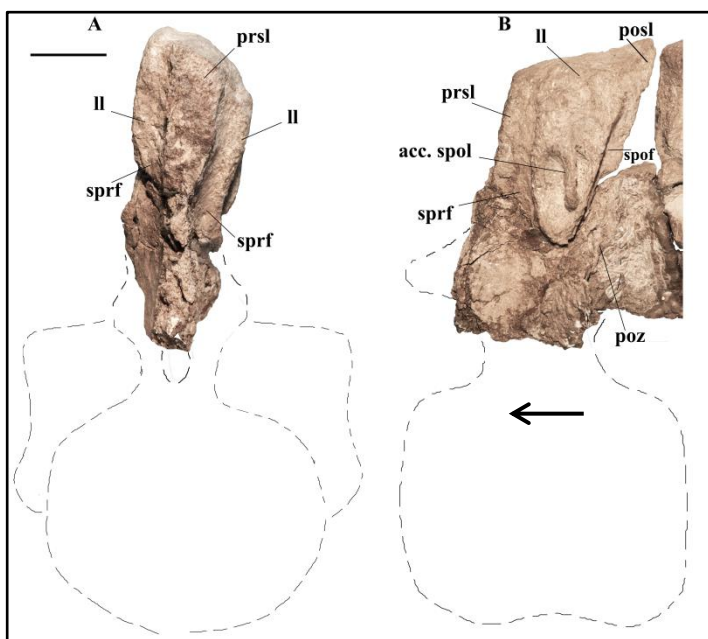


Figura IV.37. Vértebra caudal anterior Ca-10? MCF-PVPH-110/18 en vista anterior (A) y lateral izquierda (B). Abrev.: acc.spol, lámina espinopostzigapofisial accesoria; ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; poz, postzigapofisis; prsl, lámina prespinal; spof, fosa espinopostzigapofisial; spol, lámina espinopostzigapofisial; sprf, fosa espinopostzigapofisial. Escala 5cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

En vista lateral, la superficie dorsal es plana y levemente inclinada posterodorsalmente. En MCF-PVPH-110/18 se confirma la tendencia a la reducción de las fosas y láminas neurales evidenciada a lo largo de la secuencia caudal. Las láminas, especialmente las laterales (ll), son poco prominentes y sin la disposición tetradada de las espinas neurales caudales anteriores. En vista anterior (Fig. IV.37A), la lámina prespinal (prsl) es amplia y con superficie rugosa, con los

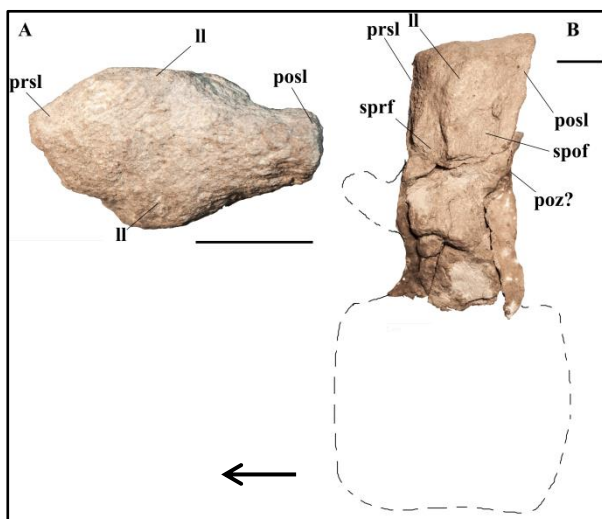
márgenes laterales constituidos por las láminas espinoprezigapofisiales (sprl), ligeramente divergentes distalmente. En vista lateral (Fig. IV.37B), la lámina prespinal (prsl) está inclinada posteriormente y es levemente más prominente que la lámina postespinal (posl).

Como en otros elementos axiales de *Agustinia*, las láminas espinopostzigapofisiales laterales (lat. spol) y espinodiapofisiales (spdl) forman un complejo laminar a forma de “V”, aunque menos prominente en sentido transversal que en MCF-PVPH-110/16-17. A diferencia de los elementos precedentes, en MCF-PVPH-110/18 se observa una corta y robusta lámina espinopostzigapofisial lateral accesoria (acc. lat. spol) sobre el lado izquierdo. Esta lámina se dirige anterodorsalmente y divide dos pequeñas depresiones ovaladas y alargadas dorsoventralmente en la base de la lámina lateral (ll), de las cuales la anterior es levemente más amplia que la posterior.

A ambos lados de la espina neural de MCF-PVPH-110/18, las fosas son amplias, pero poco marcadas y no se evidencian láminas o depresiones accesorias, tanto en las fosas espinoprezigapofisiales (prsr) como en las espinopostzigapofisiales (spof). En vista lateral, la lámina postespinal (posl) es recta, levemente inclinada posteriormente y menos prominente que la prespinal (prsl). La base de la lámina postespinal (posl) está todavía incluida en el sedimento, sin embargo, en el lado izquierdo es posible reconocer parte de la postzigapófisis, con la superficie articular lisa y levemente cóncava anteroposteriormente.

➤ **Vértebra caudal Ca-11?, MCF-PVPH-110/19.** De este elemento se preservó parte de la espina neural, de la cual solamente la porción distal presenta buenas condiciones de preservación.

En vista dorsal (Fig. IV.38A), la extremidad apical presenta un contorno ovalado,



más largo que ancho. Como en todos los otros elementos caudales, el margen posterior es cuadrangular, más robusto y prominente que el anterior. Sin embargo, a diferencia de los elementos

Figura IV.38. Vértebra caudal anterior Ca-11? MCF-PVPH-110/19 en vista anterior (A) y lateral izquierda (B). Abrev.: ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; poz, postzigapófisis; prsl, lámina prespinal; spof, fosa espinopostzigapofisial; sprf, fosa espinoprezigapofisial. Escala 5cm La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

precedentes, las láminas laterales (ll) son muy poco prominentes en vista dorsal. En vista

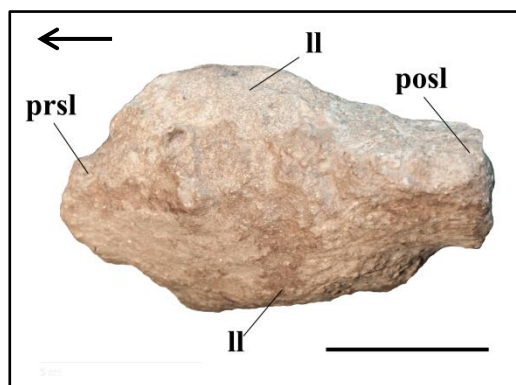


Figura IV.39. Vértebra caudal anterior Ca-12? MCF-PVPH-110/20 en vista dorsal. Abrev.: ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal. Escala 5cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

lateral, la superficie dorsal es recta, levemente inclinada posterodorsalmente y cóncava posteriormente, como en MCF-PVPH-110/18. Las láminas laterales (ll), a pesar del mal estado de preservación, forman un complejo laminar bifurcado, a forma de “V”, como en los elementos caudales precedentes, aunque menos prominente. Las crestas prespinal (prsr) y postespinal (posr) están mal preservadas, sin embargo, ambas presentan un aspecto rugoso y están levemente inclinadas posteriormente en vista lateral (Fig. IV.38B).

➤ **Vértebra caudal Ca-12? MCF-PVPH-110/20.** Este elemento, del cual se preservaron la espina neural y parte del arco neural, representa el último de la serie caudal conocida para *Agustinia*.

En vista dorsal (Fig. IV.39) la extremidad apical de la espina neural presenta una forma ovalada, más larga que ancha, con las extremidades anterior y posterior de forma cuadrangular, de las cuales la posterior más robusta y prominente que la anterior, como en los elementos precedentes.

En vista lateral la superficie dorsal es recta, levemente inclinada posterodorsalmente y ligeramente convexa anteriormente, como en las tres espinas neurales MCF-PVPH-110/13-15.

En vista anterior (Fig. IV.40A), la lámina

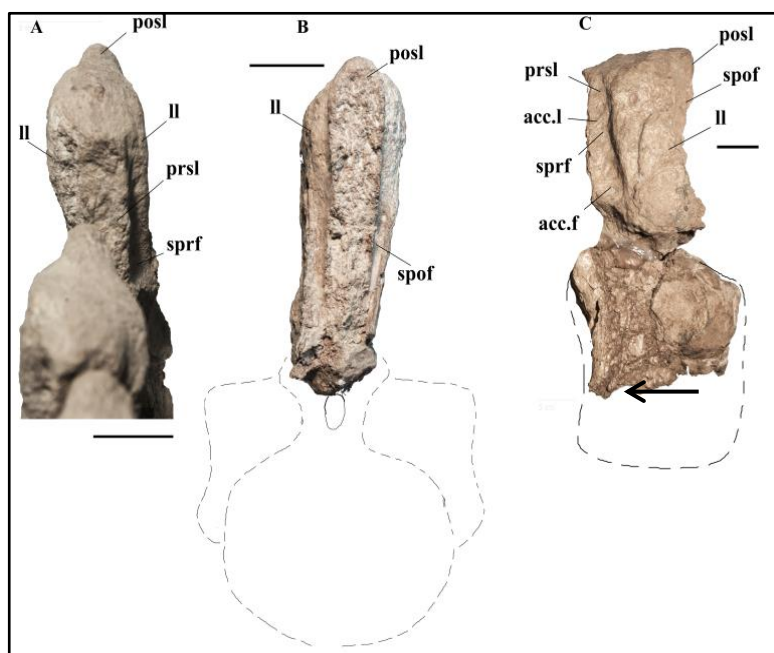


Figura IV.40. Vértebra caudal anterior Ca-12? MCF-PVPH-110/20 en vista anterior (A), posterior (B) y lateral izquierda (C). Abrev.: acc.f., fosa accesoria; acc. l., lámina accesoria; ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal; spof, fosa espinopostzigapofisial; sprf, fosa espinopostzigapofisial. Escala 5cm. La flecha indica la porción anterior del cuerpo.

prespinal (prsl) es amplia y rugosa, bien desarrollada hasta la extremidad distal de la espina.

Los márgenes laterales de la lámina prespinal (prsl) están definidos por las láminas espinoprezigapofisiales (sprl), las cuales divergen levemente hacia la porción apical de la espina. En vista lateral (Fig. IV.40C), la lámina prespinal (prsl) presenta un perfil convexo y resulta más prominente que la lámina postespinal (posl).

Las láminas laterales (ll) son poco prominentes y, a diferencia de los otros elementos caudales, no forman un complejo laminar a forma de “V” sino que una robusta estructura cuadrangular, cuyo márgenes anterior y posterior están formados tentativamente por la lámina espinodiapofisial (spdl) y la lámina espinopostzigapofisial lateral (lat. spol), respectivamente. Estas láminas son convexas anteriormente y corren paralelamente hasta los tres cuartos distales de la espina neural, donde se funden a los márgenes dorsolaterales de la porción distal de la espina.

En vista posterior (Fig. IV.40B) la lámina postespinal (posl) es amplia y rugosa, con los márgenes laterales constituidos por las láminas espinopostzigapofisiales medianas (med. spol) bien prominentes y levemente divergentes distalmente.

En MCF-PVPH-110/20, las fosas están reducidas y poco marcadas, limitadas a cortas depresiones desarrolladas dorsoventralmente en proximidad de las láminas prespinal (prsl) y postespinal (posl). La región del arco neural preservada en MCF-PVPH-110/20 es muy fragmentaria, de manera que no es posible observar caracteres morfológicos específicos, aunque se pueden reconocer sectores ventrales a las prezigapófisis en el lado izquierdo, y a las postzigapófisis en el derecho.

Costillas. *Agustinia* fue definido sobre la base de elementos postcraneanos fragmentarios y parcialmente articulados, cuya característica más peculiar estaba representada por la presencia de osteodermos de diferentes formas y tamaños (Bonaparte, 1999). Los osteodermos definidos por Bonaparte (1999) difieren morfológicamente de los elementos dérmicos de otros saurópodos (p.e., titanosaurios *Lithostrotia*) y fueron originalmente distinguidos en cuatro morfotipos: Tipo 1, impar y a forma de “hoja”; Tipo 2, impar, de aspecto laminar y de forma rectangular, con dos robustos procesos basales; Tipo 3, elementos pares, con una porción proximal bifurcada y de aspecto laminar, y una región distal alargada y de forma cilíndrica; y un Tipo 4, elementos pares, con una porción proximal de aspecto laminar y levemente bifurcada, y una región distal plana y fuertemente alargada. Según Bonaparte (1999), estos elementos se articulaban a las extremidades distales de las láminas neurales de las vértebras sacras (Tipo 1 y 2) y

dorsales (Tipo 3 y 4), debido a que los mismos se habían encontrado en proximidad, o aparentemente articulados, a dichos elementos vertebrales.

Algunos autores (Upchurch et al., 2004; Curry Rogers, 2005) utilizaron la presencia de esta coraza dérmica para inferir las relaciones filogenéticas de *Agustinia* dentro de Sauropoda. Al mismo tiempo, varios autores admitieron la presencia de osteodermos, aunque no definieron una precisa posición filogenética para *Agustinia*. Así, Leanza y colaboradores (2004), afirman que *Agustinia* presentaba largos osteodermos bífidos, mientras que para Martinelli et al. (2007) los osteodermos eran muy peculiares y estaban asociados a las vértebras cervicales y dorsales. Taylor (2010) considera *Agustinia* como un saurópodo acorazado que presentaba osteodermos dorsales con espinas, parecidos a los de *Stegosaurus* (Marsh, 1877). Por otro lado, otros autores pusieron en dudas la presencia de osteodermos y, por lo tanto, la asignación al clado Titanosauria por falta de otros caracteres diagnósticos.

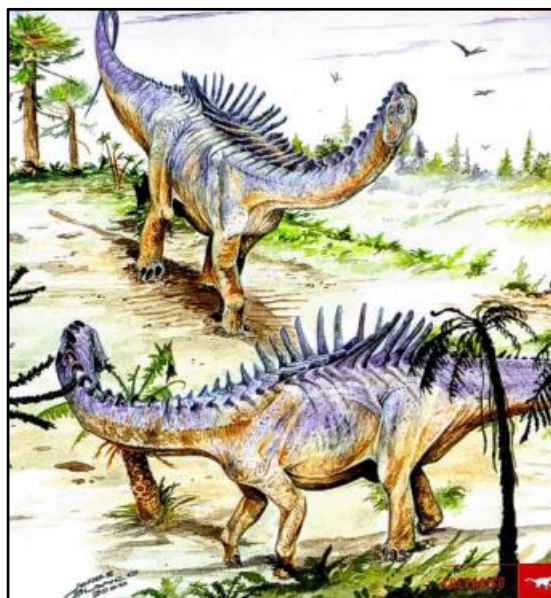


Figura IV.41. Una de las tantas reconstrucciones de *Agustinia* basada sobre la hipótesis que presentaba osteodermos atípicos a forma de espinas a lo largo de la espalda. Dibujo de Jorge Blanco.

Salgado y Bonaparte (2007) propusieron que las estructuras óseas de *Agustinia* no serían homologas a los osteodermos de titanosaurios, mientras que D'Emic y colaboradores (2009) afirmaron que éstas no presentan los caracteres morfológicos diagnósticos de los osteodermos de los arcosaurios (p.e., textura interna entrelazada, presencia de surcos vasculares y forámenes nutritivos, y superficie externa rugosa) y representarían elementos óseos hipertrofiados. Mannion y colaboradores (2013) llegaron a las mismas conclusiones y que los elementos óseos de *Agustinia* serían costillas dorsales (las estructuras de tipo 1 y 3, según Bonaparte, 1999) y una porción fusionada, distorsionada e incompleta de los isquiones (la estructura de tipo 2, como fuera sugerido por Poropat, *com. pers.* en D'Emic et al., 2009). Los mismos autores descartaron también la presencia de seis vértebras sacras, estableciendo que solamente cinco espinas neurales estaban fusionadas constituyendo un sacro coosificado (*sinsacro*). Por eso, consideraron a *Agustinia* como un Neosauropoda *incerta sedis*.

Teniendo en cuenta que todas estas interpretaciones fueron realizadas sobre la base de análisis morfológicos macroscópicos y sin el soporte de evidencias relativas a la microestructura, el origen de las estructuras óseas consideradas por Bonaparte (1999) como osteodermos, fue determinado mediante análisis paleohistológicos como costillas y un fragmento de la cintura pélvica (Bellardini y Cerda, 2017; ver sección IV.6).

➤ **Costilla cervical MCF-PVPH-110/10.** De este elemento se preservó parte de la región proximal, que es de aspecto laminar, y del vástago, que es alargado distalmente y ovalado en sección transversal (Fig. IV.42). La cara medial de la porción laminar es cóncava, mientras que la lateral es levemente convexa, tanto anteroposteriormente como dorsoventralmente (Fig. IV.42C-D).

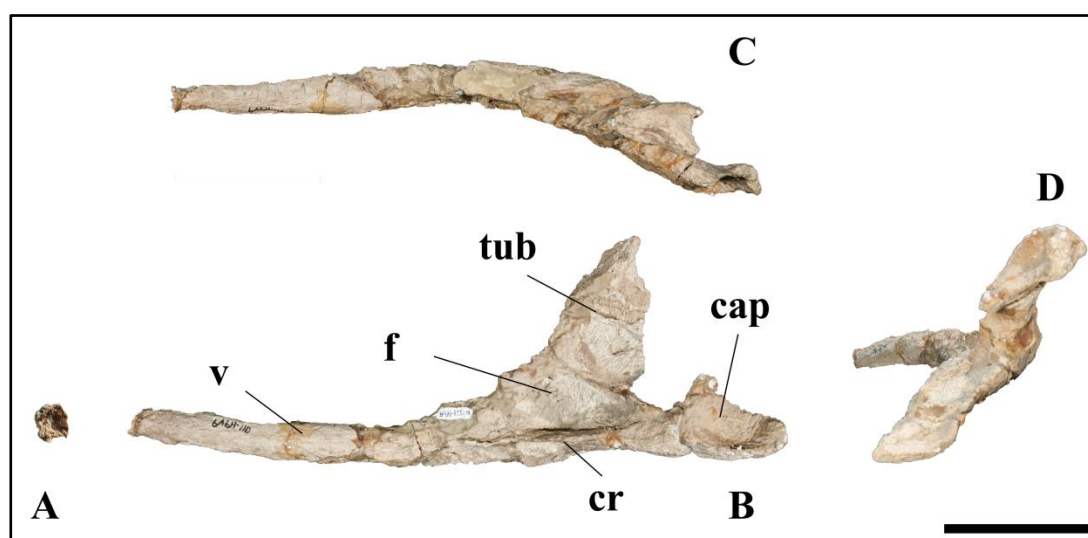


Figura IV.42. Costilla cervical MCF-PVPH-110/10 en vista distal (A), medial (B), dorsal (C) y proximal (D). Abrev.: cap, capitulum; cr, cresta; f, fosa; tub, tuberculum; v, vástago. Escala 10cm.

En vista anterior, el capitulum se dirige medioventralmente desde el margen ventral, mientras que el tuberculum se dirige dorsolateralmente (Fig. IV.42D). En vista lateral, el capitulum es robusto, expandido proximalmente y dirigido según al eje principal del hueso. La superficie de articulación con la parapófisis es cóncava y de forma subcircular. Distalmente al capitulum hay una depresión amplia de forma triangular y delimitada por una robusta cresta ventral del vástago y una lámina más delgada dirigida posterodorsalmente (Fig. IV.42B). Debido a mala preservación del hueso, no es posible corroborar la presencia de forámenes o neumatoporos en la fosa medial o en la porción proximal de la costilla, ni una estructura esponjosa en el vástago, como en las costillas neumatizadas de *Brachiosaurus* (Riggs, 1903), *Venenosaurus* (Tidwell et al., 2001), y la mayor parte de los neosaurópodos Titanosauriformes (Wilson, 2002).

El tuberculum forma con el eje principal del hueso un ángulo de aproximadamente 46°. La presencia de un ángulo menor a 90° entre capitulum y tuberculum es un carácter

derivado común a los Neosauropoda (Wilson y Sereno, 1998), y se relaciona con una posición de la costilla cervical más ventral que el cuerpo vertebral. El tuberculum es un proceso más delgado que el capitulum, y de aspecto laminar anteroventralmente. Sin embargo, el margen dorsodistal es robusto y se prolonga distalmente hasta la mitad de la porción preservada del vástago (Fig. IV.42B). En vista mediana y ventralmente al tuberculum, una corta lámina inclinada anteroventralmente divide una depresión ventral amplia de una dorsal más reducida (Fig. IV.42B).

El vástago es curvo, más delgado y de sección transversal progresivamente más ovalada distalmente (Fig. IV.42A).

Costillas dorsales. Con el análisis paleohistológico de las estructuras óseas de *Agustinia* (Bellardini y Cerda, 2017; sección IV.6), los morfotipos 1 y 4 fueron atribuidos a porciones de costillas dorsales, la mayoría de las cuales preservaron parte de la región proximal y de los vástagos. En ninguno de los elementos se encontraron neumatocelos, forámenes o tejidos esponjosos que implicarían la presencia de costillas dorsales neumáticas, que sí se encuentran en algunos diplodocimorfos (e.g., *Supersaurus* Jensen, 1985), *Brachiosaurus* (Riggs, 1903) y la mayoría de los Titanosauriformes (Wilson y Sereno, 1998).

Teniendo en cuenta las definiciones de Wilson (2002) sobre las morfologías de las costillas dorsales anteriores, todos los elementos de *Agustinia* se refieren a costillas dorsales de tipo “*plake-like*”, como en Titanosauriformes, es decir con el largo anteroposterior del vástago por lo menos tres veces mayor que el ancho, y no con la sección transversal del vástago elíptica, como en los saurópodos no-Titanosauriformes (Wilson y Sereno, 1998). Para la descripción morfológica y la tentativa atribución anatómica de las costillas dorsales de *Agustinia*, las comparaciones se realizaron teniendo en cuenta ejemplares más completos y mejor preservados, como aquellos referidos a *Camarasaurus* (Marsh, 1877) y analizados por Waskow and Sander (2014).

➤ **Costilla dorsal Dr-03/04?, MCF-PVPH-110/05.** De esta costilla dorsal se preservó parte de la porción proximal, de aspecto laminar, y del vástago, que está comprimido transversalmente y levemente dirigido medialmente (Fig. IV.43). Orientando las caras medial y lateral, y considerando la posición relativa del capitulum y del tuberculum (Waskow and Sander, 2014), MCF-PVPH-110/05 se refiere tentativamente a una costilla dorsal izquierda, probablemente la 3ª o la 4ª.

En vista lateral, la porción proximal es de forma triangular, con la región capitular divergente de la tubercular de un ángulo de 49°. En vista dorsoventral, la cara mediana es

cóncava, mientras que la lateral es convexa, especialmente en la porción ventral, donde



Figura IV.43. Costilla dorsal Dr-03-04? MCF-PVPH-110/05 en vista mediana. Abrev.: cap, capitulum; f, fosa; tub, tuberculum; v, vástago. Escala 10cm.

una marcada cresta longitudinal se dirige distalmente desde el margen posterior de la región tubercular. La superficie externa de la porción proximal está bien preservada, sobre todo medialmente, mientras que falta la región relativa a las superficies de articulación del capitulum y del tuberculum. A diferencia de los saurópodos Titanosauriformes (Wilson y Sereno, 1998), no se registran evidencias de neumaticidad (p.e, fosas, neumatoporos, forámenes).

El vástago está levemente inclinado medialmente, tanto en vista lateral como en vista dorsoventral. La cara medial es cóncava proximalmente y convexa distalmente, y la lateral plana o levemente cóncava (Fig. IV.43). En vista lateral, una amplia cresta paralela al eje principal del hueso corre de la región tubercular hasta la porción proximal del vástago.

➤ **Costilla dorsal Dr-05/06?, MCF-PVPH-110/06.** Este elemento se encontró en buenas condiciones de preservación y presenta parte de la porción proximal, de aspecto laminar, y buena parte del vástago, de sección elíptica (Fig. IV.44).



Figura IV.44. Costilla dorsal Dr-05-06? MCF-PVPH-110/06 en vista mediana. Abrev.: cap, capitulum; f, fosa; tub, tuberculum; v, vástago. Escala 10cm.

Por la inclinación del capitulum y del tuberculum respecto al eje principal del hueso y la curvatura del vástago (Waskow and Sander, 2014), MCF-PVPH-110/06 se atribuye tentativamente a una costilla dorsal derecha, probablemente la 5ª o 6ª.

En vista lateral, el capitulum diverge del tuberculum con un ángulo de 70°, y es levemente más esbelto y largo que el tuberculum. En vista dorsoventral, la cara medial de la porción proximal de la costilla es cóncava, mientras que la lateral es recta o levemente convexa. Como en los otros elementos, no hay evidencias de neumaticidad.

El vástago es robusto, levemente dirigido medialmente en vista lateral y de sección transversal triangular proximalmente y elíptica distalmente.

➤ **Costilla dorsal Dr-05/07?, MCF-PVPH-110/03.** De este elemento se preservaron la porción proximal, amplia y de aspecto laminar, y parte del vástago, fuertemente comprimido transversalmente y prominente distalmente (Fig. IV.45). Teniendo en cuenta las posiciones relativas de las regiones capitular y tubercular, y la forma y la curvatura del vástago (Waskow and Sander, 2014), el elemento MCF-PVPH-110/03 se atribuye tentativamente a una costilla dorsal izquierda, probablemente entre la 5ª y la 7ª.

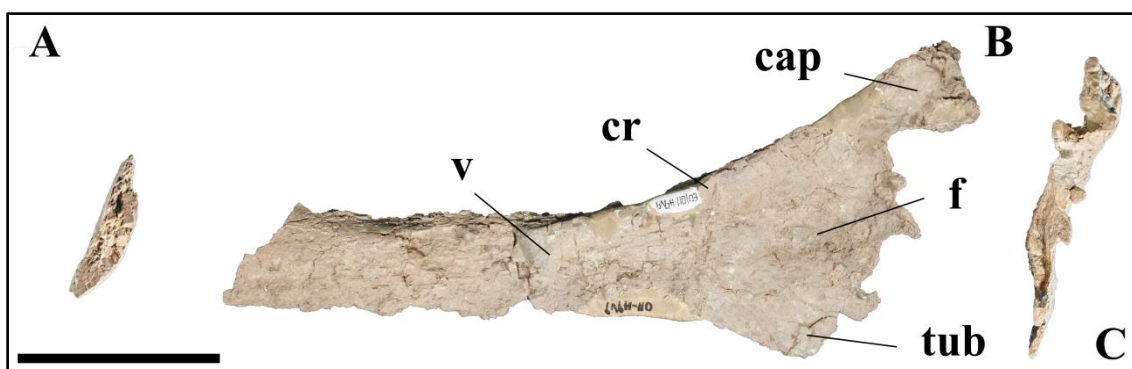


Figura IV.45 Costilla dorsal Dr-05-07? MCF-PVPH-110/03 en vista distal (A), medial (B) y proximal (C). Abrev.: cap, capitulum; cr, cresta; f, fosa; tub, tuberculum; v, vástago. Escala 10cm.

En vista lateral, la porción proximal de la costilla dorsal es de forma triangular, con la región capitular divergente de la tubercular en un ángulo de 79°. En vista proximal, la cara medial es cóncava, mientras que la lateral es levemente convexa (Fig. IV.45C). Dos amplias crestas paralelas se dirigen distalmente del margen posterior de la región del tuberculum convergiendo hacia la mitad del vástago. Tanto en la cara medial como en la lateral no se registran fosas u otras estructuras neumáticas.

La sección transversal del vástago es de forma semicircular, con la cara medial convexa y la lateral recta (Fig. IOV.45A).

➤ **Costilla dorsal Dr-05/07?, MCF-PVPH-110/11.** De este elemento axial se preservó parte de la porción proximal, del vástago y, como en MCF-PVPH-110/09, probablemente un fragmento de la vértebra dorsal correspondiente, a la cual se articulaba (Fig. IV.46).

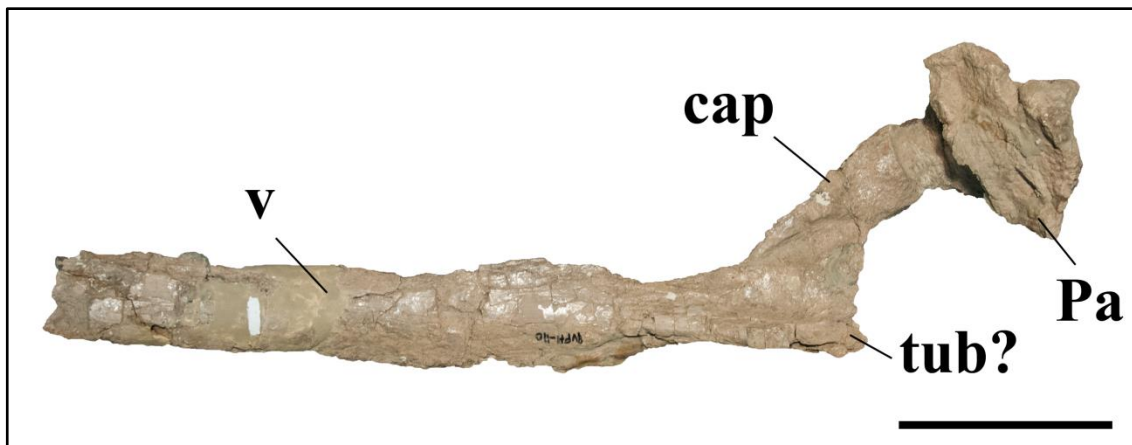


Figura IV.46. Costilla dorsal Dr-05-07? MCF-PVPH-110/11 en vista mediana. Abrev.: cap, capitulum; pa, parapófisis; tub, tuberculum; v, vástago. Escala 10cm.

En base a la orientación de la porción proximal y a la inclinación relativa del capitulum y del tuberculum (Waskow and Sander, 2014), MCF-PVPH-110/11 está interpretada tentativamente como una costilla dorsal derecha, probablemente de posición entre la 5ª y la 7ª.

En vista lateral, el capitulum diverge del tuberculum mediante un ángulo de aproximadamente 45°. En vista dorsal, la cara mediana de la porción proximal de la costilla es levemente cóncava, mientras que la lateral es plana. El capitulum está separado de la depresión mediana por una corta y robusta cresta, fuertemente convexa dorsalmente. Una cresta longitudinal más larga corre distalmente desde la región tubercular hacia la porción mediana del vástago, como en los elementos precedentes. La superficie articular del capitulum está bien preservada, sobre todo en vista mediana, levemente cóncava y dirigida dorsomedialmente. Como en MCF-PVPH-110/09, un fragmento de hueso, probablemente referible a parte de la parapofisis de la vértebra dorsal correspondiente, está articulado al capitulum. Tanto en la cara dorsal como en la ventral, este fragmento presenta unas láminas y fosas, referibles probablemente al sistema de estructuras neurales de la parapofisis, como la lámina centroparapofisial anterior (acpl) y la fosa parapofisis-centrodiapofisiales (pacdf).

El vástago es recto en vista lateral y levemente inclinado medialmente en vista anteroposterior. La sección transversal es semicircular, comprimida mediolateralmente y con la cara mediana levemente convexa y la lateral plana a ligeramente cóncava

distalmente. Como en el elemento precedente, la región tubercular presenta, en el margen posterior, una corta cresta, robusta y paralela al eje principal del hueso y dirigida distalmente.

➤ **Costilla dorsal Dr-06/07?, MCF-PVPH-110/09.** De este elemento se preservaron fragmentos de la porción proximal, a la altura de capitulum y del tuberculum, y parte del vástago (Fig. IV.47).

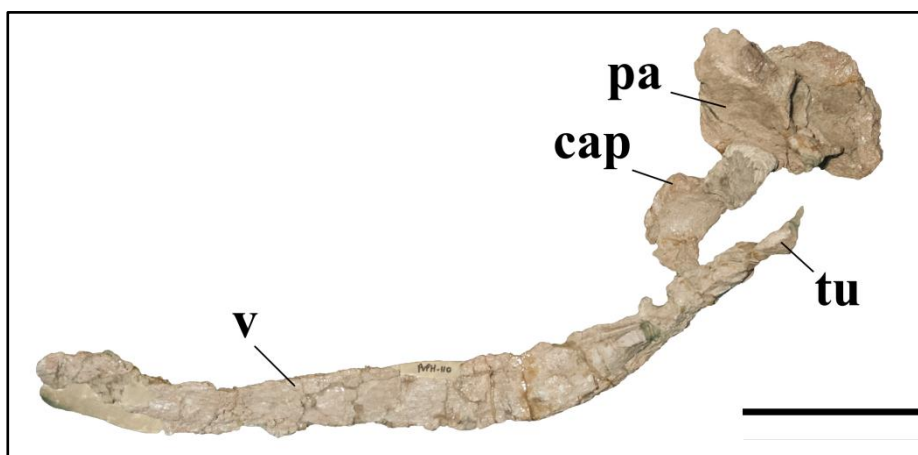


Figura IV.47. Costilla dorsal Dr-06-07? MCF-PVPH-110/09 en vista lateral. Abrev.: cap, capitulum; f, fosa; pa, parapófisis; tub, tuberculum; v, vástago. Escala 10cm.

Ambos sectores están muy afectados por numerosas fracturas longitudinales y transversales. Sobre la base de la morfología de la porción proximal y de la sección transversal del vástago (Waskow and Sander, 2014), MCF-PVPH-110/09 es interpretada como una costilla dorsal izquierda, probablemente de la sección posterior de la caja torácica, entre la costilla n° 6 y 7.

La porción proximal está incompleta, limitada a la región del capitulum y a la porción basal del tuberculum. Proximalmente al capitulum, y separada de este por matriz sedimentaria, se reconoce una porción de hueso que presenta la misma textura y condiciones de preservación que el resto de la costilla. Debido a su estrecha asociación con la región capitular, este fragmento es tentativamente referido a un fragmento de la parapófisis de la vértebra dorsal correspondiente, como en MCF-PVPH-110/11. En vista proximal, este fragmento presenta una delgada lámina que divide una amplia fosa, probablemente referible al sector posteroventral del sistema de estructuras neurales de la parapófisis, tentativamente consideradas como la lámina centroparapofisial anterior (acpl), y la fosa parapofisis-centrodiapofisiales (pacdf).

Por otro lado, el vástago está levemente inclinado medialmente en vista lateral, y es convexo medialmente en vista anteroposterior. La sección transversal es triangular proximalmente, debido a la presencia de una robusta y corta lámina en la cara lateral en

proximidad del sector tubercular, mientras que el sector distal es de sección semicircular, debido a la cara mediana levemente convexa y a la lateral plana.

➤ **Costilla dorsal Dr-07/09?, MCF-PVPH-110/07.** Este elemento es muy incompleto, faltando ambas partes del tuberculum y del capitulum, y presentando el vástago fragmentado en varios sectores, tanto por fracturas longitudinales como transversales (Fig. IV.48).



Figura IV.48. Costilla dorsal Dr-07-09? MCF-PVPH-110/07 en vista medial. Abrev.: f, fosa; v, vástago. Escala 10cm.

En base a la orientación de la porción proximal y a la tentativa asociación de la cresta lateral con la región trabecular (Waskow and Sander, 2014), MCF-PVPH-110/07 es interpretada como una costilla dorsal derecha, probablemente de la sección posterior de la caja torácica, entre la costilla n° 7 y 9.

La porción proximal de la costilla es de aspecto laminar, con la cara medial cóncava y la lateral levemente convexa. A pesar de las condiciones de preservación no se evidencian estructuras neumáticas, como en las otras costillas de *Agustinia*.

El vástago presenta una sección transversal de contorno semicircular, con la cara mediana convexa y la lateral plana o levemente cóncava anteroposteriormente. En vista lateral, una cresta robusta corre longitudinalmente desde el margen ventral de la porción proximal hasta la mitad del vástago (Fig. IV.48), de manera parecida a las crestas laterales asociadas a las regiones tuberculares de los elementos precedentes.

- **Esqueleto apendicular.** El holotipo de *Agustinia* incluye algunos elementos apendiculares incompletos y fuertemente alterados diagenéticamente, aunque preservados en posición anatómica (metatarsianos) o articulados (tibia y fíbula). Como fuera detallado en la Introducción (Capítulo II), las anotaciones de campo del Dr. Bonaparte hacen referencia a un fémur derecho incompleto, que sin embargo no pudo recuperarse debido a sus precarias condiciones de preservación.

➤ **Ilion MCF-PVPH-110/08.** Este elemento, incluido originalmente entre los “osteodermos” de Tipo 2 (Bonaparte, 1999), se atribuye, tras el análisis paleohistológico (Bellardini y Cerda, 2017; sección IV.6), a la porción dorsal de una lámina iliaca. Del hueso se preservaron una porción laminar, fuertemente comprimida transversalmente y en malas condiciones de preservación, y dos robustos procesos proyectados dorsalmente y convergentes medialmente (Fig. IV.49).

La porción dorsal del hueso es convexa en vista lateral y más bien recta en vista dorsal, mientras que la ventral presenta un perfil sinusoidal en sección trasversal. En vista dorsoventral, uno de los procesos es de forma cuadrangular, con una de las caras levemente convexa donde se desarrollan dos delgadas crestas ortogonales, mientras que el otro proceso es más delgado y curvilíneo, y está compuesto por una superficie

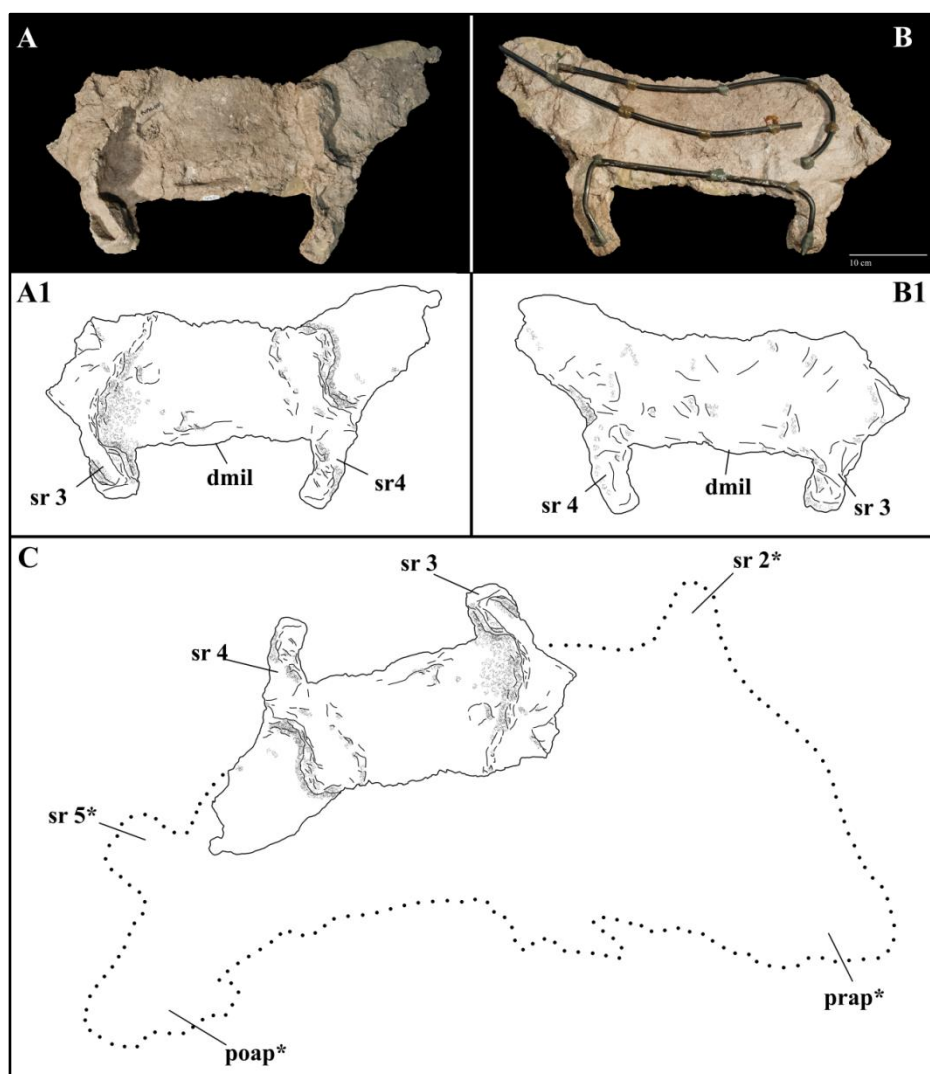


Figura IV.49. Ilion MCF-PVPH-110/08 en vista medial (A) y lateral (B), con sus respectivos dibujos interpretativos. C), reconstrucción de la porción mediodorsal del ilion de *Agustinia* sobre la base del ejemplar *Tambatitanis* (Saegusa e Ikeda, 2014). Abrev.: dmil, margen dorsal de la lámina iliaca; poap, proceso postacetabular; prap, proceso preacetabular; sr, costilla sacra. Escala 10cm triangular prominente medialmente. Dos crestas longitudinales, de aspecto rugoso y perfil

sinusoidal, son particularmente prominentes en la cara mediana del hueso y conectan los procesos dorsales a la cara ventral de la porción laminar, (Fig. IV.49A).

Mediante comparaciones directas y bibliográficas con materiales asociados al rebaquisáurido indet. MMCH-PV-45 de la Fm. Huincul de Villa El Chocón y al titanosauriforme del Cretácico Inferior de Japon *Tambatitanis* (Saegusa e Ikeda, 2014), MCF-PVPH-110/08 se asocia a la porción dorsal de una lámina iliaca, interpretando las crestas de la porción laminar como el resultado de la fusión de dos costillas sacras con la cara mediana de la lámina iliaca y los procesos dorsales como dos fragmentos de las porciones apicales de los vástagos de las mismas costillas sacras.

Si, como en *Tambatitanis*, las porciones apicales de las costillas que convergen medialmente se consideran como las costillas sacras n°3 y 4, el elemento preservado de *Agustinia* se refiere a la porción dorsal del ilion izquierdo, por encima del acetábulo (Fig. IV.49C). Por las condiciones de preservación del elemento, no es posible detectar caracteres morfológicos diagnósticos útiles para otras comparaciones o consideraciones con fines cladísticos (e.g., presencia de neumaticidad, desarrollo del proceso preacetabular, morfología del pedúnculo púbico e isquiático, etc.).

➤ **Tibia MCF-PVPH-110/02.** Este elemento se encontró articulado a la fíbula (MCF-PVPH-110/01) y fue originalmente descrito por Bonaparte (1999) como una fíbula derecha; sin embargo, en este trabajo, se reinterpreta como una tibia izquierda.

El hueso está incompleto, careciendo de gran parte de las epífisis, y se halla fuertemente alterado, presentando numerosas fracturas y signos de erosión y deformación, sobre todo en las caras anterior y lateral de la diáfisis. En vista posterior el hueso es recto, esbelto y fuertemente comprimido transversalmente, mientras que en vista lateral ambas epífisis son expandidas anteroposteriormente, sobre todo la proximal (Fig. IV.50A-B). La superficie articular es rugosa, aunque solo se preservó en la porción anterior de la epífisis.

En vista dorsal, la epífisis proximal es alargada anteroposteriormente y comprimida transversalmente, sobre todo posteriormente (Fig. IV.50C). La forma elíptica de la superficie proximal, aunque podría haber sido acentuada por alteración diagenética, difiere de las tibias de la mayoría de los diplodocidos y Titanosauriformes, donde el perfil es más subcircular (Upchurch et al., 2004). Sin embargo, epífisis proximales de forma elíptica en vista dorsal, muy parecidas a la de *Agustinia*, se registran en diferentes formas de neosaurópodos. Dentro de Diplodocoidea, el rebaquisáurido indet. MMCH-PV-45/34 (obs. pers.), el diplodócido *Galeamopus* (Tschopp et al., 2015), y el ejemplar juvenil de

Lavocatisaurus (MOZ-PV-1244, Canudo et al., 2018) presentan tibias comprimidas transversalmente.

De la misma manera, los especímenes de titanosaurios *Muyelensaurus* (Calvo et al., 2007) MAU-PV-LL-161, 162, y, en particular, MAU-PV-LL-266, y *Mendozasaurus* (Gonzalez-Riga, 2003) UNCUYO-LD-073/02, LD-073/03, y LD-074/02, así como la tibia aislada MPEF V 1698 referida tentativamente a Titanosauria indet. de la Fm. Cerro Barcino (Rauhut et al., 2003), presentan las epífisis proximales comprimidas

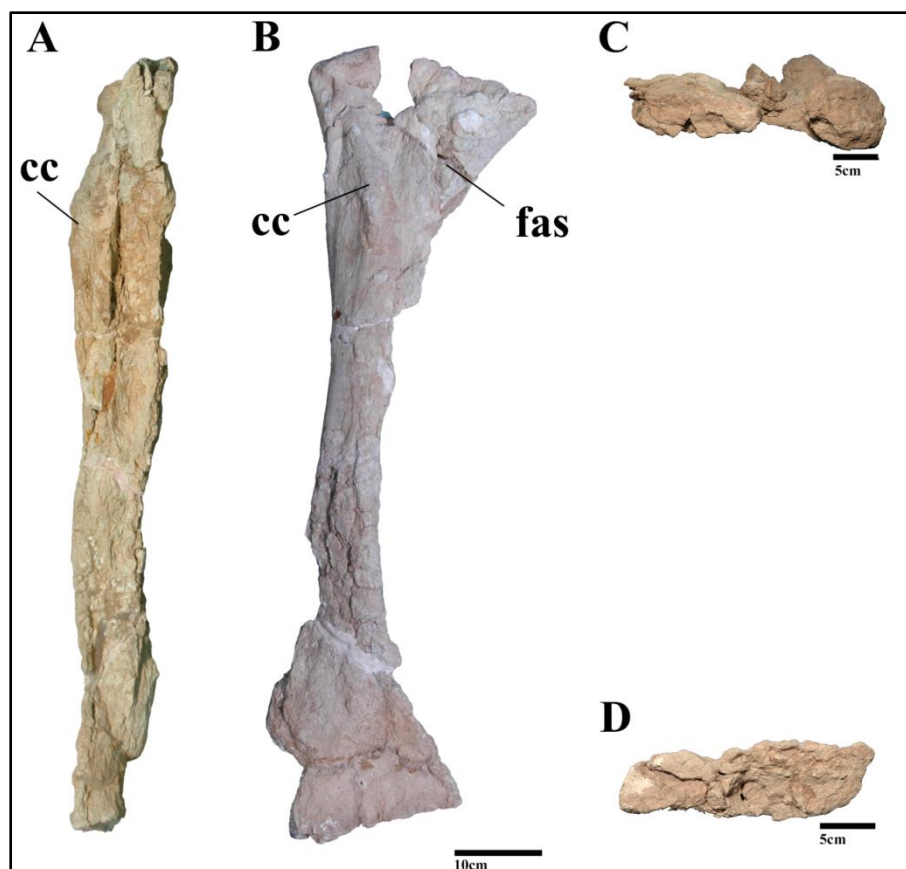


Figura IV.50. Tibia MCF-PVPH-110/02 en vista posterior (A), lateral (B), proximal (C) y distal (D). Abrev.: cc, cresta cnemial; fas, superficie articular fibular.

transversalmente y alargadas anteroposteriormente. En vista lateral la superficie proximal es convexa e inclinada posteriormente (Fig. IV.50B), como en *Lavocatisaurus*, *Janenschia* (Fraas, 1908), y *Dongbeititan* (Wang et al., 2007). En vista transversal, el borde anteroproximal presenta un perfil curvilíneo, mientras que el posterior es agudo y prominente, de forma muy parecida a *Lavocatisaurus*, *Zapalasaurus* (Salgado et al., 2006), *Paluxysaurus* (Rose, 2007), *Huabeisaurus* (Pang y Cheng, 2000) y *Uberabatitan* (Salgado y Carvalho, 2008). Sobre la cara lateral se observa una superficie amplia, ligeramente cóncava y de forma triangular, que representa la superficie de articulación con la porción próximomedial de la fíbula. La cresta cnemial está ubicada a lo largo del

borde anterolateral de la mitad proximal de la tibia, es larga dorsoventralmente, y levemente dirigida lateralmente, como en *Gobititan* (You et al., 2003) y *Tangvayosaurus* (Allain et al., 1999). La misma es de aspecto laminar en sus extremos proximal y distal, mientras que es robusta medialmente. En vista anteroposterior, presenta un perfil redondeado (Fig. IV.50A), como en *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995), *Zapalasaurus*, *Dicreosaurus* (Janensch, 1914) y la mayor parte de los eusaurópodos.

La diáfisis es de sección transversal triangular, con la cara anterior convexa y la posterior ligeramente cóncava. En vista lateral, la porción proximal es recta mientras que la distal es levemente dirigida posteriormente y rotada sobre su eje próximodistal. Por otro lado, en vista anterior, la diáfisis es de aspecto levemente sinusoidal, con la cara lateral cóncava medialmente y la cara medial convexa proximalmente y cóncava distalmente. Sobre la cara anterior de la diáfisis hay dos crestas: una anteroproximal, corta e inclinada anteriormente y ubicada dorsalmente a la cresta cnemial, y una anterodistal, recta, poco prominente en la mitad de la diáfisis y más robusta distalmente.

El extremo distal del elemento es comprimido transversalmente y expandido anteroposteriormente, con el margen anterior redondeado y el posterior más prominente. Esta porción está completamente alterada diagenéticamente, tanto que es difícil asegurar la presencia de cualquier tipo de estructura ósea.

➤ **Fíbula MCF-PVPH-110/01.** Este elemento, originalmente descrito como tibia derecha por Bonaparte (1999), es reinterpretado como una fíbula izquierda. El espécimen está incompleto, sin el extremo distal, y en malas condiciones de preservación, presentando evidencias de fuertes alteraciones diagenéticas y una prolongada exposición. El tercio distal representa la porción mejor preservada del hueso, aunque presenta numerosas fracturas longitudinales y transversales, probablemente como efecto de compresiones litostáticas, y amplios sectores sin la superficie más externa del hueso.

La fíbula de *Agustinia* es delgada, fuertemente comprimida transversalmente y con las extremidades expandidas anteroposteriormente. El extremo proximal está expandido más del doble que el distal (Fig. IV.51). Aunque incompleta, la fíbula es un poco más larga que la tibia. El hueso presenta un aspecto laminar, como en *Lavocatisaurus* (MOZ-Pv-1245), sin embargo, este aspecto podría haber sido acentuado por compresiones litostáticas, como está evidenciado en la mayoría de los otros elementos óseos de *Agustinia*.

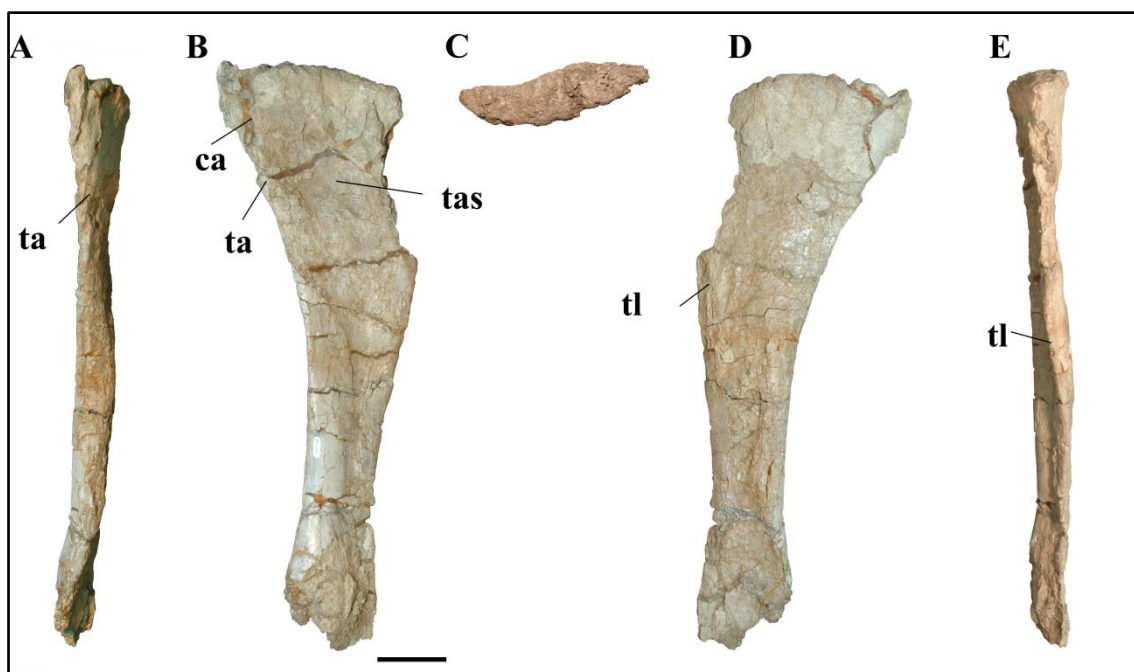


Figura IV.51. Fíbula MCF-PVPH-110/01 en vista anterior (A), mediana (B), proximal (C), lateral (D) y posterior (E). Abrev.: ca, cresta anterior; ta, trocánter anterior; tas, superficie articular tibial; tl, trocánter lateral. Escala 10cm.

El extremo proximal está expandido anteroposteriormente y fuertemente comprimido transversalmente (Fig. IV.51C), como en los diplodocoideos *Lavocatisaurus* y *Galeamopus* (Tschopp et al., 2015), algunas formas de Titanosauriformes, como *Vouivria* (Mannion et al., 2017) y *Huabeisaurus* (Pang y Cheng, 2000), y de Titanosauria, como *Mendozasaurus* (UNCUYO-LD-074/03, González Riga, 2003) y *Muyelensaurus* (MAU-PV-LL-271, Calvo et al., 2007). En vista transversal (Fig. IV.51B-D), la superficie articular es levemente convexa, mientras que en vista dorsal es de forma sinusoidal (Fig. IV.51C), con el eje mayor dirigido anteroposteriormente y hasta cuatro veces más largo que ancho ($L_{max}/A_{max}=0,25$). En la mayoría de los neosaurópodos, el extremo proximal de la fíbula presenta un contorno en D (“D-shaped”), con la cara lateral fuertemente convexa y la mediana cóncava (Upchurch et al., 2004). En vista proximal, el margen lateral es ligeramente convexo, mientras que el medial es cóncavo anteriormente y recto posteriormente, como en *Lavocatisaurus* (MOZ-PV-1245), aunque en éste la superficie articular presenta forma de “gota”, con el margen posterior más inclinado. En vista transversal, el margen posterodorsal es en punta (Fig. IV.51B-D) y forma un proceso posterior prominente (ppr, *sensu* D’Emic et al., 2013), como en *Lavocatisaurus* Canudo et al., 2018, *Fukuititan* Azuma y Shibata, 2010, *Bellusaurus* Dong, 1990, *Bonatitan* Martinelli y Forasiepi, 2004, y *Tastavinsaurus* Canudo et al., 2008, pero menos que en *Huabeisaurus* Pang y Cheng, 2000. Por otro lado, el margen anterior es prominente, largo

proximodistalmente y de perfil redondeado, como en *Apatosaurus* (Marsh, 1877), *Lavocatisaurus*, *Ferganasaurus* (Alifanov y Averianov, 2003), y *Uberabatitan* (Salgado y Carvalho, 2008). La cara próximomedial de la fíbula presenta una amplia superficie cóncava que delimita el área de articulación con la tibia, sin embargo, debido al mal estado de preservación, no es posible reconocer una superficie estriada y de forma triangular que es presente en la mayoría de los Neosauropoda (Wilson y Sereno, 1998; Upchurch et al., 2004). En MCF-PVPH-110/01, no existe una cresta anterior bien desarrollada, a diferencia de la mayoría de los titanosauriformes (Upchurch y Wilson, 2009) donde la cresta anterior de la fíbula se articula en la fosa de la cresta cnemial a formar una robusta estructura a la altura de la epífisis proximal de la tibia.

Por otro lado, la diáfisis es delgada, comprimida transversalmente y ligeramente sinusoidal en vista anterior, con la mitad distal levemente dirigida lateralmente (Fig. IV.51A). La diáfisis presenta una sección transversal “*D-shaped*”, con la cara medial recta y la lateral levemente convexa. El diámetro mínimo de la diáfisis se ubica en el tercio proximal del hueso. En vista lateral, la cara posterior de la fíbula es fuertemente cóncava, mientras que la anterior es convexa. Por otro lado, en vista anterior, la cara medial es recta, mientras que la lateral es convexa. En proximidad del margen posterolateral y aproximadamente a mitad de la diáfisis, el trocánter lateral se presenta como una cresta delgada, levemente inclinada posteriormente y dirigida distalmente hasta el tercio distal de la fíbula (Fig. IV.51D-E). Este carácter representa el lugar de inserción del *M. flexor digitorum longus* (Borsuk-Bialynicka, 1977). En la cara anterior, dorsalmente al trocánter lateral, se observa parte del trocánter anterior, compuesta por una superficie rugosa, poco prominente y de forma triangular en vista anterior. El trocánter anterior delimita el área de inserción del *M. iliofibularis* (Borsuk-Bialynicka, 1977).

El extremo distal de la fíbula está incompleto, sin embargo, aparece levemente expandido anteroposteriormente, comprimido transversalmente, e inclinado medialmente.

Metatarsianos. Los cinco elementos descritos por Bonaparte (1999) como pertenecientes a una serie completa de metatarsianos izquierdos, en este trabajo son reinterpretados como metatarsianos derechos. Todos los huesos presentan mal estado de preservación, evidencias de alteraciones diagenéticas y numerosas fracturas o partes faltantes. Sin embargo, los primeros cuatro metatarsianos (metatarsiano I-IV) están casi completos, en tanto que el último está muy incompleto, por lo que es tentativamente atribuido al metatarsiano V.

El metatarsiano-I es el elemento más corto de la serie, mientras el metatarsiano-III es el más largo, como en la mayoría de los saurópodos (Wilson y Sereno, 1998). Los extremos son expandidos transversalmente, ligeramente comprimidos anteroposteriormente, con las superficies articulares rugosas, en general las proximales más que las distales.

Los elementos articulan entre sí proximalmente y divergen distalmente, confiriendo al pie articulado una disposición de tipo “abierta”, como en todos los eusaurópodos (Wilson y Sereno, 1998).

Para simplificar la descripción de los metatarsianos, los huesos se consideran orientados con el eje mayor dispuesto paralelamente al plano próximodistal y no en su posición anatómica.

➤ **Metatarsiano I MCF-PVPH-110/33.** Es un hueso relativamente corto y robusto, de diáfisis comprimida transversalmente y extremos ligeramente expandidos anteroposteriormente (Fig. IV.52), como en la mayoría de Eusauropoda (Wilson y Sereno, 1998).

La superficie articular proximal es rugosa, ligeramente convexa e inclinada posteriormente en vista lateral, como en la mayoría de los saurópodos (Upchurch et al., 2004). En vista proximal, la cara articular es de forma de “D”, con el borde mediano fuertemente convexo (Fig. IV.52B), como en la mayoría de los saurópodos (Upchurch et al., 2004). Sin embargo, mientras que en la mayoría de los saurópodos la cara lateral es recta o levemente cóncava (e.g., *Bellusaurus* Dong, 1990, *Bonatitan* Martinelli y Forasiepi, 2004, *Lavocatisaurus* Canudo et al., 2018, *Epachthosaurus* Powell, 1990, *Gobititan* You et al., 2003, *Rapetosaurus* Curry Rogers y Forster, 2001, *Venenosaurus* Tidwell et al., 2001), en *Agustinia* es convexa posteriormente por la presencia de un proceso bien prominente, de forma similar a *Paluxysaurus* (Rose, 2007) y *Tastavinsaurus* (Canudo et al., 2008). En vista transversal (Fig. IV.52A-D), la superficie proximal forma un ángulo de aproximadamente 14° con respecto al plano ortogonal al eje principal del hueso, de forma parecida a *Cetiosaurus* (Owen, 1841) y *Euhelopus* (Wiman, 1929), y a diferencia de la mayoría de los diplodocimorfos donde dicha superficie forma un ángulo mayor (p.e., 38° en *Apatosaurus*, 35° en *Diplodocus*, 20° en *Barosaurus*). En vista

transversal, los márgenes anterior y posterior del tercio proximal del hueso son prominentes, levemente convexos y corren paralelos hasta casi la mitad de la diáfisis.

La diáfisis es comprimida transversalmente y presenta la cara mediana convexa,

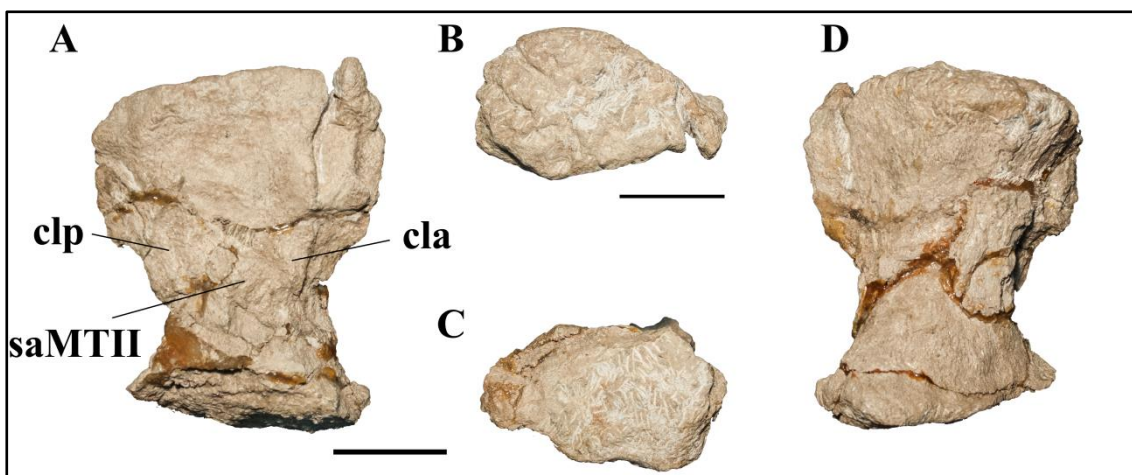


Figura IV.52. Metatarsiano-I MCF-PVPH-110/33 en vista lateral (A), proximal (B), distal (C), y medial (D). Abrev.: cla, cresta ligamentosa anterior; clp, cresta ligamentosa posterior; saMt-II, superficie de articulación el metatarsiano-II. Escala 5cm.

mientras que en el tercio proximal de la cara lateral hay una amplia superficie cóncava que delimita la superficie de articulación con el metatarsiano-II; la misma está delimitada por delgadas crestas longitudinales y convergentes distalmente que representan las superficies de inserción de los ligamentos entre los metatarsianos I y II (Fig. IV.52A). Esta superficie es de forma triangular en vista lateral, como en todos los saurópodos (Wilson y Sereno, 1998). En vista transversal, las caras anterior y posterior son fuertemente cóncavas, como en *Lavocatisaurus*, *Dongbeititan*, *Zapalasaurus* y *Tastavinsaurus*.

El extremo distal está incompleto posteriormente y distalmente, sin embargo, resulta levemente expandido respecto a la diáfisis y torcido respecto a la epífisis proximal. A pesar de las condiciones de preservación, la superficie articular distal es de forma rectangular, alargada transversalmente, con el borde lateral levemente convexo y el mediano recto (Fig. IV.52C). La superficie articular es levemente rugosa y no presenta cóndilos articulares bien desarrollados. Sin embargo, la cara laterodistal presenta una superficie cóncava y alargada transversalmente que divide una porción anterior de una lateral, esta última más prominente distalmente en vista transversal, como en la mayoría de los saurópodos (Upchurch et al., 2004). En el tercio distal de MCF-PVPH-110/33 no se reconocen estructuras típicas de los diplodocidos y de algunos titanosauriformes basales, como un proceso laterodistal bien desarrollado (McIntosh, 1990; Upchurch, 1995; Canudo et al., 2008; D'Emic, 2012), o una cresta para la inserción de los músculos

flexores en la cara dorsolateral de la diáfisis, particularmente desarrollada en los diplodocidos (Upchurch, 1995; Bonnan, 2001; Bonnan, 2005).

➤ **Metatarsiano II MCF-PVPH-110/34.** El metatarsiano-II es un hueso delgado, de diáfisis comprimida transversalmente y, aunque incompleto distalmente, ligeramente más largo que el metatarsiano I, pero más corto que los metatarsianos-III y IV.

En vista dorsal, la epífisis proximal es más expandida anteroposteriormente que la distal, la cual resulta levemente torcida respecto a la proximal (Fig. IV.53). La superficie articular es comprimida transversalmente y de forma de “P”, con la cara lateral recta y la mediana convexa posteriormente (Fig. IV.53B), de manera muy parecida al metatarsiano-II de *Paluxysaurus*. Esta prominencia posteromediana representa la estructura que articula con la superficie cóncava de la cara lateral del metatarsiano-I. En vista transversal (Fig. IV.53A-D), la superficie articular es levemente convexa y poco inclinada, como en *Paluxysaurus* (Rose, 2007) y *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995), diferenciándose de *Venosaurus* (Tidwell et al., 2001), *Epachthosaurus* (Powell, 1990), *Antarctosaurus* (von Huene, 1929), *Gobititan* (You et al., 2003) y *Notocolossus* (González Riga et al., 2016), donde la superficie proximal es fuertemente inclinada posteriormente.

En MCF-PVPH-110/34 la diáfisis es fuertemente comprimida transversalmente, con

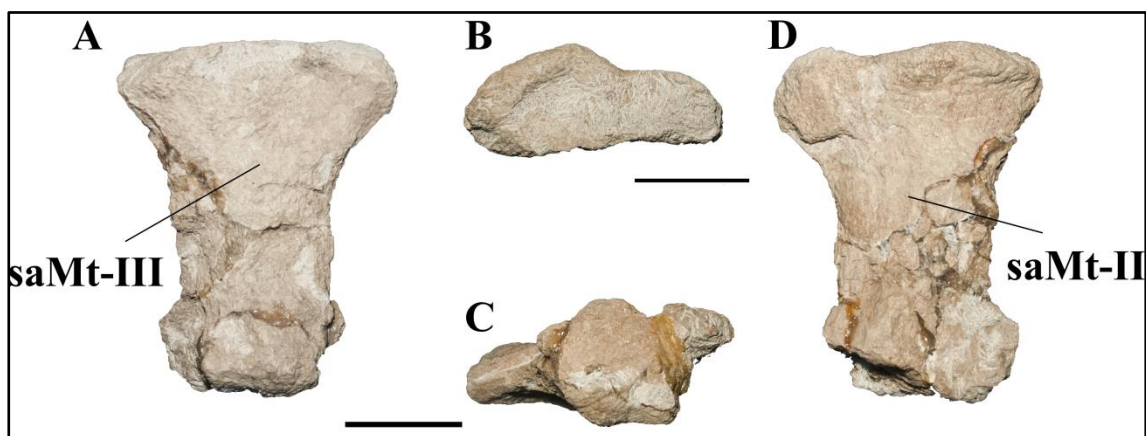


Figura IV.53. Metatarsiano-II MCF-PVPH-110/34 en vista lateral (A), proximal (B), distal (C), y medial (D). Abrev.: saMt-II, superficie de articulación con el metatarsiano-II; saMt-III, superficie de articulación con el metatarsiano-III. Escala 5cm.

las caras mediana y lateral proximalmente cóncavas y distalmente convexas. En vista transversal, las caras anterior y posterior son cóncavas, aunque menos que en el metatarsiano-I.

La epífisis distal, aunque incompleta posteromedialmente (Fig. IV.53), es levemente más expandida transversalmente que la diáfisis y torcida respecto a la epífisis proximal. La superficie articular distal es rugosa y de forma cuadrangular, levemente más expandida transversalmente que anteroposteriormente (Fig. IV.53C), como en

Antarctosaurus y *Gobititan*, mientras que difiere de las formas más rectangulares o triangulares vistas en *Paluxysaurus* o *Rapetosaurus* (Curry Rogers y Forster, 2001; Rose, 2007), respectivamente. En la epífisis distal de MCF-PVPH-110/34, a pesar de la presencia de una concavidad en la cara laterodistal que divide una porción anterior de una posterior, no se reconocen cóndilos articulares.

➤ **Metatarsiano III MCF-PVPH-110/35.** El tercer metatarsiano representa el elemento más largo de la serie, como en la mayoría de los saurópodos (Upchurch et al., 2004). El hueso es delgado, con la diáfisis comprimida transversalmente y las epífisis expandidas anteroposteriormente, sobre todo la proximal (Fig. IV.54).

En vista proximal, la superficie articular es de forma ovalada, levemente más

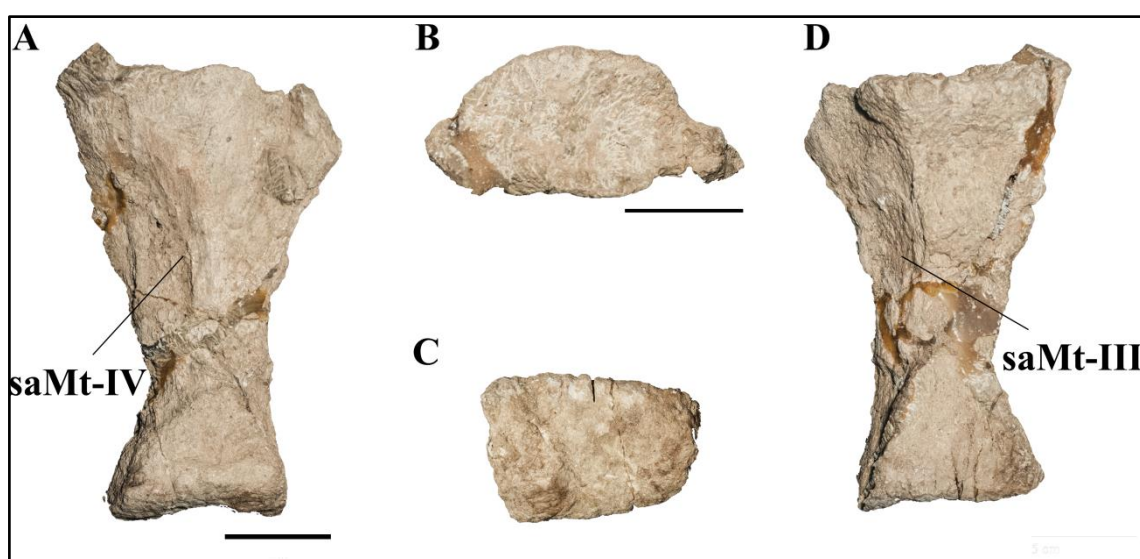


Figura IV.54. Metatarsiano-III MCF-PVPH-110/35 en vista lateral (A), proximal (B), distal (C), y medial (D). Abrev.: saMt-III, superficie de articulación con el metatarsiano-III; saMt-IV, superficie de articulación con el metatarsiano-IV. Escala 5cm.

alargada anteroposteriormente, como en *Antarctosaurus* y *Bonatitan*, con el margen mediano convexo y el lateral más bien recto (Fig. IV.54B). En los neosaurópodos la morfología de la epífisis proximal del metatarsiano III es variada, siendo de forma cuadrangular, con los márgenes dorsal y ventral de rectos a levemente cóncavos, como en *Gobititan*, rectangular, como en *Rapetosaurus* y el Titanosauriformes de Siberia PM-TGU 16/0–82 (Averianov et al., 2002), o elíptica, con ambos márgenes cóncavos, como en *Epachthosaurus*. En MCF-PVPH-110/35 el borde anterior de la superficie proximal es particularmente prominente y de aspecto laminar, sin embargo, es probable que esta condición resulte particularmente acentuada por alteraciones diagenéticas. En vista transversal, la superficie articular proximal es inclinada anteriormente y levemente cóncava por la prominencia de los bordes mediano y lateral.

La diáfisis presenta forma triangular en sección transversal, con el margen mediano convexo y el lateral ligeramente cóncavo. En la cara lateral, una cresta longitudinal corre desde el tercio proximal del hueso hasta la mitad de la diáfisis, dividiendo dos superficies cóncavas y alargadas próximodistalmente (Fig.IV.54A). Por otro lado, la cara mediana, aunque incompleta, presenta en la porción anterior una superficie cóncava, alargada próximodistalmente, de forma parecida a las superficies cóncavas de la cara lateral (Fig. IV.54D). En vista transversal, las caras anterior y posterior de la diáfisis son cóncavas, con la posterior levemente más que la anterior. El diámetro mínimo de la diáfisis se registra a la altura del tercio distal del hueso.

La epífisis distal está bien preservada y resulta levemente más expandida, tanto transversalmente como anteroposteriormente, que la diáfisis, aunque menos que la epífisis proximal. En vista transversal, el borde posterior de la epífisis distal resulta más prominente que el anterior. La superficie articular es poco rugosa y levemente cóncava transversalmente, sobre todo en vista lateral (Fig. IV.54C). La superficie articular distal es de forma trapezoidal y levemente más alargada anteroposteriormente, como en *Bonatitan* y *Gobititan*. A diferencia de los metatarsianos precedentes, en MCF-PVPH-110/35 la epífisis distal no resulta torcida respecto a la proximal. Por otro lado, como en los otros elementos, los cóndilos articulares distales no están desarrollados, ni separados por una superficie cóncava en la superficie distal.

➤ **Metatarsiano IV MCF-PVPH-110/36.** El cuarto elemento de la serie metatarsiana es ligeramente más corto y delgado que el metatarsiano III, pero es más largo que los metatarsianos I y II.

El hueso está incompleto, especialmente a la altura de la diáfisis y en su porción proximal y lateral. Las epífisis son ligeramente más expandidas que la diáfisis, la cual resulta comprimida transversalmente y más expandida anteroposteriormente en su mitad proximal (Fig. IV-55), como en *Lavocatisaurus*, *Venenosaurus*, *Paluxysaurus*, *Rapetosaurus* y *Epachthosaurus*.

La superficie proximal es rugosa, con los márgenes convexos, especialmente el anterior (Fig. IV.55B). Aunque incompleta lateralmente, es probable que originalmente la epífisis proximal presentara una forma más bien elíptica y alargada transversalmente en vista proximal, de manera parecida a *Epachthosaurus*. En vista transversal, la superficie proximal es levemente convexa e inclinada anteriormente (Fig. IV.55A-D), como en *Rapetosaurus*, *Gobititan* y *Paluxysaurus*.

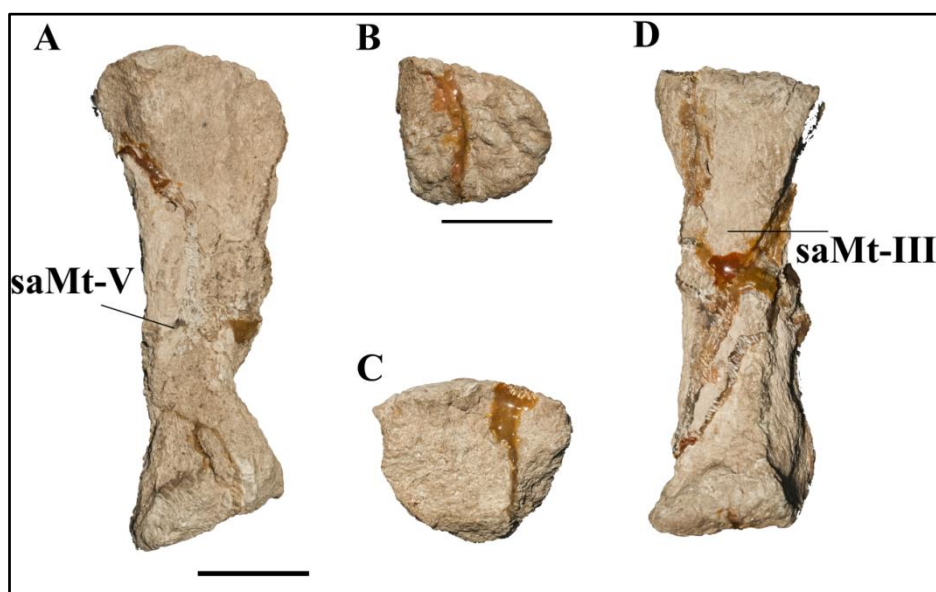


Figura IV.55. Metatarsiano-IV MCF-PVPH-110/36 en vista lateral (A), proximal (B), distal (C), y medial (D). Abrev.: saMt-III, superficie de articulación con el metatarsiano-III; saMt-V, superficie de articulación con el metatarsiano-V. Escala 5cm.

A pesar de las precarias condiciones de preservación, la diáfisis presenta forma triangular en sección transversal, con la cara mediana de recta a levemente cóncava y la lateral convexa.

En vista distal, la superficie articular es de forma ovalada, con el margen lateral prominente y más convexo que el mediano (Fig. IV.55C), mientras que en vista transversal es levemente cóncava medialmente y la porción posterior fuertemente inclinada distalmente, como en *Paluxysaurus* y *Epachthosaurus*. Como en los elementos precedentes, los cóndilos articulares no son presentes, tanto en vista transversal como en vista distal, sin embargo, el borde laterodistal resulta levemente cóncavo a dividir dos superficies, una anterior y una posterior.

➤ **Metatarsiano V? MCF-PVPH-110/37.** Este elemento, considerado por Bonaparte (1999) como la parte proximal del metatarsiano V de *Agustinia*, es tentativamente atribuido a un metapodial indet. debido a sus precarias condiciones de preservación. Aunque incompleto, MCF-PVPH-110/37 no presenta la típica forma de embudo común a todos los metatarsianos V de los saurópodos, donde la mitad proximal es alargada anteroposteriormente y comprimida transversalmente (Upchurch et al., 2004), sino que más bien rectangular o elíptica (Fig. IV.56B).

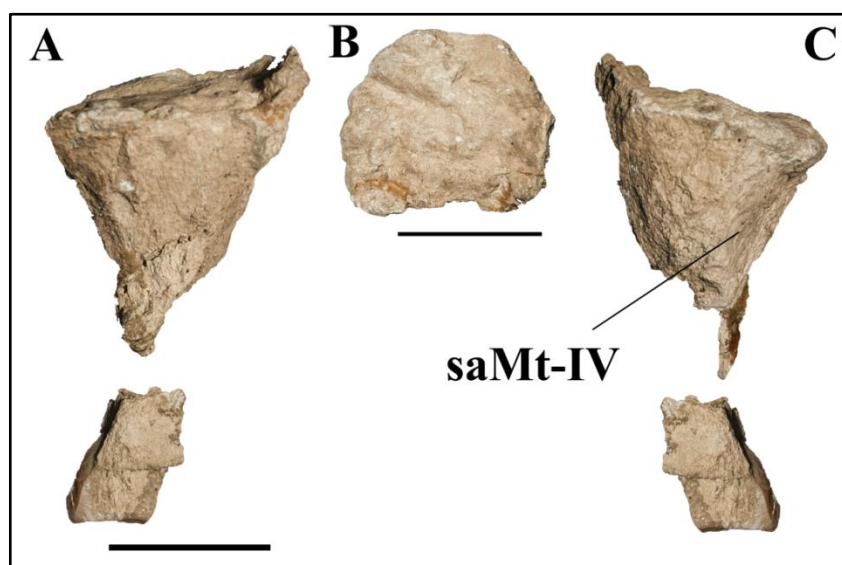


Figura IV.56. Metatarsiano-V MCF-PVPH-110/37 en vista lateral (A), proximal (B) y medial (C). Abrev.: saMt-IV. Escala 5cm.

La superficie articular es fuertemente rugosa, recta en vista transversal e inclinada posteriormente (Fig. IV.56B).

De la diáfisis se preservaron la porción proximal y parte de la diáfisis media (Fig. IV.56A-C). De esta, la cara mediana es convexa anteroposteriormente mientras que la lateral es levemente cóncava.

IV.3. Análisis filogenético

Con el fin de analizar las relaciones de parentesco de *Agustinia* se realizó la búsqueda de árboles más parsimoniosos (MPTs) utilizando la metodología descrita en la sección I.3.10. De esta forma, una primera búsqueda de árboles filogenéticos más parsimoniosos resultó en un total de 330 MPTs de 1896 pasos evolutivos. A esta búsqueda siguió una búsqueda *branch-swapping* de tipo TBR (i.e., *tree bisection-reconstruction*) con el objetivo de encontrar la totalidad de los MPTs, sin embargo, la misma colapsó a los 200.000 árboles, indicando un número mayor de lo permitido con las seteo de la memoria permitido por TNT v.1.5. Los índices de consistencia y de retención resultaron en: CI= 0.3, y RI=0.6. El consenso estricto de estos árboles (Fig. IV.57) revela una cierta resolución de las relaciones de parentesco de los taxones considerados, aunque se registran diferentes politomías que reúnen algunas formas basales de Sauropoda (*Amygdalodon*, *Gongxianosaurus*, *Isanosaurus*), formas de Eusauropoda (*Barapasaurus*, *Cetiosaurus*, *Dinheirosaurus*, *Jobaria*, *Patagosaurus*, *Shunosaurus*), así como de Neosauropoda, como recuperado dentro de Rebbachisauridae (*Demandasaurus*, *Rayososaurus*, *Rebbachisaurus*, *Tataouinea*), Titanosauriformes (*Abydosaurus*,

Brachiosaurus, *Cedarosaurus*, *Giraffatitan*, *Lusotitan*, *Malarguesaurus*, *Paluxysaurus*, *Sauroposeidon*, *Venenosaurus*) y Titanosauria (*Baurutitan*, *Bonitasaura*, *Epachthosaurus*, *Futalognkosaurus*, *Malawisaurus*, *Mendozasaurus*, *Neuquensaurus*, *Nemegtosaurus*, *Notocolossus*, *Opisthocoelicaudia*, *Quetecsaurus*, *Rinconsaurus*, *Saltasaurus*, *Alamosaurus*, *Trigonosaurus*).

La presencia de politomías en el consenso estricto deriva de la recuperación de

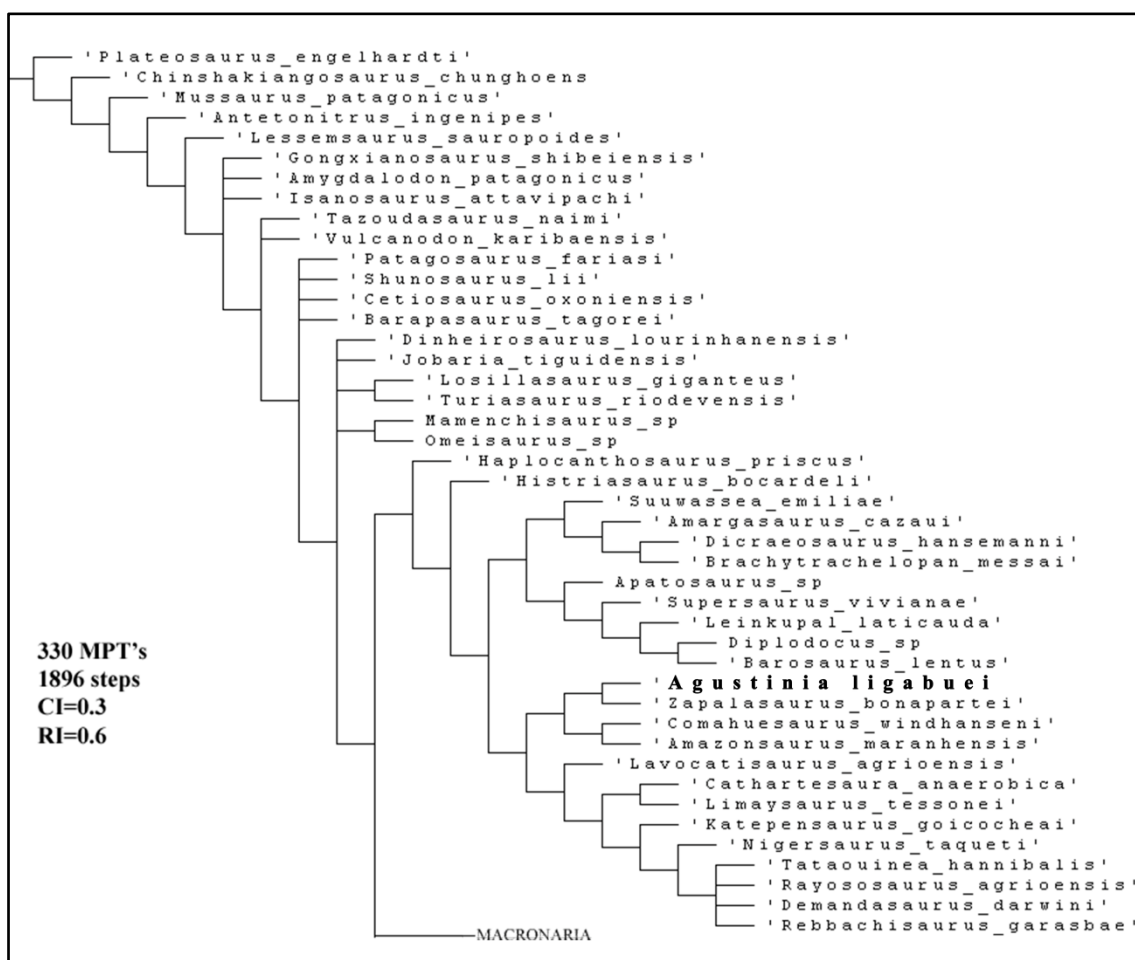


Figura IV.57. Consenso estricto de los 330 árboles de 1896 pasos obtenidos con el análisis filogenético de la matriz de datos de 96 taxones y 471 caracteres propuesta en esta Tesis Doctoral.

posiciones alternativas de uno o más taxones en diferentes MPTs, como probable efecto de la alta incidencia de entradas faltantes en la codificación de los caracteres de uno o más taxones de la matriz de datos. Con el objetivo de resolver las politomías, se realizó una búsqueda de los taxones inestables y de las razones de su inestabilidad, implementando el principio del PCR iterativo (i.e., *Positional Congruent Reduced*) mediante la opción "Iter PCR" del TNT v.1.5. En el caso de la matriz utilizada en esta Tesis, los taxones que generaron conflictos para la resolución del consenso estricto son siete: *Cetiosaurus*, *Dinheirosaurus*, *Isanosaurus*, *Nemegtosaurus*, *Notocolossus*, *Rayososaurus* y *Tastavinsaurus*. Sobre la base de los resultados obtenidos, es posible

atribuir la causa de esa inestabilidad al gran número de datos perdidos. La alta incidencia de entradas faltantes sería por lo tanto la causa de los bajos valores de soporte de los nodos, y como consecuencia de eso, de la presencia de politomías en el árbol de consenso estricto. De hecho, la mayoría de los taxones resultantes como inestables son muy fragmentarios y con codificaciones informativas menores al 30% del total de caracteres (ver Anexo).

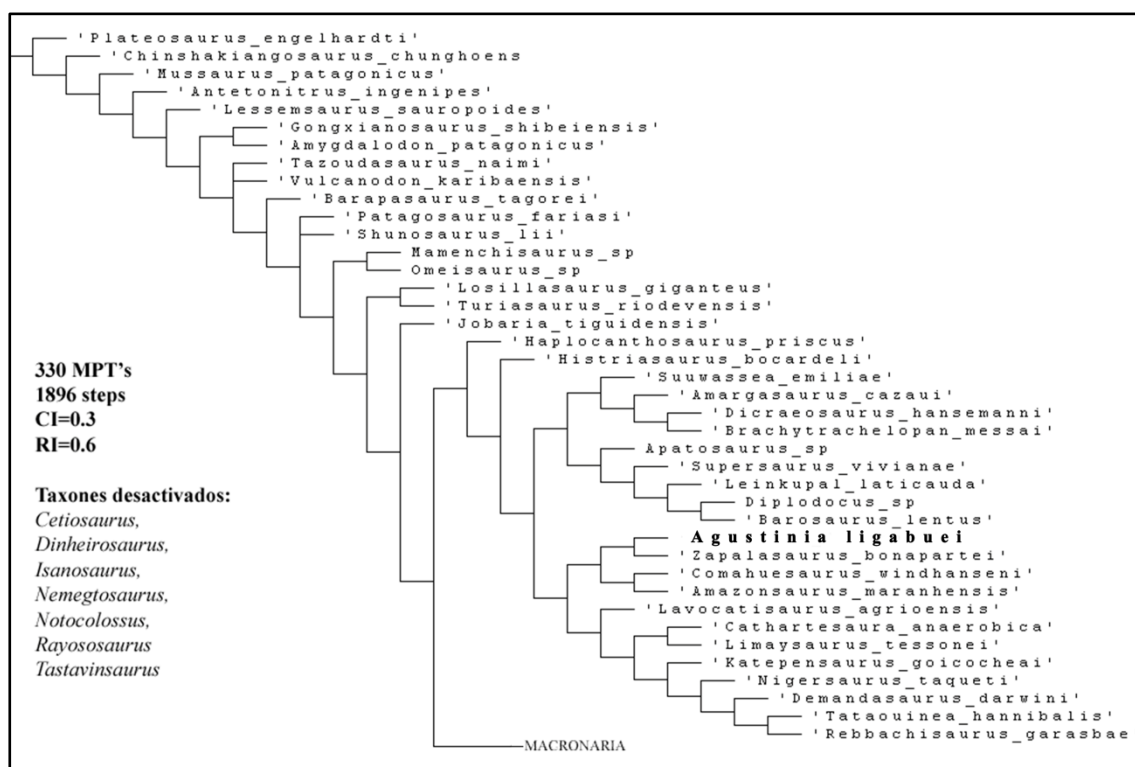


Figura IV.58. Consenso estricto reducido desactivando a 7 taxones inestables del consenso estricto de los 330 árboles obtenidos con el análisis filogenético presentado en esta tesis.

Teniendo en cuenta estos resultados, el consenso estricto reducido obtenido eliminando todos estos taxones inestables se resolvió como en Fig.IV.58. La eliminación de los taxones inestables genera la resolución de la mayoría de las politomías, sobre todo dentro del clado Neosauropoda, aunque permanecen dicotomías para los taxones *Tazoudasaurus*+*Vulcanodon*, *Shunosaurus*+*Patagosaurus*, *Tehuelchesaurus*+*Galvesaurus*, así como las politomías que incluyen a *Brachiosauridae*+*Malarguesaurus*+*Sauroposeidon*, y a los titanosaurios *Quetecsaurus*, *Bonitasaura*, *Mendozasaurus*, *Futalognkosaurus* y *Rinconsaurus*.

Con el fin de cuantificar la estabilidad de los nodos de los árboles obtenidos se calcularon los índices de Bremer, Bootstrap y Jackknife mediante la implementación de la metodología descrita en el Capítulo I (sección I.3.12). Los resultados del cálculo del soporte de Bremer (Br) para el consenso estricto se muestran en la Fig. IV.59. El soporte

de Bremer para la mayoría de los nodos de Sauropoda es relativamente bajo, en cuanto la mayoría de los nodos presenta un valor de 1, es decir que el soporte (monofilia) de dichos nodos caería con un solo paso extra. El bajo soporte de la mayoría de los nodos de está confirmado también con los índices de Bootstrap y Jacknife (Fig. IV.59), siendo pocos los valores mayores al 50% que se han recuperado con el *resampling* de la matriz de datos. De hecho, los índices de Bootstrap y Jacknife más estadísticamente relevantes (>75%) se recuperan únicamente por el nodo que reúne a los dicreosáuridos *Brachytrachelopan*, *Dicraeosaurus* y *Amargasaurus* (B=95%; J=95%). Por otro lado, índices estadísticamente no relevantes (<75%) se obtienen por los nodos que recuperan a *Diplodocus*+*Barosaurus* (B=50%; J=50%), *Saltasaurus*+*Neuquensaurus* (B=58%; J=58%), *Padillasaurus*, *Dreadnoughtus*, *Notocolossus*, *Futalognkosaurus*, *Overosaurus*, *Aelosaurus* y *Rinconsaurus* (B=51%; J=51%), y a *Suuwassea*+*Brachytrachelopan*+*Dicraeosaurus*+*Amargasaurus* (B=61%; J=61%).

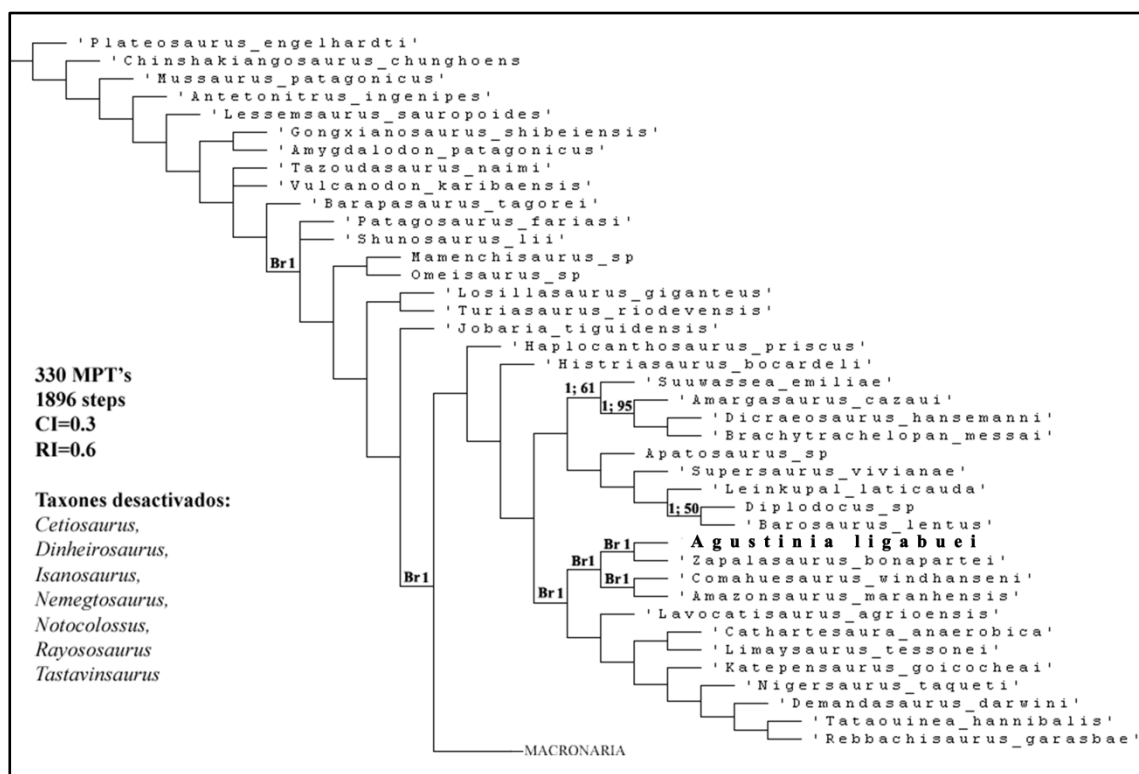


Figura IV.59. Valores de las medidas de soporte para algunos de los clados recuperados con los análisis filogenéticos presentados en esta tesis. Abrev.: Br, soporte de Bremer. Cuando presente, el segundo valor indica el índice de Bootstrap y Jacknife.

En lo que concierne *Agustinia*, el análisis cladístico presentado en esta tesis lo recupera como representante basal de la familia Rebbachisauridae, y como taxón hermano de *Zapalasauros* (Fig. IV.60 y 61). A continuación, se consideran las relaciones de parentesco dentro de la familia Rebbachisauridae, mediante la discusión de los principales nodos recuperados con el análisis y de los caracteres que los soportan.

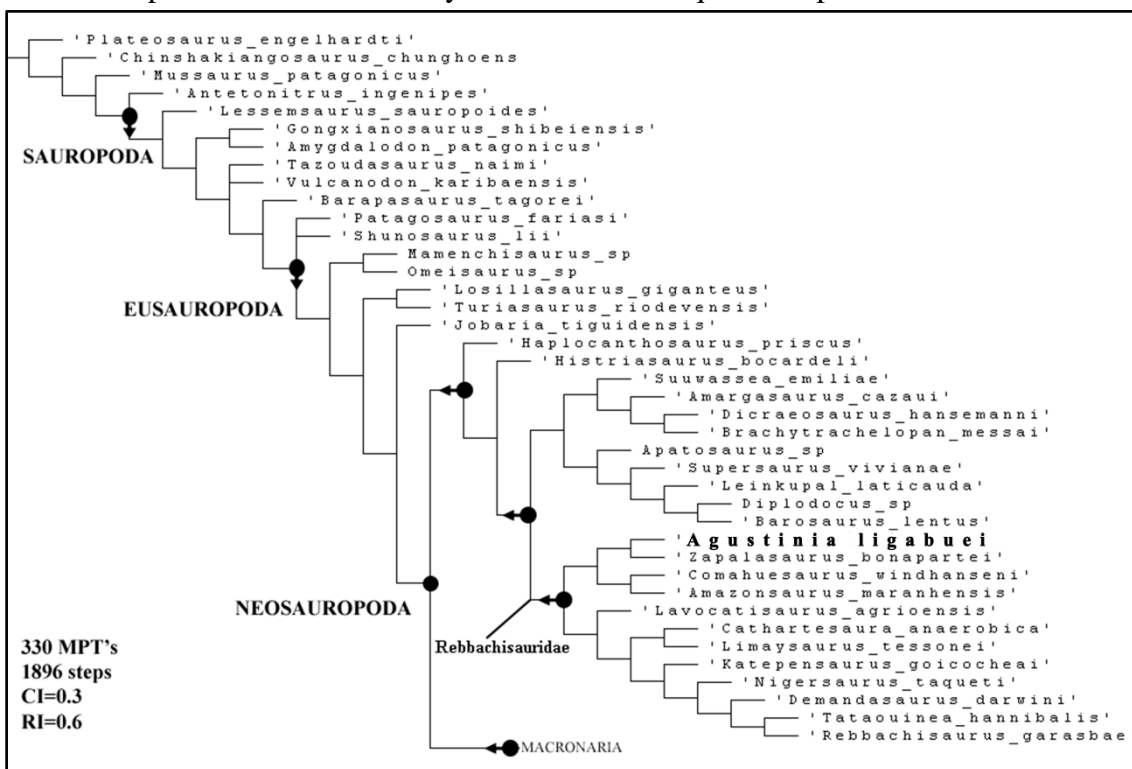


Figura IV.60. Detalle del consenso estricto reducido relativo a la posición de *Agustinia* dentro de la familia Rebbachisauridae.

➤ **Rebbachisauridae.** A diferencia de la mayoría de los análisis cladísticos más recientes (Mannion et al., 2012; Carballido et al., 2012; Carballido et al., 2017; Canudo et al., 2018) *Amazonsaurus* no se recupera a la base de la familia, sino que como taxón hermano de *Comahuesaurus*, dentro del clado que reúne también a *Agustinia* y *Zapalasauros* (Fig. IV.61). De la misma forma, en el presente análisis *Histriasaurus* se recupera como diplodocoideo basal, fuera de Rebbachisauridae, y en posición más derivada de *Haplocanthosaurus* (Fig. IV.60), a diferencia de trabajos previos (Carballido et al., 2010; Torcida et al., 2011), donde se ubica entre las formas más basales de Rebbachisauridae. En el presente análisis el nodo que corresponde a Rebbachisauridae está soportado por la siguiente serie de sinapomorfias: carácter n°135, condición 1, presencia de lámina accesoria que corre de la lámina postzigodiapofisial (podl) hasta la lámina espinoprezigapofisial (sprl) en las vértebras cervicales; carácter n°180, condición

1, desarrollo laminar de la articulación accesoria hiposfeno-hipantro en las vértebras dorsales posteriores; carácter n°230, condición 1 superficie ventral del proceso transversal dirigido dorsalmente en las vértebras caudales anteriores; carácter n°241, condición 0, ausencia de una cresta del hiposfeno en las vértebras caudales anteriores; carácter n°244, condición 1, presencia de una lámina espinodiapofisial (spdl) en las vértebras caudales más anteriores; carácter n°250, condición 1, centro vertebral del las vértebras caudales medias con cara ventral recta; carácter n°293, condición 1, placa esternal con forma de media luna; carácter n°308, condición 1, margen proximolateral del húmero con forma cuadrangular; carácter n°352, condición 1, IV trocánter en el tercio proximal del fémur; carácter n°353, condición 2, IV trocánter muy reducido; carácter n°363, condición 2, cóndilo proximal de la tibia muy angosto; carácter n°468, condición 1, presencia de fosas espinoprezigapofisiales (sprf) y espinopostzigaofisiales (spof) bien desarrolladas en las espinas neurales sacras.

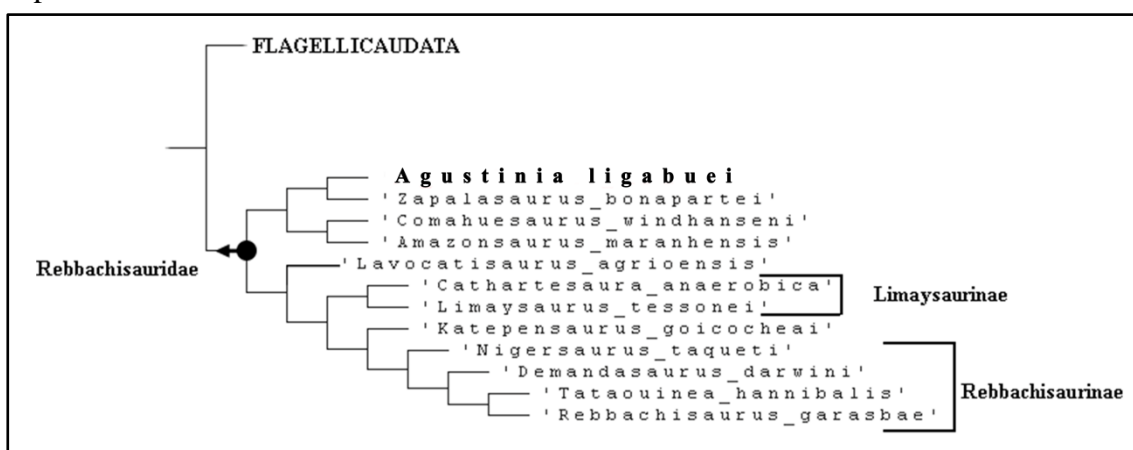


Figura IV.61. Detalle de las relaciones de parentesco dentro de la familia Rebbachisauridae.

➤ **Agustinia+Zapalasauros.** Este clado se basa sobre dos caracteres derivados: carácter n°237, condición 3, forma de la espina neural de las vértebras caudales anteriores no correspondiente a las condiciones anteriores (condición 0, 1, 2); y carácter n°460, condición 1, lámina lateral (ll) de las vértebras caudales más anteriores expandida dorsalmente.

IV.3.1. Mapeo caracteres comunes

Sobre la base del análisis filogenético realizado, el mapeo de los caracteres sobre el consenso estricto reducido permite evidenciar que *Agustinia* presenta caracteres apomórficos compartidos con diferentes formas de saurópodos, tales como:

- presencia de espinas neurales dorsales medias y posteriores, no bífidas, de márgenes laterales levemente divergentes dorsalmente en vista anteroposterior (Carácter

n°160, 1). Esta misma condición está presente en *Mamenchisaurus* Young, 1954, *Haplocanthosaurus* Hatcher, 1903, *Jobaria* Sereno et al., 1999, *Histriasaurus* Dalla Vecchia, 1998, los turiasáuridos *Losillasaurus* Casanovas et al., 2001 y *Turiasaurus* Royo Torres et al., 2006, y la mayoría de Macronaria. Entre los representantes de la familia Rebbachisauridae este estado está presente en la mayoría de los representantes, sin embargo, en *Zapalasauros* Salgado et al., 2006, *Amazonsaurus* Carvalho et al., 2003, *Lavocatisaurus* Canudo et al., 2018, *Cathartesaura* Gallina y Apesteguía, 2005, *Demandasaurus* Torcida et al., 2011 y *Tataouinea* Fanti et al., 2013, es desconocido. Dentro de Diplodocoidea, los miembros de Flagellicaudata se distinguen de los rebaquisáuridos por la presencia de espinas dorsales de márgenes paralelos a subparalelos (Carácter n°160, 0), condición presente en la mayoría de los Diplodocidae, y de márgenes laterales fuertemente divergentes (Carácter n°160, 2), presente de forma sinapomórfica en Dicraeosauridae. La condición plesiomórfica de este carácter se recupera en los sauropodomorfos basales, Sauropoda basales, Eusauropoda, y, como reversión, en *Tehuelchesaurus* Rich et al., 1999.

- Presencia de espinas neurales dorsales de tipo “*festooned*”, con lámina espinodiapofisial (spdl) que sube distalmente desde la extremidad de la diapófisis (Carácter n°199, 1). Este carácter es apomórfico de Rebbachisauridae, aunque su codificación es desconocida en algunos taxones (*Zapalasauros* Salgado et al., 2006, *Lavocatisaurus* Canudo et al., 2018, *Rayososaurus* Bonaparte, 1996, *Cathartesaura* Gallina y Apesteguía, 2005, *Tataouinea* Fanti et al., 2013). Dentro de la familia, *Amazonsaurus* Carvalho et al., 2003 presenta la lámina espinodiapofisial (spdl) vertical (Carácter n°199, 0), por lo tanto, esta condición primitiva se interpreta como una reversión.

- Presencia de un cóndilo proximal de la tibia muy angosto anteroposteriormente (Carácter n°363, 2). Esta condición está compartida por la mayoría de los rebaquisáuridos (*Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995), *Comahuesaurus* Carballido et al., 2012, *Zapalasauros* Salgado et al., 2006, *Lavocatisaurus* Canudo et al., 2018), aunque su codificación es desconocida para las formas más derivadas que *Lavocatisaurus* Canudo et al., 2018.

- Presencia de fosas espinoprezigapofisial (sprf) y espinopostzigapofisial (spof) amplias y profundas desde la base hasta la porción apical de las espinas neurales de las vértebras sacras (Carácter n°469, 1). A pesar de estar escasamente codificado dentro de

Sauropoda, *Agustinia* comparte esta condición con otros rebaquisáuridos (*Rebbachisaurus* Lavocat, 1954 y *Tataouinea* Fanti et al., 2013), y, de forma convergente, con *Apatosaurus* (Marsh, 1877).

Por otro lado, *Agustinia* comparte con Diplodocoidea:

- Presencia de una lámina espinoprezigapofisial (sprl) extendida sobre el margen lateral de la espina neural de las caudales anteriores (Carácter n°243, 1). Este estado apomórfico de Diplodocoidea está presente en todos los diplodócidos, en algunos dicreosáuridos (*Dicraeosaurus* Janensch, 1914 y *Amargasaurus* Salgado y Bonaparte, 1991), y en la mayoría de los Rebbachisauridae, a excepción de *Lavocatisaurus* Canudo et al., 2018, *Comahuesaurus* Carballido et al., 2012, y *Rayososaurus* Bonaparte, 1996, para los cuales falta información para su codificación. Fuera de Diplodocoidea, está también presente en el titanosaurio basal *Choconsaurus* Simón et al., 2017.
- Presencia de una epífisis distal del metacarpiano IV inclinada dorsomedialmente (Carácter n°392). Esta condición está presente en la mayor parte de los flagellicaudata, mientras que dentro de Rebbachisauridae el carácter es escasamente codificado por falta de información en la mayoría de las formas.
- Como en los diplodócidos *Diplodocus* Marsh, 1878 y *Barosaurus* Marsh, 1890, y la mayor parte de los Rebbachisauridae, *Agustinia* presenta vértebras caudales anteriores con una fosa espinopostigapofisial (spof) amplia y profunda desde la base hasta la porción apical de la espina neural (Carácter n°459, 1).
- Presencia de láminas laterales (ll) expandidas dorsalmente y de aspecto rugoso en las espinas neurales de las caudales más anteriores (Carácter n°460, 1). Dentro de Diplodocoidea, este estado apomórfico del carácter también está presente en *Dicraeosaurus* Janensch, 1914 y la mayoría de los diplodocidos
- Presencia de fosas espinoprezigapofisiales (sprf) amplias y profundas desde la base hasta la porción apical de las espinas neurales de las vértebras caudales anteriores (Carácter n°467, 1). Aunque dentro de Rebbachisauridae esta condición apomórfica está ampliamente representada, el estado plesiomórfico se encuentra en *Lavocatisaurus* Canudo et al., 2018, *Cathartesaura* Gallina y Apesteguía, 2005, *Katapultosaurus* Ibiricu et al., 2013, y *Demandasaurus* Torcida et al., 2011. Por otro lado, entre los Flagellicaudata, la presencia de fosas espinoprezigapofisiales amplia y profundas en las caudales anteriores se registra para *Apatosaurus* (Marsh, 1877), *Barosaurus* Marsh, 1890 y *Supersaurus* Jensen, 1985.

IV.3.2. Hipótesis alternativas

Con el objetivo de evaluar el costo evolutivo que implicaría una posición alternativa a aquella obtenida, se detallan los resultados forzando las monofilias de diferentes clados de Sauropoda incluyendo alternativamente a *Agustinia*. Para lograr con este objetivo se comparó el resultado más parsimonioso del análisis filogenético obtenido (1896 pasos evolutivos), con aquellos forzando las posiciones alternativas de *Agustinia* como diplodocoideo, eusaurópodo, y titanosaurio.

- ***Agustinia* como diplodocoideo no-Rebbachisauridae**

Teniendo en cuenta la presencia de algunos caracteres derivados compartidos tanto con Flagellicaudata como con Rebbachisauridae (Caracteres n°196, 243, 392, 459, 460, 469, 470), se puso a prueba la hipótesis alternativa de *Agustinia* como representante basal del clado Diplodocoidea forzando su posición como taxón hermano de *Haplocanthosaurus*. Realizando la búsqueda heurística correspondiente mediante el “*force constraints*” de *Agustinia* como taxón hermano de *Haplocanthosaurus*, se obtienen 102 MPTs de 1904 pasos. A pesar de compartir ciertos caracteres con *Haplocanthosaurus* (e.g., espinas neurales de las vértebras dorsales posteriores con márgenes divergentes dorsalmente, carácter n°160, 1; presencia de una lámina espinodiapofisial (spdl) en las vértebras dorsales posteriores, carácter n°197, 1; espina de las vértebras dorsales posteriores más ancha que larga, carácter n°208, 2) este resultado demuestra que la diferencia entre la posición de *Agustinia* como representante de Rebbachisauridae (1896 pasos) y la alternativa (*Agustinia* como Diplodocoidea basal) es menos parsimoniosa, estando marcada por ocho pasos evolutivos extra. Por lo tanto, teniendo en cuenta el principio cladístico de la parsimonia, se rechaza la hipótesis alternativa de considerar a *Agustinia* como un diplodocoideo no-Rebbachisauridae.

- ***Agustinia* como eusaurópodo no-Neosauropoda**

Con el fin de evaluar la hipótesis alternativa de *Agustinia* como saurópodo no-Neosauropoda se realizó un análisis filogenético forzando su posición como taxón hermano de *Jobaria* Sereno et al., 1999. Realizando la búsqueda heurística correspondiente mediante el “*force constraints*” de *Agustinia* como taxón hermano de *Jobaria*, se obtienen 91 MPTs de 1905 pasos. A pesar de compartir algunos caracteres morfológicos con *Jobaria* (e.g., espinas neurales de las vértebras dorsales posteriores con márgenes divergentes dorsalmente, carácter n°160, 1; eje transversal de la epífisis proximal del metatarsiano I inclinada ventromedialmente, carácter n°382, 1; eje transversal del epífisis distal inclinada dorsomedialmente, carácter n°383, 1), forzando la

monofilia del clado *Jobaria+Agustinia* implica nueve pasos evolutivos adicionales que con *Agustinia* como representante del clado Rebbachisauridae. Este resultado indica que es más parsimonioso considerar a *Agustinia* como un neosaurópodo rebachisaurido y no como un eusaurópodo derivado.

- ***Agustinia* como Macronaria basal**

Considerando que *Agustinia* comparte diferentes caracteres morfológicos con algunas formas basales de Macronaria (e.g., costillas sacras altas, carácter n°218, 1; espinas de las vértebras caudales anteriores cuadrangulares, carácter n°237, 1) se testea la hipótesis alternativa de *Agustinia* como taxón hermano de *Camarasaurus* en la base del clado. Realizando la búsqueda heurística correspondiente mediante el “*force constraints*” de *Agustinia* como taxón hermano de *Camarasaurus*, se obtienen 88 MPTs de 1904 pasos. A pesar de los caracteres compartidos, se rechaza la hipótesis alternativa de considerar a *Agustinia* como un macronario basal en cuanto la misma requiere de ocho pasos evolutivos extra respecto a su recuperación como miembro de Rebbachisauridae.

- ***Agustinia* como Titanosauria**

A pesar de presentar algunos caracteres morfológicos compartidos entre Rebbachisauridae y Titanosauria (p.e., el patrón de la forma y disposición de las láminas y fosas neurales en las espinas de los elementos axiales), *Agustinia* fue identificado en su momento como un titanosaurio “atípico” por la supuesta presencia de “osteodermos” y de seis vértebras sacras por Wilson (2002), Upchurch et al. (2004), y Curry Rogers (2005). A pesar de haber aportado las evidencias morfológicas y paleohistológicas en contra de esta hipótesis, se forzó la monofilia del nodo que incluye a *Agustinia* y *Ligabuesaurus* en la base del clado. De esta forma, realizando la búsqueda heurística mediante el “*force constraints*”, se obtienen 117 MPTs de 1908 pasos. Este resultado sugiere que para soportar la hipótesis alternativa de *Agustinia* como Titanosauria, son necesarios diez pasos evolutivos extra respecto a la condición de *Agustinia* como representante de Rebbachisauridae. Teniendo en cuenta este resultado, la hipótesis alternativa de *Agustinia* como un Titanosauria es rechazada y se considera más parsimonioso ubicar a *Agustinia* como taxón hermano de *Zapalasaurus* a la base de Rebbachisauridae.

IV.4. Caracteres diagnósticos de *Agustinia* y comparaciones con otros Rebbachisauridae

El análisis osteológico de *Agustinia* ha permitido evidenciar una serie de caracteres morfológicos que sugiere su estrecha relación con la familia Rebbachisauridae. En esta sección se discuten los caracteres autapomórficos propuestos para *Agustinia* y se presentan las comparaciones morfológicas realizadas con otros rebaquisáuridos, poniendo particular énfasis en los caracteres que permiten distinguir al taxon de Cerro de los Leones de los otros representantes de la familia Rebbachisauridae.

IV.4.1. Comentarios sobre la revisión de la diagnosis de *Agustinia*

Con la revisión de los materiales tipo de *Agustinia* se han registrado caracteres diagnósticos únicos que permiten reconsiderar la diagnosis propuesta por Bonaparte (1999). De la misma forma, algunos de los caracteres originalmente evidenciados y utilizados para formalizar a *Agustinia* (ver sección IV.1) son removidos de la nueva diagnosis tras la reconsideración anatómica de los elementos involucrados o por considerar la distribución del carácter dentro de Sauropoda más amplia de lo anteriormente considerado. A tal respecto, se excluye de la diagnosis el carácter relativo a los ápices de las espinas neurales de las vértebras dorsales posteriores, sacras y caudales anteriores más anchos que largos, en cuanto esta condición es ampliamente distribuida dentro de Sauropoda, tanto entre los eusauropodos (e.g., *Bellusaurus*), como en los neosauropodos (e.g., *Diplodocus*, *Rebbachisaurus*, *Phuwiangosaurus*, *Overosaurus*). De la misma forma, se elimina el carácter relativo a los osteodermos, en cuanto los elementos óseos MCF-PVPH-110/3-5-6-7-9-11, 110/10 y 110/08 se reconsideraron, respectivamente, como seis costillas dorsales, una costilla cervical y un fragmento de oja iliaca tras los análisis paleohistológicos realizados en el marco de esta tesis (ver pag. sección IV.5). Además, el elemento MCF-PVPH-110/02, originalmente considerado como una fibula, es acá reinterpretado como una tibia, por lo que los caracteres diagnósticos propuestos por Bonaparte (1999) son removidos de la diagnosis revisada en cuanto la marcada proyección posterior y la cresta dirigida medialmente se consideran caracteres morfológicos referibles al desarrollo de la cresta cnemial de la tibia y no caracteres únicos de una fibula (ver sección IV.1). Por último, a pesar de que en la diagnosis original se cita la morfología de los metatarsianos de *Agustinia* como diagnóstica y típicamente “*titanosaur-like*”, en Bonaparte (1999) no se discute la naturaleza autapomórfica de dichos elementos por lo que este carácter se excluye de la nueva diagnosis acá propuesta.

Por otro lado, a continuación, se detallan los nuevos caracteres diagnósticos evidenciados durante el reestudio de *Agustinia*, los cuales permiten justificar su validez taxonómica; los mismos, a pesar de ser descriptos ampliamente en la sección anterior (ser IV.2), son acá discutidos y comparados con otros saurópodos con el objetivo de confirmar su unicidad y naturaleza autapomórfica:

1. En *Agustinia* los márgenes dorsolaterales de las porciones apicales de las últimas vértebras dorsales, sacras y de las primeras caudales anteriores forman procesos prominentes lateralmente y expandidos anteroposteriormente (fig. IV.62).

En algunos diplodocoideos (e.g., *Apatosaurus*, *Diplodocus*) y en la mayoría de los rebaquisáuridos (e.g., *Rebbachisaurus*, *Nigersaurus*, *Demandasaurus*), las láminas espinodiapofisiales (spdl) y las láminas laterales (ll) suelen ser prominentes y bien desarrolladas proximodistalmente, llegando a formar estructuras laminares a la altura de los ápices de las espinas neurales de las vértebras dorsales, sacras y/o caudales anteriores (Marsh, 1877, 1878; Sereno et al., 2009; Torcida et al., 2011; Wilson y Allain, 2015). Sin embargo, en *Agustinia* las porciones apicales de estas láminas son particularmente robustas, expandidas anteroposteriormente y prominentes lateralmente, formando unos procesos que delimitan e invuelven dorsalmente las fosas espinopre- y espinopostzigapofisiales (sprf y spof), tanto en las últimas vértebras dorsales, como en las sacras y en las primeras caudales. La presencia de estos procesos apicales a lo largo de esta secuencia axial, se considera una condición única entre los saurópodos. De hecho, en *Tataouinea* los ápices de las vértebras sacras son prominentes lateralmente pero no tan extendidos anteroposteriormente como en *Agustinia*, mientras que en las vértebras caudales anteriores las láminas laterales delimitan fosas espinopre- y espinopostzigapofisiales (sprf y spof) pero no forman apicalmente procesos prominentes y alargados (Fanti et al., 2013, 2015). Por otro lado, en *Tambatitanis* son presentes procesos apicales prominentes lateralmente pero poco expandidos anteroposteriormente, y no delimitan fosas espinopre- y espinopostzigapofisiales (sprf y spof) en las vértebras caudales anteriores (Saegusa e Ikeda, 2014). De la misma forma, en distintos Titanosauriformes (e.g., *Brachiosaurus*, *Tastavinsaurus*, *Phuwiangosaurus*) los ápices de las láminas espinodiapofisiales forman procesos prominentes y alargados en algunas vértebras sacras, sin embargo, los mismos no se registran en las últimas dorsales o en las

primeras caudales (Martin et al., 1994; Canudo et al., 2008; Suteethorn et al., 2009, 2010; Taylor, 2009; Royo Torres et al., 2012).

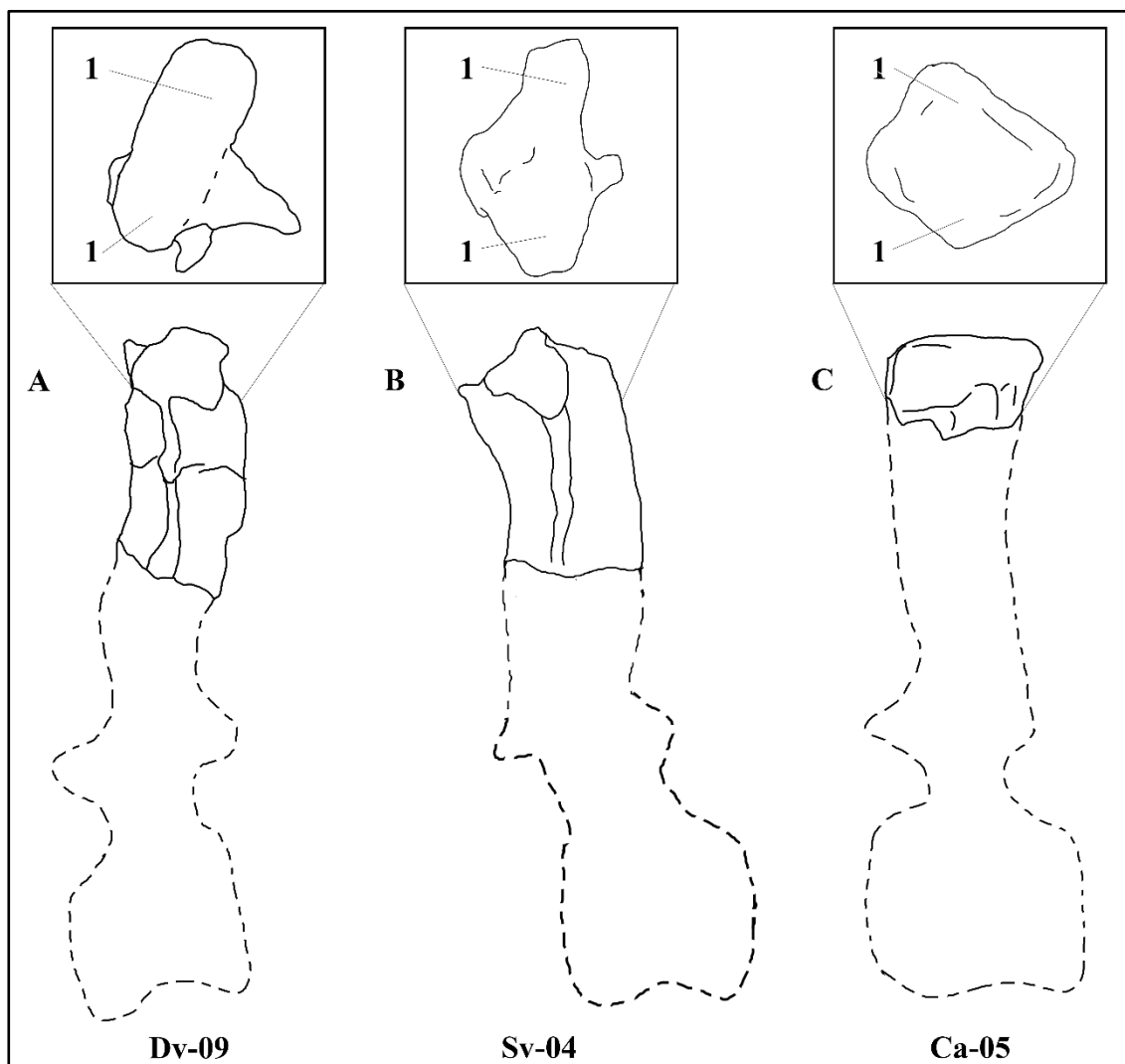


Figura IV.62. Imagen representativa de la Autapomorfía 1 de *Agustinia*, con los dibujos de línea de los ápices de las espinas neurales de la vértebra dorsal posterior MCF-PVPH-110/22 (A), sacra MCF-PVPH-110/27 (B) y caudal anterior MCF-PVPH-110/13 (C) y sus respectivos dibujos interpretativos en vista lateral izquierda. No en escala.

2. En *Agustinia* las espinas neurales de las últimas vértebras dorsales, sacras y primeras caudales presentan profundas fosas espinopre- y espinopostzigapofisiales (sprf y spof) de forma elíptica y alargadas dorsoventralmente (IV.63).

En algunos neosauropodos (e.g., *Supersaurus*, *Apatosaurus*, *Brachiosaurus*) y en la mayoría de los rebaquisáuridos, las láminas espinodiapofisiales (spdl), prespinales (prsl), postpinales (posl) y las láminas laterales (ll) delimitan fosas espinopre- y/o espinopostzigapofisiales (sprf y spof), algunas de las cuales profundas y bien desarrolladas desde la base hasta el ápice de las espinas neurales de las vértebras dorsales, sacras y caudales anteriores (e.g., Marsh, 1877; Riggs, 1903; Jensen, 1985; Calvo y Salgado, 1995; Sereno, 1999; Gallina y Apesteguía, 2005; Taylor, 2009;). Sin embargo,

en *Agustinia* estas fosas se encuentran particularmente desarrolladas en la serie axial desde las últimas dorsales hasta las primeras caudales, una condición no presente en otros neosauropodos, en los cuales solamente en algunas vértebras las fosas espinopre- y/o espinopostzigapofisiales (prf y spof) son profundas y alargadas proximodistalmente en vista lateral. De hecho, en *Rebbachisaurus* y *Tataouinea* las fosas espinopre- y espinopostzigapofisiales (sprf y spof) son profundas y alargadas en las vértebras caudales pero no en todas las vértebras sacras, mientras que en *Diplodocus* y *Demandasaurus* las fosas postzigapofisiales (spof) son bien desarrolladas y las fosas espinoprezigapofisiales son muy reducidas en las vértebras caudales anteriores (Marsh, 1878; Torcida et al., 2011; Fanti et al., 2013, 2015; Wilson y Allain, 2015). Por otro lado, en *Apatosaurus*, *Supersaurus* y *Limaysaurus* son las fosas espinoprezigapofisiales (sprf) a ser profundas y alargadas, mientras que las fosas espinopostzigapofisiales (spof) son reducidas (Marsh, 1877; Jensen, 1985; Calvo y Salgado, 1995). Por último, en *Bellusaurus*, *Diplodocus*, *Brachiosaurus* y *Phuwiangosaurus* algunas vértebras sacras presentan fosas espinopre- y/o espinopostzigapofisiales (sprf y spof) pero las mismas no se encuentran en las vértebras dorsales o caudales (Marsh, 1878; Dong, 1990; Martin et al., 1994; Taylor, 2009; Suteethorn et al., 2009, 2010; Mo, 2013).

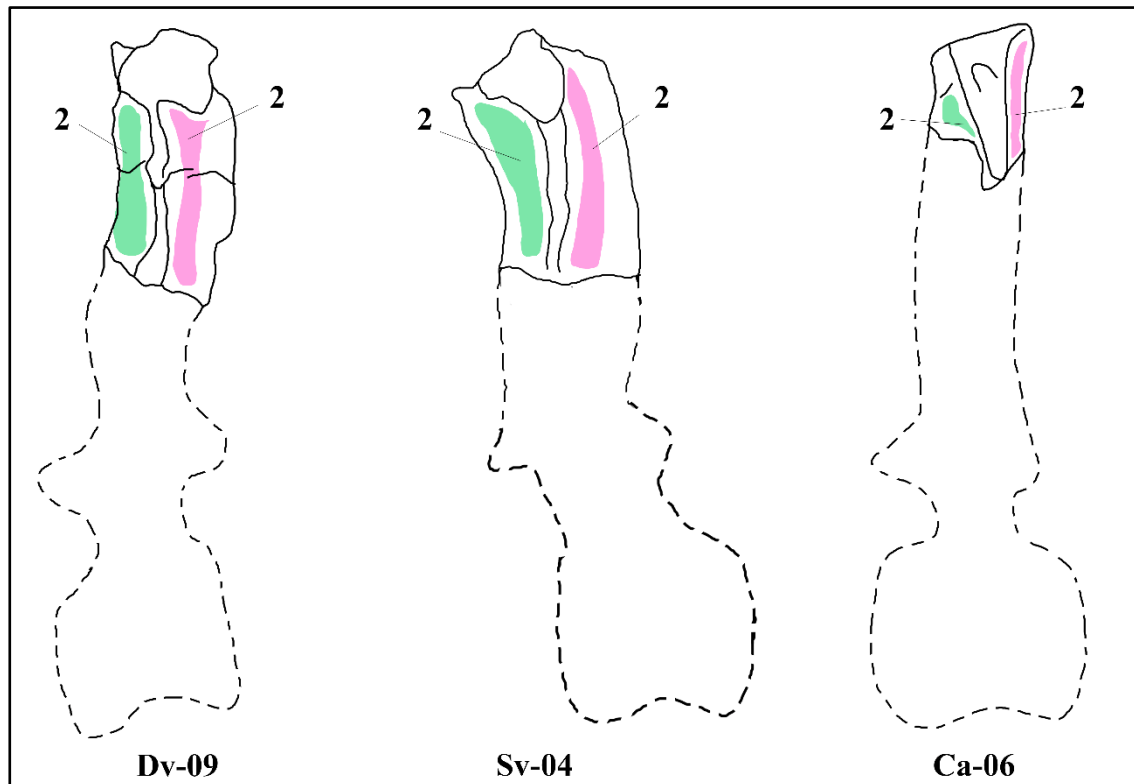


Figura IV.63. Imagen representativa de la Autapomorfía 2 de *Agustinia*, con los dibujos de línea de los ápices de las espinas neurales de la vértebra dorsal posterior MCF-PVPH-110/22 (A), sacra MCF-PVPH-110/27 (B) y caudal anterior MCF-PVPH-110/14 (C) y sus respectivos dibujos interpretativos en vista lateral izquierda. No en escala.

3. En las vértebras caudales anteriores más posteriores de *Agustinia* las láminas laterales (ll) son divergentes distalmente y a forma de “V” en vista lateral (fig. IV.64). En algunos diplodocoideos y en la mayoría de los rebaquisáuridos las láminas laterales de las vértebras caudales anteriores son sistemas de láminas neurales que pueden estar compuestos por la fusión de diferentes láminas (Marsh, 1877; Calvo y Salgado, 1995; Carvalho et al., 2003; Gallina y Apesteguia, 2005; Fanti et al., 2013, 2015; Ibiricu et al., 2013, 2015; Wilson y Allain, 2015): espinopre- y espinopostzigapofisiales (e.g., *Tataouinea*, *Amazonsaurus*, *Limaysaurus*), espinopostzigapofisial lateral (lat. spol) y espinodiapofisial (spdl) (e.g., *Apatosaurus*), espinoprezigapofisial (sprl), espinopostzigapofisial lateral (lat. spol) y espinodiapofisial (spdl) (e.g., *Cathartesaura*), o entre las láminas espinoprezigapofisial (sprl) y espinodiapofisial (spdl) (e.g., *Katpensaurus*, *Rebbachisaurus*). La fusión entre estas láminas ocurre proximalmente en la cara lateral de las espinas neurales, por lo que las láminas forman una estructura a forma de “Λ” en estos sauropodos, mientras que en *Agustinia* la lámina lateral se bifurca apicalmente en una rama anterior y una posterior, formando, por lo menos en algunas vértebras caudales anteriores, una estructura única a forma de “Y”, no presente en otros sauropodos.

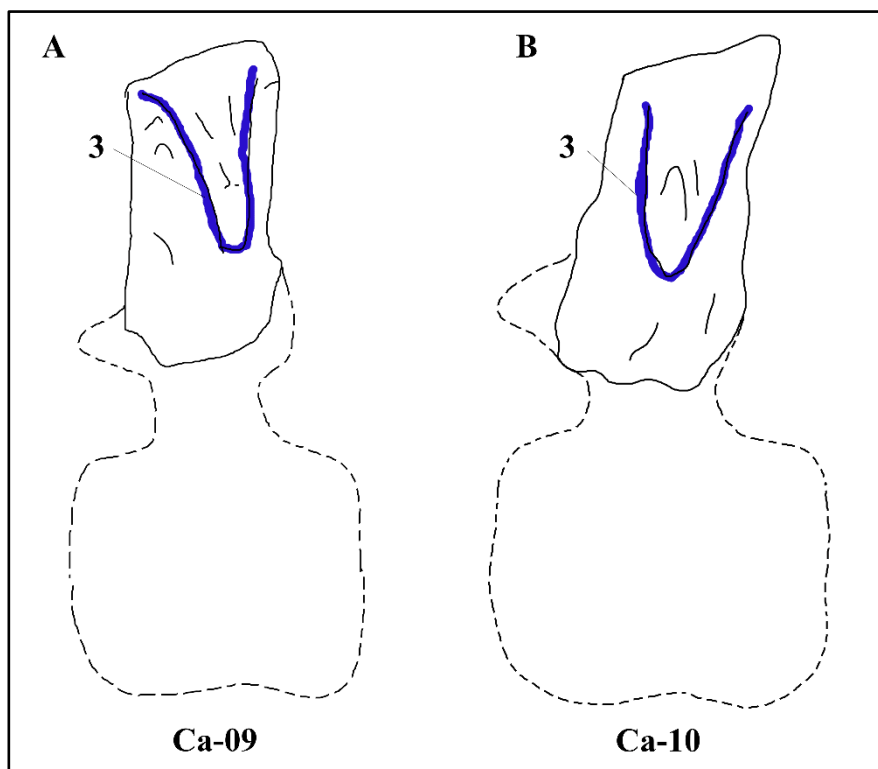


Figura IV.64. Imagen representativa de la Autapomorfía 3 de *Agustinia*, con los dibujos de línea de los ápices de las espinas neurales de las vértebras caudales anteriores MCF-PVPH-110/17-18 (A-B) y sus respectivos dibujos interpretativos en vista lateral izquierda. No en escala.

4. En *Agustinia* el metatarsiano I presenta los márgenes anterior y posterior alargados distalmente hasta la mitad del hueso y paralelos proximodistalmente en vista lateral (fig. IV.65).

Los metatarsianos I de los saurópodos son huesos robustos, comprimidos transversalmente y con epífisis expandidas anteroposteriormente respecto a la diáfisis, generalmente con la distal levemente más expandida que la proximal (Upchurch et al., 2004). En *Agustinia*, los márgenes anterior y posterior son rectos y extendidos distalmente en vista lateral, aproximadamente hasta la mitad del hueso, una condición que no se registra en metatarsianos I de otros saurópodos. De hecho, en la mayoría de los saurópodos los márgenes anterior y posterior son cóncavos en vista lateral, con el anterior generalmente más que el posterior. En *Tazoudasaurus*, los márgenes anterior y posterior son rectos y paralelos en vista lateral, pero solamente en proximidad de la epífisis proximal, mientras que en *Venenosaurus* solamente el margen anterior es recto y expandido distalmente en el tercio proximal del metatarsiano I (Allain y Aquesbi, 2008; Peyer y Allain, 2010).

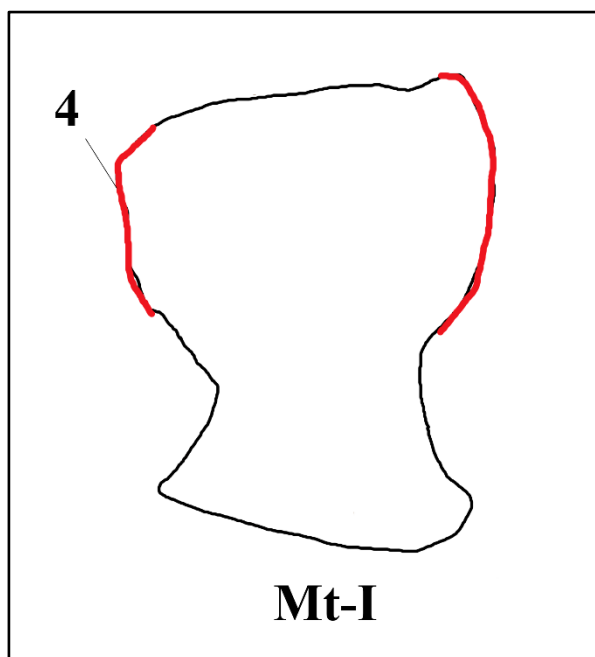


Figura IV.65. Imagen representativa de la Autapomorfía 4 de Agustinia con el dibujo de línea del metatarsiano I MCF-PVPH-110/33 en vista lateral.

IV.4.2. Comparación con otros Rebbachisauridae

La familia Rebbachisauridae representa un clado de diplodócidos conocidos desde el Hauteriviano hasta el Turoniano, tanto en los dominios laurásicos como gondwánicos (Ibiricu et al., 2013; Wilson y Allain, 2015). El nombre de la familia refiere a la especie

tipo *Rebbachisaurus garasbae*, taxón formalizado por Lavocat (1954) sobre la base de materiales postcraneos aislados y fragmentarios procedentes de depósitos continentales del Cenomaniano de Marruecos. Aunque las relaciones filogenéticas dentro de la familia están ampliamente debatidas, existe un cierto consenso en considerar como miembros del clado a *Amazonsaurus*, *Histriasaurus*, *Zapalasaurus*, *Comahuesaurus*, *Cathartesaura*, *Limaysaurus*, *Nigersaurus*, *Demandasaurus*, *Rebbachisaurus*, *Rayososaurus*, *Tataouinea*, *Katpensaurus*, *Nopcsaspondylus* y *Lavocatisaurus*.

A los efectos comparativos, en esta sección se tomaron en cuenta también ejemplares referidos a la familia (Mannion 2009, Mannion et al., 2011, Taylor y Naish, 2007; Taylor, 2018), así como aquellos recuperados tras los resultados obtenidos en esta tesis doctoral.

IV.4.2.1. Comparación con rebaquisáuridos del Grupo Bajada del Agrio

Como fuera explicado en el capítulo sobre el contexto geológico (ver Capítulo II), además del ejemplar proveniente del Cerro de los Leones, se conocen otros taxones de saurópodos del Cretácico Inferior de la Cuenca Neuquina y que fueron recolectados de niveles tanto de la Formación Lohan Cura como de otras unidades del Grupo Bajada del Agrio. Entre estos, el material tipo del rebaquisáurido basal *Comahuesaurus windhauseni* (Carballido et al., 2012) proviene de los niveles medio-superiores del Mb. Puesto Quiroga, miembro inferior de la Formación Lohan Cura, mientras que del Mb. Piedra Parada de la Formación La Amarga procede una segunda forma basal de la familia Rebbachisauridae, *Zapalasaurus bonapartei* (Salgado et al., 2006). Por otro lado, en el sector central de la Cuenca Neuquina, diferentes ejemplares referibles al taxón *Lavocatisaurus* (Canudo et al., 2018) se preservaron en las sedimentitas del Mb. Pichi Neuquén de la Formación Rayoso, los cuales están correlacionados estratigráficamente con el Mb. Cullin Grande (miembro superior) de la Fm. Lohan Cura.

Las siguientes comparaciones se focalizarán con particular detalle en los caracteres morfológicos diagnósticos, así como aquellos considerados autapomórficos para cada especie considerada a fin de confirmar la diversidad taxonómica registrada hasta la fecha y excluir eventuales sinonimias.

- **Comparación con *Comahuesaurus windhauseni* Carballido, Salgado, Pol, Canudo, Garrido, 2012.** Este taxón fue formalizado recientemente por Carballido y colaboradores (2012) sobre la base de más de 150 elementos postcraneos, los cuales

fueron originalmente relacionados al rebaquisáurido *Limaysaurus tessonei* (Calvo y Salgado, 1995) por Salgado y colegas (2004). Los materiales fueron recolectados de una única acumulación localizada en el flanco norte del Cerro Aguada del León, a unos 50 kilómetros al noroeste de Picún Leufú, en la Provincia del Neuquén. Los autores refirieron el conjunto de materiales (ver Capítulo II por el detalle de la osteología) a diferentes individuos, entre juveniles y subadultos del mismo taxón, y definieron un arco dorsal posterior como holotipo (MOZ-PV 6722).

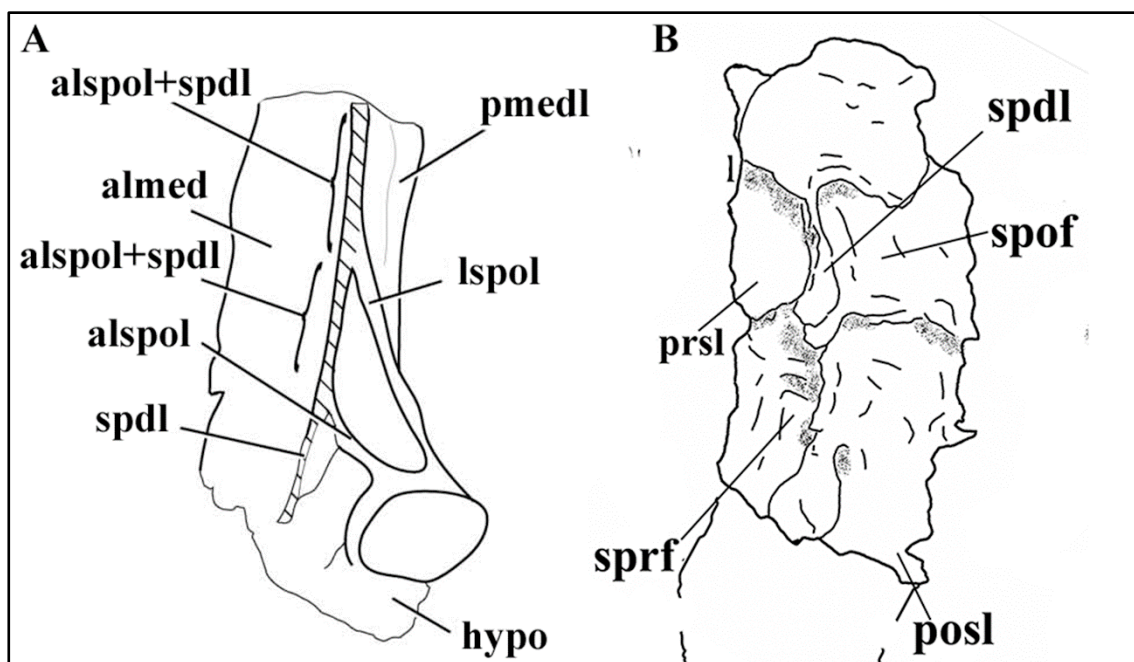


Figura IV.66. Comparación entre la espina neural de la vértebra dorsal posterior de *Comahuesaurus* (Carballido et al., 2012) MOZ-PV6722 (A) y la de *Agustinia* MCF-PVPH-110/22 en vista lateral (B). Modificado de Carballido et al., 2012. Abrev.: *almed*, lámina mediana anterior; *alspol*, lámina espinopostzigapofisial lateral accesoria; *hypo*, hipósfeno; *lspol*, lámina espinopostzigapofisial lateral; *pmedl*, lámina mediana posterior; *posl*, lámina postspinal; *prsl*, lámina prespinal; *spdl*, lámina espinodiapofisial; *spof*, fosa espinopostzigapofisial; *sprf*, fosa espinoprezigapofisial. No en escala.

El análisis osteológico y morfológico de los ejemplares holotipo y referidos, permitió identificar varias autapomorfías y una combinación de caracteres que validaron la creación de la nueva especie *Comahuesaurus windhauseni* (Carballido et al., 2012). Se reconocieron así ocho autapomorfías: A) cuerpos vertebrales dorsales anteriores con una marcada constricción lateral que forman una quilla ventral delgada, B) vértebras dorsales anteriores con prezigapófisis largas (3/4 del largo total del proceso transversal), C) vértebras dorsales anteriores con 2 láminas espinoprezigapofisiales, una anterior (ant. sprl) y una posterior (post. sprl), D) vértebras dorsales anteriores con 2 láminas espinodiapofisiales, una anterior (ant. spdl) y una posterior (post. spdl), E) lámina medioanterior (amedl) formada por ambas láminas espinoprezigapofisiales (sprl) y la lámina espinodiapofisial anterior (ant. spdl), F) cuerpos vertebrales dorsales posteriores con

lámina centroprezigapofisial (cprl) dividida medialmente, G) vértebras dorsales posteriores con 3 láminas espinopostzigapofisiales, y H) doble contacto entre la lámina espinodiapofisial posterior (post. spdl) y la lámina espinopostzigapofisial posterior (post. spol).

Con respecto a las comparaciones con el holotipo de *Agustinia*, hay que considerar el limitado número de elementos comparables y presentes entre los dos taxones, las condiciones de preservación de los materiales y las relativas alteraciones diagenéticas sufridas principalmente por el ejemplar de Cerro de los Leones. A pesar de estas limitaciones, algunos caracteres de *Comahuesaurus* pueden compararse con las condiciones presentes en el holotipo de *Agustinia*, como en el caso del sistema de láminas de las vértebras dorsales posteriores y la morfología general de las espinas neurales de las vértebras caudales anteriores.

En *Comahuesaurus* (Fig. IV.66), en la cara anterior de las espinas neurales de las vértebras dorsales y caudales anteriores hay una lámina medioanterior (amedl), una estructura no homóloga a la lámina prespinal (prsl) de otros saurópodos (Wilson, 1999), ya que está compuesta por una fosa mediana limitada lateralmente por distintas láminas divergentes ventralmente (p.e., espinoprezigapofisiales, sprl). Como fuera detallado en la sección de descripción y comparación, en *Agustinia* el sistema de láminas de la cara anterior de las espinas neurales es parcialmente visible solamente en las porciones distales de algunas vértebras caudales anteriores (por ej., MCF-PVPH-110/13-20), por lo que no es posible distinguir si está formado por un complejo de láminas distintas y divergentes ventralmente (lámina mediana anterior, amedl) como en *Comahuesaurus*. De la misma forma, no es posible corroborar si el complejo de láminas en la cara posterior de las espinas neurales caudales de *Agustinia* es homólogo al complejo laminar presente en el taxón de Aguada del León, en cuanto faltan las porciones proximales de las espinas correspondientes. A pesar de eso, la superficie rugosa y prominente de las crestas prespinal (prsr) y postespinal (posr) presentes en *Agustinia*, así como la disposición de las láminas espinoprezigapofisiales (sprl) y espinopostzigapofisiales (spol) que las delimitan, recuerdan mucho a la morfología de las láminas medianas anterior (amedl) y posterior (pmedl) de *Comahuesaurus*. Por otro lado, el patrón en la composición y disposición de las láminas laterales (ll) en las espinas neurales caudales de *Agustinia* no corresponde a lo visto en *Comahuesaurus* Carballido et al., 2012, en el cual faltan las láminas laterales (ll) fuertemente prominentes, estructuras a forma de “V”, así como fosas

espinoprezigapofisiales (sprf) y espinopostzigapofisiales (spof) alargadas proximodistalmente y bien marcadas hasta el ápice de las espinas neurales.

Por otro lado, *Comahuesaurus* presenta otros elementos osteológicos útiles para realizar comparaciones morfológicas con el material de *Agustinia*, tales como una epífisis proximal de tibia derecha (MOZ-6764), y una fíbula izquierda incompleta (MOZ-6727). En *Comahuesaurus*, la tibia presenta una superficie articular ovalada, levemente más expandida anteroposteriormente que transversalmente, y no fuertemente comprimida transversalmente como en *Agustinia* (Fig. IV.50C). De la misma forma, el margen posterodorsal de la epífisis proximal de la tibia de *Agustinia* MCF-PVPH-110/02 es puntiagudo y muy prominente en vista transversal (Fig. IV.50B), mientras que es más bien recto en *Comahuesaurus*. De consecuencia, en vista lateral, la cara posterior de la tibia de *Comahuesaurus* es menos cóncava que en *Agustinia*. Por otro lado, en vista proximal, la superficie articular es levemente convexa anteriormente en ambas especies; sin embargo, en *Agustinia*, es más inclinada posterodistalmente que en *Comahuesaurus*.

Por lo que concierne la fíbula, en *Agustinia* (Fig. IV.51) la epífisis proximal es expandida anteroposteriormente y de aspecto sinusoidal en vista proximal, mientras que en *Comahuesaurus* presenta un perfil ovalado. En *Agustinia* la superficie articular proximal de la fíbula es levemente convexa en vista lateral (Fig. IV.51B-D), mientras que en *Comahuesaurus* es más convexa posteriormente. Además, la cara posterior de la fíbula de *Agustinia* (MCF-PVPH-110/01) es más cóncava próximodistalmente que en la fíbula de *Comahuesaurus*.

A pesar de compartir algunos caracteres morfológicos, sobre todo por lo que concierne los elementos apendiculares, en *Agustinia* no se puede reconocer ningún carácter autapomórfico de *Comahuesaurus* Carballido et al., 2012, así como *Comahuesaurus* no presenta vértebras caudales anteriores con márgenes dorsolaterales expandidos anteroposteriormente y prominentes lateralmente, ni con profundas fosas espinoprezigapofisiales (sprf) y espinopostzigapofisiales (spof) de forma elíptica y alargadas dorsoventralmente, ni con láminas laterales divergentes distalmente y con forma de “V”, así como tampoco la fíbula presenta la superficie articular proximal de aspecto sinusoidal en vista dorsal, todos caracteres diagnósticos de *Agustinia*. Por lo tanto, se soporta la diferenciación taxonómica de ambas formas de la Formación Lohan Cura y se excluyen eventuales sinonimias entre *Agustinia* y *Comahuesaurus*.

- **Comparación con *Lavocatisaurus agrioensis* Canudo, Carballido, Garrido, Salgado, 2018.** En 2012, Salgado y colaboradores (Salgado et al., 2012) publicaron una

asociación de dos individuos juveniles y un adulto procedentes de la Formación Rayoso (Aptiano-Albiano) como posible evidencia de gregarismo en poblaciones de rebaquisáuridos del género *Zapalasauros*. Sin embargo, recientemente estos ejemplares fueron formalizados como los materiales tipo de un nuevo taxón de Rebbachisauridae: *Lavocatisaurus agrioensis* Canudo et al., 2018. Entre estos materiales son presentes unos elementos postcraneanos comparables con los de *Agustinia*, como unas vértebras caudales anteriores, una tibia, una fíbula y unos metatarsianos.

En *Lavocatisaurus* las espinas neurales de las vértebras caudales anteriores son levemente más altas que el centro, y más expandidas anteroposteriormente que transversalmente. En vista lateral las espinas son de forma rectangular y levemente

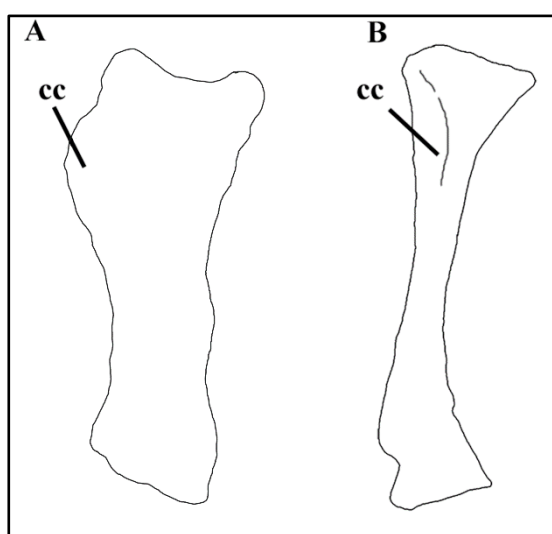


Figura IV.67. Comparación de la tibia de *Lavocatisaurus* (Canudo et al., 2018) MOZ-Pv-1244 (A) con la de *Agustinia* MCF-PVPH-110/02 (B) en vista lateral. Modificado de Salgado et al., 2012. Abrev.: cc, cresta cnemial. No en escala.

inclinadas posteriormente, como en *Agustinia*. Y diferencia de *Agustinia*, las láminas laterales (ll) no son tan expandidas lateralmente y no delimitan fosas profundas entre las láminas prespinales (prsl) y postespinales (posl). Además, en *Lavocatisaurus* el borde anterodorsal de las espinas hay un proceso prominente dorsalmente, el cual está ausente en *Agustinia*.

La tibia de *Lavocatisaurus* (MOZ-PV-1244) está fuertemente comprimida transversalmente y expandida anteroposteriormente y proximalmente, donde la superficie dorsal es de forma ovalada y es más robusta que en *Agustinia* (Fig. IV.67). La cresta cnemial está dirigida anteriormente, presenta un perfil redondeado en vista lateral y está ubicada en una posición relativamente baja. Como en *Lavocatisaurus*, la tibia de *Agustinia* (Fig. IV.50) es laminar, fuertemente comprimida transversalmente y expandida anteroposteriormente, sobre todo en su tercio proximal, donde el margen posterior resulta muy prominente, más que en MOZ-PV-1244. Como en *Lavocatisaurus*, la superficie proximal es de forma ovalada y levemente inclinada anteriormente en vista transversal. En *Agustinia*, la cresta cnemial está dirigida anterolateralmente y no anteriormente como en *Lavocatisaurus*. No obstante, este desplazamiento podría estar acentuado por deformación diagenética, que en el ejemplar de *Agustinia* parece haber estado más marcada que en el ejemplar de la

Formación Rayoso. De la misma manera, la diáfisis de *Lavocatisaurus* (MOZ-PV-1244) es de forma ovalada en sección transversal y más expandida anteroposteriormente que en *Agustinia*, donde presenta un aspecto más redondeado.

En lo que concierne la fíbula de *Lavocatisaurus* (Fig. IV.68), MOZ-PV-1245 es levemente más larga y delgada que la tibia. De la misma forma, como en *Lavocatisaurus* la fíbula de *Agustinia* es delgada, de aspecto laminar y fuertemente comprimida transversalmente, y el tercio proximal del hueso está expandido anteroposteriormente y el margen posterior es fuertemente prominente en vista transversal (Fig. IV.51). Como en *Lavocatisaurus*, la superficie articular de la

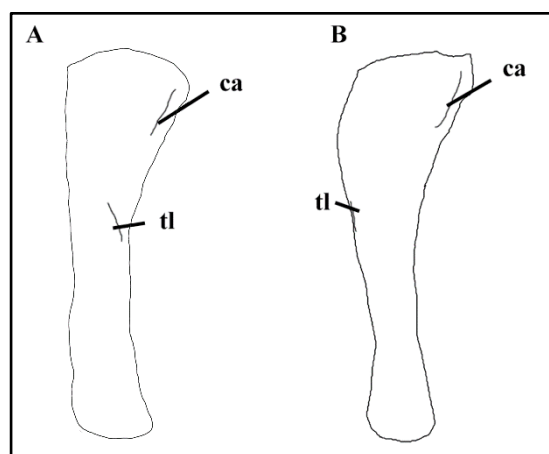


Figura IV.68. Comparación entre la fíbula de *Lavocatisaurus* (Canudo et al., 2018) MOZ-PV-1245 (A) con la de *Agustinia* MCF-PVPH-110/01 (B) en vista mediana. Modificado de Salgado et al., 2012. Abrev.: ca, cresta anterior; tl, trocánter lateral. No en escala.

fíbula de *Agustinia* es comprimida transversalmente, sin embargo, en MCF-PVPH-110/02 es de forma sinusoidal y el margen posteromedial está menos dirigido lateralmente y la cara medial es menos cóncava. En vista transversal, la convexidad de la superficie articular proximal es más prominente anteriormente en *Lavocatisaurus* que en *Agustinia*, donde se ubica en la mitad posterior. En *Agustinia* el trocánter lateral es poco prominente, como en *Lavocatisaurus*, sin embargo, en el espécimen de Cerro de los Leones se ubica a la altura de la diáfisis media y no proximalmente como en *Lavocatisaurus*. Aunque los elementos apendiculares son asignados a un ejemplar juvenil, la morfología general de ambos huesos largos recuerda aquella de la tibia y fíbula de *Agustinia*.

En *Lavocatisaurus* el metatarsiano-I es un hueso corto, robusto, con las epífisis expandidas transversalmente, sobre todo la proximal (Fig. IV.69). La superficie articular proximal es de forma triangular mientras que la distal es cuadrangular e inclinada respecto a la proximal de unos 30°. El metatarsiano-I de *Agustinia* es muy similar al de *Lavocatisaurus* (MOZ-PV-1257), aunque presenta diferencias en la forma y la inclinación de la superficie articular proximal (Fig. IV.52). En *Agustinia* el metatarsiano-I es de forma trapezoidal en vista anterior, con el margen lateral levemente convexo y no recto como en *Lavocatisaurus*, mientras que, en vista dorsoventral, la superficie articular proximal está inclinada anterodorsalmente y no es convexa medialmente como en *Lavocatisaurus* (MOZ-PV-1257). Aunque en *Agustinia* la epífisis distal está incompleta,

la superficie articular parece tener una forma rectangular y los cóndilos no están tan desarrollados como en *Lavocatisaurus*. Por otro lado, en el metatarsiano-I de *Agustinia* se observa una superficie articular en la cara lateral de la epífisis, que está ausente en el ejemplar de la Fm. Rayoso.

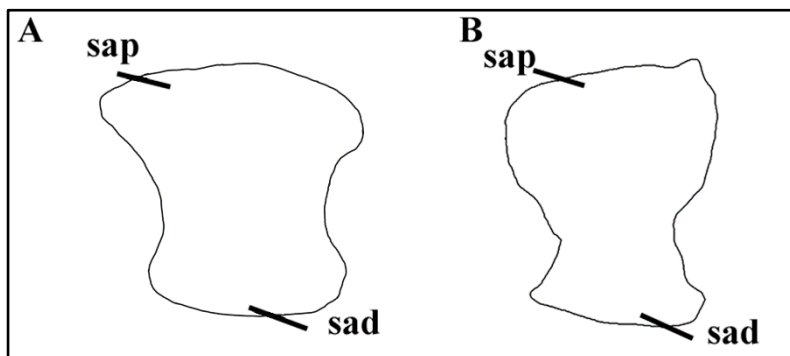


Figura IV.69. Comparación entre el metatarsiano I de *Lavocatisaurus* (Canudo et al., 2018) MOZ-Pv 1257 (A) y el de *Agustinia* MCF-PVPH-110/32 en vista lateral. Modificado de Salgado et al., 2012. Abrev.: sad, superficie articular distal; sap, superficie articular proximal. No en escala.

La superficie proximal es de forma triangular, mientras que la distal es rectangular. Por otro lado, el metatarsiano-III de *Agustinia* (Fig. IV.54) es un hueso alargado, con la epífisis proximal más expandida que la distal, como en *Lavocatisaurus*. Sin embargo, la epífisis proximal en *Agustinia* es levemente convexa, mientras en *Lavocatisaurus* es recta. De la misma forma, la epífisis distal del metatarsiano-III de *Agustinia* es fuertemente inclinada ventralmente mientras que es recta en *Lavocatisaurus*.

Las autapomorfías usadas para formalizar *Lavocatisaurus agrioensis* Canudo et al., 2018 se refieren a caracteres craneanos y de las vértebras caudales medias, por lo tanto, no es posible corroborar la presencia de estos caracteres en el material de *Agustinia*. Por otro lado, *Lavocatisaurus* no presenta vértebras caudales anteriores con margenes dorsolaterales expandidos anteroposteriormente y prominentes lateralmente, ni con profundas fosas espinoprezigapofisiales (sprf) y espinopostzigapofisiales (spof) de forma elíptica y alargadas dorsoventralmente, ni con láminas laterales divergentes distalmente y con forma de “V”, así como tampoco la fíbula presenta la superficie articular proximal de aspecto sinusoidal en vista dorsal y el metatarsiano I no presenta el margen anterior y el posterior alargados distalmente hasta la mitad del hueso y paralelos proximodistalmente en vista lateral, todos caracteres diagnósticos de *Agustinia*. Por lo tanto, las diferentes combinaciones de caracteres plesiomórficos y apomórficos de los elementos comparables de los dos taxones considerados, permiten excluir eventuales sinonimias y considerar ambos especímenes como taxones distintos.

Además, en *Lavocatisaurus* el metatarsiano-III MOZ-PV-1258 es un hueso más largo y delgado que el metatarsiano-I, con ambas epífisis expandidas transversalmente, sobre todo la proximal. La

• **Comparación con *Zapalasauros bonapartei* Salgado, de Souza Carvalho, Garrido, 2006.** Este taxón fue formalizado por Salgado y colaboradores (2006) sobre la base de elementos postcraneanos procedentes del Miembro Piedra Parada de la Formación Amarga, en el centrosur de la Provincia del Neuquén. Los materiales fueron atribuidos a un único ejemplar de saurópodo diplodocoideo y están representados por unos elementos axiales, elementos de la cintura pélvica, y parte del miembro posterior izquierdo. Los autores reconocieron que el material holotipo (Pv-6127-MOZ) presenta caracteres diagnósticos únicos y justificaron la creación de la nueva especie *Zapalasauros*, a través de la identificación de cinco autapomorfías: A) arcos neurales cervicales con una lámina entre la prezigapófisis y la porción zigapofisial de la postzigapófisis, B) arcos neurales cervicales con la lámina postzigodiapofisial (podl) reducida en el sector diapofisial, C) arcos neurales cervicales con la lámina espinoprezigapofisial (sprl) poco desarrollada que no llega al extremo de la espina neural, D) 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, E) vértebras caudales duplican su largo en las primeras vértebras. Análisis posteriores recuperaron a *Zapalasauros* en diferentes posiciones dentro de la familia Rebbachisauridae, tanto basales (Serenó et al., 2007; Carballido et al., 2010; Mannion et al., 2012) como más derivadas (Whitlock, 2011; Torcida Fernández-Baldor et al., 2011). A pesar de estas diferencias, los análisis más recientes concuerdan en considerar a *Zapalasauros* como una forma basal de rebaquisáurido, generalmente estrechamente relacionado a *Histriasaurus* (Wilson y Allain, 2015; Ibiricu et al., 2015; Carballido et al., 2012).

De los elementos que conforman el material tipo de *Zapalasauros*, solamente las espinas caudales anteriores y la tibia izquierda pueden ser comparadas con *Agustinia*. Las espinas neurales de las vértebras caudales anteriores de *Zapalasauros* (Fig. IV.70) son alargadas anteroposteriormente y solo levemente expandidas transversalmente en vista dorsal,

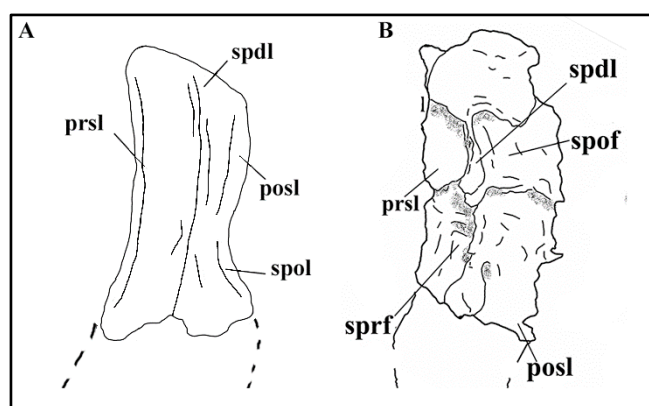


Figura IV.70. Comparación entre la espina neural de la vértebra caudal Ca-06 de *Zapalasauros* (Salgado et al., 2006) MOZ-Pv-6127 (A) y la Ca-06? de *Agustinia* MCD-PVPH-110/15 en vista lateral. Modificado de Salgado et al., 2006.

mientras que en *Agustinia* son de forma cuadrangular, es decir fuertemente expandidas transversalmente en vista dorsal (Fig. IV.20-40). Además, en vista lateral, las espinas de las caudales anteriores de *Agustinia* presentan un complejo de láminas laterales (ll) bien desarrollado dorsoventralmente, los cuales delimitan amplias fosas anteriores (sprf) y posteriores (spof), mientras que en *Zapalasaurus* las caras laterales de las espinas presentan láminas poco desarrolladas o bien prominentes solo en la porción basal de las mismas, donde generalmente se distinguen las láminas espinoprezigapofisiales (sprl) y espinopostzigapofisiales (spol). De hecho, en las caras laterales de unas de las vértebras caudales anteriores de *Zapalasaurus* (PV-6127-MOZ/4-7), hay pequeñas depresiones entre las láminas espinoprezigapofisiales (sprl) y espinopostzigapofisiales (spol), sin embargo, no resultan tan marcadas y amplias como en *Agustinia*. De la misma forma, en *Zapalasaurus* las láminas espinoprezigapofisiales (sprl) y espinopostzigapofisiales (spol) son delgadas y bien distintas a lo largo de la serie caudal, sobre todo en la porción basal de las espinas, mientras que en *Agustinia* forman con las crestas prespinal (prsr) y

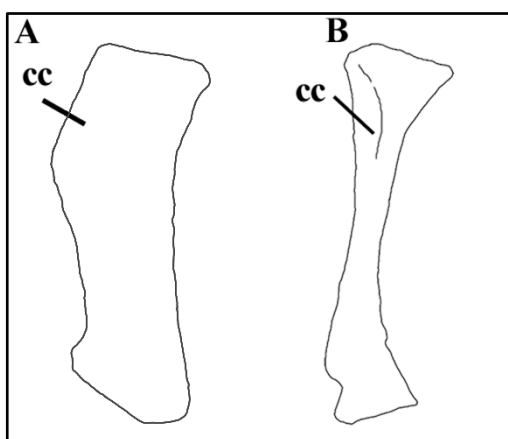


Figura IV.71. Comparación de la tibia de *Zapalasaurus* (Salgado et al., 2006) MOZ-Pv-6127 (A) y la de *Agustinia* MCF-PVPH-110/02 en vista lateral. Modificado de Salgado et al., 2006. Abrev.: cc, cresta cnemial. No en escala.

postespinal (posr) un complejo de láminas robusto, muy prominente y de aspecto rugoso, particularmente más ancho distalmente. Por último, los ápices de las espinas caudales de *Zapalasaurus* presentan la porción anterior en posición más alta que la posterior en vista lateral (autapomorfía D, Salgado et al., 2006), condición que se contrapone a la de *Agustinia* donde, a pesar de no presentar centros vertebrales, las espinas neurales parecen presentar la superficie dorsal con la porción posterior más alta que la anterior en vista lateral.

Por lo que concierne la tibia (Fig. IV.71), los dos elementos comparados (MCF-PVPH-110/02 de *Agustinia* y PV-6127-MOZ de *Zapalasaurus*) comparten algunos caracteres morfológicos, como: las epífisis proximales alargadas anteroposteriormente y comprimidas transversalmente en vista dorsal, las diáfisis comprimidas transversalmente, y las caras posteriores de las diáfisis marcadamente cóncavas en vista lateral. Sin embargo, la superficie articular proximal de la tibia de *Agustinia* (Fig. IV.50) está inclinada posteriormente en vista lateral, mientras que en *Zapalasaurus* está inclinada anteriormente. De la misma forma, en *Agustinia* la diáfisis es más alargada y delgada que

en *Zapalasaurus*, así como la epífisis distal es delgada, comprimida transversalmente y poco expandida anteroposteriormente en *Agustinia*, mientras que en *Zapalasaurus* es robusta y expandida respecto a la diáfisis, particularmente en su porción anterior. Por último, la cresta cnemial en *Agustinia* está dirigida anterolateralmente y se ubica en el tercio proximal de la tibia, mientras que en *Zapalasaurus*, aunque incompleta, está dirigida anteriormente y se ubica en la mitad proximal del hueso.

A pesar de unas ciertas semejanzas morfológicas entre los elementos de *Agustinia* y *Zapalasaurus*, como la forma alargada de las espinas neurales caudales y las tibias comprimidas transversalmente, la falta de correspondencia de caracteres autapomórficos y diferentes combinaciones de caracteres plesiomórficos y apomórficos permiten diferenciar ambos taxones.

IV.4.2.2. Comparación con otros rebaquisáuridos

A continuación, se expone la comparación entre *Agustinia* y otros rebaquisáuridos presentes en el registro fósil tanto de Gondwana como de Laurasia, y recuperados tras los resultados obtenidos con el análisis filogenético desarrollado en este trabajo de tesis doctoral. A tal respecto, en esta sección no se incluye a *Histriasaurus*, taxón del Cretácico Inferior de Europa que, aunque considerado consensualmente en bibliografía como el representante más basal de la familia Rebbachisauridae, en el presente trabajo se recupera como diplodocoideo basal y en posición más derivada que *Haplocanthosaurus*.

- **Comparación con *Amazonsaurus maranhensis* Carvalho, dos Santos Avilla, Salgado, 2003.** Este taxón procedente de la Formación Itapecuru del Aptiano-Albiano de Brasil está representado por algunos elementos axiales comparables con el holotipo de *Agustinia*, tales como: una espina neural dorsal (MN 4558-V), dos espinas neurales de vértebras caudales anteriores (UFRJ-DG 58-R/7, 8a y 8b) y unas costillas dorsales (MN 4562-V).

La espina neural dorsal de *Amazonsaurus* (Fig. IV.72) presenta láminas prespinales (prsl) y postespinales (posl) más prominentes que las laterales (ll), identificadas como láminas espinodiapofisiales (spdl) por los autores (Carvalho et al., 2003), condición opuesta a la de *Agustinia*, donde las espinas resultan más expandidas transversalmente

que anteroposteriormente (Fig. IV.3-8). Además, los bordes de las láminas neurales no resultan particularmente expandidos en *Amazonaurus*, y no delimitan amplias y profundas fosas, sobre todo distalmente, como en *Agustinia*. De hecho, en las caudales anteriores de *Amazonaurus* las láminas neurales son prominentes, dispuestas orthogonalmente y delimitan fosas neurales, como en *Agustinia* (Fig. IV.20-40). Sin embargo, a diferencia de éste, las fosas resultan bien marcadas solo a la base de la espina y no también en el ápice. Además, *Amazonaurus* difiere del taxón de Cerro de los Leones por la composición de las láminas laterales (ll), siendo formadas por la fusión de las láminas postzigodiapofisiales (podl) y las espinoprezigapofisiales (sprl), mientras

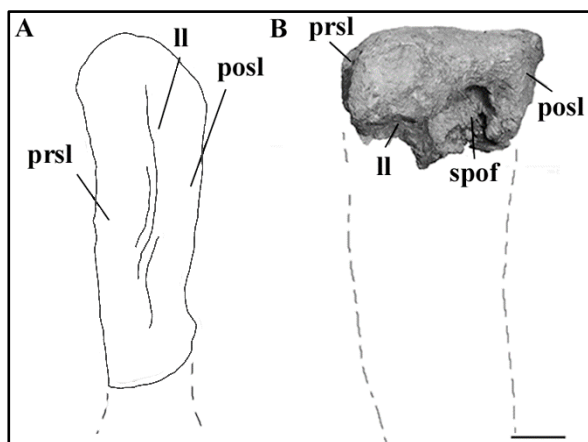


Figura IV.72. Comparación entre la espina neural de la vértebra caudal anterior de *Amazonosaurus* UFRJ-DG 58-R/7 (A) y la de *Agustinia* MCF-PVPH-110/14 en vista lateral (B). Modificado de Carvalho et al., 2003. Abrev.: ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal; spof, fosa espinopostzigapofisial. No en escala.

que en *Agustinia* resultan formadas, por lo menos en algunas caudales, por la fusión de la lámina espinopostzigapofisial lateral (lat. spol) y, tentativamente, la espinodiapofisial (spdl). Por último, los ápices de las espinas neurales de las caudales anteriores de *Amazonosaurus* presentan la superficie dorsal convexa, y no recta como en *Agustinia*. Por lo que concierne las costillas dorsales, las de *Amazonosaurus* presentan capitula inclinados con ángulos mayores respecto a los de *Agustinia* (Fig. IV.43-48), y vástagos menos comprimidos que los del taxón de Cerro de los Leones. Sin embargo, hay que tener en cuenta que la morfología de estos elementos depende estrechamente de la posición en la secuencia dorsal y que las costillas dorsales de *Agustinia* presentan fuertes alteraciones diagenéticas.

Por último, la diagnosis del taxón del Cretácico Inferior de Brasil incluye autapomorfías en las caudales anteriores que no se reconocen en *Agustinia*, como la presencia de espinas angostas e inclinadas posteriormente, y de láminas laterales formadas por las láminas espinoprezigapofisiales (sprl) y postzigodiapofisiales (podl), cuyas superficies anteriores son cóncavas y las posteriores convexas (Carvalho et al., 2003).

- **Comparación con *Cathartesaura anaerobica* Gallina y Apesteguía, 2005.** De este taxón del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina se conocen algunos elementos

axiales y apendiculares en mal estado de preservación, de los cuales lo único comparable con los materiales de *Agustinia* está representado por una vértebra caudal anterior casi completa (MPCA- 232).

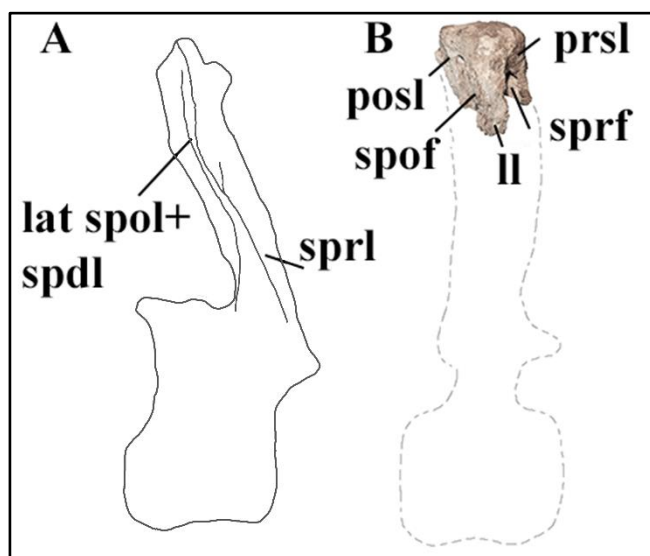


Figura IV.73. Comparación de la espina neural de la vértebra caudal anterior de *Cathartesaura* (Gallina y Apesteguía, 2005) MPCA- 232 (A) y la de *Agustinia* MCF-PVPH-110/15 en vista lateral (B). Modificado de Gallina y Apesteguía, 2005. Abrev.: lat spol, lámina espinopostzigapofisial lateral; ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal; spof, fosa espinopostzigapofisial; sprl, lámina espinoprezigapofisial. No en escala.

La espina neural de la caudal anterior de *Cathartesaura* (Fig. IV.73) comparte con el taxón de Cerro de los Leones la disposición ortogonal de las láminas neurales y la presencia de fosas profundas delimitadas por la expansión de los bordes de las mismas láminas (Fig. IV.20-40). Sin embargo, en *Cathartesaura* las fosas son más profundas en la base de la espina, y no en el ápice como en *Agustinia*.

La cara anterior de la espina es cóncava y la posterior es convexa en vista lateral, mientras que en *Agustinia* ambas caras son rectas, por

lo menos en la mayoría de los elementos. En la diagnosis de *Cathartesaura*, la presencia de una lámina lateral (ll) compuesta por la fusión de la lámina espinoprezygapofisial (sprl), espinopostzigapofisial lateral (lat. spol) y espinodiapofisial (spdl) representaría una autapomorfia, sin embargo la naturaleza incompleta de los elementos axiales de *Agustinia* no permite acertar la inclusión de la lámina espinoprezygapofisial (sprl) en el complejo de la lámina lateral (ll), la cual resulta formada tentativamente por las láminas espinopostzigapofisial lateral (lat. spol) y la espinodiapofisial (spdl), por lo menos en algunos elementos (p.e., MCF-PVPH-110/17).

- **Comparación con *Demandasaurus darwini* Torcida, Canudo, Huerta, Montero, Suberbiola, Salgado, 2011.** Entre los elementos craneanos y postcraneanos de este rebaquisáurido del Cretácico Inferior de España (MDS–RVII-varios números; ver Anexo para el detalle de la composición osteológica), las costillas y las espinas neurales

de algunas vértebras caudales son comparables con el material tipo de *Agustinia*. *Demandasaurus* se formalizó sobre la base de nueve autapomorfias (Torcida et al., 2011), sin embargo, ninguno de estos caracteres diagnósticos se pueden corroborar en los materiales tipo de *Agustinia* por falta de los elementos de comparación.

Las costillas cervicales de *Demandasaurus* (por ej., MDS–RVII, 811) presentan *tuberculum* y *capitulum*

comprimidos transversalmente y dispuestos en un ángulo menor de 90° en vista lateral, como en *Agustinia* (Fig. IV.42 y 74). Sin embargo, en *Agustinia* el *tuberculum* y en *vástago* resultan más inclinados medialmente, y en vista proximal no hay un proceso anterior a la base del *tuberculum* tan prominente como en *Demandasaurus*. Por otro lado, las costillas dorsales de *Demandasaurus* (por ej., MDS–RVII, 364) son delgadas, con *tuberculum* y *capitulum* robustos y de sección ovalada, conectados por una delgada

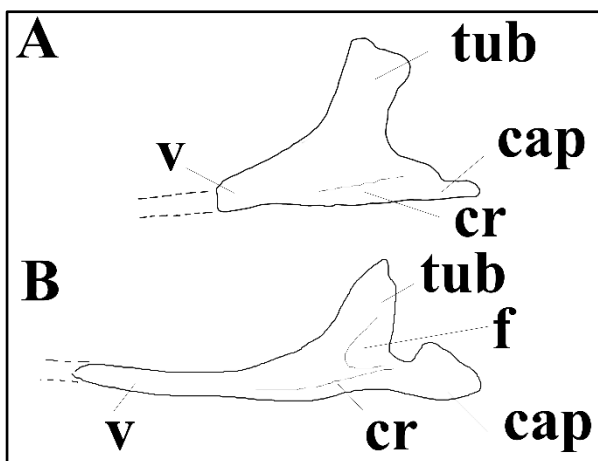


Figura IV.74. Comparación entre la costilla cervical de *Demandasaurus* (Canudo et al., 2008) MDS–RVII, 811 (A) y la de *Agustinia* MCF-PVPH-110/10 en vista mediana (B). Modificado de Canudo et al., 2008. Abrev.: cap, *capitulum*; cr, *cresta*; f, *fosa*; tub, *tuberculum*; v, *vástago*. No en escala.

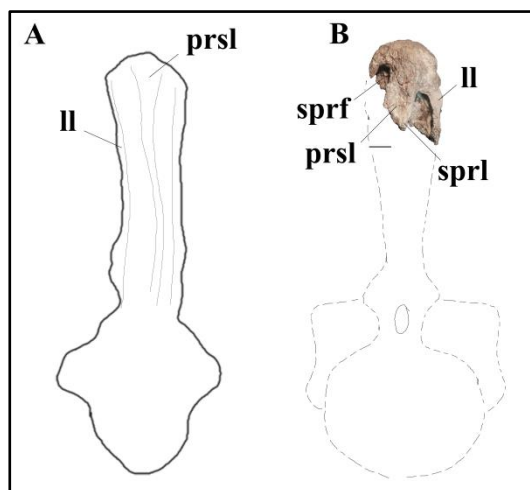


Figura IV.75. Comparación entre la espina neural de la vértebra caudal anterior de *Demandasaurus* (Canudo et al., 2008) MDS–RVII-605 (A) y la de *Agustinia* MCF-PVPH-110/16 en vista anterior (B). Modificado de Canudo et al., 2008. Abrev.: ll, *lámina lateral*; prsl, *lámina prespinal*; sprf, *fosa espinoprezigapofisial*; sprl, *lámina espinoprezigapofisial*. No en escala.

lámينا en la cual se abre un área deprimida. Aunque en ambos taxones faltan neumatoporos, las costillas dorsales de *Agustinia* son laminares, con *vástagos*, *capitula* y *tubercula* fuertemente comprimidos transversalmente (Fig. IV.43-48).

Por lo que concierne las vértebras caudales anteriores, las espinas neurales de *Demandasaurus* (p.e. MDS–RVII-605 y 610) recuerdan las de *Agustinia*, sobre todo por la disposición tetraradiada de las láminas neurales, la presencia de láminas medias posteriores más prominentes que las anteriores en vista dorsal, y de bordes de las

láminas particularmente robustos y rugosos a la altura de los márgenes dorsolaterales de las espinas (Fig. IV.20-40 y 75). Aunque hay fosas entre las láminas neurales de las espinas caudales de *Demandasaurus*, en *Agustinia* éstas resultan más profundas apicalmente, donde los bordes de las láminas son más expandidos sobre todo anteroposteriormente. La espina caudal anterior de *Demandasaurus* recuerda mucho a las últimas espinas caudales anteriores de *Agustinia* (por ej., MCF-PVPH-110/19; Fig. IV.39-40), sobre todo por las depresiones basales en proximidad de las prezigapófisis y de las postzigapófisis en vista lateral. Además, en ambos taxones, las bases de las espinas neurales son levemente comprimidas lateralmente. Sin embargo, las espinas de *Agustinia* son más expandidas anteroposteriormente, presentan superficie dorsales rectas y no convexas como en *Demandasaurus*, y faltan de un proceso triangular lateral en el tercio distal de las espinas. Además, las láminas laterales (ll) de las caudales de *Demandasaurus* resultan compuestas por la fusión de las láminas espinodiapofisiales (spdl) y espinopostzigapofisiales (spol), y no por las láminas espinopostzigapofisiales laterales (lat. spol) y espinodiapofisiales (spdl), como en *Agustinia*.

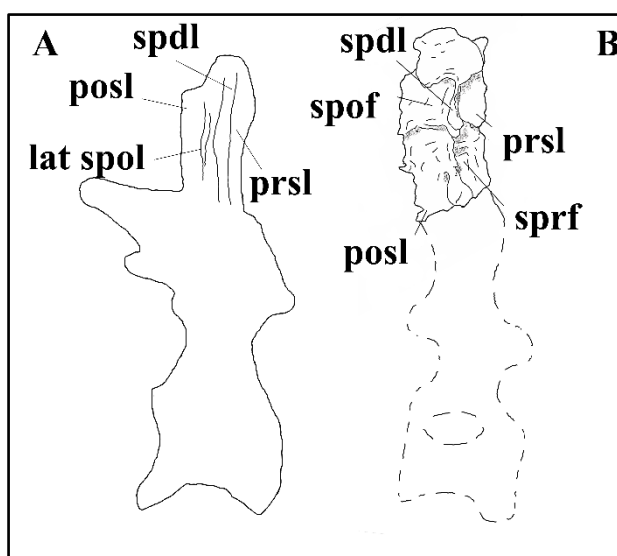


Figura IV.76. Comparación entre la espina neural de la vértebra dorsal medio-posterior de *Katepsaurus* (Ibiricu et al., 2013) UNPSJB-PV 1007/4 (A) y la de *Agustinia* MCF-PVPH-110/22 en vista lateral (B). Modificado de Ibiricu et al., 2013. Abrev.: lat spol, lámina espinopostzigapofisial lateral; ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal; spof, fosa espinopostzigapofisial; sprf, lámina espinoprezygapofisial. No en escala.

- **Comparacion con *Katepsaurus goicoecheai* Ibiricu, Casal, Martinez, Lamanna, Luna, Salgado, 2013.** Entre los elementos postcraneanos que conforman el material tipo de este espécimen del Cretácico Superior de Argentina (UNPSJB-PV 1007), varios arcos neurales de vértebras dorsales y caudales pueden ser utilizados para comparaciones morfológicas con los correspondientes de *Agustinia*. Según la diagnosis revisada (Ibiricu et al., 2015), *Katepsaurus* se diagnostica sobre la base de seis autapomorfías, sin embargo, todas estas se refieren a caracteres diagnósticos propios de centros vértebrales y de procesos transversos que no se preservaron en *Agustinia*.

La vértebra dorsal medio-posterior de *Katepensaurus* (Fig. IV.76) presenta una espina neural incompleta, levemente más ancha que larga, por los menos en los dos tercios basales, y con las láminas neurales que se disponen de forma tetraradiada, de forma parecida a *Agustinia* (Fig. IV.3-8). Sin embargo, a diferencia de éste, las espinas dorsales presentan láminas espinodiapofisiales (spdl) y espinopostzigapofisiales laterales (lat. spol) en la cara lateral, y un complejo de láminas medias posteriores (med. spol+posl) opuesta a la lámina prespinal (prsl). Por otro lado, en la vértebra dorsal medio-posterior UNPSJB-PV 1007/4 la espina neural es casi completa y hay fosas alargadas dorsoventralmente, particularmente profundas dorsalmente, y delimitadas por los bordes de las láminas neurales expandidos anteroposteriormente, sobre todo en la porción dorsal de las láminas, como en *Agustinia*. Sin embargo, en *Katepensaurus* no se evidencian fosas y/o láminas accesorias tanto a lo largo de las láminas prespinales (prsl) y postespinales (posl), como de las láminas en las caras laterales de las espinas neurales.

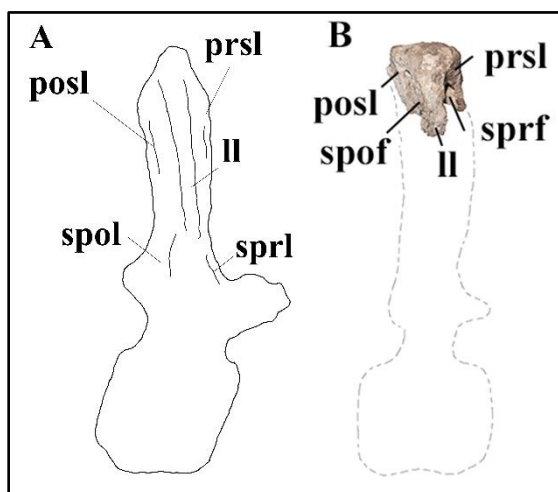


Figura IV.77. Comparación entre la espina neural de la vértebra caudal anterior de *Katepensaurus* UNPSJB-PV 1007/7 (A) y la de *Agustinia* MCF-PVPH-110/16 en vista lateral (B). Modificado de Ibiricu et al., 2013. Abrev.: ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal; spof, fosa espinopostzigapofisial; sprl, lámina espinoprezigapofisial. No en escala.

Por otro lado, las espinas neurales de las vértebras caudales anteriores de *Katepensaurus* (p.e., UNPSJB-PV 1007/7-8) presentan láminas neurales robustas, particularmente expandidas apicalmente y dispuestas ortogonalmente entre sí (Fig. IV.77), como en *Agustinia* (Fig. IV.20-40). El ápice de las espinas neurales es generalmente incompleto, pero probablemente convexo en vista lateral, como en el espécimen de Cerro de los Leones. En las vértebras de *Katepensaurus*, el complejo de láminas medias anteriores es robusto, apicalmente expandido transversalmente y bien prominente, con las láminas espinoprezigapofisiales (sprl) delimitando una amplia superficie rugosa mediana, de forma parecida al complejo de las crestas prespinales (prsr) y de las láminas espinoprezigapofisiales (sprl) presente en *Agustinia*. Sin embargo, en la cara posterior de las espinas neurales de *Katepensaurus* hay amplias láminas

espinopostzigapofisales (spol) simples, y no divididas en medias y laterales como en algunos elementos caudales de *Agustinia* (por ej., MCF-PVPH-110/16-19; Fig. IV.31-40). Además, a diferencia de *Agustinia*, en las caudales anteriores de *Katepensaurus* no hay amplias fosas alargadas dorsoventralmente y delimitadas apicalmente por las expansiones de los bordes de las láminas neurales. Por último, las espinas neurales del espécimen de Cerro de los Leones no presentan una prominencia apicolateral, considerada tentativamente en *Katepensaurus* como un proceso triangular lateral (tlp?, figuras 9 y 11, Ibiricu et al., 2013).

- **Comparación con *Limaysaurus tessonei* (Calvo y Salgado, 1995).** De este taxón del Cenomaniano-Turoniano de la Cuenca Neuquina se conoce un esqueleto casi completo y parcialmente articulado (MUCPv-205), con elementos craneanos y postcraneanos en buenas condiciones de preservación. *Limaysaurus* está soportado por

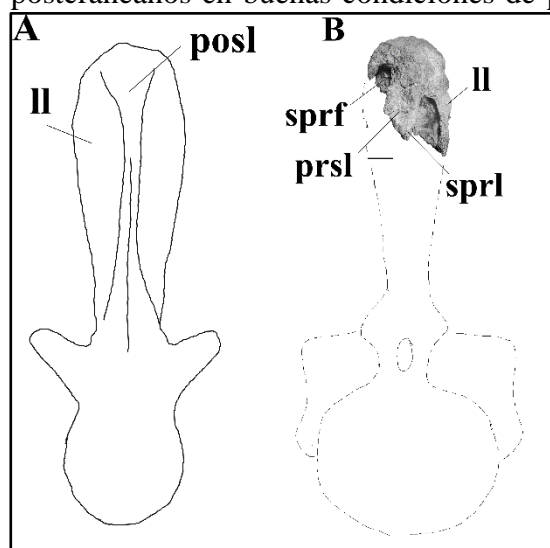


Figura IV.78. Comparación entre la espina neural de la vértebra caudal anterior de *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995) MUCPv-153 (A) en vista posterior y la de *Agustinia* MCF-PVPH-110/17 en vista anterior. Modificado de Calvo y Salgado, 1995. Abrev.: ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal; spof, fosa espinopostzigapofisial; spri, lámina espinoprezigapofisial. No en escala.

una serie de autapomorfias craneanas y postcraneanas que no pueden ser corroboradas en el material tipo de *Agustinia*, tanto por falta de elementos comparables como por la naturaleza incompleta de los mismos (por ej. espinas neurales de dorsales posteriores).

Las espinas neurales de las dorsales posteriores de *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995) presentan láminas prespinal

(prsl), postespinal (posl) y espinodiapofisiales (spdl) bien desarrolladas y dispuestas ortogonalmente, como en *Agustinia*, aunque en el taxón de Cerro de los Leones no es posible acertar la naturaleza y la composición de las láminas en las caras

laterales en los elementos incompletos preservados (Fig. IV.3-8). Sin embargo, las espinas neurales de las caudales anteriores (Fig. IV.78) presentan láminas neurales dispuestas ortogonalmente y que delimitan fosas profundas, superficies dorsales convexas en vista anterior, y las caras anteriores y posteriores rectas en vista lateral, como en *Agustinia* (Fig. IV.20-40). De la misma forma, las espinas de las caudales anteriores presentan láminas espinopostzigapofisiales medias (med. spol) en la cara posterior, y

láminas espinopostzigapofisiales laterales (lat. spol) forman un complejo de láminas laterales (ll) junto probablemente a las láminas espinodiapofisiales (spdl), como en *Agustinia*. Sin embargo, a diferencia del taxón de Cerro de los Leones, en *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995) los bordes de las láminas neurales no están fuertemente expandidos delimitando fosas neurales, sobre todo apicalmente, y no hay fosas y láminas accesorias entre las láminas laterales (ll) y las láminas en las caras anteriores y posteriores.

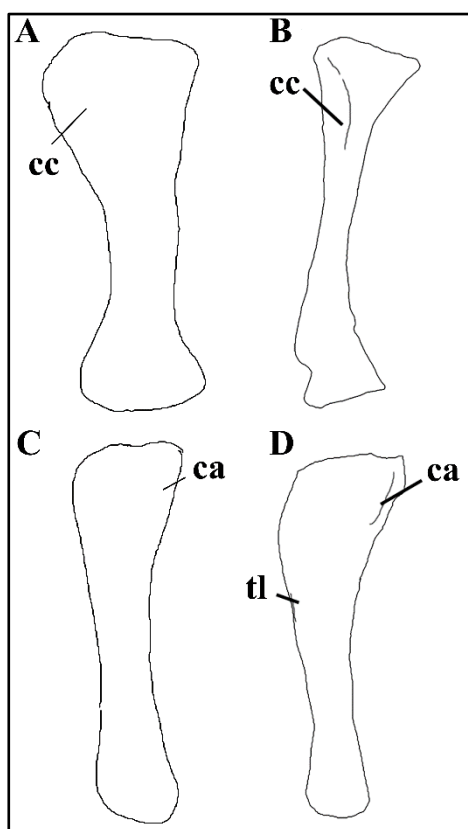


Figura IV.79. Comparación entre la tibia y la fíbula de *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995) MUCPv-153 (A, C) y las de *Agustinia* MCF-PVPH-110/01-02 en cista lateral (B) y mediana (D). Modificado de Calvo y Salgado, 1995. Abrev.: ca, cresta anterior; cc, cresta cnemial; tl, trocánter lateral. No en escala.

Entre los elementos apendiculares, la tibia de *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995; Fig. IV.79A) presenta la superficie articular proximal alargada anteroposteriormente en vista dorsal, como en *Agustinia* (Fig. IV.50), mientras en vista lateral resulta menos convexa e inclinada anteriormente que en este género. En *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995) la cresta cnemial presenta un perfil redondeado en vista lateral y resulta más expandida y dirigida anteriormente que en *Agustinia*, donde la cresta cnemial es corta y dirigida anterolateralmente, aunque es probable que esta condición haya sido alterada diagenéticamente. La diáfisis es comprimida lateralmente en *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995) mientras que en *Agustinia* es de forma de “D”, con la cara posterior de recta a levemente cóncava. Aunque incompleta y fuertemente alterada, la epífisis distal resulta más expandida anteroposteriormente en *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995) que en *Agustinia*.

Por lo que concierne a la fíbula, en *Limaysaurus* (Fig. IV.79C) es comprimida transversalmente, con la superficie proximal expandida antero-posteriormente en vista dorsal, como en *Agustinia* (Fig. IV.51). Sin embargo, en el taxón de Cerro de los Leones, el tercio proximal de la fíbula es más expandido anteroposteriormente en vista lateral y la superficie articular proximal es más comprimida transversalmente que en *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995). Además, la cara mediana es convexa proximalmente y plana distalmente mientras que en *Agustinia* resulta cóncava proximalmente y convexa

distalmente. En ambos taxones la inserción del trocánter lateral se ubica aproximadamente a la mitad de la cara lateral del hueso.

En *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995) el metatarsiano I es el más corto y robusto de la serie, con la superficie articular proximal levemente más expandida anteroposteriormente que transversalmente y la distal más transversalmente que anteroposteriormente (Fig. IV.80), como en *Agustinia* (Fig. IV.52). Sin embargo, el metatarsiano I del ejemplar de Cerro

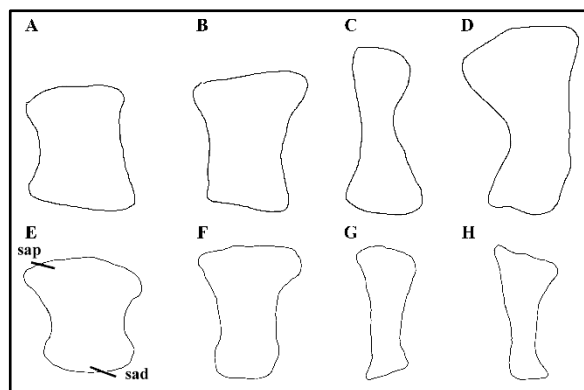


Figura IV.80. Comparación entre los metatarsianos I (A, E), Mt-II (B, F), Mt-IV (C, G), y Mt-V (D, H) de *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995) MUCPy-153 y *Agustinia* MCF-PVPH-110/33-37. Modificado de Calvo y Salgado, 1995. Abrev.: sad, superficie articular distal; sap, superficie articular proximal. No en escala.

de los Leones presenta la diáfisis comprimida transversalmente en el tercio distal, mientras que en *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995) lo es a la altura de la diáfisis media. El metatarsiano II de *Limaysaurus* (Fig. IV.80) es robusto, solo levemente más largo que el metatarsiano-I, y con la superficie articular proximal más alargada anteroposteriormente que la distal, como en *Agustinia* (Fig. IV.53). Sin embargo, en el taxón de Cerro de los Leones la superficie proximal es menos inclinada anteriormente que en *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995), y no hay una cresta robusta en la cara dorsal del tercio distal del elemento. En *Limaysaurus* el metatarsiano IV (Fig. IV.80B) es más largo y delgado que el metatarsiano II y presenta una superficie articular proximal recta, como en *Agustinia* (Fig. IV.55). Sin embargo, en *Agustinia* la diáfisis es comprimida transversalmente a la altura del tercio distal, mientras que en *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995) la diáfisis media es comprimida. Por otro lado, la superficie articular distal es convexa en *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995) mientras que es recta y fuertemente inclinada posteriormente en *Agustinia*.

- **Comparación con *Nigersaurus taqueti* Sereno, Beck, Dutheil, Larsson, Lyon, Moussa, Sadleir, Sidor, Varricchio, Wilson, Wilson, 1999.** En la espera de una más amplia descripción del material tipo de este rebaquisáurido del Cretácico Inferior de África, la comparación con *Agustinia* se basa sobre la descripción preliminar del taxón (Sereno et al., 1999) y las imágenes presentes en bibliografía (por ej., Wilson et al., 2011; y en el portal [Digimorph \(\[http://digimorph.org/specimens/Nigersaurus_taqeti/dorsal_vertebra/\]\(http://digimorph.org/specimens/Nigersaurus_taqeti/dorsal_vertebra/\)\)](http://digimorph.org/specimens/Nigersaurus_taqeti/dorsal_vertebra/)).

A tal propósito, *Nigersaurus* presenta la espina neural de las vértebras caudales

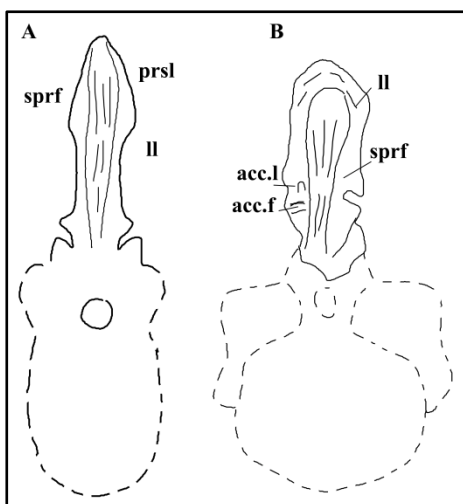


Figura IV.81. Comparación entre la espina neural de la vértebra caudal anterior de *Nigersaurus* (Sereno et al., 1999) MNN GAD-516 (A) y la de *Agustinia* MCF-PVPH-110/17 en vista anterior (B). Modificado de Wilson et al., 2011. Abrev.: ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal; spof, fosa espinopostzigapofisial; sprl, lámina espinoprezigapofisial. No en escala.

anteriores alargada anteroposteriormente y comprimida transversalmente en vista dorsal, con las láminas neurales dispuestas ortogonalmente entre si (Fig. IV.81), como en *Agustinia* (Fig. IV.20-40). Además, las láminas anteriores y posteriores medianas son amplias, rugosas, y prominentes, sobre todo apicalmente, de forma parecida a los complejos laminares vistos en *Agustinia*. La lámina espinopostzigapofisial (spol)

está dividida en una rama media (med. spol) y una lateral (lat. spol), como en algunos elementos caudales de *Agustinia* (MCF-PVPH-110/16-20; Fig. IV.33-40). Sin embargo, en *Nigersaurus* no

hay fosas alargadas dorsoventralmente entre las láminas neurales, y las láminas laterales (ll) resultan formadas por las láminas

espinoprezigapofisiales (spr) y las espinopostzigapofisiales laterales (lat. spol), por lo que se diferencia de *Agustinia* donde las láminas espinoprezigapofisiales (sprl) no forman parte de las láminas laterales (ll).

- **Comparación con *Rebbachisaurus garasbae* Lavocat, 1954.** De este taxón del norte de África se conocen algunos elementos axiales comparables con el material tipo de *Agustinia*, tales como: una vértebra dorsal posterior (MNHN-MRS 1958), dos espinas neurales dorsales (MNHN-MRS 1991 y 2000), tres espinas neurales sacras fusionadas entre si (MNHN-MRS 1999), y dos espinas neurales caudales (MNHN-MRS 1988 y 1997). Entre las autapomorfías que soportan la validez taxonómica de *Rebbachisaurus* Lavocat, 1954, la presencia de láminas laterales (ll) con bordes inclinados posteriormente, sobre todo apicalmente (autapomorfia n°5), y la presencia de forámenes entre las láminas (autapomorfia n°6) de las espinas neurales de las dorsales medio-posteriores, representan los únicos caracteres comparables con *Agustinia*. Sin embargo, en el taxón de Cerro de los Leones las láminas laterales (ll) resultan expandidas anteroposteriormente en la porción apical de las espinas neurales, y no es posible corroborar el origen neumático de los forámenes presentes entre las láminas de los elementos dorsales a causa del precario estado de preservación de los elementos.

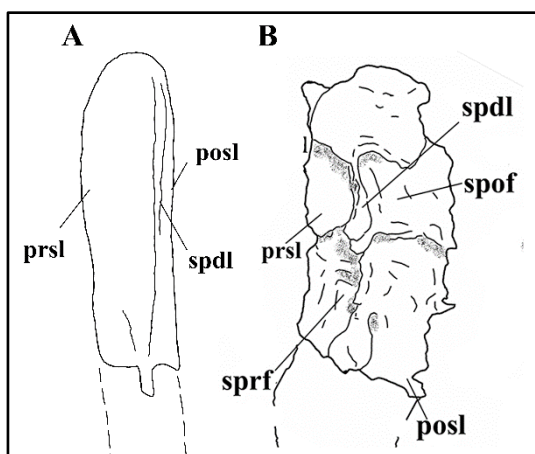


Figura IV.82. Comparación entre la espina neural de la vértebra dorsal medio-posterior de *Rebbachisaurus* (Lavocat, 1954) MNHN-MRS 1991 (A) y la de *Agustinia* MCF-PVPH-110/22 en vista lateral (B). Modificado de Wilson y Allain, 2015. Abrev.: lat spo, lámina espinopostzigapofisial lateral; ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal; spof, fosa espinopostzigapofisial; sprf, lámina espinoprezigapofisial. No en escala. Espina neural de vértebra dorsal de. Modificada de Wilson y Allain, 2015.

Rebbachisaurus presenta las espinas neurales de las vértebras dorsales más anchas que largas en vista dorsal, con las láminas en las caras laterales, la lámina prespinal (prsl) y la postespinal (posl) dispuestas de manera tetra radiada, de forma parecida al ejemplar de Cerro de los Leones (Fig. IV.3-8). Al mismo tiempo, en las espinas neurales dorsales posteriores MNHN-MRS 1991 y 2000 hay pequeñas fosas y láminas accesorias (Fig. IV.82), como en *Agustinia* (MCF-PVPH-12 y MCF-PVPH110/21-23; Fig. IV.3-8). Sin embargo, en *Agustinia* las fosas entre las láminas neurales son más profundas y delimitadas, sobre todo apicalmente, por la expansión anteroposteior de los bordes dorsolaterales, estos últimos notablemente más marcados que en *Rebbachisaurus*.

Las espinas neurales sacras de *Rebbachisaurus* (Fig. IV.83) presentan láminas dispuestas ortogonalmente, láminas laterales (ll) con márgenes expandidos anteroposteriormente y divergentes hacia el ápice de la espina en vista lateral, y una serie de pequeñas fosas y láminas accesorias sobre todo en proximidad de las láminas laterales (ll), como en *Agustinia* (Fig. IV.9-15). Sin embargo, por la falta de las porciones más apicales de las espinas sacras de *Rebbachisaurus* Lavocat, 1954, no es posible corroborar la morfología de la superficie dorsal ni el grado de expansión de las láminas laterales (ll). Por otro lado, las espinas neurales de las caudales anteriores de *Rebbachisaurus* presentan una distribución tetra radiada de las láminas neurales y resultan más anchas que largas en vista dorsal, como en *Agustinia* Fig. IV.20-40). Sin embargo, en

las espinas neurales de las caudales anteriores de *Rebbachisaurus* presentan una distribución tetra radiada de las láminas neurales y resultan más anchas que largas en vista dorsal, como en *Agustinia* Fig. IV.20-40). Sin embargo, en

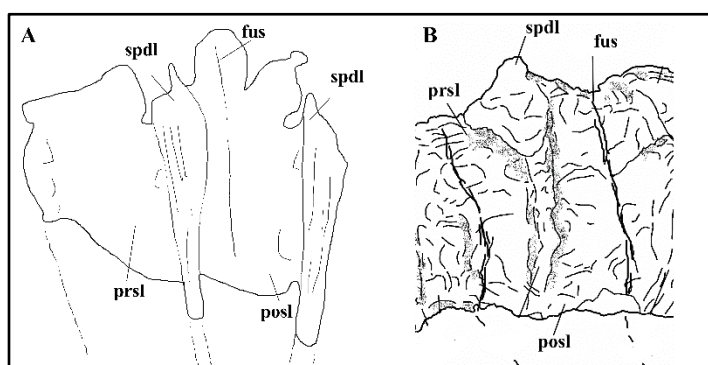


Figura IV.83. Comparación entre las espinas neurales de las vértebras sacras de *Rebbachisaurus* (Lavocat, 1954) MNHN-MRS 1999 (A) y las de *Agustinia* MCF-PVPH-110/25-27 (B) en vista lateral. Modificada de Wilson y Allain, 2015. Abrev.: fus, láminas fusionadas; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal; spdl, lámina espinodiapofisial. No en escala.

este último los ápices de las espinas neurales son más robustos por la expansión dorsal de los bordes de las láminas y las espinas resultan más largas en vista lateral que en *Rebbachisaurus* por la expansión de las láminas espinoprezigapofisiales (sprl; Wilson y Allain, 2015) y espinopostzigapofisiales (spol). Además, en *Agustinia* las caras anteriores y posteriores de las espinas presentan tentativamente complejos laminares formados por crestas prespinales (prsr) y postespinales (posr) delimitadas por láminas espinopreszigapofisiales (sprl) y espinopostzigapofisiales (spol), respectivamente, y no por láminas prespinales (prsl) y postespinales (posl) indivisas, como en *Rebbachisaurus* (Wilson y Allain, 2015).

• **Comparación con *Tataouinea hannibalis* Fanti, Cau, Hassine, Contessi, 2013.**

Por la arquitectura general de las espinas neurales sacras y caudales, el desarrollo y la disposición de las láminas y de las fosas neurales, este taxón del Cretácico Inferior de Túnez representa el rebaquisáurido más parecido a *Agustinia*. De hecho, las espinas sacras de *Tataouinea* presentan

láminas neurales dispuestas ortogonalmente, con bordes expandidos que delimitan profundas fosas neurales sobre todo apicalmente y lateralmente, y una serie de láminas y fosas accesorias de diferente forma y tamaño.

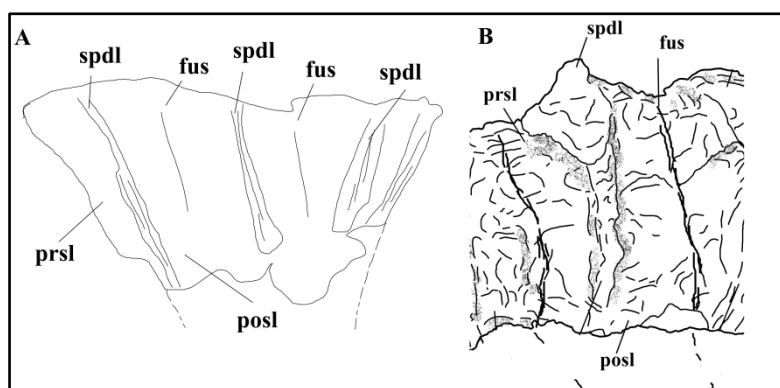


Figura IV.84. Comparación entre las espinas neurales de las vértebras sacras de *Tataouinea* (Fanti et al., 2013) ONM DT (A) con las de *Agustinia* MCF-PVPH-110/25-27 Modificado de Fanti et al., 2015. Abrev.: fus, láminas fusionadas; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal; spdl, lámina espinodiapofisial. No en escala.

Las láminas laterales (ll) se desarrollan a lo largo de todas las espinas sacras y presentan bordes levemente dirigidos posteriormente (Fig. IV.84), como en *Agustinia* (Fig.IV.9-15). En *Tataouinea* los complejos laminares anteriores y posteriores son amplios y rugosos, con las láminas espinoprezigapofisiales divergentes apicalmente, condición que no puede corroborarse en *Agustinia* por presentar todos los elementos fusionados o todavía incluidos en la matriz.

De forma parecida a las espinas sacras, las caudales anteriores de *Tataouinea* (Fig. IV.85) presentan espinas neurales alargadas proximodistalmente, con láminas neurales prominentes y dispuestas ortogonalmente entre sí, complejos laminares anteriores y

posteriores de superficies prominentes y rugosas apicalmente, así como ápices expandidos lateralmente, como en *Agustinia* (Fig. IV.20-40). En vista lateral, las láminas laterales (ll) se disponen en la mitad posterior de la espina, tanto que el complejo laminar anterior resulta más prominente que la posterior, como en *Agustinia*. En ambos taxones las fosas neurales son alargadas próximodistalmente y delimitadas por los bordes de las láminas neurales, los cuales resultan particularmente expandidos anteroposteriormente en los ápices de las espinas. Sin embargo, las espinas de *Tataouinea* son más inclinadas posteriormente, sobre todo apicalmente, mientras que en *Agustinia* resultan más rectas. Las láminas laterales (ll) de *Tataouinea* están compuestas por la fusión de las láminas espinopostzigapofisiales (spol), espinodiapofisiales (spdl), y espinoprezigapofisiales (sprl), mientras que en *Agustinia* están formadas por las láminas espinopostzigapofisiales laterales (lat. spol) y espinodiapofisiales (spdl), por lo menos en algunos elementos (MCF-PVPH-110/16-20; Fig. IV.33-40).

En vista dorsal, los ápices de las espinas neurales de *Tataouinea* son más expandidos lateralmente en las caudales más anteriores, y resultan progresivamente más expandidos anteroposteriormente a lo largo de la serie caudal, como en *Agustinia*. De la misma forma, en ambos taxones la extensión de las láminas laterales (ll) disminuye hacia las caudales anteriores más posteriores. En general, las espinas de las caudales de *Agustinia* son más robustas que las de *Tataouinea*.

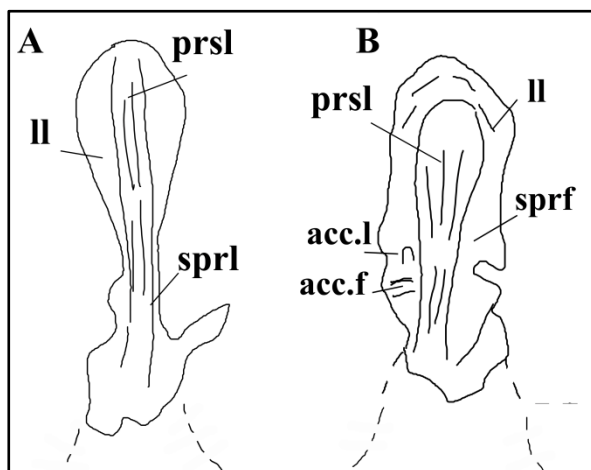


Figura IV.85. Comparación entre la espina neural de la vértebra caudal anterior de *Tataouinea* ONM DT (A) con la de *Agustinia* MCF-PVPh-110/17 en vista anterior (B). Modificado de Fantí et al., 2015. Abrev.: acc.f, fosa accesoria; acc.l, lámina accesoria; ll, lámina lateral; posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal; spof, fosa espinopostzigapofisial; sprl, lámina espinoprezigapofisial. No en escala.

El taxón de Túnez se formalizó sobre la base de varias autapomorfías, algunas de las cuales son comparables con algunos caracteres morfológicos de *Agustinia*. Según la interpretación osteológica presentada en esta tesis (ver sección IV.2), el taxón de Cerro de los Leones presentaría las espinas neurales de las primeras sacras completamente fusionadas, condición considerada autapomórfica de *Tataouinea*. Sin embargo, las condiciones de preservación del holotipo de *Agustinia* no permiten acertar tal consideración. Además, las

fosas y los forámenes presentes en las espinas de las caudales anteriores son considerados,

por los autores, neumáticos y autapomórficos. A pesar de estar presentes de forma parecida en *Agustinia*, las condiciones de preservación del taxón de Cerro de los Leones no permiten corroborar la naturaleza neumática de estas estructuras, consideradas en esta instancia tentativamente como fosas y forámenes neurales.

Por último, en *Tataouinea* las láminas laterales (II) de las caudales anteriores proximales se consideran diagnósticas por su disposición a “Y- invertida” y por estar compuestas por láminas espinoprezigapofisiales (sprl), espinodiapofisiales (spdl) y, alternativamente, espinopostzigapofisiales (spol). En *Agustinia*, las láminas laterales (II) presentan una disposición a “V”, y están probablemente formadas por la fusión de las láminas espinopostzigapofisiales laterales (lat. spol) y espinodiapofisiales (spdl), por los menos en las caudales anteriores más distales.

- **Comparación con Rebbachisauridae indet. “Isla de Wight”.** Unos materiales aislados procedentes de niveles del Barremiano de Inglaterra y representados por la porción acromial de una escápula (MIWG-6544) y una vértebra caudal anterior casi completa (MIGW-5384), son referidos por Mannion (2009) y Mannion y colaboradores (2011), respectivamente, a formas indeterminadas de Rebbachisauridae. Debido a la falta de elementos del cinturón escapular y de centros vertebrales, la comparación con los materiales tipo de *Agustinia* se limita a la espina neural de la vértebra caudal anterior MIGW-5384.

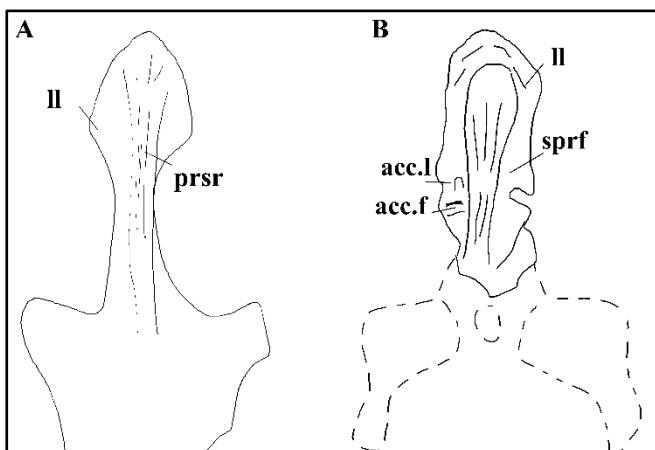


Figura IV.86. Comparación entre la espina neural de la vértebra caudal anterior del rebaquisáurido indet. MIGW-5384 (A) y la de *Agustinia* MCF-PVPh-110/17 en vista anterior (B). Modificado de Mannion et al., 2011. Abrev.: acc.f, fosa accesoria; acc.l, lámina accesoria; II, lámina lateral; posl, lámina postspinal; prsl, lámina prespinal; spof, fosa espinopostzigapofisial; sprl, lámina espinoprezigapofisial. No en escala.

Las espinas neurales de las vértebras caudales anteriores de *Agustinia* (Fig. IV.20-40) presentan algunos caracteres muy parecidos a la vértebra caudal anterior del Cretácico Inferior de Inglaterra MIGW-5384 (Fig. IV.86). Ambas formas presentan espinas neurales con láminas neurales bien desarrolladas y fosas profundas entre ellas, así como ápices de las espinas prominentes transversalmente y de superficies rugosas.

De la misma forma, MIGW-5384 presenta láminas laterales (II) prominentes, láminas espinoprezigapofisiales (sprl) y espinopostzigapofisiales (spol) bien distintas

proximalmente y a delimitar crestas prespinales (prsr) y postepinales (posr) hacia el ápice de la espina, y fosas de forma elíptica entre las láminas laterales (ll) y los complejos de láminas anterior y posterior.

Por otro lado, la vértebra de la Isla de Wight presenta un proceso triangular lateral hacia el ápice de la espina, ausente en *Agustinia*, así como espinas menos expandidas anteroposteriormente, sobre todo proximalmente, y ápices menos robustos que en el taxón de Cerro de los Leones.

- **Comparación con *Xenoposeidon proneneukos* Taylor y Naish, 2007.** Este taxón del Cretácico Inferior de Europa está representado por una única vértebra dorsal medioposterior incompleta, en la cual se reconocieron varias autapomorfías que sostienen su validez taxonómica (ver también Taylor, 2018). Sin embargo, el holotipo NHMUK R2095 preserva solamente el cuerpo vertebral y la porción basal del arco neural, por lo tanto, no es posible realizar ningún tipo de comparación con el material tipo de *Agustinia*.
- **Comparación con *Rayososaurus agrioensis* Bonaparte, 1996.** El material tipo (MACN-N 41) de este taxón del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina comprende elementos apendiculares aislados (escápula, parte de un fémur y parte de una fíbula) que, por su naturaleza y condiciones de preservación, no permiten comparaciones con el holotipo de *Agustinia*.
- **Comparación con *Nopcsaspondylus alarconensis* Apesteguía, 2007.** Los primeros hallazgos de vertebrados mesozoicos suramericanos en general, y de dinosaurios en particular, fueron realizados durante las campañas exploratorias en Patagonia argentina de final de siglo XIX y comienzos de siglo XX. En 1896, durante unas de estas campañas en el sur de la actual provincia del Neuquén, se recuperaron unos materiales fragmentarios y aislados de dinosaurio saurópodo rebaquisáurido en proximidad de las bardas al norte de Picún Leufú, los cuales fueron resguardados por muchos años en el Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN-PV-35) y que hoy, lamentablemente, están desaparecidos. Estos materiales, representados por un centro vertebral y un arco neural de una dorsal medio-posterior, fueron descritos originariamente por el investigador y aventurero húngaro Franz Nopcsa von Felső-Szilvás (1902) y reestudiados por Apesteguía (2007), quien reconoció una serie única de caracteres suficiente para formalizar la nueva especie de rebaquisáurido *Nopcsaspondylus alarconensis*. A pesar de la imposibilidad de acceder directamente a los materiales originales, de *Nopcsaspondylus* se dispone de una detallada descripción y de unos dibujos de (Nopcsa, 1902; Apesteguía, 2007), los cuales permiten realizar comparaciones con otros

materiales de Sauropoda. Sin embargo, la naturaleza fragmentaria de *Nopcsaspondylus* no permite comparaciones directas con el material tipo de *Agustinia*, entre los cuales no se encuentran centros y/o arcos neurales referibles a vértebras dorsales medioposteriores.

IV.5. Paleohistología de las costillas de *Agustinia*.

En los últimos años, los análisis paleohistológicos han representado una herramienta muy útil para identificar y caracterizar elementos óseos de origen dudosa o de atribución osteológica incierta (e.g., Barrett et al. 2002; Organ y Adams 2005; Burns y Vavrek 2014; Cerda et al. 2015a). Con respecto a las estructuras óseas de *Agustinia*, el análisis paleohistológico pudo aportar informaciones útiles sobre su naturaleza y origen debido a que, aunque morfológicamente heterogéneos, los osteodermos presentan caracteres diagnósticos tanto macroscópicos como microscópicos (p.e., disposición peculiar de las fibras de colágeno) que permiten distinguirlos de otros elementos óseos (D'Emic et al. 2009; Cerda and Powell 2010; Cerda et al. 2015a, 2015b). A tal respecto, el estudio histológico (Bellardini y Cerda, 2017) demostró que ninguna de las estructuras óseas de *Agustinia* presenta características morfológicas ni histológicas presentes en osteodermos de dinosaurios saurópodos. De hecho, el reconocimiento y la caracterización del tejido óseo primario de los ejemplares mejor preservados de cada uno de los morfotipos, indican que estos elementos representan costillas cervicales y dorsales (Tipo 1, 3, y 4), y un fragmento de hoja iliaca (Tipo 2).

IV.5.1. Histología de las estructuras óseas de *Agustinia*

➤ **Estructura ósea tipo 2 (fragmento de ilion) MCF-PVPH-110/08.** A pesar del aspecto compacto de la porción laminar, la microestructura en esta región está dominada por hueso esponjoso de origen secundario, en el cual las delgadas trabéculas están compuestas por tejido óseo de tipo lamelar (Fig. IV.87A-B). Las trabéculas óseas están fragmentadas y sobrepuestas unas a las otras, condición que confiere a la muestra la apariencia compacta detectable al ojo desnudo.

De la misma manera, el fragmento de costilla sacra presenta abundante hueso trabecular, fuertemente alterado diagenéticamente. Sin embargo, en esta región hay un área con hueso primario relativamente bien preservado (Fig. IV.87C). La matriz ósea está poco vascularizada y presenta abundantes fibras de Sharpey's (Fig. IV.87D).

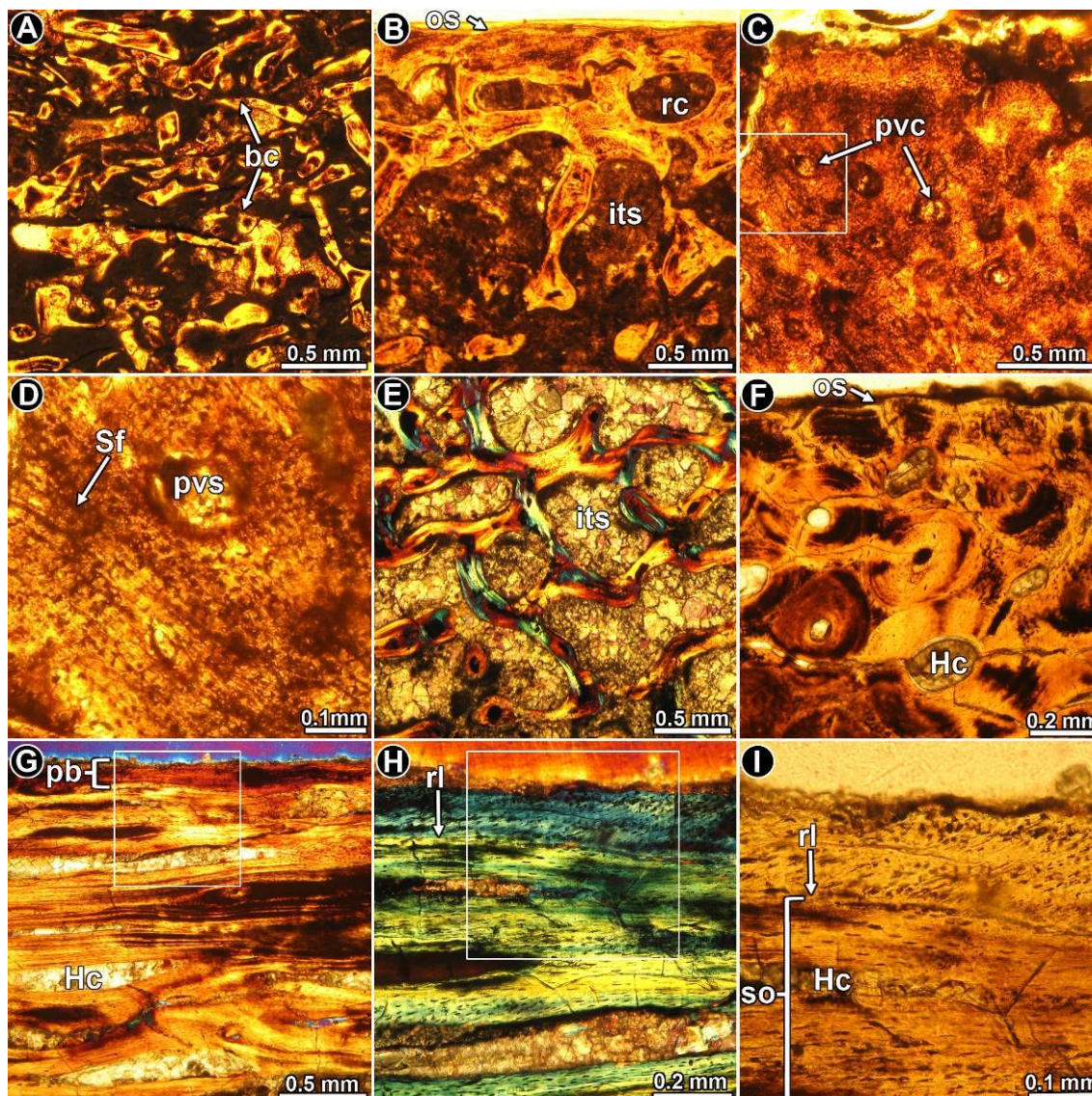


Figura IV.87. Histología de las estructuras óseas tipo 2 (MCF-PVPH-110/08; A-D) y tipo 3 (MCF-PVPH-110/10; E-I) de *Agustinia* (ver Fig. I.5). A), porción interna de la región laminar (lámina iliaca) compuesta por hueso esponjoso fuertemente alterado, reconocible por la abundancia de fragmentos de trabeculas óseas. B), vista general de la porción laminar donde es visible una delgada corteza de tejido óseo compacto. C), vista general de la corteza preservada a la altura de uno de los procesos (fragmento de costilla sacra). D), detalle de la imagen (C) donde se muestra la abundancia de las fibras de Sharpey en el hueso primario. E), detalle del tejido óseo esponjoso en la corteza interna. F), detalle de la corteza en sección transversal, donde es visible una cierta organización en la estratificación del tejido óseo primario de la corteza más externa de la compacta. G), vista general de la muestra en sección longitudinal, donde la estructura está casi completamente compuesta por tejido Haversiano. H), detalle de la imagen (G) donde se evidencian restos de tejido óseo sin remodelación. I), detalle de a imagen (H) donde se muestra tejido óseo primario. Las imágenes A-D, F e I fueron tomadas bajo luz normal; E, G y H bajo luz polarizada con filtro lambda. Abrev.: bc, trabecula ósea; Hc, canal Haversiano; its, espacios intertrabeculares; os, superficies externas; pb, hueso primario; pvc, especies vasculares primarios; rc, cavidad de resorción; rl, líneas de resorción; so, osteones secundarios.

Los canales vasculares son escasos y organizados en osteones primarios. Se pueden observar porciones reducidas de hueso primario también en los sectores más externos de la región laminar del hueso.

Este hueso primario contiene una alta densidad de fibras de Sharpey's, y lagunas de las células óseas densamente distribuidas y de forma alargada, generalmente alineadas en la misma dirección que las fibras.

➤ **Estructura ósea tipo 3 (costilla cervical) MCF-PVPH-110/10.** La microestructura del elemento está caracterizada principalmente por la presencia de hueso esponjoso, con delgados niveles de hueso compacto en algunas áreas marginales del hueso (Fig. IV.87E). El hueso esponjoso está compuesto por diferentes generaciones de hueso lamelar de origen secundario. La región cortical del hueso está dominada por osteones secundarios, la mayoría de los cuales son paralelos al eje mayor del hueso (Fig. IV.87F-G).

Se reconocen porciones de hueso primario fuertemente alterado diagenéticamente en los márgenes de la cara convexa del hueso y entre algunos osteones secundarios. El tejido primario es avascular y formado por gruesas fibras mineralizadas orientadas paralelamente al eje principal del hueso y levemente inclinadas con respecto a su superficie externa (Fig. IV.87H-I). Las lagunas de las células óseas son abundantes, de diferente forma y tamaño, y ordenadas según la orientación de las fibras intrínsecas.

En algunos sectores de la muestra se pueden discernir leves líneas de crecimiento interrumpido (LAG'S; Fig. IV.87F).

➤ **Estructura ósea tipo 4 (costilla dorsal) MCF-PVPH-110/03.** La sección delgada obtenida de este elemento está compuesta principalmente por hueso compacto, siendo el hueso esponjoso limitado a la región más interna del hueso.

El hueso trabecular de la cavidad medular está fuertemente alterado y los espacios intertrabeculares han perdido su forma y tamaño original debido probablemente a compresiones litostáticas (Fig. IV.88A). Sin embargo, en las áreas mejor preservadas es posible reconocer delgadas trabéculas formadas por hueso lamelar de origen secundario. Mientras que, en la cara convexa del elemento, la remodelación secundaria es solo incipiente en la región perimedular, un tejido óseo haversiano denso predomina en la mayor parte del hueso compacto en la cara más recta del hueso (Fig. IV.88B). La remodelación haversiana es también muy marcada en el margen más prominente del elemento.

En algunas áreas (p.e., la corteza interna), los osteones secundarios están alineados formando láminas concéntricas. El tejido óseo primario presenta una matriz fibrosa en la cual las fibras intrínsecas presentan un cierto grado de organización (Fig. IV.88C-F). Bajo luz polarizada tal matriz es gradualmente más birrefringente hacia el hueso cortical.

Las lagunas de las células óseas son de forma redondeada y están esparcidas, sin

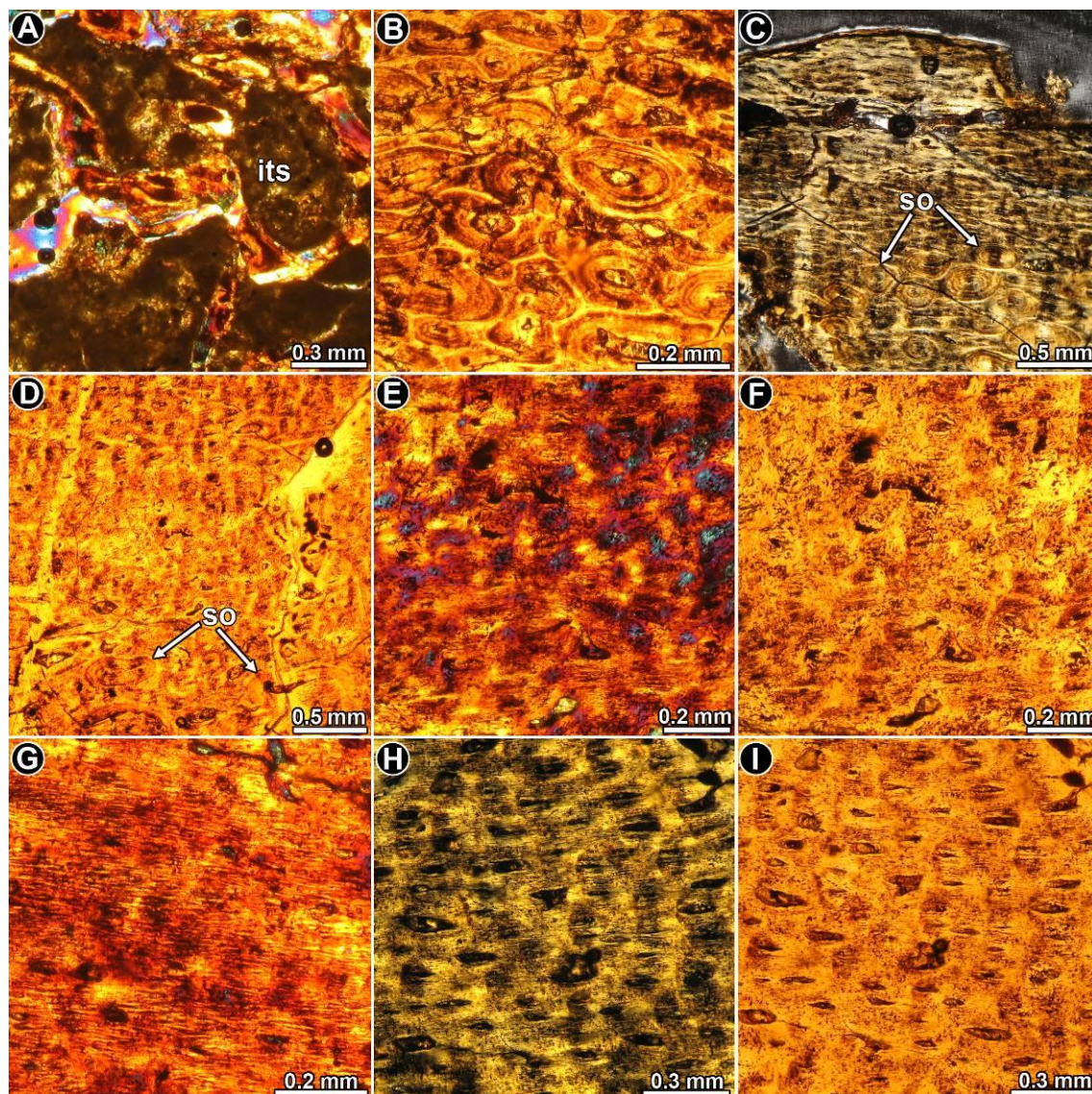


Figura IV.88. Histología de la estructura ósea de tipo 4 (MCF-PVPH-110/03; ver Fig. 1.5) de *Agustinia*. A), porción interna con trabéculas óseas fuertemente alteradas. B), hueso Haversiano en la corteza de la porción aplanada (vástago). C), vista general del hueso cortical a la altura de la porción proximal, formada principalmente por hueso primario (los osteones secundarios están presentes a la altura de la corteza interna). D), vista general del tejido óseo compacto. E) y F): detalle de la imagen (D) donde se muestra la distribución de las fibras intrínsecas y las lagunas de las células óseas. G), detalle sobre la abundancia de las fibras de Sharpey en el hueso primario. H) e I), detalle del hueso primario con abundantes espacios vasculares orientados longitudinalmente. La forma alargada de los canales es debida a la orientación de la muestra, no perfectamente transversal al eje principal del hueso. Las imágenes A, E y G fueron tomadas bajo luz polarizada con filtro lambda; B, D, F e I bajo luz normal; C y H bajo luz polarizada. Abrev.: its, espacios intertrabeculares; so, osteones secundarios.

una orientación preferencial. Un carácter distintivo del tejido óseo primario es la gran abundancia de fibras de Sharpey's (Fig. IV.88G). La vascularización es profusa, con la

mayoría de los canales orientados longitudinalmente (Fig. IV.88D-F, H, I). Esta orientación generalizada cambia hacia las áreas más marginales del hueso, donde los canales vasculares están orientados más radialmente, siguiendo la orientación de las fibras de Sharpey's. Por otro lado, la densidad de los canales vasculares decrece hacia la corteza más externa.

En el área más externa de la cara convexa se observaron dos líneas de crecimiento detenido (LAG'S).

IV.5.2. Discusión.

Los análisis histológicos de las estructuras óseas de *Agustinia* aportaron herramientas para evaluar si tales elementos corresponden o no a osteodermos. A tal fin, la comparación de las propiedades histológicas entre las estructuras óseas de *Agustinia* y los elementos dérmicos inequívocamente atribuidos a dinosaurios saurópodos, demuestran que el tejido óseo primario de los osteodermos de los titanosaurios está siempre dominado por fajos entrelazados de fibras de colágeno mineralizadas. Estas gruesas fibras corresponden a las “fibras estructurales” reconocidas en los osteodermos y los elementos dérmicos de otros vertebrados (e.g., ankylosaurios) y representan porciones de dermis mineralizada por metaplasia (Scheyer and Sander 2004; Hill 2006; Cerda et al. 2015b; Horner et al. 2016; Witzmann and Soler-Gijón 2010). En las estructuras óseas de Tipo 2 y 4 estos fajos de fibras estructurales están claramente ausentes. Por otro lado, en la estructura ósea de Tipo 3 el tejido óseo primario está formado enteramente por gruesas fibras de colágeno mineralizadas, sin embargo, estas se encuentran todas dispuestas paralelamente al eje principal del hueso, y no organizadas en fajos entrelazados, como en los osteodermos.

La ausencia de las fibras estructurales en los tejidos óseos primarios de todos los elementos óseos de *Agustinia* analizados indica que estos no corresponden a osteodermos.

Estos análisis indican que el tejido óseo primario de la estructura ósea de Tipo 3 presenta las mismas características histológicas de las costillas cervicales de los dinosaurios saurópodos, las cuales corresponden a tendones osificados por vía metaplasica (Cerda 2009; Gallina 2012; Klein et al. 2012; Lacovara et al. 2014; Cerda et al. 2015a). En el caso de los elementos de Tipo 4, su microanatomía e histología es comparable con aquella de las costillas dorsales de dinosaurios saurópodos (e.g., Waskow and Sander, 2014). Estas similitudes incluyen: la presencia de un núcleo de hueso esponjoso circundado por una corteza de hueso compacto, predominancia de osteonas

primarias orientadas longitudinalmente, hueso Haversiano distribuido asimétricamente, y abundancia de fibras de Sharpey's.

En base a estas consideraciones, es posible afirmar que no solo las estructuras óseas de *Agustinia* no son osteodermos, sino que las de Tipo 3 y 4 corresponden a costillas cervicales y dorsales, respectivamente.

La naturaleza de la estructura Tipo 2 es sin embargo enigmática, en cuanto ambas morfología general e histología no han aportado evidencias definitivas para su identificación. La predominancia de trabéculas óseas fragmentadas y aplastadas en la porción laminaláminar del hueso, sugiere que su original morfología ha sido fuertemente alterada diagenéticamente. Compartiendo la interpretación de Poropat (com. pers. in Mannion et al., 2013), la estructura ósea de Tipo 2 representa probablemente un elemento de la cintura pélvica, sin embargo, más que considerarlo como un par de fragmentos alterados y fusionados de isquiones, en Bellardini y Cerda (2017) se propone que el espécimen MCF-PVPH-110/08 representa la porción dorsal de una lámina iliaca izquierda, ubicada por encima del acetábulo (Fig. IV.49). El aspecto extremadamente laminar y la microestructura fuertemente alterada son evidentemente productos de alteraciones diagenéticas de tipo compresivo, mientras que los “procesos basales” y las crestas longitudinales en la porción laminar del hueso corresponderían a vestigios de las costillas sacras (probablemente la costilla sacra n°3 y n°4; ver Saegusa and Ikeda, 2014, Fig. 7D) fusionadas a la pared mediana de la lámina iliaca. Además, la abundancia de las fibras de Sharpey's a la altura del “proceso basal” sería estaría asociada a la inserción de músculos pélvicos, como el *M. iliocaudalis* (Borsuk-Białynicka, 1977; Carrano and Hutchinson, 2002).

IV.5.3. Conclusiones.

El estudio histológico (Bellardini y Cerda, 2017) demuestra que ninguna de las estructuras óseas de *Agustinia* presenta características morfológicas ni histológicas presentes en osteodermos de dinosaurios saurópodos. De hecho, el reconocimiento y la caracterización del tejido óseo primario de los ejemplares mejor preservados de cada uno de los morfotipos, indican que estos elementos representan costillas cervicales y dorsales (Tipo 1, 3, y 4), y probablemente un fragmento de un hueso de la cintura pélvica (Tipo 2).

Teniendo en cuenta estos resultados, la inclusión taxonómica de *Agustinia* dentro de *Lithostrotia* en base a la sola presencia de osteodermos no está soportada por evidencias morfológicas e histológicas.

IV.6. Consideraciones finales

El estudio de los materiales procedentes de la Excavación nº1 de Cerro de los Leones indica que entre los elementos desarticulados no se registran huesos duplicados o diferencias de tamaño entre sí que hagan suponer la existencia de más de un individuo. Por lo tanto, es posible atribuir todos los elementos axiales y apendiculares de *Agustinia* a un único individuo de saurópodo.

En cuanto al estado de preservación del ejemplar, la presencia únicamente de espinas neurales, la mayoría de las cuales conservadas en secuencia anatómica y con las porciones apicales en buenas condiciones, dependería de eventos tafonómicos que comprometieron en mayor grado a las porciones proximales de los arcos neurales y a los cuerpos vertebrales. Las consecuencias de la historia tafonómica del ejemplar de *Agustinia* se ven reflejadas también en las condiciones de preservación de los elementos apendiculares, fuertemente alterados diagenéticamente, sobre todo por compresiones plásticas que han modificados la morfología de algunas estructuras anatómicas (ej., cresta cnemial de la tibia, superficie articular del metatarsiano III, etc.), y por compresiones litostáticas que han producido un gran número de fracturas longitudinales y transversales, sobre todo en las diáfisis de los huesos largos. Por lo tanto, es evidente que las condiciones tafonómicas pre-entierro hayan influenciado la desarticulación parcial, la alteración superficial y la pérdida de la mayor parte del esqueleto de *Agustinia*, y que los procesos diagenéticos post-entierro hayan causado las alteraciones más o menos macroscópicas sobre los elementos óseos.

Agustinia ligabuei Bonaparte, 1999 representa un taxón importante en la evolución de los saurópodos del Cretácico Inferior, sobre todo teniendo en cuenta el limitado registro fósil de Gondwana durante este período (Otero y Salgado, 2015). Las nuevas descripciones morfológicas y las revisiones tanto de la composición osteológica como de la diagnosis de *Agustinia* aquí expuestas permiten ampliar nuestro conocimiento sobre la diversidad morfológica y taxonómica de los neosaurópodos del Cretácico de Patagonia.

A través de la revisión y de la caracterización de la osteología de *Agustinia*, es posible reconocer una serie de caracteres diagnósticos únicos dentro de Sauropoda, los cuales soportan su validez taxonómica y su distinción con otros taxones de neosaurópodos.

Al respecto de la atribución ontogenética del ejemplar MCF-PVPH-110, los análisis histológicos de las costillas cervicales y dorsales de *Agustinia* evidenciaron la presencia de cierto grado de remodelación secundaria, condición que no soporta la hipótesis de un

estadio juvenil. Por último, la condición que parte de las espinas neurales de las vértebras sacras se encuentren coosificadas en una robusta estructura, se considera propia de un individuo más cercano al estadio adulto que a uno juvenil (Wilson y Sereno, 1998; Canudo et al., 2008; Wilson, 2011).

Agustinia presenta las espinas neurales de las vértebras dorsales posteriores con un sistema de láminas bien desarrollado, con láminas medias en la cara anterior y posterior, y láminas espinodiapofisiales (spdl) en las laterales, que son caracteres que comparte con Eusauropoda. A su vez, el complejo de las láminas laterales (ll) se extiende hasta el ápice de las espinas neurales y, aunque proximalmente incompleto, es tentativamente considerado compuesto por la fusión de las porciones basales de las láminas espinodiapofisiales (spdl) y postzigodiapofisiales (podl), condición compartida con Neosauropoda. En vista anteroposterior, las espinas neurales de las vértebras preservadas en *Agustinia* son de aspecto “*paddle-shaped*”, es decir fuertemente expandidas transversalmente en la porción apical por la divergencia distal de los márgenes laterales, carácter ampliamente distribuido entre los diplodocoideos no-dicreosáuridos. Las superficies dorsales de las espinas neurales son levemente cóncavas transversalmente, condición que *Agustinia* comparte con varias formas de Neosauropoda. Por otro lado, las espinas neurales de *Agustinia* no presentan procesos triangulares prominentes lateralmente, condición que el taxón de Cerro de los Leones comparte con Diplodocoidea y formas derivadas de Lithostrotia.

En la mayoría de los Diplodocoidea, existen depresiones neumáticas de forma elíptica entre las láminas laterales (ll) y las láminas prespinales (prsl) y/o postespinales (posl) de las vértebras caudales anteriores, las cuales son bien marcadas dorsalmente a ambos lados de las láminas laterales (ll) en *Agustinia*. De la misma manera, en *Agustinia* la lámina lateral (ll) de las caudales más anteriores se expande dorsalmente y asume un aspecto rugoso, como en la mayoría de los diplodocoideos. En vista anterior, el ángulo entre el *capitulum* y el *tuberculum* de las costillas cervicales de *Agustinia* es menor a 90°, condición derivada presente en todos los neosaurópodos.

Entre los elementos apendiculares, la tibia presenta una epífisis proximal fuertemente comprimida transversalmente, carácter común en las formas basales de Eusauropoda y presente en algunas formas de Rebbachisauridae, como *Zapalasaurus* Salgado et al., 2006 y *Lavocatisaurus* Canudo et al., 2018, y algunos titanosaurios, como *Mendozasaurus* González Riga, 2003 y *Muyelensaurus* Calvo et al., 2013. Sin embargo, como se ha detallado en la sección de la osteología, esta condición podría haber sido

acentuada por alteraciones diagenéticas, o atribuirse a variaciones ontogenéticas, como propuesto para otros taxones de neosaurópodos, como *Camarasaurus* Marsh, 1889 (Ikejiri et al., 2005). La cresta cnemial es prominente y dirigida anterolateralmente, como en los neosaurópodos. La misma presenta una posición relativamente baja respecto al margen proximal, y un perfil redondeado en vista transversal, como en varios Rebbachisauridae y Dicraeosauridae, y a diferencia de los diplodocoideos más derivados y la mayoría de los macronarios donde la cresta cnemial resulta relativamente alta y de perfil angular. Por otro lado, la fíbula de *Agustinia* presenta parte de un trocánter lateral a la altura de la diáfisis media, carácter que comparte con los neosaurópodos.

Por último, en *Agustinia* los metatarsianos presentan una morfología relativamente conservadora, con caracteres ampliamente distribuidos dentro de Sauropoda, faltando, sobre todo en el primer elemento, aquellos caracteres diagnósticos típicos de clados más exclusivos. Sin embargo, los elementos preservados son asimétricos, articulados según una disposición “esparcida”, con el primer elemento más robusto y corto de la serie, y el tercero más largo, como en la mayoría de Eusauropoda. De la misma manera, el metatarsiano I presenta la superficie proximal “*D-shaped*”, una superficie cóncava próximolateral de forma triangular, y una superficie articular distal inclinada lateroventralmente. Por otro lado, a diferencia de la mayoría de los Diplodocidae y de algunas formas basales de Titanosauriformes, como *Brachiosaurus* (McIntosh, 1990; Upchurch, 1995; Canudo et al., 2008), en la porción distal del metatarsiano I no es presente un proceso laterodistal muy prominente, ni superficies rugosas longitudinales en la porción dorsodistal de la diáfisis, como sí los son en la mayoría de los diplodócidos (McIntosh, 1990; Wilson y Sereno, 1998; Bonnan, 2005).

Sobre la base de estas características, es posible considerar a *Agustinia* como un representante de Neosauropoda. Dentro de este clado, el taxón de Cerro de los Leones presenta caracteres comunes tanto de Diplodocoidea como de Macronaria. La disposición tetraradiada de las láminas laterales (ll) y de los complejos de láminas medias anteriores (prsr+sprl) y posteriores (posr+spol) en las espinas neurales de las vértebras preservadas, y el aspecto “*paddle-shaped*” de las espinas neurales, son caracteres típicos de Diplodocoidea. Dentro del clado, *Agustinia* presenta láminas espinodiapofisiales (spdl) en las vértebras caudales anteriores, uno de los caracteres que soportan la monofilia de la familia Rebbachisauridae (Wilson y Allain, 2015). Además, la presencia de una robusta lámina lateral (ll) en las caudales anteriores, que en esta tesis es considerada tentativamente como el resultado de la unión entre la lámina espinodialpofisial (spdl) y

la lámina espinopostzigapofisial (spol), representaría una sinapomorfía dentro de la familia Rebbachisauridae. De la misma forma, aunque fuera representada por la unión de la lámina espinoprezigapofisial (sprl) y espinopostzigapofisial (spol), la morfología de la lámina lateral (ll) representaría un carácter compartido por los miembros del clado patagónico Limaysaurinae del Cretácico Superior (Ibiricu et al., 2015; Wilson y Allain, 2015), *Cathartesaura* Gallina y Apestegui, 2005 y *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995). *Agustinia* comparte con varios representantes de Rebbachisauridae otros caracteres diagnósticos, tanto del esqueleto axial, como apendicular. De hecho, como en *Amazonsaurus* Carvalho et al., 2003 y *Tataouinea* Fanti et al., 2013, *Agustinia* presenta depresiones elípticas entre las láminas laterales (ll) y las láminas neurales en las caras anteriores y posteriores, así como un sistema de forámenes y delgadas láminas accesorias en las espinas neurales de las vértebras sacras y caudales, como en *Rebbachisaurus* Lavocat, 1954 y *Tataouinea* Fanti et al., 2013. Por otro lado, los elementos apendiculares de *Agustinia* presentan una morfología muy parecida a la de *Lavocatisaurus* Canudo et al., 2018, sobre todo por lo que concierne la tibia, la fíbula, y el primer metatarsiano.

Sobre la base de los resultados obtenidos con el análisis filogenético desarrollado y discutido en este capítulo, las consideraciones sobre la historia evolutiva de Rebbachisauridae y del rol de *Agustinia* en la dispersión y diversificación de los rebaquisáuridos en la Cuenca Neuquina serán tratadas en la sección IV.7.

IV.7. Historia evolutiva de Rebbachisauridae

En esta sección se discuten las consecuencias sobre la reconstrucción de la historia evolutiva de la familia Rebbachisauridae que implican las relaciones de parentesco recuperadas dentro del clado Sauropoda tras la revaluación de los materiales tipo de *Agustinia ligabuei* Bonaparte, 1999 (Fig. IV.57-61). A tal propósito, se calibra estratigráficamente el consenso estricto reducido obtenido con el análisis filogenético, se integran datos paleogeográficos y paleoclimáticos al cladograma obtenido, y se discuten algunas implicancias paleobiogeográficas de las relaciones de parentesco recuperadas dentro de la familia Rebbachisauridae (Fig.IV.89).

La familia Rebbachisauridae representa un clado de dinosaurios saurópodos diplodocimorfos conocidos del Cretácico Inferior al Cretácico Superior temprano de Europa y Gondwana (Ibiricu et al., 2013; Canudo et al., 2018), y que fue formalizado por primera vez por Bonaparte (1997), quien identificó unas diferencias postcraneanas que justificaban la distinción de este nuevo grupo del resto de los diplodocimorfos (i.e.,

Flagellicaudata). De hecho, en ocasión de la descripción de *Rayososaurus agrioensis*, Bonaparte (1997) reconoció unos caracteres diagnósticos de la escápula que permitían relacionar la forma del Cenomaniano de Patagonia con la forma africana *Rebbachisaurus garasbae* Lavocat, 1954. Este último taxón se conoce por unos elementos axiales y apendiculares procedentes del Cretácico “Medio” de Marrueco y fue recientemente reestudiado (Wilson y Allain, 2015) debido a su relevancia para la definición del linaje.

Sobre la base de los consensos bibliográficos más recientes (Fanti et al., 2015; Carballido et al., 2017; Canudo et al., 2018), el biocrono de Rebbachisauridae se extiende del Hauteriviano de Europa, de donde proceden los materiales tipo de la forma más antigua actualmente conocida, *Histriasaurus* (Dalla Vecchia, 1998), al Turoniano temprano de Patagonia, lugar de procedencia de diferentes formas de rebaquisáuridos (Calvo y Salgado 1995; Garrido 2010; Haluza et al. 2012), entre las cuales *Katapultisaurus* representa el taxón más moderno conocido hasta el momento. A lo largo de este biocrono, el intervalo Albiano-Cenomaniano representaría el momento de máxima diversificación y distribución, por lo menos en África (Serenó et al., 1999; Fanti et al. 2013), y América del Sur (Carvalho et al., 2003; Calvo y Salgado, 1995). A pesar de esta distribución cronológica, diferentes autores (Wilson and Allain 2015; Tschopp et al. 2015, Canudo et al., 2018) proponen un origen más antiguo del clado, y ubican la posible divergencia del linaje Rebbachisauridae de Flagellicaudata a partir del Jurásico Medio. De esta forma, el clado se mantendría en forma de “linaje fantasma” durante buena parte

del Jurásico y del Cretácico Inferior, por lo menos hasta las más antiguas evidencias fósiles representadas por las formas europeas *Histriasaurus* y *Demandasaurus*.

Por lo que concierne la sistemática y de la filogenia de Rebbachisauridae, la reciente formalización de nuevas formas (Fanti et al., 2013; Ibiricu et al., 2013; Canudo et al., 2018) ha permitido ampliar el conocimiento sobre la diversidad morfológica y taxonómica del clado, permitiendo un cierto consenso en su composición, especialmente entre las formas más derivadas (Canudo et al., 2018; Taylor, 2018). A tal propósito, los análisis más recientes (Fanti et al., 2015; Canudo et al., 2018; Taylor, 2018) concuerdan en reconocer un clado más inclusivo de rebaquisáuridos derivados, definido Khebbashia, que incluye a dos subfamilias: Limaysaurinae y Rebbachisaurinae (e.g., Whitlock, 2011;

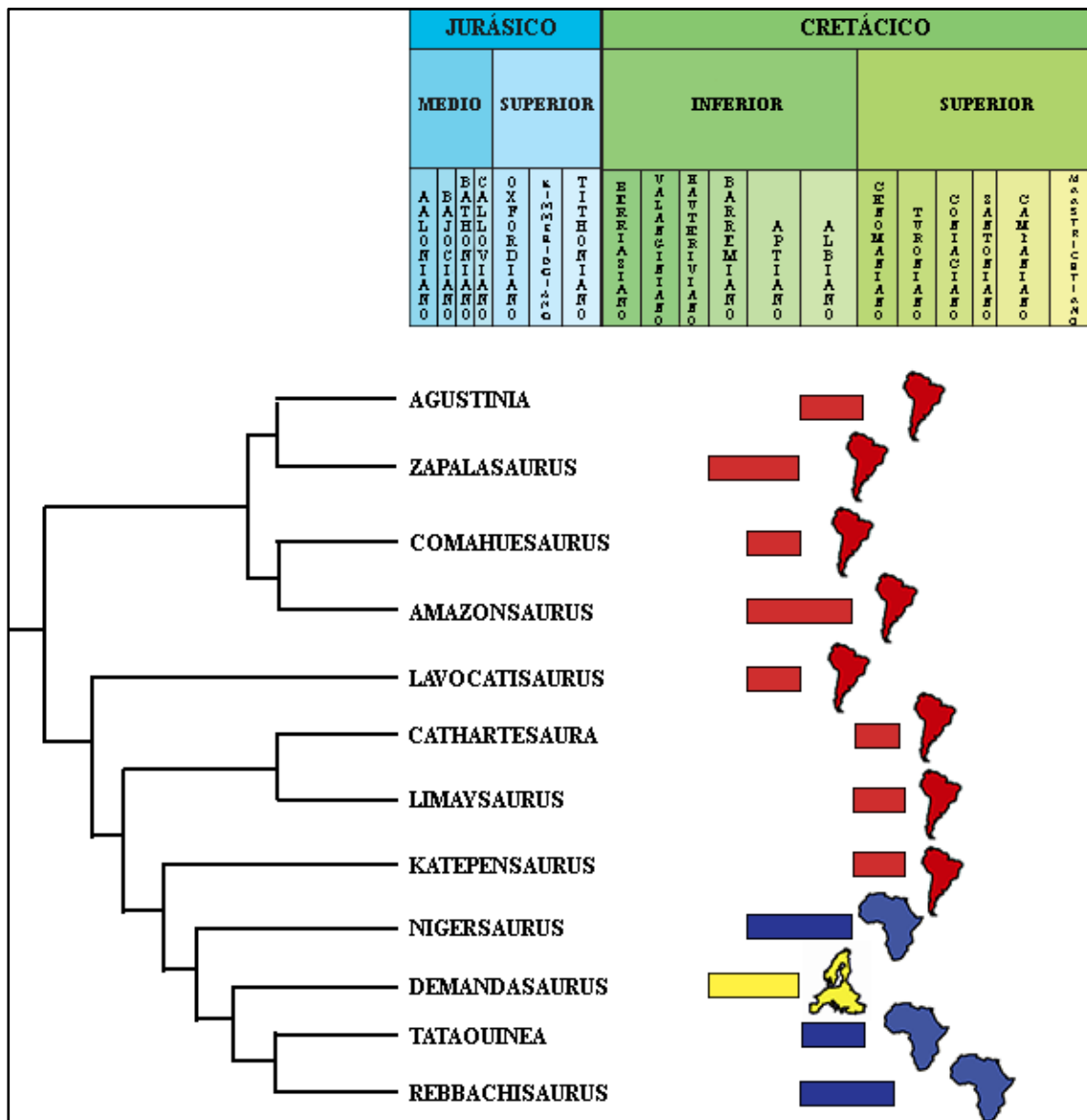


Figura IV.89. Cladograma de Rebbachisauridae según los resultados obtenidos en los análisis filogenéticos desarrollados en esta tesis. En rojo el registro de los rebaquisáuridos procedentes de Sudamérica, en azul de África y en amarillo de Eurasia.

Carballido et al., 2012; Mannion y Barrett, 2013; Wilson y Allain, 2015; Fanti et al., 2015; Canudo et al., 2018). La primera incluye a las formas más estrechamente relacionadas a *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995), y está compuesta principalmente por formas sudamericanas (p.e., *Limaysaurus* y *Cathartesaura*), mientras que la otra comprende a los rebaquisáuridos más cercanos filogenéticamente a *Rebbachisaurus* y está compuesta por formas esencialmente africanas (por ej., *Tataouinea*, *Nigersaurus* y *Rebbachisaurus*) y europeas (*Demandasaurus*).

Por último, los estudios enfocados sobre el origen, la diversificación y la dispersión de la familia Rebbachisauridae (Ibiricu et al., 2013; Carballido et al., 2012; Canudo et al., 2018; Taylor, 2018) han permitido evidenciar los siguientes aspectos paleobiogeográficos:

1. Representa el único linaje de Diplodocimorpha con evidencias fósiles en el Cretácico Superior de Gondwana
2. Demuestra procesos de dispersión a través tanto de Laurasia como de Gondwana antes y después de la fragmentación de las masas continentales
3. Evidencia eventos vicariantes sucedidos en Gondwana, especialmente en América del Sur y África.

A la luz de los resultados presentados en la presente tesis doctoral, algunos de estos aspectos serán analizados en las siguientes secciones relacionadas con la historia evolutiva de la familia Rebbachisauridae.

IV.7.1. Dispersión de la familia Rebbachisauridae

Siguiendo el hipótesis de ubicar el origen de Rebbachisauridae en el sector central de Pangea en el Jurásico Inferior-Medio, se supondría que, sobre la base únicamente del registro fósil, la dispersión de las primeras formas de rebaquisáuridos se mantuviera dentro de los límites del bloque europeo, en el margen septentrional de la Pangea Central, por lo menos hasta la primera parte del Cretácico Inferior, en cuanto las más antiguas formas “extraeuropeas” se registran recién a partir del Barremiano (Salgado et al., 2004; Carballido et al., 2012; Canudo et al., 2018). Sin embargo, si se considera que estas evidencias fósiles proceden del extremo suroccidental de Gondwana, es evidente que hubo una dispersión temprana de las primeras formas de rebaquisáuridos ya desde el Jurásico Medio (Fig. IV.90B), por lo menos para asegurar la presencia de poblaciones de estas formas de rebaquisáuridos tanto en el bloque europeo, antes de su fragmentación por la expansión del Océano de Tethys, así como en el bloque sudamericano, antes de su

separación de Laurasia, concretada a partir del Jurásico Medio-Superior (Blakey, 2008; Frisch et al., 2010; ver también www.deeptimemaps.com). De la misma forma, las evidencias fósiles de los rebaquisáuridos del Cretácico “Medio” de África (Lavocat, 1954; Sereno et al., 1999; Fanti et al., 2013) implican antiguos flujos migratorios que permitieron la colonización del sector nororiental de Gondwana antes de su separación del bloque laurásico (Fig.IV.876), o por lo menos durante el Cretácico Inferior, a través de flujos migratorios desde el este y antes de la separación entre América del Sur y África, concretada a partir del Aptiano.

A esta primera fase dispersiva intra-Pangea (Fig. IV.90B), seguiría una fase de aislamiento de las formas laurásica (bloque europeo) de aquellas gondwánica por interrupción de los flujos génicos debido a la progresiva expansión del Océano de Tethys (Fig. IV.90C), condición que no se revertiría a lo largo de la evolución de Rebbachisauridae, por lo menos si se excluyen las rutas migratorias vía archipiélagos, consideradas muy poco probables para poblaciones de dinosaurios saurópodos.

Por otro lado, a partir del Jurásico Superior habría una segunda fase dispersiva, principalmente intra-Gondwánica, la cual permitiría la colonización principalmente de África y Sudamérica y que se extendería hasta el Aptiano, periodo en el cual se concreta la separación de África y Sudamérica por la conexión del Océano Atlántico Sur con el Océano Atlántico Norte (Blakey, 2008; Frisch et al., 2010; ver también www.deeptimemaps.com). La progresiva fragmentación del Gondwana Oriental a lo largo del Cretácico, estaría a la base de la fase de aislamiento de las formas de rebaquisáuridos de Sudamérica de aquellas de África a partir del Cretácico Superior (Fig. IV.90D), la cual tendrá como resultado la diversificación de diferentes linajes de rebaquisáuridos derivados evidenciada principalmente por el registro fósil del Cretácico “Medio” de ambas regiones (Lavocat, 1954; Calvo y Salgado, 1995; Sereno et al., 1999; Gallina y Apesteguía, 2005; Torcida et al., 2011; Ibiricu et al., 2013; Fanti et al., 2013).

A pesar de estos aspectos que han condicionado la evolución paleobiogeográfica de la familia Rebbachisauridae a gran escala geográfica, una serie de mecanismos a escala regional y local podría haber influenciado tanto la dispersión como la diversificación de los rebaquisáuridos; sin embargo, estos mecanismos pueden ser reconstruidos solo en parte, debido a un registro fósil extremadamente fragmentario. A tal respecto, el contexto paleobiogeográfico propuesto en esta tesis doctoral evidencia un registro fósil incompleto tanto a nivel paleogeográfico, en cuanto faltan las evidencias fósiles a favor de las hipótesis sobre el supuesto centro de dispersión y de las diferentes rutas migratorias

tanto en Laurasia como en Gondwana, así como a nivel cronoestratigráficos, no contando con registros certeros desde el Jurásico Medio hasta la primera parte del Cretácico Inferior, sobre todo en África y Sudamérica. Sin embargo, entre los diferentes aspectos macroevolutivos vinculados con la evolución paleobiogeográfica de Rebbachisauridae, aquellos que conciernen la dispersión en Gondwana son sin dudas los más relacionados con los objetivos de esta tesis, y por lo tanto serán discutidos sucesivamente con más detalle, poniendo en relevancia los nuevos aportes derivados de los análisis de las diferentes formas del Cretácico Inferior procedentes de Cerro de los Leones.

- **Dispersión de Rebbachisauridae en Gondwana.** La familia Rebbachisauridae está representada en Gondwana por un registro fósil relativamente bien diversificado (Fig. IV.89), teniendo en cuenta que el 75% de las formas conocidas para este linaje proceden del Cretácico Inferior y del Cretácico Superior temprano de América del Sur (Calvo y Salgado, 1995; Bonaparte, 1996, 1999; Carvalho et al., 2003; Salgado et al., 2004; Carballido et al., 2012; Ibiricu et al., 2013; Canudo et al., 2018), y del Cretácico “Medio” de África (Lavocat, 1954; Sereno et al., 1999; Fanti et al., 2013).

La presencia de rebaquisáuridos en el extremo suroccidental y nororiental de Gondwana desde el Cretácico Inferior, podría sugerir dos hipótesis paleobiogeográficas: 1) una migración temprana de los primeros representantes de la familia desde el supuesto centro de dispersión ubicado en el centro de la Pangea, y anterior a la fragmentación de las masas continentales activa desde el Jurásico Medio-Superior, 2) que el centro de dispersión incluyera desde el Jurásico Medio a los sectores gondwánicos de la Pangea, tanto que las primeras poblaciones de rebaquisáuridos pudieron dispersarse y colonizar diferentes sectores de Gondwana durante el Juro-Cretácico, a pesar de los eventos de fragmentación del supercontinente Pangea. Con el registro fósil actualmente a disposición, no es posible corroborar cuál de estas dos hipótesis es la más probable para reconstruir la dispersión de Rebbachisauridae en Gondwana, sin embargo, ambas hipótesis implican que hubo una temprana presencia de este linaje en el megacontinente, por lo menos en el sector sudamericano de Gondwana.

A tal respecto, sobre la base del registro fósil, las evidencias más antiguas para Gondwana indicarían que América del Sur (Salgado et al., 2004; Canudo et al., 2018) fuera colonizada antes que África (Sereno et al., 1999), y que flujos migratorios hacia el este permitieron la sucesiva colonización del continente africano, los cuales pudieron mantenerse activos por lo menos hasta el Aptiano, es decir antes de la separación con Sudamérica (Blakey, 2008; Frisch et al., 2010; ver también www.deeptimemaps.com).

Sin embargo, como tratado en otras instancias, con el solo registro fósil no es posible reconstruir como fue la modalidad de dispersión de los rebaquisáuridos intra-Gondwana, así como los tiempos de colonización de los diferentes sectores, por ejemplo entre Sudamérica y África. De hecho, para ambos continentes se pueden suponer los siguientes escenarios igualmente posibles: 1) dispersión temprana y sincrónica durante el Jurásico Medio a través del bloque único América del Sur+África, 2) colonización temprana de Sudamérica y sucesiva dispersión en África mediante rutas migratorias orientales, 3) colonización temprana de África y sucesiva dispersión en Sudamérica mediante rutas migratorias occidentales.

Sin entrar en la discusión sobre cuál de estos escenarios paleobiogeográficos fue el más probable, un aspecto paleogeográfico a remarcar y que resultó particularmente influyente en la dispersión de Rebbachisauridae en Gondwana está representado por la evolución tectónica del bloque Sudamérica+África, la cual implicó: 1) generación de una barrera geográfica entre los dos continentes debido a la apertura del Océano Atlántico a partir del Aptiano (Fig. IV.90D), 2) marcados cambios climáticos en ambos continentes, tanto en las regiones próximas al Océano Atlántico como en las regiones internas debido a las variaciones de las corrientes oceánicas en general, 3) interrupción de los flujos génicos entre las poblaciones de Sudamérica y África con consecuente diversificación de linajes autóctonos. Además, a pesar de que la conexión entre el Océano Atlántico Sur y Norte se concretó a partir del Aptiano (Blakey, 2008; Frisch et al., 2010; ver también www.deeptimemaps.com), los eventos tectónicos asociados a la fragmentación de los continentes fueron progresivos y activos durante todo el Cretácico, por lo tanto es probable que las consecuencias paleoambientales y paleoecológicas influenciaron las dinámicas paleobiogeográficas de las poblaciones de rebaquisáuridos en las áreas mayormente afectadas de ambos continentes, por lo menos durante buena parte del Cretácico Inferior (Scotese et al., 1999; Scotese, 2001, 2004; ver también www.scotese.com).

La consecuencia de la dispersión de Rebbachisauridae sobre su diversificación en los diferentes continentes, será tratada en la siguiente sección y tomará en cuenta las relaciones de parentesco y el relativo cladograma obtenidos en los análisis filogenéticos desarrollados en la presente tesis doctoral.

IV.7.2. Diversificación de la familia Rebbachisauridae

A pesar de las discusiones sobre las hipótesis de donde, como y cuando se originó e irradió la familia Rebbachisauridae, las evidencias fósiles demuestran, aunque en parte, que a lo largo de su evolución el linaje experimentó distintos eventos vicariantes que resultaron en una amplia diversificación taxonómica (Fig. IV.89), especialmente durante el Cretácico “Medio” de Gondwana (Ibiricu et al., 2013; Canudo et al., 2018). A tal respecto, los resultados presentados en esta tesis evidencian una inédita divergencia filogenética a la base del linaje entre un clado que reúne a las formas exclusivamente sudamericanas *Agustinia*, *Zapalasaurus*, *Comahuesaurus* y *Amazonsaurus*, de aquel que incluye a *Lavocatisaurus* y a los rebaquisáuridos más derivados del Cretácico Inferior, la cual representaría el resultado de uno de los eventos macroevolutivos analizados en las secciones anteriores (Fig. IV.89).

Por lo que concierne al primer clado, las procedencias cronoestratigráficas indican que tres de los cuatro taxones recuperados (*Agustinia*, *Comahuesaurus*, *Zapalasaurus*) proceden del Cretácico Inferior de la Cuenca Neuquina, dos del sector sur (*Agustinia* y *Comahuesaurus*), y uno (*Zapalasaurus*) del sector central, mientras que *Amazonsaurus* resultaría el único representante extra-patagónico, en cuanto procede del Aptiano-Albiano de Brasil. Además, si tomamos en cuenta las formas neuquinas, *Agustinia* y *Comahuesaurus* proceden de la misma Formación Lohan Cura (Aptiano-Albiano), aunque de miembros distintos, con *Comahuesaurus* más antiguo que *Agustinia*, mientras que *Zapalasaurus* representa el taxón más antiguo, procediendo del Barremiano-Aptiano. Estos datos indicarían un evento de divergencia a la base de Rebbachisauridae que resultó en la diversificación de un linaje en el cual *Zapalasaurus* representaría el antecesor más antiguo, y que formas estrechamente relacionadas se diversificaron y se sucedieron en la misma región geográfica por millones de años, por lo menos hasta el Albiano (Bonaparte, 1999).

Por otro lado, la recuperación de *Amazonsaurus* como taxón hermano de *Comahuesaurus*, sugeriría una más amplia dispersión geográfica del clado de cuanto reflejado por las evidencias fósiles, por lo menos hasta el norte del actual Brasil. Esta más amplia dispersión geográfica podría ser el resultado de la persistencia de poblaciones antecesoras a lo largo de los flujos migratorios desde el norte del continente y de las cuales *Amazonsaurus* representaría el único descendiente conocido. Sucesivamente, los eventos paleogeográficos relacionados a la fragmentación de Gondwana en general, y a la separación de África de Suramérica en particular, habrían desencadenado cambios

climáticos y alterado los equilibrios paleoecológicos de los ecosistemas de la región, facilitando el aislamiento y la divergencia evolutiva de estas formas del Cretácico Inferior tardío.

Por último, la ausencia de formas más derivadas estrechamente relacionadas a estos rebaquisáuridos suramericanos podría indicar: 1) que los sucesivos linajes no se hayan adaptado a los nuevos contextos paleoambientales del Cretácico Superior, 2) que eventos de competencia hayan favorecido las formas más estrechamente relacionadas a *Khebbashia*, 3) que el registro fósil de *Rebbachisauridae* es extremadamente incompleto, 4) una combinación de las precedentes hipótesis.

Por otro lado, el clado que incluye a *Lavocatisaurus* y a *Khebbashia* evidencia eventos claves en la evolución de *Rebbachisauridae* tanto por lo que concierne la diversificación temprana en diferentes regiones paleogeográficas, así como por reflejar las diferentes relaciones de parentesco entre las formas más modernas del Cretácico Superior, las cuales representan las últimas evidencias fósiles de la familia. En los análisis filogenéticos presentados en esta tesis doctoral, *Lavocatisaurus* se recupera en posición más basal que *Khebbashia*, de forma parecida a Canudo y colaboradores (2018); sin embargo, en este último trabajo, *Comahuesaurus* se recupera más estrechamente relacionado a *Lavocatisaurus* y en posición más basal que este, y no entre los rebaquisáuridos más estrechamente relacionados a *Zapalasaurus*. El taxón *Lavocatisaurus* se formalizó sobre la base de elementos craneanos y postcraneanos procedentes de los niveles del Aptiano-Albiano del centro de la Cuenca Neuquina, y su posición filogenética, más cercana a *Khebbashia* que a los rebaquisáuridos más estrechamente relacionados a *Zapalasaurus*, indica que diferentes linajes de *Rebbachisauridae* basales convivieron en una misma región del Gondwana sudoriental, por lo menos durante la segunda mitad del Cretácico Inferior. De estos linajes, se preservaron evidencias fósiles solamente de los descendientes más estrechamente relacionados a *Khebbashia*, las cuales incluyen a las formas más derivadas de rebaquisáuridos de Sudamérica, África y Europa. A tal propósito, como en los análisis filogenéticos más recientes (Wilson y Allain, 2015; Taylor, 2018; Canudo et al., 2018), el clado *Khebbashia* resulta constituido por dos linajes principales: *Limaysaurinae*, que reúne a las formas sudamericanas del Cretácico Superior tardío *Cathartesaura* y *Limaysaurus*, y *Rebbachisaurinae*, que incluye a *Demandasaurus*, *Katpensaurus*, *Nigersaurus*, *Rebbachisaurus* y a *Tataouinea*.

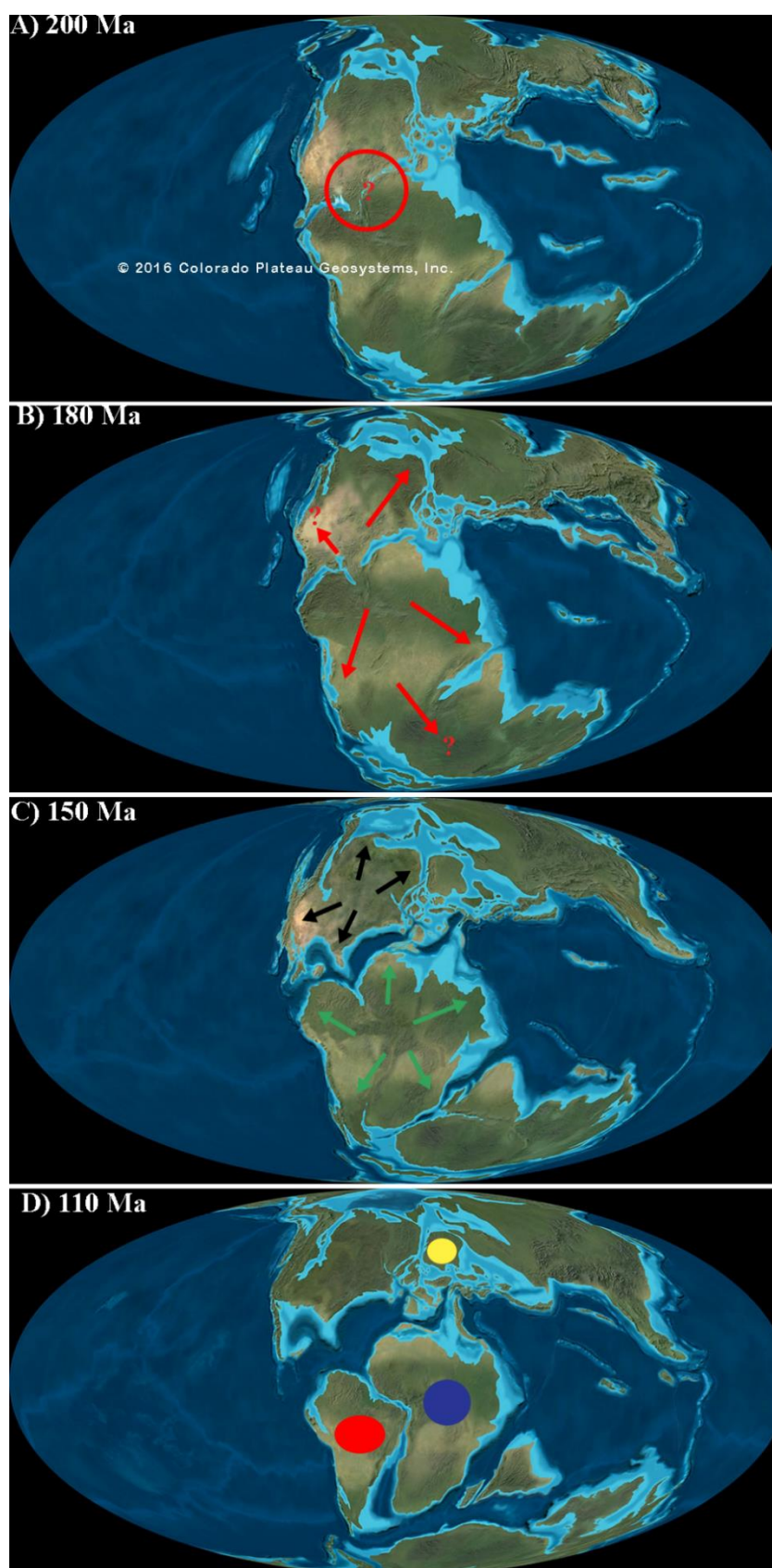


Figura IV.90. Reconstrucción paleogeográfica de Rebbachisauridae sobre la base de los resultados obtenidos en esta tesis. A), origen Jurásica en el sector central de Pangea; B), fase de dispersión intra-Pangea del Jurásico Medio-Superior; C), dispersión y aislamiento de las poblaciones laurásicas (negro) y gondwánicas (verde) del Jurásico Superior al Cretácico “Medio”; D) evolución diferenciada de las poblaciones sudamericanas (rojo), africanas (azul) y europeas (amarillo) desde el Cretácico Medio. Imágenes obtenidas de Blakey, 2006, <http://cpgeosystems.com/index.html>

La recuperación del clado Limaysaurinae resulta particularmente interesante por

sus implicancias en la reconstrucción de la historia evolutiva de las formas procedentes de la Cuenca Neuquina, y, por ende, más relacionada a los objetivos de esta tesis. De hecho, los limaysaurinos representarían los descendientes más directos de aquellas formas basales, cuyo único representante sería *Lavocatisaurus*, que poblaron la Cuenca Neuquina durante la última parte del Cretácico Inferior y que se diversificaron bajo condiciones climáticas y paleoambientales fuertemente cambiantes ligadas a los eventos tectónicos a grande escala que se sucedieron en la región durante la transición Cretácico Inferior-Cretácico Superior. De estos descendientes, *Cathartesaura* y *Limaysaurus* serían las únicas evidencias fósiles en representación de las poblaciones de rebaquisáuridos derivados que ocuparon el sector meridional de la Cuenca Neuquina, por lo menos durante el Cenomaniano. Al mismo tiempo, la presencia de formas del Cenomaniano estrechamente relacionadas a *Lavocatisaurus* demuestran el éxito evolutivo de un linaje de rebaquisáuridos que por más de 20 millones de años ocupó parte del Gondwana sudoriental.

Por otro lado, también el clado Rebbachisaurinae recubre un rol importante en la evolución de la familia en cuanto incluye: 1) las formas más derivadas, 2) una de las formas más antiguas (*Demandasaurus*), 3) una de las formas más modernas (*Katapultasaurus*), 4) todas las formas africanas. Por lo que concierne el primer punto, la composición taxonómica de Rebbachisaurinae evidencia que durante el Cretácico “Medio”, en todas las masas continentales, la familia Rebbachisauridae ya estaba experimentado formas relativamente derivadas, resultado de las dispersiones tempranas intra-Pangea e intra-Gondwana cuyos supuestos tiempos y mecanismos fueron tratados en la sección anterior. De la misma forma, la presencia de *Demandasaurus* entre las formas más derivadas de la familia, soportaría la hipótesis de una primordial diversificación y dispersión desde los sectores europeos de la Pangea, tanto que en esta región, ya durante el Barremiano, se encontraban linajes con una larga historia evolutiva y de los cuales, el taxón del Cretácico Inferior de España, resultaría el único representante conocido hasta ahora.

Por otro lado, *Katapultasaurus*, considerado como la última forma de Rebbachisauridae por sobrepasar el límite Cenomaniano-Turoniano (Ibiricu et al., 2013, 2015), se recupera a la base de Rebbachisaurinae y representa la única forma de la Cuenca de San Jorge, en el sur de la Patagonia Argentina. La presencia de una forma relativamente basal en el extremo sur del Gondwana Oriental podría sugerir antiguos eventos de aislamientos entre poblaciones de rebaquisáuridos de las diferentes cuencas

patagónicas y que resultaron en la evolución diferencial de los linajes Limaysaurinae y Rebbachisaurinae en una misma región geográfica. Por lo tanto, *Katpensaurus* sería el representante más moderno de las últimas poblaciones de rebaquisaurinos que se diversificaron en el extremo sur de Gondwana, manteniendo una serie de caracteres plesiomórficos, por lo menos respecto a los otros representantes del linaje.

Por último, los taxones africanos *Nigersaurus*, *Tataouinea* y *Rebbachisaurus* se recuperan como los más derivados de Rebbachisauridae, condición que demuestra que durante el Cretácico “Medio” había, en diferentes sectores del continente, formas con una historia evolutiva distinta a los otros representantes del linaje y probablemente más antigua de la documentada por el solo registro fósil. Por lo tanto, es probable que los extensos afloramientos juro-cretácicos de África produzcan en un futuro los representantes de aquellas antiguas poblaciones de rebaquisáuridos que se dispersaron y diversificaron a lo largo del continente mediante los tiempos y los mecanismos propuestos en la sección anterior.

CAPITULO V

OSTEOLOGÍA Y RELACIONES FILOGENÉTICAS DE *LIGABUESAURUS LEANZAI* BONAPARTE, GONZÁLEZ RIGA Y APESTEGUÍA, 2006

Introducción

Las campañas paleontológicas realizadas por el Dr. José Bonaparte y su equipo en los afloramientos del Cretácico Inferior de Cerro de los Leones del 1996 al 2004, permitieron recuperar los restos de una nueva forma de dinosaurio saurópodo, formalizada años más tarde como *Ligabuesaurus leanzai* Bonaparte, González Riga y Apesteguía, 2006.

Esta especie está representada principalmente por elementos postcraneanos, los cuales fueron colectados de los afloramientos del Miembro Cullín Grande de la Formación Lohan Cura expuestos en las inmediaciones del Cerro de los Leones, a los cuales se les atribuye una edad Albiano inferior.

Aunque inicialmente considerado un representante basal del clado de los Titanosauria (Bonaparte et al., 2006), *Ligabuesaurus* ha sido relacionado con otros grupos en análisis filogenéticos más recientes. Según los diferentes autores, *Ligabuesaurus* se ha considerado como representante basal del clado Somphospondyli (D’Emic, 2012; González-Riga y David, 2014; Wick y Lehman, 2014), como sonfospóndilomás derivado (Carballido et al., 2011; Carballido et al., 2017), como miembro de los Titanosauria (Mannion et al., 2013), o bien como un Lithostrotia derivado (Gorscak y O’Connor, 2019).

Dentro del marco de esta tesis doctoral, se tuvo la oportunidad de preparar en laboratorio un conjunto de materiales osteológicos inéditos que fueran originalmente colectados por Bonaparte y colaboradores en la excavación del ejemplar holotipo (Excavación n°4) pero no incluidos en ningún estudio previo.

A su vez, se agregan a los materiales referidos a *Ligabuesaurus leanzai* elementos procedentes de otros sitios (por ej., excavación n°3) pero del mismo nivel fosilífero que caracteres diagnósticos con los materiales tipo (ver MCF-PVPH-744).

El estudio osteológico presentado en este capítulo permitió reconocer diferentes individuos referibles a *Ligabuesaurus*. Por lo tanto, en esta tesis doctoral, se amplía el holotipo y se describe una serie de materiales inéditos, cuyo conjunto permite reconstruir buena parte del esqueleto postcraniano.

Además, se redesciben los elementos presentados por Bonaparte et al. (2006), a fin de proponer modificaciones a la diagnosis y detectar nuevas combinaciones de caracteres diagnósticos de *Ligabuesaurus*. Con ese propósito, se analiza la posición filogenética de *Ligabuesaurus* dentro de Sauropoda creando una matriz de datos obtenida a partir de información presente en la bibliografía y una revisión de la codificación de ciertos caracteres (Capítulo I y Anexos), distribuidos dentro de un grupo de taxones de neosaurópodos seleccionados. Con este estudio se aportan, no sólo nuevas informaciones sobre la morfología y la posición filogenética de *Ligabuesaurus*, sino que también nuevos datos sobre la diversidad de saurópodos del Cretácico Inferior de Patagonia, como sus relaciones con otras formas del Cretácico “Medio” de Gondwana, periodo crucial por sus implicancias macroevolutivas en la historia evolutiva de los saurópodos.

V.1. Sistemática paleontológica

SAURISCHIA Seeley, 1187

SAUROPODOMORPHA von Huene, 1932

SAUROPODA Marsh, 1878

NEOSAUROPODA Bonaparte, 1986

TITANOSAURIFORMES Salgado, Coria y Calvo, 1997

SOMPHOSPONDYLI Wilson y Sereno, 1998

TITANOSAURIA Bonaparte y Coria, 1993

ANDESAUROIDEA Salgado, 2003

Ligabuesaurus leanzai Bonaparte et al., 2006

- **Número mínimo de individuos.** Desde el 1996 hasta el 2004, los materiales procedentes del sitio en el flanco sur de Cerro de los Leones (excavación nº4, Fig. II.13) y que constituyen el holotipo de *Ligabuesaurus*, fueron trasladados en parte al MCF de Plaza Huincul y en parte al MACN de Buenos Aires para la preparación en laboratorio. Sin embargo, junto a estos últimos, se enviaron también otros elementos de saurópodos recuperados de otro sitio (excavación nº3, Fig. II.13) ubicados a unos 20 metros al este y en el mismo nivel fosilífero de la excavación nº4 (Fig. II.12). Cuando Bonaparte y

colaboradores publicaron *Ligabuesaurus leanzai* (Bonaparte et al., 2006), no incluyeron a varios elementos aún sin preparar dentro de los materiales tipo, algunos alojados en ese momento en el MCF y otros en el MACN. Esta decisión fue particularmente respaldada por el Dr. Bonaparte, quien consideró que estos materiales tenían que mantenerse inéditos para una futura tesis doctoral. De esta forma, en el año 2014, una vez concluidas unas tareas de preparación en el MACN, todos los materiales fueron trasladados y reunidos en el repositorio del MCF.

Luego de una exhaustiva tarea de reconocimiento de dichas piezas, análisis de fotos, dibujos, apuntes y documentos de campo, fue posible reconstruir, tentativamente, la distribución de los materiales en el sitio (Fig. V.1), y así reconocer los elementos procedentes de la excavación n°4, de aquellos procedentes de la excavación n°3.

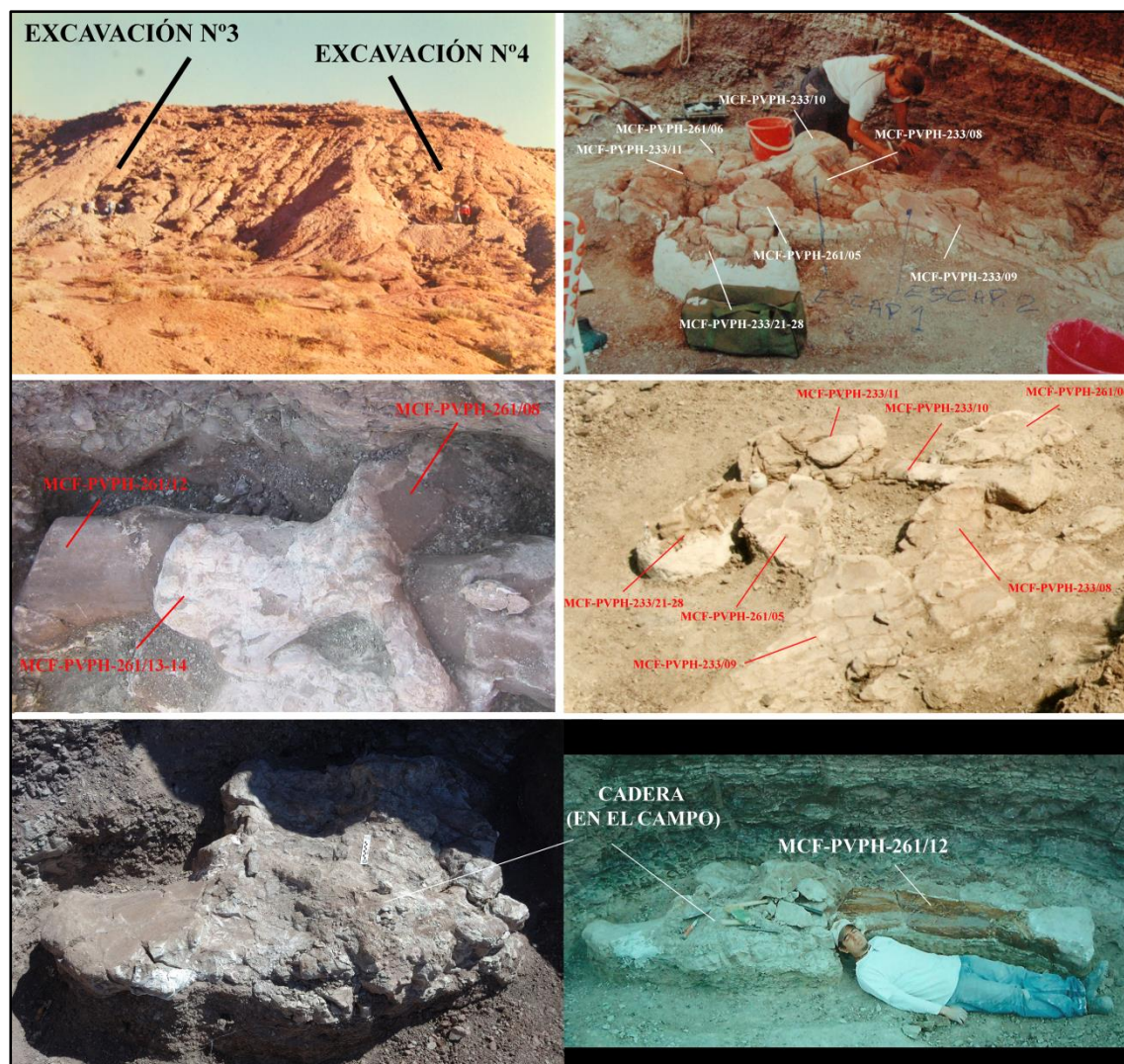


Figura V.1. Ejemplos de fotografías tomadas durante las campañas paleontológicas en Cerro de los Leones y utilizadas para reconstruir la procedencia y la distribución de los materiales fósiles de *Ligabuesaurus* en la excavación n°4. Concesión de Bonaparte, Martinelli, Forasiepi y Fernández.

A todos estos materiales, se suma una serie de elementos cuya procedencia, por comunicaciones personales (Forasiepi, Martinelli, Isasi, Fernández, Bonaparte, com. pers.), se atribuye a una de estas dos excavaciones, y para los cuales, sin embargo, no fue posible corroborar su ubicación exacta ya sea mediante fotos o dibujos de campo (Dibujos de campo de Martinelli, Fig.II.14-15; libreta de campo de Bonaparte, ver Anexo).

Dichos materiales inéditos consisten en una vértebra cervical media, dos vértebras cervicales posteriores, una vértebra dorsal anterior, una vértebra caudal anterior, ambos coracoides, la epífisis distal de un radio, un ílion izquierdo incompleto, ambos pubis, un fémur izquierdo, la epífisis proximal de una tibia izquierda, la epífisis proximal de una fíbula izquierda, varios fragmentos de costillas dorsales, y numerosos fragmentos indeterminados. Con el objetivo de reorganizar los materiales asignados al ejemplar holotipo de *Ligabuesaurus leanzai*, se tomó en cuenta el tamaño y las proporciones relativas de los huesos, y se realizó una comparación con ejemplares más completos de otros taxones de saurópodos como *Diplodocus* (Marsh, 1878), *Trigonosaurus* (Campos et al., 2005), *Rapetosaurus* (Curry Rogers y Forster, 2001), *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka, 1977), *Saltasaurus* (Bonaparte y Powell, 1981). Para el cálculo del número mínimo de individuos se tomó en cuenta la repetición de elementos del mismo tamaño y la presencia de diferentes tamaños entre elementos repetidos, poniendo un particular enfoque en los huesos largos procedentes de la excavación n°4.

El fémur derecho MCF-PVPH-233/17, preservado incompleto y con fuertes alteraciones diagenéticas por aplastamiento plástico, es levemente más grande (<5%) más comprimida antero-posteriormente y más inclinados medialmente que el fémur izquierdo MCF-PVPH-261/12. Este último, se preservó completo y en buenas condiciones de preservación, por lo que la diferencia de tamaño entre los dos elementos dependería de los distintos procesos diagenéticos que afectaron a los dos fémures, y que causaron un alargamiento del fémur derecho por los marcados aplastamientos sobre todo a la altura de la diáfisis y de la epífisis proximal. Además, el fémur izquierdo se encontró asociado a la cadera (todavía *in situ*) y a las porciones proximales de la tibia y la fíbula izquierdas, ambas articuladas y sin signos de alteraciones diagenéticas. Estas epífisis proximales, son levemente más grandes que aquellas de la tibia y de la fíbula derechas publicadas como holotipo por Bonaparte y colaboradores (2006), las cuales se encontraron incompletas y fracturadas en diferentes puntos de las epífisis.

De la misma forma, el húmero izquierdo MCF-PVPH-233/10 presenta alteraciones diagenéticas, mientras que la porción proximal y distal del derecho (MCF-PVPH-233/11-

12) resultan mejor preservadas y presentan un aspecto más macizo e inalterado. Estos dos últimos elementos, incluidos dentro del material tipo por Bonaparte y colaboradores (2006), presentan una leve diferencia en el tamaño (<10%) y en la morfología (ej., superficie articular proximal, procesos ventrales en la superficie articular distal) respecto a la contraparte izquierda que son relacionables a las distintas condiciones de preservación. También entre el coracoides izquierdo y el derecho, la escápula derecha y la izquierda, y el pubis izquierdo y el derecho se reconocen diferencias morfológicas, de condiciones de preservación y de tamaño, aunque no marcadas (<5%), que indicarían que los procesos diagenéticos afectaron de manera heterogénea a los distintos huesos procedentes de la excavación n°4.

También entre los elementos axiales existen ciertas diferencias de tamaño y de condiciones de preservación. La vértebra cervical posterior MCF-PVPH-233/02 y la vértebra dorsal anterior MCF-PVPH-233/03 se encontraron aisladas y, aunque incompletas, en buenas condiciones de preservación y sin signos de una marcada alteración diagenética. Por otro lado, las vértebras dorsales medias MCF-PVPH-233/04-05 y posteriores MCF-PVPH-233/06-07 se hallaron articuladas, sin embargo las dos primeras presentan buenas condiciones de preservación, mientras que las últimas dos son incompletas y parcialmente deformadas.

Por lo tanto, la revisión de los materiales fósiles procedentes de la excavación n°4 demuestra que no hay repetición de elementos, ni entre los axiales ni entre los apendiculares, y que las diferencias registradas entre algunos huesos (ej., escapulas, coracoides, humeros, pubis, femures, tibias y fíbulas) son despreciables, en cuanto atribuibles a las distintas condiciones de preservación y esperables dentro de la variación intraespecífica. Además, según la reconstrucción de la disposición de los huesos en la excavación n°4 (Fig.V.2), los elementos de la porción anterior del esqueleto se encontraron en el sector oriental del sitio, mientras que los elementos de la porción posterior en el sector occidental; esta condición indicaría la disposición natural de la carcasa de un solo individuo de dinosaurio saurópodo.

Por lo que concierne la excavación n°3 (Fig. II.14), entre los materiales fósiles recolectados no aparecen elementos repetidos, y el tamaño y las proporciones relativas de los mismos resultan más grandes que el individuo de la excavación n°4, condición que indicaría que en el nivel fosilífero n°2 del flanco sur de Cerro de los Leones se acumularon

diferentes individuos de dinosaurios saurópodos de gran tamaño referibles al taxón *Ligabuesaurus*. Además, desde la excavación n°3 procede la vértebra dorsal anterior D3? MCF-PVPH-908, la cual representa un elemento repetido de la vértebra dorsal anterior D3? MCF-PVPH-233/03 (holotipo). Por lo tanto, en esta tesis doctoral, el ejemplar de la excavación n°3 se propone como material referido de *Ligabuesaurus*. De la misma forma, siguiendo a Martinelli et al. (2007), se refiere a *Ligabuesaurus* el diente aislado casi completo MCF-PVPH-744, el cual se rescató de un sitio en el nivel fosilífero n°2 a unos 120 metros al noroeste de la excavación n°3 y que comparte con el holotipo diferentes caracteres diagnósticos. Por último, tras las nuevas campañas de exploración y excavación en el área de la excavación n°4, realizadas entre el 2014 y el 2016, se reubicaron varios elementos del sacro desenterrados en la campaña del 2004 y todavía *in situ*, así como se encontraron nuevos materiales fósiles parcialmente articulados, entre los cuales se

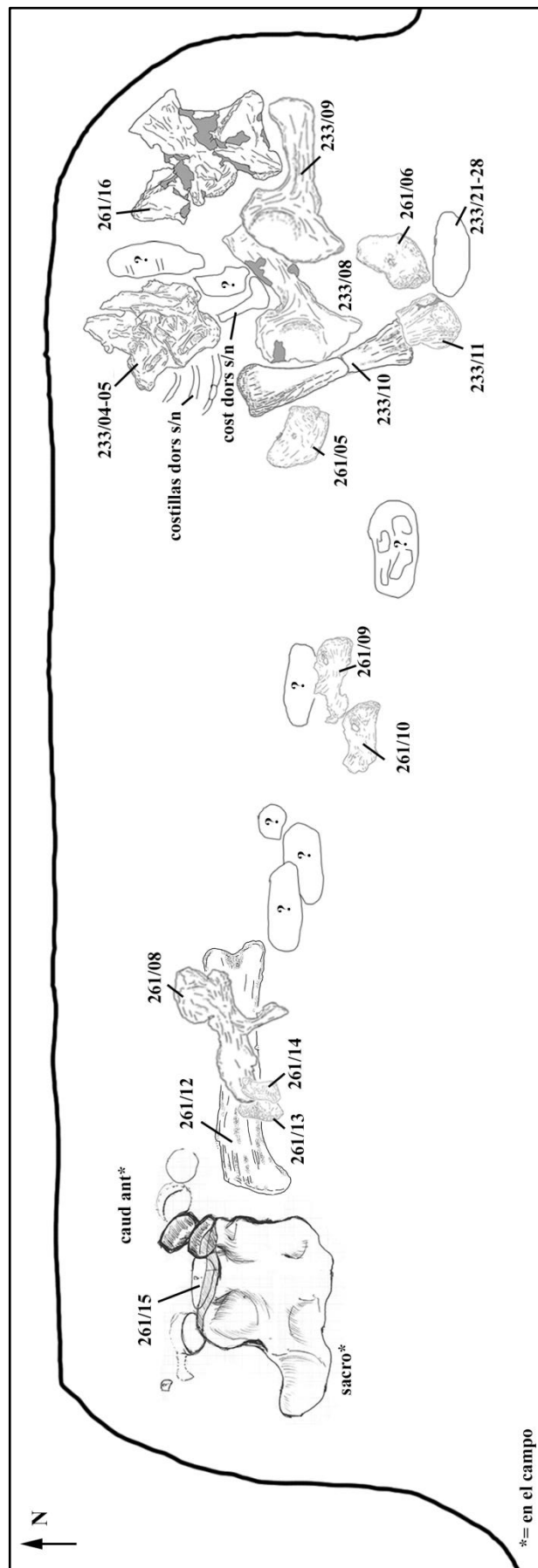


Figura V.2. Dibujo interpretativo de la distribución de los elementos de *Ligabuesaurus* procedentes de la excavación n°4 y reconstruida sobre la base de las informaciones recolectadas a través de las fotos, dibujos de campo, apuntes y comunicaciones personales de Bonaparte, Martinelli, Fernández.

destacan varias vértebras caudales anteriores (Fig. V.3).

Estos nuevos elementos podrán enriquecer la ya abundante osteología de *Ligabuesaurus* y aportar ulteriores elementos a lo que representaría uno de los esqueletos de dinosaurios saurópodos más completos conocidos.

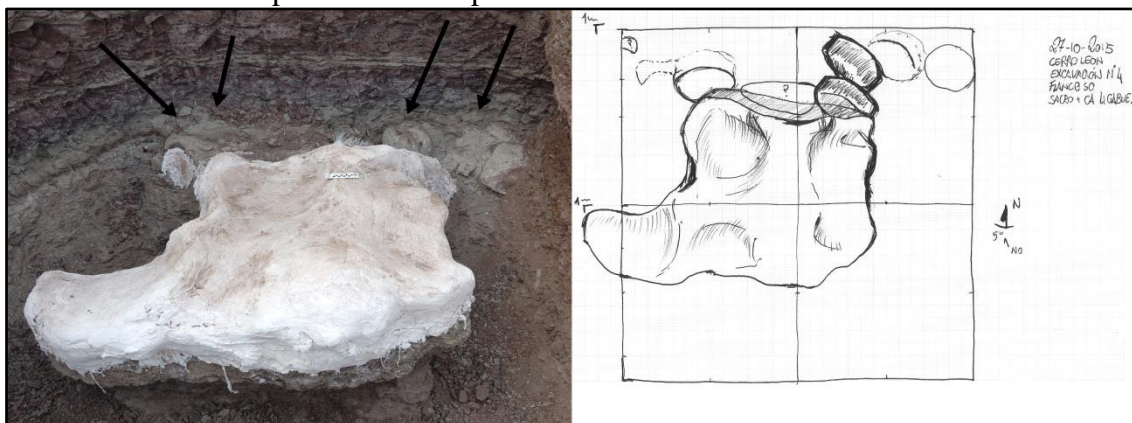


Figura V.3. Elementos inéditos de Ligabuesaurus e in situ en la excavación n°4. Por detrás de un sacro casi completo y articulado se encontró una serie de vértebras caudales anteriores parcialmente articuladas y en buenas condiciones de preservación. Izquierda, imagen del bochón del sacro con la ubicación de las vértebras caudales (flechas). Derecha, dibujo interpretativo de a distribución de los elementos in situ.

- Holotipo.** Elementos craneanos y postcraneanos de un esqueleto parcialmente articulado de un dinosaurio saurópodo de gran tamaño, cuya identificación comprende la numeración MCF-PVPH-233, para el material publicado por Bonaparte et al. (2006), y MCF-PVPH-261, para los elementos inéditos. El holotipo de *Ligabuesaurus* propuesto en esta tesis doctoral está compuesto por: diez dientes maxilares MCF-PVPH-233/01, una vértebra cervical media Cv-07? MCF-PVPH-261/16, una vértebra cervical posterior Cv-09? MCF-PVPH-261/01, una vértebra cervical posterior Cv-10? MCF-PVPH-261-02, una vértebra cervical posterior Cv-15? MCF-PVPH-233/02, una vértebra dorsal anterior Dv-03? MCF-PVPH-233/03, dos vértebras dorsales medio-posteriores articuladas Dv-06-07? MCF-PVPH-233/04-05, dos vértebras dorsales posteriores articuladas Dv-08-09? MCF-PVPH-233/06-07, una costilla dorsal incompleta MCF-PVPH-261/17, una vértebra caudal anterior Ca-02? MCF-PVPH-261/15, una escápula izquierda MCF-PVPH-233/08, una escápula derecha MCF-PVPH-233/09, un coracoides izquierdo MCF-PVPH-261/05, un coracoides derecho MCF-PVPH-261/06, un húmero izquierdo MCF-PVPH-233/10, una epífisis proximal de húmero derecho MCF-PVPH-233/11, una epífisis distal de húmero derecho MCF-PVPH-233/12, una epífisis distal de radio? MCF-PVPH-261/07, un metacarpiano II derecho MCF-PVPH-233/13, un metacarpiano III derecho MCF-PVPH-233/14, una epífisis distal de metacarpiano II izquierdo MCF-PVPH-233/15, una epífisis distal de metacarpiano IV izquierdo MCF-PVPH-233/16, un íleo izquierdo MCF-

PVPH-261/08, un pubis izquierdo incompleto MCF-PVPH-261/09, un pubis derecho incompleto MCF-PVPH-261/10, epífisis distal de pubis derecho MCF-PVPH-261/11, un fémur derecho incompleto MCF-PVPH-233/17, un fémur izquierdo completo MCF-PVPH-261/12, una tibia derecha MCF-PVPH-233/18, una epífisis proximal de tibia izquierda MCF-PVPH-261/13, una fíbula derecha MCF-PVPH-233/19, una epífisis proximal de fíbula izquierda MCF-PVPH-261/14, un astrágalo derecho MCF-PVPH-233/20, un pie derecho articulado con los cinco metatarsianos y tres falanges de los dedos I y II MCF-PVPH-233/21.

- **Material referido:** un diente aislado MCF-PVPH-744, y el ejemplar de la excavación n°3 compuesto por los siguientes elementos axiales y apendiculares parcialmente asociados: dos vértebras cervicales posteriores articuladas Cv-12-13? MCF-PVPH-228/01-02, una vértebra dorsal anterior Dv-03? MCF-PVPH-908, dos vértebras dorsales medio-posteriores articuladas Dv-06-07? MCF-PVPH-228/03-04, seis costillas dorsales MCF-PVPH-228/05-10, una escápula derecha MCF-PVPH-228/11.

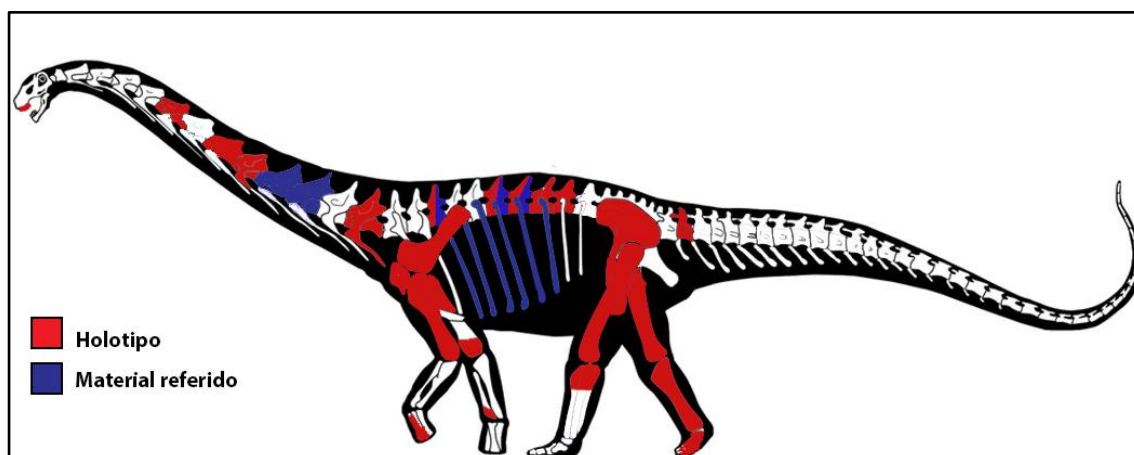


Figura V.4. Silueta del esqueleto de Ligabuesaurus (Bonaparte et al. 2006) en la cual se evidencian los elementos óseos preservados y que constituyen el holotipo y los materiales referidos. Modificado de Hartman, 2014.

- **Diagnosis original (Bonaparte et al., 2006).** *Large sauropod dinosaur characterized by the following associated derived features: (1) laminar and anteroposteriorly compressed neural spines on posterior cervical and anterior dorsal vertebrae that are rhomboid in shape, and wider than the vertebral centra; (2) spinoprezygapophyseal laminae in posterior cervical vertebrae forked to form two pairs of laminae: the medial pair unites them towards the top of the neural spine, and the lateral pair form the lateral border of the neural spine; (3) dorsoventrally reduced neural arch pedicels in the posterior cervical and anterior dorsal vertebrae; and (4) rudimentary prespinal lamina on the posterior cervical and anterior dorsal vertebrae (Dinosaurio*

saurópodo de gran tamaño caracterizado por la siguiente asociación de caracteres derivados: 1) espinas neurales de las vértebras cervicales posteriores y dorsales anteriores de aspecto laminar, comprimidas anteroposteriormente y de forma romboidal, más anchas transversalmente que el ancho del centro vertebral; (2) vértebras cervicales posteriores con láminas espinoprezigapofisial (sprl) bifurcada en dos pares: un par de láminas medianas (med. sprl), que se unen hacia el ápice de la espina, y un par de láminas laterales (lat. sprl), que forman el borde lateral de la espina neural; (3) vértebras cervicales posteriores y dorsales anteriores con pedicelos del arco neural reducidos dorsoventralmente; (4) vértebras cervicales posteriores y dorsales anteriores con lámina prespinal (prsl) reducida.

- **Diagnosis ampliada.** Dinosaurio saurópodo de gran tamaño caracterizado por las siguientes autapomorfías: 1) espinas neurales de las vértebras cervicales posteriores y dorsales anteriores de aspecto laminar, comprimidas anteroposteriormente y de forma romboidal, más anchas transversalmente que el ancho del centro vertebral (Bonaparte et al., 2006); (2) vértebras cervicales posteriores con láminas espinoprezigapofisial (sprl) bifurcada en dos pares: un par de láminas medianas (med. sprl), que se unen hacia el ápice de la espina, y un par de láminas laterales (lat. sprl), que forman el borde lateral de la espina neural (Bonaparte et al., 2006); (3) vértebras cervicales posteriores y dorsales anteriores con pedicelos del arco neural reducidos dorsoventralmente (Bonaparte et al., 2006); (4) la cara anterior y la posterior del coracoides forman ángulos rectos con la cara ventral, confiriendo a la mitad ventral del coracoides una forma cuadrangular en vista transversal.

Además, el análisis filogenético arrojó una combinación única de caracteres, representada por la presencia de una lámina prespinal (prsl) amplia y rugosa a lo largo de la porción dorsal de la espina neural (Car. n°165, 0), y por la ausencia de crestas ventrolaterales en la cara ventral de las vértebras caudales anteriores (Car. n°233, 0).

- **Localidad geográfica y horizonte estratigráfico.** Las excavaciones n°3 y n°4 se ubican en el flanco sur del Cerro de los Leones, en proximidad de la localidad de Picún Leufú, en la Provincia del Neuquén, Patagonia, Argentina (Fig. I.1-2 y II.13). Los sitios coinciden con el nivel fosilífero n°2 (*sensu* Martinelli et al., 2007), donde aflora la sección inferior del Miembro superior (Mb. Cullín Grande) de la Formación Lohan Cura (Leanza y Hugo, 2001). En este sector afloran potentes paquetes de origen fluvial compuestos por una alternancia de fangolitas moradas, violáceas, y verde-grisáceas, a las cuales se intercalan delgados niveles de areniscas finas de color gris (Fig. II.12). El ambiente

deposicional de este sector está asociado a una planicie de inundación distal (Martinelli et al., 2007).

- **Consideraciones tafonómicas de las excavaciones n° 3 y n° 4.** Como está reportado en la libreta de campo del Dr. Bonaparte (Libreta de Campo 1999, Día 31 de Enero), a unos días del comienzo de las tareas en la Excavación n°3, el equipo de técnicos halló a pocos metros más al este y a la altura del mismo nivel fosilífero, numerosos elementos de dinosaurios saurópodos de gran tamaño, generalmente en buenas condiciones de preservación (Fig. V.1). Una vez extraídos los elementos de la excavación n°3, los trabajos de campo se concentraron en el nuevo sitio hasta el 2004, año de la última campaña paleontológica del Dr. Bonaparte y de su equipo en el Cerro de los Leones. Sin embargo, para ambos sitios, los mapas de campo se refieren al año 1999, tanto que se conocen las disposiciones espaciales solamente de los huesos encontrados durante las primeras fases de los trabajos (Fig. II.15). Las fases sucesivas de la excavación fueron reconstruidas en esta tesis doctoral sobre la base de las fotos y a los comentarios realizados por diferentes integrantes de las campañas (Fig. V.1-2). La localización de la excavación durante las últimas campañas en Cerro de los Leones realizadas dentro del marco de esta Tesis (2014-2016) permitió analizar con más detalle la estratigrafía de los sitios y corroborar la presencia de varios elementos fósiles aun *in situ* en la excavación n°4, algunos de los cuales parcialmente articulados (vértebras caudales anteriores) y articulados (pelvis; Fig. V.3).

En ambos sitios los materiales fósiles proceden de un delgado nivel evaporítico compuesto por una secuencia de pelita-yeso-caliza que recubre íntegramente los huesos y que, en algunos casos, confirió excelentes condiciones de preservación a los mismos. El nivel fosilífero n°2 (Fig. II.12), desde el cual se recolectaron todos los elementos que constituyen el holotipo y los materiales referidos a *Ligabuesaurus*, está caracterizado por una acumulación de huesos preservados en tres dimensiones y distribuidos de forma dispersa, aunque en algunos casos se encontraron articulados o estrechamente asociados entre sí.

Según el mapa de campo (Fig. II.14), en la excavación n°3 los elementos se encontraron poco dispersos, sin una distribución anatómicamente ordenada y sin una orientación preferencial. De hecho la escápula se encontró casi completa, entre costillas dorsales bien preservadas y por debajo de dos vértebras dorsales articuladas, con signos de compresión plástica, evidente sobre todo en los centros vertebrales. Por otro lado, las vértebras cervicales posteriores se preservaron articuladas, casi completas y sin

alteraciones diagenéticas, a pesar de sus largos procesos transversos y amplias láminas neurales.

En lo que concierne la excavación n°4 (Fig. II.15), los huesos se encontraron dispersos en un área más amplia que en la excavación n°3, y con diferentes condiciones de preservación. Además, la reconstrucción del mapa de campo (Figura V.2) permite evidenciar que la mayoría de los elementos apendiculares, como las escápulas, húmeros, fémures, los pubis y parte del ílion se encontraron con el eje longitudinal orientado en sentido oeste-este. A esto se suman las vértebras caudales anteriores preservadas posteriormente a la pelvis, las cuales se distribuyen en una serie cuyos elementos se encuentran asociados y distribuidos también en sentido oeste-este. Aunque es posible registrar una cierta distribución anatómica ordenada de los huesos, la presencia de elementos fuera de contexto, como el pie derecho articulado ubicado a la altura de los coracoides, o de las vértebras dorsales y cervicales entre las escápulas, indicaría un cierto transporte preentierro de la carcasa de *Ligabuesaurus*.

En lo que concierne a las condiciones de preservación, aunque procedentes del mismo nivel fosilífero (n°2), los elementos hallados en las dos excavaciones (n°3 y n°4) a pocos metros de distancia uno del otro, presentan condiciones muy diferentes, con alteraciones diagenéticas distintas, por ende, historias tafonómicas diferentes dentro de los mismos sitios. De hecho, algunos materiales fueron encontrados en buen estado de preservación (vértebra dorsal anterior MCF-PVPH-233/03, fémur MCF-PVPH-216/12, vértebras cervicales posteriores MCF-PVPH-228/01-02), algunos articulados (pie derecho MCF-PVPH-233/21-28, cervicales posteriores (MCF-PVPH-261/01-02), otros parcialmente articulados (fémur con pelvis, escápula con coracoides); por otro lado, algunos están muy fragmentados (húmero MCF-PVPH-233/11-12), otros fuertemente aplastados (vértebras dorsales MCF-PVPH-233/06-07), o en ambas condiciones (fémur MCF-PVPH-233/17). Estas condiciones heterogéneas de acumulación y preservación podrían indicar eventos de sepultamiento distintos, sucedidos en diferentes momentos, no necesariamente muy alejados en el tiempo, y que habrían producido la acumulación monoespecífica de carcasas de dinosaurios saurópodos, una en la excavación n°3 y una en la n°4. Por otro lado, las superficies externas de los huesos de *Ligabuesaurus* muestran limitados signos de abrasión y reducidas superficies redondeadas atribuibles a eventos de transporte dentro de flujos de corrientes (Behrensmeyer, 1975). Al mismo tiempo, la presencia de numerosos elementos óseos (costillas, vertebras, cintura pectoral y pélvica, falanges miembros anteriores y posteriores) y el hallazgo de huesos articulados o

asociados en secuencia anatómica, indican muy poca dispersión y una acumulación luego de reducidos eventos de transporte.

V.2. Descripción y comparación

- **Elementos craneanos.** Los únicos materiales craneanos asignados a *Ligabuesaurus* son un conjunto de dientes maxilares fragmentados (MCF-PVPH-233/01) procedentes de la excavación n°4 y un diente aislado y casi completo proveniente del nivel fosilífero n°2 (MCF-PVPH-744; Martinelli et al., 2007).

➤ **Dientes maxilares, MCF-PVPH-233/01 y MCF-PVPH-744.** Bonaparte et al. (2006) citan y describen una porción de maxilar derecho altamente fragmentada y en mal estado de preservación, provisto de diez dientes insertados en los respectivos alveolos

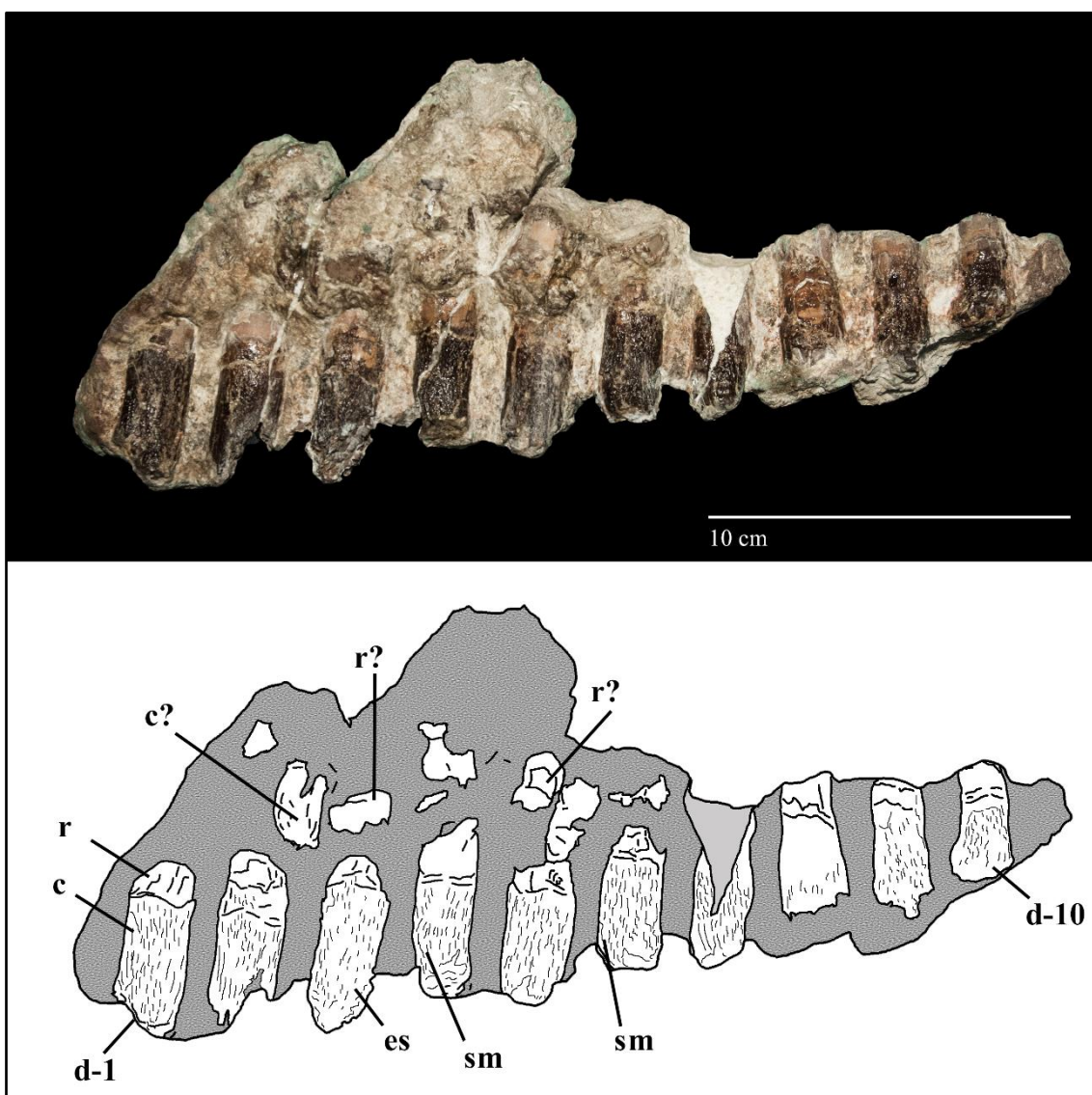


Figura V.5. Dientes maxilares MCF-PVPH-233/01 de *Ligabuesaurus* en vista lingual. Abrev.: es, esmalte; c, corona; sm, surco mesial; d-X, número del diente; r, raíz.

(Fig. V.5).

El material en cuestión fue ulteriormente preparado en laboratorio y, a pesar de que los dientes están dispuestos en su posición e inclinación natural, se constató que no se preservaron porciones de hueso craneano. Aunque esta condición de preservación es muy peculiar, no es raro encontrar en bibliografía registros de hileras de dientes aisladas (*isolated tooth rows*, ITRs), en las cuales los elementos se conservan en secuencia anatómica y sin rastro de hueso mandibular o maxilar (Wiersma y Sander, 2016). De hecho, Buffetaut y Suteerthorn (1999, 2004) presentan una serie de quince dientes maxilares procedente de la Fm. Sao Khua del Cretácico Inferior de Tailandia y referible al saurópodo Titanosauriformes *Phuwiangosaurus* (Martin et al., 1994), la cual preserva la disposición original de los dientes a pesar de la ausencia de hueso maxilar. Además, Kosch et al. (2014) citan material de *Giraffatitan* (Janensch, 1914) MB.R.2180.20.12 con la misma condición de preservación. Entre el material de *Europasaurus* (Sander et al., 2006) está incluida una serie de trece dientes bien preservados, sin algún tipo de hueso craneano que los contenga. De la misma forma, Gallina y colaboradores (2019) registran la presencia de dientes maxilares aislados y en secuencia anatómica entre los materiales de *Bajadasaurus* (MMCh-PV 75). Por otro lado, fuera de Sauropoda, se registra el hallazgo de una hilera completa de dientes maxilares en secuencia anatómica, y sin otros huesos craneanos, en asociación con los materiales tipo del ornitópodo *Camptosaurus* (BYU 17945, Carpenter y Wilson, 2008), procedente de la Formación Morrison de Wyoming (USA). En este caso, Britt y colaboradores (2008) atribuyen la falta de hueso craneano a la acción de invertebrados saprófagos durante las fases de preentierro de la carcasa. Teniendo en cuenta estas evidencias (Fig. V.6), Wiersma y Sander (2016) asocian estas peculiares condiciones de preservación de hileras de dientes a la presencia de algún tipo de tejido conectivo que mantendría a los dientes en su posición anatómica durante el proceso de fosilización, y a pesar de la desaparición de los huesos maxilares.

En MCF-PVPH-233/01 los dientes están dispuestos en posición anatómica, en un buen estado de preservación, y con sus coronas y raíces completas. La presencia de parte de las raíces, por lo menos en la mayoría de los dientes, permite considerar a estos dientes como funcionales, es decir insertados en sus respectivos alvéolos al momento de la muerte y del enterramiento del ejemplar, por lo que se excluye la posibilidad de que tal preservación sea el resultado de una accidental acumulación de dientes decíduos.

Además, en todos los casos presentados, los dientes se encuentran en posición natural y, en la mayoría de los casos, equidistantes y con la misma inclinación dentro de la matriz, signo que el transporte de los elementos óseos fue simultáneo y reducido, así

como el entierro relativamente rápido. Siguiendo la hipótesis de Wiersma y Sander (2016), los procesos diagenéticos posteriores habrían afectado principalmente a las delgadas paredes óseas mandibulares y al tejido conectivo indeterminado, dejando al fin solo los elementos más resistentes, o sea los dientes, en su posición anatómica.

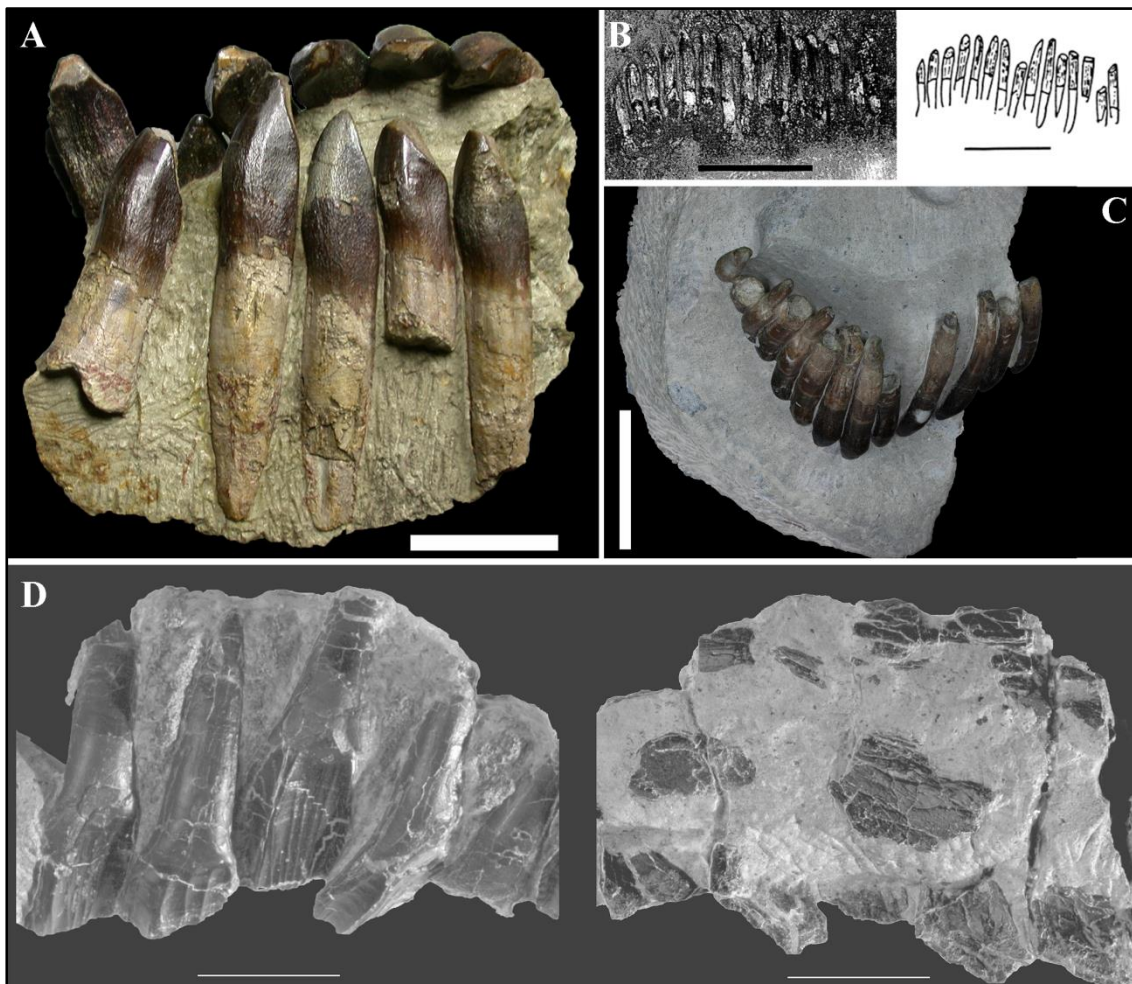


Figura V.6. Ejemplos de hileras de dientes en secuencia anatómica sin huesos craneanos asociados presentes en el registro fósil de dinosaurios. A) *Giraffatitan*, B) *Phuwiangosaurus*, C) *Europasaurus* y D) *Camptosaurus*. Modificado de Britt et al., 2008; Kosch et al., 2014; Buffetaut y Suteerthorn, 1999, 2004; Sander et al., 2006.

En vista apical, la cara labial de los dientes de MCF-PVPH-223/01 es fuertemente convexa, mientras que la lingual es recta, o ligeramente cóncava. Esta condición asimétrica de las coronas de los dientes está presente en la mayor parte de los saurópodos (Wilson y Sereno, 1998; Upchurch et al., 2004), por lo menos entre aquellos que presentan coronas de tipo ancha (BC, *sensu* Barrett y Upchurch, 2005). A los fines prácticos, los dientes fueron enumerados del 1 al 10, empezando por el primero a la izquierda en vista lingual.

Los dientes están más expuestos por la cara lingual, ya que buena parte de la cara labial de las coronas está incluida en la matriz. De hecho, las porciones apicolabiales

asoman solamente en los dientes nº3, 5, 6 y 7. Todos los dientes preservaron buena parte de la raíz y de la corona. Sin embargo, el estado de preservación está comprometido por la presencia de numerosas fracturas y la falta de porciones del esmalte, sobre todo en las caras linguales. Las raíces presentan márgenes mesiodistales rectos, paralelos a los de las coronas. Entre la raíz y la corona, la cerviz basal no está expandido mesiodistalmente, como en los Titanosauriformes, y el largo mesiodistal se mantiene constante desde la raíz hasta la mitad de la corona, a diferencia de los saurópodos basales (e.g., *Amygdalodon* Cabrera, 1947, *Camarasaurus* Marsh, 1889) que presentan dientes “*spoon-shaped*” de coronas anchas y espatuladas (Wilson y Sereno, 1998; Barrett y Upchurch, 2005).

En vista apical, las coronas presentan forma “*D-shaped*”, con la cara labial convexa y la lingual de recta a levemente cóncava apico-basalmente, como en la mayoría de los Titanosauriformes (Wilson y Sereno, 1998; Upchurch et al., 2004). En vista lingual, los márgenes mesial y distal son paralelos en la porción basal de la corona, mientras que apicalmente el margen mesial se inclina distalmente, tanto que el ápice resulta inclinado distalmente, como se puede ver en los dientes nº1, 4, 6 y 7, los únicos que preservaron tales porciones, aunque incompletas. A diferencia de lo indicado por Bonaparte y colegas (2006), todas las coronas resultan fragmentadas apicalmente, tanto que no es posible comprobar la presencia y la eventual morfología de facetas de desgaste. De la misma manera, no se registra la presencia de dentículos o pseudodentículos en el diente nº7, como está mencionado por Bonaparte y colaboradores (2006).

En vista lingual, el diente nº4 presenta un surco mesial, sub-paralelo al eje principal del diente y bien marcado hasta la mitad de la corona (Fig. V.5). Las coronas presentan la superficie del esmalte finamente ornamentada por un complejo sistema de surcos y crestas, paralelas al eje principal del diente, como en la mayoría de los Titanosauriformes (Wilson y Sereno, 1998; Upchurch et al., 2004).

Los dientes de *Ligabuesaurus* no presentan carenas, ni surcos labiales o crestas linguales. Teniendo en cuenta la cara labial convexa, la inclinación distal de la porción apical y la posición mesial del surco lingual, es posible orientar la hilera dentaria y considerar los dientes como maxilares derechos.

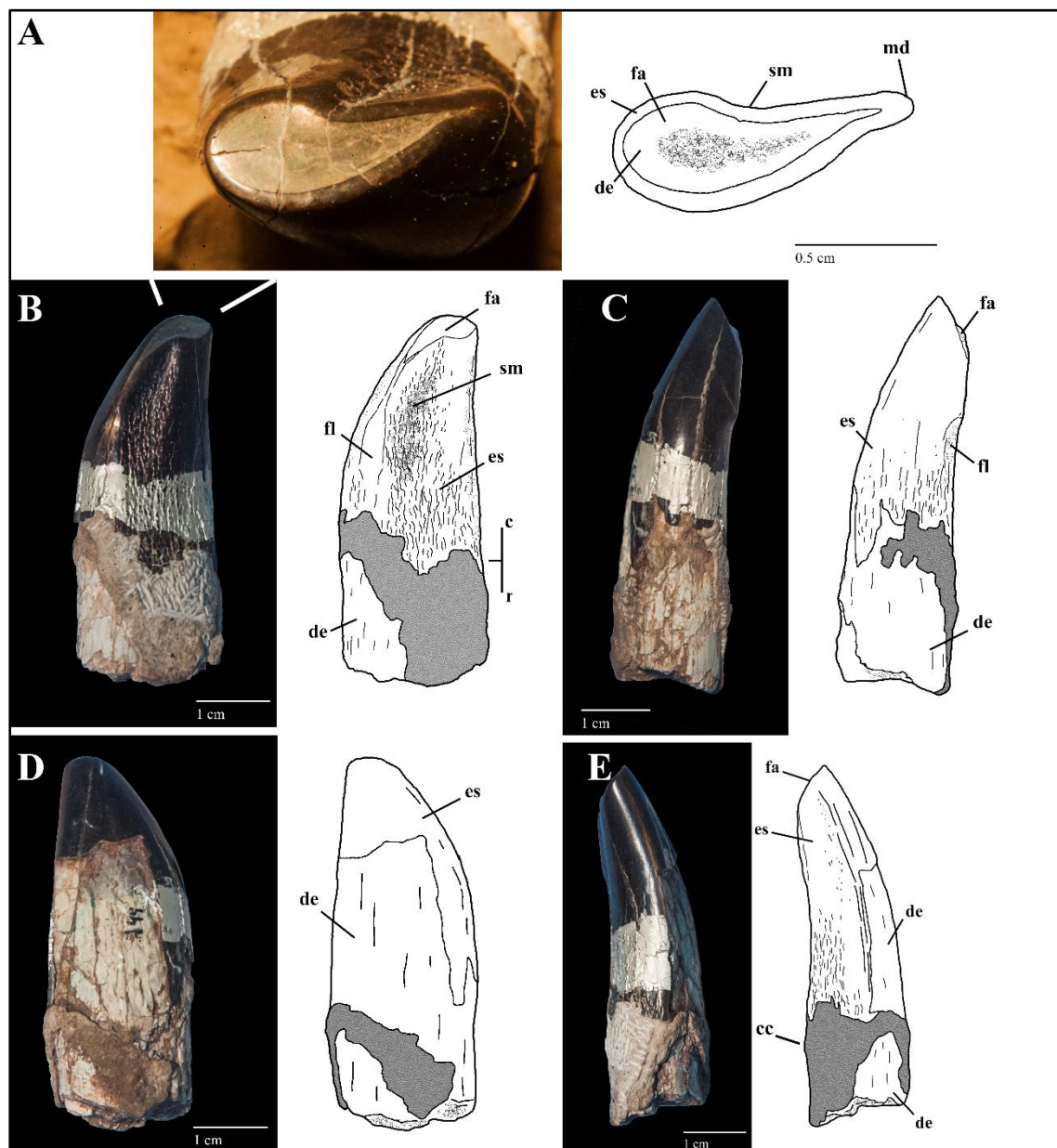


Figura V.7. Diente maxilar MCF-PVPH-744 de *Ligabuesaurus* en vista apical (A), lingual (B), mesial (C), labial (D) y distal (E). Abrev.: c, corona; cc, cúspide cingular; de, dentina; es, esmalte; fa, faceta de desgaste apical; fl, faceta de desgaste lingual; md, superficie de desgaste mesial; sm, surco mesial; r, raíz.

A lo largo de la hilera, las coronas varían ligeramente de forma y dimensiones, como en todos los eusaurópodos (Wilson y Sereno, 1998; Upchurch et al., 2004). Los dientes más anteriores presentan coronas más largas mesiodistalmente y más altas apicobasalmente, mientras que los más posteriores resultan progresivamente más cortos y comprimidos labiolingualmente. En vista lingual, por encima de los dientes n°3, 5 y 6 son presentes fragmentos de raíces, probablemente de dientes de remplazo, mientras entre el diente n°2 y 3, y por encima del diente n°4, son presentes pequeños fragmentos de esmalte, probablemente procedentes de las coronas adyacentes, las cuales presentan las superficies externas fragmentadas en diferentes puntos. La presencia de dientes de

reemplazo a lo largo de la porción lingual del maxilar refleja el mecanismo de reemplazo lingual evidenciado en otros saurópodos que preservaron dientes funcionales y de reemplazo en la misma arcada (D'Emic et al., 2013).

Entre los materiales referidos a *Ligabuesaurus* se cuenta con un diente aislado (MCF-PVPH-744), procedente del nivel fosilífero n°2, a unos 120 metros al noroeste de la excavación n°3. El diente, publicado y descrito por Martinelli et al. (2007), está casi completo y comprende buena parte de la raíz y de la corona, careciendo solo de la superficie del esmalte en la porción basal de la cara labial de la corona (Fig. V.7).

En vista basal, la raíz es de forma elíptica en sección transversal, ligeramente comprimida labiolingualmente. Como en los dientes maxilares derechos (MCF-PVPH-233/01), entre raíz y corona no hay una expansión mesiodistal, así como el largo mesiodistal se mantiene constante hasta la mitad de la corona. En vista mesiodistal (Fig. V.7C y E), la corona presenta la cara lingual ligeramente cóncava apicobasalmente y la cara labial convexa, con el ápice dirigido lingualmente. En vista apical (Fig. V.7A), la porción apical de la corona es de forma “*D-shaped*”, con la cara lingual levemente cóncava mesiodistalmente y la labial fuertemente convexa, como los otros dientes MCF-PVPH-233/01. En vista labiolingual (Fig. V.7B y D), los márgenes mesial y distal son rectos y paralelos hasta la mitad de la corona, mientras que apicalmente el margen mesial es inclinado distalmente. En vista lingual, en proximidad del margen distal de la base de la corona, es presente una cúspide cingular (“*cingular-cusp*”), representada por una estructura bulbosa y ligeramente sobresaliente (Fig. V.7E). Este tipo de cúspide es comparable con las cúspides presentes en otras formas de Titanosauriformes basales como *Euhelopus* (Wiman 1929), *Asiatosaurus* (Osborn 1924), unos saurópodos del Barremiano de La Cantalera (Canudo et al. 2002) y de Galve de España (Sanz et al. 1987), y en unas formas del Aptiano Inferior de la Formación Yixian de China (IVPP V15010.4-7, Barrett y Wang 2007). A diferencia de MCF-PVPH-744, estas formas de Laurasia pueden presentar una o más cúspides (e.g., en posición mesial, distal y mediana, como en MPZ97/464), las cuales pueden ser muy prominentes y expandidas. Este carácter es muy inconstante en otras formas (e.g., *Euhelopus* Wiman 1929), donde no está presente en todos los dientes o muestra morfologías muy variables. De hecho, en ninguno de los dientes maxilares se registran cúspides cingulares. La presencia de estas cúspides dependería de la posición del diente en las mandíbulas o con el estadio ontogenético del individuo, mientras, que por la posición y la superficie lisa que presentan, es posible excluir un origen patológico para estas prominencias (Barrett y Wang 2007).

Por otro lado, en la porción mesial de la corona, hay un amplio surco, constituido por una superficie deprimida, paralela al eje principal del diente y levemente dirigida apicodistalmente (Fig. V.7B). El surco mesial está limitado apicalmente por la faceta de desgaste y resulta mayormente marcado apico-mesialmente, donde el margen mesial es particularmente prominente. En vista mesial, en la porción basal de la corona presenta una superficie lisa, deprimida apico-basalmente y paralela al eje principal del diente (Fig. V.7B-C). Un relieve poco prominente, perpendicular al eje principal del diente, divide esta superficie de atrición en una mitad basal y una apical, ligeramente más prominente. Apicalmente la superficie de atrición forma un área escalonada con el margen mesial, a través de una superficie fuertemente inclinada. El desgaste en tal área es superficial y no permitió la exposición de las porciones más internas del diente (e.g., dentina), a diferencia de la faceta apical donde la fricción se prolongó de manera más constante y con mayor intensidad. Esta superficie de atrición se atribuye a un desgaste de tipo “*tooth-to-tooth*”, causado por la fricción entre dientes de arcadas opuestas. La cara labial de la corona está incompleta en cuanto la superficie del esmalte. Se preservó únicamente en la porción apical y a lo largo del margen mesial. A pesar de su estado fragmentario, en la cara labial no hay evidencia de surcos labiales, como en los dientes maxilares derechos (MCF-PVPH-233/01). A lo largo de los márgenes mesial y distal de la corona no se presentan carenas, ni dentículos o pseudodentículos, como en MCF-PVPH-233/01. El ápice de la corona es comprimido labiolingualmente en vista apical y se ubica en la mitad distal del diente en vista labiolingual. El ápice termina con una amplia faceta de desgaste de forma “*tear-shaped*”, ligeramente dirigida apico-mesialmente y fuertemente inclinada lingualmente, con un ángulo $>45^\circ$ con respecto al plano perpendicular al eje principal del diente (Fig. V.7A). La faceta apical está compuesta por una amplia porción apicodistal, de forma circular, y por una más reducida porción expuesta a lo largo del margen apicomésial, de forma “*comma-like*”, comprimida labiolingualmente. En MCF-PVPH-744 la superficie del esmalte presenta un característico dibujo constituido por una compleja trama de surcos y crestas anastomosadas, paralelas al eje principal del diente. El dibujo del esmalte es particularmente marcado a la base de la corona y en el interior del surco mesial, donde los desgastes por fricción son menores. Por otro lado, la mitad apical de la corona, más expuestas al desgaste durante el proceso de alimentación, presenta un esmalte con superficie lisa, sin surcos o estrías macroscópicamente evidentes. A la altura de la faceta de desgaste apical, el esmalte resulta en sección transversal más espeso en las caras labial y lingual (espesor $>1\text{mm}$), y más delgado en la cara distal

(espesor <0,5mm). Por la presencia de una faceta de desgaste apical, de una superficie de atrición y de una ornamentación desgastada apical y distalmente, es posible considerar MCF-PVPH-744 como un diente funcional. A fin de orientar y ubicar el diente en la hilera dentaria, se comparan las denticiones de *Camarasaurus*, *Brachiosaurus* y del maxilar derecho MCF-PVPH-233/01. Teniendo en cuenta que en los eusaurópodos la cara cóncava o recta es la lingual y que la faceta de desgaste inclinada lingualmente se encuentra en los dientes de la arcada superior (Wilson y Sereno, 1998; Upchurch et al., 2004; Chure et al., 2010), es posible concluir que MCF-PVPH-744 representa un diente de la arcada superior izquierda. Esta atribución concuerda con Martinelli et al. (2007), y está ulteriormente sustentada por la presencia de una porción apical inclinada distalmente y de un surco lingual en posición mesial. Además, comparando la variación en la morfología y el tamaño de los dientes maxilares derechos MCF-PVPH-233/01, el diente aislado resulta poco comprimido labiolingualmente y de corona relativamente alta, caracteres que confirman una posición anterior en el hueso maxilar, comparable con un diente nº1 o 2 de la serie MCF-PVPH-233/01.

- **Esqueleto axial**

- **Vértebra cervical media Cv-07?, MCF-PVPH-261/16.** Se describe un elemento axial casi completo, en buenas condiciones de preservación y compuesto por buena parte del centro vertebral, ambas diapófisis y ambas prezigapófisis (Fig. V.8-9). Tomando en cuenta la morfología y la posición relativa de la diapófisis y de las prezigapófisis, el largo del centro vertebral, la morfología y el desarrollo de la fosa lateral con su respectivo septo interno (Upchurch et al. 2004; Wilson y Upchurch, 2009), es posible considerar MCF-PVPH-261/16 una cervical media, probablemente una cervical Cv-07.

El centro de la vértebra cervical Cv-07 de *Ligabuesaurus* es opistocélico, más ancho que alto y comprimido dorsoventralmente en vista anterior como en *Futalognkosaurus* (Calvo et al., 2007), *Mendozasaurus* (González-Riga, 2003) y *Puertasaurus* (Novas et al., 2005), y notablemente alargado, con un índice de elongación (EI) igual a 5.25. El índice de elongación (Wedel et al., 2000) calculado para la cervical media de *Ligabuesaurus*, es uno de los más altos registrado dentro de Sauropoda (Taylor y Wedel, 2013), siendo mayor al de *Mamenchisaurus* (EI=2.9), *Euhelopus* (EI=4.0), *Brachytrachylopan* (EI<1), y de varios diplodocoideos (p.e., *Apatosaurus* EI=3.7, *Diplodocus* EI=4.9), y menor solamente a aquellos recuperados para las cervicales de *Giraffatitan* (EI=5.4), *Sauroposeidon* (EI=6.1), *Erketu* (EI=7.0) y *Barosaurus* (EI=5.4).

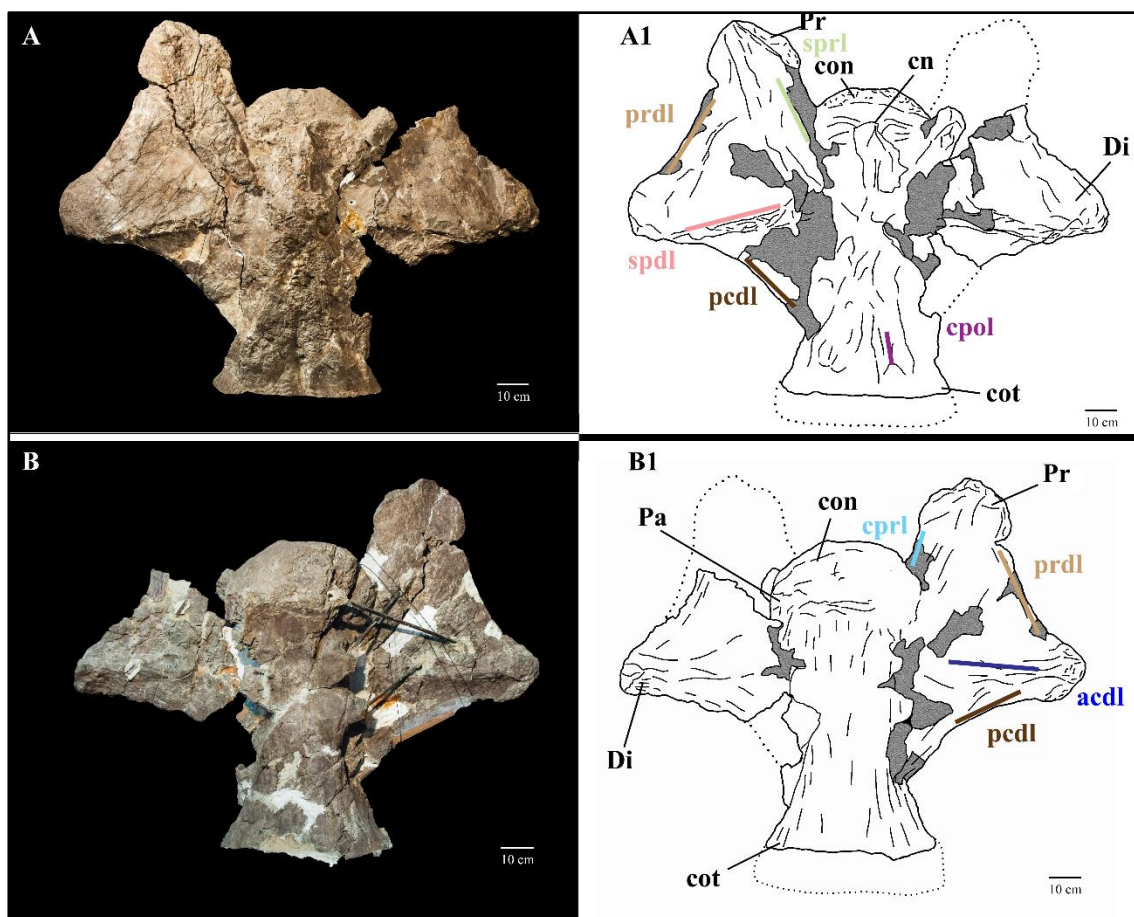


Figura V.8. Vértebra cervical media Cv-07? de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-261/16 en vista dorsal (A) y ventral (B), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1 y B1). Abrev.: acdl, lámina centrodiapofisial anterior; cprl, lámina centroprezigapofisial; Di, diapófisis; cn, canal neural; con, cóndilo; cot, cotilo; cpol, lámina centropostzigapofisial; Pa, parapófisis; pcdl, lámina centrodiapofisial posterior; prdl, lámina prezigodiapofisial; Pr, prezigapofisis; spdl, lámina espinodiapofisial; sprl, lámina espinoprezigapofisial.

En vista anterior el cóndilo es de forma ovalada, más ancho que alto. La superficie articular es rugosa y bien convexa, con el ápice levemente dirigido anterodorsalmente en vista lateral. Por otro lado, el cótilo es comprimido dorsoventralmente, expandido transversalmente y con la superficie articular muy cóncava. La superficie ventral del centro es ligeramente cóncava, tanto anteroposteriormente como transversalmente, como en *Brachiosaurus* (Riggs, 1903), *Abydosaurus* (Chure et al., 2010), *Euhelopus* (Wiman, 1929), *Sauroposeidon* (Wedel et al., 2000), y la mayoría de los neosaurópodos.

Además, esta condición está acentuada a la altura de las extremidades, por la expansión de los bordes de ambas superficies articulares. En vista ventral (Fig. V.8B), la concavidad resulta ligeramente más profunda en la porción anterior del centro que en la posterior, debido a la posición de las parapófisis en el sector anteroventral del cuerpo vertebral. En la porción posterior de la superficie ventral del centro se presentan dos crestas paralelas, longitudinales y poco prominentes, parecidas a las crestas presentes en

Brasilotitan (Machado et al., 2013), *Mongolosaurus* (Gilmore, 1933), *Overosaurus* (Coria et al., 2013), y *Yunmenglong* (Lü et al., 2013). Sin embargo, en MCF-PVPH-261/16, las crestas se reducen en la proximidad del cótilo, condición que podría depender de las precarias condiciones de preservación de la porción posterior del centro.

Posteriormente a las parapófisis, los márgenes lateroventrales del centro son prominentes lateralmente, formando la base de la fosa neumática lateral del centro (Fig. V.9). Por otro lado, en vista ventral, los bordes laterales del centro son cóncavos anteroposteriormente, mientras que en vista anterior los bordes laterales de la cara dorsal son más prominentes que los ventrales. De tal manera, en vista ventral, la vértebra presenta una forma de “reloj-de-arena”, es decir comprimida medialmente y expandida transversalmente a la altura de las extremidades anterior y posterior.

El lado derecho del centro está mejor preservado que el izquierdo, sobre todo en la mitad anterior, donde se abre una amplia fosa neumática, expandida anteroposteriormente y dividida medialmente por un septo en dos porciones: una anterior, más superficial y comprimida dorsoventralmente por la presencia de la parapófisis, y una posterior, más amplia y profunda. Esta condición está presente en varios Titanosauriformes (e.g., *Yunmenglong* Lü et al., 2013, *Phuwiangosaurus* Martin et al., 1994, *Qiaowanlong* You and Li, 2009, *Galvesaurus* Barco et al., 2005, *Camarasaurus* Cope, 1877), y la mayoría de los rebaquisáuridos, y defiere de la condición presente en algunos eusaurópodos (e.g., *Omeisaurus* Young, 1939, *Mamenchisaurus* Young, 1954, *Barosaurus* Marsh, 1890) y dicreosáuridos (e.g., *Brachytrachelopan* Rauhut, 2005, *Amargasaurus* Salgado y Bonaparte, 1991, *Dicraeosaurus* Janensch, 1914) donde la fosa puede estar dividida en más depresiones o en una fosa anterior bien marcada y una posterior reducida. El septo interno a la fosa está representado por una lámina robusta, inclinada unos 45° en vista lateral y dirigida lateralmente con respecto al eje principal de la vértebra. Las fosas se desarrollan hasta los dos tercios posteriores del centro, aproximadamente donde los márgenes del cótilo empiezan a expandirse.

Las parapófisis son incompletas, representadas solamente por las porciones basales a la altura de los márgenes anteroventrales del centro, en proximidad del cóndilo. La parapófisis derecha, mejor preservada, es directa ventrolateralmente y presenta ventralmente una superficie lisa, cóncava y de forma circular. Por otro lado, las diapófisis son estructuras notablemente largas, siendo más largas que el ancho del centro en vista anterior, dirigidas lateralmente y de forma rectangular en sección transversal, levemente comprimidas dorsoventralmente y alargadas anteroposteriormente. En vista lateral se

ubican aproximadamente a la altura de la mitad del centro, en correspondencia del borde dorsal del cóndilo y en posición ligeramente más dorsal que las prezigapófisis.

En vista ventral (Fig. V.9) una superficie rugosa, de forma cuadrangular y ligeramente convexa representa la superficie de articulación con el *tuberculum* de la costilla cervical correspondiente. La diapófisis se conecta ventralmente con el centro vertebral a través de una lámina centrodiapofisial anterior (acdl), robusta y bien marcada lateralmente, pero muy fragmentada en proximidad del centro. Dorsalmente, de la porción posterior de la diapófisis, una robusta lámina espinodiapofisial (spdl) se dirige transversalmente hacia el arco neural. La diapófisis se conecta anteriormente con la prezigapófisis a través de una larga lámina prezigodiapofisial (prdl), mientras que posteriormente una lámina centrodiapofisial posterior (pcdl) llega hasta el tercio posterior del centro.

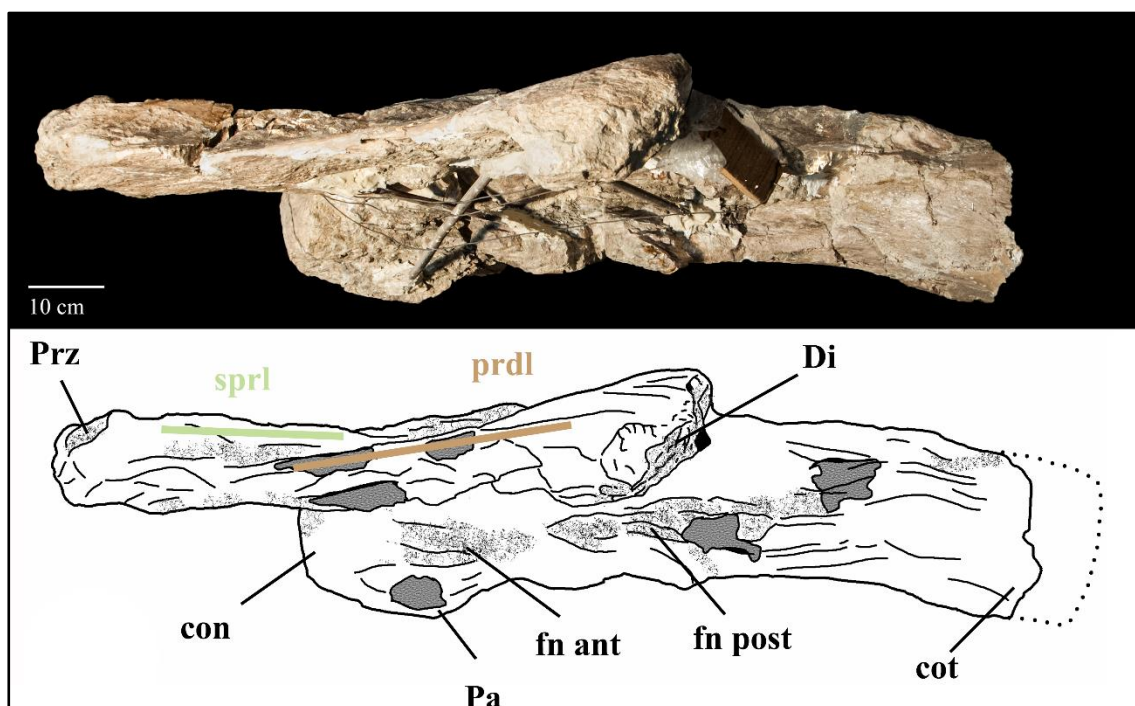


Figura V.9. Vértebra cervical media Cv-07? de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-261/16 en vista lateral izquierdo, con su respectivo dibujo interpretativo. Abrev.: con, cóndilo; cot, cotilo; Di, diapófisis; fn ant, fosa neumática anterior; fn post, fosa neumática posterior; Pa, parapófisis; prdl, lámina prezigodiapofisial; Prz, prezigapófisis; sprl, lámina espinoprezigapofisial. Los colores indican la extensión de las láminas

En vista dorsal (Fig. V.8A), las láminas prezigodiapofisial (prdl) y centrodiapofisial posterior (pcdl) forman una amplia estructura triangular aliforme donde los vértices son representados por la prezigapófisis y la diapófisis.

En vista anterior las prezigapófisis están dirigidas dorsolateralmente y ubicadas a la altura del borde dorsal del cóndilo, mientras que en vista dorsal están dirigidas anterolateralmente y sobrepasan la superficie articular del cóndilo. En sección transversal

son de forma ovalada, expandidas lateralmente y comprimidas dorsoventralmente. Las superficies articulares de las prezigapófisis son amplias de forma ovalada, alargadas transversalmente y comprimidas dorsoventralmente. Además, en vista anterior, están dirigidas anterodorsalmente, levemente cóncavas lateralmente y rectas medialmente. Dorsalmente, las prezigapófisis se conectan con el arco neural a través de una lámina espinoprezigapofisial (sprl) incompleta, mientras que ventralmente una lámina centroprezigapofisial (cprl) las conecta con la porción anterior del centro a la altura del cóndilo.

De la espina neural se preservó solo parte de la base, la cual tiene una disposición de forma de “X” en vista dorsal, como registrado en algunos titanosaurios derivados, como *Alamosaurus* (Gilmore, 1922, ver también Lehman y Coulson, 2002), *Rapetosaurus* (Curry Rogers y Forster, 2001), y *Uberabatitan* (Salgado y Carvalho, 2008).

Sobre el tercio anterior del centro, se observan fragmentos de los pedúnculos neurales que delimitan parte del canal neural, ocupado parcialmente por la matriz sedimentaria. El canal neural parece haber sido ancho y bajo, de forma triangular, alargado transversalmente y comprimido dorsoventralmente a las extremidades. Dorsalmente al canal, hay una estructura laminar formada por los vestigios de una delgada lámina neural, probablemente referible a la lámina intraprezigapofisial (tprl).

➤ **Vértebra cervical posterior Cv-09?, MCF-PVPH-261/01** Esta vértebra cervical está incompleta. Preservó buena parte del cuerpo vertebral, con el cóndilo y la porción ventral y lateral del cóndilo, la prezigapófisis izquierda incompleta y la porción basal de la derecha (Fig. V.10-11). Por la posición posterior de las prezigapófisis con respecto al cóndilo, la inclinación de las superficies articulares y la morfología del centro (Upchurch et al. 2004; Wilson y Upchurch, 2009), la vértebra MCF-PVPH-261/01 se considera una vértebra cervical posterior, probablemente la Cv-09.

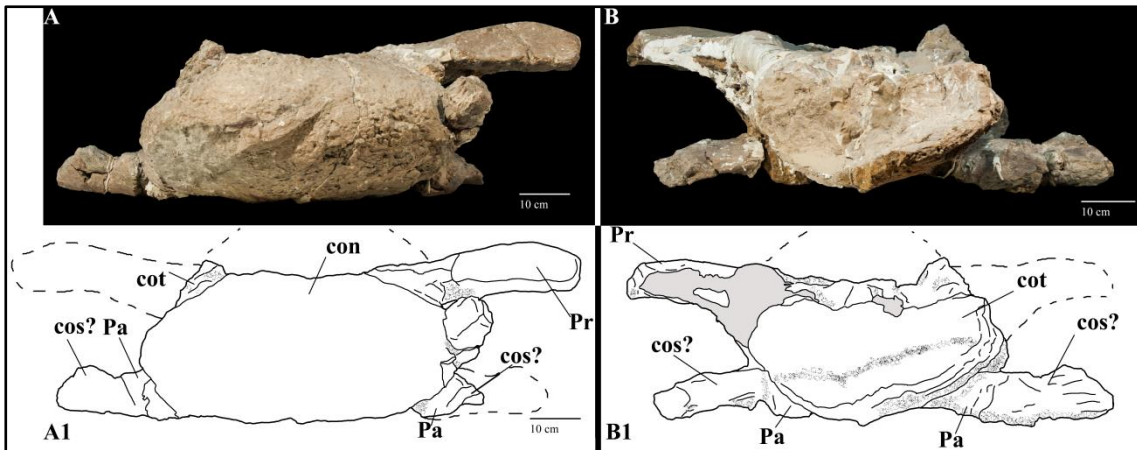


Figura V.10. Vértebra cervical posterior Cv-09? de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-261/01 en vista anterior (A) y posterior (B), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1 y B1). Abrev.: con, cóndilo; cos, costilla; cot, cotilo; Pa, parapofisis; Pr, prezigapofisis.

El cuerpo vertebral es opistocélico, levemente comprimido dorsoventralmente, como en los otros elementos cervicales de *Ligabuesaurus*, y con la superficie ventral solo levemente cóncava anteroposteriormente. En dicha superficie ventral no hay evidencias de quillas ventrales, crestas laterales u otras estructuras parecidas. En vista anterior (Fig. V.10A), el cóndilo es de contorno elíptico, más ancho que alto, con la superficie articular bien convexa y con el ápice no muy marcado y levemente ubicado anterodorsalmente.

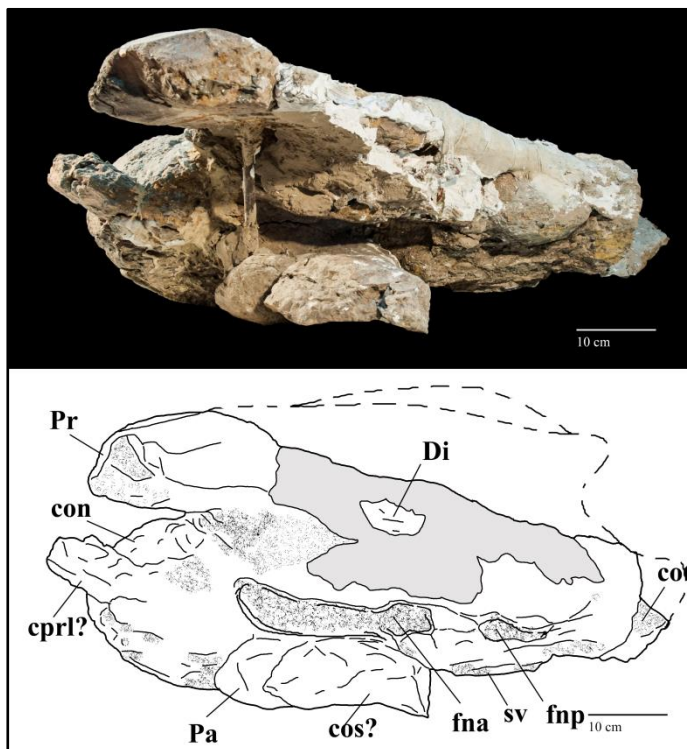


Figura V.11. Vértebra cervical posterior Cv-09? de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-261/01 en vista lateral izquierdo, con su respectivo dibujo interpretativo. Abrev.: con, cóndilo; cos, costilla; cot, cotilo; cpri?, lámina centroprezigapofisial; Di, diapofisis; fna, fosa neumática anterior; fnp, fosa neumática posterior; Pa, parapofisis; Pz, prezigapofisis; sv, superficie ventral.

Por otro lado, el cótilo es incompleto en su porción dorsal y lateral. La parte preservada revela una superficie articular bien cóncava. En vista lateral (Fig. V.11), en la mitad anterior del cuerpo vertebral, hay una amplia fosa neumática, alargada anteroposteriormente y comprimida dorsoventralmente. La fosa resulta más profunda en su porción posterior, mientras que dorsal y ventralmente se encuentra delimitada por las expansiones laterales de la superficie dorsal del centro y de las parapofisis, respectivamente.

La fosa neumática no presenta septo interno, sin embargo, esta condición podría depender del mal estado de preservación, que afectó sobre todo el lado derecho del centro.

Las parapófisis están incompletas y limitadas a la porción basal. Están ubicadas a lo largo del borde anteroventral del cuerpo y están dirigidas lateralmente.

Del arco neural se preservaron solamente las inserciones anteriores de los pedúnculos neurales, parte de la prezigapófisis izquierda y la base de la derecha. El canal neural, representado por fragmentos basales de los pedúnculos neurales, se abre dorsal y posteriormente al cóndilo articular, es angosto y de contorno cuadrangular.

La prezigapófisis más completa resulta dirigida dorsolateralmente en vista anterior y en posición más dorsal que el borde dorsal del cóndilo (Fig. V.10A). Las superficies articulares son lisas, inclinadas posterodorsalmente, y de contorno rectangular, expandidas transversalmente y comprimidas dorsoventralmente. En vista dorsal, las prezigapófisis están dirigidas lateralmente y caen en posición posterior con respecto a la superficie articular del cóndilo. No se preservaron láminas, tanto dorsalmente como ventralmente a las prezigapófisis.

➤ **Vértebra cervical posterior Cv-10?, MCF-PVPH-261/02.** Se describe la porción anterior de una vértebra cervical incompleta y en mal estado de preservación, de la cual es posible reconocer la superficie articular del cóndilo, las porciones anterolaterales del centro y parte de las prezigapófisis (Fig. V.12-13). Por la orientación de las prezigapófisis, la posición de las parapófisis y la morfología del centro (Upchurch et al. 2004; Wilson y Upchurch, 2009), MCF-PVPH-261/02 se considera como una vértebra cervical posterior, probablemente la Cv-10.

El cóndilo es más ancho que alto en vista anterior (Fig. V.12A), como en las otras vértebras cervicales de *Ligabuesaurus*, y presenta una superficie articular convexa y levemente más prominente anterodorsalmente en vista lateral (Fig. V.13). En la cara dorsolateral del centro es presente la porción más anterior de una fosa neumática, representada por una depresión profunda y comprimida dorsoventralmente. De las prezigapófisis se preservaron las porciones ventrales y, en la izquierda, parte de la mitad dorsal.

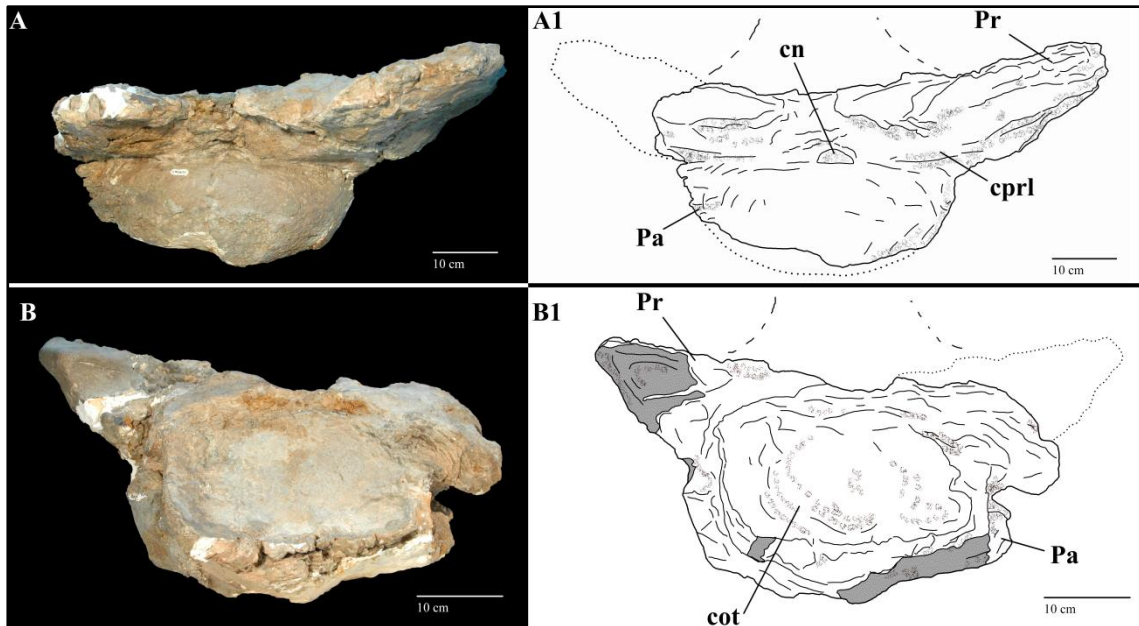


Figura V.12. *Vértebra cervical posterior Cv-09? de Ligabuesaurus MCF-PVPH-261/01 en vista anterior (A) y posterior (B), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1 y B1).* Abrv.: cn, canal neural; cot, cotilo; cpri, lámina centroprezigapofisial posterior; Pa, parapófisis; Pr, prezigapófisis.

En vista anteroventral, en proximidad de la unión entre el centro y las prezigapófisis, es posible reconocer una lámina centroprezigapofisial (cpri) poco marcada que conecta la porción dorsal del centro a la porción anteroventral de la prezigapófisis. En vista anterior, aunque muy fragmentada, hay una lámina intraprezigapofisial (tpri) que conecta las superficies de articulación de ambas prezigapófisis y que forma una estructura laminar por encima del canal neural, como en otras vértebras de *Ligabuesaurus*, tanto cervicales (MCF-PVPH-233/02) como dorsales (MCF-PVPH-233/03). En vista anterior (Fig. V.12A), la prezigapófisis izquierda se dirige dorsolateralmente, levemente por encima de la unión entre el arco neural y el centro vertebral, mientras que en vista dorsal se dirige anterolateralmente, sobrepasando la superficie articular del cóndilo.

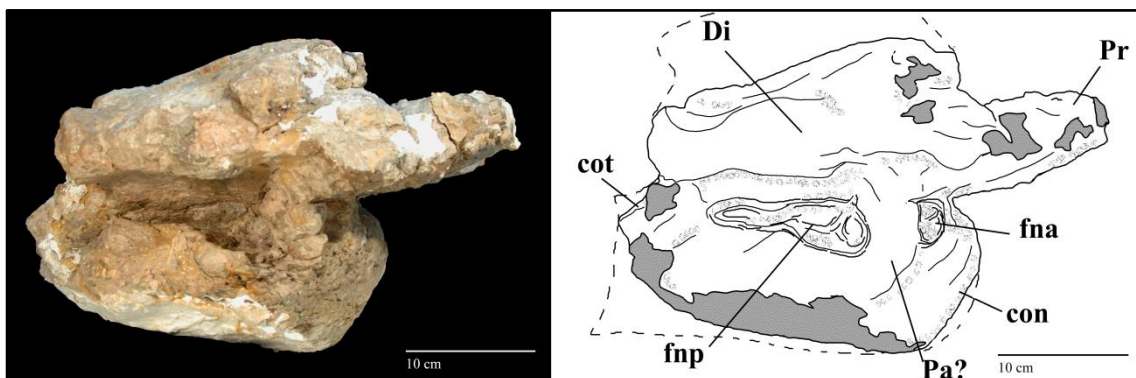


Figura V.13. *Vértebra cervical posterior Cv-09? de Ligabuesaurus MCF-PVPH-261/01 en vistalateral derecha, con su respectivo dibujo interpretativo.* Abrv.: con, cóndilo; cot, cotilo; Di, diapófisis; fna, fosa neumática anterior; fnp, fosa neumática posterior; Pa, parapófisis; Pr, prezigapófisis.

El canal neural es estrecho y de contorno triangular por la compresión dorsoventral de sus márgenes laterales, condición probablemente acentuada por alteración diagenética; el mismo está delimitado por pedúnculos neurales extremadamente bajos. A lo largo del margen derecho del cuerpo, por debajo de la fosa neumática, es posible reconocer la porción proximal de la parapófisis, ubicada en posición medioventral y relativamente alargada anteroposteriormente.

➤ **Vértebra cervical posterior Cv-12?, MCF-PVPH-228/01.** Se cuenta con un elemento axial en buenas condiciones de preservación, con buena parte del centro vertebral y del arco neural; la espina neural fue cortada para realizar análisis de la microestructura (Bonaparte, *com. pers.*; ver Anexo), por lo que parte de su morfología puede ser solo parcialmente reconstruida solo a partir de las fotos recuperadas entre los archivos del Dr. Bonaparte (Fig. V.14). Además, este elemento se encuentra articulado con la vértebra siguiente, por lo que no es visible buena parte de la porción posterior de MCF-PVPH-228/01.

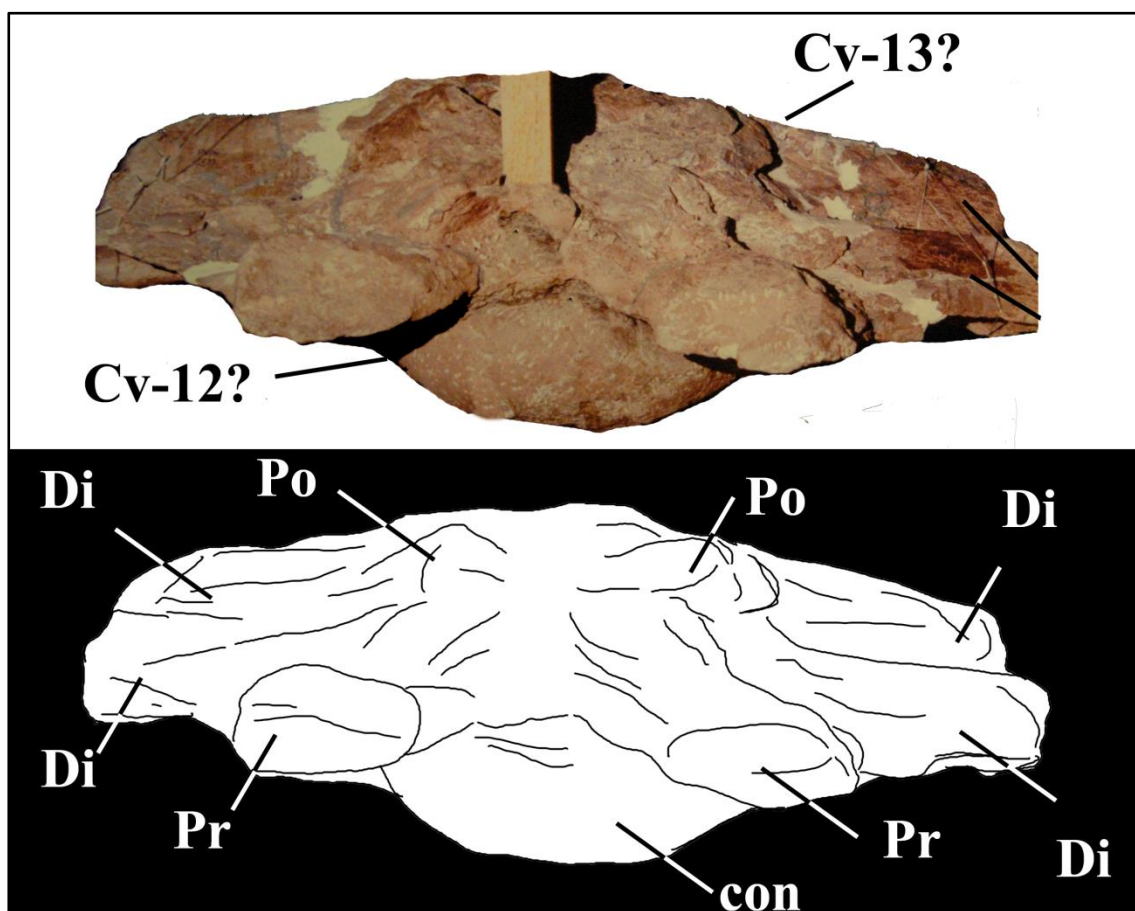


Figura V.14. Vista anterior de las vértebras cervicales posteriores Cv-12-13? de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-228/01-02. Esta imagen fue tomada antes de que parte de los arcos neurales fueran cortados por el Dr. Bonaparte para realizar análisis de la microestructura. Abrev.: cn, canal neural; con, cándilo; Di, diapófisis; Po, postzigapófisis; Pr, prezigapófisis.

Teniendo en cuenta la posición anterolateral de las parapófisis, la orientación lateral de las diapófisis, y el largo y la ubicación relativa de las prezigapófisis respecto a la superficie articular del cóndilo (Upchurch et al. 2004; Wilson y Upchurch, 2009), el elemento MCF-PVPH-228/01 se considera como una vértebra cervical posterior, probablemente la cervical Cv-12.

Considerando que la superficie articular del cóndilo de la vértebra MCF-PVPH-228/01 es convexa y la del cóndilo de MCF-PVPH-228/02 es cóncava, los centros de ambas vértebras se consideran opistocélicos. El centro de la vértebra Cv-12 de *Ligabuesaurus* es más largo que ancho en vista dorsal, mientras que en vista anterior es de forma ovalada, comprimido dorsoventralmente. Las parapófisis se ubican en el borde anterolateral del cóndilo, son incompletas, pero bien prominentes lateralmente.

El canal neural, visible solo en vista anterior (Fig. V.14), es de forma ovalada, levemente alargado transversalmente y comprimido dorsoventralmente, y está delimitado por robustos y bajos pedúnculos neurales.

Las diapófisis son extendidas lateralmente y levemente dirigidas dorsalmente en vista anterior, y de forma triangular en vista lateral. Las mismas son fuertemente alargadas, siendo más largas que el ancho del cuerpo vertebral. Una reducida lámina espinodiapofisial (spdl) une las extremidades dorsales de las diapófisis con la cara lateral de las bases de las espinas neurales. Por otro lado, de la cara ventral de la diapófisis se desprende una bien desarrollada lámina centrodiapofisial anterior (acdl) que se dirige hacia la superficie articular del cóndilo; por otro lado, desde la cara ventral de las diapófisis corre una robusta lámina centrodiapofisial posterior (pcdl) que corre hacia la porción medioposterior del mismo.

Las prezigapófisis son altas, por encima de la superficie dorsal del cóndilo en vista anterior (Fig. V.14), y dirigidas anterodorsalmente. Las superficies articulares son anchas, de forma rectangular, y levemente dirigidas medialmente. Las mismas son unidas medialmente por una robusta lamina intraprezigapofisial (tprl), la cual presenta una extensión ventral que forma un prominente techo por encima del canal neural. Una ancha lámina prezigodiapofisial (prdl) une la superficie ventrolateral de las prezigapófisis con una superficie levemente deprimida en proximidad de la extremidad dorsal de las diapófisis. Por otro lado, del borde posterodorsal de las prezigapófisis corre dorsalmente una lámina espinoprezigapofisial (sprl), cuyo desarrollo se conoce solamente para la base del arco neural siendo cortada buena parte de la espina y no apareciendo la cara anterior en la foto de referencia.

La postzigapófisis, así como el cotilo, no son visibles por la articulación de la vértebra más posterior MCF-PVPH-228/02.

De la espina neural se preservó únicamente parte de la base, constituida por la porción justo por encima de las prezigapófisis y de las postzigapofisis. Sin embargo, y a pesar de las imágenes disponibles, las condiciones de preservación no permiten evidenciar caracteres relevantes en la porción de la espina neural preservada.

➤ **Vértebra cervical posterior Cv-13?, MCF-PVPH-228/02.** Se describe la vértebra cervical posterior que sigue a MCF-PVPH-228/01 y a la cual se encuentra articulada; la misma se preservó casi completa y en buenas condiciones de preservación. Sin embargo, como en el elemento precedente, falta buena parte de la espina neural en cuanto fue cortada para análisis de la microestructura (Bonaparte, *com. pers.*; ver Anexo), por lo que la morfología de las espinas neural de MCF-PVPH-228/02 puede ser reconstruida solo parcialmente por las imágenes previas a la intervención (Fig. V.14). En cuanto más posterior que MCF-PVPH-228/01 y teniendo en cuenta la posición anterolateral de las parapófisis, la orientación lateral de las diapófisis, y el largo y la ubicación relativa de las prezigapófisis respecto a la superficie articular del cóndilo (Upchurch et al. 2004; Wilson y Upchurch, 2009), MCF-PVPH-228/02 se considera tentativamente como la vértebra cervical posterior Cv-13.

El centro es opistocélico, más largo que ancho en vista dorsal y más ancho que alto en vista posterior. Las parapófisis son bien prominentes lateralmente y de forma ovalada en sección transversal, y se ubican en posición levemente más dorsal respecto a la vértebra más anterior.

El canal neural es visible solamente en la cara posterior del arco, es de forma ovalada, más ancho que alto y delimitado por bajos pedúnculos neurales, levemente más robustos que en el elemento precedente. Teniendo en cuenta que también en la vértebra cervical posterior Cv-13 los pedúnculos del arco neural son extremadamente reducidos dorsoventralmente, es plausible suponer que este carácter autapomórfico esté presente en toda la secuencia cervical, o por lo menos desde las vértebras cervicales medias a las posteriores.

Las diapófisis son de forma triangular en vista lateral y alargadas lateralmente en vista anterior, más que el ancho del cuerpo vertebral; sin embargo, en MCF-PVPH-228/02 las mismas son levemente más dirigidas dorsalmente, más cortas y más angosta proximalmente que en la vértebra más anterior. La lámina espinodiapofisial (spdl) es

delgada, mientras que la lámina centrodiapofisial anterior (acdl) y la centrodiapofisial posterior (pcdl) son robustas y bien prominentes.

Las prezigapófisis, así como el condilo, no son visibles por la articulación de la vértebra más anterior MCF-PVPH-228/01.

Las postzigapófisis son dirigidas posterolateralmente, con las superficies articulares amplias y de forma rectangulares. Entre las postzigapófisis, una delgada y angosta lámina postespinal (posl) es bien desarrollada, por lo menos desde la base de arco neural en cuanto no es posible corroborar su aspecto a lo largo de la espina neural mediante la única foto a disposición. Aunque incompleta, una delgada lámina postzigodiapofisial (podl) corre desde la superficie ventrolateral de las postzigapófisis hasta la mitad de la superficie dorsal de la diapófisis. Una lámina centropostzigapofisial (cpol) se dirige de la cara lateroventral de las postzigapofisis al canal neural, formando ventralmente los pedúnculos del arco neural y delimitando lateralmente el canal neural.

Como en la vértebra más anterior, se preservó únicamente la base de la espina neural, por lo que no es posible evidenciar ningún carácter morfológico relevante.

➤ **Vértebra cervical posterior Cv-15?, MCF-PVPH-233/02.** Esta vértebra se conservó casi completa, a excepción de la mitad posterior del centro y de la porción izquierda del arco neural (Fig. V.15.16). Por la orientación de las prezigapófisis, la posición de las parapófisis y la morfología del centro (Upchurch et al. 2004; Wilson y Upchurch, 2009), MCF-PVPH-233/02 se considera como la última vértebra cervical, probablemente la Cv-15.

El centro es opistocélico, más ancho que alto y levemente comprimido dorsoventralmente, como en las otras vértebras cervicales de *Ligabuesaurus*. El cóndilo articular presenta el ápice prominente anteriormente en vista lateral (Fig. V.16). La superficie ventral del centro es ligeramente cóncava anteroposteriormente en vista lateral y no presenta crestas laterales o quillas longitudinales. En la cara lateral derecha del centro, el foramen neumático lateral está representado por una amplia fosa alargada anteroposteriormente y dividida por un septo ubicado posteriormente a la parapófisis, en una subfosa anterior, profunda y de forma triangular, y en una posterior, más amplia, menos profunda y de bordes menos marcados que la anterior. A su vez, la subfosa anterior está dividida por un delgado septo levemente inclinado anterodorsalmente en una cavidad dorsal poco marcada y en una cavidad ventral más profunda.

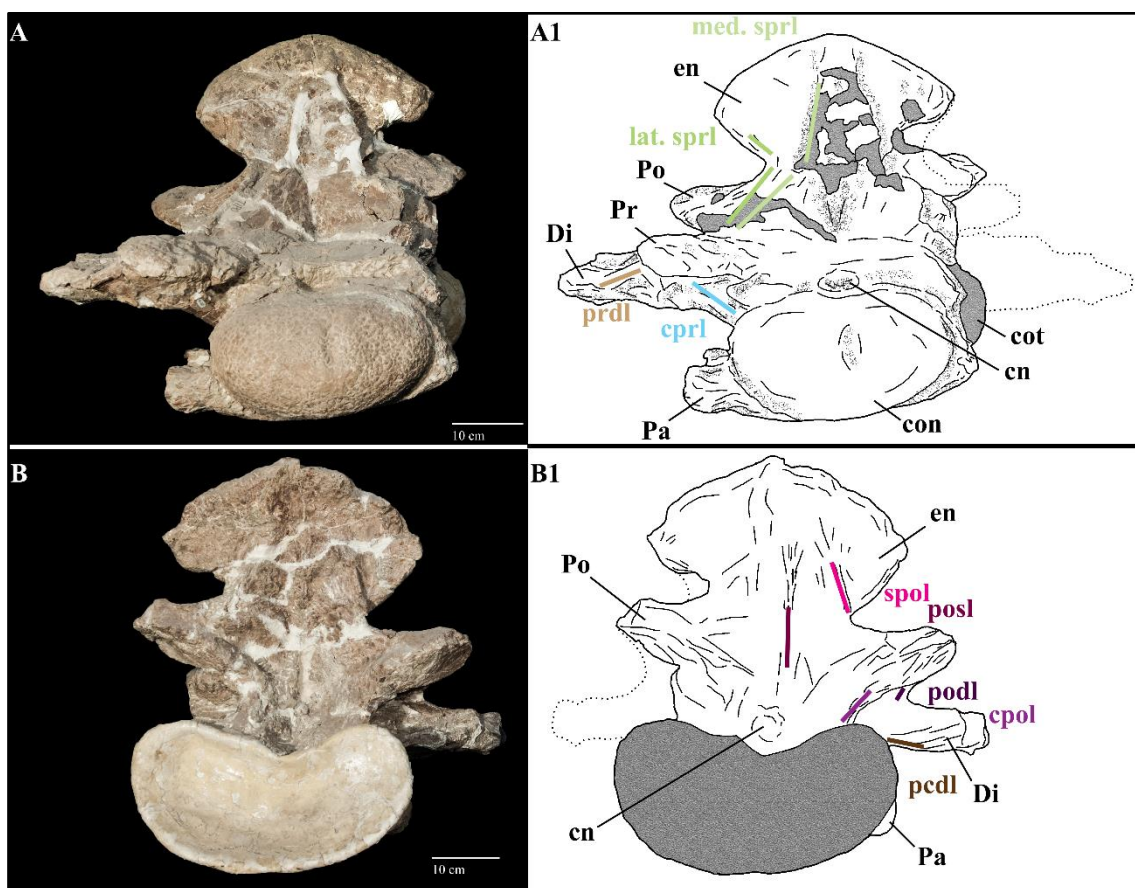


Figura V.15. Vértebra cervical posterior Cv-15? de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/02 en vista anterior (A) y posterior (B), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1 y B1). Abrev.: cn, canal neural; con, cóndilo; cpol, lámina centropostzigapofisial; cpri, lámina centroprezigapofisial posterior; Di, diapófisis; en, espina neural; lat. sprl, lámina espinoprezigapofisial lateral; med. sprl, lámina espinoprezigapofisial mediana; Pa, parapófisis; pcdl, lámina centrodiapofisial posterior; podl, lámina postzigodiapofisial; posl, lámina postspinal; prdl, lámina prezigodiapofisial; Pr, prezigapófisis. Los colores indican la extensión de las láminas.

Las parapófisis se ubican en el borde anteroventral del centro y se proyectan lateralmente. La derecha, casi completa, presenta una sección transversal de forma ovalada, más expandida anteroposteriormente, mientras que de la izquierda se preservó solo la porción basal. Por detrás de las parapófisis se observa una lámina paralela al eje principal del centro que corre posteriormente a formar un proceso ligeramente prominente por encima del foramen neumático lateral.

El arco neural es ancho y largo, ocupando la casi totalidad de la superficie dorsal del centro. Los pedúnculos neurales son bajos, menos que un tercio del alto de la superficie articular del centro. Esta, condición es evidente sobre todo anteriormente donde son bien visibles tanto la superficie dorsal del cóndilo como la superficie ventral de las prezigapófisis (Fig. V.15A). El canal neural es bien visible solo en vista anterior, donde presenta una forma ovalada, levemente comprimida dorsoventralmente, y está delimitado dorsalmente por una lámina intraprezigapofisial (tprl) y, lateralmente, por bajos

pedúnculos neurales, como en las otras vértebras cervicales MCF-PVPH-228/01-02 y MCF-PVPH-261/02.

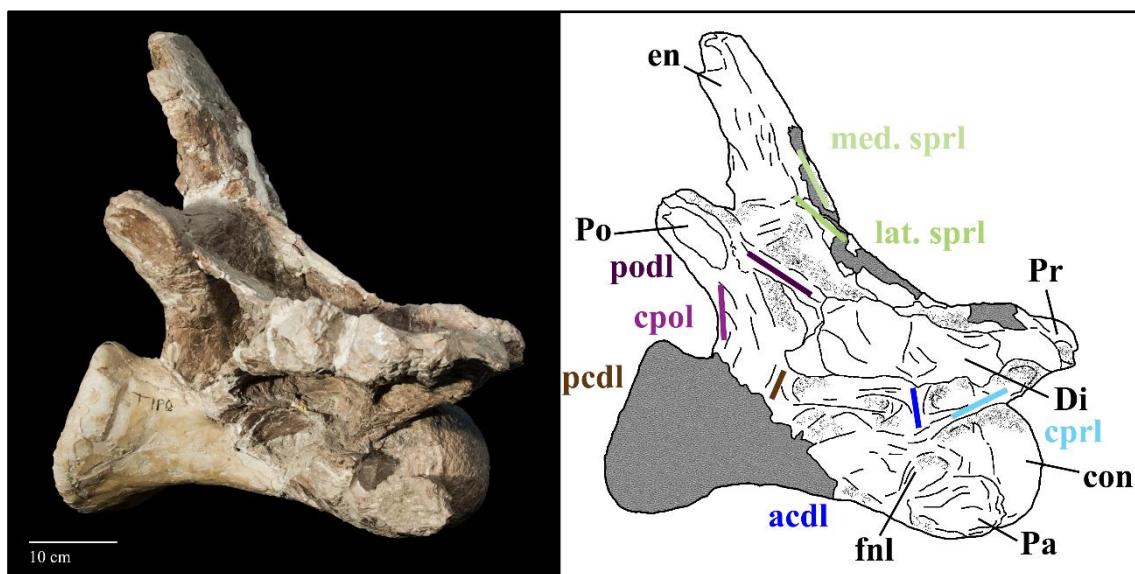


Figura V.16. Vértebra cervical posterior Cv-15? de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/02 en vista lateral derecha, con su respectivo dibujo interpretativo. Abrv.: acdl, lámina centrodiapofisial anterior; con, cóndilo; cpol, lámina centropostzigapofisial; cpri, lámina centroprezigapofisial posterior; Di, diapófisis; en, espina neural; fnl, foramen neumático lateral; lat. sprl, lámina espinoprezigapofisial lateral; med. sprl, lámina espinoprezigapofisial mediana; Pa, parapófisis; pcdl, lámina centrodiapofisial posterior; podl, lámina postzigodiapofisial; Pr, prezigapófisis. Los colores indican la extensión de las láminas.

Las prezigapófisis se dirigen anterolateralmente y sobresalen del margen lateral del centro en vista dorsal, mientras en que vista anterior se ubican dorsolateralmente al borde dorsal del cóndilo y a la altura de la conjunción entre el centro vertebral y arco neural (Fig. V.15A).

En vista lateral, las prezigapófisis sobrepasan levemente el margen anterior del cóndilo (Fig. V.16). La prezigapófisis izquierda está completa y bien preservada, mientras que de la derecha se preservó solamente la porción basal. La superficie articular preservada es de contorno ovalada, ligeramente más expandida transversalmente, y dirigida dorsomedialmente. En la porción proximal de las prezigapófisis se genera una lámina espinoprezigapofisial (sprl) que a la altura del arco neural se divide en dos ramas: una lateral (lat. sprl), que corre hacia arriba a formar parte del borde de la espina neural, y una mediana (med. sprl), que corre hacia la extremidad distal de la espina, donde se conecta con la otra lámina espinoprezigapofisial mediana (med. sprl) para formar un proceso ligeramente prominente anteriormente. En vista anterior (Fig. V.15A), las prezigapófisis están conectadas medialmente a través de una lámina intraprezigapofisial delgada y prominente (tprl), la cual forma una amplia estructura laminar, levemente inclinada ventralmente, por encima del canal neural. En vista lateral (Fig. V.16), una

lámina prezigodiapofisial (prdl) corta un el borde posterior de las prezigapófisis a la porción anterior de la diapófisis. En vista ventral, las prezigapófisis se conectan con la porción anterior del centro vertebral a través de una lámina centroprezigapofisial (cpri) robusta, levemente inclinada posteriormente y que intercepta la lámina centrodiapofisial anterior (acdl) a la altura del borde dorsal del centro.

Se preservaron gran parte de la de la diapófisis derecha, de la cual falta la porción distal, y la mitad proximal de la diapófisis izquierda. En vista anterior (Fig. V.15A), las diapófisis se dirigen lateralmente, sobrepasando lateralmente a las prezigapófisis, y se ubican a la altura de la unión entre el centro y el arco neural. Por otro lado, en vista lateral (Fig. V.16), se ubican dorsalmente a las parapófisis y levemente por debajo y posteriormente a las prezigapófisis. La diapófisis derecha es una estructura larga, más que el ancho del cóndilo. La sección transversal de las diapófisis es de contorno ovalado, alargado anteroposteriormente y comprimido dorsoventralmente. En la cara ventral, una corta lámina centrodiapofisial anterior (acdl) conecta las diapófisis a la porción anterior del centro. Por otro lado, una larga y delgada lámina postzigodiapofisial (podl), fuertemente inclinada dorsalmente, se dirige desde la porción posterodorsal de las diapófisis hacia el borde anteroventral de las postzigapófisis, mientras que, posteroventralmente, una lámina centrodiapofisial posterior más robusta (pcdl) conecta las diapófisis a la mitad posterior del centro.

Ambas postzigapófisis están completas y en buen estado de preservación. En vista posterior (Fig. V.15B), están dirigidas lateralmente y se ubican en posición más dorsal que las diapófisis, sobrepasando el borde lateral del centro. Las superficies articulares son de forma ovalada, levemente más expandidas transversalmente e inclinadas posteroventralmente. En vista posterior (Fig. V.15B), se puede reconocer una robusta lámina centropostzigapofisial (cpol) que conecta la porción ventral de las postzigapófisis con el borde dorsal del centro, y una más delgada lámina espinopostzigapofisial (spol) que corre dorsalmente hacia los dos tercios distales de la espina neural. Las postzigapófisis se conectan lateralmente con las diapófisis a través de una delgada lámina postzigodiapofisial (podl), la cual corre desde el margen anteroventral de las postzigapófisis hasta la porción posterior de las diapófisis. A causa de las precarias condiciones de preservación de la porción basal del arco neural, no es posible corroborar la presencia de una lámina intrapostzigapofisial (tpol).

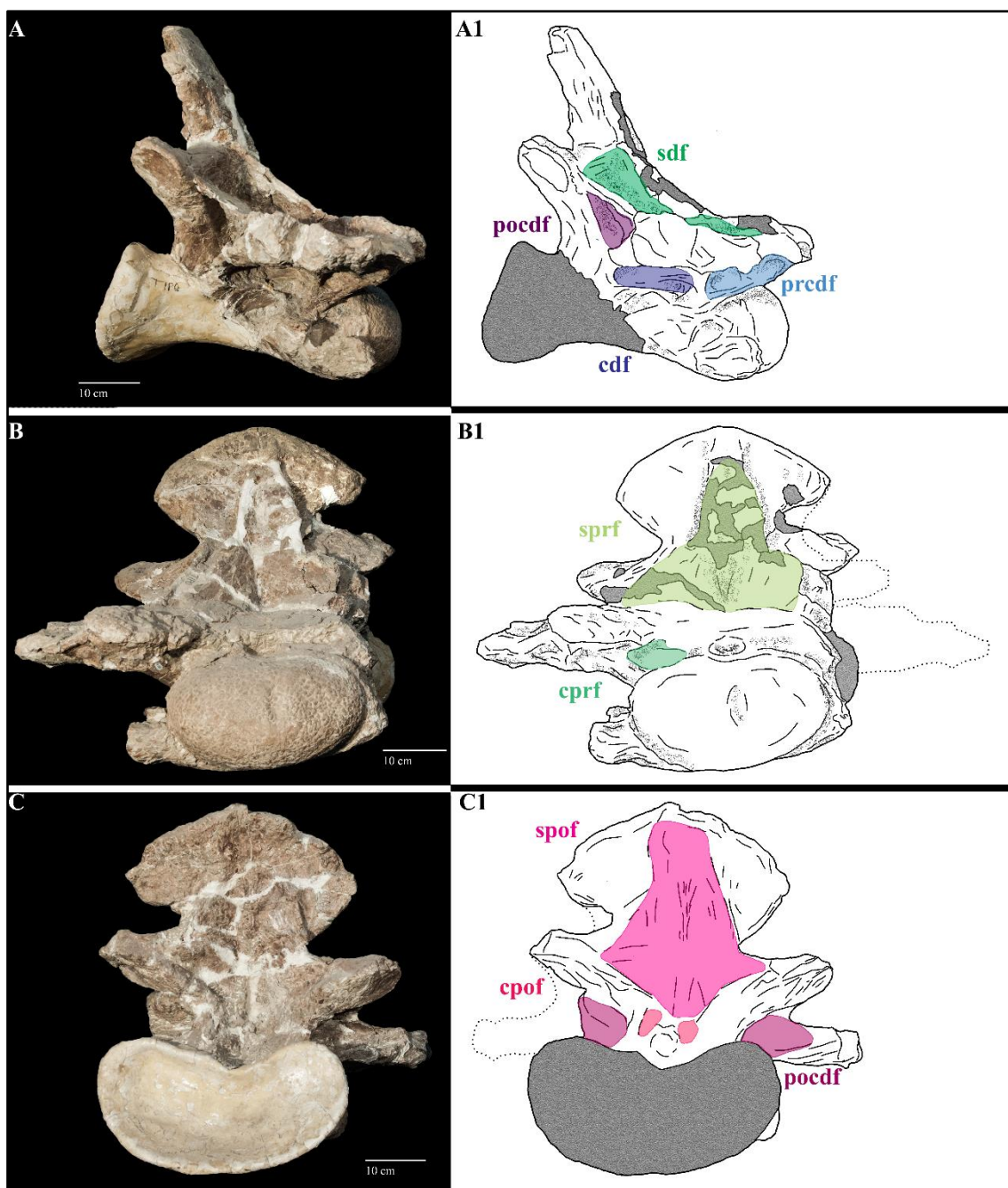


Figura V.17. Vértebra cervical posterior Cv-15? de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/02 en vista lateral derecha (A), anterior (B) y posterior (C), con los dibujos interpretativos del sistema de fosas neurales (A1, B1, C1). Abrv.: cdf, fosa centrodiapofisial; cpof, fosa centropostzigapofisial; cprf, fosa centroprezigapofisial; pocdf, fosa postzigocentrodiapofisial; predf, fosa prezigocentrodiapofisial; sdf, fosa espinodiapofisial; spof, fosa espinopostzigapofisial; sprf, fosa espinoprezigapofisial. Los colores indican la extensión de las fosas.

Las distintas láminas neurales, presentes sobre todo a la altura del arco neural, delimitan un complejo sistema de fosas neurales de diferentes formas y tamaños, la mayor parte de las cuales son bien evidentes en las caras laterales de la vértebra (Fig. V.16). A tal respecto, en el sector anterior del centro, entre las láminas centrodiapofisial anterior (acd1) y centroprezigapofisial (cpr1), se abre una fosa prezigocentrodiapofisial (predf)

poco profunda y de forma triangular, como en *Phuwiangosaurus*, mientras que, posteriormente a esa, una fosa centrodiapofisial (cdf) más profunda y alargada está delimitada por las láminas centrodiapofisial anterior (acdl) y posterior (pcdl), de forma parecida a la presente en *Overosaurus*, *Qiaowanlong*, *Sauroposeidon*, *Paluxysaurus*, y *Yunmenglong*. Posterodorsalmente a esa última, y a la altura del arco neural, hay una amplia y profunda fosa postzigocentrodiapofisial (pocdf), de forma triangular y delimitada por tres láminas: ventralmente por la centrodiapofisial posterior (pcdl), dorsalmente por la postzigodiapofisial (podl) y, posteriormente, por la centropostzigapofisial (cpol). Una fosa de esta naturaleza se encuentra también en varios neosaurópodos (e.g., *Overosaurus*, *Phuwiangosaurus*, *Qiaowanlong*, *Rapetosaurus*, *Yunmenglong*, *Brachiosaurus*, *Brasilotitan*, *Erketu*, *Euhelopus*, *Huabeisaurus*, *Leinkupal*), aunque con diferente forma y tamaño debido a las distintas orientaciones de las láminas involucradas, pero no tan profunda y amplia como en *Ligabuesaurus*. A su vez, esta fosa está dividida internamente por una serie de delgadas láminas accesorias y pequeñas subfosas, como en *Sauroposeidon* y *Brachiosaurus*, entre las cuales, la más posterior, en proximidad de la postzigapofisis, es la más profunda, por lo menos en el lado derecho de la vértebra. Por otro lado, dorsalmente al límite zigodiapofisial (zdt, *sensu* Wilson et al., 2011), la fosa postzigoespinodiapofisial (posdf) es alargada anteroposteriormente, de forma rectangular, y delimitada ventralmente por la lámina postzigodiapofisial (podl), dorsalmente por la espinoprezigapofisial lateral (lat. sprl) y, posteriormente, por las láminas espinopostzigapofisiales (spol). Esta fosa es comparable con aquellas presentes en diferentes Titanosauriformes (e.g., *Brachiosaurus*, *Euhelopus*, *Overosaurus*, *Phuwiangosaurus*, *Rapetosaurus*, *Sauroposeidon*), sin embargo, a diferencia de estas formas, en *Ligabuesaurus* la lámina espinoprezigapofisial que delimita dorsalmente la fosa es la espinoprezigapofisial lateral (lat. sprl) y no la simple lámina espinoprezigapofisial (sprl). En vista anterior, la fosa espinoprezigapofisial (sprf) es amplia, de forma triangular, alargada dorsoventralmente y delimitada por las láminas espinoprezigapofisiales medianas (med. sprl), mientras que la fosa espinoprezigapofisial (sprl-f) es más pequeña, de forma triangular, alargada anteroposteriormente y delimitada por las ramas laterales y medianas de las láminas espinoprezigapofisiales (med. y lat. sprl). Por otro lado, en vista posterior, la fosa espinopostzigapofisial (spof) es amplia, más profunda ventralmente y de forma triangular. Las láminas espinopostzigapofisiales (spol) que delimitan lateralmente la fosa espinopostzigapofisial (spof), convergen medialmente a la altura del tercio distal de la espina, para después dirigirse lateralmente a delimitar

dorsalmente a las fosas postzigoespinodiapofisiales (posdf), las cuales son poco marcadas y de forma triangular, levemente más expandidas transversalmente en la porción dorsal.

En la vértebra MCF-PVPH-233/02, la espina neural es alta, más del doble de alta que la altura del centro, ubicada en la mitad posterior del centro e inclinada posteriormente, como en algunos titanosaurios (e.g., *Futalognkosaurus*, *Quetecsaurus*, *Rapetosaurus*). En vista anterior (Fig. V.15A), la espina neural es de forma romboidal, de bordes redondeados, y expandida transversalmente en su porción distal, como en *Bonitasaura*, *Futalognkosaurus* y *Mendozasaurus*. Sin embargo, en *Ligabuesaurus* los márgenes laterales de la espina están compuestos por las láminas espinoprezigapofisiales laterales (lat. sprl) y sobrepasan transversalmente el cuerpo vertebral en vista anterior, mientras que en los otros titanosaurios los márgenes no se extienden más allá del centro (*Futalognkosaurus* y *Bonitasaura*) o, si lo hacen (*Mendozasaurus*), están compuestos por láminas espinoprezigapofisiales (sprl). En vista lateral, la cara posterior de la espina es cóncava, mientras que la anterior es levemente convexa. Por último, en vista posterior es presente una lámina postespinal (posl) poco prominente y fragmentada, limitada a una porción a la altura de la mitad de la espina neural, mientras en vista anterior no hay registro de la lámina prespinal (prsl).

➤ **Vértebras dorsales anteriores Dv-03?, MCF-PVPH-233/03 y MCF-PVPH-908.** Se cuenta con dos vértebras dorsales anteriores repetidas: una (MCF-PVPH-233/03), publicada por Bonaparte et al. (2006), está casi completa, a excepción de las diapófisis y de las prezigapófisis, ambas incompletas (Fig. V.18-20), mientras que la otra MCF-PVPH-908, inédita, se encontró en buen estado de preservación y relativamente completa, a excepción de la diapófisis derecha, incompetada distalmente. A pesar de no tener datos sobre la exacta procedencia de este elemento, MCF-PVPH-908 comparte forma, aspecto, tamaño y caracteres morfológicos diagnósticos con la vértebra holotipo de *Ligabuesaurus* (MCF-PVPH-233/03), por lo que se incluye entre los materiales referidos de este taxón. Por la ubicación de las parapófisis, la inclinación y la posición relativa de las diapófisis y de las prezigapófisis (Upchurch et al. 2004; Wilson y Upchurch, 2009), ambas vértebras se consideran tentativamente como vértebras dorsales anteriores Dv-03.

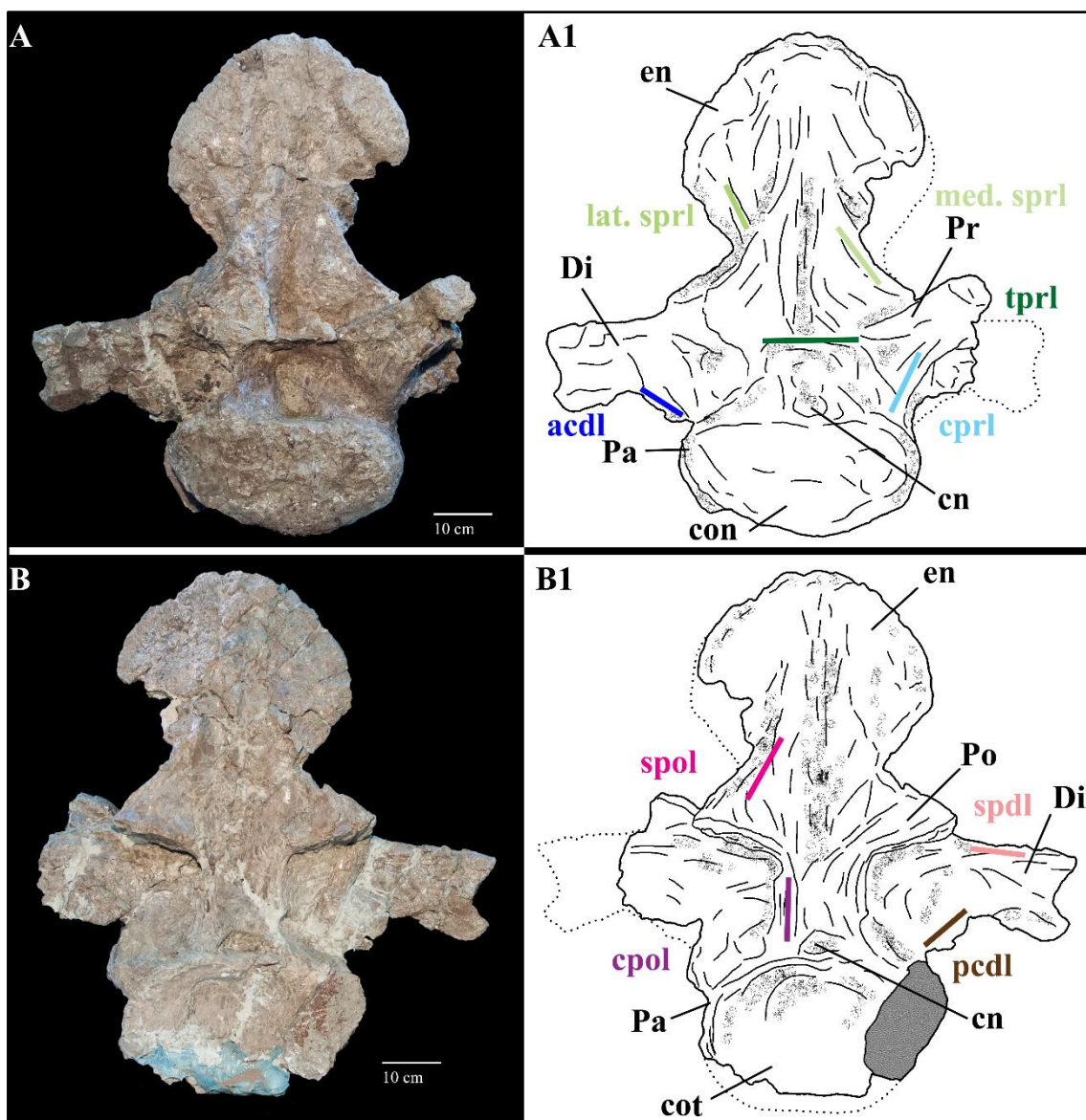


Figura V.18. Vértebra dorsal anterior Dv-03? de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/03 en vista anterior (A) y posterior (B), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1 y B1). Abrv.: acdl, lámina centrodiapofisial anterior; cn, canal neural; con, cóndilo; cot, cotilo; cpol, lámina centropostzigapofisial; cpri, lámina centroprezigapofisial posterior; Di, diapófisis; en, espina neural; lat. sprl, lámina espinoprezigapofisial lateral; med. sprl, lámina espinoprezigapofisial mediana; Pa, parapófisis; pcdl, lámina centrodiapofisial posterior; Po, postzigapófisis; podl, lámina postzigodiapofisial; posl, lámina postespinal; Pr, prezigapófisis; spdl, lámina espinodiapofisial; tprl, lámina intraprezigapofisial. Los colores indican la extensión de las láminas.

El centro es opistocélico, más ancho que alto y comprimido dorsoventralmente en vista anterior, como en las vértebras cervicales medias y posteriores de *Ligabuesaurus* y las dorsales anteriores de varios Titanosauriformes (e.g., *Paluxysaurus*, *Huabeisaurus*, *Rapetosaurus*, *Wintonotitan*, y en la vértebra del Cenomaniano de Marruecos GMNH-PV-2399, Lamanna y Yoshikazu, 2014). Por otro lado, en vista lateral el centro es de forma cuadrangular, con la mitad anterior desplazada dorsalmente respecto a la posterior, como en la mayoría de los Titanosauriformes (e.g., *Tehuelchesaurus*, *Paluxysaurus*, *Huabeisaurus*, *Haplocanthosaurus*, *Europasaurus*, *Brachiosaurus*, *Daxiatitan*,

Baotianmansaurus, *Euhelopus*, *Overosaurus*, *Tapuiasaurus*). La superficie articular del cóndilo es convexa y levemente deprimida anteriormente en vista lateral, mientras que es de forma ovalada y más ancha que alta en vista anterior. En vista anterior, el centro presenta márgenes laterales inclinados medioventralmente, así que la cara ventral es más angosta que la dorsal. En vista transversal, la cara ventral es levemente cóncava anteroposteriormente y convexa transversalmente por la presencia de una cresta longitudinal poco prominente en posición mediana; por otro lado, la superficie ventral es levemente cóncava en la mitad anterior y convexa posteriormente. En la cara lateral del centro y en proximidad del borde anterodorsal, se abre un foramen neumático lateral reducido, de forma ovalada y alargado dorsoventralmente. Posteriormente, el cóndilo es cóncavo, más ancho que alto y de forma ovalada en vista posterior.

Las parapófisis están representadas por procesos prominentes lateralmente, ligeramente inclinados dorsalmente en vista anterior y dirigidos lateroposteriormente en vista dorsal. Las parapófisis son de forma ovalada en sección transversal y se ubican en el borde anterodorsal del centro, ventralmente a la conjunción entre el centro y el arco neural y posteriormente al cóndilo.

El arco neural es amplio, especialmente en sentido transversal, y ocupa la casi totalidad de la superficie dorsal del centro. El canal neural es de forma ovalada, alargado dorsoventralmente y comprimido transversalmente en vista anterior, mientras que en la cara posterior es más reducido, levemente más comprimido dorsoventralmente y de forma romboidal. El mismo está delimitado dorsalmente por la lámina intraprezigapofisial (tprl) y, lateralmente, por bajos pedúnculos neurales, constituidos por robustas láminas centroprezigapofisial (cprl).

Las prezigapófisis presentan superficies articulares rectas, inclinadas medialmente en vista anterior y de forma ovalada en vista dorsal, ligeramente más expandidas transversalmente. En vista lateral las prezigapófisis se ubican anterodorsalmente a la diapófisis y no sobrepasan la superficie articular del cóndilo. Una delgada y prominente lámina intraprezigapofisial (tprl), levemente cóncava ventralmente, conecta medialmente a las prezigapófisis, formando una estructura laminar por encima del canal neural, como en las vértebras cervicales MCF-PVPH-228/01-02 y MCF-PVPH-261/02. Las porciones ventrales de las prezigapófisis se conectan con la porción anterodorsal del centro vertebral a través de robustas láminas centroprezigapofisiales (cprl), levemente inclinadas lateralmente.

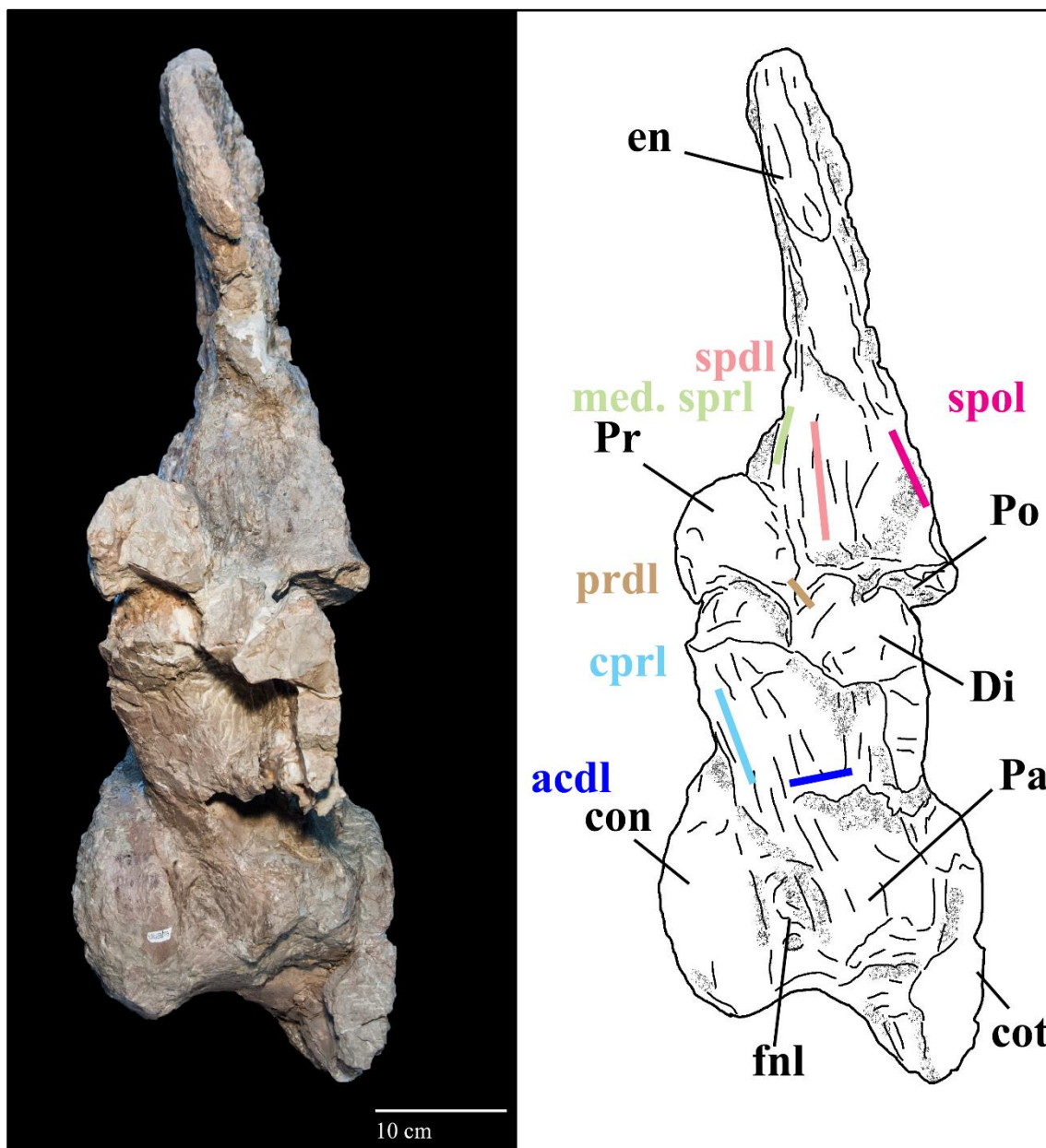


Figura V.19. Vértebra dorsal anterior Dv-03? de Ligabuesaurus MCF-PVPH-233/03 en vista lateral izquierda, con su respectivo dibujo interpretativo. Abrv.: acdl, lámina centrodiapofisial anterior; con, cóndilo; cot, cotilo; cpri, lámina centroprezygapofisial posterior; Di, diapófisis; en, espina neural; fnl, foramen neumático lateral; lat. sprl, lámina espinoprezygapofisial lateral; med. sprl, lámina espinoprezygapofisial mediana; Pa, parapófisis; prdl, lámina prezygodiapofisial; Po, postzygapófisis; Pr, prezygapófisis. Los colores indican la extensión de las láminas.

Por otro lado, dorsalmente, la lámina espinoprezygapofisial (sprl) es bífida, como en las vértebras cervicales posteriores (p.e., MCF-PVPH-233/02), y corre dorsalmente hacia la espina neural a través de dos ramas divergentes: la lámina espinoprezygapofisial mediana (med. sprl) y la espinoprezygapofisial lateral (lat. sprl). La lámina espinoprezygapofisial mediana (med. sprl) es robusta y se dirige dorsomedialmente hacia el tercio distal de la espina neural. Esta lámina forma proximalmente una estructura prominente anteromedialmente en vista lateral y levemente expandida transversalmente

en vista anterior, mientras que distalmente se reduce, convergiendo apicalmente a la incipiente lámina prespinal (prsl). Por otro lado, la lámina espinoprezigapofisial lateral (lat. sprl) se origina posterolateralmente a la rama mediana (med. sprl) y se dirige dorsalmente hacia el borde anterolateral de la base de la espina neural, donde forma un relieve poco prominente e inclinado lateralmente. A diferencia de la rama mediana, la lámina espinoprezigapofisial lateral (lat. sprl) es corta, bien marcada proximalmente y muy reducida distalmente. En vista lateral, una robusta lámina prezigodiapofisial (prdl) se origina de la porción posterolateral de la prezigapófisis y corre horizontalmente hacia la porción anteromediana de la diapófisis.

En vista anterior, las diapófisis están dirigidas lateralmente, con una leve inclinación dorsal, y se ubican entre las prezigapófisis y el borde dorsal del centro. En vista lateral se ubican a la altura de la mitad posterior del centro vertebral, por debajo de las zigapofisis, y presentan una ligera inclinación posteroventral en MCF-PVPH-233/03 y anterior en MCF-PVPH-908, por lo que la inclinación de las diapófisis fue probablemente alterada durante los procesos diagenéticos. Las diapófisis son de forma ovalada (MCF-PVPH-233/03) a rectangular (MCF-PVPH-908) en sección transversal, comprimidas anteroposteriormente y alargadas dorsoventralmente. Desde las superficies ventrales de las diapófisis se originan dos láminas que corren hacia la porción dorsal del centro vertebral: una lámina centrodiapofisial anterior (acdl), dirigida anteroventralmente y que intercepta a la lámina centroprezigapofisial (cpri) en proximidad de la conjunción entre el centro y el arco neural (MCF-PVPH-908, Fig., XX), y una lámina centrodiapofisial posterior (pcdl), dirigida ventralmente hacia la porción posterior del centro. Estas láminas delimitan una amplia fosa centrodiapofisial (cdf), de forma triangular y más profunda anterodorsalmente.

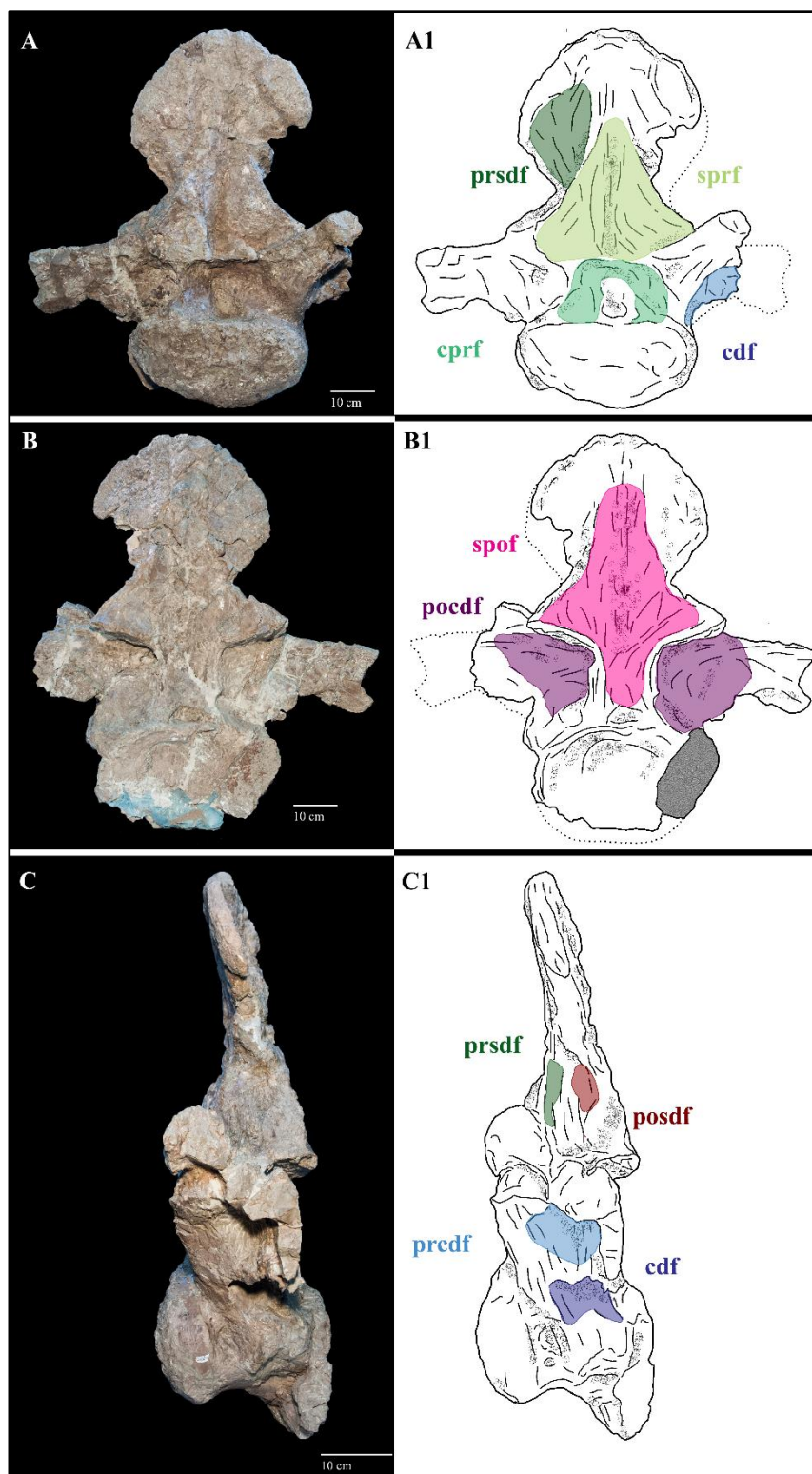


Figura V.20. *Vértebra dorsal anterior Dv-03? de Ligabuesaurus MCF-PVPH-233/03 en vista anterior (A), posterior (B) y lateral izquierda (D), con los dibujos interpretativos del sistema de fosas neurales (A1, B1, C1). Abrv.: cdf, fosa centrodiapofisial; cprf, fosa centroprezigapofisial; pocdf, fosa postzigocentrodiapofisial; posdf, fosa postzigoespinodiapofisial; prcdf, fosa prezigocentrodiapofisial; prsd, fosa prezigoespinodiapofisial; spof, fosa espinopostzigapofisial; sprf, fosa espinoprezigapofisial. Los colores indican la extensión de las fosas.*

Por otro lado, desde las caras dorsales de las diapófisis se generan delgadas y prominentes láminas espinodiapofisiales (spdl) dirigidas dorsalmente y que corren

paralelamente a las láminas espinoprezigapofisial laterales (lat. sprl) hasta el borde lateral de la base de la espina neural. Entre las diapófisis y las prezigapófisis se abre una fosa centroprezigapofisial (cprf) profunda y de forma triangular, delimitada dorsalmente por la lámina prezigodiapofisial (prdl), ventralmente por la centrodiapofisial anterior (acdl) y medialmente por la centroprezigapofisial (cprl).

Las postzigapófisis presentan superficies articulares levemente cóncavas transversalmente e inclinadas dorsalmente. Entre las postzigapofisis es presente una amplia fosa espinopostzigapofisial (spof), de superficie lisa y en la cual no hay evidencia de lámina postespinal (posl). Ventralmente a las postzigapófisis se origina una robusta lámina centropostzigapofisial (cpol) que corre verticalmente hacia el borde dorsal del cótilo. Por otro lado, dorsalmente, las postzigapófisis se conectan a la espina neural a través de una lámina espinopostzigapofisial (spol), la cual forma una estructura prominente a la altura del tercio distal de la espina, de forma análoga a la que forma anteriormente la lámina espinoprezigapofisial mediana (med. sprl).

La espina neural es alta, más de dos veces la altura del centro, comprimida anteroposteriormente y levemente inclinada anteriormente en vista lateral. En vista anterior, la espina es expandida transversalmente y de forma romboidal, con los márgenes laterales redondeados y el ápice bien convexo, de forma parecida a *Yunmenglong*, sin embargo, en este taxón asiático la espina no es tan alta como en *Ligabuesaurus* y su expansión lateral no sobrepasa el centro. En vista lateral, la espina es comprimida anteroposteriormente y presenta los bordes del ápice robustos y particularmente prominentes anteriormente por la presencia de las láminas espinoprezigapofisial (sprl) y prespinal (prsl). La cara anterior es levemente cóncava transversalmente y presenta medialmente un complejo laminar prominente y formado por la fusión de las láminas espinoprezigapofisiales medianas (med. sprl) y la lámina prespinal (prsl). Esta última está limitada a la porción apical de la espina en MCF-PVPH-233/03, mientras que en MCF-PVPH-908 la lámina prespinal (prsl) es presente desde la base hasta el ápice de la espina, y es más prominente a la altura de la mitad de la espina; estas diferencias en el desarrollo de las láminas indicarían un diferente estadio ontogenético de los ejemplares de *Ligabuesaurus* (Wilson, 1999, 2011; Wedel y Taylor, 2013; Carballido y Sander, 2013). Por otro lado, la cara posterior de la espina es convexa, sobre todo medialmente donde hay un prominente complejo laminar formado por las láminas espinopostzigapofisiales (spol) y la lámina postespinal (posl). A diferencia de la lámina prespinal (prsl), la lámina postespinal (posl) es reducida y bien prominente solo en la porción distal de la espina

tanto en MCF-PVPH-233/03 como en MCF-PVPH-908. Mientras que en las vértebras cervicales posteriores la expansión de la espina neural está acentuada por la lámina espinoprezigapofisial lateral (lat. sprl), en la dorsal anterior es la lámina espinodiapofisial (spdl) que se ocupa de formar parte de la expansión lateral de la espina neural. En cuanto a las láminas espinoprezigapofisiales (sprl), estas son simples y convergen medialmente hacia la lámina prespinal (prsl).

➤ **Vértebras dorsales medio-posteriores Dv-06?, MCF-PVPH-233/04 y MCF-PVPH-228/03.** Se describen dos vértebras dorsales medio-posteriores repetidas: una (MCF-PVPH-233/04), publicada por Bonaparte et al. (2006), está incompleta, parcialmente deformada e incluida en el bochón con su cara izquierda, mientras que la otra (MCF-PVPH-228/03), inédita, está casi completa, a excepción de buena parte de la espina neural, pero fuertemente deformada transversalmente (Fig. V.21-24). Ambos elementos se encuentran articulados con las vértebras dorsales sucesivas, por lo que buena parte de la porción posterior de los elementos no es visible. Además, los arcos neurales de ambos ejemplares se encuentran levemente desplazados ventralmente, mientras que los bordes lateroventrales izquierdos de los centros están corridos dorsalmente por encima de las caras laterales. En cuanto las caras izquierdas de los centros y las caras derechas de los arcos neurales presentan el grado más alto de alteración, es plausible pensar que la mayor componente de la deformación diagenética incidió en sentido transversal. Por la posición de la parapófisis, el desarrollo de las láminas parapofisiales, la morfología del centro, y la inclinación de la espina neural (Wilson y Sereno, 1998; Upchurch et al., 2004; Wilson y Upchurch, 2009), es posible considerar tentativamente a MCF-PVPH-233/04 y MCF-PVPH-228/03 como vértebras dorsales medio-posteriores Dv-06.

Considerando que las superficies articulares de los cóndilos de las vértebras MCF-PVPH-233/04 y MCF-PVPH-228/03 son convexas y que las de los cótilos de las vértebras con las cuales se articulan (MCF-PVPH-233/05 y MCF-PVPH-228/04) son cóncavas, los centros de las vértebras Dv-06, así como los de las Dv-07, se consideran opistocélicos.

El centro de la vértebra dorsal Dv-06 de *Ligabuesarus* es más ancho que alto en vista anterior y de aspecto cuadrangular, más largo que alto, en vista lateral (Fig. V.21-24). Sin embargo, por la marcada deformación que afectó a ambos ejemplares no es posible definir con precisión las proporciones relativas y la morfología original del centro vertebral. La cara ventral del centro es cóncava anteroposteriormente, convexa transversalmente y no presenta crestas ventrolaterales, quillas medianas o carenas longitudinales. La superficie articular del cóndilo es convexa en vista lateral (Fig. V.21-

24) y de márgenes bien prominentes, sobre todo ventralmente; por otro lado, el cótilo no es visible, por la articulación con la vértebra siguiente. En proximidad del borde anterodorsal del centro es presente un profundo foramen neumático lateral, de forma ovalada, alargado anteroposteriormente y levemente comprimido dorsoventralmente. El foramen está separado internamente por un septo en una profunda fosa anterior y una más pequeña y superficial fosa posterior de forma ovalada en MCF-PVPH-233/04 (Fig. V.21-22), mientras que en MCF-PVPH-228/03 la fosa anterior está dividida en dos subfosas, bien visibles sobre todo en la cara derecha de la vértebra. De estas, la subfosa dorsal es amplia y profunda, mientras que la ventral es más reducida y de forma redondeada. A su vez, la subfosa dorsal presenta internamente varios septos transversales, compuestos por delgadas láminas óseas, que la dividen en varias cámaras neumáticas internas. Por otro lado, un corte artificial producido en la cara lateral izquierda del centro MCF-PVPH-

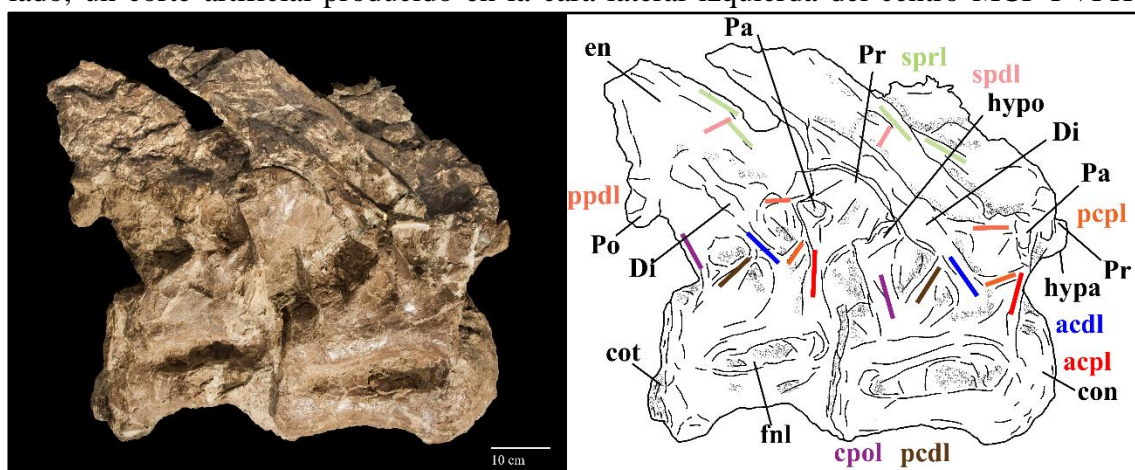


Figura V.21. Vértebras dorsales medio-posteriores Dv-06-07? de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/04-05 en vista lateral derecha, con su respectivo dibujo interpretativo. Abrev.: acdl, lámina centrodiapofisial anterior; acpl, lámina centroparapofisial anterior; con, cóndilo; cpol, lámina centropostzygapofisial; cot, cotilo; Di, diapófisis; fnl, foramen neumático lateral; hypa, hipantro; hypo, hipósfeno; ppdl, lámina paradiapofisial; pcpl, lámina centroparapofisial posterior; sprl, lámina espinoprezigapofisial; Pa, parapófisis; prdl, lámina prezigodiapofisial; Po, postzigapofisis; Pr, prezigapófisis; spdl, lámina espinodiapofisial; sprl, lámina espinoprezigapofisial. Los colores indican la extensión de las láminas.

228/03 (Fig. V.22-23) permite evidenciar la estructura interna del hueso, formada por una serie de cavidades de diferentes formas y tamaños, y separadas por delgados septos óseos orientados irregularmente. Esta estructura de tipo sonfospóndila (Wedel et al., 2000) indica un alto nivel de neumaticidad de las vértebras dorsales de *Ligabuesaurus* y representa un carácter sinapomórfico de los Titanosauriformes más derivados (Upchurch et al., 2004).

El arco neural ocupa gran parte de la superficie dorsal del centro vertebral y está levemente dirigido hacia adelante, mientras que la espina, por lo menos en su porción basal, está inclinada hacia atrás, de forma parecida a varios Titanosauriformes (e.g.,

Andesaurus, *Brachiosaurus*, *Daxiatitan*, *Huabeisaurus*, *Saltasaurus*, *Opisthocoelicaudia*, *Ruyangosaurus*).

Las parapófisis están ubicadas en porción anterodorsal del arco neural, dorsalmente a la superficie articular del cóndilo y ventralmente a las diapófisis; las mismas están dirigidas laterodorsalmente y con una ligera inclinación anterior. Las parapófisis son poco prominentes lateramente y de forma circular en sección transversal. Desde la cara ventral se generan dos láminas, una corta y robusta lámina centroparapofisial anterior (acpl), dirigida ventralmente hacia el margen anterodorsal del centro y levemente inclinada posteriormente, y una más larga y delgada lámina centroparapofisial posterior (pcpl), dirigida posteroventralmente. La lámina centroparapofisial anterior (acpl) presenta una condición bífida incipiente en proximidad de la parapófisis, donde una reducida superficie cóncava de forma triangular divide una corta rama posterior de una más larga rama anterior. Por otro lado, la lámina centroparapofisial posterior (pcpl) intercepta a la lámina centrodiapofisial anterior (acdl) a la altura de la mitad de su camino hacia el tercio posterior del centro, mientras que distalmente se conecta con el borde dorsal del centro en proximidad de la lámina centrodiapofisial posterior (pcdl). Desde el borde posterodorsal de la parapófisis una lámina paradiapofisial (ppdl) se dirige hacia la diapófisis con una fuerte inclinación dorsal (Fig. V.21-24).

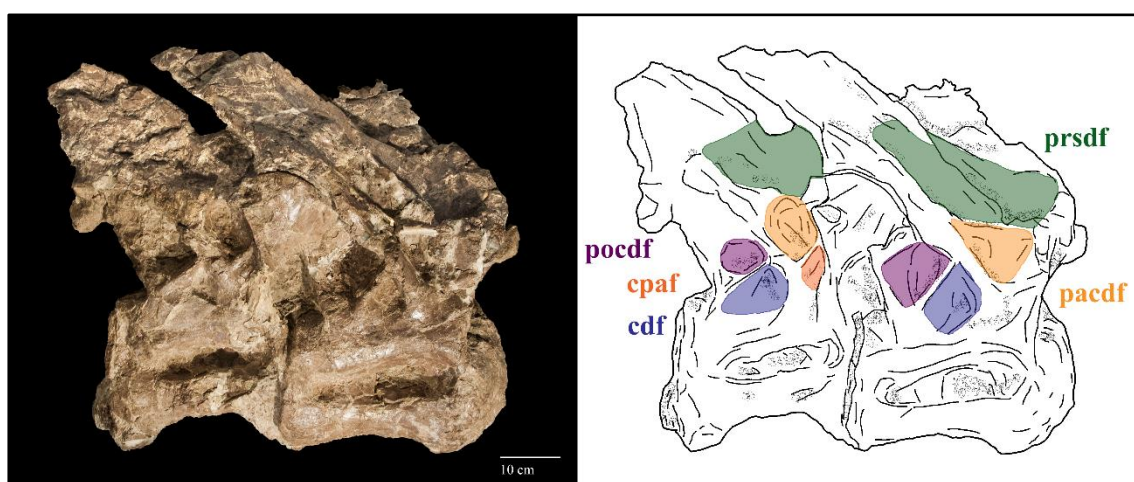


Figura V.22. Vértebras dorsales medio-posteriores Dv-06-07? de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/04-05 en vista lateral derecha, con el dibujo interpretativo del sistema de fosas neurales. Abrev.: cdf, fosa centrodiapofisial; cpaf, fosa centroparapofisial; pocdf, fosa postzigocentrodiapofisial; pacdf, fosa parapofisiscentrodiapofisial; prsd, fosa prezigoespeinodiapofisial. Los colores indican la extensión de las fosas.

Las diapófisis de la vértebra Dv-06 de *Ligabuesaurus*, bien visibles solamente en MCF-PVPH-228/03 (Fig. V.23-24), se ubican posterodorsalmente a la parapófisis y están representadas por estructuras dirigidas lateralmente y de forma ovalada en sección transversal, comprimidas anteroposteriormente y alargadas dorsoventralmente.

Posterodorsalmente a la diapófisis se genera una robusta lámina espinodiapofisial (spdl) que se dirige dorsalmente hacia el ápice de la espina, la cual no se preservó en ninguna de las dos vértebras. Esta lámina delimita posteriormente parte de una amplia fosa prezigoespinodiapofisial (prsd) que se abre en la porción anterodorsal del arco neural y bien visible en vista lateral. Ventralmente a las diapófisis se generan dos láminas centrodiapofisiales: la lámina centrodiapofisial anterior (acdl), dirigida anteroventralmente hacia el tercio anterior del centro, y la lámina centrodiapofisial posterior (pcdl), que corre ventralmente hasta la mitad posterior del centro. En proximidad de la diapófisis estas láminas se encuentran parcialmente fusionadas, formando una robusta estructura laminar en la cara ventral de la diapófisis. Distalmente, las láminas centrodiapofisiales interceptan a la lámina centroparapofisial posterior (pcpl) en dos puntos: la lámina centrodiapofisial anterior (acdl) en proximidad de la porción distal, mientras que la centrodiapofisial posterior (pcdl) la intercepta en la porción proximal. En vista lateral (Fig. V.22 y 24), una amplia y profunda fosa parapofisiscentrodiapofisial (pacdf) de forma triangular está delimitada anteriormente por la lámina centroparapofisial anterior (acpl), posteroventralmente por la lámina centrodiapofisial anterior (acdl) y dorsalmente por parte de la lámina parapofisisdiapofisial (ppdl). Por otro lado, una reducida fosa centrodiapofisial (cdf) de forma triangular está delimitada anteriormente por la lámina centrodiapofisial anterior (acdl), posteriormente por la centrodiapofisial posterior (pcdl), y ventralmente por la lámina centroparapofisial posterior (pcpl).

De las prezigapófisis se preservaron solamente la porción laterodorsal de la prezigapófisis derecha de la vértebra MCF-PVPH-233/04 (Fig. V.21-22), y la porción basal de la prezigapófisis derecha de MCF-PVPH-228/03. Las mismas están representadas por estructuras de forma ovalada en sección transversal y alargadas transversalmente. Anterolateralmente a la prezigapófisis son presentes fragmentos de una corta lámina prezigoparapofisial (prpl), mientras que posterolateralmente una más larga lámina prezigodiapofisial (prdl) se dirige dorsalmente a conectarse con la diapófisis. En vista anterior, medialmente a la prezigapófisis se genera una prominente lámina espinoprezigapofisial (sprl) que corre dorsalmente hacia la base de la espina neural, mientras que ventralmente, en proximidad del borde anterior del centro, es presente un fragmento de la porción distal de una robusta lámina centroprezigapofisial (cprl). En MCF-PVPH-233/04, una lámina espinoparapofisial (sppl) se funde a la lámina espinoprezigapofisial (sprl) a la altura de la base de la espina neural (Fig. V.21-22).

Por otro lado, de las postzigapófisis se ha preservado solamente la porción proximolateral derecha de la MCF-PVPH-228/03, la cual está deformada por alteraciones diagenéticas (Fig. V.23-24). A pesar de las condiciones de preservación, es posible evidenciar una lámina espinopostzigapofisial (spol) levemente inclinada anteriormente y dirigida dorsalmente hacia la base de la espina neural, y, ventralmente, una corta y robusta lámina centropostzigapofisial (cpol) que conecta las zigapofisis con la porción posterodorsal del centro. Esta última lámina delimita parte de la fosa centropostzigapofisial (cpof), parcialmente visible en vista lateral, y, posteriormente, la fosa postzigocentrodiafofisial (pocdf). Esta fosa es amplia y de forma triangular en vista lateral, y está delimitada anteroventralmente por la lámina centrodiafofisial posterior (pcdl) y dorsalmente por la postzigapófisis (Fig. V.22). Por las malas condiciones de preservación, no es posible destacar ningún otro carácter morfológico relacionado a las postzigapófisis.

La espina neural está incompleta en ambas vértebras y limitada a las solas porciones proximales. Sin embargo, por lo que es posible reconstruir en MCF-PVPH-228/03, donde parte de la espina está mejor preservada que en MCF-PVPH-223/04, la espina de la Dv-06 de *Ligabuesaurus* era alta, más que la altura del centro, levemente inclinada posteriormente y de cara anterior levemente convexa, tanto transversalmente como dorsoventralmente (Fig. V.23-24).

➤ **Vértebras dorsales medio-posteriores Dv-07?, MCF-PVPH-233/05 y MCF-PVPH-228/04.** Se cuenta con dos vértebras dorsales medio-posteriores repetidas y que siguen en secuencia anatómica a los dos elementos previamente descritos, de las cuales una (MCF-PVPH-233/05), publicada por Bonaparte et al. (2006), está incompleta, parcialmente deformada e incluida en el bochón con su cara izquierda, mientras que la otra (MCF-PVPH-228/04), inédita, está mejor preservada, a excepción de la porción distal de la espina neural (Fig. V.21-24). Como los elementos anteriores, ambas vértebras sufrieron fuertes alteraciones diagenéticas por deformaciones plásticas, las cuales causaron el desplazamiento de parte de los centros y de los arcos neurales. Considerando que representan los elementos sucesivos a las vértebras dorsales Dv-06 y teniendo en cuenta la posición de la parapófisis, el desarrollo de las láminas parapofisiales, la morfología del centro, y la inclinación de la espina neural (Wilson y Sereno, 1998; Upchurch et al., 2004; Wilson y Upchurch, 2009), ambos elementos se consideran tentativamente como vértebras dorsales medio-posteriores Dv-07.

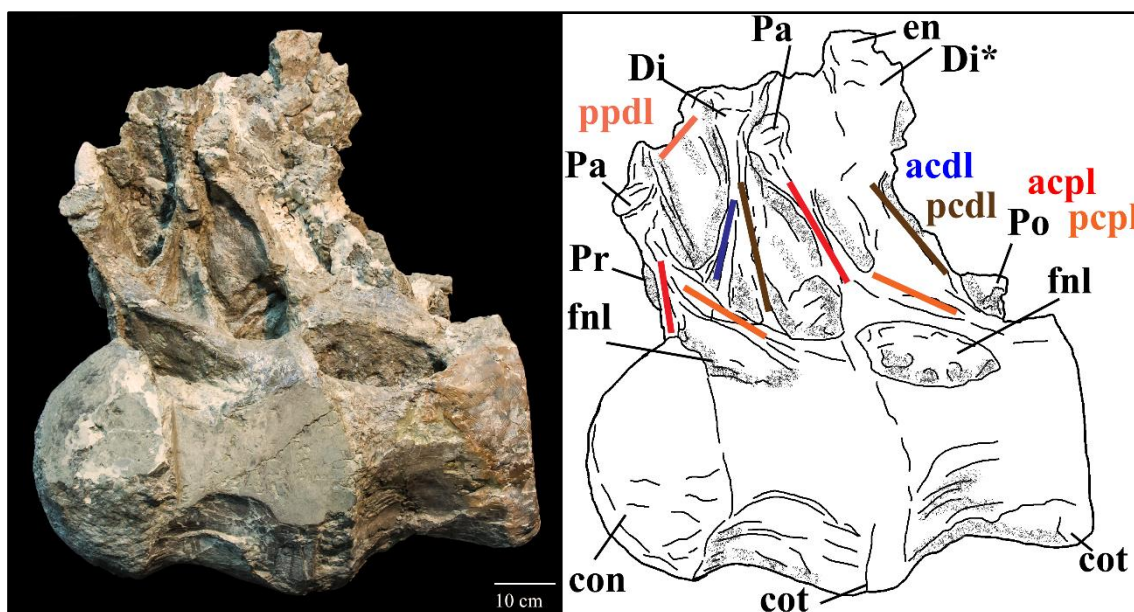


Figura V.23. Vértebra dorsal medio-posterior Dv-06-07? de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-228/03-04 en vista lateral izquierda, con su respectivo dibujo interpretativo. Abrv.: acdl, lámina centriadiapofisial anterior; acpl, lámina centroparapofisial anterior; con, cóndilo; cot, cotilo; Di, diapófisis; fnl, foramen neumático lateral; ppdl, lámina paradiapofisial; pcpl, lámina centroparapofisial posterior; Pa, parapófisis; Po, postzigapofisis; Pr, prezigapofisis. Los colores indican la extensión de las láminas.

Como detallado en la sección precedente, el centro de la vértebra dorsal Dv-07 de *Ligabuesaurus* se considera opistocélico; el mismo es más ancho que alto en vista anterior y de aspecto cuadrangular en vista lateral, siendo más largo que alto. En vista lateral, la porción anterior del cuerpo se encuentra aproximadamente a la misma altura que la posterior, y no en posición levemente más dorsal como en la vértebra Dv-06; además, la cara ventral es cóncava anteroposteriormente y convexa transversalmente y no se registran crestas ventrolaterales, quillas medianas o carenas longitudinales. La superficie articular del cóndilo no es visible por la articulación con la vértebra precedente, mientras que el cótilo es cóncavo y de márgenes laterales bien prominentes. Posteriormente al cóndilo y en porción anterodorsal de la cara lateral de centro se abre un profundo foramen neumático lateral, alargado anteroposteriormente y levemente comprimido dorsoventralmente (Fig. V.21-24). El foramen está separado internamente por un septo en una profunda fosa anterior y en una más pequeña y superficial fosa posterior de forma ovalada, sin embargo, en MCF-PVPH-228/04 la fosa anterior está dividida en dos subfosas en la cara derecha de la vértebra. De estas, la subfosa dorsal es amplia y profunda, mientras que la ventral es más reducida y de forma redondeada. A su vez, la subfosa dorsal presenta internamente varios septos transversales, compuestos por delgadas láminas óseas, que la dividen en varias cámaras neumáticas internas.

El arco neural ocupa la casi totalidad de la superficie dorsal del centro vertebral, a excepción del margen posterodorsal; el mismo está inclinado anteriormente, mientras que la espina, por lo menos en su porción basal, está inclinada hacia atrás, como en otros Titanosauriformes (e.g., *Andesaurus*, *Brachiosaurus*, *Daxiatitan*, *Huabeisaurus*, *Saltasaurus*, *Opisthocoelicaudia*, *Ruyangosaurus*).

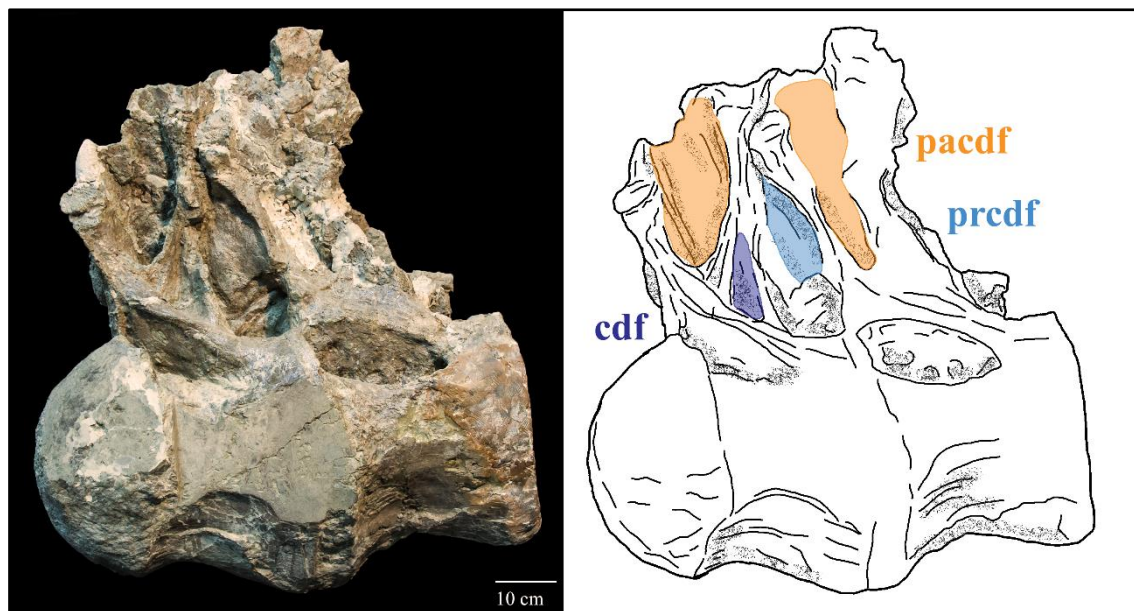


Figura V.24. *Vértebras dorsales medio-posteriores Dv-06-07? de Ligabuesaurus MCF-PVPH-228/03-04 en vista lateral izquierda, con el dibujo interpretativo del sistema de fosas neurales. Abrev.: cdf, fosa centrodiapofisial; pacdf, fosa parapofisiscentrodiaepofisial; prcdf, fosa prezigocentrodiaepofisial. . Los colores indican la extensión de las fosas.*

Las parapófisis se ubican anterodorsalmente en el arco neural, por encima del cóndilo y en posición anteroventral respecto a la diapófisis; las mismas están dirigidas laterodorsalmente y con una ligera inclinación anterior. En vista anterior, las parapófisis son poco prominentes lateramente y de forma circular en sección transversal. Ventralmente a la parapofisis se generan dos láminas: una lámina centroparapofisial anterior (acpl) y una centroparapofisial posterior (pcpl). La primera es alargada dorsoventralmente y dirigida hacia el margen anterodorsal del centro con una ligera inclinación posterior; la misma presenta una condición bífida proximalmente, con una delgada rama accesoria anterior y una robusta rama posterior dirigida posteroventralmente. Por otro lado, la lámina centroparapofisial posterior (pcpl) es prominente hasta la mitad posterior del centro y corre paralelamente al borde posterodorsal del centro donde delimita dorsalmente al foramen neumático lateral. Anteriormente a la lámina centroparapofisial (acpl) se abre una angosta fosa prezigocentrodiaepofisial (prcdf) de forma ovalada en vista lateral. Por otro lado, posterodorsalmente a la parapófisis se genera una muy fragmentada lámina

paradiapofisial (ppdl) que conecta la parapófisis con la cara anteroventral de la diapófisis (Fig. V.22 y 24).

Las diapófisis de la vértebra Dv-07 de *Ligabuesaurus* están mal preservadas en ambos elementos y parcialmente deformadas, sobre todo en MCF-PVPH-228/04, sin embargo, es posible reconstruir su posición en el arco neural y su morfología por las porciones preservadas en la cara derecha de MCF-PVPH-233/05 y la izquierda de MCF-PVPH-228/04 (Fig. V.21-24). Las diapófisis están ubicadas dorsalmente en el arco neural, en posición posterodorsal a la parapófisis y a la altura de la mitad del centro vertebral. Las diapófisis están dirigidas dorsolateralmente en vista anterior y anterodorsalmente en vista transversal; las mismas presentan forma ovalada en sección transversal, alargadas dorsoventralmente y levemente comprimidas anteroposteriormente. De la cara ventral de las diapófisis se generan dos láminas centrodiapofisiales: una lámina centrodiapofisial anterior (acdl), que se dirige anteroventralmente hacia el borde dorsal del centro, y una lámina centrodiapofisial posterior (pcdl), la cual corre posteriormente con una fuerte inclinación ventral. Por otro lado, posteriormente a la diapófisis está presente una lámina espinodiapofisial (spdl) que se dirige dorsalmente hacia el ápice de la espina. En vista lateral (Fig. V.22 y 24), una amplia y profunda fosa parapofisiscentrodiapofisial (pacdf) de forma triangular está delimitada anteriormente por la lámina centroparapofisial anterior (acpl), posteroventralmente por la lámina centrodiapofisial anterior (acdl) y dorsalmente por parte de la lámina parapofisisdiapofisial (ppdl).

De las prezigapófisis de la Dv-07 de *Ligabuesaurus* están visibles únicamente las porciones laterales de la prezigapófisis derecha de MCF-PVPH-233/05 (Fig. V.21-22) y de la izquierda de MCF-PVPH-228/04 (Fig. V.23-24), por lo que no es posible evidenciar ningún carácter respecto a la morfología de estas ni al desarrollo de las láminas prezigapofisiales.

Por otro lado, de la postzigapófisis son visibles solamente unos fragmentos ventrales de la vértebra MCF-PVPH-233/05 que asoman de la matriz sedimentaria, y partes de ambas postzigapófisis de la MCF-PVPH-228/04, las cuales, sin embargo, están fuertemente aplastadas transversalmente (Fig. V.21-24). A pesar de sus condiciones de preservación, las postzigapófisis aparecen de forma ovalada en vista posterior, expandidas transversalmente y comprimidas dorsoventralmente. Desde la cara laterodorsal de las postzigapófisis se genera una robusta lámina espinopostzigapofisial (spol), la cual se dirige dorsalmente hacia la espina neural, solo parcialmente preservada

en la Dv-07 de *Ligabuesaurus*. Por otro lado, unas cortas y robustas láminas centropostzigapofisiales (cpol), levemente dirigidas lateralmente en vista posterior, corren de la cara ventral de las postzigapófisis hacia el borde posterodorsal del centro. Esta lámina delimita parte de la fosa centropostzigapofisial (cpof), parcialmente visible en vista posterior, y de la fosa postzigocentrodiapofisial (pocdf). Esta fosa es amplia y de forma triangular en vista lateral, y está delimitada anteroventralmente por la lámina centrodiapofisial posterior (pcdl) y dorsalmente por la postzigapófisis.

En la vértebra dorsal posterior Dv-07 de *Ligabuesaurus* la espina neural está incompleta, en cuanto se preservaron solamente las porciones basales en ambos elementos conocidos. A pesar de las condiciones de preservación, la espina neural aparece inclinada posteriormente y de cara anterior convexa, sobre todo transversalmente.

➤ **Vértebra dorsal posterior Dv-08?, MCF-PVPH-233/06.** Se describe un elemento axial incompleto, compuesto por la mitad anterior del centro y parte del arco neural, ambas fuertemente deformadas por alteraciones diagenéticas (Fig. V.25-26).

A tal propósito, parte del centro vertebral está ocultado por el arco neural de la vértebra más posterior con la cual se encuentra articulada, condición que indica un desplazamiento dorsoventral ocurrido entre ambos elementos durante los procesos diagenéticos. Por la forma y disposición de las zigapofisis, la morfología de la espina neural y la altura relativa del arco neural respecto al centro, la vértebra MCF-PVPH-233/06 se considera tentativamente como una dorsal posterior Dv-08.

En vista anterior (Fig. V.25), el centro es más ancho que alto y levemente comprimido dorsoventralmente, como en las otras vértebras presacras de *Ligabuesaurus*. En vista lateral la superficie articular del cóndilo es levemente convexa, mientras que la cara ventral del centro es ligeramente cóncava anteroposteriormente. En la porción anterior del borde laterodorsal del centro se abre un profundo foramen neumático lateral de forma ovalada, comprimido dorsolateralmente y levemente inclinado anteroventralmente.

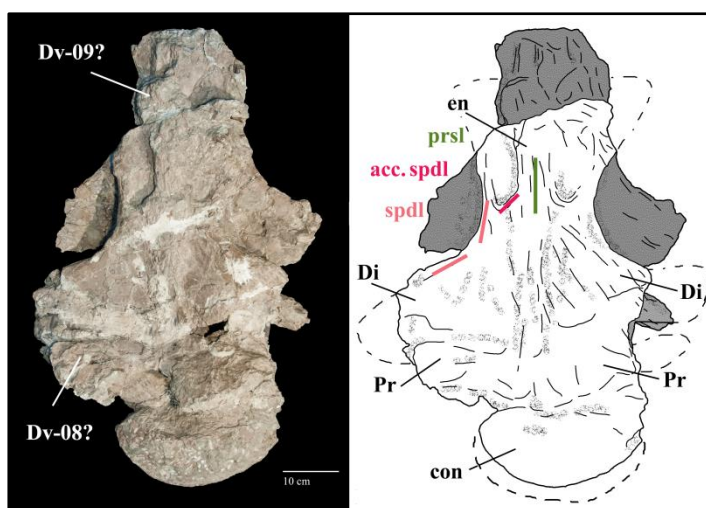


Figura V.25. Vértebra dorsal posterior Dv-08? de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/06 en vista anterior, con su respectivo dibujo interpretativo. Abrv.: acc. spdl, lámina espinodiapofisial accesoria; con, cóndilo; Di, diapófisis; en, espina neural; Pr, prezigapófisis; prsl, lámina prespinal; spdl, lámina espinodiapofisial. Los colores indican la extensión de las láminas.

El arco neural está dirigido dorsalmente y ocupa la casi totalidad de la superficie dorsal del centro. El canal neural es amplio y de forma triangular en vista anterior, mientras que en vista posterior es más reducido y de forma ovalada. Lateralmente el canal está delimitado por robustos pedúnculos neurales, más que la altura del centro en vista anterior; esta condición, diferente a la de las vértebras

cervicales posteriores y dorsales anteriores, indicaría que este carácter autapomórfico estaría presente solamente desde la porción más posterior del cuello hasta la más anterior de la espalda.

En vista posterior (Fig. V.26), dorsalmente a las láminas centropostzigapofisiales (cpol) es presente un sistema de robustas crestas que forman parte del complejo articular accesorio del hipósfeno. En MCF-PVPH-233/06, el complejo hipósfeno-hipantro es ancho transversalmente, prominente posteriormente y bífido ventralmente por la presencia de “crestas infra-hyposfeniales” (*sensu*, Apesteguiá, 2005), como en varios Titanosauriformes (e.g., *Giraffatitan*, *Brachiosaurus*, *Sonorasaurus*, *Phuwiangosaurus*, *Andesaurus*).

En vista lateral, las prezigapófisis son bien prominentes anteriormente y presentan superficies articulares rectas y solo ligeramente inclinadas medialmente en vista anterior. Unas robustas láminas centroprezigapofisiales (cprl) conectan las porciones ventrales de las prezigapófisis con el borde dorsal del centro, delimitando lateralmente al canal neural y formando robustos pedúnculos neurales. Las prezigapófisis son conectadas medialmente a través de una lámina intraprezigapofisial (tprl) bien prominente y levemente concava ventralmente, la cual forma una estructura laminar por encima del canal neural. Dorsalmente a las prezigapófisis la superficie del hueso es muy fragmentada, sin embargo, es posible registrar la presencia de una corta y delgada lámina espinoprezigapofisial (sprl) que del borde dorsal de las prezigapófisis corre medialmente

hacia la porción basal de la espina neural, donde se conecta con la lámina prespinal (prsl), en este sector reducida y poco prominente.

Las diapófisis están incompletas distalmente y dirigidas lateralmente en vista anterior (Fig. V.25), mientras que en vista lateral presentan forma ovalada, alargadas dorsoventralmente y fuertemente comprimidas anteroposteriormente. Una larga y bien marcada lámina espinodiapofisial (spdl) se genera de la porción dorsal de las diapófisis y corre dorsalmente a formar parte del borde lateral de la espina neural, mientras que ventralmente, en la diapófisis derecha, una prominente lámina centrodiapofisial posterior (pcdl) se dirige hacia la porción posterolateral del centro en vista posterior (Fig. V.26).

La espina neural es alta, más de dos veces la altura del centro, levemente inclinada

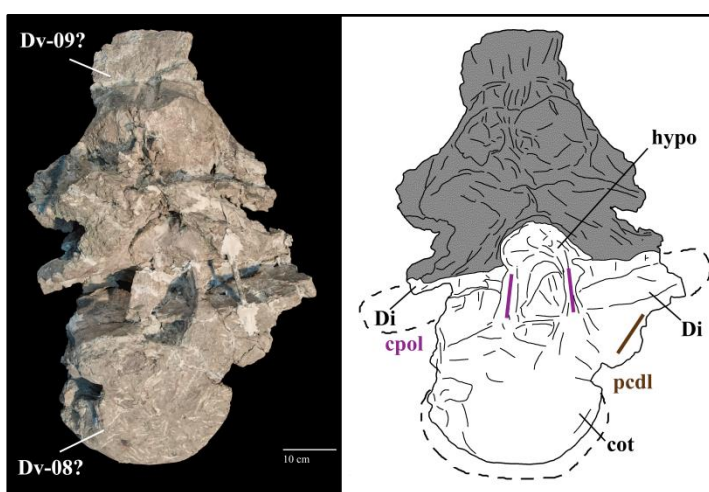


Figura V.26. Vértebra dorsal posterior Dv-08? de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/06 en vista posterior, con su respectivo dibujo interpretativo. Abrv.: cpol, lámina centropostzigapofisial; cot, cotilo; Di, diapófisis; hypo, hipófeno; pcdl, lámina centrodiapofisial posterior. Los colores indican la extensión de las láminas.

anteriormente y comprimida anteroposteriormente en vista lateral. En vista anterior, los márgenes laterales de la espina son solo levemente divergentes distalmente, por lo que la forma de la espina es más bien rectangular y no romboidal como en las vértebras cervicales posteriores y dorsales más anteriores. A la altura de la mitad de la espina neural, un par de láminas espinodiapofisiales

accesorias (acc. spdl), orientadas transversalmente y cóncavas ventralmente, convergen medialmente desde los bordes laterales de la espina y se conectan con la lámina prespinal (prsl) a formar una estructura laminar de forma de cruz, parecida a la visible en las dorsales posteriores de *Brachiosaurus*, *Barrosasaurus* y *Paluxysaurus*; sin embargo, a pesar de la semejanza, en *Brachiosaurus* las láminas accesorias son cóncavas dorsalmente, mientras que en *Barrosasaurus* y en *Paluxysaurus* están presentes en la cara posterior de la espina o no de forma bilateral, respectivamente. La cara anterior es levemente cóncava transversalmente, a pesar de la presencia de la lámina prespinal (prsl); la misma está bien desarrollada a lo largo de toda la porción de la espina preservada, sin embargo, es particularmente prominente a la altura de la mitad de la espina, donde se fusionan las láminas espinodiapofisiales accesorias (acc. spdl). Las láminas

espinodiapofisial (spdl), prespinal (prsl) y la espinodiapofisial accesoria (acc. spdl) delimitan una pequeña fosa prezigoespinodiapofisial (prsf) de forma lenticular y más profunda ventralmente. Por otro lado, la cara posterior de la espina está tapada casi por completo por la espina neural de la vértebra siguiente, por lo que no es posible definir su morfología (Fig. V.26).

➤ **Vértebra dorsal posterior Dv-09?, MCF-PVPH-233/07.** Este elemento representa la vértebra dorsal posterior que sigue en articulación a MCF-PVPH-233/06; la misma se preservó en precarias condiciones, incompleta y fuertemente deformada por alteraciones diagenéticas, por lo que buena parte de la porción anterior de la vértebra se encuentra fusionada con el elemento precedente (Fig. V.27-28).

A tal respecto, de la vértebra se reconocen solamente las postzigapófisis y la parte distal de la espina neural, siendo la mayor parte del centro y del arco neural fuertemente aplastado. A pesar del estado fragmentario, teniendo en cuenta que MCF-PVPH-233/07 se encuentra articulada a la vértebra dorsal Dv-08, la misma se considera como la dorsal posterior Dv-09 de *Ligabuesaurus*.

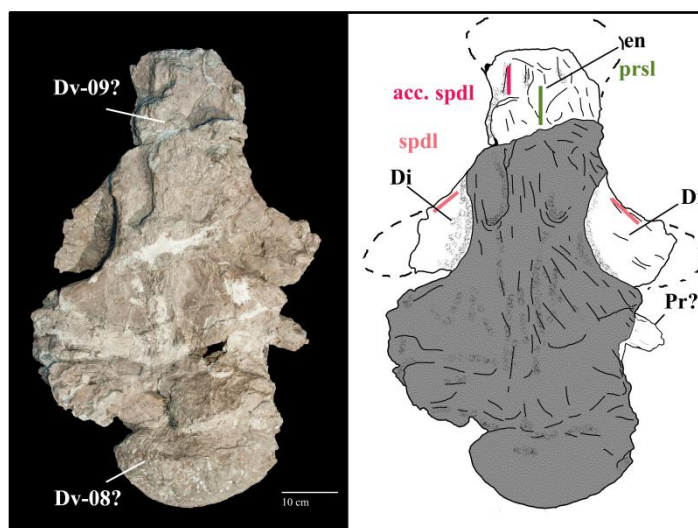


Figura V.27. Vértebra dorsal posterior Dv-09? de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/07 en vista anterior, con su respectivo dibujo interpretativo. Abrv.: acc. spdl, lámina espinodiapofisial accesoria; Di, diapófisis; en, espina neural; Pr, prezigapófisis; prsl, lámina prespinal; spdl, lámina espinodiapofisial. Los colores indican la extensión de las láminas.

Las postzigapófisis presentan superficies articulares rectas y levemente inclinadas lateroventralmente en vista posterior, mientras que en vista lateral están inclinadas medioventralmente. Las láminas centropostzigapofisiales (cpol) conectan ventralmente las postzigapofisis con la cara dorsal del centro, mientras que dorsalmente una robusta y prominente lámina espinopostzigapofisial (spol) las conectan a la porción distal de la espina neural. Entre las postzigapofisis es presente un sistema de crestas que forman parte del complejo articular accesorio del hipósforo. En MCF-PVPH-233/07, el complejo hipósforo-hipantro es bífido ventralmente por la presencia de “crestas infra-hiposfeniales” (*sensu*, Apesteguiá, 2005), como en varios Titanosauriformes (e.g.,

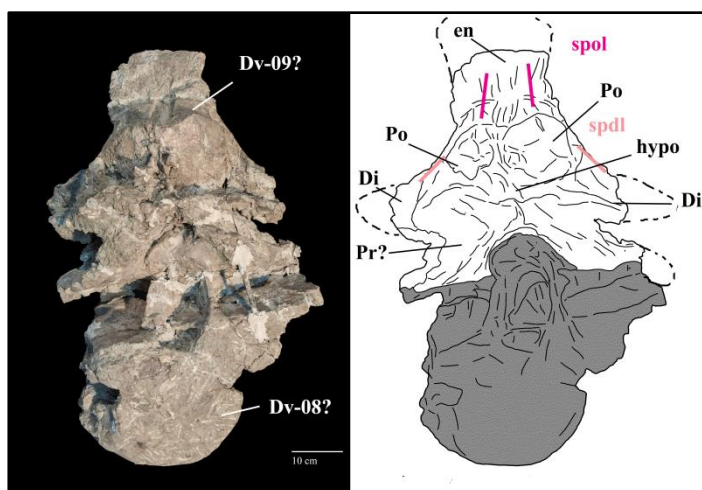


Figura V.28. Vértebra dorsal posterior Dv-09? de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/07 en vista posterior, con su respectivo dibujo interpretativo. Abrv.: Di, diapófisis; hypo, hipófeno; Po, postzigapofisis; Pr, prezigapófisis; spdl, lámina espinodiapofisial; spol, lámina espinopostzigapofisial. Los colores indican la extensión de las láminas.

Giraffatitan, *Brachiosaurus*,
Sonorasaurus,
Phuwiangosaurus, *Andesaurus*).

Ventralmente al hipófeno la preservación es muy precaria y diferentes porciones de huesos, probablemente pertenecientes a ambas vértebras articuladas (MCF-PVPH-233/06-07), se encuentran aplastadas una con la otra, por lo cual es difícil discernir la morfología y la naturaleza de los elementos

presentes en este sector.

En vista posterior, la espina neural presenta forma rectangular, con los márgenes laterales levemente divergentes distalmente y el borde distal convexo, mientras que en vista lateral está dirigida dorsalmente y fuertemente comprimida anteroposteriormente. La lámina postespinal (posl) es prominente solo en la porción basal de la espina, mientras que la mitad distal está ocupada por una serie de cortas y delgadas estrías longitudinales.

➤ **Vértebra caudal anterior Ca-02, MCF-PVPH-261/15.** El único elemento de la serie caudal de *Ligabuesaurus* conocido actualmente está representado por una vértebra caudal anterior rescatada en 2015 en la excavación n°4.

La vértebra está compuesta por el centro vertebral, casi completo, y parte del arco neural (Fig. V.30-32). La cara anterior del centro está incompleta, careciendo de buena parte del margen lateral derecho, mientras que la posterior está casi completa y bien preservada; dorsalmente, ambos procesos transversos están incompletos y representados por sus porciones proximales. Por otro lado, del arco neural se preservó únicamente la porción por encima del canal neural y la mitad posterior de la base de la espina, por debajo de las postzigapófisis.

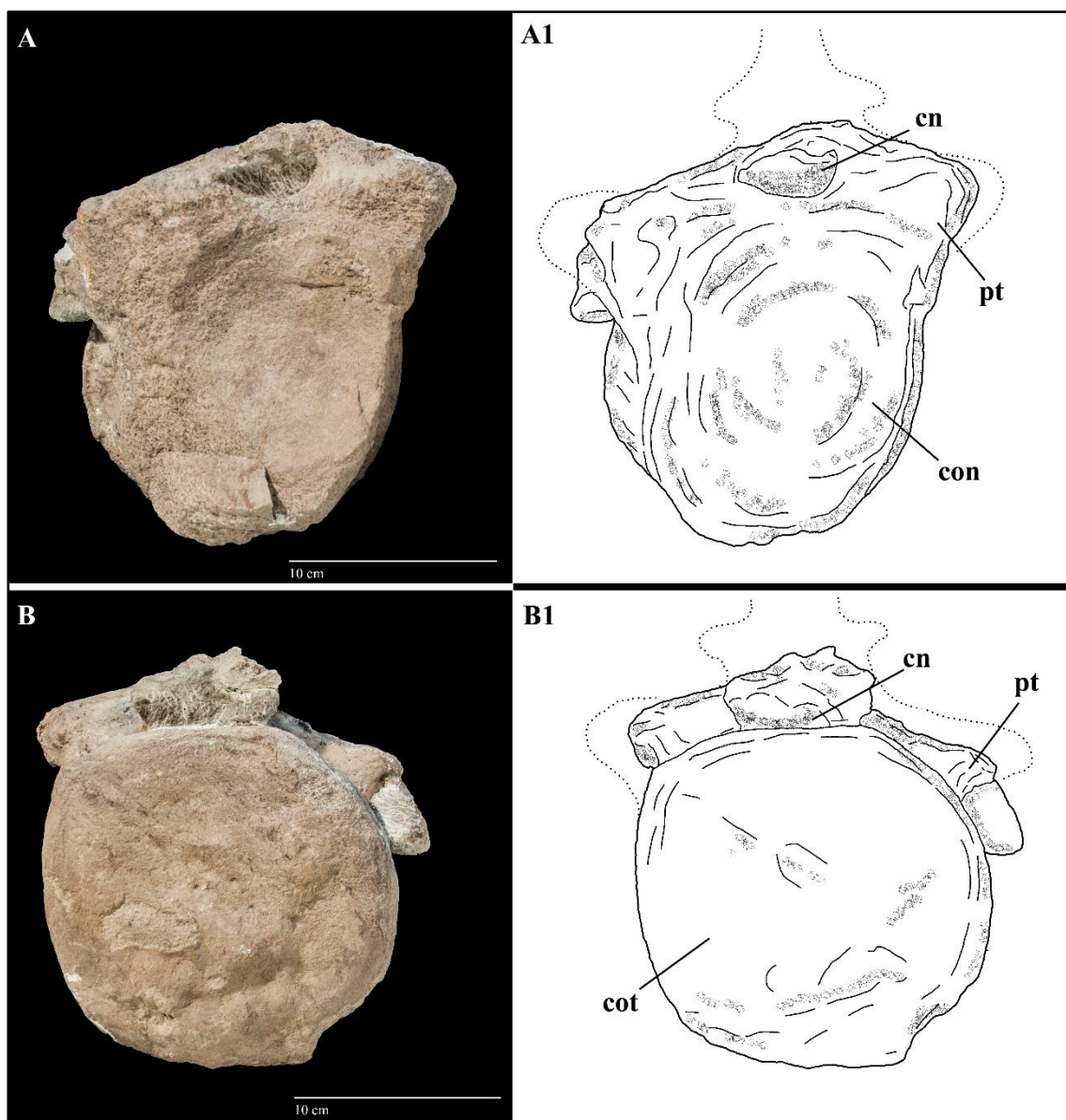


Figura V.30. Vértebra caudal anterior Ca-02? de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-261/16 en vista anterior (A) y posterior (B), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1, B1). Abrev.: cn, canal neural; con, cóndilo; cot, cotilo; pt, proceso transversal.

A pesar del buen estado de preservación de las caras laterales, de la superficie ventral y del cótilo, un cierto desplazamiento de la porción dorsal del hueso indicaría que la vértebra sufrió alteraciones diagenéticas de tipo plástico, las cuales causaron una deformación principalmente transversal, como registrado en otros elementos procedentes del mismo nivel fosilífero (MCF-PVPH-233/04-07, MCF-PVPH-228/03-04). Por último, la vértebra se encontró asociada a varios elementos articulados de la pelvis de *Ligabuesaurus*, condición que indicaría un limitado grado de transporte al cual estuvo sujeta por lo menos esta porción de la carcasa.

En vista lateral (Fig. V.32) el centro es de forma rectangular, comprimido anteroposteriormente y alargado dorsoventralmente, como en *Chubutisaurus*, *Paluxysaurus*, *Huabeisaurus* y *Tastavinsaurus*.

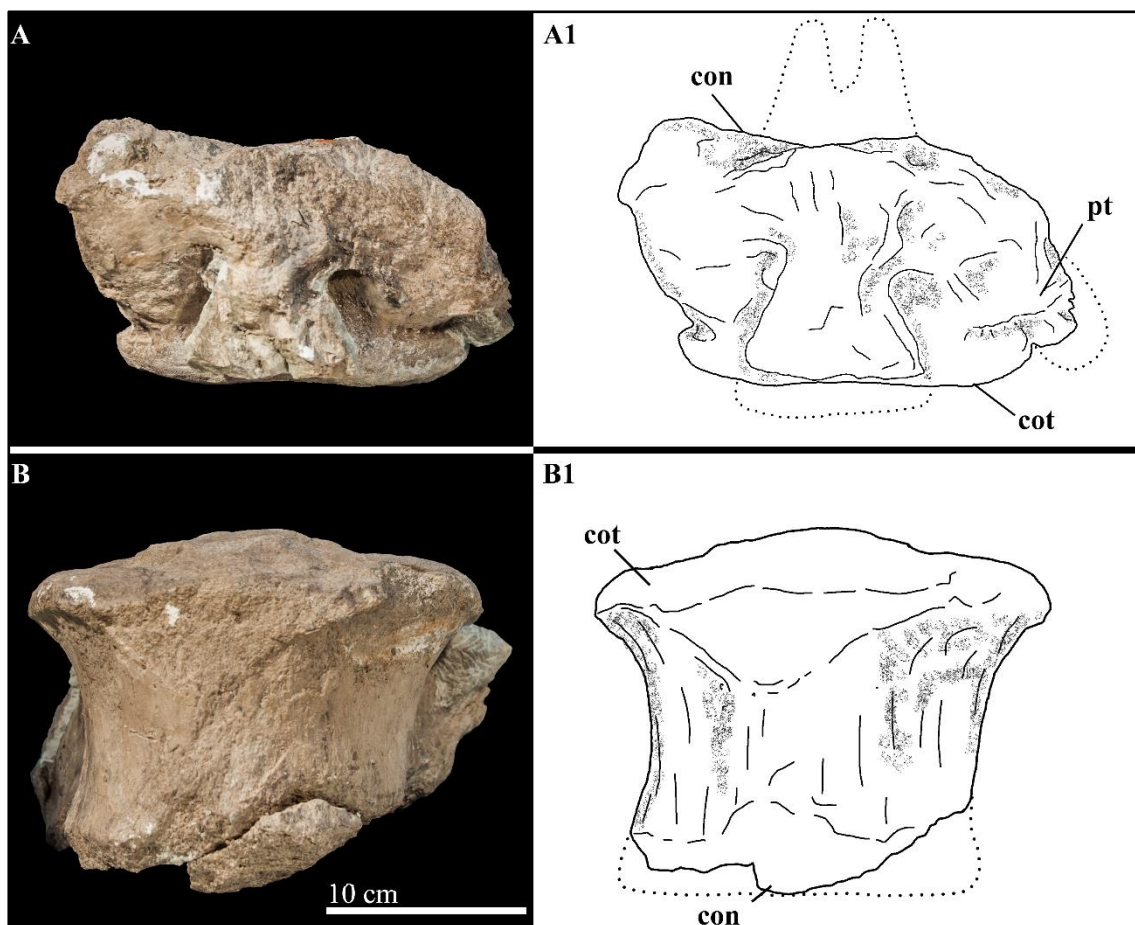


Figura V.31. Vértebra caudal anterior Ca-02? de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-261/16 en vista dorsal (A) y ventral (B), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1, B1). Abrev.: con, cóndilo; cot, cótilo; pt, proceso transversal.

La cara ventral es recta anteroposteriormente y convexa transversalmente, y no presenta superficies articulares para los chevrones, quillas medianas o crestas ventrolaterales (Fig. V.31B). En vista anterior el cóndilo es de forma ovalada (Fig. V.30A), ligeramente más alto que ancho, y presenta una superficie articular levemente cóncava dorsoventralmente. La concavidad es más marcada en proximidad de los bordes, mientras que medialmente la superficie es más bien recta. Por otro lado, el cótilo es de forma circular en vista posterior (Fig. V.30B), con el margen dorsal recto y el ventral ligeramente convexo, y presenta una superficie articular levemente convexa en vista lateral. Sobre la base de la morfología de las superficies articulares, el centro vertebral de MCF-PVPH-261/15 se considera levemente procélico, como en algunos eusaurópodos derivados (e.g., *Turiasaurus*, *Losillasaurus*), varios flagellicaudados (e.g., *Apatosaurus*, *Diplodocus*, *Barosaurus*, *Leinkupal*, *Dicraeosaurus*), y el titanosaurios basal *Andesaurus*.

Las caras laterales del centro son levemente cóncavas anteroposteriormente y no presentan cavidades neumáticas. Sin embargo, unos forámenes vasculares de forma circular se abren en la porción dorsal de la cara lateral izquierda (Fig. V.32), como visto en los diplodocoideos *Apatosaurus* y *Suuwassea*, en *Giraffatitan*, en los andesauroideos *Yunmenglong* y *Andesaurus*, y en varios miembros de Titanosauroidea (e.g., *Epachthosaurus*, *Dreadnoughtus*, *Malawisaurus*, *Saltasaurus*, *Lusotitan*, *Alamosaurus*).

Los procesos transversos se ubican en la porción anterolateral de la superficie dorsal

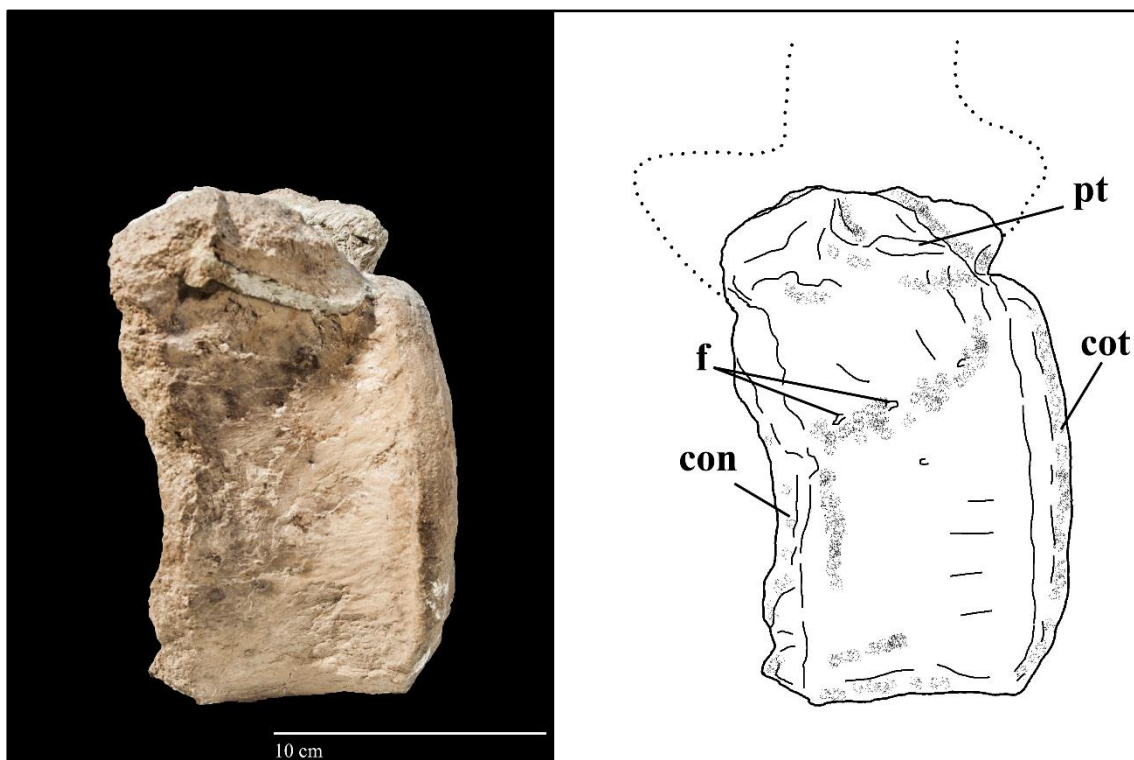


Figura V.32. *Vértebra caudal anterior Ca-02? de Ligabuesaurus MCF-PVPH-261/16 en vista lateral izquierda, con sus respectivo dibujo interpretativo. Abrev.: con, cóndilo; cot, cotilo; foramen; pt, proceso transversos.*

del centro y se dirigen lateroposteriormente en vista dorsal. En vista anterior (Fig. V.30) el proceso transversos derecho se inclina posteroventralmente, sin embargo, esta condición podría estar acentuada por las alteraciones diagenéticas que afectaron especialmente esta porción del hueso. El arco neural ocupa casi totalmente la superficie dorsal del centro en vista lateral, dejando libre únicamente el borde posterodorsal de la misma, y presenta una ligera inclinación anterior, por lo menos en su porción basal. El canal neural es bien visible en vista anterior, siendo parcialmente incluido en la matriz sedimentaria en la cara posterior, y presenta una forma ovalada, levemente más ancha que alta. Del arco neural se preservaron únicamente las porciones basales de los pedúnculos neurales y de la espina

neural, sin embargo, a causa de las condiciones de preservación, no es posible evidenciar ningún carácter morfológico ni de las zigapófisis ni de la espina.

➤ **Costillas dorsales, MCF-PVPH-261/17 y MCF-PVPH-228/05-10.** Las costillas dorsales referidas a *Ligabuesaurus* están representadas por siete elementos incompletos, en general formados por la porción proximal y parte de los vástagos, y procedentes tanto de la excavación n°3 (MCF-PVPH-228/05-10) como de la excavación n°4 (MCF-PVPH-261/17). Siguiendo el trabajo sobre las secuencias de costillas dorsales en ejemplares completos de *Camarasaurus* (Waskow y Sander, 2014), se considera la orientación relativa del *tuberculum* y del *capitulum* respecto al vástago para ubicar anatómicamente a las costillas dorsales de *Ligabuesaurus*; de esta forma MCF-PVPH-261/17 se considera tentativamente como Dr-07?, MCF-PVPH-228/05 como Dr-01?, MCF-PVPH-228/06 como Dr-02?, MCF-PVPH-228/07 como Dr-03?, MCF-PVPH-228/08 como Dr-05?, MCF-PVPH-228/09 como Dr-06?, MCF-PVPH-228/10 como Dr-07?.

Las porciones proximales son macizas, de sección transversal ovalada y superficie externa sin crestas, depresiones o forámenes que indiquen un cierto grado de neumatización (Wilson, 2002), por lo menos externamente. Sin embargo, en algunos ejemplares (p.e., MCF-PVPH-228/07), entre las bases del *tuberculum* y *capitulum* es presente una superficie deprimida, de forma parecida a *Venenosaurus*, *Tastavinsaurus* y otros Titanosauriformes con estructuras neumáticas en las costillas dorsales (Wilson & Sereno, 1998; Wilson, 2002). Lamentablemente, las condiciones de preservación no permiten asegurar la naturaleza de esta depresión ni la presencia de septos o forámenes internos. El *tuberculum* y el *capitulum*, cuando están presentes (MCF-PVPH-261/17, MCF-PVPH-228/8-10), son alargados, de sección transversal ovalada y separados por un ángulo mayor a los 90° en vista anterior. El *tuberculum* es generalmente más largo que el *capitulum*, mientras que este último es generalmente más robusto. En MCF-PVPH-228/10 (Fig. V.29), la superficie externa del *capitulum* está erosionada, por lo que es posible evidenciar la estructura interna del hueso, compuesta por pequeñas cavidades de diferentes formas y separadas por delgadas láminas de hueso. Esta estructura neumática de tipo “camellata” (Wedel, 2000, 2003; Wedel et al., 2000) es presente en las costillas dorsales de la mayoría de los Titanosauriformes (Wilson, 2002), y generalmente en las costillas dorsales más anteriores (Mannion y Calvo, 2011). La base del vástago es ancha anteroposteriormente y de forma elíptica en sección transversal, con la cara lateral recta y la mediana levemente convexa.

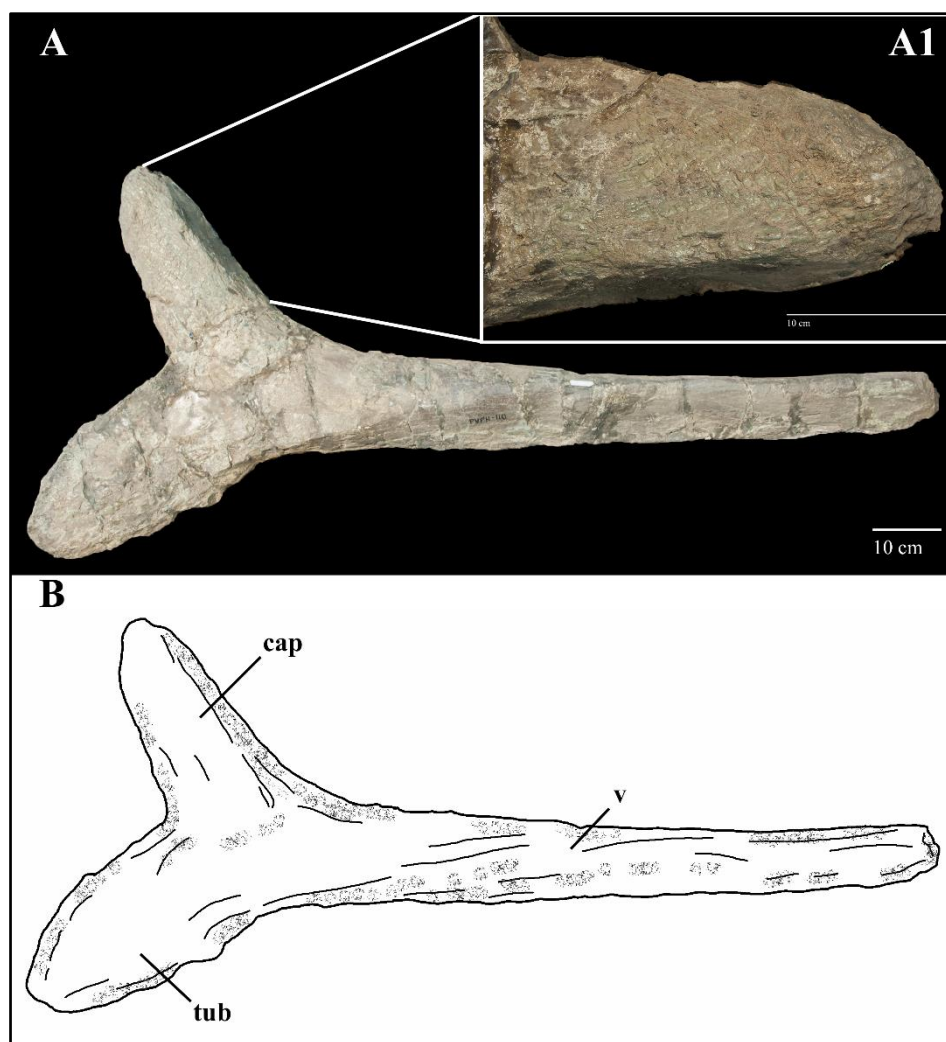


Figura V.29. Costilla dorsal Dr-07? de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-228/10 en vista transversal (A), con su respectivo dibujo interpretativo (B). En detalle (A1), la porción del capitulum donde es visible parte de la estructura neumática interna. Abrev.: cap, capitulum; tub, tuberculum; v, vástago.

El margen anterior de la porción proximal del vástago es más robusto transversalmente que el margen posterior, que presenta un aspecto más laminar. Los vástagos son incompletos distalmente, sin embargo, las porciones preservadas son alargadas anteroposteriormente y comprimidas transversalmente, de forma de “tabla” como en la mayor parte de Titanosauriformes (Wilson & Sereno, 1998; Wilson, 2002).

- **Esqueleto apendicular**

- **Escápulas, MCF-PVPH-233/08-09 y MCF-PVPH-228/11.** De este elemento se encontraron tres ejemplares casi completos: uno izquierdo (MCF-PVPH-233/08; Fig. V.33) y uno derecho (MCF-PVPH-233/09) de la excavación n°4, ambos publicados por Bonaparte et al. (2006), y uno derecho (MCF-PVPH-228/11; Fig. V.34), inédito, de la excavación n°3 (ver Tablas).

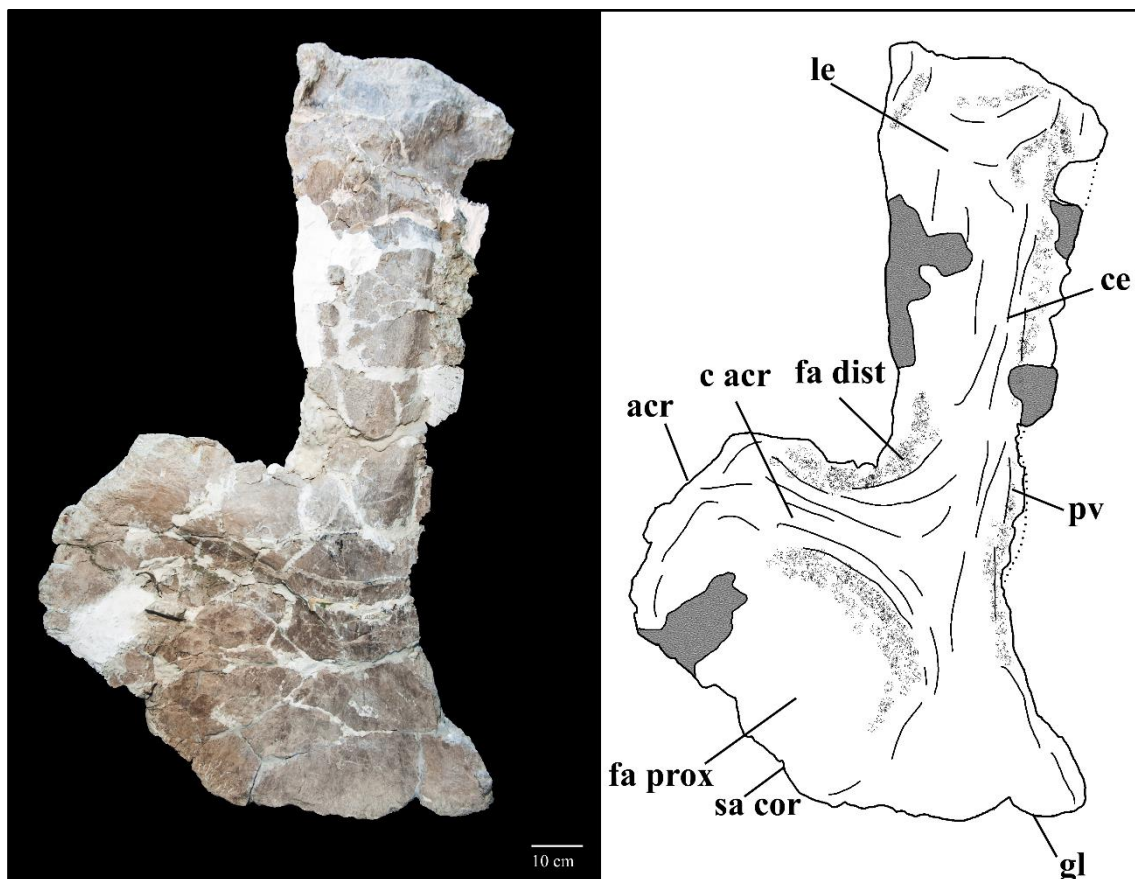


Figura V.33. Escápula izquierda de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/08 en vista lateral, con su respectivo dibujo interpretativo. Abrev.: *acr*, acromion; *c acr*, cresta del acromion; *ce*, cresta escapular; *fa dist*, fosa acromial distal; *fa prox*, fosa acromial proximal; *gl*, glenoide; *le*, lámina escapular; *pv*, proceso ventral; *sa cor*, superficie articular con el coracoides.

Todas las escápulas referidas a *Ligabuesaurus* se preservaron casi completas y en buenas condiciones de preservación, a excepción de algunas fracturas concentradas sobre todo a la altura de los márgenes laterales de la lámina y de la región acromial.

En la escápula de *Ligabuesaurus* la región acromial es bien expandida dorsalmente, casi dos veces el ancho de la lámina escapular, y ligeramente dirigida posteriormente en vista transversal (Fig. V.33-34), mientras que en vista anterior es levemente inclinada medialmente. La sección transversal de la región acromial es comprimida transversalmente. Medialmente es de aspecto laminar, mientras que en su margen anterior y ventral es más robusta por la presencia de la superficie articular con el coracoides y del glenoide. En vista lateral, una prominente cresta acromial levemente dirigida posterodorsalmente divide una amplia fosa supracoracoidal anterior de una más reducida fosa supracoracoidal posterior, condición que refleja la mayor extensión de la superficie de inserción del músculo *scapulohumeralis anterior* respecto al músculo *scapulohumeralis posterior* (Borsuk-Bialynicka, 1977). Ambas fosas son alargadas

dorsoventralmente, sin embargo, la fosa supracoracoidal anterior es más profunda posterodorsalmente mientras que la posterior lo es anteroventralmente (Fig. V.33-34).

El margen posterior del acromion es recto y levemente dirigido posterodorsalmente, y forma con el margen dorsal del acromion un ángulo de unos 120°, como en *Phuwiangosaurus*, *Euhelopus*, y *Giraffatitan*. Por otro lado, el margen dorsal del acromion es convexo en vista lateral, alargado anteroposteriormente y levemente más robusto en su mitad posterior. En MCF-PVPH-228/11, la convexidad de la cara dorsal del acromion es más prominente y forma con la anterior un ángulo recto, sin embargo, esta región del acromion está fuertemente fragmentaria por lo que la diferencia morfológica con el holotipo de *Ligabuesaurus* se atribuye a las condiciones de preservación y a la reconstrucción posterior realizada en laboratorio.

En vista anterior, la superficie de articulación con el coracoides es levemente convexa y dirigida posterodorsalmente con un ángulo de unos 40° respecto al eje anteroposterior del hueso, como en la mayoría de los titanosaurios (e.g., *Angolatitan*, *Huabeisaurus*, *Argyrosaurus*, *Antarctosaurus*, *Rapetosaurus*, *Saltasaurus*, *Neuquensaurus*).

La superficie articular con el coracoides es rugosa, más robusta anteroventralmente y levemente más prominente anteriormente que el margen anterior de la región acromial, de la cuales separa mediante un corto escalón. La región glenoidea es de forma ovalada en vista anteroventral, más larga dorsoventralmente que ancha transversalmente, y con la cara lateral ligeramente cóncava y la mediana bien convexa. La superficie articular del glenoide es rugosa, cóncava dorsoventralmente y levemente dirigida medialmente; la misma se separa de la superficie articular del coracoide a través de escalón poco marcado, bien preservado en vista lateral en MCF-PVPH-233/09. El glenoide forma con la cara ventral de la escápula un proceso puntiagudo y prominente anteroventralmente, como en *Giraffatitan*, *Apatosaurus*, *Cetiosaurus*, *Phuwiangosaurus*, *Zby*, *Rapetosaurus*, *Diplodocus*, *Euhelopus* y *Haplocanthosaurus*. La cara ventral de la región acromial es cóncava dorsoventralmente en vista lateral y presenta un proceso medioventral bien desarrollado a la altura de la base de la lámina escapular; el mismo, bien preservado y prominente ventralmente sobre todo en MCF-PVPH-233/09 y MCF-PVPH-228/11 es de forma triangular y aspecto laminar, como en *Mamenchisaurus*, *Cetiosaurus*, *Supersaurus* y varios Titanosauriformes (e.g., *Angolatitan*, *Dreadnoughtus*, *Giraffatitan*,

Alamosaurus, *Patagotitan*, *Ruyangosaurus*, *Mendozasaurus*, *Wintonotitan*, *Phuwiangosaurus* y *Chubutisaurus*).

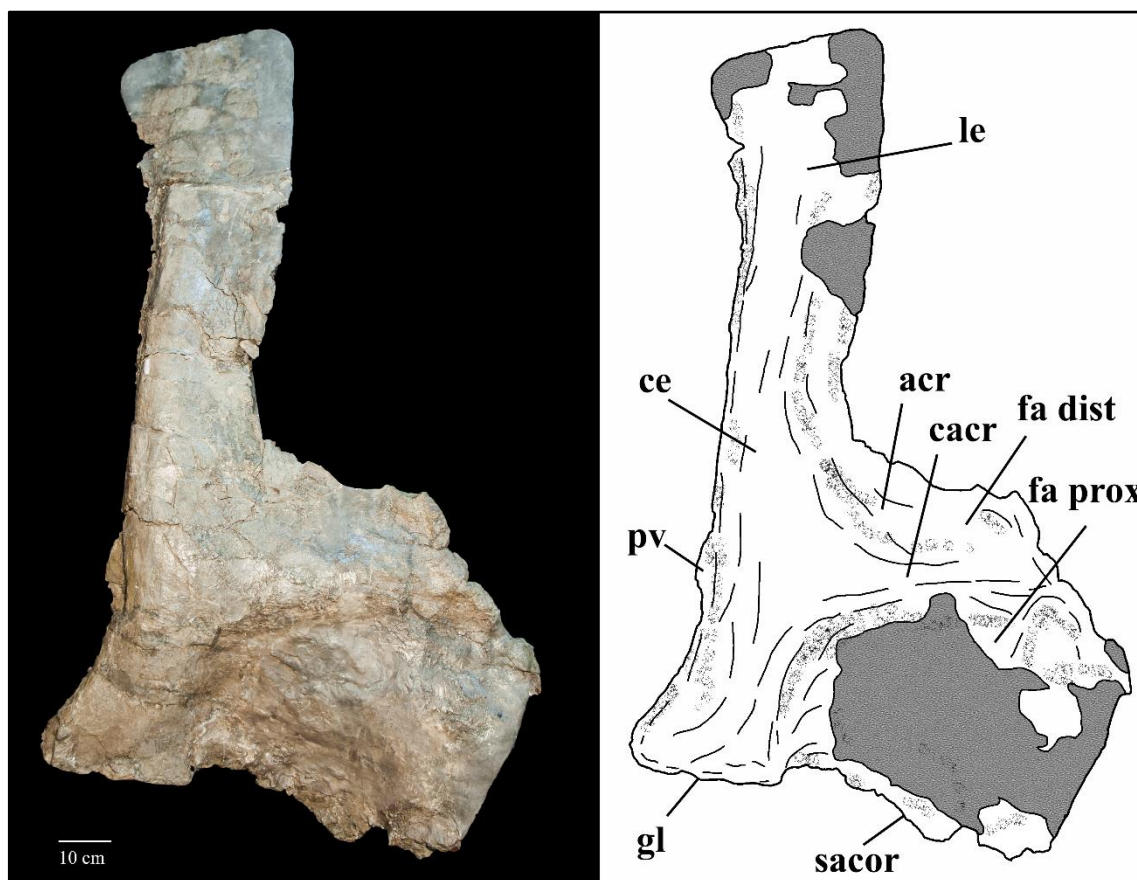


Figura V.34. Escapula derecha de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-228/11 en vista lateral, con su respectivo dibujo interpretativo. Abrev.: acr, acromion; cacr, cresta del acromion; ce, cresta escapular; fa dist, fosa acromial distal; fa prox, fosa acromial proximal; gl, glenoide; le, lámina escapular; pv, proceso ventral; sacor, superficie articular con el coracoides.

En vista dorsal la lámina escapular es comprimida transversalmente y ligeramente inclinada medialmente, y presenta la cara lateral convexa y la mediana más bien cóncava. A tal respecto, en sección transversal la lámina presenta una forma “D-shaped”, con la porción ventral más expandida transversalmente que la dorsal, como en *Jobaria*, la mayoría de los neosaurópodos y algunas formas de titanosaurios derivados (Carballido et al., 2011). En vista transversal (Fig. V.33-34) la cara dorsal y la ventral de la lámina son rectas y divergen posteriormente de forma homogénea, sin formar procesos particularmente prominentes, mientras que la posterior es convexa, de superficie rugosa y levemente expandida transversalmente. La forma de la lámina escapular de *Ligabuesaurus* recuerda aquella vista en *Apatosaurus*, *Rukwatitan*, *Euhelopus* y *Giraffatitan*, y difiere de las láminas escapulares fuertemente expandidas distalmente presentes en algunos camarasauromorfos basales y en los rebaquisáuridos (Mannion, 2009; Carballido et al., 2010, 2011). En proximidad del borde dorsal de la cara lateral de

la lámina es presente una corta cresta longitudinal y levemente rugosa (ce, Fig. V.33-34), la cual representa la superficie de inserción de los músculos *levator scapulae* (Borsuk-Bialynicka, 1977).

➤ **Coracoides, MCF-PVPH-261/05-06.** De este elemento se cuenta con dos ejemplares inéditos, uno izquierdo (MCF-PVPH-261/05; Fig. V.35) y uno derecho (MCF-PVPH-261/06), ambos preservados casi completos y procedentes de la excavación n°4 (ver Tablas). Con el fin de simplificar la descripción, el coracoides se orienta con el glenoide en posición posteroventral y la superficie de articulación con la escápula dirigida posteriormente.

En vista lateral (Fig. V.35A) el coracoides presenta una forma a media luna, ligeramente más expandido dorsoventralmente que anteroposteriormente, y con la mitad dorsal inclinada posteriormente, como en *Giraffatitan*, *Cedarosaurus*, *Euhelopus* y *Uberabatitan*. Esta condición difiere de los coracoides de forma redondeada u ovalada presente en varios saurópodos basales (Upchurch y Martin, 2003), así como de aquellos más rectangular presentes entre la mayoría de los titanosaurios más derivados (e.g., *Opisthocoelicaudia*, *Saltasaurus*). La porción anterodorsal del hueso presenta un aspecto laminar, comprimido transversalmente y de bordes delgados, mientras que la porción posteroventral es más robusta y presenta superficies rugosas a la altura de la articulación escápulo-coracoides y del glenoide (Fig. V.35), como en la mayoría de los saurópodos (Upchurch et al., 2004; Wilhite, 2005). En *Ligabuesaurus* el coracoides es más corto dorsoventralmente que la región anterior de la escápula, de manera tal que cuando los elementos están articulados, la cara dorsal del coracoides y de la escápula están separados por una concavidad a forma de "V", condición compartida con la mayoría de los saurópodos (Upchurch et al., 2004). Sin embargo, en la mayoría de las formas de titanosaurios (e.g., *Jiangshanosaurus* Tang et al., 2001, *Neuquensaurus* Lydeker, 1893, *Opisthocoelicaudia* Borsuk-Bialynicka, 1977, *Alamosaurus* Gilmore, 1922, *Patagotitan*) es presente la condición plesiomórfica, por la cual el coracoides es alargado, sobre todo dorsalmente, y se encuentra al mismo nivel o sobrepasa el margen dorsal de la escápula.

En vista lateral, el coracoides de *Ligabuesaurus* presenta la cara anterior convexa e inclinada posterodorsalmente, mientras que la posterior es de aspecto sinusoidal, cóncava dorsalmente y prominente ventralmente. Esta condición difiere de la forma

propia de los saurópodos no-Somphospondyli donde el margen anterior del coracoides presenta un perfil circular en vista transversal (Wilson, 2002).

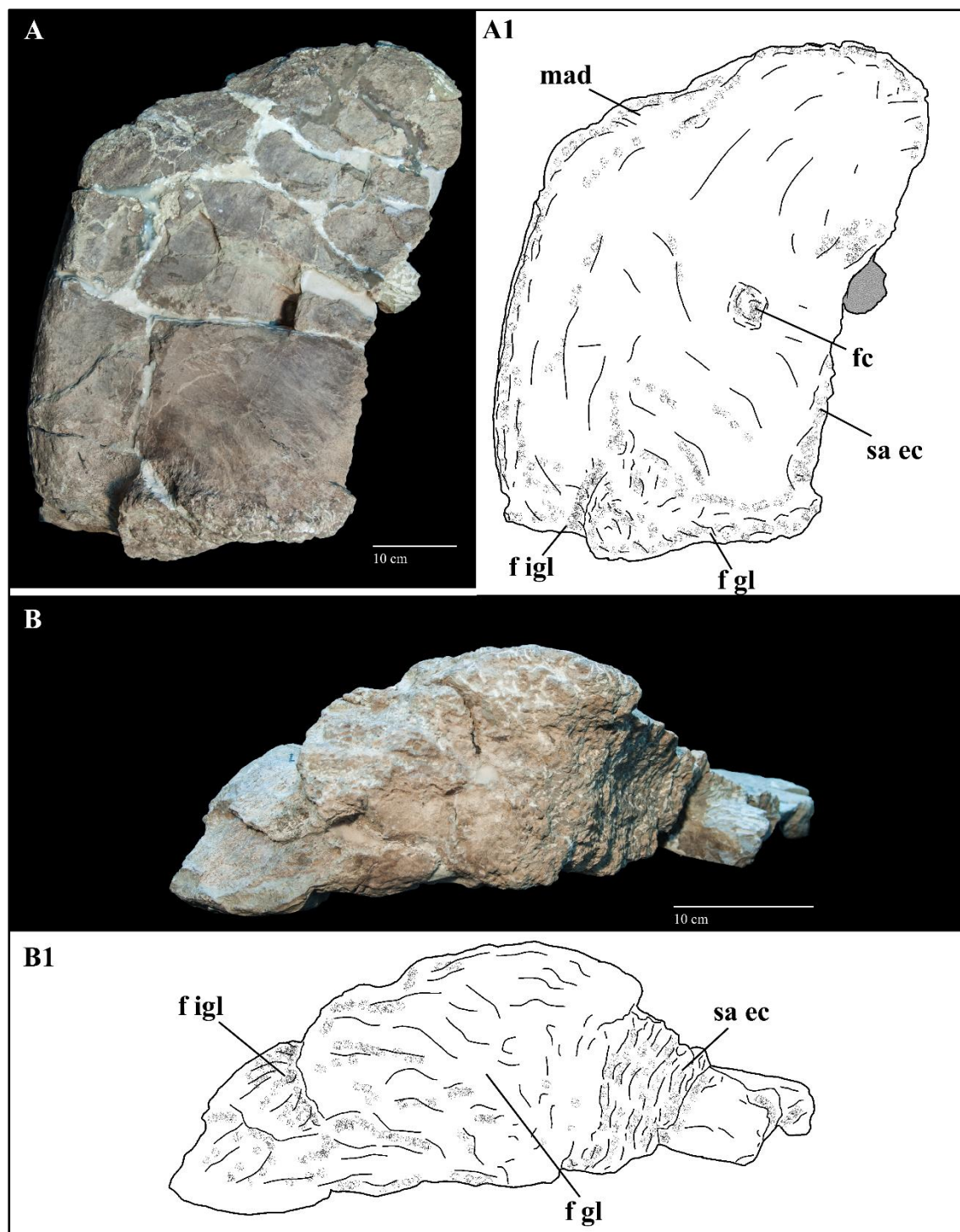


Figura V.35. Coracoides izquierdo de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-261/05 en vista lateral (A) y posterior (B), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1, B1). Abrev.: fc, foramen del coracoides; f gl, fosa del glenoide; f igl, fosa infraglenoidea; mad, margen anterodorsal; sa ec, superficie articular escapulo-coracoides.

La cara anterior y la cara posterior forman con la cara ventral ángulos aproximadamente rectos, confiriendo a la mitad ventral del hueso un aspecto

cuadrangular, de forma parecida a *Tapuiasaurus*; sin embargo, en el taxón del Cretácico Inferior de Brasil solamente entre la cara anterior y la ventral se forma un ángulo recto. La porción dorsal de la cara anterior es cóncava medialmente y ligeramente convexa lateralmente, mientras que el margen ventral es más robusto, con una superficie rugosa y mayormente expandida transversalmente, sobre todo medialmente, la cual representa la superficie de articulación del coracoides con la placa esternal izquierda (Wilhite, 2003, 2005).

Por otro lado, a lo largo de la cara posterior, la superficie de articulación escápulocoracoides y el glenoide son ambas superficies rugosas, levemente expandidas transversalmente respecto al cuerpo del coracoides e inclinadas medialmente. La articulación escápulocoracoides tiene un perfil recto en vista posterior, es delgada dorsalmente y más expandida transversalmente y robusta ventralmente, donde la superficie es ligeramente cóncava.

La región del glenoide es de forma cuadrangular en vista ventral, levemente cóncava transversalmente, y mayormente expandida lateralmente a través de una cresta prominente y de bordes redondeados. El glenoide se dirige medialmente y presenta una superficie lisa y marcada por pequeños pocitos en su porción lateral, mientras que medialmente la superficie es más rugosa. En vista posterior (Fig. V.35B) el glenoide está dividido de la superficie escápulocoracoides a través de unos procesos de bordes redondeados y prominentes transversalmente. Por otro lado, el glenoide está separado del margen anteroventral por un marcado surco infraglenoideo, cóncavo anteroposteriormente y superficialmente liso, limitado anteriormente por un labio infraglenoidal, ventralmente dirigido y de forma redondeada en vista transversal (Fig. V.35A), como en *Haplocanthosaurus*, *Cetiosaurus* y *Huanghetitan*. Esta condición difiere de *Uberabatitan*, *Jiangshanosaurus* y *Paluxysaurus*, donde el labio infraglenoidal es dirigido anteriormente, y de *Tehuelchesaurus* y *Opisthocoelicaudia* donde es inclinado posteriormente.

Se observa un amplio foramen cerca de la cara posterior del coracoides, ubicado aproximadamente a la altura de la mitad del hueso. En vista lateral, el foramen es de forma ovalada, alargado anteroposteriormente y levemente dirigido anteriormente (Fig. V.35A). El mismo aparece completamente cerrado posteriormente en el coracoides derecho (MCF-PVPH-261/06), mientras que en el izquierdo la porción posterior es solo parcialmente osificada, sin embargo, este sector del coracoides fue parcialmente reconstruido con resina, por lo que no es posible corroborar el nivel de osificación del

foramen. A tal respecto, en los saurópodos, el grado de osificación de margen posterior del foramen es un carácter asociado a la ontogenia, en cuanto el foramen se encuentra completamente cerrado en los individuos adultos, mientras que en las formas juveniles el margen posterior resulta abierto o solo parcialmente cerrado (Upchurch et al., 2004). Por lo tanto, en *Ligabuesaurus*, la presencia de un foramen cerrado posteriormente indicaría un avanzado estadio ontogenético del ejemplar holotipo. Por último, en la mitad mediodorsal del coracoides izquierdo (MCF-PVPH-261/05) se encuentra fusionada una lamina ósea de superficie lisa y levemente convexa medialmente que se interpretó como un fragmento de una placa esternal (Bonaparte et al., 2006), sin embargo, a causa del estado de preservación, no es posible encontrar elementos que soporten esta atribución.

➤ **Húmeros, MCF-PVPH-233/10-12.** De este elemento se preservaron un humero izquierdo casi completo (MCF-PVPH-233/10; Fig. V.36-37) y las extremidades de un derecho (MCF-PVPH-233/11-12), todos procedentes de la excavación nº4 y publicados por Bonaparte et al. (2006). El húmero de *Ligabuesaurus* es un hueso recto y delgado (RI=0.24; ver Tablas), con ambas extremidades expandidas transversalmente en vista anterior (Fig. V.36), de las cuales la proximal levemente más prominente medialmente que la distal, como en *Giraffatitan*, *Cedarosaurus*, *Rukwatitan*, *Muyelensaurus*. El valor del índice de robustez calculado para el húmero izquierdo de *Ligabuesaurus* (RI=0.24) es propio de húmeros considerados gráciles y es comparable con aquellos obtenidos por *Cedarosaurus* (RI=0.21), *Giraffatitan* (RI=0.22), *Paluxysaurus* (RI=0.23), *Phuwiangosaurus* (RI=0.25) y *Chubutisaurus* (RI=0.25). Húmeros gráciles (RI<0.27) son frecuentes entre los Titanosauriformes no-titanosaurios y los rebaquisáuridos, mientras que húmeros robustos (RI>0.33) están presentes en varias formas de eusaurópodos y de diplodocoideos (Carballido, 2011). Por otro lado, la relación entre el largo del húmero y el largo del fémur (Lh/Lf=148/180=0.83) se aproxima al valor obtenido en otros titanosauriformes no-titanosaurios, como *Chubutisaurus* (Lh/Lf=0.85), *Paluxysaurus* (Lh/Lf=0.86), y formas basales de Titanosauria, como *Epachthosaurus* (Lh/Lf=0.85). De hecho, valores de la relación largo húmero/largo fémur mayores o iguales a 0.9 son más frecuentes entre los representantes de la familia Brachiosauridae o los Titanosauriformes más basales, como *Cedarosaurus* Tidwell, et al., 1999 y *Atlasaurus* Monbaron et al., 1999, mientras que valores menores o iguales a 0.8 son presentes entre los camarasauromorfos y los titanosaurios más derivados (e.g., *Patagotitan*, Lh/Lf=0.70, *Futalognkosaurus*, Lh/Lf=0.80, *Neuquensaurus*, Lh/Lf≈0.73).

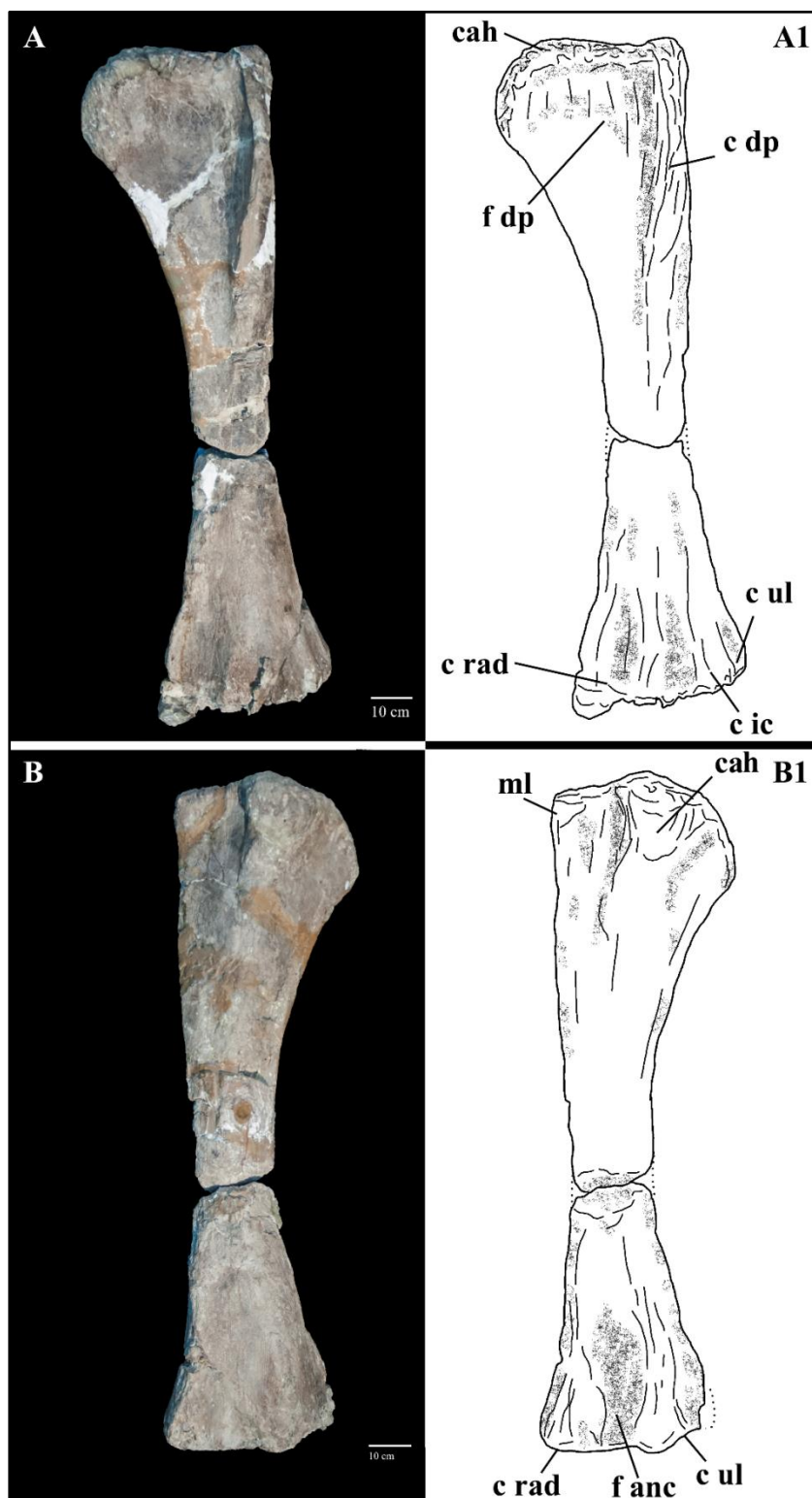


Figura V.36. Húmero izquierdo de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/10 en vista anterior (A) y posterior (B), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1, B1). Abrev.: cah, cabeza articular del húmero; c dp, cresta deltopectoral; c ic, crestas inttacondilares; c rad, cóndilo radial; c ul, cóndilo ulnar; f anc, fosa anconeal (o del olecranon); f dp, fosa deltopectoral; ml, margen laterodorsal.

El ancho transversal de la epífisis proximal representa el 30% del largo total del hueso, carácter compartido con los braquiosáuridos, donde tal baja proporción (menor al 35%) representa una sinapomorfía de la familia (Wilson y Sereno, 1998; Upchurch et al., 2004). En vista anterior (Fig. V.36), el húmero presenta la cara mediana cóncava proximodistalmente y la lateral más bien recta, de forma parecida a *Angolatitan*, *Andesaurus*, *Brachiosaurus*, *Giraffatitan* y *Muyelensaurus*. Esta morfología se diferencia de la mayoría de los diplodócidos y de varios Titanosauriformes, sobre todo asiáticos (e.g., *Bellusaurus*, *Borealosaurus*, *Huabeisaurus* HBV-20002, *Mamenchisaurus*, *Phuwiangosaurus*, *Qingxiusaurus*), en los cuales el perfil del húmero es de forma de “reloj de arena”, es decir con las extremidades proximal y distal con márgenes fuertemente prominentes transversalmente en vista anterior (Wilhite, 2005).

La epífisis proximal está expandida medialmente por la presencia de un margen proximomediano prominente y de perfil redondeado en vista anterior, de forma parecida a *Chubutisaurus*, *Diamantinasaurus*, *Rapetosaurus*, *Lusotitan* y *Paluxysaurus*. Por otro lado, el margen proximolateral es recto en vista anterior y forma con la cara lateral un ángulo de aproximadamente 90°, un carácter considerado sinapomórfico de Titanosauriformes (Upchurch et al., 2004). Ambos márgenes presentan superficies levemente rugosas, las cuales representan la sede de inserción del *musculus*

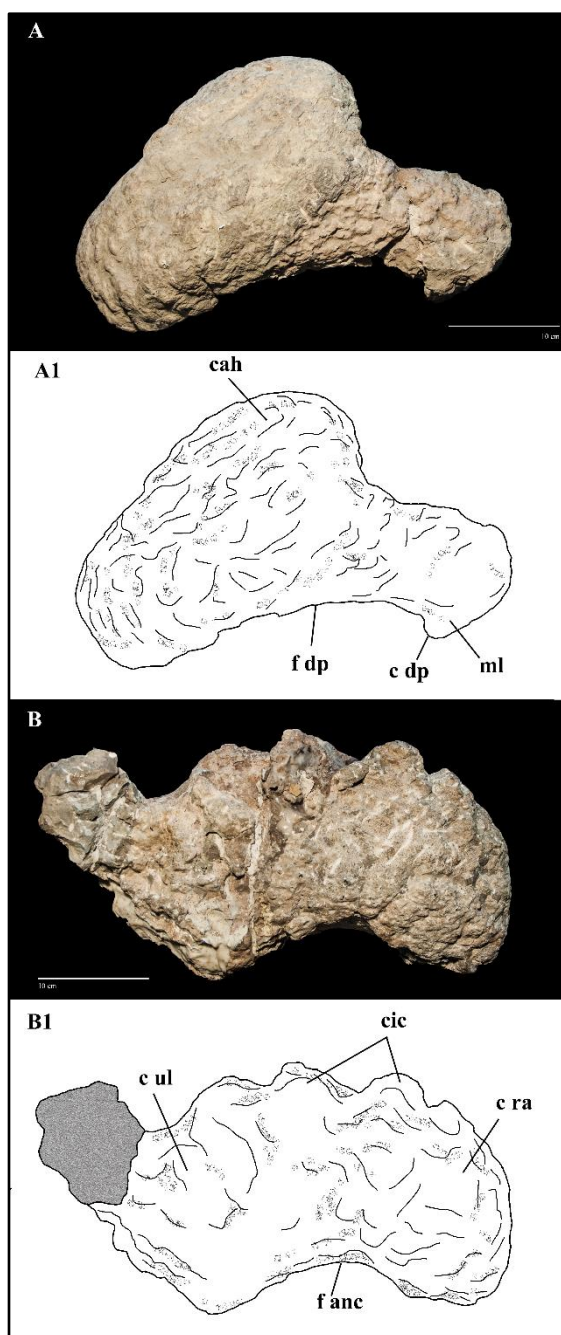


Figura V.37. Húmero izquierdo de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/10 en vista proximal (A) y distal (B), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1, B1). Abrev.: cah, cabeza articular del húmero; c dp, cresta deltopectoral; c ic, crestas intracondilares; c rad, cóndilo radial; c ul, cóndilo ulnar; f anc, fosa anconeal (o del olecranon); f dp, fosa deltopectoral; ml, margen laterodorsal.

supracoracoideus y *pectoralis*, bien evidentes sobre todo en el borde dorsomediano y dorsolateral de MCF-PVPH-233/11, respectivamente (Borsuk-Bialynicka, 1977; Giménez, 1992; Upchurch, 1998). En vista dorsal (Fig. V.37A) la epífisis proximal es de forma triangular, con el margen mediano recto, y el anterior y el posterior cóncavos. Esta morfología es parecida a la de *Bellusaurus*, *Giraffatitan*, *Angolatitan*, *Rapetosaurus*, *Bonatitan*, *Rukwatitan* y *Qingxiusaurus*, y difiere de epífisis proximales más comprimidas anteroposteriormente presentes en *Zby*, *Tazoudasaurus*, *Tehuelchesaurus*, *Paluxysaurus* y la mayoría de los diplodocoideos. La cabeza articular del húmero se ubica en la mitad posteromediana de la epífisis proximal, es bien prominente posteriormente y solo levemente convexa dorsalmente. En vista dorsal es de forma redondeada y se dirige ligeramente posterolateralmente, como en *Giraffatitan*, *Angolatitan*, *Chubutisaurus*, *Paluxysaurus* y *Lusotitan*). En vista posterior (Fig. V.36B) la cabeza es de forma redondeada, de superficie rugosa, y distalmente alargada a formar un cuello prominente posteriormente y ligeramente inclinado medialmente, visible a lo largo de toda la porción de la epífisis preservada. A los costados del cuello las superficies del hueso son cóncavas transversalmente y levemente rugosas, representando las zonas de inserción de los músculos tríceps de la cabeza articular (Borsuk-Bialynicka, 1977). En vista anterior, la superficie articular proximal es mayormente recta y solo levemente convexa medialmente por el desarrollo de la cabeza articular (Fig. V.36A). La cara anterior de la epífisis presenta una fosa deltopectoral de forma triangular, más ancha proximalmente y alargada proximodistalmente; la misma representa el lugar de inserción del *musculus coracobrachialis brevis* (Borsuk-Bialynicka, 1977). La fosa es cóncava transversalmente, levemente más profunda proximomedialmente y más bien recta lateralmente, como en *Brachiosaurus*, *Angolatitan*, *Chubutisaurus* y *Paralititan*. Lateralmente, la fosa está delimitada por una cresta deltopectoral prominente anteromedialmente, sobre todo proximalmente, y alargada proximodistalmente hasta la mitad del hueso; la misma está inclinada en su porción distal, donde ocupa una posición más mediana, como en la mayoría de los Titanosauriformes (Wilson y Sereno, 1998). En vista lateral, la cresta deltopectoral presenta su porción más prominente a la altura del tercio proximal de la diáfisis, mientras que distalmente es menos prominente anteriormente y más expandida transversalmente, condición que *Ligabuesaurus* comparte con los Titanosauriformes más derivados que *Brachiosaurus*.

La diáfisis del húmero de *Ligabuesaurus* es de forma ovalada en sección transversal, levemente más ancha que larga, y con la cara anterior y la posterior

ligeramente convexas. La circunferencia mínima se encuentra a la altura del tercio distal del hueso. En vista anterior, la epífisis distal es ligeramente expandida transversalmente respecto a la diáfisis, con el borde mediano recto y el lateral de aspecto más redondeado y levemente más prominente, como en la mayoría de los saurópodos (Upchurch et al., 2004).

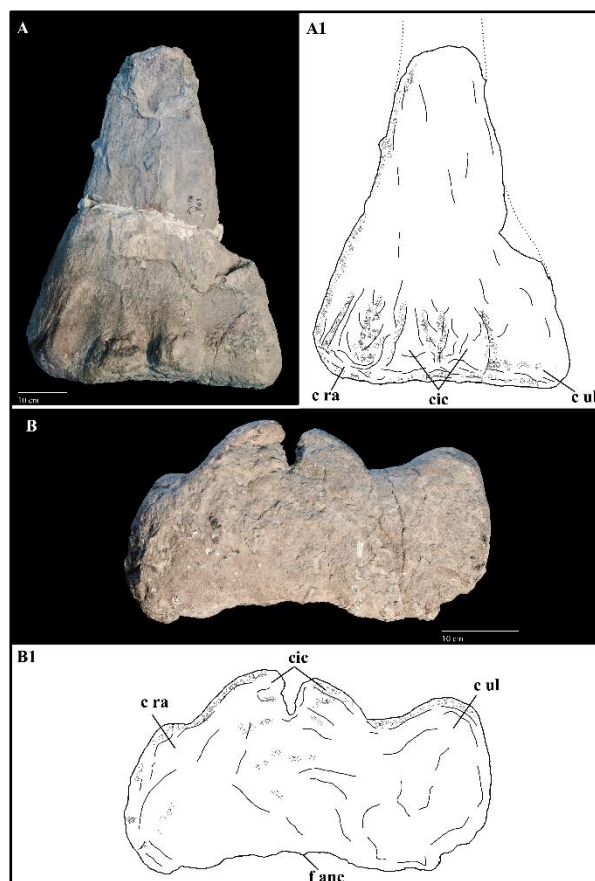


Figura V.38. Húmero derecho de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/12 en vista anterior (A) y distal (B), con sus respectivos dibujos interpretativos (AI, BI). Abrev.: c ic, crestas intracondilares; c rad, cóndilo radial; c ul, cóndilo ulnar; f anc, fosa anconeal (o del olecranon).

En vista anterior (Fig. V.36A y 38), la epífisis distal es expandida transversalmente respecto a la diáfisis, con el margen mediodistal recto y el lateral más redondeado; ventralmente, la superficie articular es levemente cóncava, a excepción de la convexidad lateral del cóndilo radial, como en *Brachiosaurus*, *Angolatitan*, *Huabeisaurus* HBV-20002, *Epachthosaurus*, *Qingxiusaurus* y *Paluxysaurus*. En vista ventral (Fig. V.37B y 38B), la superficie articular es rugosa, restringida a la cara distal y de forma rectangular, más ancha que larga. La cara anterior y la posterior presentan contornos irregulares por las prominencias de los cóndilos articulares, particularmente pronunciadas posteriormente, como en

Giraffatitan. Anteriormente el cóndilo radial está dividido en dos anchos y robustos procesos convergentes medialmente y dirigidos dorsolateralmente, de forma parecida a *Apatosaurus*, *Camarasaurus*, *Sonorasaurus* y *Giraffatitan*; sin embargo, a diferencia de estas formas de neosaurópodos, en *Ligabuesaurus* el cóndilo radial está separado del cóndilo ulnar por una superficie cóncava transversalmente en vista ventral. El cóndilo ulnar presenta un perfil redondeado y es más reducido transversalmente y menos prominente anteriormente que el radial. Por otro lado, posteriormente, el cóndilo radial es de forma redondeada y levemente dirigido lateralmente, mientras que el ulnar es triangular y prominente posteriormente; sin embargo, este último, no forma un proceso

triangular ventral como en *Sonorasaurus* y algunos titanosaurios más derivados (e.g., *Rapetosaurus* y *Neuquensaurus*). En vista anterior la superficie articular es indivisa y los cóndilos no son marcados, ni muy prominentes, condición que indica un desarrollo modesto de los músculos flexores de la mano (Christiansen, 1997). En vista posterior (Fig. V.36B), dorsalmente a los cóndilos se prolongan dos crestas longitudinales, una radial, recta, y una ulnar, inclinada lateralmente como en la mayoría de los saurópodos. Estas crestas convergen proximalmente y medialmente delimitando una ancha fosa del olecranon, condición considerada como una sinapomorfía de Somphospondyli (Upchurch et al., 2004), sin embargo, en *Ligabuesaurus* las crestas no son tan prominentes y la fosa del olecranon no resulta tan profunda como en la mayoría de los titanosaurios más derivados (Upchurch et al., 2004).

➤ **Radio, MCF-PVPH-261/07.** De este elemento se preservaron solamente la epífisis distal y parte de la diáfisis. La cara anterior y la lateral del radio están bien preservadas, mientras que la posterior y la mediana son incompletas, faltando buena parte de la superficie más externa del hueso (Fig. V.39).

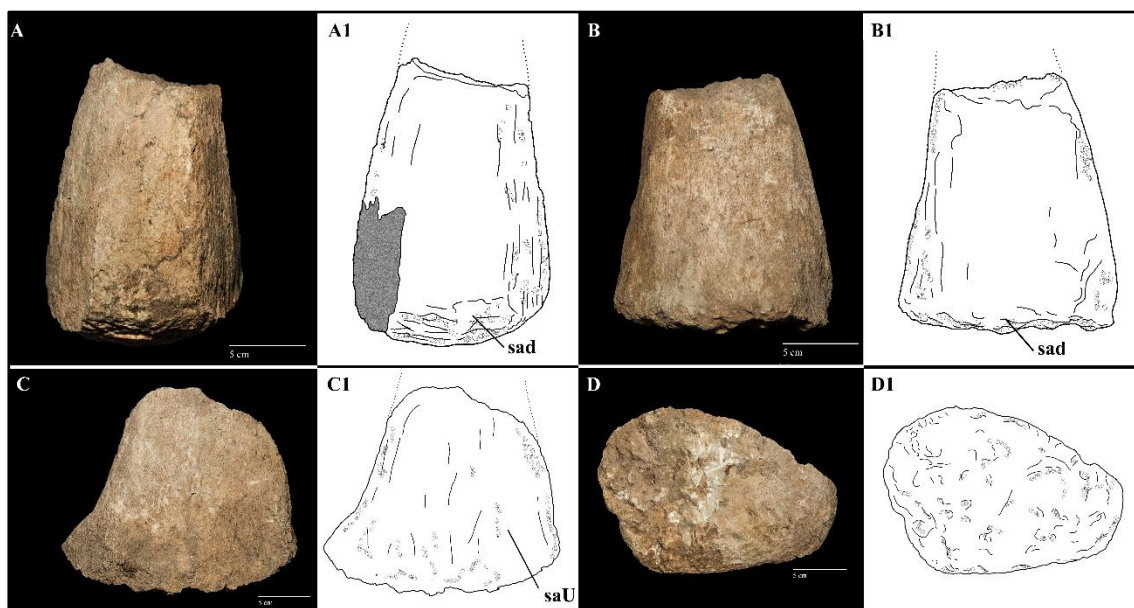


Figura V.39. Radio de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-261/07 en vista anterior (A), posterior (B), mediana (C) y distal (D), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1, B1, C1, D1). Abrev.: sad, superficie articular distal; sa U, superficie articular con la ulna.

La diáfisis es de forma triangular en sección transversal, con uno de los vértices dirigido posteriormente. La cara lateral y la mediana son ambas rectas, mientras que la mediana es levemente cóncava posterodistalmente y representa la superficie de articulación con la ulna. En vista transversal (Fig. V.39C) el margen anterodistal es más prominente y dirigido anterodorsalmente que el posterior.

La superficie articular distal es convexa medialmente en vista lateral, con los márgenes anterior y posterior ambos inclinados dorsalmente, mientras que en vista distal presenta forma trapezoidal, con la porción anterior más expandida transversalmente que la anterior (Fig. V.39D). La cara lateral es recta y forma un ángulo de aproximadamente 90° con el margen posterior, mientras que la cara mediana es ligeramente cóncava posteriormente y convexa anteriormente. La superficie articular es rugosa y compuesta por una serie de crestas y surcos irregularmente distribuidos, sin embargo, estas rugosidades resultan menos marcadas y más superficiales en la mitad posterior de la epífisis.

Metacarpianos. Desde la excavación nº4 se rescataron dos metacarpianos derechos completos y dos epífisis distales aisladas. Los elementos completos son huesos rectos y alargados, de epífisis expandidas y diáfisis delgadas, como en varias formas de *Macronaria* (McIntosh, 1990; Wilson y Sereno, 1998). Las superficies articulares proximales son de forma triangulares en vista dorsal y ligeramente convexas anteroposteriormente, como en la mayoría de los neosaurópodos (McIntosh, 1990; Upchurch, 1995; Bonnan & Wedel 2004), mientras que las distales son de forma rectangulares en vista ventral, con superficies rectas o superficialmente cóncavas y perpendiculares al eje principal del hueso en vista anterior, como en la mayoría de los Titanosauriformes (Wilson y Sereno, 1998). Para la identificación y la orientación de estos elementos se utilizaron como referencia algunos trabajos enfocados en la anatomía de las manos de los saurópodos, como Janensch (1961), Bonnan y Wedel (2004) y Apesteguía (2005).

➤ **Metacarpiano II, MCF-PVPH-233/13 y MCF-PVPH-233/15.** De este elemento se cuenta con dos ejemplares: un metacarpiano-II derecho casi completo, parcialmente fragmentado a la altura de la diáfisis y de la porción posterior y lateral de la epífisis proximal (Fig. V.40), y una epífisis distal de metacarpiano-II izquierdo, parcialmente fragmentada en la porción anteromediana (ver Tablas).

El metacarpiano-II de *Ligabuesaurus* es un hueso largo y delgado (RI=0.43), con epífisis ligeramente expandidas transversalmente y diáfisis levemente inclinada anteriormente en su porción distal. *Ligabuesaurus* comparte esta última condición con *Antarctosaurus* Huene, 1929 y defiere de la mayor parte de los saurópodos en los cuales es el metacarpiano I a ser acuato en vista lateral, probablemente por la presencia de una falange ungüal bien desarrollada. Siguiendo a Apesteguía (2005), es probable que algunas formas de titanosauriformes derivados (e.g., *Ligabuesaurus*, *Antarctosaurus*)

mantuvieran falanges ungueales bien desarrolladas por los menos en los primeros dos dedos de las manos, como en los diplodocoideos. MCF-PVPH-233/13 presenta un índice de robustez próximo a lo de varios Titanosauriformes (RI=0.4), como *Giraffatitan*, *Venenosaurus*, *Laplatasaurus* y *Angolatitan*. Por otro lado, el valor de la relación entre el largo total y el ancho transversal de la epífisis distal ($L_{tot}/W_{dist}=48,5/11=4.4$) es relativamente alto respecto a cuánto obtenido por la mayoría de los neosaurópodos (Bonnan y Wedel, 2004), pero comparable con los valores obtenidos por los braquiosáuridos *Sonorasaurus*, *Venenosaurus*, OMNH-01138 (Bonnan y Wedel, 2004) y

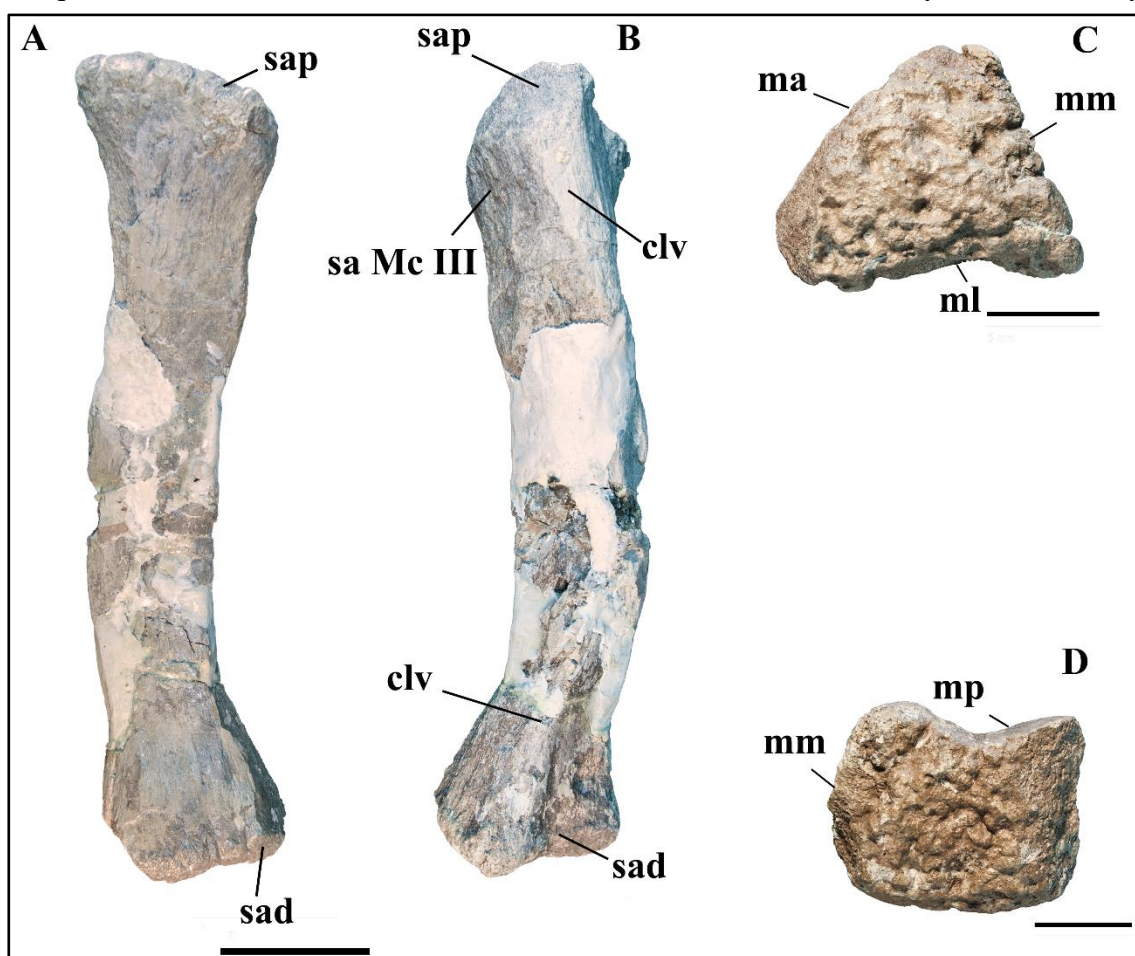


Figura V.40. Metacarpiano-II de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/13 en vista anterior (A), lateral (B), proximal (C) y distal (D). Abrev.: clv, crestas longitudinales ventrales; ma, margen anterior; ml, margen lateral; mm, margen mediano; mp, margen posterior; sa Mc III, superficie articular con el metacarpiano III; sad, superficie articular distal; sap, superficie articular proximal.

Brachiosaurus. La epífisis proximal presenta una forma triangular en vista dorsal (Fig. V.40C), como en la mayoría de los neosaurópodos (Bonnan & Wedel 2004; Apesteguía, 2005). El margen mediano es ligeramente convexo y representa la superficie de articulación con el metacarpiano-I, mientras que el lateral es más bien recto y se articula con la cara mediana del metacarpiano-III. La superficie articular proximal es rugosa, convexa lateralmente en vista anterior e inclinada ventralmente en su porción anterior.

La diáfisis es recta proximalmente e inclinada anteromedialmente en su porción distal, como en *Antarctosaurus*, *Angolatitan*, *Quetecsaurus*, y *Venenosaurus*. Dos crestas longitudinales se prolongan ventralmente de la porción posterolateral de la epífisis proximal hasta la altura del cóndilo lateral de la epífisis distal (Fig. V.40B). De esta manera, en sección transversal la diáfisis presenta una forma triangular proximalmente y más cuadrangular distalmente. La cara anterior de la diáfisis es recta y de superficie lisa, mientras que proximalmente la cara mediana y la lateral son rugosas y marcadas por amplias superficies ligeramente deprimidas, las cuales representan las superficies de inserción de los ligamentos intermetacarpianos. La circunferencia mínima de la diáfisis se ubica en su tercio distal.

En vista ventral (Fig. V.40D), la superficie articular distal es de forma cuadrangular, comprimida transversalmente y alargada anteroposteriormente. El margen anterior es convexo, mientras que el posterior es cóncavo por la presencia de una depresión mediana a dividir los dos cóndilos articulares; por otro lado, el margen mediano es convexo, mientras que el lateral es ligeramente cóncavo posteriormente por la presencia de la superficie de articulación con el metacarpiano-III, la cual se extiende parcialmente a lo largo del margen lateral de la epífisis distal. La superficie articular es rugosa y ligeramente cóncava medialmente en vista anterior por la presencia de una superficie intercondilar distal que divide dos cóndilos articulares distales poco prominentes ventralmente, como en la mayoría de los Titanosauriformes (Bonnán y Wedel, 2004; Apesteguía, 2005). Los cóndilos son bien visibles tanto en vista ventral como posteriormente, donde están divididos por una superficie intercondilar ventral que se extiende dorsalmente hasta la porción más distal de la diáfisis. El cóndilo mediano es de forma redondeada y dirigido ventralmente, mientras que el lateral es más alargado proximodistalmente y levemente dirigido posterolateralmente.

➤ **Metacarpiano III, MCF-PVPH-233/14.** Se describe un metacarpiano III derecho completo y en buen estado de preservación, a excepción de la mayor parte de la diáfisis, de la porción mediana de la epífisis proximal y la posterolateral de la distal (Fig. V.41). El hueso es largo y delgado (RI=0.43), como el metacarpiano-II, de diáfisis recta y epífisis expandidas, sobre todo transversalmente (ver Tablas). El valor del índice de robustez de MCF-PVPH-233/14 es comparable con aquellos calculados por *Venenosaurus* (RI=0.4), *Laplataosaurus* (RI=0.4), *Paluxysaurus* (RI=0.42), *Chubutisaurus* (RI=0.5) y *Antarctosaurus* (RI=0.5). En vista dorsal la superficie proximal es de forma triangular, como en la mayoría de los neosaurópodos (Bonnán y Wedel, 2004;

Apesteuguía, 2005), y de márgenes rectos o ligeramente convexos. La superficie articular es rugosa, con surcos y crestas levemente más marcadas en la extremidad anterior y posterior. En vista anterior la superficie articular es ligeramente convexa, sobre todo lateroposteriormente, como en el metacarpiano-II.

La diáfisis es recta en vista anterior (Fig. V.41A) y de forma elíptica en sección transversal, comprimida transversalmente y alargada anteroposteriormente. La cara anterior, mejor preservada que la posterior, es ligeramente convexa, mientras que la mediana y la lateral son rectas proximalmente, donde presentan superficies triangulares para la articulación con los metacarpianos-II y IV, respectivamente. La presencia de epífisis proximales de forma triangular y de superficies de articulación con los adyacentes metacarpianos a lo largo de los márgenes laterales de la diáfisis sugieren que la mano de *Ligabuesaurus* presenta una disposición vertical de los elementos metacarpianos de tipo “U-shaped”, como todos los neosaurópodos (Upchurch, 1998). Posteriormente, el tercio

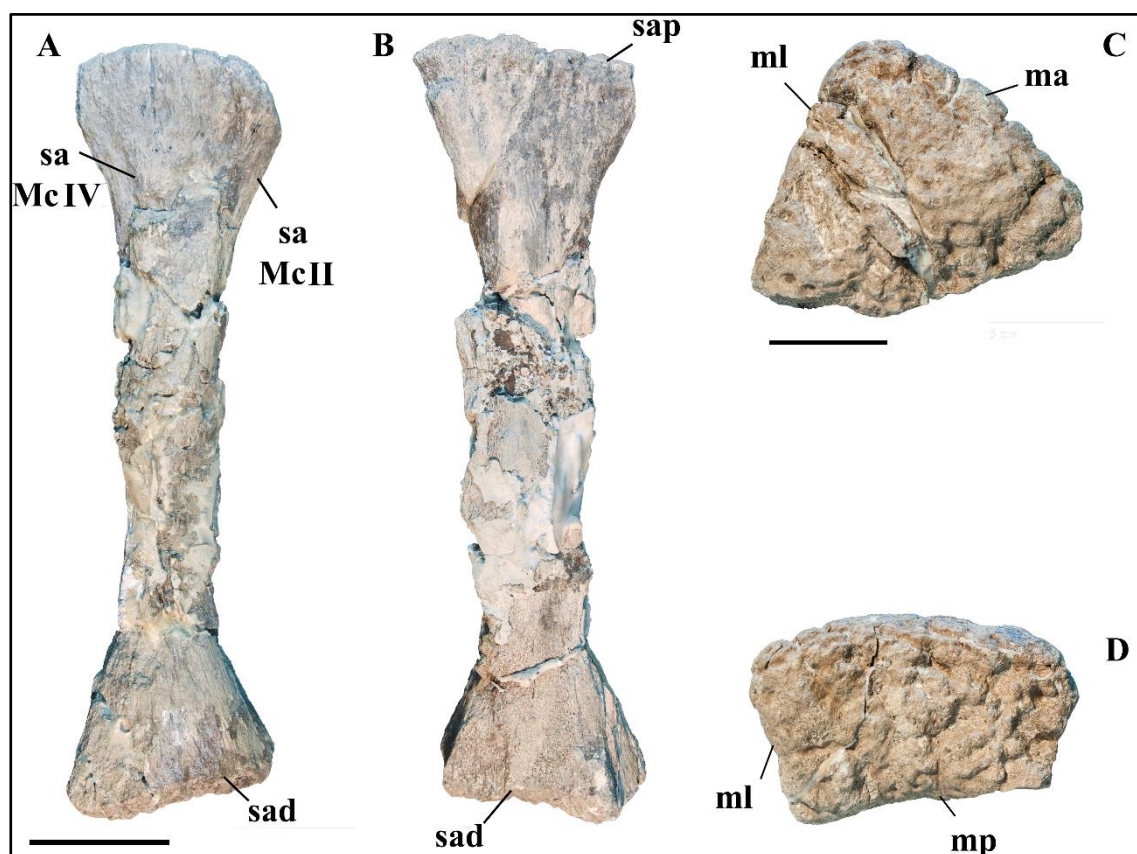


Figura V.41. Metacarpiano-III de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/15 en vista anterior (A), posterior (B), proximal (C) y distal (D). Abrev.: ma, margen anterior; ml, margen lateral; mp, margen posterior; sa Mc II, superficie articular con el metacarpiano II; sa Mc IV, superficie articular con el metacarpiano IV; sad, superficie articular distal; sap, superficie articular proximal.

proximal de la diáfisis es presente una robusta cresta longitudinal, distalmente incompleta, y levemente inclinada medialmente.

La epífisis distal, bien preservada sobre todo anteriormente, es de forma rectangular en vista ventral (Fig. V.41D), comprimida anteroposteriormente y alargada transversalmente. La superficie articular es rugosa, con el margen anterior ligeramente convexo y el posterior cóncavo, debido a una poco profunda superficie intercondilar. Los cóndilos articulares son más reducidos y menos prominentes que en el metacarpiano II, y están divididos por una superficie intercondilar menos marcada que en el precedente metapodial. El cóndilo mediano es más expandido transversalmente que el lateral, mientras que este último es ligeramente más prominente posterior y ventralmente que el mediano. En vista transversal la epífisis distal resulta ligeramente desplazada en sentido medioposterior con respecto a la proximal, como en el metacarpiano-II.

➤ **Metacarpiano IV, MCF-PVPH-233/16.** Entre los materiales procedentes de la excavación n°4 se preservó una epífisis distal aislada en buenas condiciones, a excepción de parte de la cara anterior y del borde posterolateral (Fig. V.42; (ver Tablas). Comparaciones con las series metacarpianas más completas y mejor preservadas de *Brachiosaurus*, *Giraffatitan*, *Angolatitan* y *Paluxysaurus*, han permitido identificar el presente elemento como una epífisis distal de metacarpiano-IV izquierdo.

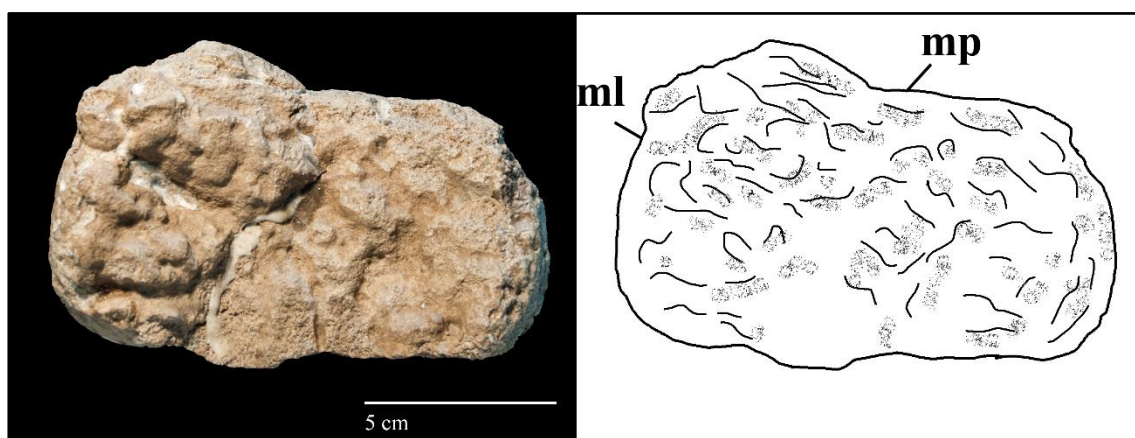


Figura V.42. Metacarpiano-IV de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/16 en vista distal, con su respectivo dibujo interpretativa. Abrev.: ml, margen lateral; mp, margen posterior.

En vista anterior la epífisis resulta ligeramente expandida transversalmente respecto a la porción de la diáfisis preservada, con el margen mediano recto e inclinado dorsalmente y el lateral paralelo al eje principal del hueso en su porción más distal. En vista ventral la superficie articular es rugosa y de forma rectangular, más ancha que larga, con la mitad lateral más prominente posterior y ventralmente que la mediana por el desarrollo del cóndilo articular (Fig. V.42). La cara mediana es convexa, mientras que la lateral es recta y presenta dorsalmente una superficie rugosa que representa la superficie de articulación con el metacarpiano-V. El cóndilo lateral es menos prominente

ventralmente que el mediano y con la superficie articular débilmente inclinada dorsalmente, por lo que es parcialmente visible en vista posterior; por otro lado, el cóndilo mediano es de forma redondeada y solo levemente prominente ventralmente. Los cóndilos son divididos anteroposteriormente por una superficie intercondilar distal levemente cóncava medialmente, como en los otros elementos de *Ligabuesaurus* y los metacarpianos-IV de *Brachiosaurus* y *Venenosaurus*; por otro lado, la superficie intercondilar no se prolonga posteriormente como en los otros metacarpianos de *Ligabuesaurus*, por lo que los cóndilos no se distinguen en vista posterior.

➤ **Ilión, MCF-PVPH-261/08.** Este elemento inédito está compuesto por un ilion izquierdo incompleto, sobre todo anterior y dorsalmente, y bien preservado a la altura del proceso preacetabular y de los pedúnculos púbico e isquiático (Fig. V.43; ver Tablas).

El hueso es alargado anteroposteriormente y de forma lenticular en vista lateral, con un pedúnculo púbico alargado ventralmente y levemente dirigido anterolateralmente, y un corto pedúnculo isquiático poco prominente ventralmente en vista transversal. La región preacetabular es alargada anteroposteriormente, levemente dirigida anterolateralmente y cóncava dorsoventralmente en vista anterior. El proceso preacetabular es más largo que el proceso postacetabular, como en la mayoría de los neosaurópodos (Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2011; Iijima y Kobayashi, 2014). La cara anterior del ilion es convexa en vista lateral y levemente cóncava dorsoventralmente y de bordes expandidos transversalmente en vista anterior, como en varios Titanosauriformes (e.g., *Astrophocaudia*, *Qiaowanlong*, *Phuwiangosaurus*, *Epachthosaurus*, *Giraffatitan*, *Paluxysaurus*). El ala del ilion es incompleta dorsalmente, por lo que no se puede reconstruir su altura dorsoventral; sin embargo, la porción preservada es de aspecto laminar, comprimida transversalmente, y dorsalmente más delgada e inclinada lateralmente en vista anterior, como en la mayoría de los neosaurópodos (Wilson y Sereno, 1998).

El pedúnculo púbico es alargado dorsoventralmente, expandido distalmente y levemente dirigido medioposteriormente, como en *Brachiosaurus*, *Giraffatitan*, *Camarasaurus*, *Phuwiangosaurus* y *Tastavinsaurus*. En vista anterior, el pedúnculo es creciente ventralmente, con la porción lateral más robusta y prominente ventralmente que la mediana. En sección transversal el pedúnculo es de forma ovalada, más ancha que larga y con la porción posterolateral más expandida que la mediana, como en la mayoría de los saurópodos (Wilson y Sereno, 1998; Upchurch et al., 2004). La cara anterior del

pedúnculo púbico es recta en vista lateral y convexa transversalmente, mientras que la posterior es cóncava dorsoventralmente en vista lateral y cóncava transversalmente.

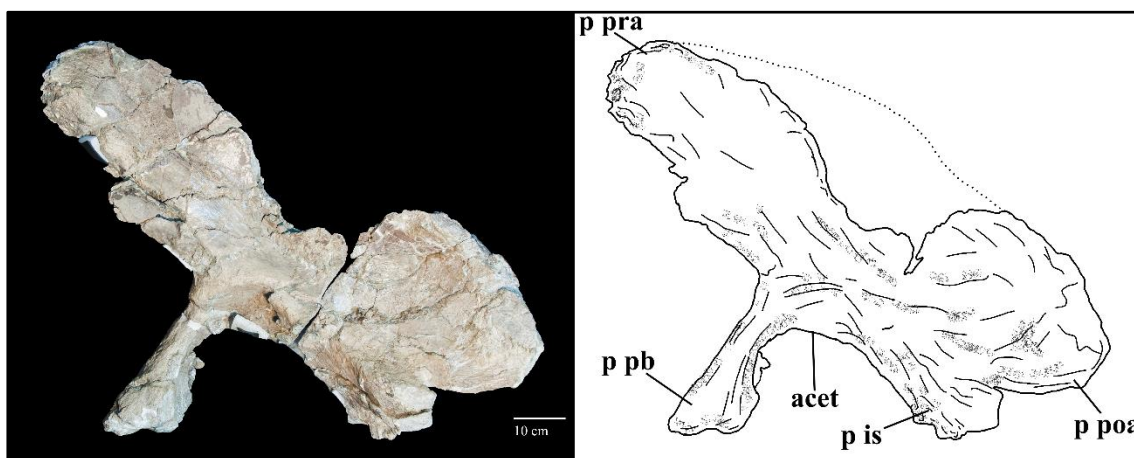


Figura V.43. Ilion de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-261/08 en vista lateral, con su respectivo dibujo interpretativo. Abrev.: acet, acetábulo; p is, pedúnculo isquiático; p poa, proceso postacetabular; p para, proceso preacetabular; p pb, pedúnculo púbico.

Posteriormente al pedúnculo púbico, la región acetabular es de forma ovalada, levemente dirigida anterodorsalmente y con el ápice ubicado cerca de la base posterior del pedúnculo púbico, como evidenciado en *Cetiosaurus*, *Camarasaurus*, y varios *Brachiosauridae* (Salgado et al., 1997). Por otro lado, el margen posterodorsal del área acetabular es recto, más ancho posteriormente y más dirigido posteroventralmente que el anterior.

El pedúnculo isquiático está representado por una prominencia ventral ubicada posteriormente al acetábulo, de forma ovalada, más ancha que larga, y dirigida posteroventralmente en vista lateral. En el pubis de *Ligabuesaurus* el proceso isquiático es notablemente más reducido que el pedúnculo púbico, como en todos los neosaurópodos (Upchurch et al., 2004).

El proceso postacetabular del ilion es casi completo y de forma “*lobe-shaped*” en vista lateral, con la cara dorsal convexa y la posterior redondeada y prominente posteriormente, como en *Brachiosaurus*, *Giraffatitan* y *Qiaowanlong*. En vista posterior la cara lateral es cóncava dorsoventralmente y levemente dirigida dorsolateralmente. El proceso isquiático está separado del borde posteroventral del ilion por una angosta concavidad dirigida anteriormente y comprimida dorsoventralmente, como en *Giraffatitan*, *Qiaowanlong*, *Huabeisaurus* y *Tastavinsaurus*.

Por lo que es posible constatar a la altura de las numerosas fracturas presentes a lo largo de todo el hueso, el ilión de *Ligabuesaurus* es compacto y no presenta evidencias de neumaticidad.

➤ **Pubis, MCF-PVPH-261/09-11.** De este elemento se cuenta con tre ejemplares inéditos: un pubis izquierdo incompleto (MCF-PVPH-261/09, Fog. V.43), todavía parcialmente incluido en el bochón original con su cara lateral y del cual se preservó buena parte de la porción proximal y parte de la hoja, y un pubis derecho compuesto por la porción proximal (MCF-PVPH-261/10) y la mitad distal de la hoja púbica (MCF-PVPH-261/11, Fig. V.45), ambas en buenas condiciones de preservación. Al fin de facilitar la descripción, el eje principal del pubis se orienta en sentido dorsoventral.

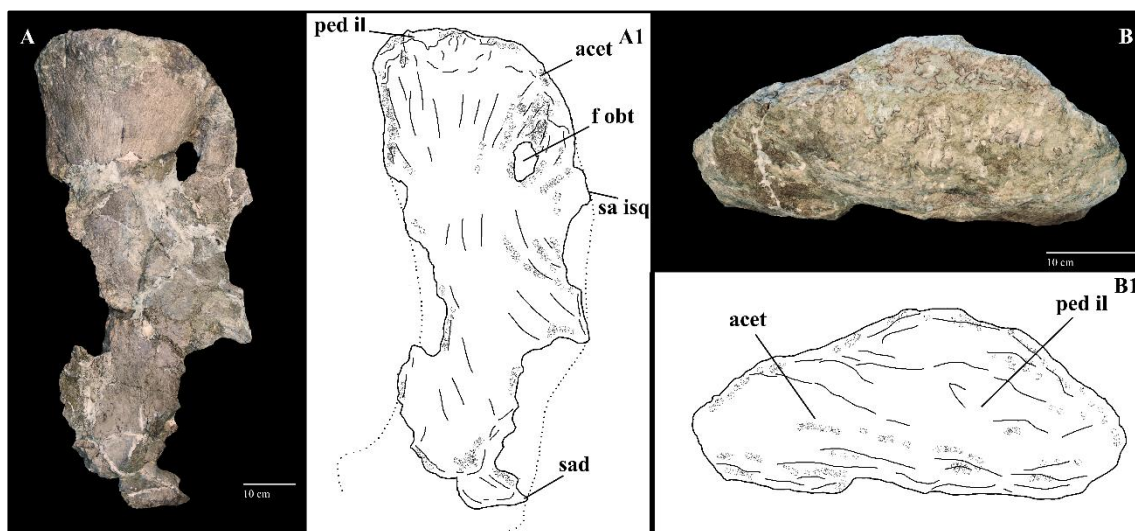


Figura V.44. Pubis de *Ligabuesaurus* MCF-261/09 en vista lateral (A) y proximal (B), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1, B1). Abrev.: acet, acetábulo; f obt, foramen obturator; ped il, pedúnculo iliaco; sa isq, superficie articular isquiática; sad, superficie articular distal.

El pubis de *Ligabuesaurus* es un hueso comprimido transversalmente y alargado anteroposteriormente. En vista dorsal (Fig. V.44B), la porción proximal es de forma ovalada, alargada anteroposteriormente, y con la cara mediana convexa y la lateral ligeramente cóncava. El pedúnculo iliaco es de forma ovalada, más largo que ancho, y más expandido transversalmente en su porción mediana, como en *Tastavinsaurus* Canudo et al., 2008. La morfología del pedúnculo iliaco recuerda la de otros saurópodos (e.g., *Apatosaurus*, *Camarasaurus*, *Euhelopus*, *Haplocanthosaurus*), y se diferencia de porciones proximales más delgadas y comprimidas transversalmente vistas en varias formas de Titanosauria, como *Andesaurus*, *Huabeisaurus* y *Sonidosaurus* (Mannion y Calvo, 2011). La superficie articular del pedúnculo iliaco es levemente rugosa y convexa en vista lateral (Fig. V.44A), sobre todo anteriormente, como en *Tastavinsaurus*, *Paluxysaurus*, *Tangvayosaurus* y *Phuwiangosaurus*; sin embargo, en este último taxón el borde anterior es notablemente más prominente que en *Ligabuesaurus*. El borde anterodorsal del pubis es prominente anteriormente en vista lateral y presenta una superficie marcada por delgadas crestas y surcos, la cual representa la superficie de

inserción del *musculus ambiens*; sin embargo, esta prominencia no forma un proceso ambiens bien desarrollado y prominente como sí presente en varias formas de Flagellicaudata (e.g., *Apatosaurus*, *Diplodocus* y *Dicraeosaurus*).

La porción acetabular se ubica posteriormente al pedúnculo iliaco, del cual se diferencia por una leve concavidad anteroposterior y por ser más comprimida transversalmente y más inclinada posteriormente, como en *Camarasaurus*, *Tangvayosaurus* y *Tastavinsaurus*. En vista dorsal (Fig. V.44B) la región acetabular está levemente inclinada medialmente, mientras que en vista lateral es más bien recta y fuertemente inclinada posteroventralmente (Fig. V.44A).

El foramen obturador está ubicado en la porción posterodorsal del pubis y es de forma ovalada, alargado dorsoventralmente y levemente inclinado posteroventralmente, como en *Cetiosaurus* y varios Titanosauriformes (e.g., *Tangvayosaurus*, *Tastavinsaurus*, *Andesaurus*, *Epachthosaurus*, *Huabeisaurus*). En ambos pubis de *Ligabuesaurus* el foramen está completamente cerrado posteriormente, sin embargo, entre el foramen y el borde posterodorsal del pubis, el hueso es más delgado y levemente cóncavo dorsoventralmente; esta condición, registrada también en *Huabeisaurus* y *Tangvayosaurus*, indicaría un estadio intermedio en el proceso de oclusión, en el cual los márgenes posterodorsalmente al foramen no se encuentran todavía completamente osificados. A tal propósito, forámenes posterodorsalmente abiertos se registran únicamente en saurópodos de estadios juveniles (Upchurch et al., 2004; Wilhite, 2005) por lo que la presencia de una marcada depresión posterodorsal en ambos pubis de *Ligabuesaurus*, indicaría un estadio ontogenético próximo a la adultez.

En vista posterior, el pedúnculo isquiático está representado por una superficie comprimida transversalmente y de perfil sigmoideo, levemente más inclinada medialmente en su porción proximal. En vista lateral la superficie isquiática es convexa y levemente prominente posteriormente, como en *Camarasaurus* y la mayoría de los macronarios, y no recta dorsoventralmente como en los Diplodocoideos (e.g., *Diplodocus* y *Apatosaurus*).

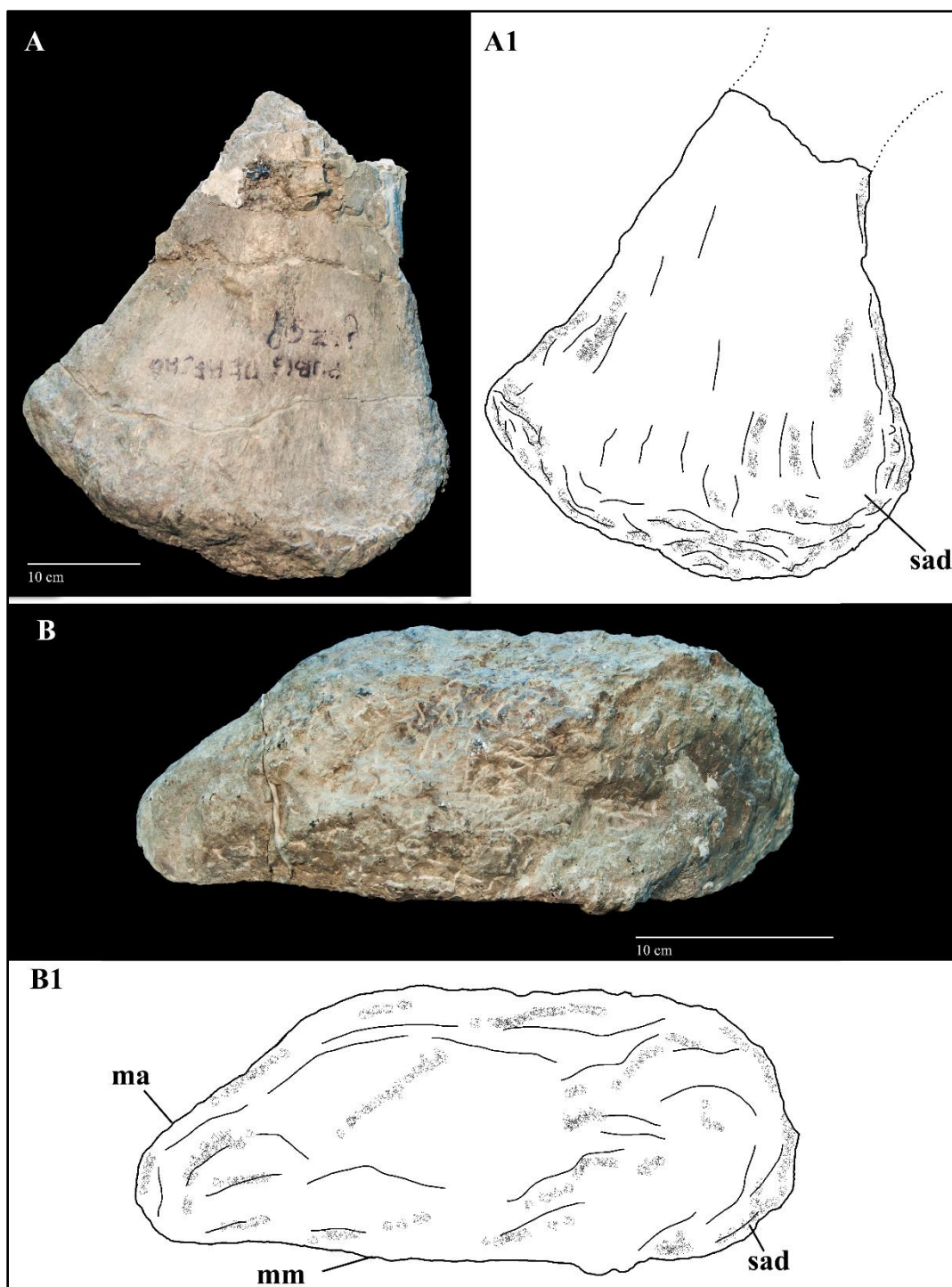


Figura V.45. Pubis de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-261/11 en vista mediana (A) y distal (B), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1, B1). Abrev.: ma, margen anterior; mm, margen mediano; sad, superficie articular distal.

La porción proximal de la hoja púbica presenta forma “teardrop-shaped” en sección transversal, con la porción anterior más robusta y de bordes redondeados, y la posterior comprimida transversalmente y más prominente, como en todos los saurópodos. Por otro lado, distalmente, la hoja es elíptica en sección transversal, alargada anteroposteriormente, y con la cara mediana convexa y la lateral más bien recta, como en *Haplocanthosaurus* y *Futalognkosaurus*. En vista anterior, la hoja es comprimida

transversalmente en su porción más proximal y expandida distalmente, sobre todo en la cara mediana, donde la superficie articular distal es bien prominente, como en *Andesaurus* y *Dongbeititan*. En vista lateral la porción distal de la hoja es expandida anteroposteriormente respecto a la porción proximal, con la cara anterior más prominente que la posterior (Fig. V.45A), carácter no muy común entre los saurópodos y que *Ligabuesaurus* comparte con *Comahuesaurus*, *Epachthosaurus*, *Tastavinsaurus* y *Dongbeititan*. La superficie distal es convexa ventralmente, como en la mayoría de los neosaurópodos. En vista ventral (Fig. V.45B) la superficie distal es de forma ovalada, con la cara mediana convexa, la lateral recta y el borde anterior más comprimido transversalmente que el posterior, como en *Tastavinsaurus*. La superficie articular distal es rugosa, levemente extendida sobre el margen mediodistal y mayormente sobre el borde anterodistal y el posterodistal. En la porción anteromediana de la extremidad distal, una superficie cóncava anteroposteriormente y alargada dorsoventralmente separa el borde anterior de la hoja de la protuberancia mediana de la superficie distal articular. En vista lateral el borde anterodistal es prominente, puntiagudo y dirigido anterodorsalmente, como en varios neosaurópodos (e.g., *Diplodocus*, *Apatosaurus*, *Camarasaurus*, *Tehuelchesaurus*, *Qiaowanlong* y *Comahuesaurus*); por otro lado, el margen posterodistal es redondeado y forma un ángulo obtuso con la superficie ventral, como en *Camarasaurus*, *Qiaowanlong*, *Dongbeititan* y *Tastavinsaurus*.

➤ **Fémures, MCF-PVPH-233/17 y MCF-PVPH-216/12.** De este elemento se conocen dos ejemplares: un fémur derecho (MCF-PVPH-233/17, Fig. V.46-47), publicado por Bonaparte et al. (2006), y un fémur izquierdo (MCF-PVPH-261/12, Fig. V.48), inédito. El primer elemento está casi completo, del cual falta principalmente la porción apical de la epífisis proximal. Sin embargo, el hueso presenta un mal estado de preservación general y numerosas evidencias de alteraciones diagenéticas de tipo plástico. De hecho, buena parte del hueso presentan fracturas, tanto longitudinales como transversales, mientras que amplios sectores, especialmente de la epífisis proximal y de la diáfisis, son desplazados transversalmente o aplastados anteroposteriormente, probablemente debido a la acción de fuertes presiones litostáticas. Debido a este aplastamiento generalizado, el fémur derecho aparece levemente más largo y más ancho que el izquierdo. Este último está casi completo y en buenas condiciones de preservación, a excepción de unas fracturas transversales y oblicuas a la altura de la cabeza articular, de la diáfisis y del cóndilo mediano.

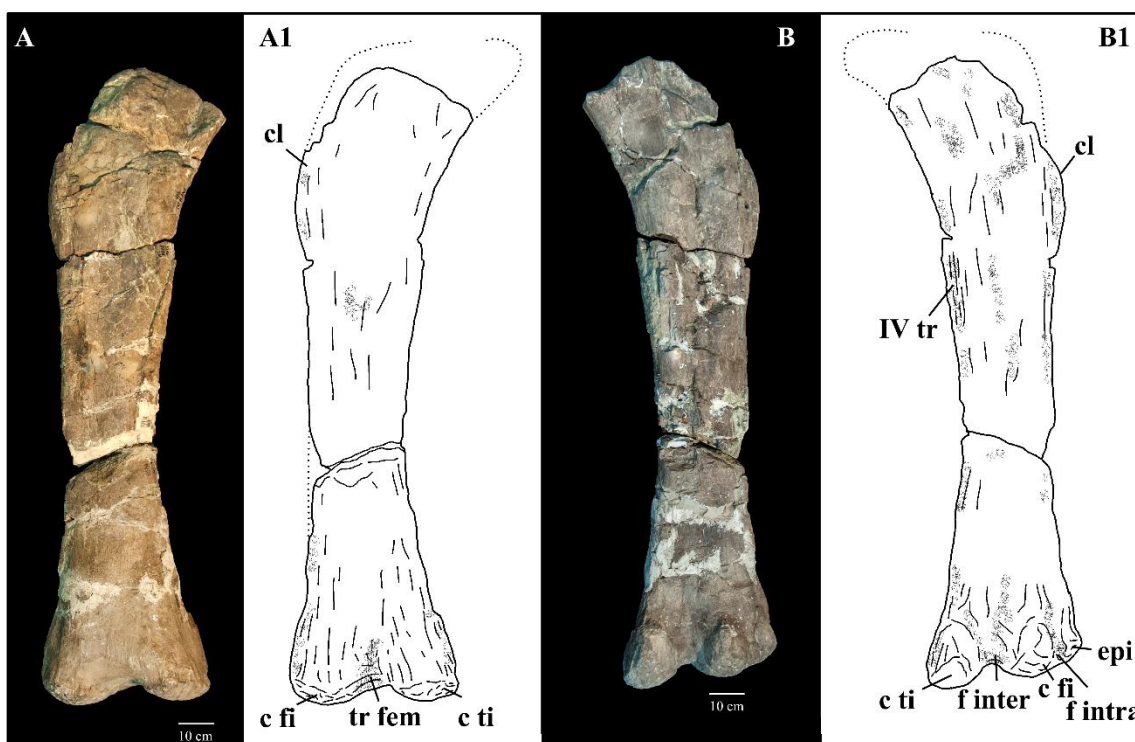


Figura V.46. Femur derecho de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/17 en vista anterior (A) y posterior (B), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1, B1). Abrev.: c fi, cóndilo fibular; c ti, cóndilo tibial; cl, comba lateral; epi, epicóndilo; f inter, fosa intercondilar; f intra, fosa intracondilar; tr fem, tróclea femoral; IV tr, cuarto trocánter.

En vista anterior (Fig. V.46A y 48A), el fémur de *Ligabuesaurus* es un hueso recto y delgado (GI=7.3; ver Tablas), con el tercio proximal levemente dirigido medialmente y la epífisis distal expandida respecto a la diáfisis, tanto transversalmente como anteroposteriormente. A pesar de la inclinación mediana del tercio proximal, el margen proximolateral es convexo, a formar una prominencia lateral bien desarrollada y alargada dorsoventralmente, carácter sinapomórfico que *Ligabuesaurus* comparte con Titanosauriformes (Salgado et al., 1997; Wilson y Sereno, 1998). El ancho de la diáfisis a la altura de la comba lateral es aproximadamente el 50% mayor que el ancho mínimo de la diáfisis, condición parecida a la de varios Titanosauriformes, como *Giraffatitan*, *Ruyangosaurus*, *Yunmenglong*, *Tangvayosaurus*, *Paluxysaurus*, *Chubutisaurus*, y *Bonatitan*. En el borde proximolateral, la superficie del gran trocánter es rugosa y expandida anteroposteriormente, sobre todo posterodorsalmente, y no está separada distalmente de la prominencia lateral por una cresta trocantérica, a diferencia de cuanto registrado en *Neuquensaurus*, *Lirainosaurus* y el ejemplar del Cretácico Superior de Texas TMM-46052-1 (Wick y Lehman, 2014). En vista anterior (Fig. V.48A), la cabeza articular presenta un perfil redondeado y se dirige medialmente con un leve inclinación dorsal, ubicándose por encima del gran trocánter, como en la mayoría de Titanosauriformes y de forma parecida a *Tastavinsaurus*, *Phuwiangosaurus*, *Giraffatitan*,

Brachiosaurus, *Aragosaurus* y *Bonatitan*. En vista posterior una superficie ancha y cóncava transversalmente separa la cabeza articular del gran trocánter, formando un ángulo de aproximadamente 120° con el margen lateral del fémur, como en *Paralititan*, *Bonatitan*, *Daxiatitan*, *Dongbeititan*, *Yunmenglong* y *Huabeisaurus*.

La diáfisis es recta en vista anterior, con la cara lateral recta y la mediana levemente cóncava dorsoventralmente, mientras que en vista lateral es levemente más expandida proximalmente por el desarrollo de la cresta del 4to trocánter. En sección transversal es de forma elíptica, fuertemente comprimida anteroposteriormente y expandida transversalmente. El diámetro mínimo de la diáfisis se encuentra en el tercio distal del hueso, como en la mayoría de los saurópodos. En la cara anterior de la diáfisis, una cresta longitudinal poco prominente se origina en proximidad del gran trocánter y se prolonga distalmente a lo largo del margen anteromediano hasta el tercio distal del hueso; esta cresta, definida *linea intermuscularis cranialis* (Fig. V.48A), representa la superficie de inserción de los músculos extensores del fémur (Otero y Vizcaino, 2008) y se encuentra bien desarrollada en algunos saurópodos (e.g., *Bellusaurus*) y varios titanosaurios (e.g., *Saltasaurus*, *Bonatitan*, *Neuquensaurus*, *Rocasaurus*). El 4to trocánter está representado por una superficie deprimida, alargada proximodistalmente y delimitada por unas crestas prominentes posteriormente en vista mediana; la misma está ubicada en el margen posteromediano de la diáfisis y en posición levemente más proximal que la mitad del hueso, como en la mayoría de los saurópodos (Upchurch et al., 2004). La presencia de trocánteres más prominentes y posicionados más posteriormente se registra en *Patagosaurus* Bonaparte, 1979 y en varias formas de saurópodos del Jurásico de Asia (Upchurch et al., 2004), mientras que Wilhite (2005) reporta que el IV trocánter se ubica más medial y distalmente en ejemplares juveniles, como evidencia en varios ejemplares de *Camarasaurus*.

En vista anterior, la epífisis distal es levemente expandida transversalmente respecto a la diáfisis, con el margen lateral levemente más prominente que el mediano y la cara ventral de aspecto sinusoidal por el desarrollo de los cóndilos. De estos, el cóndilo mediano es más angosto y prominente ventralmente que el lateral, del cual está separado por una amplia tróclea femoral, cóncava transversalmente y levemente dirigida dorsomedialmente. En vista lateral, los cóndilos son notablemente más prominentes posteriormente que anteriormente, presentan un perfil redondeado y están levemente inclinados posterodorsalmente. En

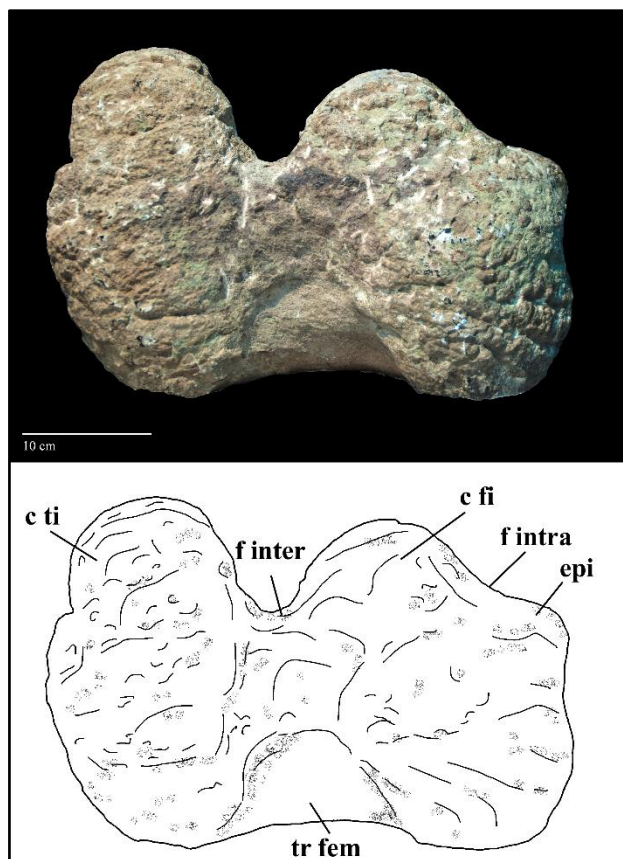


Figura V.47. Femur derecho de Ligabuesaurus MCF-PVPH-233/17 en vista distal, con su respectivo dibujo interpretativo. Abrev.: c fi, cóndilo fibular; c ti, cóndilo tibial; epi, epicóndilo; f inter, fosa intercondilar; f intra, fosa intracondilar; tr fem, tróclea femoral.

En vista posterior están separados por una ancha y profunda fosa intercondilar, condición que indica que la superficie de inserción de los músculos flexores intercondilares en la porción posterodistal del fémur es mayor que las anteriores, donde se insertan los músculos extensores. En vista posterior, el cóndilo mediano es de forma rectangular, alargado dorsoventralmente y levemente inclinado lateralmente, como en *Ferganasaurus*, *Tastavinsaurus*, *Paluxysaurus* y *Daxiatitan*; por otro lado, el cóndilo lateral es más ancho y de bordes redondeados, pero menos expandido dorsalmente que el mediano. A su vez, el cóndilo lateral está dividido por un angosto surco intracondilar en una porción externa (subcóndilo lateral o epicóndilo) y en una más ancha porción interna (subcóndilo posterior) de forma triangular.

En vista distal (Fig. V.47) la superficie articular es de forma de “8”, con la concavidad posterior más profunda que la anterior debido a la mayor prominencia de los cóndilos; estos son de forma ovalada y alargados anteroposteriormente, con el lateral levemente más ancho e inclinado posteromedialmente que el mediano. La superficie articular distal es rugosa y se extiende dorsalmente sobre todo a lo largo del borde

posterodistal de los cóndilos, mientras que es lisa a la altura de la tróclea anterior y de los surcos posteriores. La asimetría presente tanto en la morfología como en la inclinación de los cóndilos se relaciona a la peculiar distribución de la masa corpórea y al tipo de locomoción “wide-gauge” propia de los Titanosauriformes (Wilson y Carrano, 1999).

➤ **Tibias, MCF-PVPH-233/18 y MCF-PVPH-261/13.** De este elemento se cuenta con dos ejemplares: una tibia derecha casi completa (MCF-PVPH-233/18, Fig. V.49-50), publicada por Bonaparte et al. (2006), y una inédita epífisis proximal izquierda (MCF-PVPH-261/13), la cual se encontró en articulación con la fibula MCF-PVPH-261/14, ambas por encima del fémur MCF-PVPH-261/12.

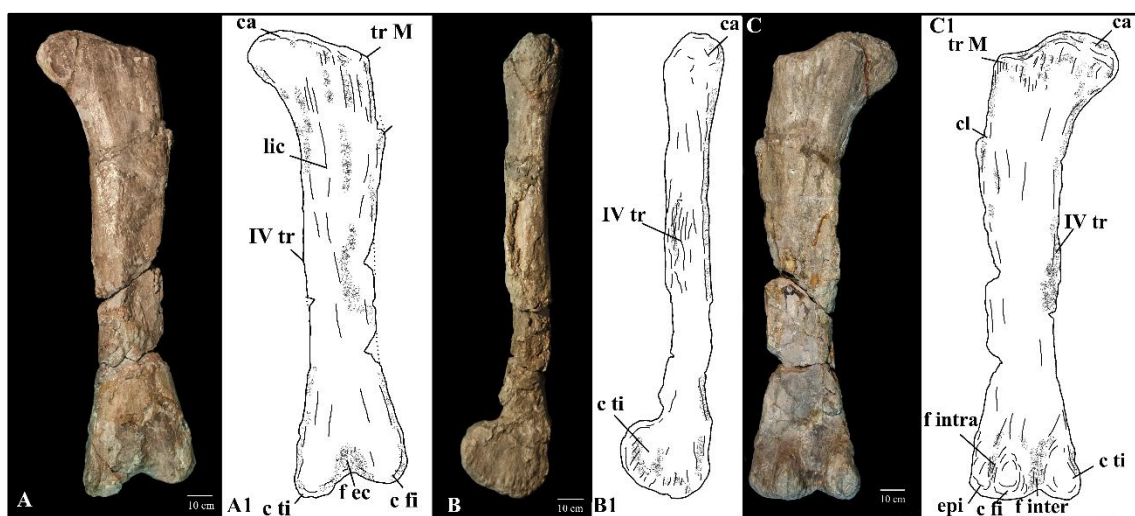


Figura V.48. Femur izquierdo de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-261/12 en anterior (A), mediana (B) y posterior (C), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1, B1, C1). Abrev.: c fi, cóndilo fibular; c ti, cóndilo tibial; cl, comba lateral; ca, cabeza articular; epi, epicóndilo; f inter, fosa intercondilar; f intra, fosa intracondilar; lic, línea intermuscularis cranialis; tr fem, tróclea femural; tr M, torcanter mayor; IV tr, cuarto trocánter.

La tibia de *Ligabuesaurus* es un hueso delgado (RI=0.21; ver Tablas) y recto en vista lateral (Fig. V.49B), con la epífisis proximal levemente más expandida anteroposteriormente respecto a la diáfisis y la distal más en sentido transversal. El valor del índice de robustez calculado por la tibia derecha de *Ligabuesaurus* (RI=0.21) se refiere a elementos gráciles, como en algunos Titanosauriformes (*Cedarosaurus*, RI=0.21), y defiere de valores propios de tibias más robustas como la de *Camarasaurus* (RI=0.29), algunos Somphospondyli (e.g., *Chubutisaurus*, RI=0.27; *Phuwiangosaurus*, RI=0.25), y titanosaurios derivados (e.g., *Opisthocoelicaudia*, RI=0.30). Además, la tibia de *Ligabuesaurus* es relativamente corta con respecto al fémur (Lti/Lfe=0.56), condición plesiomórfica compartida con formas basales de Macronaria, *Tastavinsaurus* y *Brachiosaurus*, y evidenciada por el valor de la relación coincidente con el valor mínimo calculado por la variación típica de los saurópodos (RI=0.56-0.68) (Gallina, 2011).

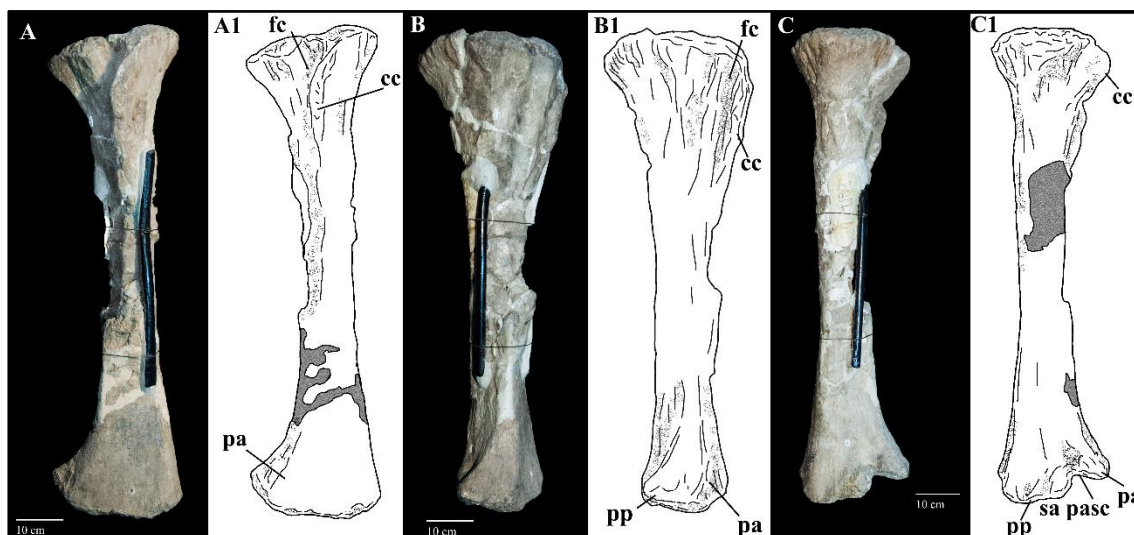


Figura V.49. Tibia derecha de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH.233/18 en vista anterior (A), lateral (B) y posterior (C), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1, B1, C1). Abrev.: cc, cresta cnemial; fc, fosa cnemial; pa, proceso anterior; pp, proceso posterior; sa pasc, superficie articular con el proceso ascendente del atragalo.

En vista dorsal (Fig. V.49-50A) la epífisis proximal es de forma circular, solo levemente comprimida transversalmente, como en la mayoría de los neosaurópodos no-rebaquisáuridos (Wilson y Sereno, 1998; Canudo et al., 2018); la misma presenta el margen anterior y el mediano convexos, mientras que el posterior y el lateral son más bien rectos. La superficie articular es rugosa y mayormente recta en vista lateral; sin embargo, la porción dorsomediana es levemente cóncava, evidenciando la superficie articular del cóndilo tibial del fémur. De la porción anterolateral de la epífisis proximal se genera un proceso prominente anterolateralmente y alargado distalmente a formar una cresta cnemial bien desarrollada, como en todos los eusaurópodos (Wilson y Sereno, 1998). En la tibia de *Ligabuesaurus* la cresta cnemial se prolonga distalmente hasta el tercio proximal de la diáfisis, donde resulta ligeramente más inclinada lateralmente en vista anterior. La superficie de la cresta es rugosa, por la inserción conjunta de los tendones de los músculos *femorotibialis*, *ambiens* e *iliotibialis* (Borsuk-Bialynicka, 1977), y no presenta crestas longitudinales a formar una estructura prominente distalmente, a diferencia de *Tastavinsaurus*, *Phuwiangosaurus* y *Janenschia*. En vista anterior (Fig. V.49A) la cresta cnemial es convexa y de perfil redondeado, de forma parecida a *Giraffatitan*, *Bonatitan*, *Chubutisaurus* y *Huabeisaurus*. Posteriormente a la cresta es presente una fosa cnemial longitudinal, más profunda proximalmente y levemente inclinada posteriormente con su porción distal, la cual representa la superficie de articulación con la cresta anterior de la fíbula, como en todos los neosaurópodos (Upchurch et al., 2004). En *Ligabuesaurus*, si se ubican en posición anatómica la tibia

con la fíbula derecha (MCF-PVPH-233/19), la cresta cnemial de la tibia y la cresta anterior de la fíbula se imbrican estrechamente de forma parecida a varios Titanosauriformes, como *Gobititan*, *Erketu*, *Tangvayosaurus*, *Magyarosaurus* (Nopcsa, 1915), *Euhelopus* y *Uberabatitan*. El borde proximolateral de la epífisis proximal de la tibia es prominente y de superficie rugosa, y representa el lugar de inserción del ligamento tibial para la articulación con la fíbula. En vista lateral, esta superficie es de forma triangular y está delimitada anterior y posteriormente por dos crestas longitudinales poco prominentes y convergentes ventralmente.

La diáfisis es recta y de forma triangular en sección transversal, con la cara mediana levemente convexa, y la anterior y la lateral levemente cóncava, sobre todo distalmente. En la porción laterodistal de la diáfisis, la superficie de articulación con la fíbula es lisa, levemente prominente lateralmente y de forma triangular en vista lateral. La circunferencia mínima de la diáfisis se ubica aproximadamente en la mitad del hueso.

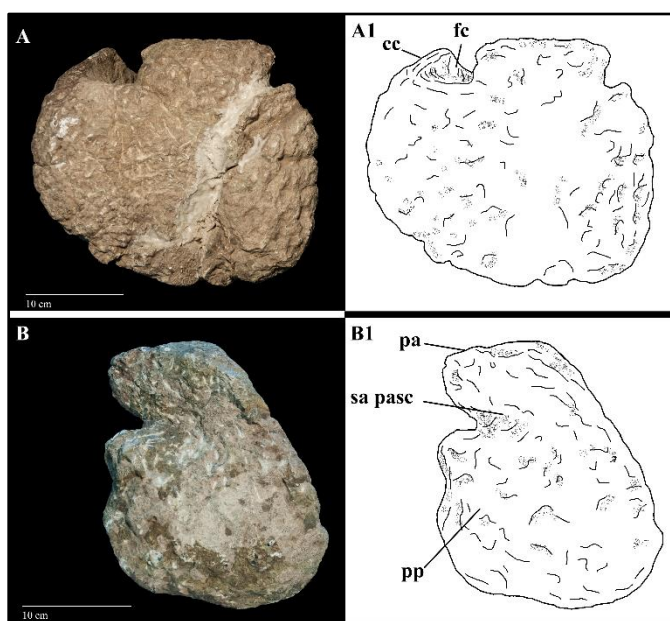


Figura V.50. Tibia derecha de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH.233/18 en vista proximal (A) y distal (B), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1, B1). Abrev.: cc, cresta cnemial; fc, fosa cnemial; pa, proceso anterior; pp, proceso posterior; sa pasc, superficie articular con el proceso ascendente del atragalo.

La epífisis distal es solo levemente expandida respecto a la diáfisis, pero menos que la epífisis proximal, tanto en vista transversal como en la anterior; la misma está torcida lateralmente con respecto a la epífisis proximal en vista ventral, como en la mayoría de los Titanosauriformes (Salgado et al., 1997). La superficie articular distal es rugosa, de forma rectangular, más ancha que larga, y dividida en una porción lateral (maléolo lateral) y en una mediana (maléolo mediano) por un surco *intermalleoli* bien visible sobre todo en vista posterior (Fig. V.49C y 50B). En vista ventral el maléolo lateral es de forma ovalada, ligeramente comprimido transversalmente y dirigido posteriormente, mientras que el mediano es de forma cuadrangular, con el margen mediano convexo y el posterior recto, y más amplio que el lateral, como en la mayoría de los eusaurópodos (Wilson y Sereno, 1998). El maléolo lateral constituye la superficie articular por el proceso

ascendiente del astrágalo y es de forma “*step-like*”, levemente inclinado medioventralmente y en posición más dorsal que el maléolo mediano en vista anterior, como en la mayoría de los eusaurópodos (Wilson y Sereno, 1998). En vista ventral, el surco *intermalleoli* está representado por una superficie cóncava, alargada anteroposteriormente, y más profunda y angosta a la altura del borde posterior de la epífisis distal (Fig. V.50B). Medialmente al surco *intermalleoli* son presentes dos depresiones ligamentosas menos marcadas, de las cuales la lateral es angosta y bien prominente ventralmente, mientras que la mediana es amplia y limitada a la porción posterior de la superficie distal.

➤ **Fíbula, MCF-PVPH-233/19 y MCF-PVPH-261/14.** De este elemento se cuenta con dos ejemplares: una fíbula derecha casi completa (MCF-PVPH-233/19, Fig. V.51-52), publicada por Bonaparte et al. (2006), y una inédita epífisis proximal izquierda (MCF-PVPH-261/14), la cual se halló en articulación con la tibia MCF-PVPH-261/13, ambas por encima del fémur MCF-PVPH-261/12.

La fíbula de *Ligabuesaurus* es un hueso delgado (RI=0.16; ver Tablas) y recto, tanto en vista anterior como lateral (Fig. V.51); las epífisis son ligeramente expandidas respecto a la diáfisis, la proximal más anteroposteriormente en vista dorsal, mientras que la distal sobre todo transversalmente, como en la mayoría de los saurópodos (Upchurch y Martin, 2003). El valor del índice de robustez calculado por la fíbula de *Ligabuesaurus* (RI=0.16) resulta comparable con aquellos de otras fíbulas consideradas gráciles (RI≤0.15), como *Huabeisaurus* (RI=0.12), *Epachthosaurus* (RI=0.15) y *Camarasaurus* (RI=0.17), y defiere de las fíbulas más robusta como en *Giraffatitan* (RI=0.21), la mayoría de los Diplodocoideos (e.g., *Rayososaurus* RI=0.22, *Apatosaurus* RI=0.20) y de los titanosaurios (e.g., *Opisthocoelicaudia* RI=0.25).

En vista lateral la epífisis proximal es expandida respecto a la diáfisis, de forma parecida a *Tastavinsaurus*, *Aeolosaurus* y los titanosaurios más derivados (Canudo et al., 2008), mientras que en vista anterior está ligeramente inclinada lateralmente, sin embargo esta condición fue probablemente acentuada durante las operaciones de reconstrucción. En vista dorsal (Fig. V.52A), la superficie articular proximal es rugosa y de forma ovalada, alargada anteroposteriormente y con la cara mediana levemente cóncava y la lateral convexa. Por el desarrollo de la cresta anterior de la fíbula, el borde anterior es

más prominente y levemente comprimido anteroposteriormente respecto al borde posterior, el cual presenta un aspecto más redondeado.

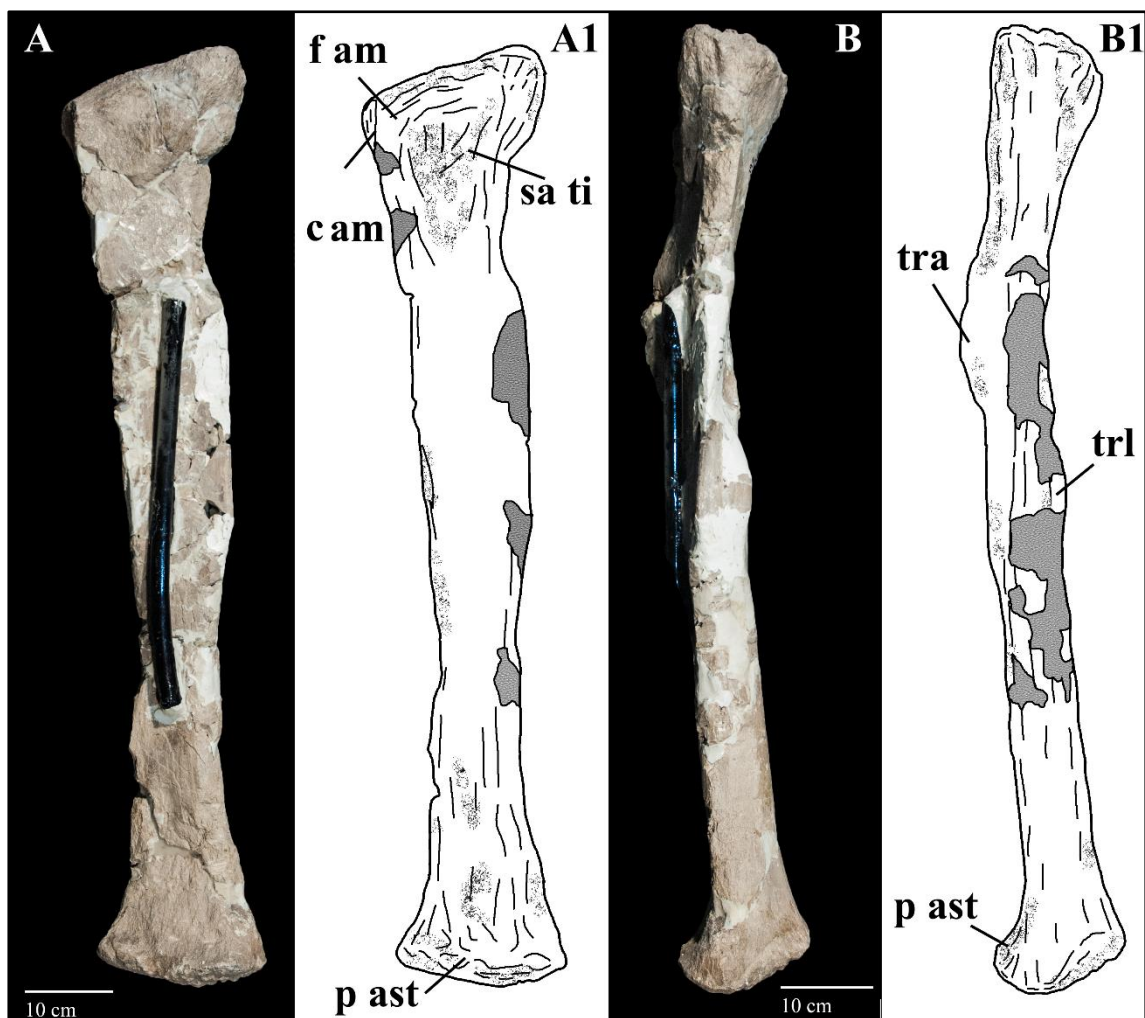


Figura V.51. Fibula de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/19 en vista mediana (A) y posterior (B), con sus respectivos dibujos interpretativos. Abrev.: *c am*, cresta anteromediana; *f am*, fosas anteromediana (fóveas ligamentosas); *p ast*, proceso astragalar; *sa ti*, superficie articular tibial; *tra*, trocánter anterior; *trl*, trocánter lateral.

A tal propósito, en el borde anteromediano se genera una cresta fibular anterior prominente medialmente y comprimida anteroposteriormente, como en la mayoría de los Somphospondyli (Upchurch et al., 2004; Gallina y Otero, 2015); la misma es levemente más expandida anteroposteriormente en su porción proximal y ligeramente inclinada anteriormente en su extremidad. En vista mediana la cresta anterior es recta y se dirige distalmente a lo largo del borde anterior con una ligera inclinación mediana (Fig. V.51A). Por otro lado, en vista lateral, la superficie proximal es convexa y levemente inclinada ventralmente en su porción anterior, mientras que en su borde posterior presenta un proceso prominente dorsalmente, de forma parecida a *Bonatitan*, *Paluxysaurus*, *Mendozasaurus*, *Epachthosaurus* y *Rapetosaurus*.

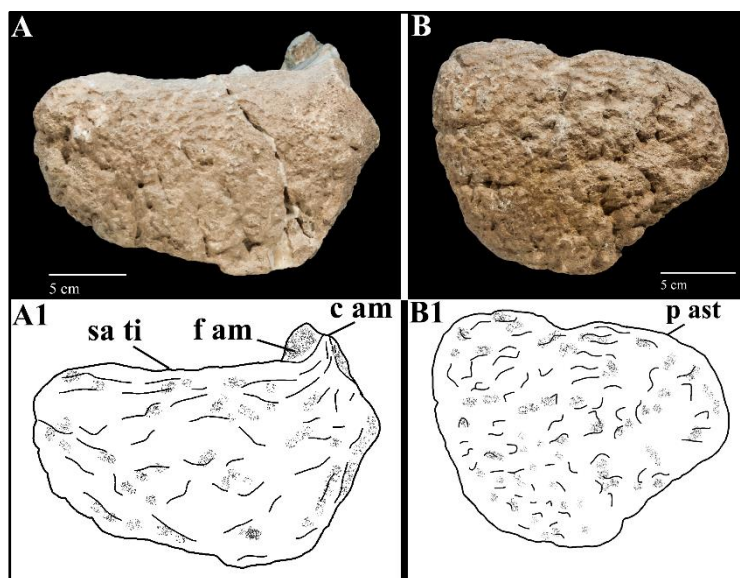


Figura V.52. Fibula de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/19 en vista proximal (A) y distal (B), con sus respectivos dibujos interpretativos. Abrev.: c am, cresta anteromediana; f am, fosas anteromediana (fóveas ligamentosas); p ast, proceso astragalar; sa ti, superficie articular tibial.

En vista lateral, la cara anterior de la epífisis proximal de la fíbula es recta y poco prominente, con una superficie mayormente lisa, mientras que el margen posterior es más prominente, a formar un proceso posterior redondeado, como en *Tastavinsaurus*. En la porción proximal de la cara mediana es presente una superficie de forma triangular, levemente rugosa y y cóncava transversalmente que representa el lugar de inserción del ligamento tibial. Esta condición se considera una sinapomorfía del grupo que reúne a *Barapasaurus*, *Omeisaurus* y a todos los neosaurópodos (Wilson y Sereno, 1998). Además, cerca del borde proximomediano son presentes dos pequeñas superficies cóncavas que representan las fóveas ligamentosas (Borsuk-Byalinicka, 1977), aunque no tan marcadas como en *Opisthocoelicaudia*. Por otro lado, en la porción posterior, es presente una superficie de forma ovalada, ligeramente cóncava transversalmente y expandida próximodistalmente que representa la superficie de inserción del *musculus iliofibularis* (Borsuk-Byalinicka, 1977); esta superficie, aunque fragmentada, es visible tanto medialmente como posterolateralmente.

La diáfisis es recta en vista anterior, con la cara lateral levemente convexa y la mediana mayormente recta, por lo que en sección transversal presenta una forma de “D”, como en *Cedarosaurus*. En la cara lateral y aproximadamente a la altura de la mitad de la diáfisis (Fig. V.51B), una superficie prominente y rugosa constituye el trocánter lateral para la inserción del *musculus flexor digitorum longus* (Borsuk-Bialynicka, 1978), como en la mayoría de los eosaurópodos (Wilson y Sereno, 1998). El trocánter lateral es prominente transversalmente y alargado proximodistalmente con una ligera inclinación posterior; proximalmente presenta dos crestas paralelas, de la cual la posterior levemente más robusta y prominente que la anterior, condición que *Ligabuesaurus* comparte con la mayoría de los neosaurópodos. Por otro lado, a lo largo del borde anteromediano y a la

altura del tercio proximal de la diáfisis, es presente el trocánter anterior (Fig. V.51B), representado por una corta y prominente cresta longitudinal, de perfil redondeado en vista transversal y de superficie rugosa, parecida a la vista en *Camarasaurus*. En la tibia de *Ligabuesaurus* el diámetro mínimo de la diáfisis se encuentra aproximadamente a la altura del tercio distal.

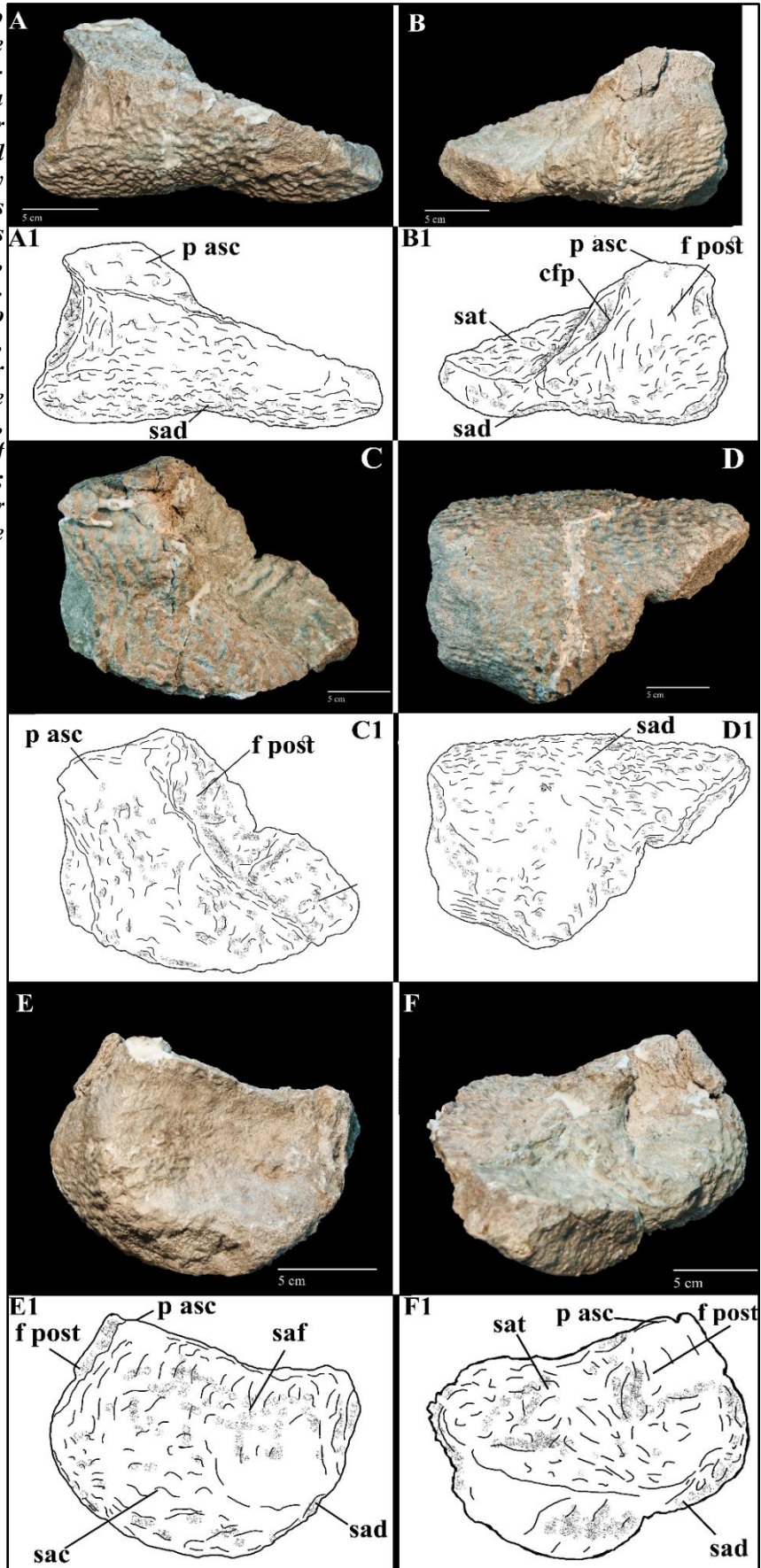
La epífisis distal es levemente expandida respecto a la diáfisis y torcida transversalmente con respecto a la epífisis proximal en vista ventral. La superficie articular es de forma trapezoidal en vista distal (Fig. V.52B), con el borde mediano más prominente y alargado que el lateral. Esta morfología recuerda a la forma presente en varios Titanosauriformes (e.g., *Giraffatitan*, *Paluxysaurus*), mientras que difiere de la forma triangular frecuente en varios titanosaurios (Royo-Torres, 2005; Canudo et al., 2008). La superficie articular es rugosa y solo ligeramente convexa medialmente en vista transversal, sin los procesos ventrales muy prominentes presentes en varias formas de titanosaurios más derivadas (e.g., *Saltasaurus*, *Neuquensaurus*, *Argyrosaurus*). En vista anterior, la epífisis distal resulta más prominente medialmente por el desarrollo de un proceso astrágalo, el cual representa la superficie de articulación de la fosa fibular del astrágalo.

➤ **Astrágalo, MCF-PVPH-233/20.** Se describe un astrágalo derecho casi completo y en buen estado de preservación (Fig. V.53).

En vista dorsal (Fig. V.53C), el hueso es de forma pentagonal, con la porción anterior más ancha que la posterior, y la lateral más alargada que la mediana, como en la mayoría de los saurópodos (Wilson y Sereno, 1998). El borde mediano es prominente y forma con la cara anterior un ángulo de aproximadamente 90°, como en *Euhelopus* (Wiman, 1929; Wilson y Upchurch, 2009), mientras que el lateral es cuadrangular y forma con el anterior un ángulo mayor a los 120°.

En vista anterior (Fig. V.53A) el astrágalo es de forma triangular, con un proceso ascendente prominente dorsalmente en posición lateral, y una porción mediana comprimida dorsoventralmente, como en los eusaurópodos más derivados y la mayoría de los neosaurópodos (Wilson y Sereno, 1998). El proceso ascendente (proceso pretibial, *sensu* Christiansen, 1997) es de forma rectangular en vista dorsal (Fig. V.53C), levemente inclinado anteriormente y alargado hasta el borde posterior, como en la mayoría de los neosaurópodos (Wilson y Sereno, 1998). La porción posterior del proceso ascendente es cóncava transversalmente y presenta una superficie lisa y dirigida verticalmente como en otros neosaurópodos (Wilson y Sereno, 1998).

Figura V.53. Astrágalo derecho de Ligabuesaurus MCF-PVPH-233/20 en vista anterior (A), posterior (B), dorsal (C), ventral (D), lateral (E) y mediana (F), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1, B1, C1, D1, E1, F1). Abrev.: p asc, proceso ascendente; sad, superficie articular tibial; sat, superficie articular distal; cfp, cresta fosa posterior; f post, fosa posterior; saf, superficie articular fibial; sac, superficie articular del calcáneo.



Dorsalmente, el proceso ascendente divide una porción tibial, expandida

medialmente y cóncava transversalmente, de una porción fibular, expandida dorsoventralmente y cóncava tanto en vista anterior como en vista lateral (Fig. V.53E). De la porción posteromediana del proceso ascendente se genera una cresta baja y ancha, dirigida posteromedialmente que forma un proceso “*tounge-like*” a lo largo del margen posterior, como en la mayoría de los eusaurópodos (Wilson y Sereno, 1998). Esta condición es considerada plesiomórfica dentro de Sauropoda y ausente en varias formas de Titanosauriformes (Mannion et al., 2013). En la porción tibial, a lo largo del margen posteromediano del proceso ascendente, es presente una fosa profunda dentro de la cual se abren dos forámenes, uno dorsal, de forma circular, y uno ventral, más expandido transversalmente (Fig. V.53F). A causa de una fractura, esta fosa está fragmentada, tanto que no es posible evidenciar la presencia de un septo a dividir los dos forámenes. En MCF-PVPH-233/20, no son presentes fosas ni forámenes en la cara anterior del proceso ascendente, como en todos los saurópodos más derivados que *Vulcanodon* Raath, 1972 (Wilson y Sereno, 1998).

La superficie articular ventral (Fig. V.53D) es particularmente rugosa en la porción anterior, donde se articulan los metatarsianos-I, III y IV, mientras que en vista anterior es ligeramente cóncava medialmente, como en *Mamenchisaurus* (Young, 1954), *Erketu* (Ksepka y Norell, 2006) y *Gobititan* (You et al., 2003). Por otro lado, la cara posterior es cóncava medialmente por la presencia de un angosto y profundo surco que representa la superficie de inserción del ligamento intertarsiano, de forma parecida a *Mamenchisaurus*.

La cara lateral del astrágalo es cóncava dorsoventralmente y no presenta fosa ni forámenes, como en la mayoría de los Titanosauriformes (Mannion et al., 2013). En MCF-PVPH-233/20, ventralmente a la superficie articulación con la fíbula, es presente un proceso prominente lateralmente, de forma parecida a *Amargatitanis* (Apesteguía, 2007) y *Dongbeititan* (Wang et al., 2007) y el titanosaurio indet. del Cretácico Superior de Patagonia MCF-PVPH-065 (*obs.pers.*).

Metatarsianos y falanges. Se describen cinco metatarsianos derechos (Fig. V.54-58), una falange I-1, una II-1 y una falange ungueal I-2 (Fig. V.59-61) en buen estado de preservación y parcialmente articuladas (ver Tablas).

Los metatarsianos-I-II-III se hallaron en posición anatómica, formando una firme estructura de tipo puente como en todos los saurópodos, mientras que el metatarsiano-IV está ligeramente desplazado anteriormente y el metatarsiano-V anterolateralmente; por otro lado, las falanges se ubican ventralmente a los respectivos metatarsianos y levemente desplazadas medialmente. A pesar del desplazamiento, la forma y la disposición de los

márgenes articulares de los metatarsianos-IV y V, indican que el metatarsiano-IV se articula a través de la cara mediana con el metatarsiano-III y con el metatarsiano-V mediante la cara anterior, según la disposición común a todos los saurópodos (Bonnan, 2005).

En MCF-PVPH-233/21-28, las epífisis son rectangulares, de márgenes paralelos o solo levemente inclinados, y los elementos se dirigen proximodistalmente y con una ligera inclinación dorsolateral, a indicar una postura semiplantígrada, como en todos los saurópodos, y una disposición linear de los metatarsianos, como en todos los neosaurópodos (Bonnan, 2005). Además, las falanges presentan superficies articulares amplias e inclinadas hasta 60° con respecto al eje principal de hueso, con cóndilos articulares e inserciones de los músculos flexores bien evidentes, condiciones que indican un cierto grado de movimiento, tanto transversal como dorsoventral (Bonnan, 2005; González-Riga et al., 2008). En *Ligabuesaurus* los metatarsianos son más cortos que los metacarpianos (MCF-PVPH-233/13-16) y progresivamente más largos y delgados a lo largo de la serie, así como las diáfisis son progresivamente más rectas y menos torcidas próximodistalmente.

Las epífisis son expandidas, las proximales sobre todo anteroposteriormente y las distales transversalmente, sin embargo, el metatarsiano-V es de aspecto “*fun-shaped*”, fuertemente expandido proximalmente y reducido distalmente. El metatarsiano-I es el elemento más corto de la serie, mientras que el metatarsiano-III es el más largo, como en la mayoría de los Titanosauriformes.

Las superficies articulares proximales y distales, tanto de los metatarsianos como de las falanges primeras, son rugosas. Los cóndilos proximales son evidentes del metatarsiano-I al IV, mientras que los distales son bien visibles posteriormente del metatarsianos-I al III, aunque progresivamente menos desarrollados. Estos últimos son asimétricos, levemente inclinados medialmente y divididos por surcos intercondilares medianos, como en todos los eusaurópodos.

Las falanges son comprimidas dorsoventralmente y expandidas transversalmente, con la falange I-1 más reducida que la II-1. La falange ungueal preservada (MCF-PVPH-233/27) es comprimida transversalmente y prominente distalmente, con las caras laterales lisas y el ápice inclinado ventralmente, como en todos los saurópodos.

Con el fin de simplificar la descripción, los elementos se orientan con el eje mayor en posición proximodistal, la epífisis proximal dirigida dorsalmente y la distal ventralmente. Además, en cuanto los elementos se encuentran parcialmente incluidos en

la matriz sedimentaria por la cara anterior, la descripción se limita a la vista posterior y, cuando posible, a la proximal y distal.

➤ **Metatarsiano I, MCF-PVPH-233/21.** El metatarsiano primero se encontró casi completo, a parte por una fractura transversal a la altura del tercio proximal del hueso (Fig. V.54).

Este hueso representa el metatarsiano más corto de la serie (ver Tablas), condición compartida con la mayoría de los Titanosauriformes (Gallup, 1989; González-Riga et al., 2016) y que difiere de unas formas basales de Macronaria (e.g., *Camarasaurus* Marsh, 1889, *Janenschia*, Fraas, 1908) y unos titanosaurios derivados (e.g., *Opisthocoelicaudia* Borsuk-Byalinicka, 1977 y *Rapetosaurus* Curry Rogers y Forster, 2001) donde el metatarsiano-I es más largo que el V. En vista dorsal (Fig. V.54B), la epífisis proximal es de forma de “D”, alargada anteroposteriormente y con el margen anterior prominente y el posterior ancho y convexo, como en la mayoría de los saurópodos (Upchurch et al., 2004). La cara lateral es recta, mientras que la mediana es convexa y levemente más prominente en proximidad del borde posterior; este último es fuertemente fragmentado, por lo que no es posible corroborar el desarrollo de los cóndilos articulares.

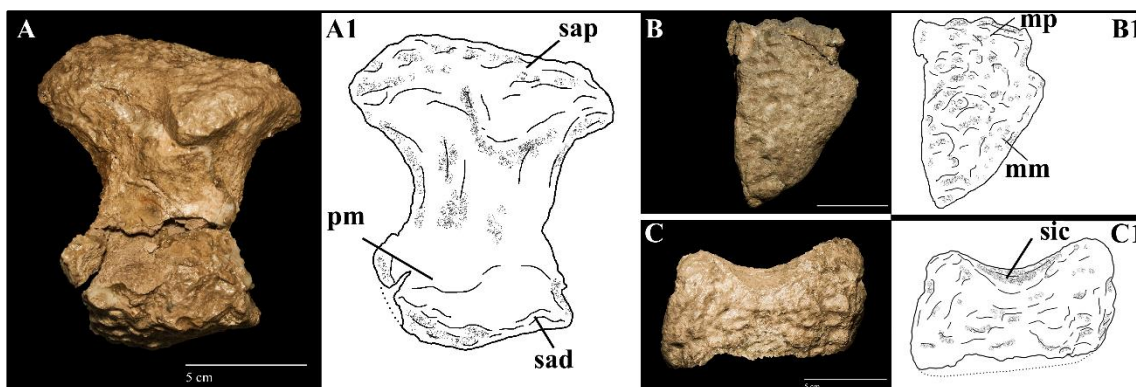


Figura V.54. Metatarsiano-I de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/21 en vista posterior (A), proximal (B) y distal (C), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1, B1, C1). Abrev.: mm, margen mediano; mp, margen posterior; pm, proceso mediodistal; sap, superficie articular proximal; sic, surco intercondilar.

La superficie articular proximal es rugosa, con surcos y crestas bien evidentes en la mayor parte de su extensión, a excepción de la porción anteromediana, la cual es superficialmente marcada por pocitos circulares. En vista mediana, la superficie articular es levemente convexa e inclinada ventralmente en su porción mediana, la cual representa la superficie de articulación con la prominencia medioventral del astrágalo. La epífisis proximal es levemente expandida respecto a la diáfisis, tanto en vista mediana como en vista posterior.

La diáfisis es de forma triangular en sección transversal, ligeramente más larga que ancha y expandida transversalmente en su porción posterior. Un proceso posterior “*bulb-like*” es presente en proximidad del borde lateral del cóndilo distal mediano, como en *Dongbeititan* Wang et al., 2007, sin embargo, en la forma asiática el proceso posterior es más reducido y en posición más dorsal que en MCF-PVPH-233/21. En vista posterior (Fig. V.54A) la cara mediana y la lateral son cóncavas proximodistalmente, así como la posterior en vista mediana, condición acentuada por el desarrollo posterior de los cóndilos articulares distales.

La epífisis distal es expandida transversalmente respecto a la diáfisis en vista posterior y levemente prominente posteriormente en vista mediana; por otro lado, en vista ventral (Fig. V.54C), es de forma rectangular, más ancha que larga, y con el margen anterior convexo y el posterior cóncavo por la presencia de un profundo surco intercondilar. En vista posterior (Fig. V.54A), la epífisis distal está torcida lateralmente respecto a la epífisis proximal y levemente inclinada ventrolateralmente respecto al eje proximodistal del hueso, por lo que el borde lateral se ubica en posición más ventral que el mediano, de forma parecida a *Shunosaurus* (Dong et al., 1983), *Omeisaurus* (Young, 1939), y la mayoría de los Brachiosauridae (Upchurch, 1998), pero no tan prominente como en los diplodocoideos (McIntosh, 1990; Bonnan, 2005). La superficie articular distal es rugosa, ligeramente cóncava transversalmente y convexa anteroposteriormente. A lo largo del borde posterior de la epífisis el surco intercondilar divide medialmente a los cóndilos articulares (Fig. V.54A), los cuales son bien desarrollados y prominentes, más posteriormente que ventralmente. El surco intercondilar representa el lugar de inserción de los músculos flexores y presenta una superficie lisa ligeramente expuesta posteriormente y más profunda en el borde posterior que en la cara ventral, donde está reducida a una angosta depresión mediana. En vista posterior el cóndilo mediano es angosto y prominente posteriormente, mientras que el lateral es más ancho transversalmente, de forma redondeada y levemente más prominente ventralmente.

➤ **Metatarsiano II, MCF-PVPH-233/22.** El metatarsiano segundo (Fig. V.55) es más largo que el metatarsiano-I, más corto que el III y de igual de largo que el V (ver Tablas), como en *Epachthosaurus* (Powell, 1990) y *Cedarosaurus* (Tidwell et al., 1999).

En vista dorsal (Fig. V.55B) la epífisis proximal es de forma ovalada, alargada anteroposteriormente y levemente más comprimida transversalmente en su porción anterior. El margen mediano es convexo, mientras que el lateral es ligeramente cóncavo posteriormente en proximidad de la articulación con el metatarsiano-III. A lo largo del

borde posterior una amplia superficie cóncava mediana divide los dos cóndilos articulares proximales, el mediano ligeramente más alargado y prominente posteriormente, mientras que el lateral es más redondeado y dirigido lateralmente. La superficie articular es convexa en vista transversal y mayormente rugosa, con surcos y crestas más acentuadas en la porción posterolateral que en la anteromediana.

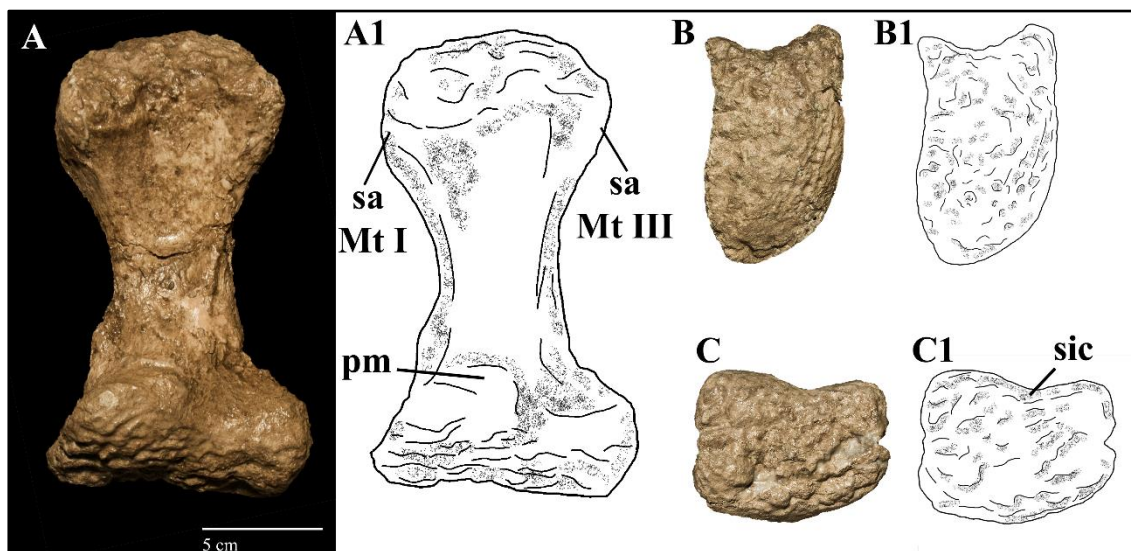


Figura V.55. *Metatarsiano-II* de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/22 en vista posterior (A), proximal (B) y distal (C), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1, B1, C1). Abrev.: pm, proceso mediiodistal; sa Mt I, superficie articular con el metatarsiano I; sa Mt III, superficie articular con el metatarsiano III sic, surco intercondilar.

La diáfisis es de forma triangular en sección transversal, más larga que ancha y más expandida transversalmente en su cara posterior. La cara mediana y la lateral son cóncavas dorsoventralmente y convergentes distalmente, donde la diáfisis resulta más comprimida transversalmente respecto a la porción proximal. En vista posterior (Fig. V.55A) y a la altura del margen proximolateral, se genera una delgada cresta longitudinal que corre del borde ventral del cóndilo lateral al tercio distal de la diáfisis, donde se inclina medialmente. Por otro lado, en proximidad del cóndilo mediano distal es presente un proceso “bulb-like” prominente y redondeado (Fig. V.55A), parecido a lo del metatarsiano-I; sin embargo, en MCF-PVPH-233/22 el proceso es más reducido y en posición más distal que en MCF-PVPH-233/21.

En vista ventral (Fig. V.55C), la epífisis distal es de forma rectangular, ligeramente más expandida transversalmente que anteroposteriormente. Los márgenes laterales son paralelos y ambos levemente inclinados lateralmente; sin embargo, el mediano es recto y más largo que el lateral, el cual es levemente cóncavo por la articulación con el metatarsiano-III. La cara anterior es convexa, mientras que la posterior es cóncava por la presencia del surco intercondilar que divide medialmente a los cóndilos

articulares distales; en MCF-PVPH-233/22 el surco intercondilar es menos profundo que en el metatarsiano-I. En vista posterior la epífisis distal resulta levemente desplazada lateralmente con respecto a la proximal, y ventralmente inclinada con respecto al eje principal del hueso, aunque de manera no tan marcada como en el metatarsiano-I. En vista distal (Fig. V.55C) el cóndilo mediano resulta expandido transversalmente, dirigido posteromedialmente y de forma más redondeada que el lateral, el cual es más prominente posterolateralmente. Por otro lado, en vista posterior, el cóndilo lateral es más alargado dorsoventralmente y ligeramente más prominente ventralmente que el mediano. La superficie articular distal es rugosa, recta en vista posterior y expandida dorsalmente en proximidad del borde posterior donde la superficie es más lisa por la inserción de los músculos flexores.

➤ **Metatarsiano III, MCF-PVPH-233/23.** El metatarsiano tercero se encontró completo y en buen estado de preservación, a parte por varias fracturas transversales y oblicuas a la altura de la diáfisis media (Fig. V.56).

El metatarsiano-III representa el elemento más largo de la serie (ver Tablas), condición compartida con la mayoría de los Titanosauriformes y que difiere de los titanosaurios más derivados (a excepción de *Opisthocoelicaudia* Borsuk-Byalinicka, 1977) donde es el metatarsiano-IV el elemento más largo (Salgado et al., 1997). Además, este elemento es aproximadamente el 60% más largo que el metatarsiano-I (Lmt-III/Lmt-I=1.61), condición parecida a la de *Antarctosaurus* (von Huene, 1929, Lmt-III/Lmt-I=1.57) y de la mayoría de los Titanosauriformes, donde el metatarsiano-III es generalmente un 40% más largo que el I (González-Riga et al., 2016).

La epífisis proximal es de forma rectangular en vista dorsal (Fig. V.56B), alargada anteroposteriormente y comprimida transversalmente, y con la porción anterior levemente inclinada lateralmente con respecto a la posterior. La cara mediana es convexa posteriormente por la articulación con el metatarsiano-II, mientras que la lateral es fuertemente cóncava por la articulación con el metatarsiano-IV. Por otro lado, la cara posterior es más comprimida transversalmente que la anterior y cóncava medialmente por la presencia de un angosto y profundo surco intercondilar. Los cóndilos proximales del metatarsiano-III son menos prominentes que en el metatarsiano-II, aunque morfológicamente parecidos, con el cóndilo mediano más prominente posteriormente y alargado dorsoventralmente, y el lateral más redondeado y expandido transversalmente. En vista dorsal la superficie articular es fuertemente rugosa solo en la porción anterolateral, mientras que la restante superficie es marcada por pequeñas crestas o

pocitos superficiales. En vista transversal la superficie proximal es ligeramente convexa anteriormente y cóncava posteriormente, y presenta el borde posterior levemente inclinado ventralmente. En vista posterior (Fig. V.56A), ventralmente al cóndilo mediano se genera una delgada cresta longitudinal que corre distalmente hasta la mitad de la diáfisis, donde resulta débilmente inclinada lateralmente, de manera especular a la cresta posterolateral del metatarsiano-II.

La diáfisis es recta y fuertemente comprimida transversalmente en vista posterior, sobre todo a la altura de la diáfisis media, por lo que la cara mediana y la lateral resultan ambas cóncavas dorsoventralmente, aunque la mediana levemente más que la lateral. Dorsalmente al cóndilo mediano distal es presente un proceso poco prominente y bulboso (Fig. V.56A), más reducido y en posición más lateral que en los metatarsianos-I y II.

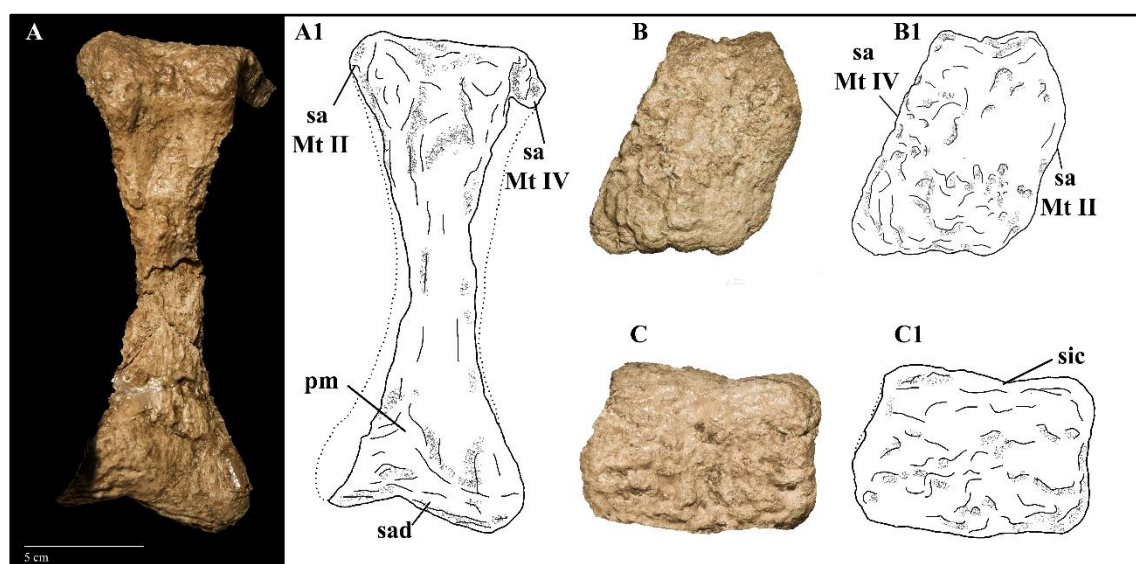


Figura V.56. Metatarsiano-III de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/23 en vista posterior (A), proximal (B) y distal (C), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1, B1, C1). Abrev.: pm, proceso mediodistal; sa Mt II, superficie articular con el metatarsiano II; sa Mt IV, superficie articular con el metatarsiano IV; sic, surco intercondilar.

En vista posterior, la epífisis distal es levemente desplazada lateralmente respecto a la proximal e inclinada ventralmente respecto al eje principal del hueso, como en los precedentes metatarsianos, sin embargo, en MCF-PVPH-233/23 la porción posterolateral es más prominente ventralmente que en los precedentes elementos. Por otro lado, en vista ventral (Fig. V.56C), la epífisis distal es de forma cuadrangular, ligeramente más ancha que larga, y con el margen mediano recto y el lateral levemente cóncavo por la articulación con el metatarsiano-IV. El margen anterior es convexo, mientras que el posterior presenta un surco intercondilar poco profundo y ubicado lateralmente. A diferencia de los metatarsianos-I y II, en MCF-PVPH-233/23 los cóndilos son poco prominentes posteriormente y separados por un surco intercondilar de forma ovalada y

más profundo ventralmente que posteriormente; sin embargo, en vista posterior, el cóndilo mediano es prominente posteromedialmente y de forma redondeada, mientras que el lateral es más angosto, más prominente ventralmente y levemente dirigido posterolateralmente, como en los precedentes elementos. La superficie articular distal es rugosa y de aspecto escalonada en vista posterior por la presencia del surco intercondilar mediano y la mayor prominencia ventral del cóndilo lateral.

➤ **Metatarsiano IV, MCF-PVPH-233/24.** Se describe el cuarto elemento derecho de la serie metatarsiana (Fig. V.57), el cual se encontró en buen estado de preservación y levemente desplazado anterodorsalmente con respecto a los primeros tres.

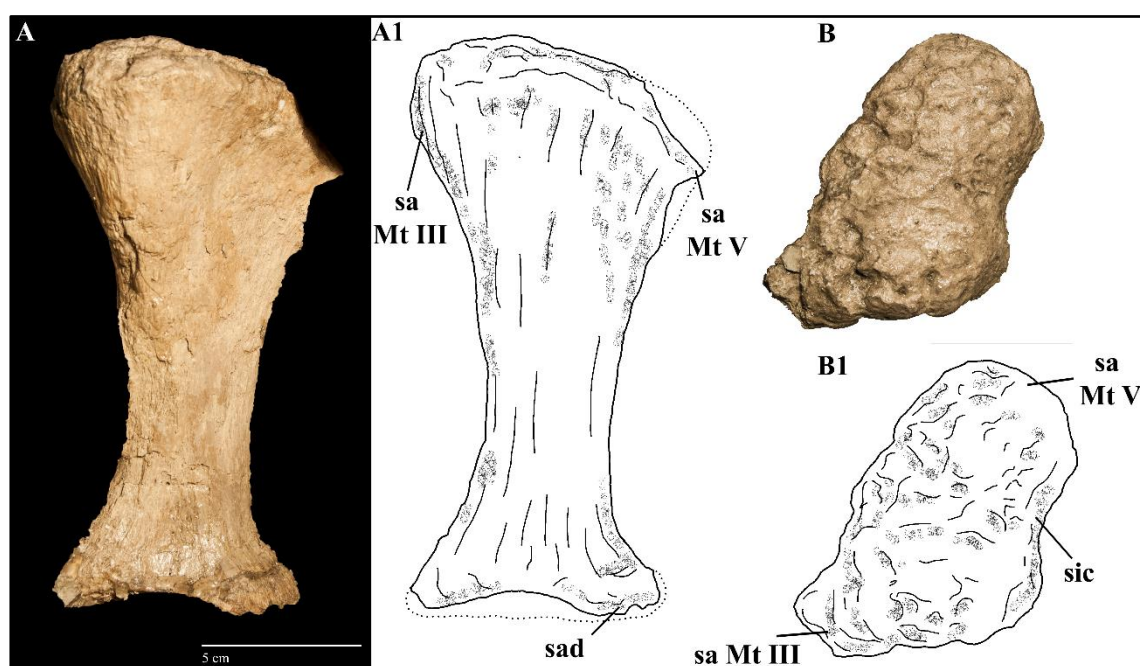


Figura V.57. Metatarsiano-IV de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/24 en vista posterior (A) y proximal (B), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1, B1). Abrev.: sa Mt III, superficie articular con el metatarsiano III; sa Mt V, superficie articular con el metatarsiano V; sic, surco intercondilar.

El metatarsiano-IV es solo ligeramente más corto que el Mt-III pero más largo que los restante cuatro elementos (ver Tablas), de forma parecida a *Tastavinsaurus* (Canudo et al., 2008; González-Riga et al., 2016). Además, respecto a los elementos precedentes, MCF-PVPH-233/24 presenta una reducción en el tamaño de las epífisis, sobre todo de la distal, aunque no tan reducida como en el metatarsiano-V.

En vista dorsal (Fig. V.57B) la epífisis proximal es de forma trapezoidal, ligeramente más expandida transversalmente que anteroposteriormente; el margen anterior es recto y más ancho que el posterior, el cual es levemente cóncavo por la presencia de un poco profundo surco intercondilar. Los cóndilos son levemente prominentes posteriormente, menos que en los precedentes metatarsianos, y separados

medialmente por una concavidad proximal bien visible en vista posterior; de estos, el cóndilo mediano es más ancho y prominente que el lateral, el cual más comprimido transversalmente. El margen lateral es convexo, mientras que el mediano es ligeramente cóncavo anteriormente y prominente posteriormente por la presencia de un proceso que se articula con la depresión lateral del metatarsiano-III. La superficie articular es rugosa y levemente convexa en vista lateral.

La diáfisis es recta, de forma ovalada en sección transversal, más larga que ancha, y con la cara mediana y la lateral cóncavas dorsoventralmente en vista posterior (Fig. V.57A).

La epífisis distal es expandida respecto a la diáfisis, tanto transversalmente como anteroposteriormente, y presenta los cóndilos solo levemente prominentes posteriormente y débilmente separados medialmente por un surco intercondilar poco marcado.

➤ **Metatarsiano V, MCF-PVPH-233/25.** El último elemento de la serie metatarsiana se encontró casi completo, a parte por unas fracturas transversales a la altura del tercio distal del hueso y de la superficie articular distal (Fig. V.58), y fuertemente desplazado dorsolateralmente respecto a los restantes elementos (ver Tablas).

El metatarsiano-V de *Ligabuesaurus* es de forma de “embudo” en vista posterior (Fig. V.58A), con la epífisis proximal expandida transversalmente y la distal reducida a una prominencia redondeada, como en la mayoría de los saurópodos. En vista dorsal (Fig. V.58B), la superficie proximal es de forma triangular, comprimida anteroposteriormente y alargada transversalmente, con el margen posterior ligeramente cóncavo y el anterior convexo, sobre todo medialmente por la presencia de una prominencia que delimita la superficie articular con el metatarsiano-IV. La superficie articular es fuertemente rugosa y convexa en vista lateral.

La diáfisis es recta y de forma ovalada en sección transversal, levemente más ancha que larga; la cara mediana y la lateral son ambas cóncavas dorsoventralmente y convergentes distalmente, por lo que la porción proximal de la diáfisis es mucho más expandida transversalmente que la distal. En vista lateral, la cara anterior es ligeramente convexa, mientras que la posterior es recta distalmente y cóncava proximalmente por la presencia de una superficie deprimida de forma triangular, la cual representa la superficie de inserción de los músculos flexores (Borsuk-Bialynicka, 1977).

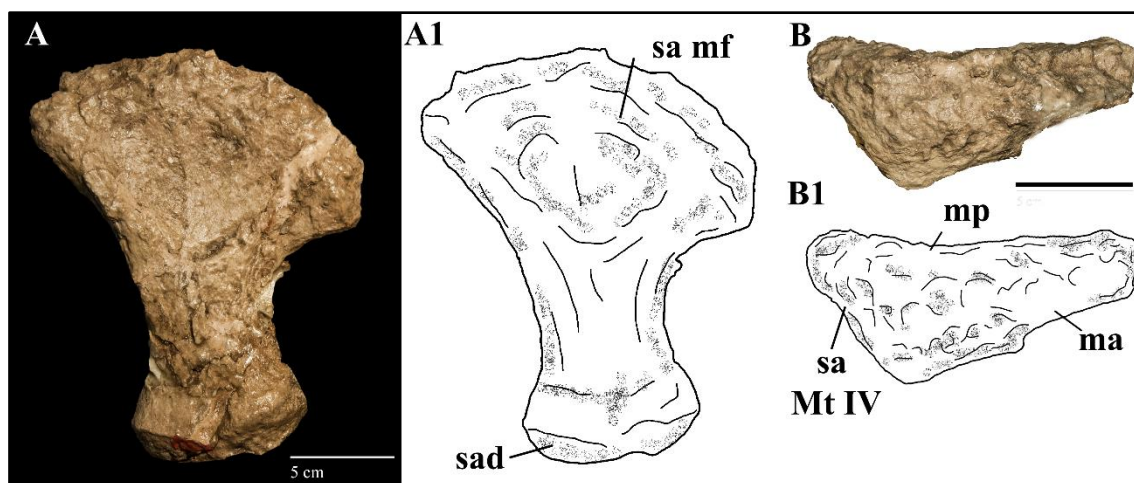


Figura V.58. Metatarsiano-V de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/25 en vista posterior (A) y proximal (B), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1, B1). Abrev.: ma, margen anterior; mp, margen posterior; sa Mt IV, superficie articular con el metatarsiano IV; sa mf, superficie articular musculos flexores; sad, superficie articular distal.

La epífisis distal es levemente expandida respecto a la diáfisis, tanto transversalmente como anteroposteriormente, y convexa ventralmente en vista lateral. A pesar de estar parcialmente incluida en la matriz sedimentaria, la superficie articular es levemente rugosa y expandida a lo largo del borde posterodistal.

➤ **Falange I-1, MCF-PVPH-233/26.** Este elemento se encontró parcialmente articulado al metatarsiano-I y levemente desplazado medialmente, por lo que su porción mediana permanece incluida en la matriz sedimentaria.

En vista dorsal, la falange I-1 es más ancha que larga y en forma de cuña, más prominente lateralmente y expandida anteriormente, mientras que en vista posterior es más bien ovalada y fuertemente comprimida próximodistalmente, como en la mayoría de los saurópodos (Wilson y Sereno, 1998). La superficie articular proximal es rugosa y cóncava en vista lateral. La cara posterior es lisa y ligeramente cóncava transversalmente, con dos pequeñas depresiones marginales divididas por un surco superficial mediano, ligeramente más prominente posteriormente (Fig. V.59). A lo largo del margen posterodorsal es presente una robusta cresta transversal expandida dorsoventralmente y prominente posteriormente.

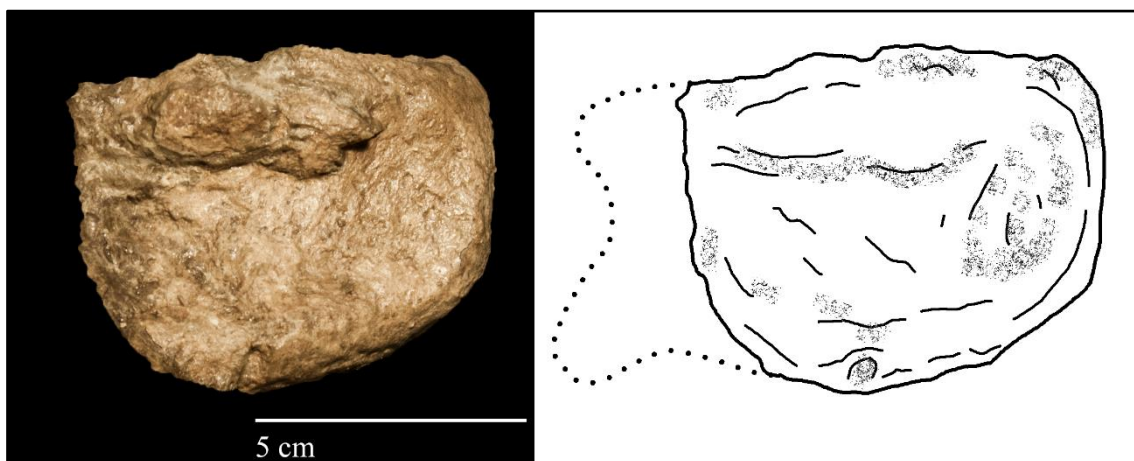


Figura V.59. Falange I-1 de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/26 en vista posterior, con su respectivo dibujo interpretativo.

Por otro lado, la superficie articular distal es menos rugosa que la proximal y ligeramente convexa.

➤ **Falange ungueal I-2, MCF-PVPH-233/27.** Este hueso se encontró asociado al dedo I, desplazado anterolateralmente respecto a la falange I-1 y en buenas condiciones de preservación, a excepción de la porción distal (Fig. V.60).

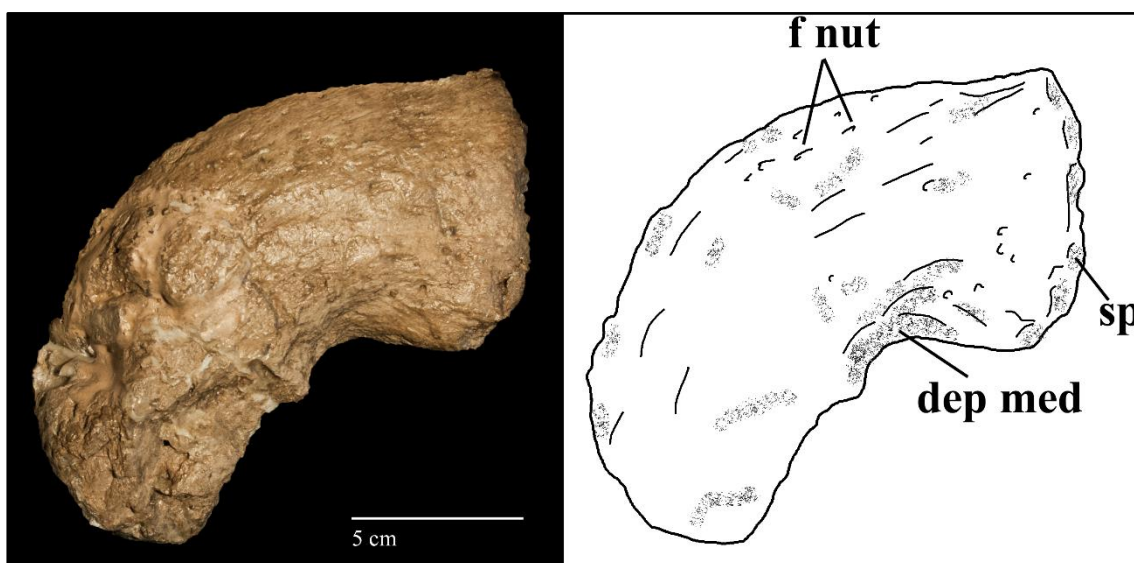


Figura V.60. Falange ungueal I-2 de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/27 en vista mediana, con su respectivo dibujo interpretativo. Abrev.: *dep med*, depresión mediana; *f nut*, foramen nutritivo; *sp*, superficie proximal.

La falange ungueal MCF-PVPH-233/27 es en forma de gancho, transversalmente comprimida, proximalmente expandida anteroposteriormente y apicalmente inclinada y prominente ventralmente, como en todos los eusaurópodos. La cara proximal es de forma elíptica en vista dorsal, alargada anteroposteriormente y fuertemente comprimida transversalmente. La superficie articular es rugosa, sobre todo medialmente, ligeramente convexa en vista lateral e inclinada lateralmente en vista dorsal. En proximidad del

margen proximomediano es presente un tubérculo bien evidente y de aspecto redondeado, el cual representa la superficie de inserción de los músculos flexores, como el *musculus flexor digitorum communis brevis*, responsable de una parcial rotación lateral de la falange ungueal durante la flexión de los dedos (Borsuk-Byalinicka, 1977). La superficie de la cara mediana es ligeramente convexa en vista dorsoventral y caracterizada por estrías, pocitos y unos surcos longitudinales que evidencien la inserción del tejido ungueal, no preservado. En vista mediana la cara dorsal de la falange es convexa, mientras que la ventral es cóncava, sobre todo proximalmente (Fig. V.60).

La extremidad distal de la falange ungueal es incompleta, por lo que no es posible reconstruir la forma del borde apical.

➤ **Falange II-1, MCF-PVPH-233/28.** Esta falange se encontró asociada al metatarsiano-II y levemente desplazada medialmente, por lo que su cara anterior permanece incluida en la matriz sedimentaria.

La superficie articular proximal es de forma rectangular, más ancha que larga, y de bordes redondeados. El margen posterior es recto y prominente, mientras que el mediano y el lateral son convexos. La superficie articular es rugosa y ligeramente cóncava en vista dorsoventral. En vista posterior (Fig. V.61) la cara lateral es cóncava, mientras que la mediana es recta.

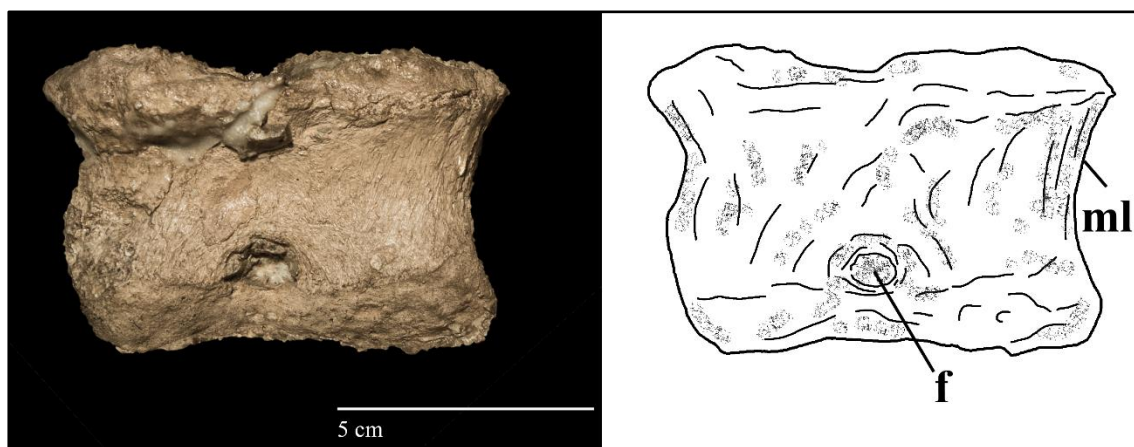


Figura V.61. Falange II-1 de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/28 en vista posterior, con su respectivo dibujo interpretativo. Abrev.: f, foramen; ml, margen lateral.

La superficie articular distal es rugosa y ligeramente cóncava medialmente en vista posterior por una depresión poco profunda que divide dos cóndilos articulares poco prominentes, el mediano ligeramente más expandido posteriormente y más angosto que la lateral. La falta de una superficie articular distal inclinada como en la falange I-1, indica que la falange ungueal del dedo II no presenta una inclinación lateral pronunciada, por lo menos de manera tan marcada como por el dedo I.

V.3. Análisis filogenético

Con el fin de poner a prueba la hipótesis inicial de que *Ligabuesaurus* es un representante basal del clado Titanosauria (Bonaparte et al., 2006), se muestran a continuación los resultados del análisis filogenético desarrollado según los principios estadísticos enunciados en el Capítulo I (sección I.3.6), y de forma análoga al análisis realizado por el otro taxón procedente de Cerro de los Leones, *Agustina ligabuei* Bonaparte, 1999 (Capítulo IV.3).

Como fuera tratado en la sección anterior (V.1), la revisión y la reformulación de los materiales referidos a *Ligabuesaurus* permitieron ampliar el conocimiento de su osteología y, por ende, obtener una codificación inédita de caracteres a utilizar en el análisis filogenético cuyos resultados vienen presentados en esta tesis. De hecho, se incrementó notablemente el número de entradas respecto las más recientes matrices, donde la proporción de datos perdidos por *Ligabuesaurus* es del 60% de los caracteres propuestos (contra 65% en Carballido et al., 2017, y 69% en Mannion et al., 2017). En la matriz de Canudo y colaboradores (2018), *Ligabuesaurus* presenta el 64% de entradas faltantes, mientras que, con los nuevos materiales inéditos, la codificación en la matriz presentada en esta tesis (excluyendo los caracteres de Tschopp et al., 2015, Mannion et al., 2017 y los nuevos caracteres), cuenta con solo el 53% de datos perdidos. Esta diferencia de porcentuales de entradas faltantes se refleja en el número de caracteres codificados para *Ligabuesaurus*, pasando de 149 caracteres codificados en Canudo et al., 2018, a los 195 en esta tesis, es decir que se codificaron 46 caracteres nuevos respecto a la matriz publicada en ocasión de la formalización de *Lavocatisaurus* (Canudo et al., 2018).

Con el objetivo de analizar las relaciones de parentesco de *Ligabuesaurus* con los taxones elegidos para complementar la matriz de datos (sección I.3.7), se realiza la búsqueda de árboles más parsimoniosos (MPTs) utilizando la metodología descrita en el capítulo Capítulo I (sección I.3.10). Como fuera detallado en el capítulo precedente (sección IV.3), los análisis estadísticos elaborados por el programa TNT v.1.5 arrojaron 330 MPTs de 1896 pasos (CI= 0.3, RI=0.6). Según el consenso estricto de estos árboles (Fig. V.62) *Ligabuesaurus* se recupera a la base del clado Titanosauria, en estrechas relaciones de parentesco con *Andesaurus*.

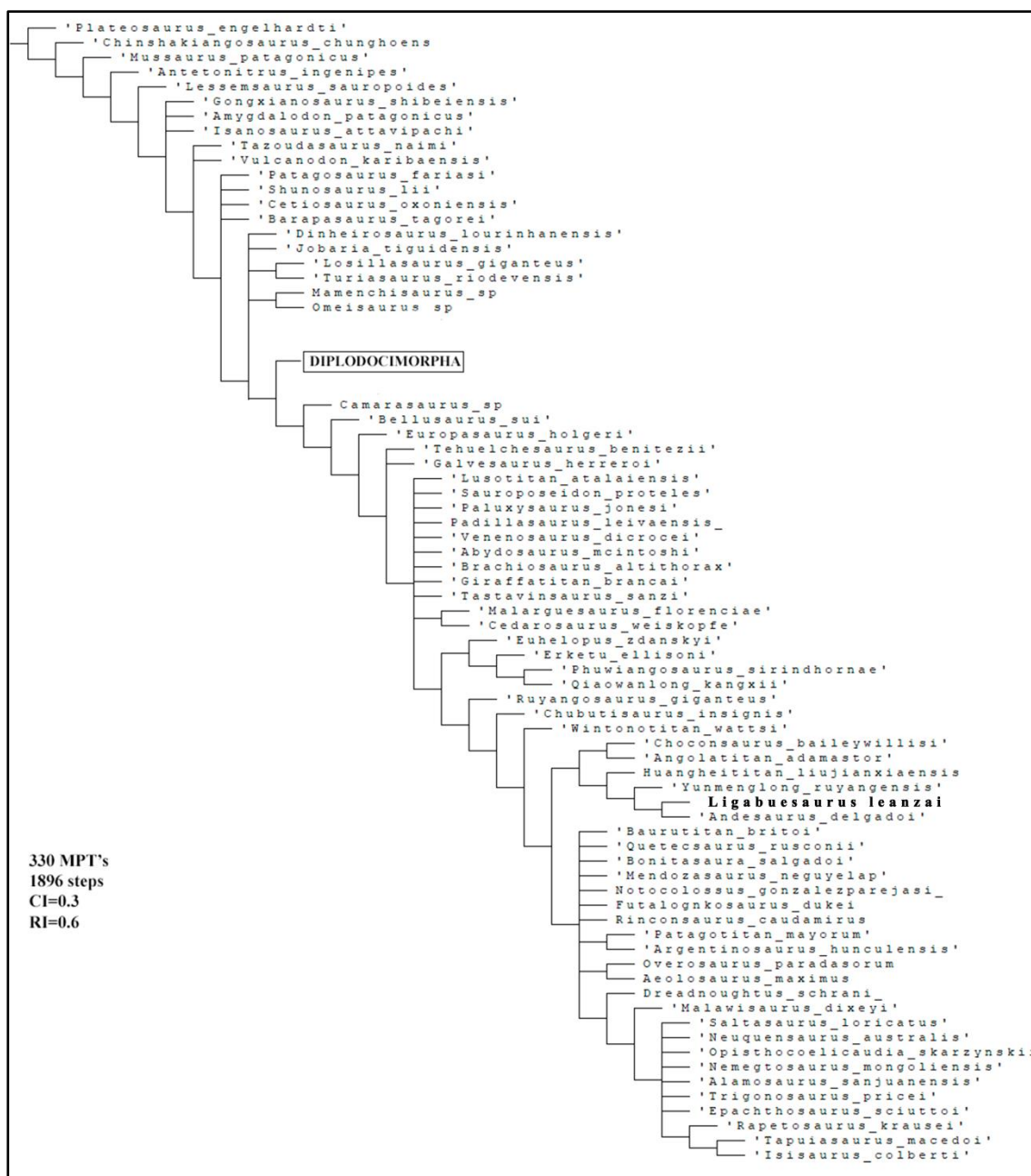


Figura V.62. Consenso estricto de los 330 árboles de 1896 pasos obtenidos con el análisis filogenético de la matriz de datos de 96 taxones y 471 caracteres propuesta en esta Tesis Doctoral.

Con el fin de resolver las politomías registrada en el consenso estricto, especialmente entre formas de Eusauropoda, Diplodocoidea, Brachiosauridae, y Titanosauroidea, la búsqueda de los taxones inestables realizada implementando el principio del PCR iterativo (i.e., *Positional Congruent Reduced*) identificó siete taxones responsables de generar conflictos en la resolución del consenso, tales como: *Cetiosaurus*, *Dinheirosaurus*, *Isanosaurus*, *Nemegtosaurus*, *Notocolossus*, *Rayososaurus* y *Tastavinsaurus*. Tras la inactivación de los taxones inestables, el consenso estricto reducido resultante (Fig. V.63) evidencia la resolución de la mayoría de las politomías, sobre todo dentro del clado Neosauropoda. Sin embargo, permanecen algunas relaciones

de parentesco irresuelta, como evidenciado por las politomías que incluyen a la mayoría de los braquiosáuridos, algunos sonfospóndilos y varias formas de rinconsáurios y lognkosáurios, y las dicotomías que incluyen a *Tazoudasaurus*+*Vulcanodon*, *Shunosaurus*+*Patagosaurus*, y *Malawisaurus*+*Epachthosaurus*.

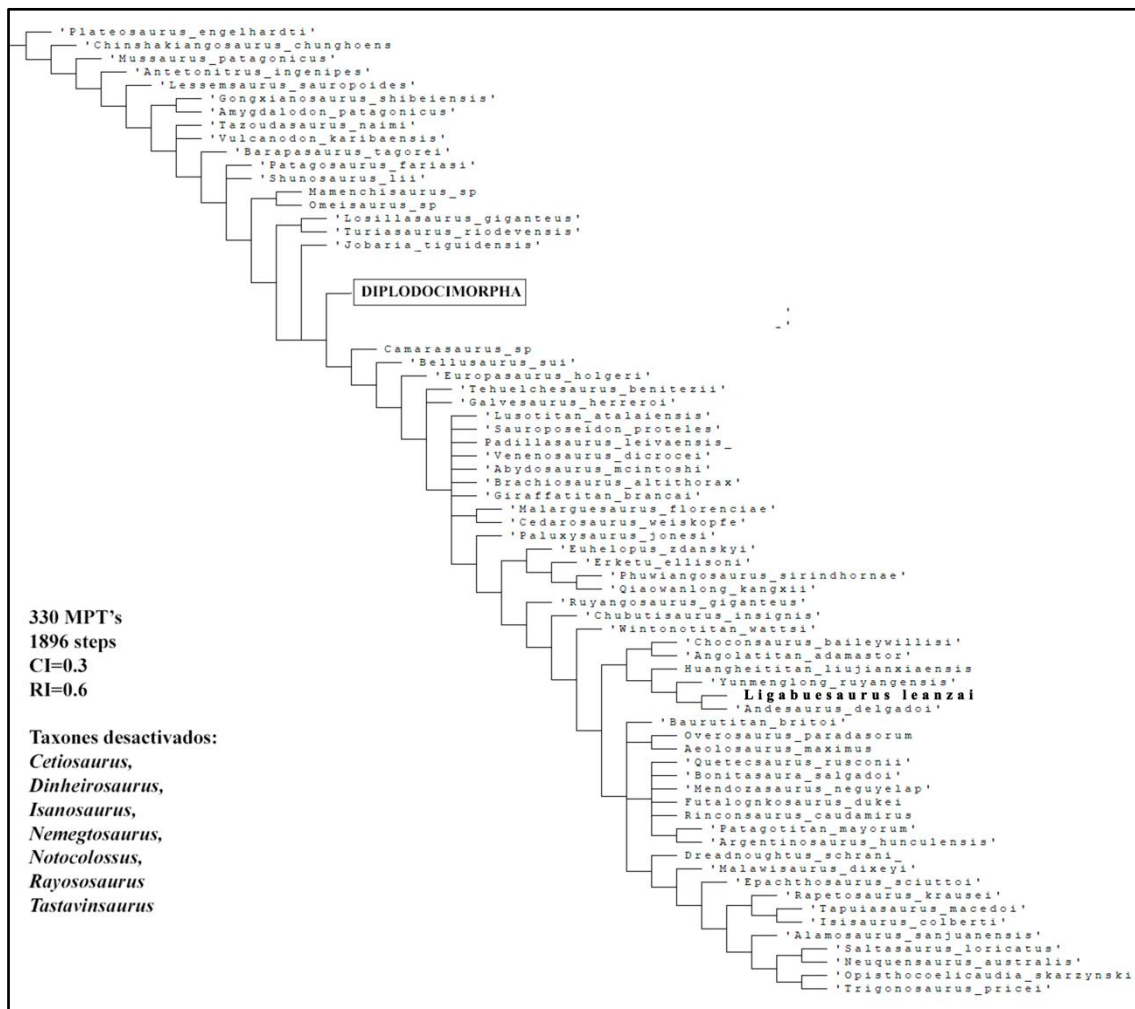


Figura V.63. Consenso estricto reducido desactivando a 7 taxones inestables del consenso estricto de los 330 árboles obtenidos con el análisis filogenético presentado en esta tesis.

Sobre la base de los resultados obtenidos (Fig. V.64), *Euhelopus* y las formas asiáticas estrechamente relacionadas (*Erketu*, *Qiaowanlong* y *Phuwiangosaurus*) se recuperan como sonfospóndilos derivados, fuera de Titanosauria, en concordancia con varios de los trabajos más recientes (D'Emic, 2012; Carballido et al., 2017; Canudo et al., 2018; Gorscak y O'Connor, 2019; Mocho et al, 2019). De la misma forma, aunque en posición más derivada dentro de Somphospondyli, se recuperan *Ruyangosaurus*, *Chubutisaurus* y *Wintonotitan*, a diferencia de cuanto obtenido por Carballido et al. (2017), Mannion et al. (2019) Gorscak y O'Connor (2019). Sin embargo, esta topología concuerda con Poropat et al. (2015), Averianov et al. (2018), Simón et al. (2018), que recuperan a *Wintonotitan* como un somfospóndilo no-titanosaurio, o con D'Emic

(2012), Canudo et al. (2018), Simón et al. (2018), Mocho et al. (2019) donde *Chubutisaurus* no se considera como un representante de Titanosauria.

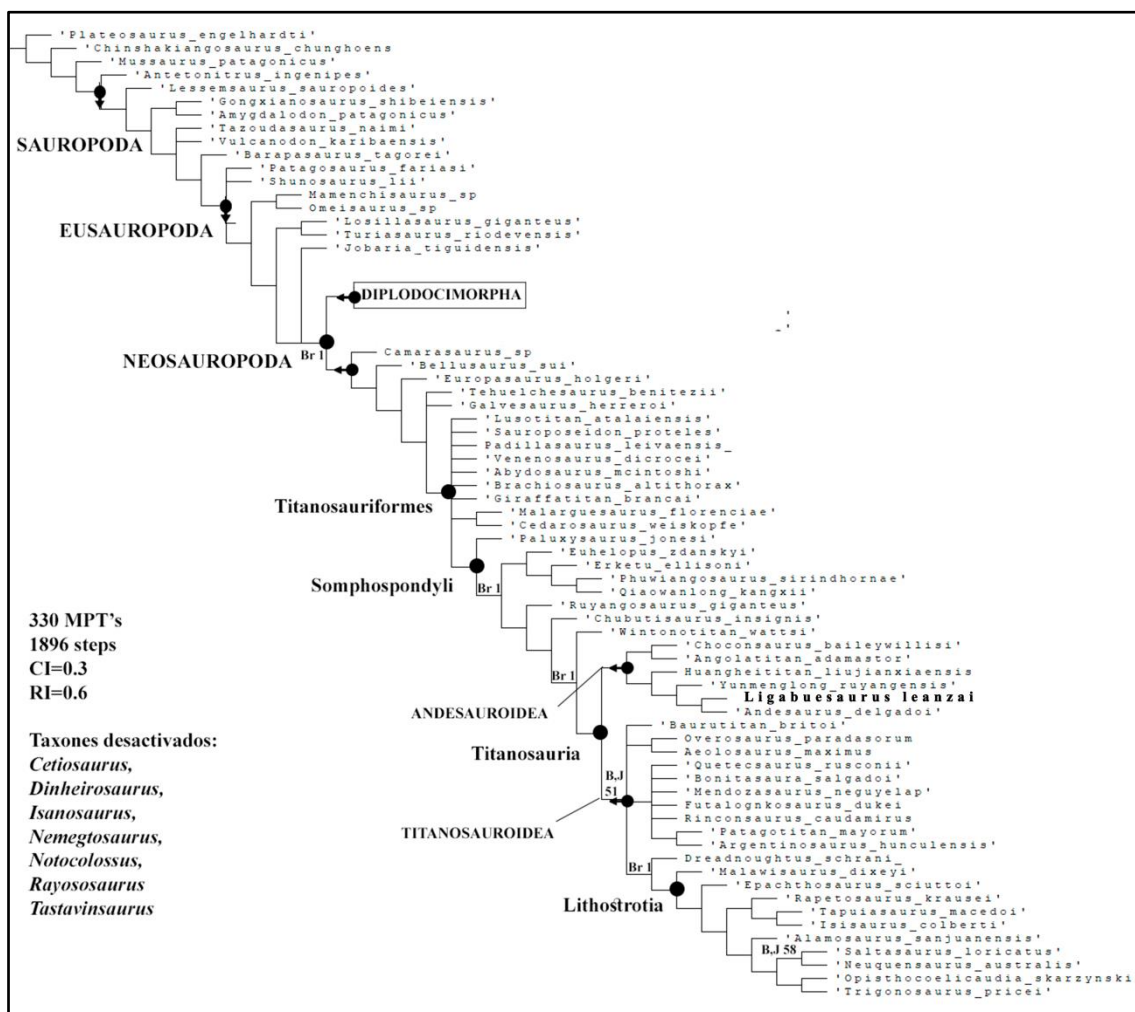


Figura V.64. Consenso estricto reducido con algunos de los clados recuperados en el análisis filogenético presentado en esta tesis, para algunos de los cuales se detallan los valores de las medidas de soporte recuperados y las definiciones basadas en el nodo (*) o en la rama (←). Abrev.: B, índice de Bootstrap; Br, soporte de Bremer. J, índice de Jackknife.

Por lo que concierne el taxón asiático *Ruyangosaurus*, su posición como somfospondilo derivado concuerda con D'Emic (2012) y Averianov y colaboradores (2018), sin embargo, en la mayoría de los trabajos más recientes se recupera dentro de Titanosauria, aunque su posición varía dependiendo de los autores, de titanosaurio basal (Carballido et al., 2017; Canudo et al., 2018; Mannion et al., 2019) a representante de Eutitanosauria (Filippi et al., 2018; Sassani y Bivens, 2017).

A pesar de que el análisis detallado de la composición taxonómica de Titanosauria no representa uno de los objetivos de esta tesis, se considera relevante comentar algunas topologías del clado, sobre todo dentro de Titanosauroida. Según los resultados obtenidos, es posible reconocer dos clados principales que reúnen a los titanosáurios más derivados, de un lado lo que incluye a las formas conocidas como Lognkosauria (Calvo

et al., 2007) y Rinconsauria (Calvo et al., 2007), del otro el clado Lithostrotia (Wilson y Upchurch, 2003). Considerando el primer clado, no se reconoce una distinción entre Lognkosauria y Rinconsauria, como en la mayoría de los trabajos más recientes (Carballido et al., 2017; Canudo et al., 2018; Bandeira et al., 2016; Averianov y Efimov, 2018; Filippi et al., 2018), siendo la mayoría de las formas recuperadas en una politomía. Por otro lado, el clado Lithostrotia es mejor definido, recuperando a *Alamosaurus*, *Saltasaurus*, *Neuquensaurus*, *Tapuiasaurus* y *Trigonosaurus* como titanosaurios más derivados, de forma parecida a la mayoría de los trabajos más recientes (Carballido et al., 2017; Canudo et al., 2018; Simón et al., 2018; Mannion et al., 2019). Sin embargo, en la presente tesis, *Epachthosaurus* se recupera entre los lithostrotios, en concordancia con Averianov y Efimov (2017), Mannion et al. (2019), y Gorscak y O'Connor (2019).

Por último, teniendo en cuenta los resultados filogenéticos obtenidos, la monofilia del clado Titanosauria está soportada por los siguientes caracteres: vértebras caudales anteriores (excluyendo a la primera) procélicas (Carácter n° 231, 3), arcos hemales anteriores con altura del canal hemal alrededor del 50% del largo total del hueso (Carácter n° 270, 1), húmero con fosa supracondilar profunda en la cara posterior de la epífisis distal (Carácter n° 445, 1). A tal respecto, en la sección siguiente se analizarán los caracteres que *Ligabuesaurus* comparte con los otros representantes de Titanosauria y como los mismos se distribuyen dentro de Sauropoda, así como aquellos que de forma homoplásica o apomórfica se encuentran representados en el linaje basal de Andesauroidea.

V.3.1. Mapeo de caracteres comunes

El mapeo de los caracteres sobre el consenso estricto reducido realizado según la metodología expuesta en el Capítulo I (sección I.3.8), permite evidenciar que *Ligabuesaurus* comparte con Titanosauria:

- Dientes con facetas de desgastes marginales solo levemente desarrolladas (Carácter n°112, 1). *Ligabuesaurus* comparte esta condición derivada con varias formas de Titanosauroidea, como *Bonitasaura* (Apesteguía, 2004), *Patagotitan* (Carballido et al., 2017), *Alamosaurus* (Gilmore, 1922) y *Tapuiasaurus* (Zaher et al., 2011); sin embargo, la codificación de este carácter es desconocida por la mayor parte de los neosaurópodos, por lo que la distribución de esta apomorfía es probablemente más amplia, por lo menos dentro del clado. Por otro lado, entre los macronarios la condición derivada se registra únicamente en la forma asiática *Phuwiangosaurus* (Martin et al., 1994), mientras que la

condición plesiomórfica se recupera entre los saurópodos basales, los eusaurópodos, y la mayor parte de los macronarios. Entre los titanosaurios, se recupera como reversión en *Choconsaurus* (Simón et al., 2018).

- Vértebras cervicales con parapófisis mediamente desarrolladas, tanto que las costillas cervicales son desplazadas ventralmente aproximadamente cuanto la mitad del alto del centro (Carácter n°122, 1). *Ligabuesaurus* comparte esta condición con la mayor parte de Titanosauroida, como *Bonitasaura* (Apesteguía, 2004), *Dreadnoughtus* (Lacovara et al., 2014), *Futalognkosaurus* (Calvo et al., 2007), *Mendozasaurus* (González-Riga, 2003), *Overosaurus* (Coria et al., 2011), *Quetecsaurus* (González Riga y Ortiz, 2014), *Alamosaurus* (Gilmore, 1922), *Rapetosaurus* (Curry Rogers y Forster, 2001) y *Trigonosaurus* (Campos et al., 2005); sin embargo, la codificación de este carácter es desconocida por la mayor parte de los Titanosauriformes, por lo que la distribución de esta apomorfía es probablemente más amplia, por lo menos dentro del clado. Dentro de Andesauroida el carácter está pobremente codificado, registrándose solo en *Choconsaurus* (Simón et al., 2017), que a diferencia de *Ligabuesaurus*, presenta la condición derivada alternativa: “parapófisis bien desarrolladas, amplias y ventralmente dirigidas, tanto que las costillas cervicales son desplazadas ventralmente más que la altura del centro” (Carácter n° 122, 2), como *Patagotitan* (Carballido et al., 2017). Fuera de Titanosauria, *Ligabuesaurus* comparte la condición de forma convergente con algunas formas de Flagellicaudata, como *Barosaurus* Marsh, 1890 y la mayor parte de los dicreosáuridos, como *Amargasaurus* (Salgado y Bonaparte, 1991), *Dicraeosaurus* (Janensch, 1914) y *Brachytrachelopan* (Rauhut, 2005).

- Vértebras cervicales con relación altura y ancho del centro vertebral, medido del cótilo, menor a 0.7 (Carácter n°132, 3). *Ligabuesaurus* comparte esta condición con la mayor parte de los titanosauroides como *Alamosaurus* (Gilmore, 1922), *Dreadnoughtus* (Lacovara et al., 2014), *Malawisaurus* (Haughton, 1928), *Neuquensaurus* (Lydeker, 1893), *Overosaurus* (Coria et al., 2011), *Saltasaurus* (Bonaparte y Powell, 1980), *Rapetosaurus* (Curry Rogers y Forster, 2001) y *Trigonosaurus* (Campos et al., 2005); sin embargo, la codificación de este carácter es desconocida para la mayor parte de los Titanosauriformes, por lo que no se puede excluir una más amplia distribución de esta apomorfía, por lo menos dentro del clado. Entre los andesauroides, *Choconsaurus* (Simón et al., 2017) presenta la misma condición que *Ligabuesaurus*. Por otro lado, fuera de Titanosauria, la condición derivada se registra exclusivamente en el euhelopodide

Phuwiangosaurus (Martin et al., 1994), y en el sonfospóndilo derivado *Ruyangosaurus* (Lü et al., 2009).

- Vértebras cervicales posteriores con espina neural fuertemente expandida lateralmente, igual o más que el ancho del centro vertebral (Carácter n°150, 2). *Ligabuesaurus* comparte esta condición con algunas formas de titanosaurios, como *Alamosaurus* (Gilmore, 1922), *Bonitasaura* (Apesteguía, 2004), *Futalognkosaurus* (Calvo et al., 2007), *Mendozasaurus* (González Riga, 2003). La condición plesiomórfica es la más distribuida dentro de Sauropoda, mientras que la restante condición apomórfica (i.e., espina neural expandida lateralmente, pero no tanto como el ancho del centro vertebral) se recupera en el neosaurópodo basal *Haplocanthosaurus* (Hatcher, 1903b) y en varias formas de titanosaurios derivados, como *Malawisaurus* (Haughton, 1928) y *Overosaurus* (Coria et al., 2013).

- Vértebras dorsales con espinas neurales simple, sin fosa media simple a lo largo de la espina neural (Carácter n° 166, 1). Esta condición es ampliamente distribuida entre los titanosaurios, desconociéndose solamente en algunos titanosauroides (*Baurutitan* Kellner et al., 2005, *Rinconsaurus* Calvo y González Riga, 2003, *Aeolosaurus* Powell, 1986) y algunos andesauroides (*Huanghetitan* You et al., 2006, *Yunmenglong* Lü et al., 2013 y *Angolatitan* Mateus et al., 2011). Fuera del clado, este carácter se encuentra en *Shunosaurus* Dong et al., 1983, varios sauropodomorfos y saurópodos basales, en *Wintonotitan* (Hocknull et al., 2009) y algunas formas de Flagellicaudata (*Leinkupal* Gallina et al., 2014 y los dicreosáuridos *Amargasaurus* Salgado y Bonaparte, 1991, *Dicraeosaurus* Janensch, 1914, y *Brachytrachelopan* Rauhut, 2005); esta amplia distribución permite considerar esta condición como plesiomórfica dentro de Sauropoda, retenida en varias formas de neosaurópodos en general y de titanosaurios en particular. Por otro lado, la condición apomórfica se registra en algunas formas de saurópodos basales, y en la mayor parte de Eusauropoda y Neosauropoda.

- Orientación de la lámina escapular respecto a la articulación escápulo-coracoides con un ángulo de aproximadamente 45° (Carácter n° 275, 1). Esta condición está compartida por la mayoría de los titanosaurios; sin embargo, es desconocida para la mayor parte de los titanosauroides, por lo que su distribución es probablemente más amplia, por lo menos dentro del clado. Fuera de Titanosauria, esta condición está presente en *Chubutisaurus* (Del Corro, 1975) y de forma convergente en *Supersaurus* (Jensen, 1985). Por otro lado, la condición plesiomórfica está ampliamente distribuida en los

restantes saurópodos en los cuales están preservadas las porciones de la escápula correspondientes.

- Orientación de la articulación glenoidea fuertemente inclinada medialmente (Carácter n° 285, 1). Esta condición está presente en la mayoría de los titanosaurios, incluyendo a *Ligabuesaurus*. Fuera del clado, se registra en *Phuwiangosaurus* (Martin et al., 1997) y, de forma convergente, en *Apatosaurus* (Marsh, 1877).

- Margen lateral del húmero recto hasta la mitad del hueso o más (Carácter n° 307, 2). A pesar de ser desconocido en varios titanosaurios, *Ligabuesaurus* comparte este carácter con la mayoría de los Titanosauria. Fuera del clado, húmeros con márgenes laterales rectos por más de la mitad de los huesos se registran en *Chubutisaurus* (Del Corro, 1975) y, de forma convergente, en *Comahuesaurus* (Carballido et al., 2012). Por otro lado, la presencia de un margen lateral recto hasta el tercio proximal del hueso está presente en la mayoría de los Titanosauriformes, y, de forma convergente, en *Lavocatisaurus* (Canudo et al., 2018) y *Tazoudasaurus* (Allain et al., 2004).

- Vértebras caudales anteriores y medias con pequeños y superficiales forámenes vasculares en la cara lateral y ventral del centro (Carácter n° 438, 1). *Ligabuesaurus* comparte este carácter derivado con la mayoría de los andesauroideos y de los lithostrotios. Fuera del clado, se registra en *Lusotitan* (Lapparent y Zbyszewski, 1957), *Giraffatitan* (Janensch, 1914), y, de forma convergente, en los flagellicaudados *Suuwassea* (Harris y Dodson, 2004) y *Apatosaurus* (Marsh, 1877). Sin embargo, la codificación de este carácter es desconocida en varios neosaurópodos, por lo que no se excluye una distribución más amplia y diversificada de esta apomorfía, por lo menos dentro del clado. Por otro lado, la ausencia de estos forámenes vasculares se registra en la mayor parte de los saurópodos, y, como reversión, en *Trigonosaurus* (Campos et al., 2005) y en el grupo Lognkosauria+Rinconsauria (Carballido et al., 2017).

- Húmero con fosa supracondilar en la cara posterior de la epífisis distal marcadamente cóncava entre las crestas condilares laterales y medianas verticales y prominentes (Carácter n° 445, 1). A pesar de ser desconocida para la mayoría de los representantes del grupo Lognkosauria+Rinconsauria (Carballido et al., 2017), la presencia de esta condición está ampliamente distribuida dentro de Titanosauria. Fuera del clado, *Ligabuesaurus* comparte esta condición con *Paluxysaurus* (Rose, 2007) y *Giraffatitan* (Janensch, 1914), y, de forma convergente, con los dicreosáuridos *Amargasaurus* (Salgado y Bonaparte, 1991) y *Suuwassea* (Harris y Dodson, 2004). Por otro lado, la condición plesiomórfica se encuentra distribuida entre los saurópodos

basales, los eusaurópodos y los macronarios basales, mientras que para la mayoría de los diplodocoideos y Titanosauriformes predominan las entradas faltantes.

V.3.2. Hipótesis alternativas

Con el objetivo de evaluar el costo evolutivo que implicaría una posición alternativa de *Ligabuesaurus* respecto a la obtenida con los análisis filogenéticos presentados anteriormente, a continuación, se detallan los resultados forzando las monofilias de diferentes clados de Sauropoda incluyendo alternativamente al taxón de Cerro de los Leones. Para lograr con este objetivo se compara el resultado más parsimonioso del análisis filogenético obtenido (1896 pasos evolutivos), con aquellos forzando las posiciones alternativas de *Ligabuesaurus* como representante de Somphospondyli y Lognkosauria.

- ***Ligabuesaurus* como Somphospondyli basal**

Teniendo en cuenta la presencia de algunos caracteres compartidos (por ej., superficie articular distal del fémur con cóndilo tibial más prominente que el fibular en vista anterior, car. 350, 1; vértebras dorsales anteriores y medias con foramen neumático lateral con margen posterior agudo, car. n° 169, 1; ausencia de “fosa ciega” en las caras laterales de las vértebras caudales anteriores y medias, car. n° 228, 0, margen acromial de la lámina escapular fuertemente divergente posteriormente y de perfil triangular, car. n° 277, 0) y los resultados obtenidos por diferentes autores que recuperan a *Ligabuesaurus* como representante de la base de Somphospondyli (González Riga et al., 2009; Carballido et al., 2011, D’Emic, 2012), se pone a prueba la hipótesis alternativa de *Ligabuesaurus* como representante de Somphospondyli basal forzando su posición como taxón hermano de *Paluxysaurus*. Realizando la búsqueda heurística correspondiente mediante el “force constraints” de *Ligabuesaurus* en el nudo que incluye a *Paluxysaurus* y *Tastavinsaurus*, se obtienen 71 MPTs de 1911 pasos. A pesar de compartir un carácter apomórfico con *Paluxysaurus* (e.g., car. 445, 1), *Ligabuesaurus* no comparte unos caracteres considerados sinapomórficos con *Tastavinsaurus* y *Paluxysaurus* (i.e., Carácter n°237, 371, y 424), por lo que su posición alternativa como Somphospondyli basal requiere 15 pasos evolutivos extra respecto a la de *Ligabuesaurus* como representante de Andesauroidea (1896 pasos) Por lo tanto, teniendo en cuenta el principio cladístico de la parsimonia, se rechaza la hipótesis alternativa de considerar a *Ligabuesaurus* como un representante de Somphospondyli basal.

- ***Ligabuesaurus* como Lognkosauria**

Teniendo en cuenta la presencia de algunos caracteres derivados compartidos con *Patagotitan* (Caracteres n° 166, 275, 285, 307, y 445) y el resultado obtenido por Gorscak y O'Connor (2019) donde *Ligabuesaurus* se recupera como titanosauroideo derivado, se pone a prueba la hipótesis alternativa de *Ligabuesaurus* como representante basal del clado Lognkosauria, forzando su posición como taxón hermano de *Patagotitan*. Realizando la búsqueda heurística correspondiente mediante el “*force constraints*” de *Ligabuesaurus* en el nudo que incluye a *Argentinosaurus*, *Patagotitan* y *Ligabuesaurus*, se obtienen 71 MPTs de 1911 pasos. A pesar de los caracteres apomórficos compartido con *Patagotitan*, *Ligabuesaurus* no comparte la mayoría de los caracteres sinapomórficos a soporte del supuesto caldo que incluye a *Patagotitan* y *Argentinosaurus* (i.e., Carácter n°173, 174, 176, y 196), siendo la presencia de la articulación accesoria hipósfeno-hipantro en las vértebras dorsales medias el único carácter apomórfico compartido entre *Ligabuesaurus*, *Patagotitan* y *Argentinosaurus*. Esta condición se refleja en el análisis filogenético que demuestra cuanto la diferencia entre la posición de *Ligabuesaurus* como representante de Andesauridae (1896 pasos) y la alternativa (*Ligabuesaurus* como Lognkosauria) sea relevante, siendo marcada por 15 pasos evolutivos. Por lo tanto, teniendo en cuenta el principio cladístico de la parsimonia, se rechaza la hipótesis alternativa de considerar a *Ligabuesaurus* como un Lognkosauria.

V.4. Caracteres diagnósticos de *Ligabuesaurus* y comparaciones con otros Andesauridae

El estudio de los materiales tipo atribuidos a *Ligabuesaurus* ha permitido detectar una serie de caracteres morfológicos que evidencia una fuerte semejanza con los representantes incluidos en el clado Titanosauria. Por otro lado, los análisis filogenéticos desarrollados en esta tesis han recuperado a *Ligabuesaurus* como taxón hermano de *Andesaurus*, dentro de Andesauridae, clado basal de Titanosauria. En esta sección se discuten las modificaciones aportadas a la diagnosis original de *Ligabuesaurus* y se comparan los elementos de los diferentes representantes de Andesauridae en común con *Ligabuesaurus*, a fin de evidenciar los caracteres que permiten distinguir a estas formas de titanosaurios basales.

V.4.1. Comentarios sobre la revisión de la diagnosis de *Ligabuesaurus*

La revisión de la osteología de *Ligabuesaurus* permitió modificar el conjunto de caracteres diagnósticos originalmente evidenciado Bonaparte y colaboradores (2006). A continuación, se detallan las evidencias que justifican la eliminación del carácter autapomórfico n°4 de la diagnosis original (i.e., “vértebras cervicales posteriores y dorsales anteriores con lámina prespinal (prsl) reducida”), así como aquellas relativas a la unicidad del nuevo carácter acá propuesto a soporte de la validez taxonómica de *Ligabuesaurus*. A tal respecto se elimina de la diagnosis el último carácter autapomórfico originalmente propuesto por Bonaparte y colaboradores (2006), en cuanto en la vértebra cervical posterior MCF-PVPH-233/02 la lámina prespinal (prsl) es ausente, mientras que una lámina muy reducida está presente en la porción apical de la cara anterior de la espina de la vértebra dorsal anterior MCF-PVPH-233/03. Sin embargo, en la vértebra dorsal anterior MCF-PVPH-908, en mejores condiciones de preservación que MCF-PVPH-233/03, la lámina prespinal (prsl) no es reducida, sino que representada por una lámina prominente y angosta, bien desarrollada desde la base hasta el ápice de la espina neural. De esta forma, el carácter “presencia de una lámina prespinal rudimentaria en las espinas de las cervicales posteriores y dorsales anteriores” no se considera pertinente con el material de *Ligabuesaurus*.

Por otro lado, se incluye en la nueva diagnosis a un nuevo carácter autapomórfico relativo a la morfología de los coracoides, la cual, a pesar de haber sido descrita detalladamente en la sección de la osteología (ver V.2, pag. 251-253), es acá discutida a fin de evidenciar su unicidad entre los Sauropoda.

4. En *Ligabuesaurus* la cara anterior y la posterior del coracoides forman ángulos rectos con la cara ventral, confiriendo a la mitad ventral del coracoides una forma cuadrangular en vista lateromedial (fig. V.65). Como detallado en la sección de la descripción y comparación, los coracoides son huesos del cinturón escapular que presentan distintas formas dentro de Sauropoda, sobre todo en vista lateromedial. De hecho, entre los saurópodos basales se registran coracoides de forma redondeada u ovalada en vista lateral (Upchurch y Martin, 2003), mientras que la mayoría de los Titanosauriformes presenta coracoides a medialuna (*Cedarosaurus*, *Giraffatitan*, *Uberabatitan*, *Euhelopus*); por otro lado, los coracoides de los titanosaurios derivados suelen presentar un perfil más bien rectangular en vista lateral, como en *Opisthocoelicaudia* o *Saltasaurus*. En *Ligabuesaurus* los coracoides (MCF-PVPH-

261/05-06) son de forma a medialuna, sin embargo, la mitad ventral del hueso es rectangular en cuanto los márgenes anterior y posterior forman ángulos rectos con la cara ventral, condición única dentro de Sauropoda (fig. V.65).

A tal respecto, la morfología del coracoides de *Ligabuesaurus* se asemeja a la de *Tapuiasaurus*, taxon del Aptiano de Brazil, sin embargo, en MZSP-PV 807 solamente la cara anterior del coracoides forma un ángulo recto con la cara ventral (Zaher et al., 2011), mientras que la posterior lo forma de aproximadamente 120° por ser más divergente posteriormente que en *Ligabuesaurus*.

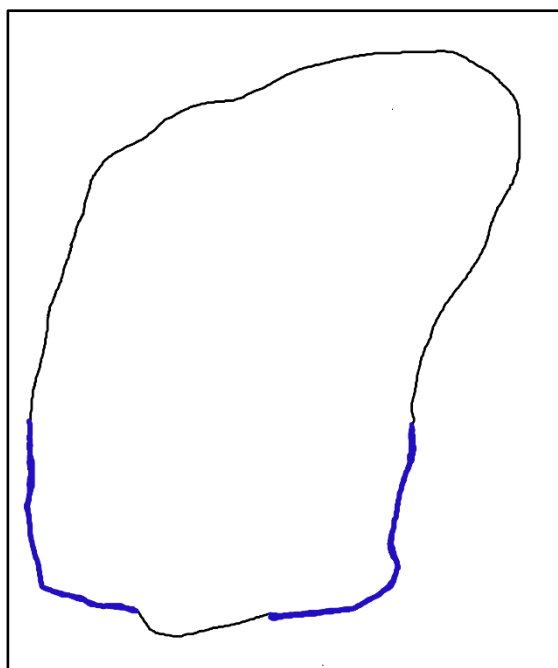


Figura V.65. Imagen representativa de la Autapomorfía 4 de Ligabuesaurus con el dibujo de línea del coracoides MCF-PVPH-261/05 en vista lateral.

V.4.2. Comparación con otro Andesauridae

- **Comparación con *Andesaurus delgadoi* Calvo y Bonaparte, 1991.** Este taxón del Cretácico Superior temprano de Patagonia fue formalizado sobre la base de una serie de elementos postcraneanos (MUCPv-132), de los cuales las vértebras dorsales posteriores, las costillas, las vértebras caudales anteriores, el húmero, el pubis y el fémur pueden ser comparados con los materiales tipo de *Ligabuesaurus*.

Las vértebras dorsales posteriores de *Andesaurus* son opistocélicas, de estructura neumática interna de tipo camelada, y con forámenes neumáticos laterales ubicados en el margen dorsal del cuerpo y dentro de fosas profundas con márgenes bien definidos, de los cuales el dorsal convexo y el posterior acuminado, como en *Ligabuesaurus*. De la misma forma, estos taxones comparten centros con caras ventrales arqueadas dorsalmente en vista transversal y superficies ventrales convexas transversalmente. Además, las

espinas neurales son altas, aproximadamente dos veces el alto del centro, levemente inclinadas posteriormente y más anchas transversalmente que largas anteroposteriormente en ambos taxones. Por último, *Ligabuesaurus* presenta una articulación accesoria hipósfeno-hipantro, láminas espinoprezigapofisiales (spdl), prespinales (prsl), y centrodiapofisiales posteriores (pcdl) bifurcadas, mientras que faltan fosas medias, todas condiciones compartidas con *Andesaurus*. Sin embargo, la lámina prespinal (prsl) es angosta y lisa, y está presente a lo largo de toda la espina neural de las vértebras dorsales posteriores de *Andesaurus*, mientras que en *Ligabuesaurus* resulta más ancha, de superficie rugosa, y limitada a la porción ventral de la espina.

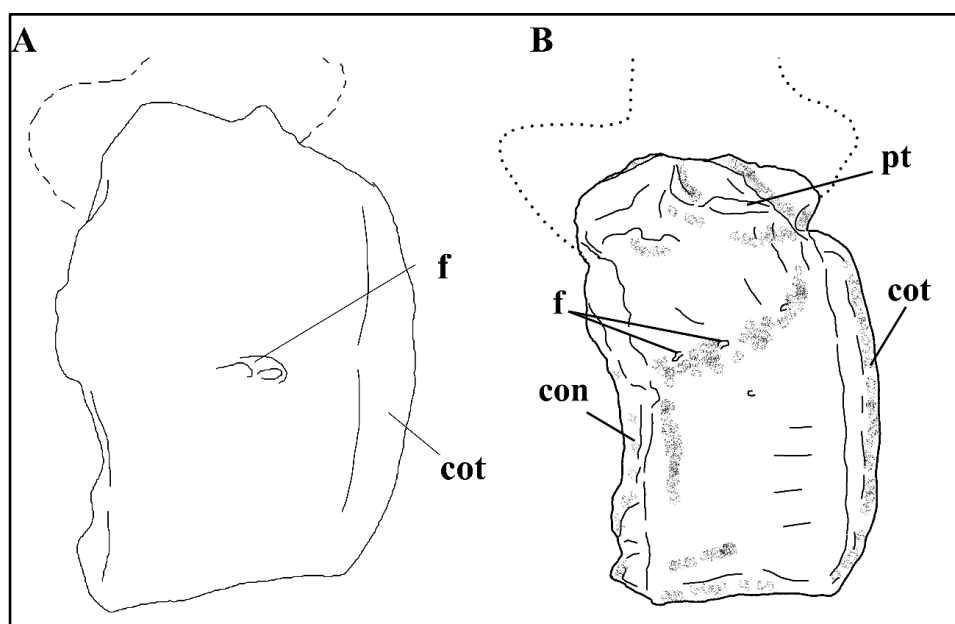


Figura V.66. Comparación entre la vértebra caudal anterior Ca-02 (A) de *Andesaurus* (Calvo y Bonaparte, 1991) y la de *Ligabuesaurus* Ca-02? MCF-PVPH-261/16 en vista lateral (B). Modificada de Mannion y Calvo, 2011. Abrev.: con, cóndilo; cot, cotilo; f, foramen; pt, proceso transversal. No en escala.

Las costillas dorsales de *Ligabuesaurus* presentan vástagos comprimidos anteroposteriormente, y son tabulares, como en *Andesaurus*. Sin embargo, en este taxón del Cretácico Superior las costillas no presentan evidencias de algún tipo de neumaticidad, ni en forma de forámenes ni de estructura interna, mientras que en *Ligabuesaurus* las porciones proximales presentan estructuras de tipo “camellata”. A tal respecto, teniendo en cuenta que la neumaticidad en las costillas dorsales de los saurópodos es registrada en los elementos más anteriores (Wilson & Sereno, 1998; Wilson, 2002), no se excluye que las costillas referibles a *Andesaurus* sean más posteriores que las conocidas para *Ligabuesaurus*.

Las vértebras caudales anteriores de *Ligabuesaurus* y *Andesaurus* comparten centros compactos, levemente procélicos y forámenes vasculares en las caras laterales del

centro, mientras que difieren por la morfología de la cara ventral y del aspecto del centro en vista lateral. De hecho, en el taxón de Cerro de los Leones el centro es comprimido anteroposteriormente en vista transversal, y la cara ventral es convexa, mientras que en *Andesaurus* (Fig. 66) la cara lateral es más bien cuadrangular y la cara ventral es cóncava y delimitada por delgadas crestas laterales.

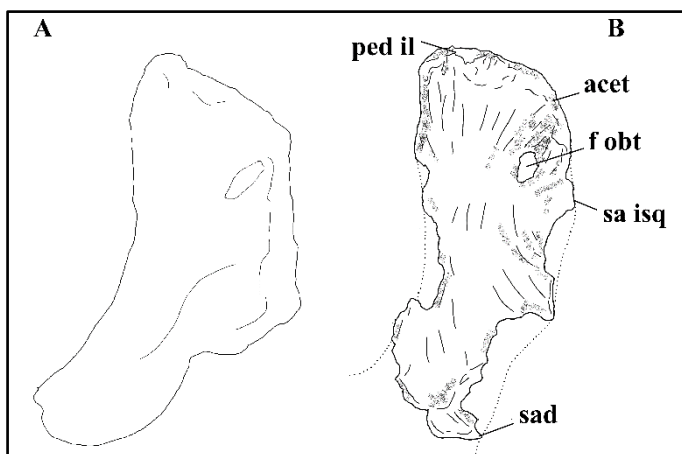


Figura V.67. Comparación entre el pubis MUCPv-132 (A) de *Andesaurus* (Calvo y Bonaparte, 1991) y de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-261/09 en vista lateral (B). Modificada de Mannion y Calvo, 2011. Abrev.: acet, acetábulo; f obt, foramen obturador; ped il, pedúnculo iliaco; sa isq, superficie articular isquiática; sad, supercie articular distal. No en escala.

Entre los elementos apendiculares, el húmero de *Ligabuesaurus* presenta una diáfisis media de forma elíptica en sección transversal, una epífisis distal expandida transversalmente respecto a la diáfisis media y una fosa supracondilar profunda y delimitada por crestas condilares prominentes, mientras que en *Andesaurus* la sección transversal es comprimida

anteroposteriormente, la epífisis distal es solo levemente expandida respecto a la diáfisis y las crestas condilares no forman los procesos prominentes posteriormente presentes en *Ligabuesaurus*.

El pubis de *Ligabuesaurus* presenta una superficie dorsal levemente convexa, una cara anterior levemente cóncava en vista transversal y un foramen obturador de aspecto ovalado, mientras que en *Andesaurus* (Fig. V.67) la cara dorsal es mayormente recta, la cara anterior es levemente convexa y el foramen obturador es elíptico. Por otro lado, los dos taxones comparten pubis sin un proceso ambiens prominente.

Por lo que concierne el fémur, las condiciones de preservación del fémur izquierdo atribuido a *Andesaurus* no permiten otras comparaciones que la presencia de una diáfisis media de forma elíptica en sección transversal, como en *Ligabuesaurus*.

Por último, la diagnosis revisada de *Andesaurus* presentada por Mannion y colaboradores (2011) reconoce su validez taxonómica sobre la base de las siguientes cinco autapomorfías: 1) vértebras dorsales posteriores con espina neural dos veces más alta que la altura del centro, 2) vértebras caudales anteriores-medias de aspecto cuadrangular en vista lateral, 3) vértebras caudales anteriores-medias con fosa elíptica en

la mitad anterior del centro y en proximidad del margen dorsal, 4) cresta a lo largo de la cara ventral de la diáfisis media del metacarpiano I, cerca del margen medioventral, 5) cresta medioventral prominente a lo largo de la mitad distal del metacarpiano V. A tal propósito, la combinación de autapomorfías y de caracteres apomórficos y plesiomórficos detectada en *Andesaurus* no está presente en *Ligabuesaurus*, así como en el taxón del Cretácico Superior de Patagonia no se registra la presencia de ninguna de las autapomorfías evidenciada en el holotipo de *Ligabuesaurus*

- **Comparación con *Yunmenglong ruyangensis* Lü, Xu, Pu, Zhang, Zhang, Jia, Chang, Zhang, Wei, 2013.** Entre los materiales tipo referibles a este taxón del Aptiano-Albiano de China, las vértebras cervicales posteriores, las cuatro vértebras caudales anteriores, y el fémur pueden ser comparados con los materiales de *Ligabuesaurus*.

Las vértebras cervicales posteriores de *Yunmenglong* son opistocélicas, de estructura interna camellata y con forámenes neumáticos laterales reducidos en la cara anterolateral de los centros, como en *Ligabuesaurus*. De la misma forma, los dos andesáuridos comparten centros con quillas ventrales reducidas, arcos neurales relativamente bajos (i.e., altura del arco neural menos que la mitad que la altura del centro), y espinas neurales con caras anterior y posterior paralelos, mientras que el taxón de China difiere de

Ligabuesaurus por presentar la

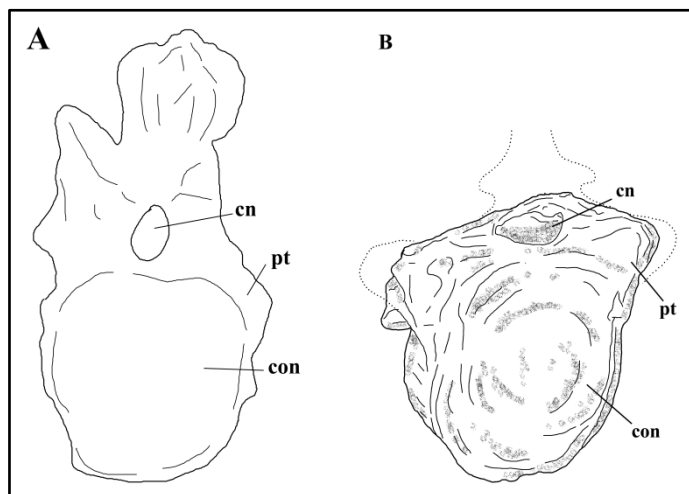


Figura V.68. Comparación entre la vértebra caudal anterior (A) de *Yunmenglong* (Lü et al., 2013) y la de *Ligabuesaurus* MCf-PVPH-261/16 en vista anterior (B). Modificado de Lü et al., 2013. Abrev.: cn, canal neural; con, cóndilo; pt, proceso transverso. No en escala.

mitad anterior de la cara ventral del centro cóncava, la espina neural baja y angosta, una lámina intrapostzigapofisial (tpol) y un proceso triangular aliforme en la espina neural.

Las costillas dorsales de ambos taxones son de forma de “tabla” y no presentan forámenes en la porción proximal, sin embargo, en el taxón de Cerro de los Leones las costillas dorsales presentan estructura interna neumática, no registrada en *Yunmenglong*. Por lo que concierne a las vértebras caudales, *Yunmenglong* (Fig. V.68) presenta centros compactos, con pequeños forámenes vasculares en la cara lateral y sin crestas

ventrolaterales, como en *Ligabuesaurus*, mientras que se diferencia del taxón de Cerro de los Leones por ser levemente anficélicos y tener una superficie ventral cóncava.

Por otro lado, el fémur del taxón del Cretácico Inferior de China (Fig. V.69) difiere de los fémures referidos a *Ligabuesaurus* por varios caracteres. De hecho, el fémur de *Yunmenglong* es más robusto, presenta una cabeza articular más dirigida dorsalmente y una protuberancia lateral más pronunciada que el taxón de Cerro de los Leones. Además, el cóndilo tibial es más prominente que el fibular en *Ligabuesaurus* en vista anterior, mientras que en *Yunmenglong* es el fibular el más prominente.

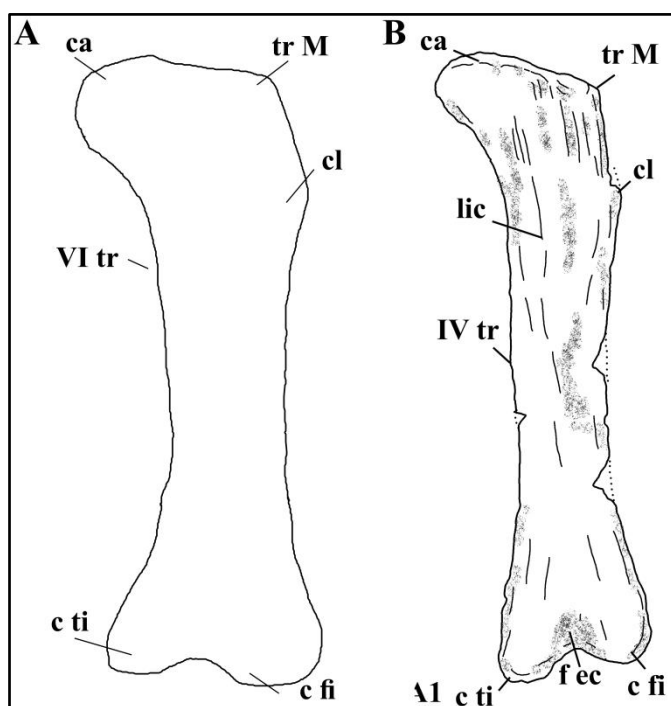


Figura V.69. Comparación entre el fémur (A) de *Yunmenglong* (Lü et al., 2013) y de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-261/12 en vista anterior (B). Modificado de Lü et al., 2013. Abrev.: c fi, cóndilo fibular; c ti, cóndilo tibial; ca, cabeza articular; cl, comba lateral; f ec, fosa intercondilar; lic, línea intermuscularis cranialis; IV tr, cuarto trocánter. No en escala.

más profunda; vértebra dorsal con canal neural de forma triangular en vista posterior y ubicada dentro de una concavidad delimitada por la lámina centropostzigapofisial y el margen dorsal del canal neural; vértebras caudales con ápice de la espina neural de forma redondeada y superficie rugosa, sin fosa postespinal.

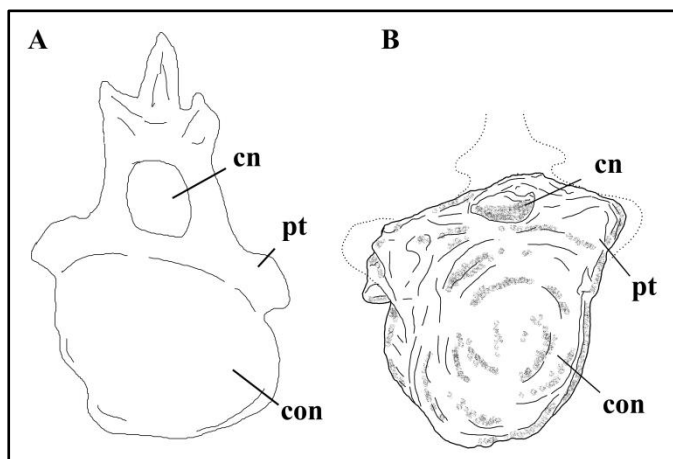
A pesar de que algunos de estos caracteres presentan una amplia distribución dentro de Neosauropoda (e.g., vértebras cervicales elongadas, presencia de dos fosas en la cara lateral, la anterior más superficial que la posterior), la combinación registrada en *Yunmenglong* no está presente en *Ligabuesaurus* ni en ningún otro saurópodo, así como

Por último, *Yunmenglong* fue formalizado sobre la base de la siguiente combinación única de caracteres: axis con un foramen neumático lateral y una fosa por debajo de la base de la diapófisis; axis con lámina centroparapofisial paralela al eje principal del hueso; axis con parapófisis ubicada en la mitad del centro; vértebras cervicales extremadamente elongadas, vértebras cervicales postaxis con epipófisis alargadas y a forma de “varilla”; vértebras cervicales con dos fosas en una depresión en la cara lateral del centro, de la cuales la posterior

el taxón del “Medio” de China no presenta ninguno de los caracteres autapomórficos detectados en el holotipo de *Ligabuesaurus*.

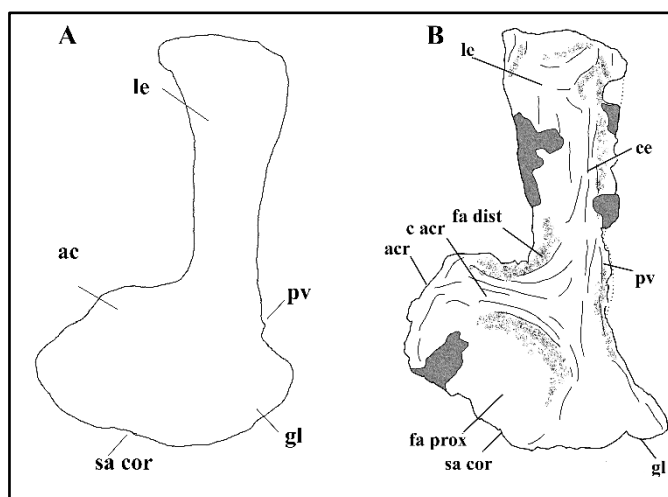
- **Comparación con *Huanghetitan liujiaxiaensis* You, Li, Zhou, Ji, 2006.** Este género del Cretácico “Medio” de China se conoce por dos especies: *H. liujiaxiaensis* y *H. ruyangensis*.

En esta tesis se seleccionó *H. liujiaxiaensis*, procedente de niveles del Albiano para su inclusión dentro del análisis filogenético. Esta forma está conocida por algunos elementos postcraneanos, de los cuales la vértebra caudal anterior, el coracoides y la escápula



representan los únicos elementos comparables con *Ligabuesaurus*.

Las vértebras caudales anteriores de ambos taxones presentan centros compactos, sin crestas ventrolaterales ni forámenes neumáticos laterales, sin embargo, *Huanghetitan* difiere del taxón de Cerro de los Leones por presentar centro anfiplático, superficie ventral cóncava, procesos trasversos poco desarrollados y reducidos al centro, y fosas



ciegas en las caras laterales del centro (Fig. V.70).

La escápula de *Huanghetitan* (Fig. V.71) recuerda a la de *Ligabuesaurus* en la morfología del proceso acromial, la orientación de la lámina escapular, y por la inclinación de la superficie articular escápuloacoracoides, mientras que las mismas difieren por el tamaño y el desarrollo del proceso acromial, la expansión

distal de la lámina escapular y el desarrollo del proceso proximoventral, este último más alargado proximodistalmente en *Ligabuesaurus*.

Por otro lado, el coracoides de *Huanghetitan* (Fig. V.72) presenta algunas semejanzas con los coracoides de *Ligabuesaurus*, como el largo proximodistal menor que el largo de la articulación escápuloacoracoides, presencia de labio infraglenoidal, glenoide prominente lateralmente y el margen anteroventral de aspecto redondeado, sin embargo el coracoides de *Huanghetitan* presenta una forma más redondeada, comprimida dorsoventralmente, una superficie glenoidea más reducida anteroposteriormente y un labio infraglenoidal menos prominente que en *Ligabuesaurus*.

Por último, *Huanghetitan* vino formalizado por Lü y colaboradores (2006) sobre la base de dos autapomorfías: presencia de espinas sacras más bajas que la altura del centro, y espinas sacras más anchas que altas. En cuanto estos caracteres únicos se limitan a morfologías de las vértebras sacras, no pueden compararse con el material asignado a *Ligabuesaurus*, sin embargo, en el taxón del Cretácico “Medio” de China no se registra ninguno de los caracteres autapomórficos evidenciados en *Ligabuesaurus*.

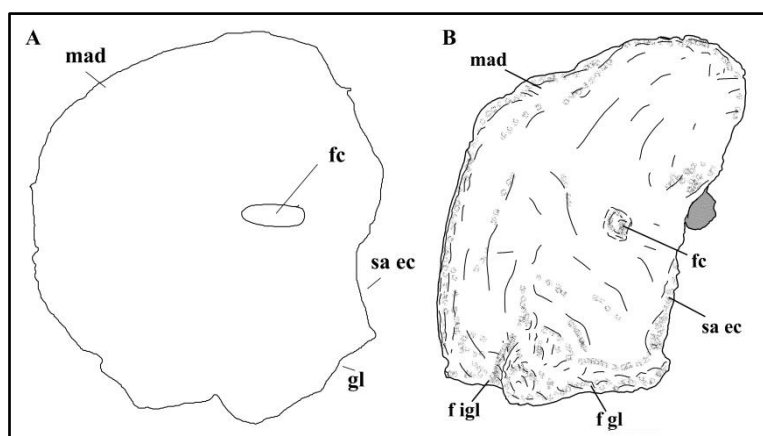


Figura V.72. Comparación entre el coracoides (A) de *Huanghetitan* (You et al., 2006) y de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-261/05 en vista mediana (B). Modificada de You et al., 2006. Abrev.: f gl, fosa del glenoide; f igl, fosa infraglenoidea; fc, foramen del coracoides; mad, margen anterodorsal; sa ec, superficie articular escápuloacoracoides. No en escala.

V.5. Discusión

El dinosaurio saurópodo *Ligabuesaurus leanzai* Bonaparte et al., 2006 representa uno de los taxones más completos y mejor preservados del Cretácico Inferior, por lo menos de Gondwana. Además, la reevaluación de su osteología y la consecuente reconstitución de sus materiales tipo permitieron reconsiderar su diagnosis y resaltar la importancia de *Ligabuesaurus* en el estudio de la evolución temprana de Titanosauria, uno de los clados de Sauropoda globalmente más disperso y más diversificado, especialmente durante el Cretácico Superior (Carballido et al., 2017; Mannion et al.,

2019). La validez taxonómica de *Ligabuesaurus* está suportada por la presencia de seis autapomorfías (sección V.1), mientras que una combinación de caracteres diagnósticos demuestra sus afinidades con el clado Titanosauria. A tal propósito, este taxón de Cerro de los Leones comparte varias de las sinapomorfías propuestas para Titanosauria: vértebras dorsales con foramen neumático lateral incluido en una profunda fosa (Bonaparte y Coria, 1993), vértebras caudales anteriores levemente procélicas (Salgado et al., 1997), vértebras caudales anteriores con pequeños forámenes vasculares en la cara lateral (Mannion y Calvo, 2011), húmero con margen próximo-lateral de aspecto cuadrangular en vista antero-posterior (Upchurch, 1999, Wilson, 2002), húmero con amplia fosa supracondilar en la cara posterior de la epífisis distal (Upchurch et al., 2004), pubis con superficie articular con el ilion comprimida transversalmente y alargada antero-posteriormente (Mannion y Calvo, 2011), así como la superficie articular escapulo-coracoides inclinada respecto al eje principal de la escápula y las superficies dorsales de la escápula y del coracoides aproximadamente a la misma altura en vista transversal (Upchurch, 1998). Por otro lado, *Ligabuesaurus* no presenta caracteres apomórficos propios de clados de Titanosauria más derivados, como Rincosauria, Lognkosauria, Lithostrotia o Saltosauridae (Carballido et al., 2017,), tanto que, de acuerdo al análisis cladístico analizado en la sección anterior (5.3), es coherente considerar al taxón de Cerro de los Leones como un representante basal de Titanosauria.

Además, los resultados del análisis filogenético recuperan a *Ligabuesaurus* como taxón hermano de *Andesaurus* (Calvo y Bonaparte, 1991) y demuestran las estrechas relaciones de parentesco con los titanosaurios basales asiáticos *Huanghetitan* (You et al., 2006) y *Yunmenglong* (Lü et al., 2013). Esta atribución parecería concordar con la propuesta por Bonaparte y colaboradores (2006) y así convalidar la hipótesis inicial de la presente tesis; sin embargo, la revisión de *Ligabuesaurus* permite reconsiderar unas conclusiones propuestas en el trabajo original a la luz de los resultados obtenidos.

A tal respecto, Bonaparte y colaboradores (2006) ponen en evidencia una convergencia entre *Ligabuesaurus*, los miembros de la familia de Brachiosauridae y otros Titanosauriformes no-Brachiosauridae más derivados (e.g., *Chubutisaurus*), por el alto valor de la relación largo húmero/largo fémur. Estos autores relacionan la presencia de miembros anteriores relativamente largos respecto a los posteriores con un paralelismo debido a factores adaptativos entre formas de Titanosauriformes y titanosaurios basales, o a un fenómeno de retención de la condición plesiomórfica en formas más derivadas dentro de Titanosauria (Bonaparte et al., 2006). A pesar de la discusión sobre el origen

evolutivo de esta condición, la revisión osteológica del material tipo de *Ligabuesaurus* permitió ratificar la medida calculada por los elementos involucrados, tanto del húmero completo MCF-PVPH-233/10 (en el cual falta parte de la superficie ventral), como del fémur derecho incompleto MCF-PVPH-233/17 (levemente más largo que el izquierdo por alteraciones diagenéticas), para el cual es posible solo aproximar su largo total. Por lo tanto, el valor de la relación del largo total aproximado del húmero MCF-PVPH-233/10 sobre el largo total del fémur MCF-PVPH-261/12 arroja un valor de 0.83, menor a lo presentado por Bonaparte y colegas ($Lh/Lf=0,90$; 2006). Un valor de esta relación comprendido entre 0.6 y 0.9 (carácter n°300, estado 1) es ampliamente distribuida dentro de Eusauropoda y se traduce en una posición de los cuerpos solo levemente inclinada anteriormente debida a la presencia de miembros posteriores de poco más largos que los anteriores. Por otro lado, en el trabajo de formalización del taxón, los autores recuperan a *Ligabuesaurus* y *Phuwiangosaurus* en una politomía y en posición más basal que *Andesaurus*, remarcando una afinidad entre los dos taxones del Cretácico Inferior soportada por la presencia de vértebras cervicales con una fosa espinodiapofisial (sdf) poco marcada o reducida (Bonaparte et al. 2006). Sin embargo este carácter resulta ampliamente distribuido entre los saurópodos y titanosaurios en particular, encontrándose en *Jobaria*, *Saltasaurus*, *Rinconsaurus*, *Bonitasaura*, *Rocasaurus*, *Neuquensaurus*, y *Quetecsaurus*. Por último, los autores consideran a *Ligabuesaurus* y *Phuwiangosaurus* como representantes del clado Titanosauria a pesar de recuperarse en una politomía y en posición más basal que *Andesaurus*, basándose sobre la definición del clado propuesta por Sereno (1998) y posteriormente reconsiderada por Salgado (2003). De hecho, según esta definición basada en la rama, Titanosauria representaría el clado que une a todos los sonfospóndilos más relacionados a *Saltasaurus* que a *Euhelopus*. Siguiendo esta definición, los autores reconocen así cinco sinapomorfías a soporte del clado: presencia de lámina centroparapofisial en las vértebras dorsales posteriores, lámina centrodiapofisial ventralmente bifurcada en la vértebras dorsales posteriores, forámenes neumáticos laterales de forma acuminada en las vértebras dorsales, pubis más largo que el isquion, y proceso posterior del isquion relativamente corto respecto al largo del articulación con el pubis. Sin embargo, el incremento de los trabajos relacionados a la evolución de los titanosaurios registrado en los últimos años (Gorscak y O'Connor, 2016; Carballido et al., 2017; Mannion et al., 2019) ha permitido ampliar el conocimiento sobre la diversidad taxonómica del clado y su complejidad morfológica, así como afinar constantemente el reconocimiento, la distribución y la variabilidad de los caracteres

diagnósticos tanto entre los miembros de Titanosauria como fuera del clado. A tal propósito, con la implementación de estos nuevos estudios es posible afirmar que la distribución de la mayoría de los caracteres reconocidos como sinapomórficos de Titanosauria por Bonaparte y colegas (2006) es más amplia dentro de Sauropoda, o por lo menos no exclusiva de Titanosauria. En particular, por lo que concierne el carácter sobre la presencia de una lámina centroparapofisial en las vértebras dorsales posteriores (Carácter n°35, Bonaparte et al., 2006, de Bonaparte y Coria, 1993), es importante aclarar que desde la formalización sobre la naturaleza y la nomenclatura de las láminas neurales en los saurópodos propuesta por Wilson (1999), en la mayoría de los análisis filogenéticos este carácter se ha reconsiderado a fin de incluir la variabilidad morfológica más amplia riscontrada en la mayor parte de los saurópodos, con el reconocimiento de dos tipos de lámina centroparapofisiales, una anterior (acpl) y una posterior (pcpl). De esta forma, resulta que la presencia de ambas láminas centroparapofisiales es condición ampliamente distribuida dentro de Eusauropoda, mientras que la presencia únicamente de la lámina centroparapofisial anterior (acpl) está presente en algunas formas de eusaurópodos, diplodocoideos y macronarios, especialmente entre los Titanosauriformes basales. Por otro lado, la lámina centroparapofisial posterior (pcpl) está siempre asociada a la presencia de la anterior, a pesar de la condición presente en *Ruyangosaurus* donde la presencia de la lámina centroparapofisial anterior es ambigua (acpl); sin embargo, esta condición es probablemente atribuible más a las condiciones de preservación que a su morfología. Tomando en cuenta la supuesta sinapomorfía de Titanosauria respecto a la lámina centrodiafosal bifurcada ventralmente en las vértebras dorsales posterior (Carácter n°36, Bonaparte et al., 2006, de Salgado et al., 1997), como para el carácter precedente, también esta condición se ha reformulado después del trabajo de Wilson (1999), el cual permitió distinguir una lámina centrodiafosal anterior (acdl) de una posterior (pcdl). Para esta última lámina, en algunas formas de saurópodos se registró la presencia de una lámina accesoria (apcdl) que confiere a la misma un aspecto bifurcado en la porción ventral, en proximidad del centro vertebral. Sin embargo, a diferencia de cuanto definido por Bonaparte y colaboradores (2006), esta condición no es sinapomórfica de Titanosauria, a pesar de estar ampliamente distribuida dentro del clado, sino que se encuentra codificada por la mayor parte de los Titanosauriformes. Considerando el carácter sinapomórfico propuesto por Bonaparte y colegas (2006) respecto a la presencia de un foramen neumático lateral de aspecto acuminado (Carácter n°39, Bonaparte et al., 2006, de Bonaparte and Powell, 1980 y Salgado et al., 1997a), los

resultados del muestreo taxonómico y de caracteres presentados en esta tesis demuestran que esta condición presenta una más amplia distribución, codificándose, fuera de Titanosauria, también en *Leinkupal*, *Galvesaurus*, *Euhelopus*, *Paluxysaurus*, y *Phuwiangosaurus*. Teniendo en cuenta esta distribución, es evidente que esta condición no represente una sinapomorfía de Titanosauria, y que futuros estudios sobre la diversidad y la variabilidad de Titanosauriformes recubrirán un rol fundamental para aclarar la relevancia filogenética de este carácter en la historia evolutiva de dichos clados. Por lo que concierne el carácter relativo al largo del pubis respecto al largo del isquion (Carácter n° 69, Bonaparte et al., 2006, de Salgado et al., 1997), la condición apomórfica, aunque ampliamente distribuida dentro de Titanosauria, es presente en varias formas de Titanosauriformes, como *Giraffatitan*, *Tastavinsaurus*, *Venenosaurus*, *Paluxysaurus* y *Phuwiangosaurus*. Como para los caracteres anteriores, también para este carácter la condición sinapomórfica para Titanosauria se considera ambigua. Por último, la supuesta sinapomorfía relativa al largo del proceso posterior del isquion en relación con el largo de la articulación con el pubis (Carácter n° 71, Bonaparte et al., 2006, de Salgado et al., 1997, Calvo y González Riga, 2003), se considera ambigua en la presente tesis por estar escasamente codificada en bibliografía, lo que implica un escaso conocimiento de su distribución dentro de Sauropoda.

Por todo lo anteriormente expuesto y teniendo en cuenta tanto la definición de Titanosauria basada sobre el nodo considerada en esta tesis (Bonaparte y Coria, 1993) como los resultados del análisis cladístico desarrollado por Bonaparte y colaboradores (2006), *Ligabuesaurus*, junto a *Phuwiangosaurus*, no representarían miembros basales de Titanosauria, sino que representantes *incerta sedis* de Somphospondyli. Por lo tanto, el resultado obtenido en el análisis cladístico de la presente tesis concuerda solo parcialmente con los resultados presentados en el trabajo de Bonaparte y colegas (2006), pero sí confirma la hipótesis inicial de que *Ligabuesaurus* representaría un titanosaurio basal. La recuperación de *Ligabuesaurus* como Titanosauria basal concuerda también con las propuestas de otros autores en trabajos más recientes, como Carballido et al. (2011) y Mannion et al. (2013), donde se recupera como un titanosaurio basal y un representante de Andesauroidea, respectivamente. En particular, en la revisión del camarasauroomorfo *Tehuelchesaurus*, los autores utilizan una matriz de 45 taxones y 249 caracteres, muchos de los cuales modificados de los trabajos de Wilson (2002, 2005) y Upchurch y colaboradores (2004), obteniendo un consenso relativamente resuelto tras la excepción de tres taxones (*Malarguesaurus*, *Tendaguria*, *Venenosaurus*), en el cual *Ligabuesaurus*

se recupera como taxón hermano de *Andesaurus*, a la base del clado Titanosauria y ambos en posición más derivada que *Argentinosaurus*. Por otro lado, en el trabajo de revisión del saurópodo Titanosauriformes *Lusotitan*, Mannion y colaboradores (2013) utilizan dos distintas versiones de una misma matriz de datos (*standard discrete matrix*, SDM, y *continuous+discrete matrix*, CDM), así como aplicando la opción de los pesos implícitos para los caracteres (*standard discrete matrix with implied weights*, SDMiw), mediante las cuales realizan diferentes tipos de análisis filogenéticos que permiten recuperar, aunque con diferencias en las topologías, al taxón de Cerro de los Leones a la base de Titanosauria. En los análisis SDM, donde una parte de los caracteres cuantitativos viene tratada de forma discreta (Mannion et al., 2013), *Ligabuesaurus* se recupera en dicotomía con *Andesaurus* dentro de Titanosauria, y en posición más derivada que los sonfospóndilos *Huanghetitan*, *Ruyangosaurus*, *Wintonotitan*, *Sauroposeidon* y *Paluxysaurus*. Por otro lado, con las impostaciones SDMiw, donde se atribuyen distintos tipo de “pesos” evolutivos a los caracteres mediante principios estadísticos (opción “*implicit weights*” con K=3 o K=9 en TNT 1.5; Mannion et al., 2013), *Ligabuesaurus* representa el taxón hermano de *Andesaurus*, recuperándose ambos como titanosaurios y miembros derivados del clado Andesauroidea, junto a *Huanghetitan*, *Wintonotitan*, *Chubutisaurus*, *Baotianmansaurus*, *Angolatitan*, *Paluxysaurus*, *Sauroposeidon*, *Ruyangosaurus*, *Tastavinsaurus*, y el Titanosauriformes de Cloverly (Ostrom, 1870). De forma parecida, con la técnica CDM, donde algunos caracteres cuantitativos vienen tratados de forma continua, el clado Andesauroidea se encuentra formado por los mismos taxones recuperados con el SDMiw, pero con ‘*Pelorosaurus*’ Upchurch et al., 2011 a la base de la familia Andesauridae.

En los resultados presentados en esta tesis no solo se evidencia la estrecha relación de parentesco entre *Ligabuesaurus*, *Andesaurus* y *Yunmenglong* sino que también se confirma la monofilia del clado Andesauroidea a la base de Titanosauria, de forma parecida a cuanto recuperado en Mannion y colaboradores (2013) y Gorscak y O’Connor (2019). Estas evidencias permiten además evaluar la importancia del clado Andesauroidea en la evolución temprana de Titanosauria, así como reconsiderar la composición taxonómica y cladística de Titanosauria a la luz de las nuevas informaciones osteológicas y filogenéticas de uno de sus representantes. De hecho, los taxones *Ligabuesaurus*, *Andesaurus* y *Yunmenglong* resultan estrechamente relacionados por compartir las siguientes condiciones: vértebras caudales anteriores con relación ancho/alto de la cara anterior del centro menor a 1 (Carácter n° 433, 0), vértebras caudales

anteriores y medias con pequeño y superficiales forámenes vasculares en la cara lateral o ventral del centro (Carácter n° 438, 1). Estas formas, junto al más basal *Huanghetitan*, conforman un clado soportado por la siguiente condición sinapomórfica: escápula con margen acromial de la lámina fuertemente prominente posteriormente ($>15^\circ$) en vista transversal (Carácter n° 471, 1). Según cuanto obtenido, este clado se define Andesauridae, es decir como la familia que reúne a todos los andesauroides más estrechamente relacionados a *Andesaurus* que a *Choconsaurus*. Por otro lado, los taxones hermanos *Choconsaurus* y *Angolatitan* completarían la composición del clado Andesauroides por compartir el siguiente carácter: escápula con proceso del acromion más largo que la mitad del largo total de la escápula (Carácter n° 284, 1).

De esta forma, la superfamilia Andesauroides resulta compuesta por los representantes de la familia Andesauridae (*Huanghetitan*+*Yunmenglong*+(*Ligabuesaurus*+*Andesaurus*)) y el clado hermano que incluye a *Choconsaurus*+*Angolatitan*, y su monofilia soportada por las siguientes condiciones sinapomórficas: ausencia de una única faceta de desgaste planar en la cara lingual o labial de los dientes (Carácter n° 114, 0), presencia de espesor del esmalte de los dientes asimétrico labiolingualmente (Carácter n° 117, 1), vértebras cervicales medias con altura del arco neural menor a la altura de la cara articular posterior del centro (Carácter n° 141, 0), vértebras caudales anteriores con cara ventral cóncava (Carácter n° 233, 1). En concordancia con los resultados obtenidos, se sigue la definición del clado Andesauroides propuesta por Salgado, 2003: el clado más inclusivo que incluye a *Andesaurus delgadoi* pero que excluye a *Saltasaurus loricatus*. De consecuencia, se define el clado hermano de Andesauroides, es decir Titanosauroides, que siguiendo las definiciones de Upchurch, (1995) y Salgado (2003) se considera como el clado más inclusivo que incluye a *Saltasaurus loricatus* pero que excluye a *Andesaurus delgadoi*.

Sobre la base de los resultados obtenidos con el análisis filogenético desarrollado y discutido en este capítulo, las consideraciones sobre la historia evolutiva de Andesauroides y del rol de *Ligabuesaurus* en la evolución temprana de los titanosaurios serán tratadas en la siguiente sección.

V.6. Historia evolutiva de Titanosauria

En esta sección se discuten las consecuencias sobre la reconstrucción de la historia evolutiva de Titanosauria que implican las relaciones de parentesco recuperadas dentro

del clado Sauropoda tras la reevaluación de los materiales tipo de *Ligabuesaurus leanzai* Bonaparte et al., 2006 (Fig. V.62-64). A tal propósito, se calibra estratigráficamente el consenso estricto reducido obtenido durante el análisis filogenético, se integran datos paleogeográficos y paleoclimáticos al cladograma obtenido, y se discuten algunas implicancias paleobiogeográficas de las relaciones de parentesco recuperadas dentro del clado Titanosauria (Fig. V.73).

Los titanosaurios representan a un grupo de dinosaurios saurópodos que alcanzó, a lo largo del Cretácico, una distribución global y una amplia variedad de formas (Salgado et al., 1997; Upchurch et al., 2004; Curry Rogers, 2005), incluyendo tanto los más pequeños saurópodos como los más grandes animales terrestres hasta ahora conocidos (Benson et al., 2014). De hecho, representan más de un tercio de todas las formas de saurópodos conocidos, y al único linaje de Sauropoda que logró alcanzar el final de la Era Mesozoica (Carballido et al., 2017).

Sobre la base del registro fósil, el biocron de Titanosauria es conocido desde el Berriasiano-Valanginiano de Suramérica (Carvalho et al., 2017; Gallina et al., 2019) hasta el final del Cretácico Superior (Mannion et al., 2019); sin embargo, en bibliografía existe un cierto consenso en ubicar a la divergencia con Somphospondyli en la última parte del Jurásico Superior (Wilson y Carrano, 1999; Gorscak y O'Connor, 2016, 2019; Carballido et al., 2017; Mannion et al., 2019). Sobre la base de la procedencia de las más antiguas evidencias (Gomani, 2005; Zaher et al., 2011; Wilson et al., 2016; Carvalho et al., 2017; Gallina et al., 2019) y a la mayor cantidad de taxones procedentes sobre todo de América del Sur (Otero y Salgado, 2015), por lo menos en comparación con las escasas y fragmentarias evidencias desde Laurasia (Upchurch et al., 2004), en bibliografía existe un cierto consenso en ubicar el centro de dispersión de Titanosauria en el hemisferio sur (Bonaparte y Coria, 1993; Salgado et al., 1997; Gomani, 2005; Carballido et al., 2017; Gallina et al., 2019). A tal respecto, las recientes formalizaciones de *Volgatitan* Averianov y Esimov, 2018, titanosaurio del Hauteriviano tardío de Rusia, *Tengrisaurus* Averianov y Skutschas, 2017, desde el Barremiano-Aptiano de Rusia, y el hallazgo del ejemplar NHMUK R5333 del Barremiano de Inglaterra (D'Emic, 2012), juntos a numerosas otras formas del bloque euroasiático (*Normanniasaurus* Le Loeuff et al., 2013; MSNM V7157-9 Dal Sasso et al., 2016) y de Asia sudoriental (Gilmore, 1933; Tang et al., 2001; Lu et al., 2008; You et al., 2008; Li et al., 2014), indican la presencia de titanosaurios derivados en ambos hemisferios ya durante el Cretácico Inferior lo que implicaría, por lo menos, una dispersión Jurásico tardía desde sectores más centrales de

Gondwana (Gorscak y O'Connor, 2016; Poropat et al., 2016). Además, considerando que ya a partir del Aptiano el clado tenía representantes en África, Asia, Europa y América del Sur (Carballido et al., 2017; Mannion et al., 2019), la irradiación de Titanosauria fue probablemente temprana, por lo menos a partir del Berriasiano (Gorscak y O'Connor, 2016), así como relativamente rápida, sobre todo si se considera que durante el Cretácico Superior los titanosaurios representaron los únicos mega-herbívoros de los ecosistemas terrestres presentes en todas las masas continentales, incluida Antártida (Upchurch et al., 2004; D'Emic, 2012; Cerda et al., 2012).

El éxito evolutivo de este clado de dinosaurios saurópodos, además que por su dispersión global, puede ser evaluado sobre la base de la gran variedad de formas actualmente conocidas, así como por la continuidad filogenética de sus linajes, algunos de los cuales registraron descendientes a lo largo de los cambios climáticos y de las variaciones paleoambientales asociadas a la fragmentación de las grandes masas continentales, sobre todo tras la transición Cretácico Inferior-Cretácico Superior (Blakey, 2008; Frisch et al., 2010; ver también www.deeptimemaps.com). A tal respecto, en bibliografía existe un cierto consenso sobre la diversificación taxonómica de Titanosauria (Carballido et al., 2012; D'Emic, 2012; Mannion et al., 2013; Gorscak y O'Connor, 2016; Carballido et al., 2017; Mannion et al., 2019), donde a las formas más basales, generalmente estrechamente relacionadas a *Andesaurus* (Calvo y Bonaparte, 1991) siguen los linajes más derivados incluidos dentro de Eutitanosauria, como Rinconsauria, Lognkosauria y Lithostrotia. El gran número de géneros actualmente referido a Titanosauria, el cual puede ser más alto si se incluyen las formas tentativamente referidas al clado o de *incerta sedis* (Upchurch et al., 2004; Mannion et al., 2019; Pang y Cheng, 2000; Lü et al., 2009; Upchurch y Mannion, 2009; Zhang et al., 2009; Poropat, 2013), refleja la gran diversidad morfológica y taxonómica del clado, el cual incluye desde los saurópodos más pequeños, por lo menos en términos de biomasa, como los Saltasaurinos (Benson et al., 2015), hasta las formas terrestres más grandes conocidas hasta hoy, como los representantes de Lognkosauria (Carballido et al., 2017). A pesar de eso, en algunos trabajos (Mannion et al., 2013; Gorscak Y O'Connor, 2016; Mannion et al., 2019; Gorscak y O'Connor, 2019) se recupera la presencia de un linaje basal de titanosaurios estrechamente relacionado a *Andesaurus* (Calvo y Bonaparte, 1991), el cual evidencia una divergencia temprana entre Andesauroida y Titanosauroida, así como una coexistencia de sus representantes en diferentes sectores tanto de Laurasia como de Gondwana, por lo menos durante el Cretácico "Medio". A tal propósito, los resultados obtenidos con los

análisis filogenéticos discutidos en esta tesis doctoral recuperaron al clado Andesauroidea a la base de Titanosauria con una composición taxonómica inédita, cuyas implicancias filogenéticas y paleobiogeográficas permiten aportar nuevas informaciones relativas a la evolución temprana de Titanosauria.

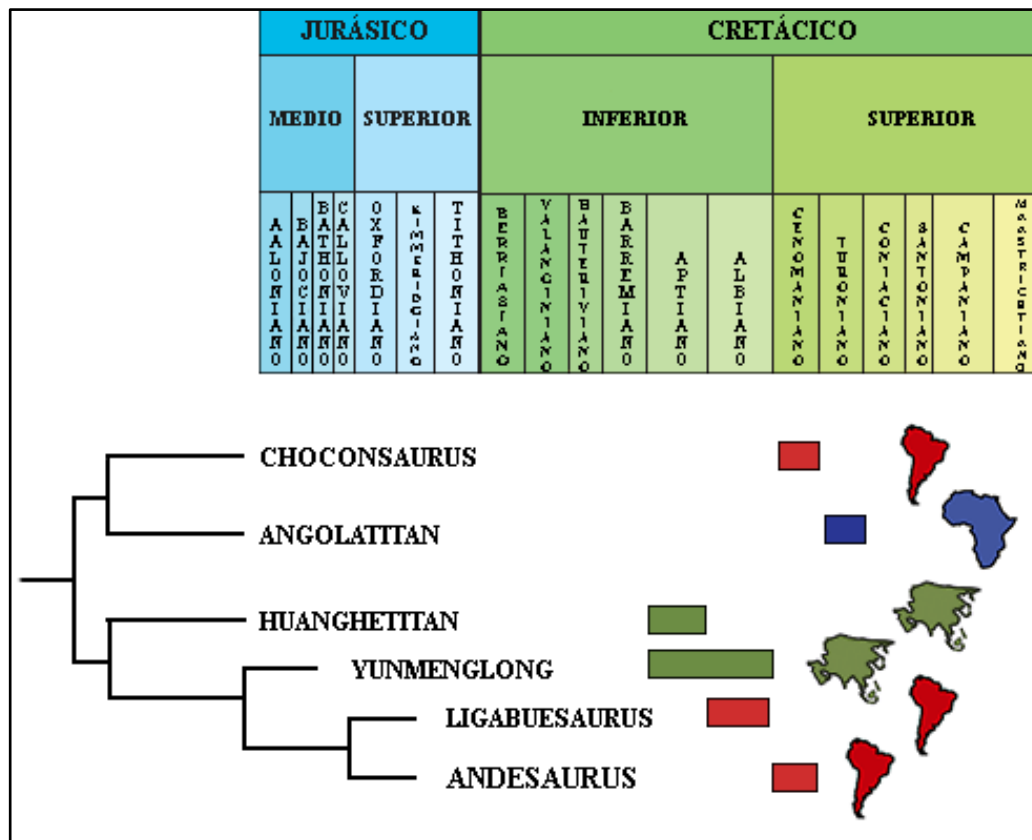


Figura V.73. Cladograma del consenso estricto reducido obtenido con el análisis filogenético presentado en esta tesis, donde se detalla de la posición de *Ligabuesaurus* recuperada dentro del clado Andesauroidea. En rojo los taxones procedentes de sitios de Sudamérica, en azul de África y en verde de Asia.

La importancia macroevolutiva de Andesauroidea en la reconstrucción de la historia evolutiva de Titanosauria está relacionada con los siguientes aspectos: 1) representa el clado más basal de Titanosauria, 2) incluye formas gondwánicas y laurásicas, 3) incluye formas del Cretácico Inferior temprano y del Cretácico Superior tardío, 4) representa un experimento evolutivo de Titanosauria que no produjo descendientes hasta el final del Cretácico Superior. Por lo tanto, a continuación, se tratarán estos aspectos macroevolutivos relativos a Andesauroidea, así como sus implicancia sobre la historia evolutiva de Titanosauria, teniendo en cuenta los nuevos estudios sobre los materiales tipo de *Ligabuesaurus* (Bonaparte et al., 2006) que han permitido recuperar al taxón de Cerro de los Leones como miembro derivado de este clado basal de Titanosauria.

V.6.1. Origen de Andesauroida

Sobre la base de los análisis filogenéticos desarrollados en las secciones precedentes (V.5-6), este clado a la base de Titanosauria se encuentra compuesto por seis taxones: *Choconsaurus* (Simón et al., 2017), *Angolatitan* (Mateus et al., 2011), *Huanghetitan* (You et al., 2006), *Yunmenglong* (Lü et al., 2013), *Ligabuesaurus* (Bonaparte et al., 2006), y *Andesaurus* (Calvo y Bonaparte, 1991). Sin embargo, la composición taxonómica de Andesauroida varía dependiendo del trabajo donde se recupera, con consecuencias importantes sobre la reconstrucción del origen de este linaje relacionado a la evolución temprana de Titanosauria. A tal propósito, en Gorscak y O'Connor (2016) Andesauroida incluyen a *Argentinosaurus* (Bonaparte y Coria, 1993), *Andesaurus* (Calvo y Bonaparte, 1991), y *Ligabuesaurus* (Bonaparte et al., 2006), mientras que en Mannion y colaboradores (2013; 2019), el clado resulta más inclusivo, comprendiendo a formas como '*Pelorosaurus*' (Mantell, 1850), *Tastavinsaurus* (Canudo et al., 2008), *Baotianmansaurus* (Zhang et al., 2009), *Paluxysaurus* (Rose, 2007), *Chubutisaurus* (Del Corro, 1975), *Wintonotitan* (Hocknull et al., 2009), *Angolatitan* (Mateus et al., 2011), *Huanghetitan* (You et al. 2006), *Sauroposeidon* (Wedel et al., 2000), y *Europatitan* (Torcida et al., 2017). Además, recientemente Gorscak y O'Connor (2019) recuperaron a Andesauroida compuesto por varios titanosaurios basales, entre los cuales a *Karongasaurus* (Gomani, 2005), taxón del Cretácico Inferior de África. Teniendo en cuenta las precedentes propuestas taxonómicas, los miembros más antiguos de Andesauroida estarían representados por los taxones europeos *Europatitan* (Barresiano-Aptiano; Torcida et al., 2017) y *Tastavinsaurus* (Aptiano), *Karongasaurus* de Malawi (Hauteriviano-Aptiano), y '*Pelorosaurus*' de Inglaterra (Berriasiano-Valanghiniano). Sin embargo, las formas europeas se recuperaron consensualmente como Somphospondyli basal (Canudo et al., 2008; D'Emic, 2012; Mannion et al., 2013; Torcida et al., 2017; Mannion et al., 2019), por lo tanto, se excluyen de los representantes de Andesauroida en la presente tesis doctoral. De la misma forma, a pesar de que '*Pelorosaurus*' fue recuperado como andesauroideo basal por Mannion y colaboradores (2013) y propuesto como titanosaurio basal por Upchurch (1995) y Upchurch y colaboradores (2004, 2011), su posición filogenética permanece incierta, tanto dentro de Somphospondyli (Mannion et al., 2013) como de Titanosauriformes (D'Emic, 2012), por lo que se prefiere excluirlo entre los miembros de Andesauroida en la presente instancia. Por lo que concierne *Karongasaurus* Gomani, 2005, el taxón de Malawi está representado

por materiales craneanos (dentario y unos dientes como materiales referidos) procedentes de niveles cronoestratigráficos inciertos, tentativamente referidos al Cretácico Inferior tardío del área de Mwakasyungut, y a pesar de haber sido considerado un titanosaurio estrechamente relacionado a *Malawisaurus* (Gomani, 2005; Mannion y Calvo, 2011; Gorscak et al., 2014), su posición filogenética es incierta, por lo que no se considera como un andesauroideo en esta tesis. Por lo tanto, excluyendo a estas formas de ubicación filogenética dudosa, entre los andesauroideos recuperados tanto en esta tesis como por los diferentes autores anteriormente citados, las formas más antiguas del clado serían las formas asiáticas *Huanghetitan* (Aptiano) y *Yunmenglong* (Aptiano-Albiano). Sin embargo, durante el intervalo Aptiano-Cenomaniano, varias formas de andesauroideos eran ya presente en Asia (Tang et al., 2001; You et al., 2006; Lü et al., 2013), África (Mateus et al., 2011), y América del Sur (Calvo y Bonaparte, 1991; Bonaparte et al., 2006; Simón et al., 2017), condición que implicaría un origen más antiguo para la divergencia con Titanosauroidea, probablemente próxima a la transición Juro-Cretácica, o por lo menos anterior a la fragmentación de las masas continentales (Blakey, 2008; Frisch et al., 2010; ver también www.deeptimemaps.com). Por otro lado, analizando el registro fósil de Titanosauroidea, donde las primeras formas resultan del Barresiano-Aptiano de África y América del Sur, es coherente suponer que la divergencia entre Andesauroidea y Titanosauroidea se concretó en una etapa muy temprana de la evolución de Titanosauria, probablemente cercana a la misma divergencia de los primeros titanosaurios de Somphospondyli.

Por lo que concierne el probable contexto geográfico del origen de Andesauroidea, de forma análoga al origen de Titanosauria, la evidencia de que las formas más antiguas del clado procedan del Cretácico Inferior tardío de China no implica que este linaje basal de Titanosauria surgió por una divergencia jurásico-cretácica con los titanosauroides de Asia. De la misma forma, la alta incidencia de taxones sudamericanos en el registro fósil de Andesauroidea podría depender más de factores ligados a las condiciones de preservación que al origen gondwánica del clado. Sin embargo, considerando la hipótesis de una temprana divergencia entre Andesauroidea y Titanosauroidea, no se excluiría un mismo origen centro-gondwánica para estos linajes, como propuesto por Gorscak y O'Connor (2016) para Titanosauria. Por lo tanto, como por las consideraciones macroevolutivas discutidas para Titanosauria, solamente un mejor y más abundante registro fósil podrá aportar nuevas informaciones para intentar reconstruir la historia evolutiva de Andesauroidea.

V.6.2. Dispersión de Andesauroida

A pesar de las consideraciones sobre el hipotético intervalo de tiempo y el más probable contexto paleogeográfico en los cuales ubicar el origen de Andesauroida, el registro fósil evidencia que entre el Albiano y el Cenomaniano los representantes de este clado basal de Titanosauria ocupaban parte de África, América del Sur, Asia y, tentativamente, América del Norte (Mannion et al., 2013, 2019), Oceanía (Gorscak y O'Connor, 2019; Mannion et al., 2019) y Europa (Mannion et al., 2019), es decir la casi totalidad de las grandes masas continentales del Cretácico. Esta condición implica una irradiación temprana de las primeras formas de andesauroides, antes de la fragmentación de los continentes, y una rápida dispersión a través de las masas continentales durante toda la primera parte del Cretácico Inferior. A tal respecto, la presencia de *Angolatitan* (Mateus et al., 2011) en el Turoniano de África indica una dispersión por el continente por lo menos anterior al Aptiano, en caso de flujos migratorios desde América del Sur, mientras que para una dispersión a través de rutas migratorias con los bloques asiáticos y europeos implicaría dispersiones todavía más antiguas, jurásico tardías. De la misma forma, la evidencia de *Huanghetitan* (You et al., 2006) y *Yunmenglong* (Lü et al., 2013) en el Aptiano-Albiano del sureste asiático, así como de *Ligabuesaurus* (Bonaparte et al., 2006) y *Andesaurus* (Calvo y Bonaparte, 1991) en el Albiano-Cenomaniano del suroeste de América del Sur, soportan la hipótesis de un centro de dispersión en el centro de Gondwana y de una dispersión temprana, jurásico tardía, a través de los bloques europeos, hacia Laurasia, y del norte de África y América del Sur, hacia el sur de Gondwana. También teniendo en cuenta las composiciones taxonómicas de Andesauroida recuperadas por Mannion y colaboradores (2013, 2019) y Gorscak y O'Connor (2019), la presencia de *Wintonotitan* (Hocknull et al., 2009) en el Cenomaniano de Australia indicaría una dispersión jurásico-cretácica de las primeras formas de andesauroides por rutas migratorias meridionales a través del bloque América del Sur-África y Antártida, de forma parecida a lo propuesto por Gorscak y O'Connor (2016) por la dispersión temprana de Titanosauria. Esta misma hipótesis puede ser tomada en cuenta para justificar la presencia de las formas del Aptiano-Albiano de América del Norte, según la cual la dispersión hacia Laurasia se realizó durante la transición jurásico-cretácica, antes de la separación del bloque América del Sur+África de Laurasia. Sin embargo, en la presente tesis la evidencia de formas de andesauroides en América del Norte se considera por lo menos dudosa, en cuanto *Sauroposeidon* (Wedel et al., 2000) y *Paluxysaurus* (Rose,

2007) se recuperan como representantes de Somphospondyli, mientras que para la atribución taxonómica del ejemplar de ‘Cloverly’ (Ostrom, 1970) se sigue la propuesta de D’Emic y Foreman (2012), que lo recuperan como Somphospondyli basal.

Por otro lado, sobre la base del registro fósil de Titanosauria, es coherente suponer que andesauroides y titanosauroides compartieron una historia paleobiogeográfica parecida, probablemente por desarrollar rutas migratorias análogas y de forma sincrónica, sobre todo si se considera que durante el Cretácico “Medio” los representantes de Titanosauroides ocupaban parte de África (Haughton, 1928; Gomani, 2005; Smith et al., 2001; Gorscak et al., 2014), América del Sur (Zaher et al., 2011) y Europa (Le Loeuff et al., 2013). Sin embargo, como por el origen y otros aspectos de la historia evolutiva de Andesauroides, también las modalidades y los tiempos de la dispersión de este linaje a la base de Titanosauria podrán ser aclarados solamente mediante un más amplio y completo registro fósil, así como más detallados análisis filogenéticos enfocados en la evolución temprana de Titanosauria, los cuales aportarían nuevas informaciones sobre la divergencia entre Andesauroides y Titanosauroides.

V.6.3. Diversificación de Andesauroides.

La recuperación del clado Andesauroides a la base de Titanosauria evidencia una diversificación temprana de los titanosauroides ya a partir del Aptiano (You et al., 2006), la cual ha permitido la coexistencia de dos linajes en diferentes regiones tanto de Laurasia como de Gondwana, por lo menos hasta el Turoniano (Mateus et al., 201a). Los resultados obtenidos en esta tesis doctoral, además, indican que a la base de Andesauroides hubo una ulterior diversificación, que separó a *Choconsaurus* (Simón et al., 2017) y a *Angolatitan* (Mateus et al., 2011) del linaje que incluye a *Ligabuesaurus* (Bonaparte et al., 2006) y a *Andesaurus* (Calvo y Bonaparte, 1991). Este último linaje representaría a Andesauridae, clado basado en la rama que incluye a todos los andesauroides más estrechamente relacionados a *Andesaurus* que a *Angolatitan*. Según los resultados obtenidos, *Andesaurus* y *Ligabuesaurus* representarían a las formas más derivadas de Andesauridae en el Albiano-Cenomaniano de Gondwana. Esta condición sugeriría: 1) la presencia de andesauroides en la región más antigua registrada, 2) la dispersión de formas derivadas de andesauroides desde otros sectores del centro de Gondwana, antes del Albiano, 3) una combinación de ambos factores. Por otro lado, *Huanghetitan* se recupera a la base de Andesauridae y *Yunmenglong* en posición más basal que *Ligabuesaurus*+*Andesaurus*, condiciones que soportarían a la hipótesis de una dispersión

y diversificación temprana de estas formas de titanosaurios basales en diversos sectores tanto de Gondwana como de Laurasia. De hecho, estas formas asiáticas demuestran que ya en el Aptiano hay evidencias de diversificación no solo entre Titanosauroida y Andesauroida, sino que también entre Andesauridae y el clado hermano que incluye a *Angolatitan* y *Choconsaurus*. A tal propósito, la presencia de *Choconsaurus* y *Angolatitan* en un linaje diferente a los otros andesauroides podría representar el producto de la evolución divergente de poblaciones centro-gondwánicas, aisladas durante el Cretácico Superior por la separación entre África y América del Sur. Además, este linaje recubre una cierta importancia a los fines macroevolutivos, en cuanto representaría el último experimento evolutivo de Andesauroida, incluyendo a la forma más moderna del clado, *Angolatitan*, del Turoniano de África.

Considerando las composiciones taxonómicas alternativas presentes en bibliografía, también en Mannion y colaboradores (2013, 2019) y en Gorscak y O'Connor (2016, 2019), se recupera una divergencia a la base de Andesauroida, aunque con algunas diferencias en la toponimia o en los taxones involucrados. A tal propósito, en Mannion y colegas (2013), el linaje Andesauridae comprende a: *Ligabuesaurus*, *Andesaurus*, *Ruyangosaurus*, *Tastavinsaurus*, '*Pelorosaurus*', *Paluxysaurus* y *Sauroposeidon*. Esta composición implica una mayor distribución geográfica y temporal respecto a cuanto recuperado en esta tesis, incluyendo a formas de Europa, Asia, América del Sur y del Norte, así como la forma más antigua, con '*Pelorosaurus*' del Cretácico Inferior tardío de Europa, y la más moderna, con *Ruyangosaurus* del Santoniano de Asia. Por otro lado, este resultado diferiría de lo presentado en esta tesis por no incluir a *Huanghetitan*, recuperado en el grupo hermano de Andesauridae. En este último, también se recupera un mayor número de taxones, tanto de Laurasia como de Gondwana, como *Angolatitan*, *Chubutisaurus*, *Wintonotitan*, *Baotianmansaurus*, el Titanosauriformes de '*Cloverly*' (Ostrom, 1970), y *Huanghetitan*.

Por otro lado, en el trabajo de Mannion y colaboradores (2019) se recupera la divergencia de Andesauridae a la base de Andesauroida pero con algunas diferencias entre la composición de los dos clados hermanos respecto a Mannion y colaboradores (2013). De hecho, Andesauridae incluye a *Huanghetitan*, el ejemplar de '*Cloverly*' (Ostrom, 1970), *Paluxysaurus* y *Andesaurus*, mientras que el clado hermano comprende a *Chubutisaurus*, *Tastavinsaurus*, *Europatitan*, y *Baotianmansaurus*. Esta composición difiere de la recuperada en esta tesis por no incluir en ninguno de los dos clados hermanos a *Ligabuesaurus*, así como por reunir en el clado hermano de Andesauridae a formas

predominantemente laurásicas, a excepción de *Chubutisaurus*, mientras que coincidiría por incluir en Andesauridae a taxones principalmente del Cretácico Inferior temprano.

Por lo que concierne el trabajo de Gorscak y O'Connor (2019), *Andesaurus* se recupera como taxón hermano de *Angolatitan*, mientras que *Wintonotitan* y *Chubutisaurus* representan al clado hermano de Andesauridae, condición que difiere de la recuperada en esta tesis por la composición exclusivamente gondwánica del linaje Andesauoidea.

A pesar de las consideraciones sobre las diferentes composiciones de Andesauoidea recuperadas en bibliografía, como discutido en las secciones anteriores, es importante aclarar que la posición filogenética de muchos de los taxones considerados como representantes del clado por Mannion y colaboradores (2013, 2013) y Gorscak y O'Connor (2019) es controvertida, en cuanto la mayoría de estos se consideran como Somphospondyli *incerta sedis*, por lo que se prefiere excluirllos entre los potenciales miembros de Andesauoidea. Sin embargo, es evidente que diferentes autores recuperan una divergencia temprana tanto a la base de Titanosauria como dentro de Andesauoidea, y que este último experimento evolutivo, a diferencia de su clado hermano Titanosauoidea, representa un linaje de titanosaurios que no registró descendientes en el Cretácico Superior temprano, por lo menos en el registro fósil. El hallazgo de nuevas y más completas formas relacionadas a la evolución temprana de Titanosauria aportará informaciones novedosas para la reconstrucción de la historia evolutiva del clado más éxitos de Sauropoda.

CAPITULO VI

OSTEOLOGÍA DE UN NUEVO NEOSAUROPODA INDET.

Introducción

Entre el 1996 y el 1999, en el flanco sur del Cerro de los Leones, el equipo del Dr. Bonaparte recolectó varios elementos postcraneos referibles a un ejemplar de dinosaurio saurópodo de gran tamaño, cuya osteología e identificación taxonómica son presentadas por primera vez en esta tesis. Los fósiles, representados principalmente por elementos apendiculares correspondientes a la cintura escapular y al miembro anterior MCF-PVPH-882, proceden de un sitio ubicado en el flanco sur del Cerro de los Leones, en proximidad del nivel fosilífero n°2, es decir el mismo de donde se recuperaron los materiales de *Ligabuesaurus leanzai* Bonaparte et al., 2006 (Fig. II.12). Los materiales aquí presentados están identificados y descritos con el objetivo de definir la osteología, evaluar el número mínimo de individuos, e identificar caracteres morfológicos diagnósticos a fin de ser comparados con los taxones procedentes de los otros sitios de Cerro de los Leones.

VI.1. Sistemática paleontológica

SAURISCHIA Seeley, 1187

SAUROPODOMORPHA Huene, 1932

SAUROPODA Marsh, 1878

NEOSAUROPODA Bonaparte, 1986

Neosauropoda indet.

- **Materiales.** El conjunto de huesos referibles al ejemplar MCF-PVPH-882 está representado por elementos postcraneos asociados y procedentes de un individuo de dinosaurio saurópodo (Fig. VI.1), el cual está compuesto por: una escápula izquierda incompleta MCF-PVPH-882/01, una epífisis proximal de húmero MCF-PVPH-882/02, un húmero derecho sin epífisis proximal MCF-PVPH-882/03, una epífisis distal de radio

MCF-PVPH-882/04, una epífisis distal de ulna MCF-PVPH-882/05, y siete fragmentos indet. MCF-PVPH-882/06-12.

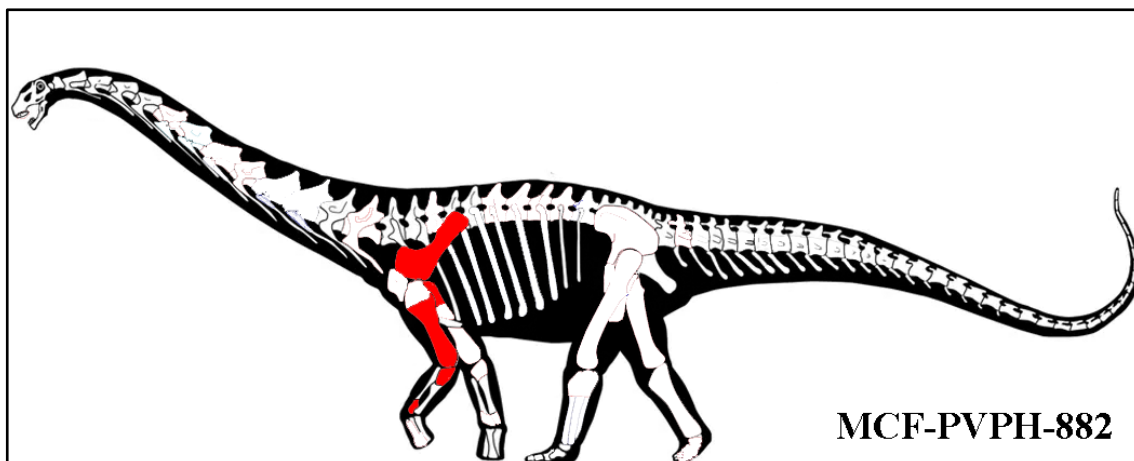


Figura VI.1. Silueta del esqueleto de MCF-PVPH-882 en la cual se evidencian los elementos óseos preservados. Modificado de Hartman, 2014.

- Localidad y horizonte estratigráfico.** La excavación n° 2 se abrió en el flanco sur de Cerro de los Leones (Picún Leufú, Neuquén, Patagonia, Argentina, Fig. I.1), a unos 200 metros de la excavación n°4 (Fig. I.2 y II.13), donde aflora la sección inferior del Miembro superior (Mb. Cullín Grande) de la Formación Lohan Cura (Leanza y Hugo, 2001; Fig. II.9). En el sitio afloran sedimentitas de origen fluvial compuestas por secuencias de fangolitas moradas, violáceas, y verde grisáceas, y por delgados niveles de areniscas finas de color grisáceo (Fig. II.12). El ambiente depositacional de este sector está asociado a una planicie de inundación distal (Martinelli et al., 2007). El nivel fosilífero, reubicado durante las campañas organizadas en el marco de esta tesis doctoral en el año 2014, se compone por un delgado nivel de areniscas finas de color verde-grisáceo, intercaladas a fangolitas de color morado y verdosas, y se refiere al Nivel Fosilífero n°2 (Martinelli et al., 2007), es decir el mismo de la excavación n°3 y n°4 de donde se recuperaron los materiales tipo de *Ligabuesaurus* (Fig. II.12-13).

VI.2. Descripción y comparación

➤ **Escápula MCF-PVPH-882/01.** Este elemento consiste en una escápula derecha incompleta, de la cual se preservaron el margen proximoventral de la región acromial, el margen distal del acromion y buena parte de la lámina escapular (Fig. VI.2). El hueso presenta numerosas fracturas, tanto longitudinales como transversales, la mayor parte de las cuales a nivel de la lámina.

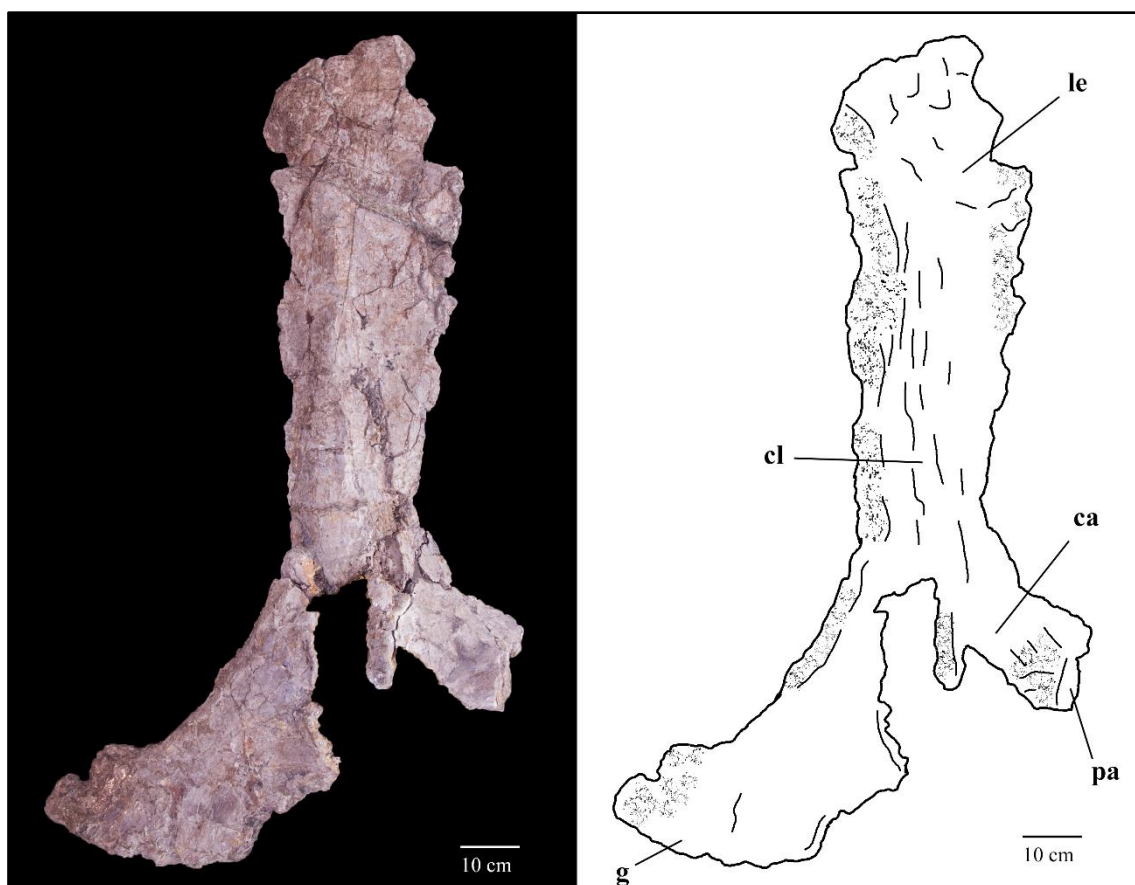


Figura VI.2. Escapula MCF-PVPH-882/01 en vista lateral, con su respectivo dibujo interpretativo. Abrev.: ca, cresta acromial; cl, cresta de la lámina; le, lámina escapular; pa, proceso acromial.

Por lo que concierne la región acromial, el margen distal de la expansión del acromion es recto, convexo lateralmente y levemente inclinado proximalmente respecto a la lámina escapular, con la cual forma un ángulo de aproximadamente 120° . Esta condición recuerda aquella presente en algunos saurópodos basales, como *Cetiosaurus* (Phillips, 1871) y *Patagosaurus* (Bonaparte, 1979), y en varios neosaurópodos, como *Camarasaurus* (Marsh, 1877), *Diplodocus* (Hatcher, 1901), *Jiangshanosaurus* (Tang et al., 2001), *Paluxysaurus* (Rose, 2007), *Brontomerus* (Taylor et al., 2011), y *Amargatitanis* (Apesteguía, 2007), donde el margen distal es inclinado proximalmente y no recto o levemente inclinado distalmente como en la mayoría de los saurópodos. Entre la lámina y este margen distal no hay evidencia de un proceso acromial bien desarrollado y prominente. Proximalmente al margen distal del acromion es visible parte de la fosa acromial, compuesta por una superficie deprimida y delimitada por el margen posterior y dorsal del acromion, ambos robustos y convexos lateralmente. Por otro lado, el margen ventral de la región acromial es cóncavo en vista transversal y presenta la porción proximoventral fuertemente prominente ventralmente y de aspecto triangular, como en la mayoría de los saurópodos (Fig. VI.2). En la cara ventral de la porción acromial no es

presente un proceso ventral, como en, *Angolatitan*, *Chubutisaurus*, *Daxiatitan*, *Ligabuesaurus*, *Wintonotitan*, y otros neosaurópodos.

Anteriormente al margen proximoventral de la escápula se encuentra articulado un fragmento de lo que tentativamente se considera la porción ventrodorsal del coracoides derecho. El mismo se puede distinguir por una muesca entre los dos huesos, como es común rescontrar en los complejos cosificados escápulo-coracoides de individuos adultos de Sauropoda. Debido a las precarias condiciones de preservación, no es posible identificar la superficie de articulación escápulo-coracoides ni otros caracteres diagnósticos del coracoides, a parte una superficie glenoidal reducida dorsalmente, como en *Daxiatitan* (You et al., 2008).

La lámina escapular está casi completa, faltando solamente el margen posterodorsal. En sección transversal, la base de la lámina presenta forma de “D”, con la cara lateral convexa y la mediana levemente cóncava. En vista ventral, el margen ventral es robusto y convexo lateralmente en los dos tercios de la lámina, mientras que toda la porción dorsal es más delgada y de aspecto laminar. En vista transversal (Fig. VI.2), la lámina presenta márgenes divergentes, con el dorsal levemente más inclinado que el ventral, de forma parecida a *Bellusaurus*, *Apatosaurus*, *Mamenchisaurus*, *Paluxysaurus*, *Venenosaurus* y otros neosaurópodos no-diplodocoideos y neosaurópodos no-camarasauromorfos.

En MCF-PVPH-882/01 la superficie distal es convexa, como en *Giraffatitan* (Janensch, 1914), *Euhelopus* (Wiman, 1929), *Camarasaurus* (Marsh, 1877), *Diplodocus* (Hatcher, 1901), *Apatosaurus* (Marsh, 1877), *Rukwatitan* (Gorscak et al., 2014) y *Rayososaurus* (Bonaparte, 1996).

➤ **Húmero MCF-PVPH-882/02-03.** De este elemento se encontró una epífisis proximal (MCF-PVPH-882/02, Fig. VI.3-4) y buena parte de la diáfisis con la epífisis distal (MCF-PVPH-882/03, Fig. VI.5-6), las cuales, por color, condiciones de preservación y proporciones, se atribuyen a un mismo húmero derecho.

En vista anterior (Fig. VI.3A y 5A), la epífisis proximal del húmero MCF-PVPH-882 presenta una superficie articular convexa, con la porción mediana solo levemente más inclinada distal y anteriormente respecto a la lateral, de forma parecida a *Bellusaurus*, *Diplodocus*, *Apatosaurus*, *Cedarosaurus*, *Lusotitan*, *Mamenchisaurus*, *Suuwassea*, y *Zby* (Mateus et al., 2014). Por otro lado, el margen proximomedial es de aspecto redondeado, mientras que el lateral es de perfil triangular, para formar un proceso proximolateral prominente como en *Suuwassea*. Sin embargo, en el dicreosáurido del Jurásico Superior

de Estados Unidos hay un proceso supracoracoideo bien desarrollado, ausente en MCF-PVPH-882. La porción proximal de la fosa deltopectoral es poco profunda, aunque levemente más cóncava medialmente.

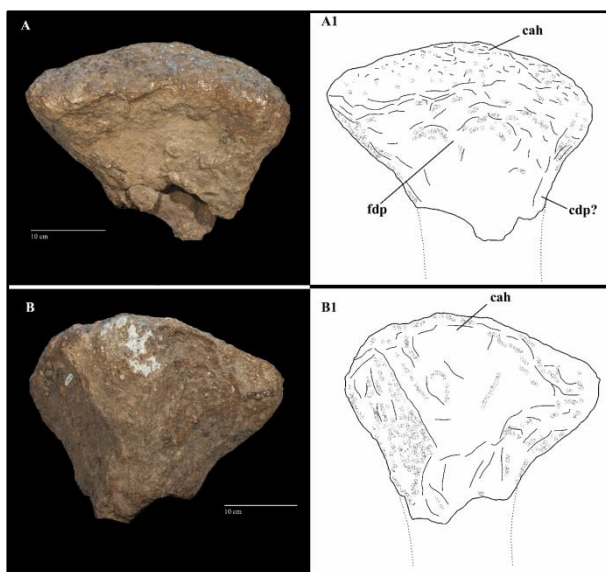


Figura VI.3. Húmero MCF-PVPH-882/02 en vista anterior (A) y posterior (B), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1, B1). Abrev.: cah, cabeza articular del húmero; cdp, cresta deltopectoral; fdp, fosa deltopectoral.

En vista posterior (Fig. VI.3B y 5B), la cabeza articular se ubica en la porción mediana de la epífisis proximal y no sobrepasa el margen proximal de la superficie articular, siendo más bien prominente posteriormente. Debido a las condiciones de preservación no es posible distinguir un cuello de la cabeza articular bien desarrollado o la presencia de protuberancias posteriores. Por otro lado, medial y lateralmente a la cabeza articular son bien visibles las superficies de inserción de los músculos tríceps, siendo la mediana más amplia

que la lateral. En vista proximal (Fig. VI.4), la superficie articular es de forma triangular, con la cara mediana levemente convexa y las anterior y lateral levemente cóncavas. La cabeza articular resulta bien prominente posteriormente y levemente inclinada medialmente, de forma parecida a *Bonatitan* y *Lusotitan*.

El húmero MCF-PVPH-882 presenta una diáfisis casi completa y en buenas condiciones de preservación, a pesar de unas fracturas transversales que afectaron sobre todo la mitad proximal del hueso. En vista anterior (Fig. VI.5A), la diáfisis presenta un aspecto sinusoidal por la presencia de una protuberancia lateral y de una epífisis distal más expandida que la diáfisis media, y probablemente, que la epífisis proximal (Fig. VI.5). La protuberancia lateral es bien visible en vista lateral y ubicada a la altura de la

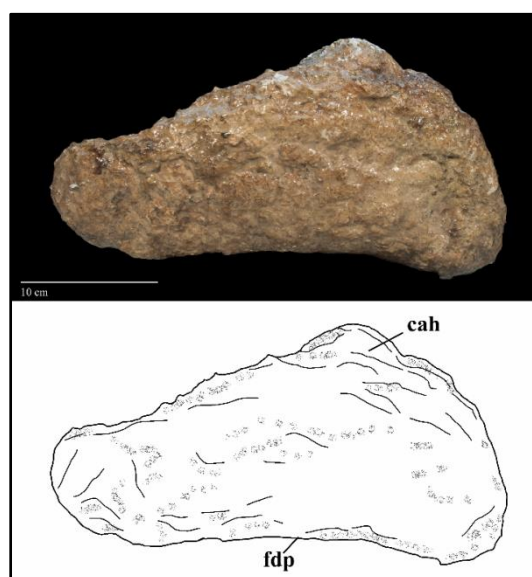


Figura VI.4. Húmero MCF-PVPH-882/02 en vista dorsal, con su respectivo dibujo interpretativo. Abrev.: cah, cabeza articular del húmero; fdp, fosa deltopectoral.

porción más distal de la cresta deltopectoral, de forma muy parecida a *Qingxiusaurus* (Mo et al., 2008) y *Jainosaurus* (Huene and Matley, 1933); sin embargo, ambos taxones asiáticos difieren de MCF-PVPH-882 por presentar crestas deltopectorales bien inclinadas medialmente en sus extremos distales. En MCF-PVPH-882, se conoce solamente la porción más distal de la cresta deltopectoral, la cual resulta bien prominente anteriormente y solo levemente medialmente. La fosa deltopectoral es amplia y reconocible hasta el tercio proximal del hueso, mientras que la cara anterior de la diáfisis media y de la mitad distal es más bien recta.

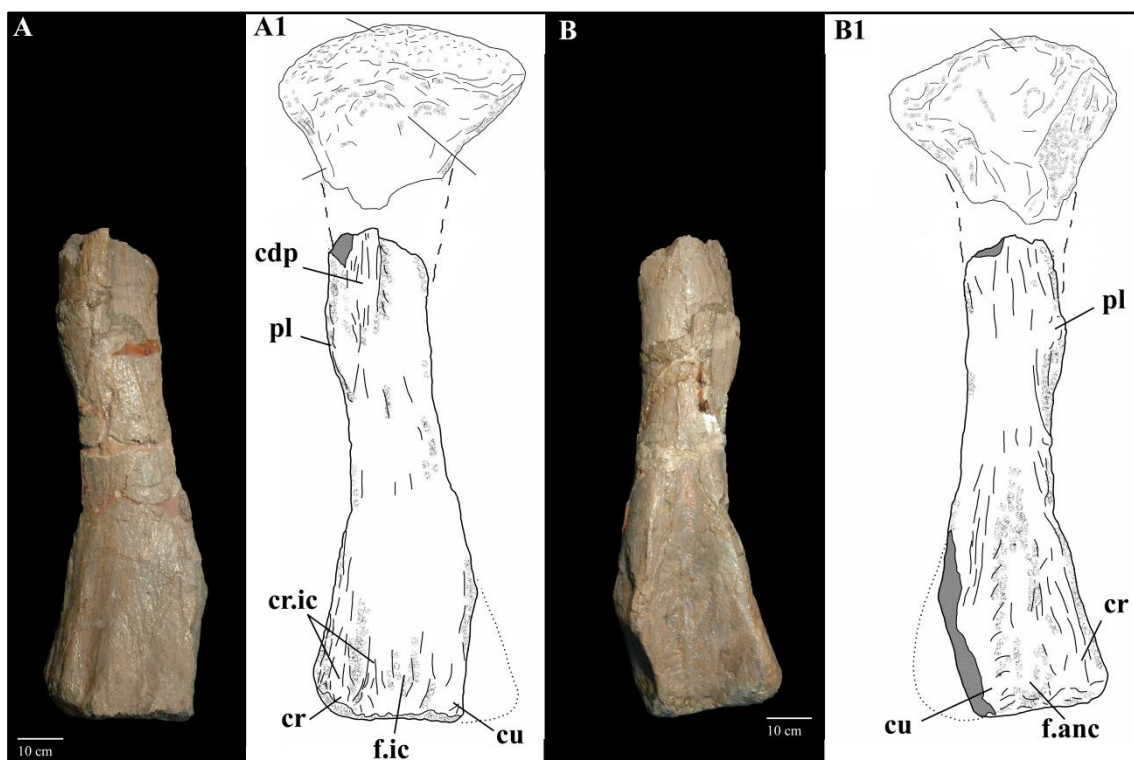


Figura VI.5. Húmero MCF-PVPH-882/02-03 en vista anterior (A) y posterior (B), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1, B1). Abrev.: cdp, cresta deltopectoral; cr, cóndilo radial; cu, cóndilo ulnar; fic, fosa intercondilar; cric, crestas intercondilares; fanc, fosa anconeal (del olecranon); pl, protuberancia lateral.

La epífisis distal es más expandida transversalmente y anteroposteriormente que la diáfisis media, y presenta crestas condilares bien desarrolladas y prominentes en la cara anterior, de las cuales las radiales resultan divididas, como en *Apatosaurus*, *Camarasaurus*, *Cedarosaurus*, *Giraffatitan*, *Phuwiangosaurus*, *Sonorosaurus*, y *Ligabuesaurus*. En vista posterior, la diáfisis presenta una cara posterior convexa, pero lisa, sin cresta longitudinal, protuberancia posterior o cresta deltopectoral posterior como sí visto en *Rebbachisaurus*, *Rukwatitan* o *Qingxiusaurus* (Mo et al., 2008), respectivamente. La fosa suprancondilar es amplia y profunda, delimitadas por crestas condilares robustas y alargadas proximodistalmente, como en los Titanosauriformes más

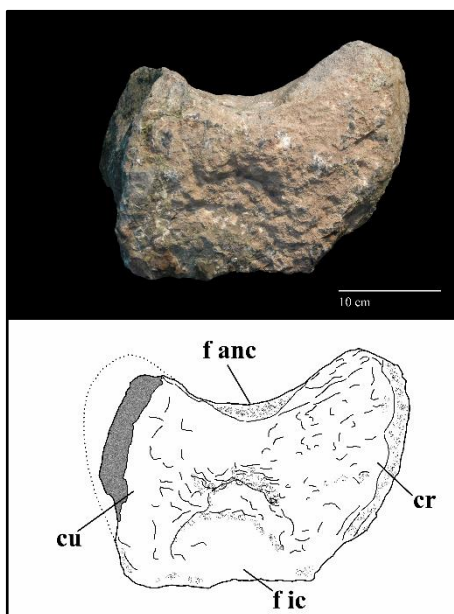


Figura VI.6. Húmero MCF-PVPH-882/03 en vista ventral, con su respectivo dibujo interpretativo. Abrev.: cr, cóndilo radial; cu, cóndilo ulnar; fic, fosa intercondilar; fanc, fosa anconeal (del olecranon).

derivados. En sección transversal la diáfisis media es de forma de “D”, por la cara anterior recta y la posterior convexa como en *Paluxysaurus*, *Rukwatitan*, *Jainosaurus* y la mayoría de los Titanosauriformes.

En vista ventral, la superficie articular es mal preservada y parcialmente incluida en la matriz, sobre todo anteriormente. El cóndilo radial es muy prominente posteriormente y de perfil ovalado, como en *Zby*, *Giraffatitan*, *Ligabuesaurus*, *Qingxiusaurus*, *Bonatitan*, *Rapetosaurus* y otros titanosaurios, mientras que el ulnar no es preservado; sin embargo, por la porción del margen posteromediano conservado, el ulnar resultaría menos prominente posteriormente que le radial. En la cara posterior la fosa supracondilar es amplia

transversalmente, mientras que en la cara anterior no es posible distinguir el desarrollo de las crestas condilares por la presencia de la matriz sedimentaria.

➤ **Radio MCF-PVPH-882/04.** Este elemento está representado por la porción distal que tentativamente son referidas a un radio izquierdo (Fig. VI.7).

En vista anterior, la porción distal del radio presenta la epífisis distal recta, levemente más expandida transversalmente que la diáfisis, y con la superficie articular levemente convexa, de forma parecida a *Diplodocus*, *Rapetosaurus*, *Venenosaurus*, *Mamenchisaurus*, y *Paluxysaurus*. La diáfisis media presenta una forma triangular en sección transversal, con la cara anterior recta y la posterior levemente convexa. En la cara posterior se observan una cresta longitudinal prominente posteromedialmente y una profunda depresión alargada transversalmente y ubicada en

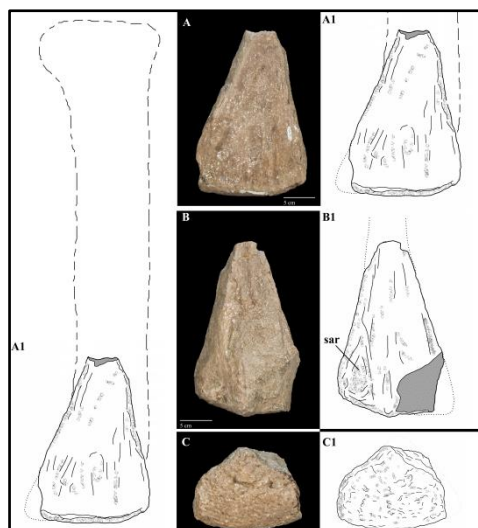


Figura VI.7. Radio MCF-PVPH-882/04 en vista lateral (A), mediana (B) y distal (C), con sus respectivos dibujos interpretativos (A1, B1, C1). Abrev.: sar, superficie articular con la ulna.

proximidad del margen posterodistal (Fig. VI.7B), las cuales representan las superficies de articulación con la cara lateral de la porción distal de la ulna, como visto en *Bellusaurus*, *Rapetosaurus*, *Tehuelchesaurus*, *Wintonotitan* y *Zby*. La superficie ventral (Fig. VI.7C) presenta forma triangular, con la cara anterior levemente convexa y la posteromediana cóncava, como en *Bellusaurus* y *Wintonotitan*, mientras que la porción lateral es incompleta.

➤ **Ulna MCF-PVPH-882/05.** Este elemento apendicular incompleto está compuesto por la porción posterior y la medial de lo que tentativamente se identifica como la epífisis proximal de una ulna izquierda (Fig. VI.8).

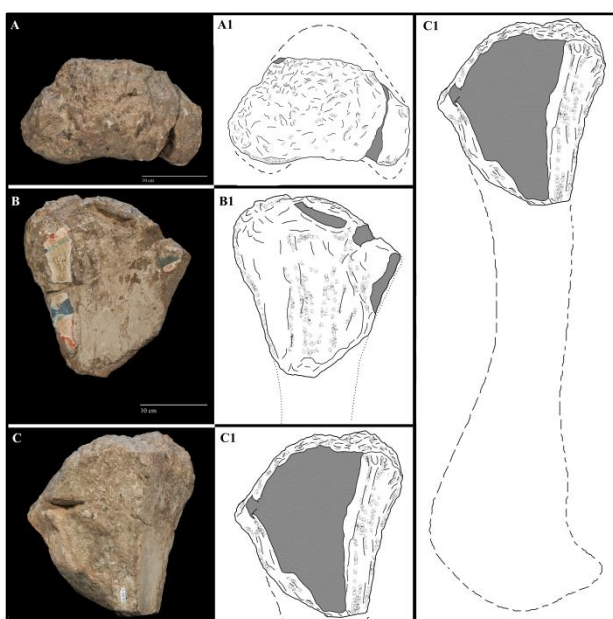


Figura VI.8. Ulna MCF-PVPH-882/05 en vista proximal (A), anterior (B) y posterior (C), con sus respectivos dibujos interpretativos (AI, BI, CI).

En vista transversal, la epífisis proximal es expandida anteroposteriormente respecto a la diáfisis y presenta el margen posterodorsal de aspecto redondeado. La superficie articular proximal es convexa, sobre todo posteriormente donde se ubica el olecranon, fuertemente prominente dorsalmente (Fig. VI.8B-C), como en *Lusotitan*, *Mamenchisaurus*, *Rapetosaurus*, *Rukwatitan*, *Tehuelchesaurus*, *Wintonotitan* y *Zby*. La cara medial es levemente cóncava

anteroposteriormente, mientras que la lateral es mayormente recta, por lo menos en la porción preservada. En vista dorsal (Fig. VI.8A), la superficie articular proximal presenta una forma triangular, con el borde posterior del olecranon de forma redondeada, la cara mediana levemente cóncava y la lateral recta.

Debido a la ausencia de la mayor parte de la porción anterior y de la lateral no es posible corroborar el desarrollo de los procesos, así como la morfología completa de la epífisis proximal de la ulna.

VI.3. Comparación con otros saurópodos de la Formación Lohan Cura

Con el objetivo de proponer una atribución taxonómica la más exclusiva posible y excluir la posibilidad de que MCF-PVPH-882 represente un ejemplar referible a uno de

los taxones reconocidos por la Formación Lohan Cura, en esta sección se comparan los fósiles procedentes de la excavación n° 2 con los materiales tipo de las otras formas de saurópodos procedentes tanto de Cerro de los Leones como de Cerro Aguada del León. Sin embargo, teniendo en cuenta sus composiciones osteológicas, las comparaciones involucran únicamente a *Ligabuesaurus* y *Comahuesaurus*, en cuanto entre los materiales tipo de *Agustinia* Bonaparte, 1999 no se dispone de elementos comparables con MCF-PVPH-882.

- **Comparación con *Ligabuesaurus leanzai* Bonaparte, González Riga, Apesteguía, 2006.** Teniendo en cuenta la osteología propuesta en este trabajo de tesis por *Ligabuesaurus leanzai* Bonaparte et al., 2006, las escápulas MCF-PVPH-233/08-09, los húmeros MCF-PVPH-233/10-12, y la epífisis distal de radio MCF-PVPH-261/07 son utilizados para realizar comparaciones morfológicas con los materiales fósiles del ejemplar MCF-PVPH-882.

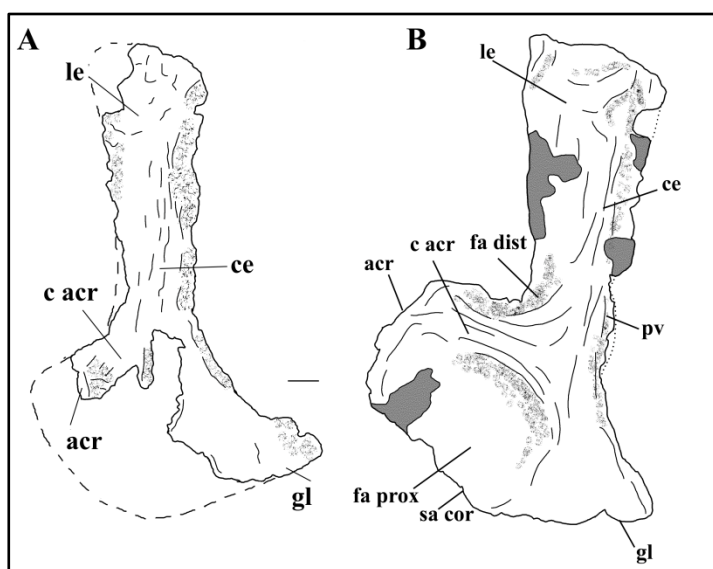


Figura VI.9. Comparación entre la escápula MCF-PVPH-882/01 (A) y la de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/08 en vista lateral (B). Abrev.: *acr*, acromion; *c acr*, cresta del acromion; *ce*, cresta escapular; *le*, lámina escapular; *fa dist*, fosa acromial distal; *fa prox*, fosa acromial proximal; *gl*, glenoide; *pv*, proceso ventral. No en escala.

Por lo que concierne las escápulas (Fig. VI.9), MCF-PVPH-882/01 recuerda a las escápulas referidas a *Ligabuesaurus* (Fig. V.33-34) por algunos aspectos del margen próximoventral y posterodorsal de la región acromial y de la lámina escapular. De hecho, en ambos ejemplares la cara ventral de la región acromial es cóncava en vista transversal, así como el margen próximoventral es

prominente y de bordes redondeados. A pesar de estos caracteres, la cara ventral no presenta un proceso ventral bien desarrollado y es más cóncava e inclinada ventralmente en MCF-PVPH-882/01, mientras que el margen próximoventral es dirigido posteroventralmente y no anteroventralmente como en *Ligabuesaurus*. Por otro lado, en MCF-PVPH-882/01 el margen posterodorsal del acromion es recto y no presenta un proceso acromial desarrollado, como en *Ligabuesaurus*; sin embargo, en este taxón el

margen posterodorsal forma un ángulo agudo con respecto a la lámina escapular y no de 120° como en MCF-PVPH-882/01.

Teniendo en cuenta la lámina escapular, ambos taxones presentan la porción proximal de lámina de forma de “D” en sección transversal, con la cara lateral convexa y la mediana recta o levemente cóncava; de la misma forma, MCF-PVPH-882/01 y *Ligabuesaurus* comparten la presencia de una prominente cresta longitudinal a lo largo del borde ventral de la cara lateral. Además, el margen dorsal y el ventral de la lámina divergen distalmente en vista transversal, con el dorsal levemente más divergente que el ventral en ambas formas. Sin embargo, la lámina escapular de MCF-PVPH-882/01 presenta el margen distal convexo en vista transversal y no recto como en *Ligabuesaurus*.

Teniendo en cuenta los húmeros (Fig. V.36-38 y VI.10), las formas de Cerro de los Leones comparten la presencia de cabezas articulares sobre la cara medioposterior de la epífisis proximal y la ausencia de crestas longitudinales en la cara posterior de la diáfisis. De la misma forma, en ambas formas la epífisis distal presenta la porción lateral de aspecto redondeado en vista ventral, crestas condilares angostas y bien prominentes en la cara anterior, de las cuales las del cóndilo radial divididas en dos crestas longitudinales, y una fosa supracondilar amplia y profunda en la

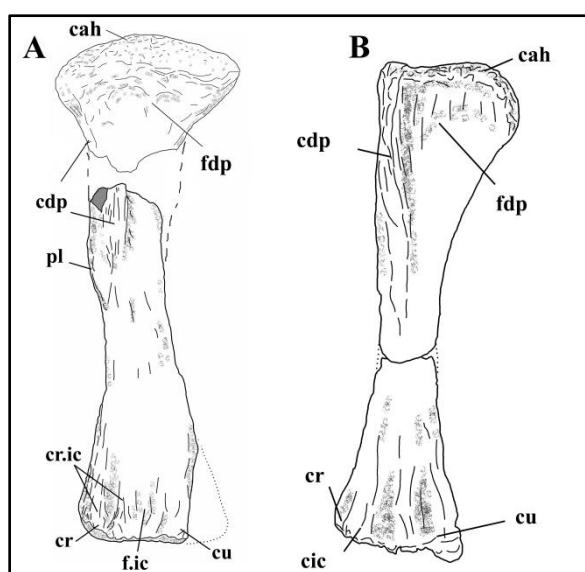


Figura VI.10. Comparación entre el húmero de MCF-PVPH-882 (A) y de *Ligabuesaurus* MCF-PVPH-233/10 (B) en vista anterior. Abrev.: cah, cabeza articular; cdp, cresta deltopectoral; cr, cóndilo radial; cu, cóndilo ulnar; fdp, fosa deltopectoral; fic, fosa intercondilar; cric, crestas intercondilares; pl, protuberancia lateral.

cara posterior. Sin embargo, el húmero de MCF-PVPH-882 difiere de aquellos referidos a *Ligabuesaurus* por presentar el margen dorsolateral de la epífisis proximal prominente y redondeado en vista anterior y no cuadrangular, así como la cara anterior en vista proximal menos cóncava y la fosa deltopectoral menos profunda, por lo menos en su porción dorsal. De la misma forma, en *Ligabuesaurus* la cresta deltopectoral es fuertemente inclinada medialmente en su porción distal, mientras que es recta en MCF-PVPH-882/03, así como no es presente la protuberancia lateral en la cara posterior, la cual es sí presente en la diáfisis del saurópodo de la excavación n°2. Además, la diáfisis media es comprimida anteroposteriormente y presenta una sección transversal de forma

elíptica en *Ligabuesaurus* mientras que es más de forma de “D” en MCF-PVPH-882/03. A pesar de las semejanzas evidenciadas anteriormente, también en la epífisis distal hay caracteres morfológicos que distinguen a los húmeros de las formas de saurópodos del flanco sur de Cerro de los Leones. De hecho, en MCF-PVPH-882/03 el cóndilo mediano (ulnar), aunque incompleto, es aparentemente menos prominente que el lateral (radial), mientras que en *Ligabuesaurus* son de igual prominentes. Además, las crestas condilares anteriores, aunque bien desarrolladas en ambas formas, en *Ligabuesaurus* forman procesos robustos y convergentes medialmente en la cara anterior, condición aparentemente no presente en MCF-PVPH-882/03, a pesar de que la cara anterior es solo parcialmente visible por estar incluida en la matriz sedimentaria.

Por último, la comparación de las porciones distales de los radios atribuidos a *Ligabuesaurus* (Fig. V.39) y al ejemplar MCF-PVPH-882 permite evidenciar algunos caracteres morfológicos que distinguen a las dos formas de Cerro de los Leones. En *Ligabuesaurus* la epífisis distal del radio presenta un margen posterodistal prominente e inclinado dorsalmente, mientras que en MCF-PVPH-882 es recto y de perfil redondeado. De la misma forma, la epífisis distal es más expandida anteroposteriormente respecto a la diáfisis en MCF-PVPH-882/04 que en *Ligabuesaurus*. Por otro lado, en vista ventral la superficie articular distal es parecida en ambas formas, presentando una forma triangular, con la cara posterior levemente cóncava, la cara anterior levemente convexa, y bordes redondeados.

- **Comparación con *Comahuesaurus windhausenii* Carballido, Salgado, Pol, Canudo, Garrido, 2012.** A pesar de los numerosos elementos postcraneos que componen el holotipo del taxón de Cerro Aguada del León, el único elemento comparable con MCF-PVPH-882 está representado por el húmero derecho MOZ-PV 6762 (Fig. VI.11).

En ambas formas, la superficie proximal es convexa en vista anterior y de forma triangular en vista dorsal; sin embargo, en el saurópodo de Cerro de los Leones MCF-PVPH-882 la convexidad es más pronunciada dorsalmente, la cabeza articular es más prominente posteriormente, y la cara posteromediana es convexa y no cóncava anteroposteriormente como en *Comahuesaurus*. En vista anterior, la epífisis proximal es expandida transversalmente respecto a la diáfisis y el borde dorsolateral es prominente y de forma triangular en MCF-PVPH-882/02, mientras que en MOZ-PV 6762 la epífisis no se expande lateralmente y el borde dorsolateral es más bien recto.

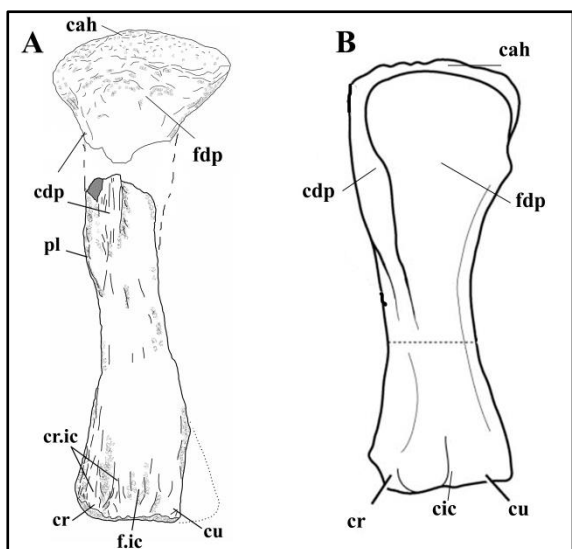


Figura VI.11. Comparación entre el húmero de MCF-PVPH-882 (A) y de *Comahuesaurus* MOZ-Pv-6762 (B) en vista anterior. Modificada de Carballido et al., 2012. Abrev.: cah, cabeza articular; cdp, cresta deltopectoral; cr, cóndilo radial; cu, cóndilo ulnar; fdp, fosa deltopectoral; fic, fosa intercondilar; cric, crestas intercondilares; pl, protuberancia lateral.

Por lo que concierne la diáfisis, en MCF-PVPH-882/03 la cara lateral es particularmente prominente a la altura de la cresta deltopectoral y es más cóncava dorsoventralmente que la lateral, mientras que en MOZ-PV 6762 la diáfisis es más recta y la cara mediana es más cóncava dorsoventralmente que la lateral; por otro lado, ambas formas presentan una diáfisis media de forma ovalada en sección transversal, levemente más ancha que larga. Por último, la epífisis distal es levemente expandida transversalmente respecto a la diáfisis y levemente más prominente lateralmente que medialmente

en ambas formas; sin embargo, en MCF-PVPH-882/03 el margen lateral es convexo en vista lateral y ambos cóndilos son prominentes posteriormente y separados por una profunda fosa supracondilar, mientras que en MOZ-PV 6762 el margen lateral es cóncavo anteroposteriormente y de los cóndilos solamente el lateral es prominente posteriormente, por lo que la fosa supracondilar es poco profunda.

VI.4. Discusión

El estudio de los elementos apendiculares procedentes del flanco sur del Cerro de los Leones permite referir MCF-PVPH-882 a un ejemplar de gran tamaño de dinosaurio saurópodo diferente a cualquier otra forma conocida de la misma localidad, a pesar de que la procedencia estratigráfica es la misma que *Ligabuesaurus*. De hecho, a pesar de no contar con informaciones sobre las condiciones tafonómicas del sitio de la excavación n°2, no se registra la presencia de elementos repetidos entre los huesos apendiculares preservados, así como las dimensiones y las proporciones de estos permitirían excluir la presencia de diferentes ejemplares, o por lo menos de diferentes tamaños. Además, la supuesta conservación de una porción de coracoides articulada con la escápula se asocia a la presencia de un complejo escápulocoracoides, lo que indicaría la presencia de un único ejemplar adulto de dinosaurio saurópodo en la excavación n°2.

En lo que concierne a una posible asociación de MCF-PVPH-882 con los materiales de uno de los otros taxones procedentes de la Formación Lohan Cura, la comparación de los caracteres morfológicos con los elementos compartidos de *Ligabuesaurus* y *Comahuesaurus* ha evidenciado ciertas semejanzas entre los elementos apendiculares, pero también una serie de diferencias que excluyen la asociación de MCF-PVPH-882 con *Ligabuesaurus* o *Agustinia*. Por otro lado, a pesar de la ausencia de elementos comparables entre el ejemplar de la excavación n°2 y *Agustinia*, la escápula y el húmero de MCF-PVPH-882 no presentan caracteres diagnósticos de la familia Rebbachisauridae, como: un proceso acromial desarrollado, una lámina escapular a forma de “raqueta” con el margen dorsal fuertemente expandido proximodistalmente y transversalmente, un húmero con epífisis proximal fuertemente expandida medialmente y de sección transversal de forma circular.

Por lo tanto, y siguiendo la atribución taxonómica de *Agustinia* como rebaquisáurido basal propuesta en esta tesis doctoral, es posible excluir la referencia del ejemplar MCF-PVPH-882 con los materiales tipo de *Agustinia*.

Con el análisis de la osteología de MCF-PVPH-882 se detectaron una serie de caracteres plesiomórficos y apomórficos que pueden ser considerados a fin de proponer una posible atribución taxonómica. A tal fin, en esta sección se analizan aquellos caracteres sinapomórficos presentes sobre todo en los elementos mejor preservados y más diagnósticos, como la escápula y el húmero, así como se presentan los resultados del análisis cladístico desarrollado incluyendo a MCF-PVPH-882 en la matriz de datos utilizada para analizar las relaciones de parentesco de *Agustinia* y *Ligabuesaurus* dentro de Sauropoda.

En MCF-PVPH-882/01, la lámina escapular se expande distalmente, con el margen dorsal levemente más divergente que el ventral, como en la mayoría de Eusauropoda y Neosauropoda; sin embargo, faltan marcadas expansiones distales presentes en algunos flagellicaudados y macronarios basales. Por otro lado, la sección transversal a la base de la lámina es de forma de “D”, carácter adquirido en *Jobaria*+Neosauropoda, perdido en algunos somfospóndilos y convergentemente readquirido en algunos titanosaurios más derivados (Wilson, 2002; Carballido et al., 2011).

La fosa supracondilar en la cara posterior de la epífisis distal del húmero es profunda y amplia, delimitada por crestas supracondilares alargadas proximodistalmente, condición sinapomórfica de Somphospondyli. La protuberancia lateral presente en el

margen posterolateral de la diáfisis, a la altura de la porción distal de la cresta deltopectoral, es presente en varias formas de titanosauroides derivados, como *Patagotitan*, *Saltasaurus*, *Neuquensaurus*, y *Opisthocoelicaudia*. Por otro lado, el cóndilo lateral es dividido anteriormente a formar crestas longitudinales prominentes, como en algunos neosaurópodos, Titanosauriformes basales y titanosaurios basales.

En la ulna, el proceso del olecranon parecería prominente dorsalmente, por encima de la superficie articular proximal, carácter compartido por algunas formas de Somphospondyli y titanosaurios derivados; sin embargo, debido a la atribución osteológica dudosa, este carácter no es considerado en el análisis cladístico.

Por último, la superficie distal del radio presenta una forma triangular en vista ventral, carácter ampliamente distribuido dentro de Eusauropoda, mientras que en vista transversal es perpendicular al eje mayor del hueso y no inclinada de unos 20° como en los titanosaurios derivados. De la misma forma, la epífisis distal es solo levemente expandida respecto a la diáfisis, como en la mayoría de los saurópodos, a excepción de algunos somfospondilos y de la mayoría de los titanosaurios.

La búsqueda de los árboles filogenéticos más parsimoniosos arroja un total de 338 árboles de 1899 pasos evolutivos. El consenso estricto de estos árboles (Fig. VI.12) no difiere mayormente con los resultados obtenidos en los análisis desarrollados para *Agustinia* (Capítulo IV) y *Ligabuesaurus* (Capítulo V), donde se resuelven la mayor parte de las relaciones filogenéticas de Sauropoda, a excepción de las politomías que incluyen a algunas formas de Eusauropoda, la mayoría de las formas de Brachiosauridae, Lithostrotia, y del grupo Lognkosauria+Rinconsauria.

La búsqueda de taxones inestables mediante la metodología Iter PCR identifica a siete taxones inestables: *Isisaurus*, *Cetiosaurus*, *Dinheirosaurus*, *Nemegtosaurus*, *Notocolossus*, *Tastavinsaurus*, *Rayososaurus* y el mismo MCF-PVPH-882. Con la eliminación de estos taxones, recupera al ejemplar MCF-PVPH-882 como un neosaurópodo basal. De hecho, según sus posiciones alternativas, MCF-PVPH-882 se recupera en los diferentes árboles más parsimoniosos como taxón hermano de *Apatosaurus* o como miembro basal de Dicraeosauridae.

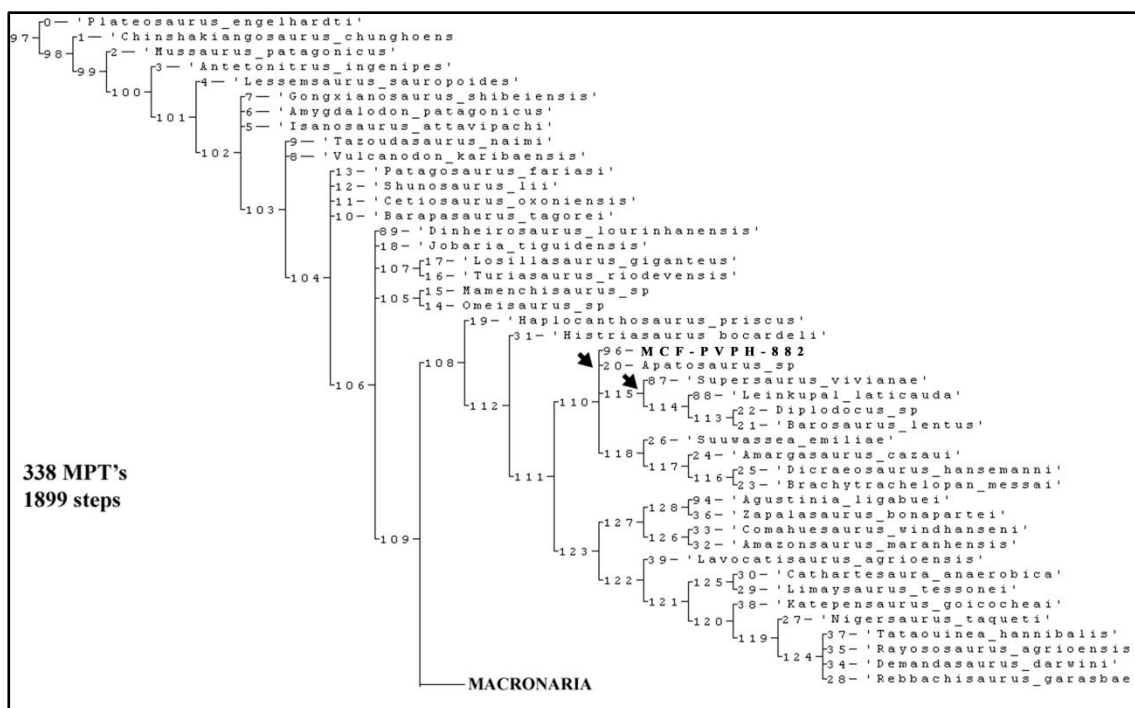


Figura VI.12. Consenso estricto de los 338 MPTs de 1899 pasos recuperados con el análisis filogenético desarrollado incluyendo al ejemplar MCF-PVPH-882 en la matriz de datos propuesta en esta tesis. Las flechas negras indican las posiciones alternativas de MCF-PVPH-882 (taxón hermano de *Apatosaurus*; dicreosáurido basal).

Sobre la base de los resultados obtenidos, la estrecha relación de parentesco con *Apatosaurus* se soporta por la presencia de un húmero con el cóndilo radial dividido anteriormente (Carácter n° 299, 0), condición que *Apatosaurus* y MCF-PVPH-882 comparten de forma convergente con varios macronarios, tales como *Camarasaurus*, *Bellusaurus*, *Giraffatitan*, *Sonorasaurus*, *Paluxysaurus*, y *Ligabuesaurus*.

Por otro lado, el ejemplar MCF-PVPH-882 comparte con los dicreosáuridos se justifica por la presencia de una epífisis distal de húmero con una fosa supracondilar amplia y profunda (Carácter n° 445, 1), como en *Suwassea* (Harris and Dodson, 2004) y *Amargasaurus* (Salgado y Bonaparte, 1991). Sin embargo, este carácter apomórfico está presente también en algunas formas de Titanosauriformes, como *Paluxysaurus* (Rose, 2007) y *Giraffatitan* (Janensch, 1914), y la mayoría de Titanosauria, tanto que su condición sinapomórfica de Somphospondyli es probablemente más amplia que lo registrado, por lo menos dentro de Titanosauriformes.

El ejemplar MCF-PVPH-882 comparte con los otros representantes de Flagellicaudata la ausencia de una fuerte expansión distal de la lámina escapular (Carácter n° 276, 0), el margen acromial de la lámina escapular poco expandido dorsalmente (Carácter n° 470, 0), el margen lateral de la porción proximal del húmero inclinado medialmente (Carácter n° 307, 0), el borde proximolateral del húmero prominente y de

aspecto redondeado (Carácter n° 308, 0), y la epífisis proximal del húmero expandida transversalmente respecto a la diáfisis (Carácter n° 443, 0).

VI.4.1. Hipótesis Alternativas

Con el fin de evaluar una posición alternativa a la recuperada con el análisis filogenético cuyos resultados se comentaron en la sección anterior, se fuerza la monofilia de un clado distinto a Flagellicaudata al incluir al ejemplar MCF-PVPH-882 y se contabiliza la diferencia de pasos evolutivos, si la hubiera. De esta forma, considerando algunas de las semejanzas morfológicas registradas entre MCF-PVPH-882 y formas de Titanosauriformes, como la presencia de crestas condilares prominentes en la cara anterior de la epífisis distal del húmero, presencia de protuberancia lateral en la diáfisis del húmero, presencia de fosa supracondilar del húmero amplia y profunda, y ausencia de expansión distal de la lámina escapular, se testean las hipótesis alternativas de MCF-PVPH-882 como Titanosauriformes basal y, sucesivamente, como miembro de Somphospondyli.

- **MCF-PVPH-882 como Titanosauriformes**

Con el objetivo de evaluar la posición alternativa de MCF-PVPH-882 como representantes de Titanosauriformes, se fuerza la monofilia del clado que lo incluye junto a *Sauroposeidon*, la familia Brachiosauridae, y a otras formas de Titanosauriformes. Realizando la búsqueda heurística correspondiente mediante el “*force constraints*” de MCF-PVPH-882 en el nudo que incluye a dichos Titanosauriformes, se obtienen 69 MPTs de 1903 pasos, donde el ejemplar de Cerro de los Leones se recupera como Titanosauriformes derivado y taxón hermano de *Giraffatitan*. El clado resultante se encuentra soportado por la presencia de los siguientes caracteres sinapomórficos: forma de la lámina escapular (Carácter n° 277), forma de los cóndilos distales (Carácter n° 299), y aspecto de la fosa supracondilar (Carácter n° 445). Sin embargo, a pesar de compartir dichos caracteres, el resultado del análisis cladístico demuestra que la diferencia entre la posición de MCF-PVPH-882 como representante de Flagellicaudata (1899 pasos) y la alternativa (como Titanosauriformes) es definida por 4 pasos evolutivos extra. Por lo tanto, teniendo en cuenta los principios cladísticos, se rechaza la hipótesis alternativa de MCF-PVPH-882 como Titanosauriformes por menos parsimoniosa.

- **MCF-PVPH-882 como Somphospondyli**

Teniendo en cuenta algunos caracteres apomórficos presentes en MCF-PVPH-882 (e.g., fosa supracondilar en la cara posterior de la epífisis distal del húmero, carácter n° 445, 1), se fuerza la monofilia del clado que lo incluya junto a *Ruyangosaurus*,

Chubutisaurus y otros somfospóndilos, como hipótesis alternativa a MCF-PVPH-882 como representante de Flagellicaudata. De esta forma, se analiza la matriz de datos forzando a MCF-PVPH-882 en el nodo que incluye a dichos somfospóndilos, y se obtienen así 74 MPTs de 1904 pasos, donde el ejemplar de Cerro de los Leones se recupera como un titanosauroideo y taxón hermano de *Dreadnoughtus* (Lacovara et al., 2014). El clado resultante se encuentra suportado por dos caracteres sinapomórficos: ancho de la epífisis distal del radio respecto al ancho de la diáfisis media (Carácter n° 314) y expansión de la epífisis proximal del húmero (Carácter n° 443). A pesar de compartir estos caracteres, el resultado del análisis cladístico demuestra que la diferencia entre la posición de MCF-PVPH-882 como representante de Flagellicaudata (1899 pasos) y la alternativa (como taxón hermano de *Dreadnoughtus*) defiere por 5 pasos evolutivos extra. Como para la hipótesis precedente, los resultados obtenidos forzando esta monofilia sugieren rechazar la hipótesis alternativa de MCF-PVPH-882 como titanosauroideo.

VI.5. Consideraciones paleoecológicas

El análisis osteológico y filogenético de los elementos postcraneos procedentes de la excavación n°2 de Cerro de los Leones permiten identificar un nuevo ejemplar de dinosaurio neosaurópodo, distinto a las formas precedentemente reconocidas por la Fm. Lohan Cura. Además, teniendo en cuenta que MCF-PVPH-882 procede del mismo nivel fosilífero de *Ligabuesaurus* (e.i., n°2), esta nueva forma indicaría que diferentes dinosaurios saurópodos de gran tamaño compartían un mismo ambiente, por lo menos durante parte del Albiano. Por lo que concierne a las consideraciones sobre la posible coexistencia entre distintas formas de saurópodos, en bibliografía existe un cierto consenso en aceptar la hipótesis según la cual, frente al limitado recurso alimentar, entre los mega-herbívoros se instaure una diversificación de nichos ecológicos sobre la base del tipo de dieta (Coe et al., 1987; Lehmann, 2001; Sander et al., 2010; Mallon et al., 2013). De esta forma, estos, como otros grandes dinosaurios herbívoros (p.e., los ankylosaurios), se habrían adaptados en lugar de competir uno con el otro, variando su morfología para especializarse en diferentes tipos de plantas (Dodson, 1983; Sampson y Loewen, 2010; Bakker, 1978; Bakker, 1986; Dodson, 1975; Carrano et al., 1999; Henderson, 2010; Carpenter, 1982, 1997a, 1997b, 2004; Campione y Evans, 2011; Mallon et al., 2013). Esta presión selectiva estaría a la base de la diversificación de nichos ecológicos reflejada en la variación de la morfología de los hocicos (Dodson, 1983;

Bakker, 1978; Bakker, 1986; Carrano et al., 1999; Henderson, 2010; Carpenter, 1982, 1997a, 1997b, 2004; Lull, 1933; Whitlock, 2011; Mallon et al., 2013), de la forma de los dientes (Calvo, 1994; Christiansen, 2000; Stevens y Parrish, 2005; Chure et al., 2010) y de los mecanismos de masticación (Carrano et al., 1999; Carpenter, 1997b; Ostrom, 1966; Erikson et al., 2012; Mallon et al., 2013). Además, varios trabajos ponen en evidencia la importancia de la alimentación diferenciada según la altura (*feeding high stratification*) como mecanismo principal de diversificación de nichos ecológicos (Bakker, 1978; Beland y Russel, 1978; Bakker, 1986; Coe et al., 1987; Mallon et al., 2013). Esta diversificación habría facilitado la coexistencia de distintos géneros de saurópodos sobre la base del largo de sus cuellos, los cuales habrían permitido alimentarse a diferentes alturas en el mismo paleoambiente (Bakker, 1978; Beland y Russel, 1978; Coe et al., 1987; Mallon et al., 2013). Los más recientes trabajos sobre las reconstrucciones de la morfología y la biomecánica de los cuellos de los saurópodos (Bakker, 1978, 1986; Barrett y Upchurch, 1995; Stevens y Parrish, 1999; Carabajal et al., 2014), los análisis sobre el desgaste y el remplazo de los dientes (Fiorillo, 1991, 1998; Stevens y Parrish, 2005; Upchurch y Barrett, 2000; Fiorillo, 2008; Whitlock, 2011; D’Emic et al., 2013) y los mecanismos de ingesta y procesamiento del alimento (Calvo, 1994; Fiorillo, 1991, 1998) representan las evidencias a soporte de este mecanismo de diversificación paleoecológica. De esta forma, las presencias conjuntas de distintas formas de diplodocoideos y macronarios en una misma formación pueden ser interpretadas sobre la base de estas consideraciones paleoecológicas, y representarían evidencias de coexistencia entre mega-herbívoros donde la diversificación de nichos ecológicos estaría reflejada en la alimentación diferenciada según la altura. A tal respecto, es interesante notar que en la mayor parte de los ejemplos citados previamente, formas de diplodocoideos, especialmente rebbaquisáuridos y dicreosáuridos, están asociadas a macronarios como Titanosauriformes y titanosaurios basales (e.g., Formación Lourinha, La Amarga, Cerro Barcino, Wessex, Candeleros, Huincul, Bajo Barreal, Wadi Milk), los cuales representan saurópodos generalmente de masa corporal mayor y de cuellos más largos que aquellos (Rauhut et al., 2005; Benson et al., 2014; Carballido et al., 2017; Canudo et al., 2018).

Por lo que concierne los saurópodos de Cerro de los Leones, la presencia conjunta de por lo menos tres formas de neosaurópodos representaría una condición parecida a la de otros paleoecosistemas cretácicos, como la de la Formación Candeleros y Huincul,

donde a formas de rebbaquisáuridos (*Limaysaurus* y *Cathartesaura*, respectivamente) se asocian formas de andesauroideos (*Andesaurus* y *Choconsaurus*, respectivamente).

CAPITULO VII

SUMARIO DE RESULTADOS

Introducción

Con el desarrollo de esta tesis doctoral se alcanzaron todos los objetivos específicos establecidos en pos de lograr su objetivo principal, que consiste en contribuir al conocimiento sobre la diversidad taxonómica de los saurópodos procedentes de la Formación Lohan Cura de Cerro de los Leones, en el centro de la Patagonia Argentina.

Los resultados obtenidos con los análisis osteológicos y filogenéticos de los ejemplares de saurópodos procedentes de Cerro de los Leones (Capítulos IV-V-VI) han permitido aportar tanto informaciones inéditas sobre la diversidad morfológica y taxonómica de los saurópodos presentes en el sector meridional de la Cuenca Neuquina durante el Cretácico Inferior, así como ampliar nuestro conocimiento sobre la evolución temprana de dos clados de Neosauropoda ampliamente distribuidos en Gondwana: Rebbachisauridae y Titanosauria.

Para lograr los objetivos de esta Tesis Doctoral se trabajó con dos taxones hasta el momento solo parcialmente descritos y de atribución filogenética debatida, cuyas revisiones de las osteologías y de las diagnosis permitieron recuperar a *Agustinia ligabuei* como un representante basal de la familia Rebbachisauridae (Capítulo IV) y a *Ligabuesaurus leanzai* como un representante del clado Andesauroidea (Capítulo V), respectivamente. Además de estos taxones, el estudio de los materiales fósiles procedentes de Cerro de los Leones permitió reconocer un taxón de dinosaurio saurópodo inédito (Capítulo VI), el cual fue descrito y comparado con las formas de dinosaurios actualmente reconocidas para la Formación Lohan Cura. De esta forma, la distinción de este nuevo ejemplar de las formas ya formalmente reconocidas permitió incrementar el registro de Neosauropoda para la Formación Lohan Cura y evidenciar una mayor diversidad de saurópodos para el sector meridional de la Cuenca Neuquina de la considerada hasta el momento.

A continuación, se detallan los resultados obtenidos y discutidos en los capítulos precedentes, teniendo en cuenta la secuencia de objetivos específicos (OE) y de las

distintas hipótesis de trabajo (H) preestablecidos para el desarrollo de esta Tesis Doctoral (sección I.1).

VII.1. *Agustinia ligabuei* Bonaparte, 1999

La osteología de este ejemplar procedente del Nivel Fosilífero nº3 del Cerro de los Leones (Miembro Cullín Cura, Formación Lohan Cura) fue redescrita y reinterpretada a la luz de la reciente preparación de parte de sus elementos axiales y apendiculares (OE-1). La redescipción del material tipo permitió reconsiderar algunos elementos apendiculares (p.e., tibia, fíbula y metatarsianos) y evidenciar caracteres apomórficos compartidos con los representantes de Rebbachisauridae. De la misma forma, se reconocieron varios nuevos caracteres, que por no estar presente en ningún otro dinosaurio saurópodo actualmente reconocido, se consideraron autapomórficos y contribuyeron a la revisión y a la ampliación de la diagnosis propuesta para *Agustinia*. La codificación inédita presentada en esta Tesis permitió desarrollar un análisis filogenético que recuperó a *Agustinia* como un representante basal de la familia Rebbachisauridae, a su vez un clado basal de Diplodocoidea (OE-3). El análisis filogenético recupera además a *Agustinia* como taxon hermano de *Zapalasauros* (Salgado et al., 2006), y ambos en posición más basal que *Comahuesaurus* (Carballido et al., 2012) y *Lavocatisaurus* (Canudo et al., 2018), condición que indica la gran diversidad de la familia Rebbachisauridae en la Cuenca Neuquina, por lo menos durante el Cretácico Inferior. Estos resultados contrastan con las atribuciones previas de *Agustinia* como dinosaurio titanosaurio, las cuales se basaban sobre la supuesta presencia de seis vértebras sacras y de osteodermos atípicos; sin embargo, ambas condiciones fueron rechazadas tras la redescipción de los elementos axiales y los análisis histológicos (OE-3), los cuales permitieron reconocer un sacro de cinco elementos y demostrar el origen axial (costillas cervicales y dorsales) de la mayor parte de las estructuras atípicas de *Agustinia*. Por último, la presencia de distintos rebbachisauridos basales en el Cretácico Inferior de la Cuenca Neuquina, estrechamente relacionados a las formas de Europa y Africa, soportaría la hipótesis de un origen temprano de la familia y una rápida dispersión de sus representantes a través de Africa, por lo menos hasta el Cretácico Medio (OE-8).

Por lo tanto, la hipótesis de trabajo establecida al comienzo de esta Tesis Doctoral (H-1), según la cual *Agustinia ligabuei* Bonaparte 1999 representa una forma de diplodocoideo, está confirmada por los resultados obtenidos y discutidos en esta instancia.

VII.2. *Ligabuesaurus leanzai* Bonaparte, Gonzalez Riga y Apesteguia, 2006

Los recientes trabajos de campo y de preparación permitieron ampliar la osteología de este taxon con elementos inéditos, representados tanto por materiales colectados por el Dr. Bonaparte y su equipo, como también por nuevos elementos procedentes de nuevas excavaciones abiertas en el sitio de *Ligabuesaurus* (OE-4). La revisión del conjunto de materiales procedentes del Nivel Fosilifero n°2 de Cerro de los Leones permitió confirmar la presencia de un único individuo, casi completo y parcialmente articulado, en el sitio de procedencia del holotipo de *Ligabuesaurus*, y reconocer una serie de ejemplares inéditos que se incluye entre los materiales referidos. La descripción de todos estos materiales evidenció la presencia de una serie inédita de caracteres derivados, mediante la cual se soporta la modificación de la diagnosis de *Ligabuesaurus* con una serie de caracteres únicos, no presente en ningún otro dinosaurio saurópodo reconocido hasta el momento. De esta forma, no solo se incrementa el número de elementos axiales y apendiculares referidos a *Ligabuesaurus*, sino que también la cantidad de caracteres codificados; estos permitieron desarrollar un inédito análisis filogenético, el cual ajustó las relaciones de parentesco de *Ligabuesaurus* dentro de Sauropoda, hasta el momento inciertas (OE-5). A tal respecto, *Ligabuesaurus* se recupera como taxon hermano de *Andesaurus* (Calvo y Bonaparte, 1991), ambos como representantes derivados del clado Andesauroidea, linaje estrechamente relacionado a la evolución temprana de Titanosauria. Estos resultados contrastan con la mayoría de los trabajos más recientes, en los cuales *Ligabuesaurus* se recupera como representante derivado de Titanosauriformes no-Titanosauria, pero si concuerda, aunque parcialmente, con las conclusiones propuestas por Bonaparte et al. (2006). Por último, la estrecha relación filogenética de *Ligabuesaurus* con otros representantes de andesauroidea tanto de Sudamerica (*Choconsaurus*, Simón et al., 2017) como de Asia (*Yunmenglong* Lü et al., 2013, *Huabeisaurus* Pang y Cheng, 2000), soportaría la hipótesis de un origen Jurasico tardía de Titanosauria y una dispersión temprana Juro-Cretácica que resultaría en la presencia cosmopolita de este exitoso linaje de Sauropoda durante el Cretácico (OE-8).

Por lo tanto, la hipótesis de trabajo establecida al comienzo de esta Tesis Doctoral (H-2), según la cual *Ligabuesaurus leanzai* Bonaparte et al. (2006) representa una forma de titanosaurio, está confirmada por los resultados obtenidos y discutidos en esta instancia.

VII.3. Nuevo neosaurópodo indet. MCF-PVPH-882

La revisión de todos los materiales fósiles procedentes de Cerro de los Leones permitió reconocer un ejemplar inédito de dinosaurio saurópodo, incompleto y representado por elementos fragmentarios, que sin embargo presentan caracteres morfológicos que lo distinguen de los otros taxones formalmente reconocidos para la Formación Lohan Cura (OE-6). La descripción de estos nuevos elementos indicó la presencia de un único individuo de gran tamaño desde una excavación próxima a la de *Ligabuesaurus* y a la altura del mismo nivel fosilífero (nº2), así como reconocer caracteres morfológicos derivados compartidos en parte con representantes de Diplodocoidea, en parte con Titanosauriformes, los cuales permiten atribuir tentativamente el ejemplar MCF-PVPH-882 a Neosauropoda. Estas condiciones indicarían que diferentes formas de dinosaurios neosaurópodos compartían un mismo ambiente en el sector meridional de la Cuenca Neuquina, por lo menos durante parte de Albiano.

Por lo tanto, la hipótesis de trabajo establecida al comienzo de esta Tesis Doctoral (H-III), según la cual la diversidad taxonómica de dinosaurios saurópodos para la Fm. Lohan Cura es más amplia de lo registrado a través de los taxones formalmente establecidos, está confirmada por los resultados obtenidos y discutidos en esta instancia.

Además, esta mayor diversidad taxonómica indicaría una coexistencia entre distintas formas de megaherbívoros, la cual estaría facilitada por una diversificación de nichos ecológicos mediante una alimentación diferenciada según la altura (OE-7). De hecho, a pesar de no tener evidencias directas de una coexistencia entre el rebaquisáurido *Agustinia* (Nivel fosilífero nº3) y el andesauroideo *Ligabuesaurus* (Nivel fosilífero nº2), la presencia del neosaurópodo MCF-PVPH-882 en el mismo nivel que *Ligabuesaurus* representaría una evidencia directa de la coexistencia de distintas formas de megaherbívoros, por lo menos durante parte del miembro superior de la Formación Lohan Cura.

Por último, las evidencias brindadas por las comunidades de dinosaurios saurópodos de la Formación La Amarga, Lohan Cura, Candeleros y Huincul sugieren que en el sector meridional de la Cuenca Neuquina se instauraron condiciones paleoambientales y paleoclimáticas que permitieron la conformación de ecosistemas variados en los cuales la diversificación de nichos ecológicos permitió la coexistencia de distintas formas de neosaurópodos, y que las mismas se conservaron por lo menos desde el Cretácico Inferior hasta el Cretácico “Medio”.

Nuevos ejemplares de saurópodos más completos y mejor preservados procedentes de distintos niveles del Cerro de los Leones, algunos de los cuales detectados durante las campañas de exploración realizadas en el marco de esta Tesis Doctoral (fig. I.2), podrán aclarar estas hipótesis paleoecológicas, así como aportar nuevas informaciones sobre la composición de la comunidad de Sauropoda de la Formación Lohan Cura.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alifanov, V.R. y Averianov, A.O., 2003. *Ferganasaurus verzilini*, gen. et sp. nov., a new neosauropod (Dinosauria, Saurischia, Sauropoda) from the Middle Jurassic of Fergana Valley, Kirghizia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23 (2): 358-372.
- Allain, R. y Aquesbi, N., 2008. Anatomy and phylogenetic relationships of *Tazoudasaurus naimi* (Dinosauria, Sauropoda) from the late Early Jurassic of Morocco. *Geodiversitas*, 30 (2): 345-424.
- Allain, R., Aquesbi, N., Dejax, J., Meyer, C., Monbaron, M., Montenat, C., Richir, P., Rochdy, M., Russell, D.A. y Taquet, P., 2004. A basal sauropod dinosaur from the Early Jurassic of Morocco. *Comptes Rendus Palevol*, 3 (3): 199-208.
- Antunes, M.T. y Mateus, O., 2003. Dinosaurs of Portugal. *Comptes Rendus Palevol*, 2 (1): 77-95.
- Apesteguía, S., 2004. *Bonitasaura salgadoi* gen. et sp. nov.: a beaked sauropod from the Late Cretaceous of Patagonia. *Naturwissenschaften*, 91 (10): 493-497.
- Apesteguía, S., 2005. Evolution of the hyposphene-hypantrum complex within Sauropoda. In V. Tidwell; Carpenter, K., eds., *Thunder-Lizards, The Sauropodomorph Dinosaurs*. University of Indiana, Bloomington and Indianapolis Press: 248-267.
- Apesteguía, S., 2005. Evolution of the Titanosaur Metacarpus. In V. Tidwell; Carpenter, K., eds., *Thunder-Lizards, The Sauropodomorph Dinosaurs*. University of Indiana, Bloomington and Indianapolis Press: 321-345.
- Apesteguía, S., 2007. The sauropod diversity of the La Amarga Formation (Barremian), Neuquén (Argentina). *Gondwana Research*, 12 (4): 533-546.
- Averianov, A. y Skutschas, P., 2017. A new lithostrotian titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Early Cretaceous of Transbaikalia, Russia. *Biological Communications*, 1.
- Averianov, A.O. y Lopatin, A.V., 2019. Sauropod diversity in the Upper Cretaceous Nemegt Formation of Mongolia - a possible new specimen of *Nemegtosaurus*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 64 (2).
- Averianov, A.O. y Zverkov, N.G., 2020. New diplodocoid sauropod dinosaur material from the Middle Jurassic of European Russia. *Acta Palaeontologica Polonica* 65: 1-11.
- Averianov, A.O., Voronkevich, A.V., Maschenko, E.N., Leshchinskiy, S.V., y Fayngertz, A.V., 2002. A sauropod foot from the Early Cretaceous of Western Siberia, Russia. *Acta Palaeontologica Polonica*, 47 (1).
- Azuma, Y. y Shibata, M., 2010. *Fukuititan nipponensis*, a new titanosauriform sauropod from the Early Cretaceous Tetori Group of Fukui Prefecture, Japan. *Acta Geologica Sinica-English Edition*, 84 (3): 454-462.

- Bakker, R.T., 1978. Dinosaur feeding behaviour and the origin of flowering plants. *Nature*, 274 (5672): 661-663.
- Bakker, R.T., 1986. *The Dinosaur Heresies: New Theories Unlocking the Mystery of the Dinosaurs and their Extinction*. New York, Zebra Books.
- Bandeira, K.L., Machado, E.B., Campos, D. y Kellner, A.W., 2019. New titanosaur (Sauropoda, Dinosauria) records from the Morro do Cambambe Unit (Upper Cretaceous), Mato Grosso state, Brazil. *Cretaceous Research*, 103: 104155.
- Bandyopadhyay, S., Gillette, D.D., Ray, S. y Sengupta, D.P., 2010. Osteology of *Barapasaurus tagorei* (Dinosauria: Sauropoda) from the early Jurassic of India. *Palaeontology*, 53 (3): 533-569.
- Barco, J.L., 2006. Descripción de las vértebras cervicales de *Galvesaurus herreroi* Barco, Canudo, Cuenca-Bescós & Ruiz-Omeñaca, 2005 (Dinosauria, Sauropoda) del tránsito Jurásico-Cretácico en Galve (Teruel, España). *Revista Española de Paleontología*, 21(2), 189-205.
- Barco, J.L., 2009. Sistemática e implicaciones filogenéticas y paleobiogeográficas del saurópodo *Galvesaurus herreroi* (Formación Villar del Arzobispo, Galve, España). Universidad de Zaragoza, Zaragoza, 389 pp.
- Barco, J.L., 2010. Implicaciones filogenéticas y paleobiogeográficas del saurópodo *Galvesaurus herreroi* Barco, Canudo, Cuenca-Bescós y Ruiz-Omeñaca 2005. V Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno. Libro de Resúmenes/Abstract Book. Salas de los Infantes: Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas, 3-6.
- Barco, J.L., Canudo, J.I., Cuenca-Bescós, G. y Ruiz-Omeñaca, J.I., 2005. Un nuevo dinosaurio saurópodo *Galvesaurus herreroi*. *Naturaleza Aragonesa*, 15: 4-17.
- Barrett, P. y Upchurch, P., 2007. The evolution of feeding mechanisms in early sauropodomorph dinosaurs. 91–112. *Evolution and palaeobiology of early sauropodomorph dinosaurs. Special Papers in Palaeontology*: 77, 289.
- Barrett, P.M. y Upchurch, P., 1995. Sauropod feeding mechanisms: their bearing on palaeoecology. In *Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Short Papers*. Edited by Sun A. y Wang Y., Beijing: China Ocean Press: 107–110.
- Barrett, P.M. y Upchurch, P., 2005. Sauropod diversity through time: possible macroevolutionary and palaeoecological implications. KA Curry Rogers and JA Wilson (eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*: 125-156.
- Barrett, P.M. y Wang, X.L., 2007. Basal titanosauriform (Dinosauria, Sauropoda) teeth from the Lower Cretaceous Yixian Formation of Liaoning Province, China. *Palaeoworld*, 16 (4): 265–271.
- Barrett, P.M., 2014. Paleobiology of herbivorous dinosaurs. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 42: 207-230.
- Barrett, P.M., Clarke, J.B., Brinkman, D.B., Chapman, S.D. y Ensom, P.C., 2002. Morphology, histology and identification of the ‘granicones’ from the Purbeck

- Limestone Formation (Lower Cretaceous: Berriasian) of Dorset, southern England. *Cretaceous Research*, 23 (2): 279-295.
- Barrett, P.M., Upchurch, P., Zhou, X.D. y Wang, X.L., 2007. The skull of *Yunnanosaurus huangi* Young, 1942 (Dinosauria: Prosauropoda) from the Lower Lufeng Formation (Lower Jurassic) of Yunnan, China. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 150 (2): 319-341.
- Barrett, P.M., y Upchurch P., 2005. Sauropodomorph diversity through time: Macroevolutionary and paleoecological implications. In: Curry Rogers K., Wilson J.A., eds 2005, "The Sauropods: Evolution and Paleobiology". Berkeley: University of California Press: 125–156.
- Behrensmeyer, A.K., 1975. Taphonomy and paleoecology in the hominid fossil record. *Yearbook of Physical Anthropology*, 19: 36-50.
- Béland, P. y Russell, D.A., 1978. Paleoecology of Dinosaur Provincial Park (Cretaceous), Alberta, interpreted from the distribution of articulated vertebrate remains. *Can. J. Earth Sci.*, 15: 1012–1024.
- Bellardini, F. y Cerda, I.A., 2017. Bone histology sheds light on the nature of the "dermal armor" of the enigmatic sauropod dinosaur *Agustinia ligabuei* Bonaparte, 1999. *The Science of Nature*, 104 (1-2): 13.
- Bellardini, F. y Codorníu, L., 2019. First Pterosaur Post-Cranial Remains from the Lower Cretaceous Lohan Cura Formation (Albian) of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 56 (2): 116-134.
- Benedetto, J.L., 2010. El continente de Gondwana a través del tiempo: una introducción a la Geología Histórica. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba: 384.
- Benedetto, J.L., 2019. El continente de Gondwana a través del tiempo: una introducción a la Geología Histórica. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba: 444.
- Blakey, R.C., 2006 Global paleogeographic views of earth history—late Precambrian to recent. See <http://cpgeosystems.com/index.html>
- Blakey, R.C., 2008. Gondwana paleogeography from assembly to breakup—A 500 my odyssey. *Geological Society of America Special Papers*, 441: 1-28.
- Bonaparte, J.F. y Coria, R.A., 1993. Un nuevo y gigantesco saurópodo titanosaurio de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano) de la Provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 30 (3): 271–282.
- Bonaparte, J.F. y Gasparini, Z., 1978. The sauropods of the Neuquén and Chubut Groups and their chronological relations. In VII Congreso Geológico Argentino, Neuquén, 11: 393-406.
- Bonaparte, J.F. y Mateus, O., 1999. A new diplodocid, *Dinheirosaurus lourinharensis* gen. et sp. nov., from the late Jurassic beds of Portugal. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 5: 13-29.

- Bonaparte, J.F. y Powell, J.E., 1980a. A continental assemblage of tetrapods from the Upper Cretaceous beds of El-Brete, northwestern Argentina (Sauropoda-Coelurosauria-Carnosauria-Aves). *Memoires de la Société Géologique de France*, 139: 19-28.
- Bonaparte, J.F. y Vince, M., 1979. El hallazgo del primer nido de Dinosaurios Triásicos (Saurischia, Prosauropoda), Triásico Superior de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 16: 173–182.
- Bonaparte, J.F., 1986b. The early radiation and phylogenetic relationships of the Jurassic sauropod dinosaurs, based on vertebral anatomy. En Padian, K. (ed). *The Beginning of the Age of Dinosaurs*. Cambridge University Press, Cambridge: 245-258.
- Bonaparte, J.F., 1996a. Cretaceous Tetrapods of Argentina. En *Contributions of southern South America to Vertebrate Paleontology Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)*, 30: 73-130.
- Bonaparte, J.F., 1996b. Dinosaurios de America del Sur. Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina: 174.
- Bonaparte, J.F., 1997. *Rayososaurus agrioensis* Bonaparte, 1995. *Ameghiniana*, 34: 116.
- Bonaparte, J.F., 1999a. An armoured sauropod from the Aptian of northern Patagonia, Argentina. En Tomida, Y., Rich, T. H. y Vickers-Rich, P. (eds). *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium Tokyo*. National Science Museum Monographs, Tokyo: 1-12.
- Bonaparte, J.F., 1999b. Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha. *Ameghiniana*, 36: 115-187.
- Bonaparte, J.F., Gonzalez Riga, B.J. y Apesteguía, S., 2006. *Ligabuesaurus leanzai* gen. et sp. nov. (Dinosauria, Sauropoda), a new titanosaur from the Lohan Cura Formation (Aptian, lower Cretaceous) of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 27 (3): 364-376.
- Bonaparte, J.F., Heinrich, W.D. y Wild, R., 2000. Review of *Janenschia* Wild, with the description of a new sauropod from the Tendaguru beds of Tanzania and a discussion on the systematic value of procoelous caudal vertebrae in the sauropoda. *Palaeontographica Abteilung A*, 256: 25-76.
- Bonnan, M.F. y Wedel, M.J., 2004. First occurrence of *Brachiosaurus* (Dinosauria: Sauropoda) from the Upper Jurassic Morrison Formation of Oklahoma. *Paleobios*, 24(2), pp.13–21.
- Bonnan, M.F., 2001. The evolution and functional morphology of sauropod dinosaur locomotion. Northern Illinois University. Tesis doctoral.
- Bonnan, M.F., 2003. The evolution of manus shape in sauropod dinosaurs: implications for functional morphology, forelimb orientation, and phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23 (3): 595-613.

- Bonnan, M.F., 2004. Morphometric analysis of humerus and femur shape in Morrison sauropods: implications for functional morphology and paleobiology. *Paleobiology*, 30 (3): 444-470.
- Bonnan, M.F., 2005. Pes anatomy in sauropod dinosaurs: implications for functional morphology, evolution, and phylogeny. *Thunder-Lizards: The Sauropodomorph Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington: 346-380.
- Borsuk-Bialynicka, M., 1977. A new camarasaurid sauropod *Opisthocoelicaudia sknrzynskii*, gen. n. sp. n. from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Paleontologia Polonica*, 37: 5-64.
- Bown, T.M. y Kraus, M.J., 1981. Lower Eocene alluvial paleosols (Willwood Formation, northwest Wyoming, USA) and their significance for paleoecology, paleoclimatology, and basin analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 34: 1-30.
- Buffetaut, E., Suteethorn, V., Cuny, G., Tong, H., Le Loeuff, J., Khansubha, S. y Jongautchariyakul, S., 2000. The earliest known sauropod dinosaur. *Nature*, 407: 72-74.
- Burns, M.E. y Vavrek, M.J., 2014. Probable ankylosaur ossicles from the middle Cenomanian Dunvegan formation of northwestern Alberta, Canada. *PloS one*, 9 (5).
- Bussert, R., Heinrich, W.D. y Aberhan, M., 2009. The Tendaguru Formation (Late Jurassic to Early Cretaceous, southern Tanzania): definition, palaeoenvironments, and sequence stratigraphy. *Fossil Record*, 12: 141-174.
- Cabrera, A., 1947. Un saurópodo nuevo del Jurásico de Patagonia, *Notas del Museo de La Plata. Paleontología* 12: 1-17.
- Calvo, J. y Bonaparte, J.F., 1991. *Andesaurus delgadoi* gen. et sp. nov. (Saurischia-Sauropoda), Dinosaurio Titanosauridae de la Formación Río Limáy (Albiano-Cenomaniano), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 28: 303-310.
- Calvo, J. y Salgado, L., 1995. *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov. A new Sauropoda from the Albian-Cenomanian of Argentina; new evidence on the origin of the diplodocidae. *Ameghiniana*, 11: 13-33.
- Calvo, J., Porfiri, J., González Riga, B.J. y Kellner, A.W., 2007. A new Cretaceous terrestrial ecosystem from Gondwana with the description of a new sauropod dinosaur. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 79: 529-541.
- Calvo, J., Porfiri, J., González Riga, B.J. y Kellner, A.W., 2008. Anatomy of *Futalognkosaurus dukei* Calvo, Porfiri, González Riga & Kellner, 2007 (Dinosauria, Titanosauridae) from the Neuquén Group (Late Cretaceous, Patagonia, Argentina). *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 65: 511-526.
- Calvo, J.O. y González Riga, B.J., 2003. *Rinconsaurus caudamirus* gen. et sp. nov., a new titanosaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the Late Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Revista geológica de Chile*, 30 (2): 333-353.
- Calvo, J.O., 1994. Jaw mechanics in sauropod dinosaurs. *Gaia*, 10: 183-193.

- Campione, N.E. y Evans, D.C., 2011. Cranial growth and variation in edmontosaurs (Dinosauria: Hadrosauridae): implications for latest Cretaceous megaherbivore diversity in North America. *PLoS One*, 6 (9): e25186.
- Campos, D.A.D., Kellner, A.W., Bertini, R.J. y Santucci, R.M., 2005. On a titanosaurid (Dinosauria, Sauropoda) vertebral column from the Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 63: 565-593.
- Cantino, P. y De Queiroz, K., 2007. International code of phylogenetic nomenclature.
- Canudo, J.I. y Salgado, L., 2003. Los dinosaurios del Neocomiense (Cretácico Inferior) de la Península Ibérica y Gondwana occidental: implicaciones biogeográficas. En Pérez-Lorente, F. (ed). *Dinosaurios y otros Reptiles Mesozoicos de España*. Volume 26. Ciencias de la Tierra, Logroño: 251-268.
- Canudo, J.I., Barco, J.L., Pereda-Suberbiola, X., Ruiz-Omenaca, J.I., Salgado, L., Torcida Fernandez-Baldor, F. y Gasulla, J.M., 2009. What Iberian dinosaurs reveal about the bridge said to exist between Gondwana and Laurasia in the Early Cretaceous. *Bulletin de la Societe Geologique de France*, 180: 5-11.
- Canudo, J.I., Carballido, J.L., Garrido, A., and Salgado, L., 2018. A new rebbachisaurid sauropod from the Aptian–Albian, Lower Cretaceous Rayoso Formation, Neuquén, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 63 (4) 10-2018: 679-691.
- Canudo, J.I., Castanera, D., Garrido, A., Salgado, L., y Carballido, J.L., 2017. Icnitas de dinosaurios saurópodos en la Formación Rayoso (Cuenca Neuquina, Albiense, Argentina). *Geogaceta*, 61, 43-46.
- Canudo, J.I., Royo Torres, R. y Cuenca Bescós, G., 2008. A new sauropod: *Tastavinsaurus sanzi* gen. et sp. nov. from the Early Cretaceous (Aptian) of Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28 (3): 712–731.
- Canudo, J.I., Royo Torres, R. y Cuenca-Bescós, G., 2008. A New Sauropod: *Tastavinsaurus sanzi* gen. et sp. nov. from the Early Cretaceous (Aptian) of Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28: 712-731.
- Canudo, J.I., Ruiz Omeñaca, J.I., Barco, J.L. y Royo Torres, R., 2002. ¿ Saurópodos asiáticos en el Barremiense inferior (Cretácico Inferior) de España. *Ameghiniana*, 39 (4): 443–452.
- Canudo, J.I., Ruiz-Omeñaca, J.I., Barcelo, J.L. y Royo Torres, R., 2002. ¿Saurópodos asiáticos en el Barremiense inferior (Cretácico Inferior) de España? *Ameghiniana*, 39: 443-452.
- Carballido, J.L. y Pol, D., 2010. The dentition of *Amygdalodon patagonicus* (Dinosauria: Sauropoda) and the dental evolution in basal sauropods. *Comptes Rendus Palevol*, 9: 83-93.
- Carballido, J.L. y Sander, P.M., 2013. Postcranial axial skeleton of *Europasaurus holgeri* (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Jurassic of Germany: implications for sauropod ontogeny and phylogenetic relationships of basal Macronaria. *Journal of Systematic Palaeontology*, 12 (3): 335-387.

- Carballido, J.L., 2011. Estudio anatómico y comparativo de nuevos materiales de Neosauropoda (Camarasauromorpha y Diplodocoidea), Análisis Filogenético del grupo y biogeografía del Cretácico Inferior. Tesis doctoral: 474 pp.
- Carballido, J.L., Garrido, A.C., Canudo, J.I. y Salgado, L., 2010. Redescription of *Rayososaurus agrioensis* Bonaparte (Sauropoda, Diplodocoidea), a rebbachisaurid from the early Late Cretaceous of Neuquén. *Geobios*, 43: 493-502.
- Carballido, J.L., Pol, D., Cerda, I. y Salgado, L., 2011. The Osteology of *Chubutisaurus insignis* Del Corro, 1975 (Dinosauria: Neosauropoda) from the "Middle" Cretaceous of Central Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31: 93-110.
- Carballido, J.L., Pol, D., Otero, A., Cerda, I.A., Salgado, L., Garrido, A.C., Ramezani, J., Cúneo, N.R., Krause, J.M., 2017. A new giant titanosaur sheds light on body mass evolution among sauropod dinosaurs. *Proc. R. Soc. B*, 284: 20171219.
- Carballido, J.L., Pol, D., Parra Ruge, M.L., Padilla Bernal, S., Páramo-Fonseca, M.E. y Etayo-Serna, F., 2015. A new Early Cretaceous brachiosaurid (Dinosauria, Neosauropoda) from northwestern Gondwana (Villa de Leiva, Colombia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35 (5): e980505.
- Carballido, J.L., Rauhut, O.W.M., Pol, D. y Salgado, L., 2011. Osteology and phylogenetic relationships of *Tehuelchesaurus benitezii* (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Jurassic of Patagonia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163 (2): 605-662.
- Carballido, J.L., Salgado, L., Pol, D., Canudo, J. I., y Garrido, A., 2012. A new basal rebbachisaurid (Sauropoda, Diplodocoidea) from the Early Cretaceous of the Neuquén Basin; evolution and biogeography of the group. *Historical Biology*, 24 (6): 631-654.
- Carpenter K., 1997b. Ankylosaurs. In *The Complete Dinosaur*. Edited by Farlow J.O., Brett-Surman M.K., Bloomington, Indiana University Press: 307–316.
- Carpenter, K., 1982. Skeletal and dermal armor reconstructions of *Euoplocephalus tutus* (Ornithischia: Ankylosauridae) from the Late Cretaceous Oldman Formation of Alberta. *Can. J. Earth Sci.*, 19: 689–697.
- Carpenter, K., 1997a. Ankylosauria. In *Encyclopedia of Dinosaurs*. Edited by Currie P.J., Padian K., San Diego, Academic Press: 16–20
- Carpenter, K., 2004. Redescription of *Ankylosaurus magniventris* Brown 1908 from the Upper Cretaceous of the Western Interior of North America. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 41(8): 961-986.
- Carrano, M.T., 2005. The evolution of sauropod locomotion: morphological diversity of a secondarily quadrupedal radiation. *The sauropods: evolution and paleobiology*.
- Carrano, M.T., Janis, C.M. y Sepkoski, J.J., 1999. Hadrosaurs as ungulate parallels: lost life styles and deficient data. *Acta Palaeontologica Polonica*, 44 (3): 237-261.
- Carvalho, I.D.S., Avilla, D.S.L. y Salgado, L., 2003. *Amazonsaurus maranhensis* gen. et sp. nov. (Sauropoda, Diplodocoidea) from the Lower Cretaceous (Aptian–Albian) of Brazil. *Cretaceous Research*, 24: 697-713.

- Carvalho, I.D.S., Salgado, L., Lindoso, R. M., de Araújo-Júnior, H. I., Nogueira, F. C. C., & Soares, J. A., 2017. A new basal titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Lower Cretaceous of Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 75: 74-84.
- Casamiquela, R.M., 1963. Consideraciones acerca de *Amygdalodon* Cabrera (Sauropoda, Cetiosauridae) del Jurásico Medio de la Patagonia. *Ameghiniana*, 3 (3): 79-95.
- Casanovas, M.L., Santafé, J.V. y Sanz, J.L., 2001. Breve histórico de los estudios filogenéticos del género *Haplocanthosaurus* (Dinosauria, Sauropoda). *paleontologia i evolució*, 32-33: 123-126.
- Cerda, I.A. y Powell, J.E., 2010. Dermal armor histology of *Saltasaurus loricatus*, an Upper Cretaceous sauropod dinosaur from Northwest Argentina. *Acta Paleontologica Polonica* 55: 389–398.
- Cerda, I.A., 2009. Consideraciones sobre la histogénesis de las costillas cervicales en los dinosaurios saurópodos. *Ameghiniana*, 46: 193–198.
- Cerda, I.A., Casal, G.A., Martínez, R.D., Ibiricu, L.M., 2015a. Histological evidence for a supraspinous ligament in sauropod dinosaurs. *Royal Society Open Science* 2:150369. doi:10.1098/rsos.150369
- Cerda, I.A., García, R.A., Powell, J.E. y Lopez, O., 2015b. Morphology, microanatomy, and histology of titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) osteoderms from the upper cretaceous of Patagonia. *J. Vertebr. Paleontol.* 35 (1): e905791. doi:10.1080/02724634.2014.905791
- Chatterjee, S. y Zheng, Z., 2002. Cranial anatomy of *Shunosaurus*, a basal sauropod dinosaur from the Middle Jurassic of China. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 136: 145-169.
- Chiappe, L.M., 1988. A new trematochampsid crocodile from the Early Cretaceous of northwestern Patagonia, Argentina, and its palaeobiogeographical and phylogenetic implications. *Cretaceous Research*, 9:379-389.
- Chinsamy, A., y Raath, M.A., 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Palaeontol. Afr.* 29: 39–44.
- Chinsamy-Turan, A., 2005. The microstructure of dinosaur bone: deciphering biology with fine-scale techniques. Johns Hopkins University Press, Baltimore: 195. doi:10.1111/j.1096-3642.2008.00476.x
- Chure, D., Britt, B., Whitlock, J.A. Y Wilson, J.A., 2010. First complete sauropod dinosaur skull from the Cretaceous of the Americas and the evolution of sauropod dentition. *Naturwissenschaften*, 97:379-391.
- Coe, M.J., Dilcher, D.L., Farlow, J.O., Jarzen, D.M. y Russell D.A., 1987. Dinosaurs and land plants. In *The Origins of Angiosperms and their Biological Consequences*. Edited by Friis E.M., Chaloner W.G., Crane P.R., Cambridge, Cambridge University Press: 225–258
- Cope, E.D., 1877a. On a gigantic saurian from the Dakota epoch of Colorado. *Paleontological Bulletin*, 25: 5-10.

- Cope, E.D., 1877b. On Amphicoelias, a genus of saurian from the Dakota epoch of Colorado. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 17: 242–246.
- Coria, R.A., Filippi, L.S., Chiappe, L.M., Garcia, R. y Arcucci, A.B., 2013. *Overosaurus paradasorum* gen. et sp. nov., a new sauropod dinosaur (Titanosauria: Lithostrotia) from the Late Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Zootaxa*, 3683(4): 357-376.
- Coria, R.A., Windholz, G.J., Ortega, F. y Currie, P.J., 2018. A new dicraeosaurid sauropod from the Lower Cretaceous (Mulichinco Formation, Valanginian, Neuquén Basin) of Argentina. *Cretaceous Research*, 93: 33-48.
- Currie, P.J., Wilson, J.A., Fanti, F., Mainbayar, B. y Tsogtbaatar, K., 2018. Rediscovery of the type localities of the Late Cretaceous Mongolian sauropods *Nemegtosaurus mongoliensis* and *Opisthocoelicaudia skarzynskii*: Stratigraphic and taxonomic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 494: 5-13.
- Curry Rogers, K. y Forster, C.A., 2004. The skull of *Rapetosaurus krausei* (sauropoda: Titanosauria) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of vertebrate Paleontology*, 24 (1): 121-144.
- Curry Rogers, K., 2005. Titanosauria, a phylogenetic overview. En Curry Rogers, K. y Wilson, J. A. (eds). *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*. University of California Press, Berkeley, California: 50-103.
- Curry Rogers, K., 2009. The postcranial osteology of *Rapetosaurus krausei* (Sauropoda: Titanosauria) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29: 1046-1086.
- Curry Rogers, K., y Forster, A., 2001. The last of the dinosaur titans: a new sauropod from Madagascar. *Nature*, 412: 530-534.
- Curtice, B.D., Stadtman, K.L. y Curtice, L.J., 1996. A reassessment of *Ultrasaurus macintoshi* (Jensen, 1985). In: Morales, M. (Ed.) *The Continental Jurassic*. Arizona: Museum of Northern Arizona Bulletin, 60: 87-95.
- D'Emic, M.D. y Foreman, B., 2012. The beginning of the sauropod dinosaur hiatus in North America: insights from the Lower Cretaceous Cloverly Formation of Wyoming. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32 (4): 883–902.
- D'Emic, M.D., 2012a. Revision of the sauropod dinosaurs of the Lower Cretaceous Trinity Group, southern USA, with the description of a new genus. *Journal of Systematic Palaeontology*: 1–20.
- D'Emic, M.D., 2012b. The early evolution of titanosauriform sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 166 (3): 624–671.
- D'Emic, M.D., 2013. Revision of the sauropod dinosaurs of the Lower Cretaceous Trinity Group, southern USA, with the description of a new genus. *Journal of Systematic Palaeontology*, 11 (6): 707-726.
- D'Emic, M.D., Whitlock, J.A., Smith, K.M., Fisher, D.C. y Wilson, J.A., 2013. Evolution of high tooth replacement rates in sauropod dinosaurs. *PLoS One*, 8 (7): e69235.

- D'Emic, M.D., Foreman, B.Z. y Jud, N.A., 2016. Anatomy, systematics, paleoenvironment, growth, and age of the sauropod dinosaur *Sonorasaurus thompsoni* from the Cretaceous of Arizona, USA. *Journal of Paleontology*, 90 (1): 102-132.
- Dalla Vecchia, F.M., 1998. Remains of Sauropoda (Reptilia, Saurischia) in the Lower Cretaceous (Upper Hauterivian/Lower Barremian) Limestones of SW Istria (Croatia). *Geologia Croatia*, 51: 105-134.
- Dalla Vecchia, F.M., 2005. Between Gondwana and Laurasia: Cretaceous sauropods in an intraoceanic carbonate platform. En Tidwell, V. y Carpenter, K. (eds). *Thunderlizards. The sauropodomorph dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington & Indianapolis: 395-429.
- Dantas, P., Sanz, J.L., Silva, C.M., Ortega, F., Santos, V.F. y Cachão, M., 1998. *Lourinhasaurus* n. gen. Novo dinossáurio saurópode do Jurássico superior Kimeridgiano superior-Titoniano inferior) de Portugal. In *Actas Do V Congresso Nacional de Geologia, Com. Inst. Geol. Mineiro*, 84: 91-94.
- de Jesus Faria, C.C., Gonzalez Riga, B., dos Anjos Candeiro, C.R., da Silva Marinho, T., David, L.O., Simbras, F.M. y da Costa, P.V.L.G., 2015. Cretaceous sauropod diversity and taxonomic succession in South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 61: 154-163.
- De Jesus Faria, C.C., Riga, B.G., dos Anjos Candeiro, C.R., da Silva Marinho, T., David, L.O., Simbras, F.M. y da Costa, P.V.L.G., 2015. Cretaceous sauropod diversity and taxonomic succession in South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 61: 154-163.
- De Lapparent, A.D. y Lavocat, R., 1955. Dinosauriens. *Traité de paléontologie*, 5: 785-962.
- De Lapparent, A.F. y Zbyszewski, G., 1957. Les dinosauriens du Portugal. *Mémoires des Services Géologiques du Portugal, nouvelle série*, 2: 1-63.
- Del Corro, G., 1975. Un nuevo Saurópodo del Cretácico Superior. En). *Actas I Congreso Argentino de Paleonología y Bioestratigrafía. Volume Tomo II, Tucuman*: 229-240.
- D'Emic, M.D., 2012. The early evolution of titanosauriform sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 166 (3): 624-671.
- D'Emic, M.D., Wilson, J.A. y Chatterjee, S., 2009. The Titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) Osteoderm Record: Review and First Definitive Specimen from India. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29: 165-177.
- Digregorio, J.H. y Uliana, M.A., 1980. Cuenca neuquina. *Geología Regional Argentina*, 2: 985-1032.
- Digregorio, J.H., 1972. Neuquén. *Geología Regional Argentina*. Córdoba: Academia Nacional de Ciencias: 139-505.
- Dodson, P., 1975. Taxonomic implications of relative growth in lambeosaurine hadrosaurs. *Systematic Biology*, 24 (1): 37-54.

- Dodson, P., 1983. A faunal review of the Judith River (Oldman) Formation, Dinosaur Provincial Park, Alberta. *Mosasaur*, 1: 89-118.
- Dong, Z., 1992. *Dinosaurs of China*. China Ocean Press, Beijing: 188.
- Dong, Z.M., 1990. On remains of the sauropods from Kelamaili region, Junggar Basin, Xinjiang, China. *Vertebrata Palasiatica*, 1: 43-58.
- Dong, Z.M., Zhou, F. y Zhan, H., 1983. Dinosaurs from the Jurassic of Sichuan. *Palaeontologica Sinica*, New Series C, Whole Number, 162: 1-136.
- Erickson, G.M., Krick, B.A., Hamilton, M., Bourne, G.R., Norell, M.A., Lilleodden, E. y Sawyer, W.G., 2012. Complex dental structure and wear biomechanics in hadrosaurid dinosaurs. *Science*, 338 (6103): 98-101.
- Fanti, F., Cau, A., Cantelli, L., Hassine, M., y Auditore, M., 2015. New information on *Tataouinea hannibalis* from the Early Cretaceous of Tunisia and implications for the tempo and mode of rebbachisaurid sauropod evolution. *PloS one*, 10 (4): e0123475.
- Fanti, F., Cau, A., Hassine, M., y Contessi, M., 2013. A new sauropod dinosaur from the Early Cretaceous of Tunisia with extreme avian-like pneumatization. *Nature Communications*, 4(1): 1-7.
- Farris, S., 1983. *The logical basis of phylogenetic analysis*. Columbia University Press, New York.
- Ferreira Castro, D., Bertini, R.J., Santucci, R.M. y Medeiros, M.A., 2007. Sauropods of the Itapecuru Group (Lower/Middle Albian), Sao Luís-Grajaú Basin, Maranhao State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 10 (3): 195-200.
- Fiorillo AR: Time resolution at Carnegie Quarry (Morrison Formation: Dinosaur National Monument, Utah). *Univ. Wyo. Contrib. Geol.*, 30: 149–156.
- Fiorillo, A.R., 1991. Dental microwear on the teeth of *Camarasaurus* and *Diplodocus*: implications for sauropod paleoecology. In *Fifth symposium on mesozoic terrestrial ecosystems and biota*. Contributions from the Palaeontological Museum University of Oslo, 23: 24.
- Fiorillo, A.R., 1998. Dental microwear patterns of the sauropod dinosaurs *Camarasaurus* and *Diplodocus*: evidence for resource partitioning in the Late Jurassic of North America. *Historical Biol.*, 13: 1–16.
- Fiorillo, A.R., 2008. Lack of variability in feeding patterns of the sauropod dinosaurs *Diplodocus* and *Camarasaurus* (Late Jurassic, western USA) with respect to climate as indicated by tooth wear features. In *Vertebrate Microfossil Assemblages: their Role in Paleocology and Paleobiogeography*. Edited by Sankey JT, Baszio S. Bloomington: Indiana University Press: 104–116.
- Foster, J.R. y Wedel, M.J., 2014. *Haplocanthosaurus* (Saurischia: Sauropoda) from the lower Morrison Formation (Upper Jurassic) near Snowmass, Colorado. *Volumina Jurassica*, 12 (2): 197-210.

- Foster, J.R., 2003. Paleocological analysis of the vertebrate fauna of the Morrison Formation (Upper Jurassic), Rocky Mountain Region, USA. *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science*, 23: 1-95.
- Fraas, E., 1908. *Ostafrikanische Dinosaurier Palaeontographica*, 55: 105-144.
- Francillon-Vieillot, H., Bufrenil, V., Castanet, J., Geraudie, J., Meunier, F.J., Sire, J.Y., Zylberberg, L., de Ricqlès, A., 1990. Microstructures and mineralization of vertebrate skeletal tissues. In: Carter J (ed) *Skeletal biomineralization: patterns, process and evolutionary trends*. Van Nostrand Reinhold, New York: 471–530. doi:10.1029/SC005p0175
- Franco-Rosas, A. C., Salgado, L., Rosas, C.F. y Carvalho, I.D.S., 2004. Nuevos materiales de titanosaurios (Sauropoda) en el Cretácico superior de Mato Grosso, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7 (3): 329-336.
- Franzese, J.R. y Spalletti, L.A., 2001. Late Triassic–early Jurassic continental extension in southwestern Gondwana: tectonic segmentation and pre-break-up rifting. *Journal of South American Earth Sciences*, 14 (3): 257-270.
- Frisch, W., Meschede, M. y Blakey, R.C., 2010. *Plate tectonics: continental drift and mountain building*. Springer Science & Business Media.
- Gallina, P.A. y Apesteguía, S., 2011. Cranial anatomy and phylogenetic position of the titanosaurian sauropod *Bonitasaura salgadoi*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56 (1): 45-60.
- Gallina, P.A. y Otero, A., 2015. reassessment of *Laplatasaurus araukanicus* (Sauropoda: titanosauria) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 52 (5): 487-501.
- Gallina, P.A., 2012. Bone histology of the titanosaur *Bonitasaura salgadoi* (Dinosauria: Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Ameghiniana*, 49: 289-302.
- Gallina, P.A., 2016. Reappraisal of the Early Cretaceous sauropod dinosaur *Amargatitanis macni* (Apesteguía, 2007), from northwestern Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 64: 79-87.
- Gallina, P.A., Apesteguía, S., Canale, J.I. y Haluza, A., 2019. A new long-spined dinosaur from Patagonia sheds light on sauropod defense system. *Scientific reports*, 9 (1): 1-10.
- Gallina, P.A., Apesteguía, S., Haluza, A. y Canale, J.I., 2014. A diplodocid sauropod survivor from the Early Cretaceous of South America. *PLoS One*, 9 (5): e97128.
- Gallina, P.A., Canale, J.I., Carballido., J.L., 2019. The oldest titanosaur sauropod dinosaur: a new specimen from the lowermost Cretaceous of Patagonia. *Libro de resúmenes de las 33JAPV, PEAPA*, 19 (2): R14.
- Gallina, P.A., y Apesteguía, S., 2005. *Cathartesaura anaerobica* gen. et sp. nov., a new rebbachisaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the Huincul Formation (Upper Cretaceous), Río Negro, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 7: 153-166.

- Galton, P.M. y Upchurch, P., 2004. Prosauropoda. En Weishampel, B., Dodson, P. y Osmolska, H. (eds). *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles: 232-258.
- Garrido, A.C., 2010. Estratigrafía del Grupo Neuquén, Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Argentina): nueva propuesta de ordenamiento litoestratigráfico. *Rev. Mus. Argentino Sc. Nat., n.s.*, 12 (2): 121-177.
- Garrido, A.C. y Salgado, L., 2015. Taphonomy and depositional environment of a Lower Cretaceous monospecific dinosaur bone assemblage (Puesto Quiroga Member, Lohan Cura Formation), Neuquén Province, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 61: 53-61.
- Gasparini, Z., Salgado, L., y Coria, R.A., 2007) Patagonian mesozoic reptiles. Indiana University Press.
- Gasparini, Z., Salgado, L. y Parras, A., 2007. Late Cretaceous plesiosaurs from northern Patagonia, Argentina. *Geological Journal*, 42(2): 185-202.
- Gillette, D.D., 1991. *Seismosaurus halli*, gen. et sp. nov., a new sauropod dinosaur from the Morrison Formation (Upper Jurassic/Lower Cretaceous) of New Mexico, USA. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 11 (4): 417-433.
- Gillette, D.D., 1994. *Seismosaurus*. New York: Colombia University Press: 205
- Gilmore, C.W., 1922. A new sauropod dinosaur from the Ojo Alamo Formation of New Mexico. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 72: 1-19.
- Glut, D.F., 1997. *Dinosaurs: The Encyclopedia*. North Carolina: McFarland and Company. 1088p.
- Goddéris, Y., Donnadiou, Y., de Vargas, C., Pierrehumbert, R.T., Dromart, G., y van de Schootbrugge, B., 2008. Causal or casual link between the rise of nannoplankton calcification and a tectonically-driven massive decrease in Late Triassic atmospheric CO₂?. *Earth and Planetary Science Letters*, 267 (1-2): 247-255.
- Goloboff, P.A., y Catalano, S.A., 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, 32 (3): 221-238.
- Gomani, E.M., 1999. Sauropod caudal vertebrae from Malawi, Africa. *National Science Museum Monographs*, 15: 235-248.
- Gomani, E.M., 2005. Sauropod Dinosaurs from the Early Cretaceous of Malawi, Africa. *Palaeontologia Electronica*, 1: 37.
- Gomani, E.M., Jacobs, L. y Winkler, D.A., 1999. Comparison of the african titanosaurian, Malawisaurus, with a north american early cretaceous sauropod. *National Science Museum Monographs*, 15, 223-233..
- González Riga, B.J., 2003. A new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza Province, Argentina. *Ameghiniana*, 40: 155-172.

- González Riga, B.J., 2005. Nuevos restos fósiles de *Mendozasaurus neguyelap* (Sauropoda, Titanosauria) del Cretácico Tardío de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana*, 42: 535-548.
- González Riga, B.J., Calvo, J. y Porfiri, J., 2007. An articulated titanosaur from Patagonia (Argentina): New evidence of neosauropod pedal evolution. *Palaeworld*, 17: 33-40.
- González Riga, B.J., Lamanna, M.C., David, L.D.O., Calvo, J.O. y Coria, J.P., 2016. A gigantic new dinosaur from Argentina and the evolution of the sauropod hind foot. *Scientific Reports*, 6: 19165.
- González Riga, B.J., Previtiera, E. y Pirrone, C., 2009. *Malarguesaurus florenciae* gen. et sp. nov., a new titanosauriform (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza, Argentina. *Cretaceous Research*, 30: 135-148.
- Gorscak, E., O'Connor, P.M., Stevens, N.J. y Roberts, E.M., 2014. The basal titanosaurian *Rukwatitan biseptus* (Dinosauria, Sauropoda) from the middle Cretaceous Galula Formation, Rukwa Rift Basin, southwestern Tanzania. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34 (5): 1133-1154.
- Groeber, P., 1929. Líneas fundamentales de la geología del Neuquén, sur de Mendoza y regiones adyacentes. Dirección General de Minería, Geología e Hidrología. Publicación 58: 1-109.
- Groeber, P., 1946. Observaciones geológicas a lo largo del meridiano 70°. Hoja Chos Malal. *Revista Sociedad Geológica Argentina*, 1 (3): 177-208.
- Haluza, A., Canale, J.I., Otero, A. y Pérez, L.M., 2009. New rebbachisaurid remains (Dinosauria: Sauropoda) from the Late Cretaceous of Neuquén Province, Argentina. En XXIV Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. San Rafael, Provincia de Mendoza, Argentina.
- Harris, J.D. y Dodson, P., 2004. A new diplodocoid sauropod dinosaur from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. *Acta Palaeontologica Polonica*, 49: 197-210.
- Harris, J.D., 2006a. Cranial osteology of *Suuwassea emiliae* (Sauropoda: Diplodocoidea: Flagellicaudata) from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26: 88-102.
- Harris, J.D., 2006b. The significance of *Suuwassea emiliae* (Dinosauria: Sauropoda) for Flagellicaudatan intrarelationships and evolution. *Journal of Systematic Palaeontology*, 4: 185-198.
- Harris, J.D., 2006c. The axial skeleton of the dinosaur *Suuwassea emiliae* (Sauropoda: Flagellicaudata) from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. *Journal of Systematic Palaeontology*, 4: 1091-1121.
- Hatcher, J. B. 1903c. A new name for the dinosaur *Haplocanthus* Hatcher. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, XVI: 100.
- Hatcher, J.B., 1901. *Diplodocus* (Marsh): Its osteology, taxonomy, and probable habits, with a restoration of the skeleton. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 1: 347-355.

- Hatcher, J.B., 1903a. Osteology of *Haplocanthosaurus* with description of a new species, and remarks on the probable habits of the Sauropoda, and the age and origin of the *Atlantosaurus* beds. Additional Remarks on Diplodocus. Memoirs of the Carnegie Museum, 2: 1-75.
- Hatcher, J.B., 1903b. A new sauropod dinosaur from the Jurassic of Colorado. Proceedings of the Biological Society of Washington, XVI: 1-2.
- Haughton, S.H., 1924. The fauna and stratigraphy of the Stormberg Series. Annals of the South African Museum 12: 323-497.
- Haughton, S.H., 1928. On some remains from the Dinosaur Beds of Nyasaland. Transactions of the Royal Society of South Africa, 16: 67-75.
- He, X., K. Li, and K. Cai. 1988. The Middle Jurassic Dinosaur Fauna from Dashanpu, Zigong, Sichuan, Vol. IV. Sauropod Dinosaurs (2), *Omeisaurus tianfuensis*. Sichuan Scientific and Technological Publishing House, Chengdu: 143.
- He, X., Li, K., Cai, K. y Gao, Y., 1984. *Omeisaurus tianfuensis* - A new species of *Omeisaurus* from Dashanpu, Zigong, Sichuan. Journal of the Chengdu College of Geology, 2: 12-32.
- He, X., Wang, C., Liu, S., Zhou, F., Liu, T., Cai, K. Y Dai, B., 1998. A new species of sauropod from the Early Jurassic of Gongxian County, Sichuan. Acta Geologica Sichuan, 18: 1-16.
- He, X., Yang, S., Cai, K. y Liu, Z., 1996. A new species of sauropod *Mamenchisaurus anyuensis* sp. nov. Proceedings 30th International Geological Congress, 12: 83-86.
- Henderson, D.M., 2010. Skull shapes as indicators of niche partitioning by sympatric chasmosaurine and centrosaurine dinosaurs. In Perspectives on Horned Dinosaurs: The Royal Tyrrell Museum Ceratopsian Symposium: 293-307.
- Hennig, W. 1966. Phylogenetic systematics. Univ. Illinois Press, Urbana.
- Hennig, W., 1950. Grundziigeeiner Theoriederphy at Penn State University (Paterno Lib) on September 18
- Hennig, W., 1953. Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. Beitr. Entomol. Sonderh. 3: 1-85.
- Herrero Ducloux, A., 1946. Contribución al conocimiento geológico del Neuquén extraandino. Boletín de Informaciones Petroleras, 23 (226): 245-281.
- Hill, A., 1979. Disarticulation and scattering of mammal skeletons. Paleobiology 5: 261-274.
- Hocknull, S.A., White, M.A., Tischler, T.R., Cook, A.G., Calleja, N.D., Sloan, T. y Elliott, D.A., 2009. New Mid-Cretaceous (Latest Albian) Dinosaurs from Winton, Queensland, Australia. PLoS ONE, 4: e6190.
- Hogg, S.L., 1993. Geology and hydrocarbon potential of the Neuquén Basin. Journal of Petroleum Geology, 16 (4): 383-396.

- Holland, W.J., 1915. Heads and tails; a few notes relating to the structure of the sauropod dinosaurs. *Annals of the Carnegie Museum*, 9: 273-278.
- Holz, M., y Barberena, M.C., 1994. Taphonomy of the south Brazilian Triassic paleoherpetofauna: pattern of death, transport and burial. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 107 (1-2): 179-197.
- Hou, L. y Chao, X., 1976. New discovery of sauropod dinosaurs from Sichuan. *Vertebrata Palasiatica*, 14: 160-165.
- Ibiricu, L.M., Casal, G.A., Martínez, R.D., Lamanna, M.C., Luna, M. y Salgado, L., 2013. *Katepensaurus goicoecheai*, gen. et sp. nov., a Late Cretaceous rebbachisaurid (Sauropoda, Diplodocoidea) from central Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33 (6): 1351-1366.
- Ibiricu, L.M., Casal, G.A., Martínez, R.D., Lamanna, M.C., Luna, M. y Salgado, L., 2015. New material of *Katepensaurus goicoecheai* (Sauropoda: Diplodocoidea) and its significance for the morphology and evolution of Rebbachisauridae. *Ameghiniana*, 52 (4): 430-446.
- Ibiricu, L.M., Lamanna, M.C., Martínez, R.D., Casal, G.A., Cerda, I.A., Martínez, G. y Salgado, L., 2017. A novel form of postcranial skeletal pneumaticity in a sauropod dinosaur: Implications for the paleobiology of Rebbachisauridae. *Acta Palaeontologica Polonica*, 62 (2): 221-236.
- Ikejiri, T., Tidwell, V. y Trexler, D.L., 2005. New adult specimens of *Camarasaurus lentus* highlight ontogenetic variation within the species. *Thunder-lizards: the Sauropodomorph dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington: 154-179.
- Jacobs, L.L., Winkler, D.A., Downs, W.R. y Gomani, E.M., 1993. New material of an Early Cretaceous titanosaurid sauropod dinosaur from Malawi. *Palaeontology*, 36: 523-534.
- Jain, S.L. y Bandyopadhyay, S., 1997. New titanosaurid (Dinosauria: Sauropoda) from the Late Cretaceous of central India. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17: 114-136.
- Jain, S.L., 1979. Some characteristics of *Barapasaurus tagorei*, a sauropod dinosaur from the Lower Jurassic of Deccan, India.
- Jain, S.L., Kutty, T.S., Roy-Chowdhury, T. y Chatterjee, S., 1975. The sauropod dinosaur from the Lower Jurassic Kota Formation of India. *P. roceedings of the Royal Society of London A*, 188 :221-228.
- Janensch, W., 1914. Übersicht über die Wirbeltierfauna der Tendaguru-Schichten, nebst einer kurzen Charakterisierung der neu aufgestellten Arten von Sauropoden. *Archiv für Biontologie*, 3: 81-110.
- Janensch, W., 1929a. Die Wirbelsäule der Gattung *Dicraeosaurus*. *Palaeontographica (Supplement 7)*, 2: 35-133.
- Janensch, W., 1929b. Material und Formengehalt der Sauropoden in der Ausbeute der Tendaguru-Expedition. *Paleontographica (Suppl. 7)*, 2: 1-34.

- Janensch, W., 1950. Die Wirbelsäule von *Brachiosaurus brancai*. *Paleontographica* (Suppl. 7), 3: 27-93.
- Janensch, W., 1961. Die Gliedmaszen und Gliedmaszengürtel der Sauropoden der Tendaguru-Schichten. *Palaeontographica* (Supplement 7), 3: 177-235.
- Jensen, J.A., 1985. Three new sauropod dinosaurs from the Upper Jurassic of Colorado. *The Great Basin Naturalist*: 697-709
- Jensen, J.A., 1988. A fourth new sauropod dinosaur from the Upper Jurassic of the Colorado Plateau and sauropod bipedalism. *Great Basin Naturalist*, 48: 121-145.
- Kellner, A.W., et al., 2005. Description of a titanosaurid caudal series from the Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, 63 (3): 529-564.
- Kiessling, W., 2010. Reef expansion during the Triassic: spread of photosymbiosis balancing climatic cooling. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 290: 11–19.
- Klein, N., Remes, K., Gee, C.T. y Sander, P.M., 2011. Biology of the Sauropod Dinosaurs: Understanding the Life of Giants, XII: 331.
- Kosch, J. C. D., Schwarz-Wings, D., Fritsch, G., & Issever, A. S. (2014). Tooth replacement and dentition in *Giraffatitan brancai*. *J Vert Paleo, Programs and Abstracts*, 162.
- Kostadinoff, J., Gregori, D., Raniolo, D., 2005. Configuración geofísica-geológica del sector norte de la provincia de Río Negro. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 60 (2): 368-376.
- Krause, J.M., Ramezani, J., Umazano, A.M., Pol, D., Carballido, J.L., Sterli, J. y Bellosi, E.S., 2020. High-resolution chronostratigraphy of the Cerro Barcino Formation (Patagonia): Paleobiologic implications for the mid-cretaceous dinosaur-rich fauna of South America. *Gondwana Research*, 80: 33-49.
- Ksepka, D.T. y Norell, M.A., 2006. *Erketu ellisoni*, a long-necked sauropod from Bor Guvé (Dornogov Aimag, Mongolia). *American Museum Novitates*, 3508: 1–16.
- Ksepka, D.T. y Norell, M.A., 2010. The illusory evidence for Asian Brachiosauridae: new material of *Erketu ellisoni* and a phylogenetic reappraisal of basal Titanosauriformes. *American Museum Novitates*, 3700: 1–28.
- Lacovara, K.J., Lamanna, M.C., Ibiricu, L.M., Poole, J.C., Schroeter, E.R., Ullmann, P.V., y Egerton, V.M., 2014. A gigantic, exceptionally complete titanosaurian sauropod dinosaur from southern Patagonia, Argentina. *Scientific Reports*, 4: 6196.
- Lavocat, R., 1954. Sur les dinosauriens du Continental Intercalaire des Kem-Kem de la Daoura. *Comptes Rendus de la Dix-Neuvième Session, Congrès Géologique International, Alger*, 21 (1952): 65-68.
- Leanza, H.A. 1994. Estratigrafía del Mesozoico posterior a los Movimientos Intermálmicos en la comarca del Cerro Chachil, provincia del Neuquén. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 48 (1): 71-84.

- Leanza, H.A. y 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. y Hugo, C.A., 1997. Hoja Geológica 3969-III - Picún Leufú, provincias del Neuquén y Río Negro. *Boletín Instituto de Geología y Recursos Naturales, SEGEMAR*, 218: 1-135.
- Leanza, H.A. y Hugo, C.A., 1999. Hoja Geológica 3969-I-Zapala, provincia del Neuquén. *Boletín Instituto de Geología y Recursos Naturales, SEGEMAR*, 275: 1-147.
- Leanza, H.A. y Hugo, C.A., 2011. Las formaciones La Amarga y Lohan Cura (Cretácico Temprano) en el depocentro Picún Leufú. En: *Relatorio del XVIII Congreso Geológico Argentino*. Neuquén: 223-230.
- Leanza, H.A. y Wiedmann, J., 1980. Ammoniten des Valangin und Hauterive (Unterkreide) von Neuquén und Mendoza, Argentinien. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 73: 941-981.
- Leanza, H.A. y Wiedmann, J., 1992. Nuevos Holcodiscidae (Cephalopoda-Ammonoidea) del Barremiano de la Cuenca Neuquina, Argentina, y su significado estratigráfico. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1992 Heft 1: 24-38.
- Leanza, H.A., 2003. Las sedimentitas huitrinianas y rayosianas (Cretácico inferior) en el ámbito central y meridional de la Cuenca Neuquina, Argentina. *Servicio Geológico Minero Argentino, Serie de Contribuciones Técnicas-Geología*, 2: 1-31.
- Leanza, H.A., 2003. Las sedimentitas huitrinianas y rayosianas (Cretácico Inferior) en el ámbito central y meridional de la Cuenca Neuquina, Argentina. *Servicio Geológico Minero Argentino, Serie Contribuciones Técnicas-Geología*, Buenos Aires 2: 131
- Leanza, H.A., 2009. Las principales discordancias del Mesozoico de la Cuenca Neuquina según observaciones de superficie. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie*, 11 (2): 145-184.
- Leanza, H.A., Apesteguía, S., Novas, F.E. y De La Fuente, M.S., 2004. Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. *Cretaceous Research*, 25: 1-96.
- Leanza, H.A., Hugo, C.A. y Repol, D., 2001. Hoja Geológica 3969-I- Zapala, provincia del Neuquén. *Instituto de Geología y Recursos Naturales. SEGEMAR, Boletín* 275: 1-128.
- Leanza, H.A., Hugo, C.A., 2001. Cretaceous red beds from southern Neuquén Basin (Argentina): age, distribution and stratigraphic discontinuities. *VII International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 7: 111e122.
- Leanza, H.A., Hugo, C.A., Herrero, J.C., Donnari, E.I. y Pucci, J.C., 1997. Hoja geológica 3969-III Picun Leufú.

- Leanza, H.A., Marchese, H.G., y Riggi, J.C., 1978. Estratigrafía del Grupo Mendoza con especial referencia a la Formación Vaca Muerta entre los paralelos 35° y 40° l.s. Cuenca Neuquina- Mendocina. *Revista Asociación Geológica Argentina*, 32 (3): 190-208.
- Leanza, H.A., Repol, D., Hugo, C.A. y Sruoga, P. 2006. Hoja Geológica 3769-31 Chorriaca, provincia de Neuquén. Programa Nacional de Cartas Geológicas de la República Argentina a escala 1:100000. Instituto de Geología y Recursos Minerales, SEGEMAR. Boletín 354: 1-93.
- Lehman, T.M., 2001. Late Cretaceous dinosaur provinciality. *Mesozoic vertebrate life*, 310: 328.
- Li, K. y Cai, K.J., 1997. Classification and evolution of *Mamenchisaurus*. *J Chengdu Univ Technol*, 24: 102-107.
- Lovelace, D.M., Hartman, S.A. y Wahl, W.R., 2007. Morphology of a specimen of *Supersaurus* (Dinosauria, Sauropoda) from the Morrison Formation of Wyoming, and a re-evaluation of diplodocid phylogeny. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 65 (4): 527-544.
- Lü, J., Pu, H., Xu, L., Jia, S., Zhang, J. y Shen, C., 2014. Osteology of the giant sauropod dinosaur *Ruyangosaurus giganteus* Lü et al., 2009.
- Lü, J., Xu, L., Jia, S., Zhang, X., Zhang, J., Yang, L., You, H. y Ji, Q., 2009. A new gigantic sauropod dinosaur from the Cretaceous of Ruyang, Henan, China. *Geological Bulletin of China* 28: 1–10.
- Lü, J., Xu, L., Pu, H., Zhang, X., Zhang, Y., Jia, S. y Wei, X., 2013. A new sauropod dinosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the late Early Cretaceous of the Ruyang Basin (central China). *Cretaceous Research*, 44: 202-213.
- Lü, J.C., Xu, L., Zhang, X.L., Hu, W.Y., Wu, Y.H., Jia, S.H. y Ji, Q., 2007. A new gigantic sauropod dinosaur with the deepest known body cavity from the Cretaceous of Asia. *Acta Geologica Sinica* 81: 167e176.
- Lull, R.S., 1933. A Revision of the Ceratopsia or Horned Dinosaurs (Memoirs of the Peabody Museum of Natural History, 3: 1-175.
- Lydekker R., 1888. Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum of Natural History). British Museum of Natural History, Part I, London: 309.
- Lydekker, R., 1893. Contributions to the study of the fossil vertebrates of Argentina. I. The dinosaurs of Patagonia. *Anales del Museo de La Plata, Paleontología*, 2: 1-14.
- Machado, E.B., Avilla, L.S., Nava, W.R., Campos, D.A. y Kellner, A.W., 2013. A new titanosaur sauropod from the Late Cretaceous of Brazil. *Zootaxa*, 3701 (3): 301-321.
- Maddison, W.P. y Maddison, D.R., 2011. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.74 <http://mesquiteproject.org>.

- Mallon, J.C., Evans, D.C., Ryan, M.J. y Anderson, J.S., 2013. Feeding height stratification among the herbivorous dinosaurs from the Dinosaur Park Formation (upper Campanian) of Alberta, Canada. *BMC ecology*, 13 (1): 14.
- Mannion, P.D. y Calvo, J.O., 2011. Anatomy of the basal titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) *Andesaurus delgadoi* from the mid-Cretaceous (Albian–early Cenomanian) Río Limay Formation, Neuquén Province, Argentina: implications for titanosaur systematics. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163: 155-181.
- Mannion, P.D., 2009. A rebbachisaurid sauropod from the Lower Cretaceous of the Isle of Wight, England. *Cretaceous Research*, 30: 521-526.
- Mannion, P.D., Allain, R. y Moine, O., 2017. The earliest known titanosauriform sauropod dinosaur and the evolution of Brachiosauridae. *PeerJ*, 5: e3217.
- Mannion, P.D., Upchurch, P., Barnes, R.N. y Mateus, O., 2013. Osteology of the Late Jurassic Portuguese sauropod dinosaur *Lusotitan atalaiensis* (Macronaria) and the evolutionary history of basal titanosauriforms. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 168 (1): 98-206.
- Mannion, P.D., Upchurch, P., Mateus, O., Barnes, R.N. y Jones, M.E., 2012. New information on the anatomy and systematic position of *Dinheirosaurus lourinhanensis* (Sauropoda: Diplodocoidea) from the Late Jurassic of Portugal, with a review of European diplodocoids. *Journal of Systematic Palaeontology*, 10 (3): 521-551.
- Marsh, O.C., 1877a. Notice of a new gigantic dinosaur. *American Journal of Science (Series 3)*, 14: 87-88.
- Marsh, O.C., 1877b. Notice of some new dinosaurs reptiles from the Jurassic Formation. *American Journal of Science*, 3: 514-516.
- Marsh, O.C., 1878. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Pt. I. *American Journal of Science*, 16: 411-416.
- Marsh, O.C., 1881. Principal characters of American Jurassic dinosaurs, part V. *American Journal of Science*, 125: 417-423.
- Marsh, O.C., 1884. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part VII. On the Diplodocidae, a new family of the Sauropoda. *American Journal of Science, Series 3*: 160-168.
- Marsh, O.C., 1885. Names of extinct reptiles. *American Journal of Science*, 29 (3): 169.
- Marsh, O.C., 1889. Notice of new American Dinosauria. *American Journal of Science*, (220): 331-336.
- Marsh, O.C., 1890. Description of new dinosaurian reptiles. *American Journal of Science*, 39: 81-86.
- Marsh, O.C., 1896. The dinosaurs of North America. U.S. Geological Survey 16th Annual Report:133-244.

- Martin, V., Buffetaut, E. y Suteethorn, V., 1994. A new genus of sauropod dinosaur from the Sao Khua Formation (Late Jurassic or Early Cretaceous) of northeastern Thailand. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2. Sciences de la terre et des planètes*, 319 (9): 1085-1092.
- Martin, V., Suteethorn, V. y Buffetaut, E., 1999. Description of the type and referred material of *Phuwiangosaurus sirindhornae* Martin, Buffetaut and Suteethorn, 1994, a sauropod from the Lower Cretaceous of Thailand. *Oryctos*, 2: 39-91.
- Martinelli, A.G. y Forasiepi, A., 2004. Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Río 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.
- Martinelli, A.G., Garrido, A.C., Forasiepi, A.M., Paz, E.R. y Gurovich, Y., 2007. Notes on fossil remains from the early cretaceous Lohan Cura formation, Neuquén Province, Argentina. *Gondwana Research*, 11(4): 537-552.
- Martínez, R.D., Gimenez, O., Rodríguez, J., Luna, M. y Lamanna, M.C., 2004. An articulated specimen of the basal titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) *Epachthosaurus sciuttoi* from the Early Cretaceous Bajo Barrela Formation of Chubut Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24: 107-120.
- Mateus, O., Jacobs, L.L., Schulp, A.S., Polcyn, M.J., Tavares, T.S., Buta Neto, A. y Antunes, M.T., 2011. *Angolatitan adamastor*, a new sauropod dinosaur and the first record from Angola. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83 (1): 221-233.
- Mateus, O., Mannion, P.D. y Upchurch, P., 2014. *Zby atlanticus*, a new turiasaurian sauropod (Dinosauria, Eusauropoda) from the Late Jurassic of Portugal. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34 (3): 618-634.
- Mcintosh, J. S. 1990. Sauropoda. En Carpenter, K. y Tidwell, V. (eds). *The Dinosauria* Indiana University Press, Indiana: 345-401.
- Mcintosh, J.S. y Williams, M.E., 1988. *Haplocanthosaurus delfsi* sp. nov., from the Upper Jurassic Morrison Fn. of Colorado. *Kirtlandia*. The Cleveland Museum of Natural History, 43: 3-26.
- Mcintosh, J.S., 2005. The Genus *Barosaurus* (Marsh). En Carpenter, K. y Tidwell, V. (eds). *Thunder Lizards: The sauropodomorph dinosaur*. Indiana University Press, Indiana: 38-77.
- Mcintosh, J.S., Miller, W.E., Stadtman, K.L. y Gillette, D.C., 1996. The osteology of *Camarasaurus lewisi* (Jensen, 1988). *Brigham Young University, Geology Studies*, 41.
- McPhee, B.W., Yates, A.M., Choiniere, J.N. y Abdala, F., 2014. The complete anatomy and phylogenetic relationships of *Antetonitrus ingenipes* (Sauropodiformes, Dinosauria): implications for the origins of Sauropoda. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 171 (1): 151-205.

- McPhee, B.W., Bonnan, M.F., Yates, A.M., Neveling, J., y Choiniere, J.N., 2015. A new basal sauropod from the pre-Toarcian Jurassic of South Africa: evidence of niche-partitioning at the sauropodomorph–sauropod boundary?. *Scientific Reports*, 5(1), 1-12.
- McPhee, B.W., Mannion, P.D., De Klerk, W.J. y Choiniere, J.N., 2016. High diversity in the sauropod dinosaur fauna of the Early Lower Cretaceous Kirkwood Formation of South Africa: Implications for the Jurassic–Cretaceous transition. *Cretaceous Research* 59 (2016): 228-248.
- Medeiros, M.A. y Schultz, C.L., 2004. *Rayososaurus* (Sauropoda, Diplodocoidea) no Meso-Cretáceo do Norte-Nordeste Brasileiro. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7:275-279.
- Medeiros, M.A., 2001. A Laje do Coringa (Ilha do Cajual, Bacia de São Luís, Baía de São Marcos, MA): conteúdo fossilífero, bioestratigrafia, diagênese e implicações na paleobiogeografia do Mesocretáceo do Nordeste Brasileiro. Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Doctorate dissertation, 107.
- Méndez, V., Zappettini, E. y Zanettini, J.C., 1995. Geología y metalogénesis del Orógeno Andino Central, República Argentina. Secretaría de Minería. Publicación Especial. Buenos Aires.
- Mo, J., 2013. Topics in Chinese Dinosaur Paleontology-*Bellusaurus sui*. Henan Science and Technology Press, Zhengzhou, China: 231.
- Mo, J., Xing, X., y Buffetaut, E., 2010. A new eusauropod dinosaur from the Lower Cretaceous of Guangxi Province, Southern China. *Acta Geologica Sinica-English Edition*, 84(6): 1328-1335.
- Mocho, P., Royo-Torres, R. y Ortega, F., 2014. Phylogenetic reassessment of *Lourinhasaurus alenquerensis*, a basal Macronaria (Sauropoda) from the Upper Jurassic of Portugal. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 170 (4): 875-916.
- Mocho, P., Royo-Torres, R. y Ortega, F., 2017a. New data of the Portuguese brachiosaurid *Lusotitan atalaiensis* (Sobral Formation, Upper Jurassic). *Historical Biology*, 29 (6): 789-817.
- Mocho, P., Royo-Torres, R., Malafaia, E., Escaso, F., Narváez, I. y Ortega, F., 2017b. New data on Late Jurassic sauropods of central and northern sectors of the Bombarral Sub-basin (Lusitanian Basin, Portugal). *Historical Biology*, 29 (2): 151-169.
- Monbaron, M., Russell, D.A. y Taquet, P., 1999. *Atlasaurus imelakei* n.g., n.sp., a brachiosaurid-like sauropod from the Middle Jurassic of Morocco. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences Series IIA Earth and Planetary Science*, 329: 519-526.
- Montanelli, S.B., 1987. Presencia de Pterosauria (Reptilia) en la Formación La Amarga (Hauteriviano-Barremiano), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 24: 109-113.

- Moore, A.J., Mo, J., Clark, J.M., y Xu, X., 2018. Cranial anatomy of *Bellusaurus sui* (Dinosauria: Eusauropoda) from the Middle-Late Jurassic Shishugou Formation of northwest China and a review of sauropod cranial ontogeny. *PeerJ*, 6, e4881.
- Moore, A.J., Upchurch, P., Barrett, P.M., Clark, J.M., y Xing, X., 2020. Osteology of *Klamelisaurus gobiensis* (Dinosauria, Eusauropoda) and the evolutionary history of Middle–Late Jurassic Chinese sauropods. *Journal of Systematic Palaeontology*, 18(16), 1299-1393.
- Moser, M., 2003. *Plateosaurus engelhardti* Meyer, 1837 (Dinosauria: Sauropodomorpha) aus dem Feuerletten (Mittelkeuper; Obertrias) von Bayern. *Zitteliana*, 3-186.
- Mosquera, A., Ramos, V.A., (2005). Intraplate Foreland Deformation in the Neuquén Embayment. AAPG Annual Convention, Calgary, Alberta.
- Mosquera, A., Silvestro, J., Ramos, V., Alarcón, M., Zubiri, M., 2011. La estructura de la Dorsal de Huincul. *Geología y recursos naturales de la provincia de Neuquén. Relatorio del XVIII Congreso Geológico Argentino: 385-397.*
- Mpodozis, C., Ramos, V.A., Ericksen, G.E., Canas Pinochet, M.T. y Reinemund, J.A., 1989. *Geology of the Andes and its Relation to Hydrocarbon and Mineral Resources. Circum-Pacific Council for Energy and Mineral Resources, Earth Science Series, 11: 59-90.*
- Müller, R.T., 2020. Craniomandibular osteology of *Macrocollum itaquii* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of southern Brazil. *Journal of Systematic Palaeontology*, 18(10): 805-841.
- Murphy, M.A., 2000. International Subcommittee on Stratigraphic Classification of IUGS, International Commission on Stratigraphy: International Stratigraphic Guide, an Abridged Version. *GeoArabia*, 5 (2): 231-266.
- Musacchio, E.A., 1970. Ostrácodos de la Superfamilias Cytheraceae y Darwinulaceae de la Formación La Amarga, (Cretácico inferior), provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 7: 301-318.
- Musacchio, E.A., 1971. Charophytas de la formación La Amarga (Cretácico Inferior) Provincia de Neuquén, Argentina. *Revista del Museo de la Plata*, 6 (37): 19-38.
- Musacchio, E.A., 1971. Hallazgo del genero *Cypridea* (Ostracoda) en Argentina y consideraciones estratigraficas sobre la Formación La Amarga (Cretácico Inferior) en la prov. de Neuquén. *Ameghiniana*, 8 (2): 105-125.
- Musacchio, E.A., 1979. Datos paleobiogeográficos de algunas asociaciones de foraminíferos, ostrácodos y carófitas del Jurásico medio y el Cretácico inferior de Argentina. *Ameghiniana*, 16 (3-4): 247-271.
- Musacchio, E.A., 1981. South American Jurassic and Cretaceous Foraminifera, Ostracoda, and Carophyta of the Yean and Subyeen regions. *Cuencas Sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur*, Buenos Aires, 2: 461-498.
- Musacchio, E.A., 1990. Non-marine Cretaceous ostracods from Argentina and their palaeobiogeographical relationships. In *Ostracoda and global events: 557-569.*

- Musacchio, E.A., 2000. Biostratigraphy and biogeography of Cretaceous charophytes from South America. *Cretaceous Research*, 21 (2-3): 211-220.
- Naish, D., Martill, D.M., Cooper, D. y Stevens, K.A., 2004. Europe's largest dinosaur? A giant brachiosaurid cervical vertebra from the Wessex Formation (Early Cretaceous) of southern England. *Cretaceous Research*, 25 (6): 787-795.
- Navarrete, C., Casal, G. y Martínez, R., 2011. *Drusilasaura deseadensis* gen. et sp. nov., un nuevo titanosaurio (Dinosauria-Sauropoda), de la Formación Bajo Barreal, Cretácico Superior del norte de Santa Cruz, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología*, 14: 1-14.
- Noè, L.F., Liston, J.J. y Chapman, S.D., 2010. 'Old bones, dry subject': the dinosaurs and pterosaur collected by Alfred Nicholson Leeds of Peterborough, England. *Geological Society, London, Special Publications*, 343 (1): 49-77.
- Novas, F., Salgado, L., Calvo, J.O. y Agnolin, F., 2005. Giant titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Nueva Serie*, 7 (1): 31-36.
- Nowinski, A., 1971. *Nemegtosaurus mongoliensis* n. gen., n. sp., (Sauropoda) from the uppermost Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologica Polonica*, 25: 57-81.
- Organ, C.L. y Adams, J., 2005. The histology of ossified tendon in dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25 (3): 602-613.
- Osborn, H.F. y Mook, C.C., 1921. *Camarasaurus*, *Amphicoelias* and other sauropods of Cope. *Memoirs of the American Museum of Natural History*, 3: 247-387.
- Osborn, H.F., 1899. A skeleton of *Diplodocus*. *Memoirs of the American Museum of Natural History*, 1: 191-214.
- Osborn, H.F., 1924. Sauropoda and Theropoda of the Lower Cretaceous of Mongolia. *American Museum Novitates*, 128: 1-7.
- Ostrom, J.H., 1966. Functional morphology and evolution of the ceratopsian dinosaurs. *Evolution*: 290-308.
- Otero, A. y Pol, D., 2013. Postcranial anatomy and phylogenetic relationships of *Mussaurus patagonicus* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33 (5): 1138-1168.
- Otero, A. y Salgado, L., 2015. El registro de Sauropodomorpha (Dinosauria) de la Argentina. En: M. Fernández y Y. Herrera (Eds.) *Reptiles Extintos - Volumen en Homenaje a Zulma Gasparini*. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina 15 (1): 69-89.
- Otero, A., 2010. The appendicular skeleton of *Neuquensaurus*, a Late Cretaceous saltasaurine sauropod from Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 55 (3): 399-426.

- Otero, A. (2018). Forelimb musculature and osteological correlates in Sauropodomorpha (Dinosauria, Saurischia). *PLoS One*, 13(7), e0198988.
- Otero, A., Krupandan, E., Pol, D., Chinsamy, A., & Choiniere, J., 2015. A new basal sauropodiform from South Africa and the phylogenetic relationships of basal sauropodomorphs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 174 (3): 589-634.
- Owen, R., 1841. A description of a portion of the skeleton of *Cetiosaurus*, a gigantic extinct saurian occurring in the Oolitic Formation of different parts of England. *Proc. Geol. Soc. London* 3: 457–462.
- Pang, Q. y Cheng, Z., 2000. A new family of sauropod dinosaur from the Upper Cretaceous of Tianzhen, Shanxi Province, China. *Acta Geologica Sinica-English Edition*, 74 (2): 117-125.
- Pángaro, F., Pereira, D.M. y Micucci, E., 2009. El sinrift de la dorsal de Huincul, Cuenca Neuquina: evolución y control sobre la estratigrafía y estructura del área. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 65 (2): 265-277.
- Paul, G.S., 1988. The brachiosaur giants of the Morrison and Tendaguru with a description of a new subgenus, *Giraffatitan*, and a comparison of the world's largest dinosaurs. *Proceedings of the North American Paleontological Conference IV: The Golden Age of Dinosaurs. Hunteria*, 2 (3).
- Paulina Carabajal, A., Carballido, J.L. y Currie, P.J., 2014. Braincase, neuroanatomy, and neck posture of *Amargasaurus cazaui* (Sauropoda, Dicraeosauridae) and its implications for understanding head posture in sauropods. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34 (4): 870-882.
- Pereda Suberbiola, X., Torcida, F., Izquierdo, L.A., Huerta, P., Montero, D. y Pérez, G., 2003. First rebbachisaurid dinosaur (Sauropoda, Diplodocoidea) from the early Cretaceous of Spain : palaeobiogeographical implications. *Bulletin de la Societie Géologiques de France*, 174: 471-479.
- Pérez-Pueyo, M., Moreno-Azanza, M., Barco, J.L. y Canudo, J.I., 2019. New contributions to the phylogenetic position of the sauropod *Galvesaurus herreroi* from the late Kimmeridgian-early Tithonian (Jurassic) of Teruel (Spain). *Boletín Geológico y Minero*, 130 (3): 375-392.
- Pol, D., y Escapa, I. H., 2009. Unstable taxa in cladistic analysis: identification and the assessment of relevant characters. *Cladistics*, 25(5): 515-527.
- Pol, D. y Powell, J.E., 2007. New information on *Lessemsaurus sauropoides* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Upper Triassic of Argentina. *Special Papers in Palaeontology*, 77: 223.
- Pol, D., Garrido, A., y Cerda, I.A., 2011. A new sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic of Patagonia and the origin and evolution of the sauropod-type sacrum. *PLoS One*, 6(1), e14572.

- Poropat, S.F., Mannion, P.D., Upchurch, P., Hocknull, S.A., Kear, B.P., Kundrát, M. y Elliott, D.A., 2016. New Australian sauropods shed light on Cretaceous dinosaur palaeobiogeography. *Scientific reports*, 6 (1): 1-12.
- Poropat, S.F., Upchurch, P., Mannion, P.D., Hocknull, S.A., Kear, B.P., Sloan, T. y Elliott, D.A., 2015. Revision of the sauropod dinosaur *Diamantinasaurus matildae* Hocknull et al. 2009 from the mid-Cretaceous of Australia: implications for Gondwanan titanosauriform dispersal. *Gondwana Research*, 27 (3): 995-1033.
- Powell, J.E. 2003. Revision of South American titanosaurid dinosaurs: palaeobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects. *Records of the Queen Victoria Museum*, 111: 1-173.
- Powell, J.E., 1986. Revisión de los titanosáuridos de América del Sur. Tesis doctoral inédita, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán: 340.
- Powell, J.E., 1987. The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. Part VI. The titanosaurids. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia'*, 3: 147-153.
- Powell, J.E., 1990. *Epachthosaurus sciuttoi* (gen. et sp. nov.) un dinosaurio saurópodo del Cretácico de Patagonia (Provincia de Chubut, Argentina). En: V Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Volume Actas 1, Tucumán: 123-128.
- Powell, J.E., 1992. Osteología de *Saltasaurus loricatus* (Sauropoda-Titanosauridae) del Cretácico Superior del noroeste argentino. En Sanz, J. L. y Buscalioni, A. D. (eds). *Los Dinosaurios y su Entorno Biótico*. Instituto "Juan Valdes", Cuenca: 165-230.
- Pramparo, M.B. y Volkheimer, W., 2002. Nuevos hallazgos de palinomorfos en la Formación La Amarga, Miembro Bañados de Caichigue, cuenca Neuquina sudoriental, Argentina.
- Pruss, S.B., Bottjer, D.J., Corsetti, F.A. y Baud, A., 2006. A global marine sedimentary response to the end-Permian mass extinction: examples from southern Turkey and the western United States. *Earth-science reviews*, 78 (3-4): 193-206.
- Raath, J.S., 1987. Sauropod dinosaurs from the Central Zambezi Valley, Zimbabwe, and the age of the Kadzi Formation. *South African Journal of Geology*, 90 (2): 107-119.
- Raath, M.A., 1972. Fossil vertebrate studies in Rhodesia: a new dinosaur (Reptilia: Saurischia) from near the Tria-Jurassic boundary. *Arnoldia*, 5: 1-37.
- Ramos, V.A. y Aleman, A., 2000. Tectonic evolution of the Andes. En: Cordani, U.G. y otros (eds.) *Tectonic evolution of South America*, pp. 635-685. 31° International Geologic Congress, Rio de Janeiro.
- Ramos, V.A. y Folguera, A., 2005. Tectonic evolution of the Andes of Neuquén: constraints derived from the magmatic arc and foreland deformation. *Geological Society, London, Special Publications*, 252 (1): 15-35.

- Ramos, V.A., Riccardi, A.C. y Rolleri, E.O., 2004. Límites naturales del norte de la Patagonia. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 59 (4): 785-786.
- Rauhut, O. W. M. 2003b. A dentary of *Patagosaurus* (Sauropoda) from the Middle Jurassic of Patagonia. *Ameghiniana*, 40: 425-432.
- Rauhut, O.W., 1999. A Dinosaur fauna from the Late Cretaceous (Cenomanian) of northern Sudan. *Palaeontologia Africana*, 61.
- Rauhut, O.W., 2006. A brachiosaurid sauropod from the late Jurassic Cañadón Calcáreo Formation of Chubut, Argentina. *Fossil Record*, 9 (2): 226-237.
- Rauhut, O.W., Carballido, J.L. y Pol, D., 2015. A diplodocid sauropod dinosaur from the Late Jurassic Cañadón Calcáreo Formation of Chubut, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35 (5): e982798.
- Rauhut, O.W.M., 2003a. Revision of *Amygdalodon patagonicus* Cabrera, 1947 (Dinosauria: Sauropoda). *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Geowissenschaftliche Reihe*, 6: 173-181.
- Rauhut, O.W.M., Cladera, G., Vickers-Rich, P. y Rich, T.H., 2003. Dinosaur remains from the Lower Cretaceous of the Chubut Group, Argentina. *Cretaceous Research*, 24: 487-497.
- Rauhut, O.W.M., Remes, K., Fechner, R., Cladera, G. y Puerta, P., 2005. Discovery of a short-necked sauropod dinosaur from the Late Jurassic period of Patagonia. *Nature*, 435: 670-672.
- Remes, K., Ortega, F., Fierro, I., Joger, U., Kosma, R., Ferrer, J.M.M., Ide, O.A. y Maga, A., 2009. A new basal sauropod dinosaur from the Middle Jurassic of Niger and the early evolution of Sauropoda. *PLoS One*, 4 (9): e6924.
- Rich, T.H., Vickers-Rich, P., Gimenez, O., Cúneo, R., Puerta, P. y Vacca, R., 1999. A new sauropod dinosaur from Chubut Province, Argentina. *National Science Museum Monographs*, 15: 61-84.
- Riggs, E. S. 1904. Structure and relationships of opisthocoelian dinosaurs. Part II, the Brachiosauridae. *Field Columbian Museum, Geological Series*, 2: 229-247.
- Riggs, E.S., 1903. *Brachiosaurus altithorax*, the largest known dinosaur. *American Journal of Science, Series 4*: 299-306.
- Roll, A., 1939. La Cuenca de los Estratos con Dinosaurios al sur del río Neuquén. *Yacimientos Petrolíferos Pisales*: 112.
- Romer, A. S., 1956. *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press, Chicago.
- Rose, P.J., 2007. A new Titanosauriform sauropod (Dinosauria: Saurischia) from the Early Cretaceous of central Texas and its phylogenetic relationships. *Palaeontologia electronica*, 10 (2).

- Royo-Torres, R. y Upchurch, P., 2012. The cranial anatomy of the sauropod *Turiasaurus riodevensis* and implications for its phylogenetic relationships. *Journal of Systematic Palaeontology*, 10 (3): 553-583.
- Royo-Torres, R., Alcalá, L. y Cobos, A., 2012. A new specimen of the Cretaceous sauropod *Tastavinsaurus sanzi* from El Castellar (Teruel, Spain), and a phylogenetic analysis of the Laurasiformes. *Cretaceous Research*, 34: 61-83.
- Royo-Torres, R., Cobos, A. y Alcalá, L., 2006. A giant European dinosaur and a new sauropod clade. *Science*, 314 (5807): 1925-1927.
- Royo-Torres, R., Cobos, A., Luque, L., Aberasturi, A., Espilez, E., Fierro, I. y Alcalá, L., 2009. High European sauropod dinosaur diversity during Jurassic–Cretaceous transition in Riodeva (Teruel, Spain). *Palaeontology*, 52 (5): 1009-1027.
- Royo-Torres, R., Upchurch, P., Mannion, P.D., Mas, R., Cobos, A., Gascó, F. y Sanz, J.L., 2014. The anatomy, phylogenetic relationships, and stratigraphic position of the Tithonian–Berriasian Spanish sauropod dinosaur *Aragosaurus ischiaticus*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 171 (3): 623-655.
- Russell, D.A. y Zheng, Z., 1993. A large mamenchisaurid from the Junggar Basin, Xinjiang, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 30 (10): 2082-2095.
- Saegusa, H. e Ikeda, T., 2014. A new titanosauriform sauropod (Dinosauria: Saurischia) from the Lower Cretaceous of Hyogo, Japan. *Zootaxa*, 3848 (1): 1-66.
- Salgado, L. y Azpilicueta, C., 2000. Un nuevo saltasaurino (Sauropoda, Titanosauridae) de la provincia de Río Negro (Formación Allen, Cretácico Superior), Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 37: 259-264.
- Salgado, L. y Bonaparte, J.F., 1991. Un nuevo sauropodo Dicraeosauridae, *Amargasaurus cazauí* gen. et sp. nov., de la formación la Amarga, Neocomiano de la provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 28: 333-346.
- Salgado, L. y Bonaparte, J.F., 2007. Sauropodomorpha. En Gasparini, Z., Salgado, L. y Coria, R.A. (eds). *Patagonian Mesozoic reptiles*. Indiana University Press, Bloomington: 188-228.
- Salgado, L. y Calvo, J.O., 1992. Cranial osteology of *Amargasaurus cazauí* Salgado y Bonaparte (Sauropoda, Dicraeosauridae) from the Neocomian of Patagonia. *Ameghiniana*, 29: 337-346.
- Salgado, L. y Coria, R.A., 2009. *Barrosasaurus casamiquelai* gen. et sp. nov., a new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Anacleto Formation (Late Cretaceous: early Campanian) of Sierra Barrosa (Neuquén, Argentina). *Zootaxa*, 2222: 1-16.
- Salgado, L. y De Souza Carvalho, I., 2008. *Uberabatitan ribeiroi*, a new titanosaur from the Marília formation (Bauru group, Upper Cretaceous), Minas Gerais, Brazil. *Palaeontology*, 51 (4): 881-901.

- Salgado, L., 1993. Comments on *Chubutisaurus insignis* Del Corro (Saurischia, Sauropoda). *Ameghiniana*, 30 (3): 265-270.
- Salgado, L., Apesteguía, S. y Heredia, S.E., 2005a. A new specimen of *Neuquensaurus australis*, a Late Cretaceous saltasaurine titanosaur from North Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25: 623-634.
- Salgado, L., Canudo, J.I., Garrido, A.C. y Carballido, J.L., 2012. Evidence of gregariousness in rebbachisaurids (Dinosauria, Sauropoda, Diplodocoidea) from the Early Cretaceous of Neuquén (Rayoso Formation), Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32 (3): 603-613.
- Salgado, L., Coria, R.A. y Calvo, J.O., 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana*, 34 (1): 3-32.
- Salgado, L., De Souza Carvalho, I. y Garrido, A.C., 2006a. *Zapalasaurus bonapartei*, un nuevo dinosaurio saurópodo de La Formación La Amarga (Cretácico Inferior), noroeste de Patagonia, Provincia de Neuquén, Argentina. *Geobios*, 39: 695-707.
- Salgado, L., Garrido, A., Cocca, S.E. y 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 (4): 903-912.
- Sampson, S.D. y Loewen, M.A., 2010. Unraveling a radiation: a review of the diversity, stratigraphic distribution, biogeography, and evolution of horned dinosaurs (Ornithischia: Ceratopsidae). In *New Perspectives on Horned Dinosaurs: The Royal Tyrrell Museum Ceratopsian Symposium*. Bloomington, Indiana University Press, 405: 427.
- Sander, P.M. y Clauss, M., 2008. Sauropod gigantism. *Science*, 322 (5899): 200-201.
- Sander, P.M., Christian, A., Clauss, M., Fechner, R., Gee, C.T., Griebeler, E.M. y Preuschoft, H., 2011. Biology of the sauropod dinosaurs: the evolution of gigantism. *Biological Reviews*, 86 (1): 117-155.
- Sander, P.M., Gee, C.T., Hummel, J. y Clauss, M., 2010. Mesozoic plants and dinosaur herbivory. In *Plants in Mesozoic Time: Morphological Innovations, Phylogeny, Ecosystems*. Edited by Gee C.T., Bloomington: Indiana University Press: 331-359
- Sander, P.M., Klein, N., Buffetaut, E., Cuny, G., Suteethorn, V. y Le Loeuff, J., 2004. Adaptive radiation in sauropod dinosaurs: bone histology indicates rapid evolution of giant body size through acceleration. *Organisms Diversity & Evolution*, 4 (3): 165-173.
- Sander, P.M., Mateus, O., Laven, T. y Knötschke, N., 2006. Bone histology indicates insular dwarfism in a new Late Jurassic sauropod dinosaur. *Nature*, 441 (7094): 739-741.

- Santucci, R.M. y Arruda-Campos, A.D., 2011. A new sauropod (Macronaria, Titanosauria) from the Adamantina Formation, Bauru Group, Upper Cretaceous of Brazil and the phylogenetic relationships of Aeolosaurini. *Zootaxa*, 3085 (1): 1-33.
- Santucci, R.M. y Bertini, R.J., 2006. A new titanosaur from western São Paulo State, Upper Cretaceous Bauru Group, South-East Brazil. *Palaeontology*, 49 (1): 59-66.
- Sanz, J.L., Buscalioni, A.D., Casanovas, M.L., Santafé, J.V., 1987. Dinosaurios del Cretácico Inferior de Galve. *Estudios geológicos*, 43: 45-64.
- Sanz, J.L., Powell, J.E., Le Loeuff, J., Martínez, R. y Pereda Suberbiola, X., 1999. Sauropod remains from the Upper Cretaceous of Laño (northcentral Spain). Titanosaur phylogenetic relationships. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*, 14 (1): 235-255.
- Scotese, C.R., Boucot, A.J. y McKerrow, W.S., 1999. Gondwanan palaeogeography and paleoclimatology. *Journal of African Earth Sciences*, 28 (1): 99-114.
- Seeley, H.G., 1888. I. On the classification of the fossil animals commonly named Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society of London*, 43 (258-265): 165-171.
- Sellwood, B.W. y Valdes, P.J., 2006. Mesozoic climates: General circulation models and the rock record. *Sedimentary geology*, 190 (1-4): 269-287.
- Sepkoski Jr, J.J., 1981. A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. *Paleobiology*: 36-53.
- Sereno, P.C., 1998. A rationale for phylogenetic definitions, with application to the higher-level taxonomy of Dinosauria. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*: 41-83.
- Sereno, P.C., 2005. The logical basis of phylogenetic taxonomy. *Systematic Biology*, 54 (4): 595-619.
- Sereno, P.C., Beck, A.L., Dutheil, D.B., Larsson, H.C.E., Lyon, G.H., Moussa, B., Sadleir, R.W., Sidor, C.A., Varricchio, D.J., Wilson, G.P. y Wilson, J.A., 1999. Cretaceous Sauropods from the Sahara and the Uneven Rate of Skeletal Evolution Among Dinosaurs. *Science*, 286: 1342-1347.
- Sereno, P.C., Wilson, J.A., Witmer, L.M., Whitlock, J.A., Maga, A., Ide, O. Y Rowe, T.A. 2007. Structural Extremes in a Cretaceous Dinosaur. *PLoS ONE*, 2: e1230.
- Sheehan, P.M., 2001. The late Ordovician mass extinction. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 29 (1): 331-364.
- Simeoni, M., 2000. Cambios paleobiológicos próximos al límite Jurásico/Cretácico basados en microfósiles calcáreos de Patagonia septentrional. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco. Inédito. Comodoro Rivadavia

- Simón, E., Salgado, L. y Calvo, J.O., 2017. A new titanosaur sauropod from the Upper Cretaceous of Patagonia, Neuquén Province, Argentina. *Ameghiniana*, 55 (1): 1-29.
- Skelton, P.W., Spicer, R.A., Kelley, S.P. y Gilmour, I., 2003. The cretaceous world: 360.
- Stevens, K.A. y Parrish, J.M., 1999. Neck posture and feeding habits of two Jurassic sauropod dinosaurs. *Science*, 284: 798–800.
- Stevens, K.A. y Parrish, J.M., 1999. Neck posture and feeding habits of two Jurassic sauropod dinosaurs. *Science*, 284: 798–800.
- Stevens, K.A. y Parrish, J.M., 2005. Digital reconstructions of sauropod dinosaurs and implications for feeding. In *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*. Edited by Currie Rogers K.A., Wilson J.A., Berkeley, University of California Press: 178–200.
- Suteethorn, S., Le Loeuff, J., Buffetaut, E. y Suteethorn, V., 2010. Description of topotypes of *Phuwiangosaurus sirindhornae*, a sauropod from the Sao Khua Formation (Early Cretaceous) of Thailand, and their phylogenetic implications. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen*, 256: 109-121.
- Suteethorn, S., Le Loeuff, J., Buffetaut, E., Suteethorn, V., Talubmook, C. y Chonglakmani, C., 2009. A new skeleton of *Phuwiangosaurus sirindhornae* (Dinosauria, Sauropoda) from NE Thailand. Geological Society, London, Special Publications, 315: 189-215.
- Taylor, M.P. y Naish, D., 2005. The phylogenetic taxonomy of Diplodocoidea (Dinosauria: Sauropoda): 1-7.
- Taylor, M.P. y Naish, D., 2007. An unusual new neosauropod dinosaur from the lower cretaceous hastings beds group of East Sussex, England. *Palaeontology*, 50 (6): 1547-1564.
- Taylor, M.P., 2009. A re-evaluation of *Brachiosaurus altithorax* Riggs 1903 (Dinosauria, Sauropoda) and its generic separation from *Giraffatitan brancai* (Janensch 1914). *Journal of vertebrate Paleontology*, 29 (3): 787-806.
- Taylor, M.P., 2010. Sauropod dinosaur research: a historical review. Geological Society, London, Special Publications, 343 (1): 361-386.
- Taylor, M.P., 2018. *Xenoposeidon* is the earliest known rebbachisaurid sauropod dinosaur. *PeerJ*, 6: e5212.
- Tidwell, V. y Wilhite, R.D., 2005. Ontogenetic variation and isometric growth in the forelimb of the Early Cretaceous sauropod *Venenosaurus*. Indiana University Press, Indiana: 187-196.
- Tidwell, V., Carpenter, K. y Brooks, W., 1999. New sauropod from the Lower Cretaceous of UTAH, USA. *Oryctos*, 2: 21-37.
- Tidwell, V., Carpenter, K. y Meyer, S., 2001. New Titanosauriform (Sauropoda) from the Poison Strip Member of Cedar Mountain Formation (Lower Cretaceous), Utah. En

- Tanke, D. y Carpenter, K. (eds). *Mesozoic Vertebrate Life*. Indiana University Press, Bloomington: 139-165.
- Torcida, F.B.F., Canudo, J.I., Huerta, P., Montero, D., Suberbiola, X.P. y Salgado, L., 2011. *Demandasaurus darwini*, a new rebbachisaurid sauropod from the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56 (3): 535-552.
- Tschopp, E. y Mateus, O., 2013. The skull and neck of a new flagellicaudatan sauropod from the Morrison Formation and its implication for the evolution and ontogeny of diplodocid dinosaurs. *Journal of Systematic Palaeontology*, 11 (7): 853-888.
- Tschopp, E., Mateus, O. y Benson, R.B., 2015. A specimen-level phylogenetic analysis and taxonomic revision of Diplodocidae (Dinosauria, Sauropoda). *PeerJ*, 3: e857.
- Uliana, M.A., D.A. Dellape, D.A. y Pando, G.A., 1975. Distribución y génesis de las Sedimentitas Rayosianas (Cretácico inferior de las Provincias de Neuquén y Mendoza, República Argentina). Segundo Congreso Iberoamericano de Geología Económica, Actas 1: 151-176.
- Upchurch P. y Barrett P.M., 2005. Phylogenetic and taxic perspectives on sauropod diversity. In: Curry Rogers K, Wilson JA, eds. 2005, "The Sauropods: Evolution and Paleobiology". Berkeley: University of California Press: 104–124.
- Upchurch, P. y Barrett, P.M., 2000. The evolution of sauropod feeding mechanisms. In *Evolution of Herbivory in Terrestrial Vertebrates: Perspectives from the Fossil Record*. Edited by Sues H-D. Cambridge, Cambridge University Press: 79–122
- Upchurch, P. y Martin, J., 2002. The Rutland *Cetiosaurus*: the anatomy and relationships of a Middle Jurassic British sauropod dinosaur. *Palaeontology*, 45 (6): 1049-1074.
- Upchurch, P. y Martin, J., 2003. The anatomy and taxonomy of *Cetiosaurus* (Saurischia, Sauropoda) from the Middle Jurassic of England. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23 (1): 208-231.
- Upchurch, P., 1995. The evolutionary history of sauropod dinosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 349 (1330): 365–390.
- Upchurch, P., 1998. The phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 124 (1): 43–103.
- Upchurch, P., Barrett, P.M. y Dodson, P., 2004. Sauropoda. In *The Dinosauria*. Second edition. University of California Press, Berkeley, CA: 259–322.
- Upchurch, P., Barrett, P.M. y Galton, P.M., 2007. A phylogenetic analysis of basal sauropodomorph relationships: implications for the origin of sauropod dinosaurs. En Barrett, P. M. y Batten, D. J. (eds). *Evolution and Palaeobiology of Early Sauropodomorph dinosaurs*. Volume 77: 57-90.

- Upchurch, P., Mannion, P.D. y Taylor, M.P., 2015. The anatomy and phylogenetic relationships of “*Pelorosaurus*“ *becklesii* (Neosauropoda, Macronaria) from the Early Cretaceous of England. *PloS one*, 10 (6): e0125819.
- Vallati, P., 1995. Una microflora con Afropollis (Polen de angiosperma) en el Cretácico Inferior de la Cuenca Neuquina. *Actas VI Congr. Argent. Paleontol. Bioestrat.*: 277-290.
- Vallati, P., 1996. Palinología de la “Arenisca Rincón” (Grupo Huitrín-Rayoso), Cretácico Inferior de la Cuenca Neuquina. In *Actas 13 Congreso Geológico Argentino*, 5: 77-92.
- Vallati, P., 2001. Middle cretaceous microflora from the huincul formation (“dinosaurian beds”) in the neuquén basin, Patagonia, Argentina. *Palynology*, 25 (1): 179-197.
- Volkheimer, W. y Salas, A., 1975. The oldest angiosperm-palynoflora in Argentina from the type locality of the Lower Cretaceous Huitrin Formation, Neuquén Basin-microfloristic association and biostratigraphic significance. *Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Montash.*, 7: 424-436.
- Volkheimer, W. y Salas, A., 1976. Estudio palinológico de la Formación Huitrín, Cretácico de la cuenca Neuquina, en su localidad tipo. 6° Congreso Geológico Argentino. Bahía Blanca.
- Volkheimer, W., 1978. Descripción geológica de la hoja 27b, cerro Sosneado, Provincia de Mendoza. *Servicio Geológico Nacional, Boletín* 151: 1–85.
- Volkheimer, W., Quattrocchio, M., Salas, A. y Sepúlveda, E., 1976. Caracterización palinológica de Formaciones del Jurásico superior y Cretácico inferior de la Cuenca Neuquina (República Argentina). 6° Congreso Geológico Argentino, *Actas* 1: 593-608.
- Von Huene, F., 1920. Bemerkungen zur systematic und stammesgeschichte einiger reptilien. *Zeitschrift für Inductiv Abstammungsund Vererbungslehre* 24:162–166.
- Von Huene, F., 1929. Los saurisquios y ornitisquios del Cretáceo Argentino. *Ann. Mus. La Plata Sect. Paleontol.*, 2: 1–196.
- Von Huene, F., 1932. Die fossile Reptilordnung Saurischia: ihre Entwicklung und Geschichte. *Borntraeger. Teil I and II. Monographien zur Geologie und Palaeontologie* 1: 1–361.
- Von Meyer, H., 1837. Mittheilungen an Professor Bronn gerichtet. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde*, 1837: 557-562.
- Von Meyer, H.H., 1837. Mitteilung an Prof. Bronn (*Plateosaurus engelhardti*). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 1837: 316.
- Voorhies, M.R., 1969. Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. *Rocky Mountain Geology*, 8 (1): 1-69.

- Wang, X., You, H., Meng, Q., Gao, C., Cheng, X. I Liu, J., 2007. *Dongbeititan dongi*, the first sauropod dinosaur from the Lower Cretaceous Jehol Group of western Liaoning Province, China. *Acta Geologica Sinica-English Edition*, 81 (6): 911-916.
- Waskow, K. y Sander, P.M., 2014. Growth record and histological variation in the dorsal ribs of *Camarasaurus* sp. (Sauropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34 (4): 852-869.
- Weaver, C.E., 1931. *Paleontology of the Jurassic and Cretaceous of west central Argentina*. Vol. 1. University of Washington press.
- Wedel, M.J. y Cifelli, R.L., 2005. *Sauroposeidon*: Oklahoma's native giant. *Oklahoma Geology Notes*, 65 (2): 40-57.
- Wedel, M.J. y Taylor, M.P., 2013. Neural spine bifurcation in sauropod dinosaurs of the Morrison Formation: ontogenetic and phylogenetic implications. *PalArch's Journal of Vertebrate Palaeontology*, 10 (1).
- Wedel, M.J., 2003. The evolution of vertebral pneumaticity in sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23 (2): 344-357.
- Wedel, M.J., Cifelli, R.L. y Sanders, K., 2000. *Sauroposeidon proteles*, a new sauropod from the Early Cretaceous of Oklahoma. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20: 109-114.
- Wedel, M.J., Cifelli, R.L. y Sanders, R.K., 2000. Osteology, paleobiology, and relationships of the sauropod dinosaur *Sauroposeidon*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 45 (4): 343-388.
- Weishampel, D.B., Dodson, P. y Osmolska, H., 1990. *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley: 733.
- Weishampel, D.B., Dodson, P. y Osmólska, H., 2007. *The Dinosauria*. Univ of California Press. Second edition: 863.
- Whitlock, J.A., Wilson, J.A., y Lamanna, M.C., 2010. Description of a nearly complete juvenile skull of *Diplodocus* (Sauropoda: Diplodocoidea) from the Late Jurassic of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(2), 442-457.
- Whitlock, J.A., D'Emic, M.D., y Wilson, J.A., 2011. Cretaceous diplodocids in Asia? Re-evaluating the phylogenetic affinities of a fragmentary specimen. *Palaeontology*, 54 (2): 351-364.
- Whitlock, J.A., 2011. A phylogenetic analysis of Diplodocoidea (Saurischia: Sauropoda). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 161: 872-915.
- Whitlock, J.A., 2011. Inferences of diplodocoid (Sauropoda: Dinosauria) feeding behavior from snout shape and microwear analyses. *PLoS One*, 6 (4): e18304.
- Wilson, J.A. y Allain, R., 2015. Osteology of *Rebbachisaurus garasbae* Lavocat, 1954, a diplodocoid (Dinosauria, Sauropoda) from the early Late Cretaceous-aged Kem

- Kem beds of southeastern Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35 (4): e1000701.
- Wilson, J.A. y Carrano, M.T., 1999. Titanosaurs and the origin of "wide-gauge" trackways; a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion. *Paleobiology*, 25: 252-267.
- Wilson, J.A. y Sereno, P.C., 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18 (2): 1-79.
- Wilson, J.A. y 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.
- Wilson, J.A. y Upchurch, P., 2009. Redescription and reassessment of the phylogenetic affinities of *Euhelopus zdanskyi* (Dinosauria: Sauropoda) from the Early Cretaceous of China. *Journal of Systematic Palaeontology*, 7 (2): 199-239.
- Wilson, J.A., 1999. A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19: 639-653.
- Wilson, J.A., 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 136: 215-275.
- Wilson, J.A., 2005. A redescription of the mongolian sauropod *Nemegtosaurus mongoliensis* Nowinski (Dinosauria: Saurischia) and comments on Late Cretaceous sauropod diversity. *Journal of Systematic Palaeontology*, 3: 283-318.
- Wilson, J.A., 2011. Anatomical terminology for the sacrum of sauropod dinosaurs. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, 32 (5): 59-69.
- Wilson, J.A., 2012. New vertebral laminae and Patterns of serial variation in vertebral laminae of sauropod dinosaurs. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, 32 (7): 91-110.
- Wilson, J.A., D'emic, M.D., Ikejiri, T., Moacdieh, E.M. y Whitlock, J.A., 2011. A Nomenclature for Vertebral Fossae in Sauropods and Other Saurischian Dinosaurs. *PLoS ONE*, 6: e17114.
- Wilson, J. A., Pol, D., Carvalho, A. B., & Zaher, H. (2016). The skull of the titanosaur *Tapuiasaurus macedoi* (Dinosauria: Sauropoda), a basal titanosaur from the Lower Cretaceous of Brazil. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 178(3), 611-662.
- Wiman, C., 1929. The Cretaceous Dinosaur from Shantung. *Palaeontologica Sinica*, 6 (1): 1-44.
- Xu, X., Upchurch, P., Mannion, P.D., Barrett, P.M., Regalado-Fernandez, O.R., Mo, J., Ma, J. y Liu, H., 2018. A new Middle Jurassic diplodocoid suggests an earlier dispersal and diversification of sauropod dinosaurs. *Nature Communications* 9: 2700.

- Yagiue, P., Dantas, P., Ortega, F., Cachão, M., Santos, F. A., Gonçalves, R. y Lopes, S., 2006. New sauropod material from the Upper Jurassic of Areia Branca (Lourinha, Portugal). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 240 (3): 313-342.
- Yates, A.M. y Kitching, J.W., 2003. The earliest known sauropod dinosaur and the first steps towards sauropod locomotion. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270 (1525): 1753-1758.
- Yates, A.M., 2007. The first complete skull of the Triassic dinosaur *Melanorosaurus* Haughton (Sauropodomorpha: Anchisauria). *Evolution and palaeobiology of early sauropodomorph dinosaurs*, 77: 9-55.
- Yates, A.M., Bonnan, M.F., Neveling, J., Chinsamy, A. y Blackbeard, M.G., 2009. A new transitional sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic of South Africa and the evolution of sauropod feeding and quadrupedalism. *Proc. R. Soc. B.*: 1-8. Doi: 10.1098/rspb.2009.1440
- Yates, A.M., Bonnan, M.F., Neveling, J., Chinsamy, A. y Blackbeard, M.G., 2010. A new transitional sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic of South Africa and the evolution of sauropod feeding and quadrupedalism. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277 (1682): 787-794.
- Ye, C.H., 1975. Jurassic system. In *Mesozoic redbeds of Yunnan* (ed. Z. Su), Beijing, Geological Publishing House (en chino): 11–30.
- You, H.L. y Li, D.Q., 2009. The first well-preserved Early Cretaceous brachiosaurid dinosaur in Asia. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276 (1675): 4077-4082.
- You, H.L., Tang, F. y Luo, Z.X., 2003. A new basal titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) from the Early Cretaceous of China. *Acta Geologica Sinica (English Edition)*, 77: 424-429.
- You. H.L., Li. D.Q., Zhou, L.Q. y Ji, Q., 2006. *Huanghetitan liujiaxiaensis*, a new sauropod dinosaur from the Lower Cretaceous Hekou Group of Lanzhou Basin, Gansu Province, China. (In Chinese with English abstract). *Geological Review*, 52: 668-674.
- Young, C. y Chao, X., 1972. *Mamenchisaurus* sp. nov. Monograph of the Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Series I, 8: 1-32.
- Young, C.C., 1939. On a new Sauropoda, with notes on other fragmentary Reptilia from Szechuan. *Bulletin of the Geological Society of China*, 19: 279-315.
- Young, C.C., 1942. *Yunnanosaurus huangi* Young (gen. et sp. nov.) a new Prosauropoda from the Red Beds at Lufeng, Yunnan. *Bulletin of the Geological Society of China*. XXII. China.
- Young, C.C., 1954. On a new sauropod from Yiping, Szechuan, China. *Acta Scientia Sinica*, 3: 491-504.

Zhang, Y. y Yang, Z., 1994. A new complete osteology of Prosauropoda in Lufeng Basin, Yunnan, China. Yunnan Publishing House of Science and Technology, Kunming, China: 1-100.

Zhao, X.J. (Chao, S.), 1985. The reptiles of Jurassic in China. In The Jurassic System of China (ed. S.-E.Wang), Beijing, Geological Publishing House (in Chinese): 286–290.

ANEXO

1. Tablas

Tabla I.1 Lista de los elementos usados para el análisis y la comparación histológica

<i>Taxon</i>	<i>Número espécimen</i>	<i>Elemento ubicación de muestra</i>	<i>óseo, de la</i>	<i>Orientación de la sección delgada</i>	<i>Número de sección delgada</i>
<i>Agustinia ligabuei</i>	MCF-PVPH-110/08	Tipo 2, sección laminar		Transversal	MCF-PVPH-110/08-PH-01
	MCF-PVPH-110/08	Tipo 2, sección laminar		Transversal	MCF-PVPH-110/08-PH-02
	MCF-PVPH-110/08	Tipo 2, Procesos		Transversal	MCF-PVPH-110/08-PH-03
	MCF-PVPH-110/10	Tipo 3, Vástago		Transversal	MCF-PVPH-110/10-PH-01
	MCF-PVPH-110/10	Tipo 3, Vástago		Transversal	MCF-PVPH-110/10-PH-02
	MCF-PVPH-110/10	Tipo 3, Vástago		Longitudinal	MCF-PVPH-110/10-PH-03
	MCF-PVPH-110/03	Tipo 4, Vástago		Transversal	MCF-PVPH-110/03-PH-01
<i>Bonitasaura salgadoi</i>	MPCA-460	Costilla cervical, porción distal		Transversal	MPCA-Ph 460/09
	MPCA-460	Costilla cervical, porción distal		Longitudinal	MPCA-Ph 460/10
	MPCA-460	Costilla dorsal, porción distal		Transversal	MPCA-Ph 460/11
	MPCA-460	Costilla dorsal, porción media		Transversal	MPCA-Ph 460/12
<i>Saltasaurus loricatus</i>	PVL-4017-113	Osteodermo, porción media		Transversal	PVLPH-011/01
	PVL-4017-113	Osteodermo, porción media		Transversal	PVLPH-011/02
	PVL-4017-113	Osteodermo, porción marginal		Longitudinal	PVLPH-011/03
Titanosauria indet.	MCS-PV-181	Osteodermo, porción marginal		Transversal	-
	MCS-PV-184	Osteodermo, fragmento interno		Transversal	
Titanosauria indet.	MCS-PV-indet.	Costilla cervical		Transversal	MCS-PH-78

<i>Ligabuesaurus leanzai</i>	
Escapula MCF-PVPH-228/11	cm
Largo	174
Ancho proximal	83

Ancho medio	25
Ancho distal	41

<i>Ligabuesaurus leanzai</i>	
Escápula MCF-PVPH-233/08	cm
Largo	138
Ancho proximal	60
Ancho medio	23
Ancho distal	43

<i>Ligabuesaurus leanzai</i>	
Escápula MCF-PVPH-233/09	cm
Largo	145
Ancho proximal	64
Ancho medio	23
Ancho distal	40

<i>Ligabuesaurus leanzai</i>	
Húmero MCF-PVPH-233/10	cm
Largo total	149
Largo anteroposterior <i>Epífisis proximal</i>	24
Ancho mediolateral <i>Epífisis proximal</i>	45
Largo anteroposterior mínimo <i>Diáfisis</i>	12
Ancho mediolateral mínimo <i>Diáfisis</i>	19
Ancho mediolateral <i>Epífisis distal</i>	44
Largo anteroposterior <i>Cóndilo ulnar</i>	20,5
Largo anteroposterior <i>Cóndilo radial</i>	20
W/L	0.30

RI	0.24
GI	7.84
LHu/LFe	0.82*

<i>Ligabuesaurus leanzai</i>	
Mc III, MCF-PVPH-233/14	cm
Largo total	48,5
Largo anteroposterior <i>Epífisis proximal</i>	12
Ancho medio-lateral <i>Epífisis proximal</i>	14,5
Largo anteroposterior mínimo <i>Diáfisis</i>	5,5
Ancho mediolateral mínimo <i>Diáfisis</i>	8
Circunferencia mínima <i>Diáfisis</i>	21
Largo anteroposterior <i>Epífisis distal</i>	8
Ancho mediolateral <i>Epífisis distal</i>	13,5
RI (mCirc./Ltot)	0.43
LHu/LMcIII	3,07

<i>Ligabuesaurus leanzai</i>	
Mc II, MCF-PVPH-233/13	cm
Largo total	48,5
Largo anteroposterior <i>Epífisis proximal</i>	10
Ancho medio-lateral <i>Epífisis proximal</i>	12,5
Largo anteroposterior mínimo <i>Diáfisis</i>	6,5
Ancho mediolateral mínimo <i>Diáfisis</i>	6
Circunferencia mínima <i>Diáfisis</i>	21
Largo anteroposterior <i>Epífisis distal</i>	9
Ancho mediolateral <i>Epífisis distal</i>	11

RI (mCirc./Ltot)	0.43
LHu/LMcII	3,07

<i>Ligabuesaurus leanzai</i>	
Fíbula MCF-PVPH-233/19	cm
Largo total	109
Largo anteroposterior <i>Epífisis proximal</i>	23
Ancho medio-lateral <i>Epífisis proximal</i>	13
Largo anteroposterior mínimo <i>Diáfisis</i>	10
Ancho mediolateral mínimo <i>Diáfisis</i>	7
Largo anteroposterior <i>Epífisis distal</i>	20,5
Ancho mediolateral <i>Epífisis distal</i>	16
Lfi/Lfe	0.60
Lfi/Lti	1.07
RI	0,16
GI	0,06

<i>Ligabuesaurus leanzai</i>	
Coracoides MCF- PVPH-261/05	cm
Largo anteroposterior	35
Alto dorsoventral	65

<i>Ligabuesaurus leanzai</i>	
Coracoides MCF-PVPH-261/06	cm
Largo anteroposterior	36
Alto dorsoventral	66

<i>Ligabuesaurus leanzai</i>	
Ílion MCF-PVPH-261/08	cm
Largo pedúnculo púbico	34

<i>Ligabuesaurus leanzai</i>	
Epífisis distal Mc IV, MCF-PVPH-233/16	cm
Largo anteroposterior <i>Epífisis distal</i>	8,4
Ancho medio-lateral <i>Epífisis distal</i>	12,4

<i>Ligabuesaurus leanzai</i>	
Epífisis proximal Fíbula MCF-PVPH-261/14	cm
Largo anteroposterior <i>Epífisis proximal</i>	22
Ancho medio-lateral <i>Epífisis proximal</i>	10

<i>Ligabuesaurus leanzai</i>	
Epífisis distal Mc II, MCF-PVPH-233/15	cm
Largo anteroposterior <i>Epífisis distal</i>	9,5
Ancho medio-lateral <i>Epífisis distal</i>	12,5

<i>Ligabuesaurus leanzai</i>	
Mt II dx PVPH-233/22	cm
Largo total	18,5
Largo anteroposterior <i>Epífisis proximal</i>	14
Ancho medio-lateral <i>Epífisis proximal</i>	8

Largo anteroposterior <i>Epífisis distal</i>	8
Ancho medio-lateral <i>Epífisis distal</i>	10,5

<i>Ligabuesaurus leanzai</i>	
Mt III dx PVPH-233/23	cm
Largo total	22,5
Largo anteroposterior Epífisis proximal	13
Ancho mediolateral Epífisis proximal	9
Largo anteroposterior <i>Epífisis distal</i>	7,5
Ancho mediolateral <i>Epífisis distal</i>	10

<i>Ligabuesaurus leanzai</i>	
Mt IV dx PVPH-233/24	cm
Largo total	20
Largo anteroposterior Epífisis proximal	7,5
Ancho mediolateral Epífisis proximal	13
Largo anteroposterior <i>Epífisis distal</i>	nd
Ancho mediolateral <i>Epífisis distal</i>	nd

<i>Ligabuesaurus leanzai</i>	
Mt V dx MCF-PVPH-233/25	cm
Largo total	18,5
Largo anteroposterior Epífisis proximal	7,5
Ancho mediolateral Epífisis proximal	15,5
Largo anteroposterior <i>Epífisis distal</i>	5,5
Ancho mediolateral <i>Epífisis distal</i>	8,5

<i>Ligabuesaurus leanzai</i>	
Mt I dx MCF-PVPH-233/21	cm
Largo total	14
Largo anteroposterior Epífisis proximal	14
Ancho mediolateral Epífisis proximal	9,5
Largo anteroposterior <i>Epífisis distal</i>	7,5
Ancho mediolateral <i>Epífisis distal</i>	14

<i>Ligabuesaurus leanzai</i>	
Tibia dx, PVPH-233/18	cm
Largo total	102
Largo anteroposterior <i>Epífisis proximal</i>	29
Ancho mediolateral <i>Epífisis proximal</i>	27
Largo anteroposterior mínimo <i>Diáfisis</i>	13,5
Ancho mediolateral mínimo <i>Diáfisis</i>	12,5
Largo anteroposterior <i>Epífisis distal</i>	19,5
Ancho mediolateral <i>Epífisis distal</i>	18
Lti/Lfe	0,56
LMtIII/Lti	0,22
RI	0,21
GI	0,12

<i>Ligabuesaurus leanzai</i>	
Fémur MCF-PVPH-233/17	cm
Largo total	180*
Ancho mediolateral " <i>lateral-bulge</i> "	37
Largo anteroposterior mínimo <i>Diáfisis</i>	11
Ancho mediolateral mínimo <i>Diáfisis</i>	24,5

Ancho mediolateral <i>Epífisis distal</i>	41
Largo anteroposterior <i>Cóndilo mediano</i>	32
Largo anteroposterior <i>Epicóndilo</i>	22
Largo anteroposterior <i>Cóndilo Lateral</i>	26
RI	0.19
GI	7.34
LHu/LFe	0.82*

2. Muestreo taxonómico

- **Sauropodomorpha Marsh, 1878**

Definición del clado basada en la rama (*stem-based*): es el clado que reúne a todos los taxones más estrechamente relacionados a *Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell, 1980 que a Theropoda Marsh, 1881 (*sensu* Galton y Upchurch, 2004).

- *Plateosaurus engelhardti*

Representa el taxón con el cual se enraiza la matriz de datos. Este taxón, ampliamente conocido por diferentes ejemplares, tanto de especímenes adultos como juveniles, es considerado una de las formas más basales del clado Sauropodomorpha. Formalizado como representante de “Prosauropoda” (von Huene, 1920), los más recientes análisis filogenéticos (Yates y Kitching, 2003; Yates et al., 2009; Otero et al., 2015) coinciden en ubicar a *Plateosaurus* Meyer, 1837 como una forma basal del clado Plateosauria, grupo hermano de Massopoda y fuera del clado Sauropoda.

TAXÓN
<i>Plateosaurus engelhardti</i> Meyer, 1837
MATERIAL
Holotipo UEN 550, 552, 554-556, 559, 561-563: un único espécimen compuesto por dos vértebras dorsales, tres costillas dorsales, un sacro, dos vértebras caudales, parte distal del fémur izquierdo y tibia izquierda.

Material referido: numerosos especímenes han sido asignados a esta especie, para una completa lista de los mismos ver Galton, 2000 y Galton, 2001.

PROCEDENCIA

Formación Trossingen, Triasico Superior (Noriano Superior) de Europa (Francia, Alemania y Suiza)

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Chinshakiangosaurus chunghoensis*

Este ejemplar fue originariamente presentado sin diagnosis (Ye, 1975; Zhao, 1985) y clasificado como *nomen dubium* por lo menos hasta el 1992 (Dong), cuando fue considerado un representante de la familia Melanorosauridae dentro de “prosauropoda”. Aunque de una cierta relevancia científica por representar uno de los pocos taxones de la etapa temprana de la evolución de los sauropodomorfos, *Chinshakiangosaurus* (Dong, 1992) fue reevaluado recién por Upchurch y colaboradores en 2004, quienes lo consideraron dentro de Sauropoda como *nomen dubium*. Sobre la base de los caracteres craneanos (i.e., dentario), Upchurch et al. (2007) justifican la validez del taxón y recuperan a este ejemplar del Jurásico temprano de China como un representante basal de Sauropoda, estrechamente relacionado con *Antetonitrus* Yates y Kithking, 2003 e *Isanosaurus* Buffetaut et al., 2000. Analisis más recientes (Carballido et al., 2017; Canudo et al., 2018) ubican a este ejemplar de China como un sauropodomorfo más basal que *Mussaurus* Bonaparte y Vince, 1979, fuera del clado Sauropoda.

TAXÓN

Chinshakiangosaurus chunghoensis (Dong, 1992)

MATERIAL

Holotipo IVPP V14474: dentario izquierda, una vértebra cervical, una vértebra dorsal, vértebras caudales anteriores, escápulas, cintura pélvica, y miembros posteriores

PROCEDENCIA

Formación Fengjiahe, Jurásico Inferior de China.

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Mussaurus patagonicus*

Originalmente descrito como “prosaurópodo” basal sobre la base de ejemplares juveniles (Bonaparte y Vince, 1979), nuevos hallazgos (Otero y Pol, 2013) confirmaron las hipótesis más recientes que consideran a *Mussaurus* Bonaparte y Vince, 1979 como

un representante basal de Anchisauria (Upchurch et al., 2007; Otero et al., 2015), fuera del clado Sauropoda

TAXÓN
<i>Mussaurus patagonicus</i> Bonaparte y Vince, 1979
MATERIAL
Holotipo PVL-4068: esqueleto articulado de un espécimen recién nacido Material referido: 8 esqueletos de individuos recién nacidos (PVL 4208, PVL 4209, PVL4210, PVL 4211, PVL 4212, PVL 4213, PVL 5865), 7 especímenes juveniles (MPMPV-1813)
PROCEDENCIA
Formación Laguna Colorada, Triásico Superior (Noriano) de Argentina.

Modalidad de consulta: bibliográfica

- **Sauropoda** Marsh, 1878

Definición del clado basada en la rama (*stem-based*): es el clado que reúne a todos los sauropodomorfos más estrechamente relacionados a *Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell, 1980 que a *Plateosaurus engelhardti* Meyer, 1837 (sensu Wilson y Sereno, 1998).

- *Antetonitrus ingenipes*

Elementos postcraneanos procedentes de niveles del Triásico Superior de Sudáfrica fueron utilizados por Yates y Kitching (2003) para formalizar esta nueva especie de saurópodo basal. Sin embargo, una reevaluación de este taxón (McPhee et al., 2014) permitió reconstituir los materiales tipo y recuperar a *Antetonitrus* Yates y Kithking, 2003 como sauropodiformes estrechamente relacionado a *Lessemsaurus* Bonaparte, 1999, fuera de Sauropoda. Análisis más recientes (Carballido et al., 2017; Canudo et al., 2018) ubican a este taxón del Triásico Superior de Surafrica entre los miembros basales de Sauropoda.

TAXÓN
<i>Antetonitrus ingenipes</i> Yates y Kithking, 2003
MATERIAL
Holotipo BP/1/4952: cuerpo vértebral cervical, 3 arcos neurales dorsales, cuatro vértebras dorsales, arco neural caudosacral, 10 vértebras caudales, 2 costillas

dorsales, arcos hemales, escápula izquierda, húmero derecho, ambas ulnas, radio derecho, metacarpiano I derecho, metacarpiano II izquierdo, falange mano derecha 1.1, pubis izquierdo, fémur izquierdo, tibia izquierda, fíbula izquierda, metatarsiano I izquierdo, metatarsiano II derecho, metatarsiano III izquierdo, metatarsiano V derecho, 2 falanges pie, falange ungueal 1 pie, falange ungueal 3 derecha

Paratipo BP/1/4952b: arco neural dorsal posterior, 2 vértebras caudales, una escápula derecha, húmero derecho, ulna derecha, radio derecho, y fíbula derecha

Material referido NM QR1545: húmero derecho, 2 ulnas derechas, ilion derecho, ilion izquierdo, fémur derecho, fémur izquierdo, 3 tibias, 3 fibulas.

PROCEDENCIA

Formación Lower Elliot, Triásico Superior (Noriano) de Sudáfrica

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Lessemsaurus sauropoides*

Inicialmente descrito como saurópodo basal (“cetiosáurido” Bonaparte, 1986) sobre la base de materiales axiales, fue sucesivamente formalizado como sauropodomorfo no-eusauropodo (“prosaurópodo”, Bonaparte, 1999). Según las más recientes hipótesis filogenéticas, existe un cierto consenso en ubicar a *Lessemsaurus* Bonaparte, 1999 entre las formas basales de Sauropoda (Yates et al., 2009; Carballido y Sander, 2013;

TAXÓN

***Lessemsaurus sauropoides* Bonaparte, 1999**

MATERIAL

Holotipo: PVL 4822-1 compuesto por ocho arcos neurales presacros.

Material referido PVL 4822/8-4822/9 y 4822/11-4822/79: vértebras dorsales y sacras, escápulo-coracoides, húmero, ulna y radio, metacarpianos y falanges.

PROCEDENCIA

Formación Los Colorados, Triasico Superior (Noriano-Rhaeniano) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Isanosaurus attavipachi*

Este taxón, conocido por elementos axiales y apendiculares fragmentados, fue formalizado como la forma más basal dentro de Sauropoda (Buffetaut et al., 2000). Trabajos más recientes consideran a *Isanosaurus* Buffetaut et al., 2000 como saurópodo no-eusaurópodo, más derivado de *Lessemsaurus* Bonaparte, 1999 y estrechamente

relacionado a *Tazoudasaurus* Allain et al., 2004 y *Vulcanodon* Raath, 1972 (Barrett et al., 2007; Carballido y Sander, 2013; Otero et al., 2015).

TAXÓN
<i>Isanosaurus attavipachi</i> Buffetaut et al., 2000
MATERIAL
Holotipo CH 4: una vértebra cervical, una vértebra dorsal, un arco neural dorsal, seis vértebras caudales, dos arcos hemales, costillas, una placa esternal, un escápula derecha y un fémur izquierdo.
PROCEDENCIA
Formación Nam Phong, Triásico Superior (Noriano-Rhaetiano) de Tailandia

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Amygdalodon patagonicus*

Representa uno de los registros más antiguos de Sauropoda en América del Sur y preserva elementos craneanos y postcraneanos útiles a la reconstrucción de la evolución temprana del clado. Formalizado con una descripción general del material axial y de algunos dientes por Cabrera (1947), este taxón del Jurásico de Patagonia fue considerado un saurópodo basal por Casamiquela (1963) por la semejanza de la morfología dentaria con la de *Cetiosaurus* Phillips, 1871, entre otros eusaurópodos. Una descripción más detallada realizada por Rauhut (2003), sobre todo del material postcraneano, recupera a *Amygdalodon* (Cabrera, 1947) como un representante basal de Eusauropoda. Un reciente estudio focalizado en la morfología dentaria (Carballido y Pol, 2010) ubica a este espécimen de Patagonia como un saurópodo estrechamente relacionado a *Gongxianosaurus* He et al., 1998 y *Isanosaurus* Buffetaut et al., 2000, fuera de Eusauropoda.

TAXÓN
<i>Amygdalodon patagonicus</i> (Cabrera, 1947)
MATERIAL
Lectotipo MLP-46-VIII-21-1/2: vértebra dorsal posterior
Material referido MLP-46-VIII-21-1: dientes, fragmentos de costillas, fragmentos de vértebras, pubis derecho, vértebra dorsal posterior y costilla
PROCEDENCIA

Formación Cerro Carnerero, Jurásico Inferior-Medio (Toarciense-Aaleniano inferior) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Gongxianosaurus shibeiensis*

Este ejemplar del Jurásico Inferior de China representa uno de los saurópodomorfos más completos del Triásico-Jurásico y preserva una combinación de caracteres plesiomórficos y apomórficos propia de las formas más basales de saurópodos. *Gongxianosaurus* He et al., 1998 fue formalizado por He y colaboradores (1998) como “prosaurópodo”, sin embargo, los más recientes análisis lo recuperan como saurópodo estrechamente relacionado a *Lessemsaurus* Bonaparte, 1999 y *Amygdalodon* (Cabrera, 1947) (Carballido et al., 2017; Canudo et al., 2018), o en posición más basal que *Vulcanodon* Raath, 1972 (McPhee et al., 2014).

TAXÓN
<i>Gongxianosaurus shibeiensis</i> He et al., 1998
MATERIAL
Holotipo: 2 premaxillas derecho, ambos, más de 50 dientes, 6 vértebras cervicales medio-posteriores, 19 vértebras dorsales, 3 vértebras sacras, 15 vértebras caudales anteriores, 8 vértebras caudales medio-posteriores, 6 placas esternales, escápula y coracoides, húmero, ulna y radio, íleo, pubis, isquiún, fémur, tibia, fibula, astrágalo, calcáneo, metatarsianos, falanges
Material referido: costillas y gastralía
PROCEDENCIA
Miembro Dongyuemiao, Formación Ziliujing, Jurásico Inferior de China

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Vulcanodon karibaensis*

Conocido a través de un ejemplar parcialmente preservado, *Vulcanodon* Raath, 1972 fue inicialmente descrito como una forma con caracteres propios de saurópodomorfos basales (“prosaurópoda”) y de Sauropoda (Raath, 1972). Con la descripción del taxón *Barapasaurus* Jain et al., 1975, se evidenciaron fuertes semejanzas con los saurópodos basales (Cooper, 1984), y actualmente *Vulcanodon* Raath, 1972 es consensualmente considerado una forma basal dentro de Sauropoda, y como grupo hermano de Eusauropoda (Yates et al., 2009; Carballido y Sander, 2013; Otero et al., 2015).

TAXÓN
<i>Vulcanodon karibaensis</i> Raath, 1972
MATERIAL
Holotipo QG-24: ambos húmeros, radio derecho, ulna derecha, metacarpianos III, IV y V, falanges, 3 vértebras sacras, 12 vértebras caudales, arcos hemales, costillas dorsales, ilión derecho fragmentado, ambos pubis, ambos isquiúnes, fémur derecho, tibia izquierda, fibula izquierda, astragalo izquierdo, calcaneo izquierdo, pie completo y articulado
Topotipo QG-152: escápula
Material referido QG-1406: vértebra cervical posterior incompleta
PROCEDENCIA
Formación Batoka, Jurásico Inferior (Hettangiano?) de Africa

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Tazoudasaurus naimi*

Este taxón, definido a partir de restos procedentes de niveles Jurásicos de Norte de Africa, fue originalmente considerado un saurópodo basal, representante de la familia Vulcanodontidae (Allain et al., 2004). La estrecha relación de parentesco con *Vulcanodon* Raath, 1972 es reiterada con la descripción de nuevos elementos holotípicos y de especímenes adultos y juveniles (Allain y Aquesbi, 2008), y evidenciada en trabajos más recientes (Upchurch et al., 2007; Carballido y Sander, 2013; Otero et al., 2015)

TAXÓN
<i>Tazoudasaurus naimi</i> Allain et al., 2004
MATERIAL
Holotipo: mandíbula izquierda (CPSGM To1-275), postorbital izquierdo (CPSGM To1), cuadrado derecho (CPSGM To1), un diente (CPSGM To1-20), tres vértebras dorsales articuladas (CPSGM To1-38), arco hemal posterior (CPSGM To1-129), pubis derecho (CPSGM To1-103); astrágalo derecho (CPSGM To1-31); falange ungueal II (CPSGM To1-114); metatarsiano II (CPSGM To1-265).
Material referido: restos de varios individuos, la mayoría de ellos articulados, publicados y descritos en Allain y Aquesbi (2008).
PROCEDENCIA
Formación Azila, Jurásico Inferior (Toarciano) de Marruecos

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Barapasaurus tagorei*

Esta forma del Jurásico temprano de India fue originalmente reconocida como saurópodo basal (Jain et al., 1975, 1979). Posteriormente, la detección de una combinación de caracteres simplesiomórficos y apomorficos, generó un debate sobre su posible inclusión dentro de Eusauropoda (Upchurch et al., 2007; Allain y Aquesbi, 2008; Remes et al., 2009). Un nuevo estudio osteológico apoyó la hipótesis que *Barapasaurus* representaría una forma de saurópodo basal estrechamente relacionada a *Vulcanodon* Raath, 1972, por fuera de Eusauropoda (Bandyopadhyay et al., 2010). Sin embargo, los trabajos más recientes coinciden en ubicar al taxón de India dentro de este último clado (Carballido y Sander, 2013; Tschopp et al., 2015; Otero et al., 2015).

TAXÓN
<i>Barapasaurus tagorei</i> Jain et al., 1975
MATERIAL
Holotipo ISIR 50: un sacro completo por cuatro vértebras anfipláticas. Material referido ISIR 51 y 111: ambos iliones que serían parte del mismo individuo que el holotipo. Un esqueleto parcial del que se preservan restos axiales, de las caderas y de los miembros anteriores y posteriores (ISIR 113, 120, 135-149), y restos de un individuo pequeño que incluyen escápulo-coracoides, húmero izquierdo, ulna y radio izquierdos (ISIR 68-72, 52,54, 57, 60, 62, 64, 115, 117)
PROCEDENCIA
Formación Kota, Jurásico Inferior-Medio (Sinemuriano-Aaleniano) de India

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Cetiosaurus oxoniensis*

Aunque sus materiales tipo fueron originalmente interpretados como pertenecientes a un cocodrilo marino (Owen, 1841), *Cetiosaurus* Phillips, 1871 representa uno de los primeros géneros de dinosaurios saurópodos reconocidos formalmente. A este mismo taxón se asociaron sucesivamente numerosos ejemplares del Jurásico de Inglaterra y Estados Unidos (Fm. Morrison), los cuales, a pesar de su naturaleza incompleta, justificaron la creación de variados subclados (Cetiosauridae, Lydekker, 1888; Cetiosaurinae, Von Huene, 1927). Extensos trabajos de revisión osteológica y sistemática acerca de *Cetiosaurus* Phillips, 1871 (Upchurch y Martin, 2002, 2003), reconsideraron la

validez taxonómica de sus 13 especies formalizadas, invalidando la especie tipo original (i.e., *C. medius*) y proponiendo como única especie válida a *C. oxoniensis* Phillips, 1871. Considerado un taxón clave para reconstruir la historia temprana de las formas más derivadas de Sauropoda, los trabajos más recientes concuerdan en ubicar a *Cetiosaurus* Phillips, 1871 estrechamente relacionado al clado Neosauropoda, aunque por fuera de éste.

TAXÓN
<i>Cetiosaurus oxoniensis</i> Phillips, 1871
MATERIAL
Lectotipo OUMNH J13605-13613, J13615-16, J13619-J13688, J13899: restos de vértebras dorsales y sacras, costillas, vértebras caudales, arcos hemales, ambos escápulo-coracoides, placa esternal izquierda, húmeros, ulnas, metacarpiano fragmentado, ilion, pubis izquierdo, isquión derecho, ambos fémures, tibia y fíbula izquierdas. Paralectotipo OUMNH J13614: placa esternal, húmero y fémur; un segundo individuo juvenil representado por una escápula, fémur, tibia y fíbula (OUMNH J13617-8, OUMNH J13780-1); un basicráneo que podría pertenecer al lectotipo (OUMNH J13659) Material referido LCM G468.1968: Un esqueleto parcial
PROCEDENCIA
Nivel Forest Marble, Jurásico Medio (Batoniano) de Inglaterra

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Shunosaurus lii*

Este saurópodo de mediano tamaño fue reconocido como un representante basal de Sauropoda (Dong et al., 1983) y representa uno de los taxones asiáticos mejor conocidos. Sobre la base de los trabajos más reciente existe un consenso en ubicar a *Shunosaurus* Dong et al., 1983 como forma basal dentro de Eusauropoda (Upchurch et al., 2007; Carballido y Sander, 2013; Tschopp et al., 2015; Poropat et al., 2016)

TAXÓN
<i>Shunosaurus lii</i> Dong et al., 1983
MATERIAL

Holotipo IVPP V9065.1-23: cinco vértebras cervicales, trece dorsales, parte del sacro, dos vértebras caudales, radio, ulna, ilion, isquión, pubis, y miembro posterior izquierdo (fémur, tibia, fibula, astrágalo y metatarsianos).

Material referido ZDM 5006, 5003, 5007, 5008; IVPP V 7261: cinco especímenes prácticamente completos

PROCEDENCIA

Formación Xiashaximiao, Jurásico Medio de China

Modalidad de consulta: bibliográfica

• **Eusauropoda Upchurch, 1995**

Definición del clado basada en la rama (*stem-based*): es el clado que reúne a todos los saurópodos más estrechamente relacionados a *Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell, 1980 que a *Vulkanodon karibaensis* Raath, 1972 (*sensu* Sereno, 2005).

• *Patagosaurus fariasi*

Conocido por un esqueleto incompleto de un individuo adulto de gran tamaño y por elementos craneanos y post-craneanos de otros once ejemplares, *Patagosaurus* Bonaparte, 1979 fue definido como una forma estrechamente relacionada a *Cetiosaurus* Phillips, 1871 y *Barapasaurus* Jain et al., 1975 (Bonaparte, 1979), y sucesivamente considerado un eusaurópodo dentro la familia Cetiosauridae (Bonaparte, 1986). Análisis más recientes (Upchurch, 1998; Wilson y Upchurch, 1998; Upchurch et al., 2004) validaron la hipótesis de su posición derivada como eusaurópodo no-neosaurópodo, y especialmente sobre la base de caracteres de la dentición, su estrecha relación con *Barapasaurus* Jain et al., 1975 (Otero et al., 2015) y *Cetiosaurus* Phillips, 1871 (Carballido y Sander, 2013)

TAXÓN

***Patagosaurus fariasi* Bonaparte, 1979**

MATERIAL

Holotipo PVL 4170: siete vértebras cervicales, diez vértebras dorsales, sacro completo, 18 vértebras caudales, arcos hemales, fragmento proximal de escápula con coracoides asociado, húmero derecho, ilion derecho, ísquiones, pubis derecho, fémur derecho.

Material asignado MACN CH 933: dos mandíbulas, cuerpos vertebrales, arcos neurales, pubis, ilion y fémur. PVL 4076: un premaxilar, dos vértebras cervicales, seis vértebras dorsales, diecisiete vértebras caudales, pubis derecho incompleto, fémur derecho y tibia derecha

PROCEDENCIA

Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio (Bajociano-Caloviano) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Omeisaurus junghsiensis*

Este genero asiático es conocido por numerosos elementos craneanos y post-craneanos que permitieron la distinción de cinco especies, de las cuales solamente dos (*O. junghsiensis* Young, 1939 y *O. tianfuensis* He et al., 1984) son actualmente reconocidas (Upchurch et al., 2004). Debido a las fuertes semejanzas con otros taxones asiáticos, como *Mamenchisaurus* Young, 1954, *Shunosaurus* Dong et al., 1983, y *Euhelopus* (Wiman, 1929), entre otros, existe un amplio consenso en considerar a *Omeisaurus* Young, 1939 como un Eusauropoda basal estrechamente relacionado a estas últimas formas (Remes et al., 2009; Tschopp et al., 2015; Mannion et al., 2017).

TAXÓN

***Omeisaurus junghsiensis* Young, 1939**

MATERIAL

Holotipo s/n: 20 vértebras, 8 costillas izquierda, escápula izquierda, coracoides izquierda, húmero izquierdo, ambos iliones e isquiones, pubis izquierdo, epífisis prox. fémur izquierdo, fíbula izquierda

PROCEDENCIA

Formación Xiashaximiao, Jurásico Medio de China

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Mamenchisaurus*

El genero *Mamenchisaurus* Young, 1954, originalmente formalizado sobre la base de un esqueleto post-craneano incompleto (*M. constructus*, Young et al., 1954), representa un taxón ampliamente estudiado con siete especies actualmente reconocidas. Aunque es necesaria una revisión taxonómica y osteológica del material tipo (Upchurch et al., 2004) por ser considerado un “waste-basket” de materiales fragmentarios del Jurásico Medio y Superior de China (Li y Cai, 1997), *Mamenchisaurus* Young, 1954 representa un género

importante por el estudio de la evolución temprana de los saurópodos. Incluido en los más recientes trabajos filogenéticos sobre la base de los materiales referibles a *M. hochuanensis* Young y Chao, 1972 y *M. sinocanadorum* Russell y Zheng, 1993, este taxón es consensualmente ubicado dentro del clado Eusaropoda y estrechamente relacionados a otras formas asiática, como *Shunosaurus* Dong et al., 1983 y *Omeisaurus* Young, 1939 (Tschopp et al., 2015; Otero et al., 2015; Mannion et al., 2017).

TAXÓN
<i>Mamenchisaurus constructus</i> Young, 1954
MATERIAL
Holotipo IVPP AS V.790: 14 vértebras cervicales, vértebras cervicales fragmentadas, costillas cervicales fragmentadas, 5 vértebras dorsales, 30 vértebras caudales, arcos hemales fragmentados, ilion fragmentado, pubis/isquión? fragmentado, fémur derecho fragmentado, tibia derecha, fíbula derecha, astrágalo derecho, varios elementos del pie
PROCEDENCIA
Formaciones Shangshaximiao y Hantong, Jurásico Superior de China

Modalidad de consulta: bibliográfica

TAXÓN
<i>Mamenchisaurus sinocanadorum</i> Russel y Zheng, 1993
MATERIAL
Holotipo IVPP-V10603: cráneo casi completo y serie casi completa de vértebras cervicales
PROCEDENCIA
Formacion Shinshugou, Jurásico Medio-Superior (Bathoniano-Oxfordiano) de China

Modalidad de consulta: bibliográfica

TAXÓN
<i>Mamenchisaurus hochuanensis</i> Young y Chao, 1972
MATERIAL
Holotipo IVPP s/n: esqueleto axial y apendicular casi completo, faltando solamente elementos de los miembros delanteros.

PROCEDENCIA**Formaciones Shangshaximiaoy Hantong, Jurásico Superior de China**

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Turiasaurus riodevensis*

Este taxón del Jurásico de Europa fue formalizado sobre la base de materiales craneanos y post-craneanos como un representante de un inédito clado de eusauropodos derivados (Turiasauria), estrechamente relacionado a *Galvesaurus* y *Losillasaurus*. La descripción postuma de materiales axiales (Royo-Torres et al., 2009) y la redescrición del cráneo (Royo-Torres y Upchurch, 2012) avalaron la posición de Turiasauria próxima, pero por fuera de Neosauropoda. Los más recientes trabajos concuerdan en ubicar a dicho taxón entre las formas más derivadas dentro de Eusauropoda (Carballido y Sander, 2013; Mateus et al., 2014; Mannion et al., 2017).

TAXÓN***Turiasaurus riodevensis* Royo Torres et al., 2006****MATERIAL**

Holotipo de CPT-1195 a CPT-1210: miembro anterior articulado (húmero, radio, ulna, carpales, metacarpianos y falanges).

Material referido CPT-1211 a CPT-1261: fragmentos de cráneo y dientes, seis vértebras cervicales con costillas, cuatro vértebras dorsales, parte del sacro, fragmento de la escápula, del fémur y de la tibia, una fíbula incompleta, un astrágalo, falanges y un tarso completo

PROCEDENCIA**Formación Villar del Arzobispo, Jurásico Superior (Tithoniano) de España**

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Losillasaurus giganteus*

Conocido por elementos craneanos y post-craneanos, este taxón fue formalizado como un diplodocoideo estrechamente relacionado a *Dicraeosaurus* Janensch, 1914. Debido a su fuerte semejanza con *Turiasaurus* Royo Torres et al., 2006, existe actualmente un consenso en ubicar a *Losillasaurus* Casanovas et al., 2001 dentro del clado Turiasauridae, afuera de Neosauropoda (Carballido y Sander, 2013; Mateus et al., 2014; Mannion et al., 2017).

TAXÓN
<i>Losillasaurus giganteus</i> Casanovas et al., 2001
MATERIAL
Holotipo Lo-5: vértebra caudal anterior Paratipo Lo-10: vértebra caudal anterior, neurapófisis (Lo-23) Lectotipo: restos craneales (Lo-26), vértebras cervicales (Lo- a Lo4), vértebras dorsales (Lo-11, Lo 17 y Lo-18), elementos sacros (Lo-15 y Lo-25), elementos caudales (Lo-6), placa esternal izquierda (Lo-22), húmero (Lo-7), ulna y radio (Lo-8 y 9), pubis izquierdo (Lo-19), isquión izquierdo (Lo-20), ilion izquierdo (Lo-21).
PROCEDENCIA
Yacimiento de la Cañada, Jurásico Superior-Cretácico Inferior de España

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Jobaria tigidensis*

Este taxón del Jurásico de Africa fue formalizado como un eusauropodo derivado fuera de Neosauropoda (Serenó et al., 1999) sobre la base de elementos post-craneanos procedentes de diferentes individuos de distinto tamaño. Análisis cladísticos más recientes presentan un cierto consenso sobre esta ubicación, recuperando a *Jobaria* Sereno et al., 1999 como eosauropodo derivado fuera de Neosauropoda (Carballido y Sander, 2013; Tschopp et al., 2015), o estrechamente relacionado a *Bellusaurus* Dong, 1990 y a los Turiasauridae (Royo-Torres et al., 2014; Mocho et al., 2014; Upchurch et al., 2015; Mannion et al., 2017). La propuesta de reconsiderar su procedencia estratigráfica al Jurásico de Africa, reflejaría una más alta diversidad de formas derivadas de eusauropodos no-neosauropodos relacionadas a la evolución temprana de Neosauropoda.

TAXÓN
<i>Jobaria tigidensis</i> Sereno et al., 1999
MATERIAL
Holotipo: elementos axiales, miembros anteriores y posteriores, pubis y la mayor parte de la cola (MNN TIG3). Material referido: cuatro especímenes (MNN TIG4 – 7)
PROCEDENCIA

Formación Tiourarén, Jurásico Medio-Superior (*sensu* Rauhut y López-Arbarello, 2009)/Cretácico Inferior (*sensu* Sereno et al., 1999), de África

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Haplocanthosaurus priscus*

La posición filogenética de este taxón del Jurásico de Estados Unidos es probablemente la más debatida dentro del clado Sauropoda. Aunque su osteología es bien conocida, *Haplocanthosaurus* Hatcher, 1903b fue considerado como representante de Cetiosauridae (McIntosh, 1990), de un clado contenente *Brachiosaurus* Riggs, 1903 y *Camarasaurus* Cope, 1877 (Upchurch, 1995), un diplodocoideo basal (Calvo y Salgado, 1995), el taxón hermano de Neosauropoda, y como un Macronaria basal (Wilson y Sereno, 1998). Análisis más recientes no definieron relaciones de parentesco menos dudosas, ubicando a *Haplocanthosaurus* Hatcher, 1903b tanto entre las formas baseales de Diplodocoidea (Coria et al., 2013; Gorscak et al., 2014; Fanti et al., 2015; Tschopp et al., 2015), como de Macronaria (Carballido y Sander, 2013; Mocho, 2014).

TAXÓN

***Haplocanthosaurus priscus* Hatcher, 1903b**

MATERIAL

Holotipo (*H. priscus*, ejemplar adulto) CM572: dos vértebras cervicales posteriores, diez vértebras dorsales, cinco vértebras sacras, 19 vértebras caudales, pubis, ambos isquiones e iliones, dos arcos hemales, costillas, fémur.

Material referido (*H. utterbacki*, ejemplar sub-adulto) CM 879: dos escápulas, coracoide derecho, costillas, diez vértebras cervicales, trece vértebras dorsales, cinco vértebras sacras, siete vértebras caudales

PROCEDENCIA

Formación Morrison, Jurásico Superior (Kimmeridgiano-Titoniano) de Estados Unidos

Modalidad de consulta: bibliográfica

- **Neosauropoda Bonaparte, 1986**

Definición basada en el nodo (*node-based*): es el clado que reúne a *Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell, 1980, *Diplodocus longus* Marsh, 1878, su ancestro común más reciente, y todos sus descendientes (*sensu* Wilson y Sereno, 1998).

- **Diplodocoidea Marsh, 1884**

Definición basada en la rama (stem-based): es el clado que reúne a todos los neosaurópodos más estrechamente relacionados a *Diplodocus longus* Marsh, 1878 que a *Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell, 1980 (*sensu* Wilson y Sereno, 1998).

- **Flagellicaudata** Harris and Dodson, 2004

Definición basada en el nodo (node-based): es el clado que reúne a *Dicraeosaurus hansemanni* Janensch, 1914, *Diplodocus longus* Marsh, 1878, su ancestro común más reciente, y todos sus descendientes (*sensu* Harris y Dodson, 2004).

- **Diplodocidae** Marsh, 1884

Definición basada en la rama (stem-based): es el clado que reúne a todos los Flagellicaudata más estrechamente relacionados a *Diplodocus longus* Marsh, 1878 que a *Dicraeosaurus hansemanni* Janensch, 1914 (*sensu* Sereno, 1998).

- *Apatosaurus*

Gracias a los ejemplares que componen sus especies, de *Apatosaurus* Marsh, 1877 se conoce prácticamente toda la anatomía esquelética, tanto craneana como apendicular. Con la reciente revisión del clado Diplodocidae (Tschoop et al., 2015), este género del Jurásico de Estado Unidos comprende dos especies, *Apatosaurus ajax* Marsh, 1877 y *A. louisae* Holland, 1915, mientras otras formas fueron propuestas como *nomen dubium* (*A. laticollis*) o referibles a otros taxones de neosaurópodos (*A. grandis* al género *Camarasaurus*, *A. yahnahpin* al género *Eobrontosaurus*, y *A. alenquerensis* a *Lourinhasaurus*). *Apatosaurus* Marsh, 1877 viene considerado históricamente como miembro basal del clado Diplodocidae, estrechamente relacionado a *Diplodocus* Marsh, 1878 y *Barosaurus* Marsh, 1890 (Wilson, 2002; Upchurch et al., 2004, Harris y Dodson, 2004). En los más recientes análisis cladísticos se recupera en posición más derivada que *Supersaurus* Jensen, 1985 y *Dinheirosaurus* Bonaparte y Mateus, 1999 pero afuera del clado Diplodocinae (Gallina et al., 2014), en posición más basal que *Supersaurus* Jensen, 1985 y *Tornieria* Fraas, 1908 (Mannion et al., 2012; Wilson y Allain, 2015), o estrechamente relacionado a *Diplodocus* Marsh, 1878 (Torcida et al., 2011; Carballido y Sander, 2013). En la revisión del clado Diplodocidae (Tschopp et al., 2015) *Apatosaurus* se ubica dentro de la subfamilia Apatosaurinae, con *A. louisae* en la base del clado y en posición más derivada que “*Atlantosaurus*”, y *A. ajax* recuperado como apatosaurino más derivado.

TAXÓN
<i>Apatosaurus ajax</i> Marsh, 1877
MATERIAL
Holotipo YPM-1860: (esplancocráneo y neurocráneo de dudosa atribución), ambos cuadrados, vértebras cervicales medias y posteriores, costillas cervicales, vértebras dorsales anteriores y posteriores, costillas dorsales, vértebras sacras, vértebras caudales anteriores y medias, arcos hemales, cinturón escapular, miembro anterior, cinturón pélvico, miembro posterior
PROCEDENCIA
Formación Morrison, Nivel superior, Jurásico Superior (Kimmeridgiano tardío-Titoniano temprano) de Estados Unidos

Modalidad de consulta: bibliográfica

TAXÓN
<i>Apatosaurus louisae</i> Holland, 1915
MATERIAL
Holotipo CM-3018: (esplancocráneo, neurocráneo y dientes de dudosa atribución), esqueleto postcraneano completo
Material referido CM-3378: esqueleto axial completo
CM-11162: cráneo completo (esplancocráneo, neurocráneo y dientes)
YPM-1861: vértebra cervicalmedia-posterior
PROCEDENCIA
Formación Morrison, Nivel superior, Jurásico Superior (Kimmeridgiano tardío-Titoniano temprano) de Estados Unidos

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Barosaurus lentus*

Junto a *Diplodocus* Marsh, 1878 y a *Apatosaurus* Marsh, 1877, este diplodocoideo del Jurásico de EE.UU. representa una de las primeras y mejor representadas formas de saurópodos descritas hasta hoy. Originalmente propuesto sobre la base de un esqueleto postcraneano con numerosos elementos axiales, a este género se asociaron otras dos especies, *B. gracilis* y *B. affinis*, las cuales sin embargo fueron propuestas como *nomen dubium* en la reciente revisión de Diplodocidae (Tschopp et al., 2015). *Barosaurus* Marsh, 1890 viene históricamente considerado un miembro del clado Diplodocidae, más

derivado que *Apatosaurus* Marsh, 1877 y estrechamente relacionado a *Diplodocus* Marsh, 1878 (Wilson, 2002; Upchurch et al., 2004; Gallina y Apesteguía, 2005; Carballido y Sander, 2013). En Gallina et al. (2014) *Barosaurus* Marsh, 1890 se recupera dentro del clado Diplodocinae, como taxón hermano de *Diplodocus* Marsh, 1878 y en posición más derivada que *Kaatedocus* Tschopp and Mateus 2013, mientras en la reciente revisión taxonómica y fologenetica de Diplodocidae, se ubicaría como grupo hermano de *Diplodocus* Marsh, 1878 junto a *Kaatedocus* Tschopp and Mateus 2013 (Tschopp et al., 2015)

TAXÓN
<i>Barosaurus lentus</i> Marsh, 1890
MATERIAL
Holotipo YPM 429: 4 vértebras cervicales, 6 vértebras dorsales, sacro fragmentado, 13 vértebras caudales, costillas y arcos hemales, placa esternal y pubis derecho. Material referido AMNH 6341:2 vértebras cervicales, 8 vértebras dorsales, 5 vértebras sacras, 29 vértebras caudales, costillas arcos hemales, una pelvis completa, escápulo-coracoides izquierdos, húmero izquierdo
PROCEDENCIA
Formación Morrison, Nivel medio-superior, Jurásico Superior (Kimmeridgiano tardío-Titoniano temprano) de Estados Unidos

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Diplodocus*

Diplodocus Marsh, 1878 es uno de los primeros géneros de dinosaurios descritos, y probablemente uno de los saurópodos más completos y mejores estudiados gracias a la cantidad y a la variedad de los materiales tipos referidos a sus diferentes especies (*D. carnegi*, *D. longus*, *D. hayi*, y *D. lacustris*, *sensu* Upchurch et al., 2004). Sin embargo, una reciente revisión filogenética y taxonómica del clado Diplodocidae (Tschopp et al., 2015) propuso una profunda revisión de la composición específica del género, redefiniendo la osteología de *D. carnegii* y formalizando una nueva combinación específica (*D. hallorum* (Gillette, 1991)) sobre la base de materiales anteriormente referidos a *Seismosaurus*. Históricamente considerado un diplodocoideo derivado dentro del clado Flagellicaudata, *Diplodocus* Marsh, 1878 se recupera generalmente como miembro diplodocino estrechamente relacionado a *Apatosaurus* Marsh, 1877 y

Barosaurus Marsh, 1890 (Wilson, 2002; Upchurch et al., 2004; Carballido y Sander, 2013). Sin embargo, con la revisión de Tschopp y colaboradores (2015) las formas de *Diplodocus* se recuperan lejanamente relacionadas a los Apatosaurinae y, dentro del clado Diplocinae, en posición más derivada que *Tornieria*, *Australodocus*, y *Leinkupal*, entre otras.

TAXÓN
<i>Diplodocus carnegii</i> Hatcher, 1901
MATERIAL
Holotipo CM 84: 13 vértebras cervicales, 10 vértebras dorsales, 5 vértebras sacras, 12 vértebras caudales, escápulo-coracoides izquierdos, ilion derecho, ambos pubis e ísquiones, fémur derecho, placas esternales
Paratipo CM-94: vértebras cervicales medias y posteriores, vértebras dorsales anteriores, medias, y posteriores, costillas dorsales, vértebras sacras, vértebras caudales anteriores, medias, y posteriores, arcos hemales, cinturón pectoral, cinturón pélvico, miembro posterior y pies
PROCEDENCIA
Formación Morrison, Nivel medio, Jurásico Superior (Kimmeridgiano tardío) de Estados Unidos

Modalidad de consulta: bibliográfica

TAXÓN
<i>Diplodocus hallorum</i> (Gillette, 1991)
MATERIAL
Holotipo NMMNH-3690: vértebras dorsales media y posteriores, costillas dorsales, vértebras sacras, vértebras caudales anteriores y medias, arcos hemales, cinturón pélvico, miembro anterior
Material referido: (AMNH-223) vértebras dorsales media y posteriores, costillas dorsales, vértebras sacras, vértebras caudales anteriores y medias, arcos hemales, cinturón pectoral y pélvico, miembro anterior; (DMNS-1494) vértebras cervicales medias y posteriores, costillas cervicales, vértebras dorsales anteriores, medias, y posteriores, vértebras sacras, vértebras caudales anteriores y medias, arcos hemales, cinturón pélvico, miembro posterior, pies; (USNM-10865) vértebras cervicales posteriores, vértebras dorsales anteriores, medias, y posteriores, costillas dorsales,

vértebras sacras, vétebras caudales anteriores y medias, arcos hemales, vérterbas caudales anteriores y medias, cinturón pectoral, miembro anterior, cinturón pélvico, pies

PROCEDENCIA

Formación Morrison, Nivel medio, Jurásico Superior (Kimmeridgiano tardío) de Estados Unidos

Modalidad de consulta: bibliográfica

• **Dicraosauridae Janesch, 1929**

Definición basada en la rama (stem-based): es el clado que reúne a todos los Flagellicaudata más estrechamente relacionados a *Dicraeosaurus hansemanni* Janensch, 1914 que a *Diplodocus longus* Marsh, 1878 (sensu Sereno, 1998).

• *Brachytrachelopan mesai*

Aparte por la peculiar morfología axial, los dicreosáuridos son conocidos por ser saurópodos de mediano tamaño con cuellos relativamente cortos, en contraposición a una tendencia al gigantismo y a la elongación del cuello de la mayor parte de los clados de Sauropoda. Entre los Dicraeosauridae, *Brachytrachelopan* Rauhut et al., 2005 representa la forma en la cual es más evidente esta contra-tendencia, anatómicamente lograda principalmente a través de una reducción del tamaño de las vértebras cervicales más que con la reducción de su número. Este taxón del Jurásico Superior de Patagonia, conocido por un esqueleto postcraneano parcialmente articulado, es importante también en el estudio de la historia evolutiva de la familia en cuanto representa la forma más meridional y una de la más antigua del clado. Como por los autores, en los análisis más recientes existe un cierto consenso en recuperar a *Brachytrachelopan* Rauhut et al., 2005 como un taxón estrechamente relacionado a *Dicraeosaurus* Janensch, 1914 (Whitlock, 2011; Carballido y Sander, 2013; Gallina et sl., 2014; Gallina, 2016; Gallina et al., 2019).

TAXÓN

***Brachytrachelopan mesai* Rauhut et al., 2005**

MATERIAL

Holotipo MPEF-PV 1716: 7 vértebras cervicales, 11 vértebras dorsales, 3 vértebras sacras, costillas, ilion izquierdo, epífisis distal fémur izquierdo, epífisis distal tibia izquierda

PROCEDENCIA

Formación Cañadon Calcáreo, Jurásico Superior (Kimmeridgiano-Titoniano) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Amargasaurus cazai*

Si los dicreosáuridos son un grupo de saurópodos muy conocidos por su peculiar morfología axial, *Amargasaurus* Salgado y Bonaparte, 1991 es probablemente el más llamativo entre ellos. Conocido por un esqueleto postcraniano casi completo, este taxón de la Cuenca Neuquina constituye el primer miembro de la familia Dicraeosauridae descubierto fuera de África. Aunque existe un cierto consenso en considerar a *Amargasaurus* estrechamente relacionado a *Dicraeosaurus* (Wilson, 2002; Harris y Dodson, 2004; Upchurch et al., 2004; Harris, 2006; Gallina et al., 2014; Tschopp et al., 2015; Gallina, 2016; Gallina et al., 2019), es probable que este resultado se pueda atribuir más al reducido registro fósil de Dicraeosauridae que a las estrechas relaciones de parentesco entre estas dos formas. De hecho, en recientes análisis filogenéticos, *Amargasaurus* se recupera en posición más basal que *Dicraeosaurus*+*Brachytrachelopan* (Rauhut et al., 2005; Whitlock, 2011; Carballido y Sander, 2013), o como taxón hermano de *Pilmatueia* Coria et al., 2018.

TAXÓN

***Amargasaurus cazai* Salgado y Bonaparte, 1991**

MATERIAL

Holotipo MACN-N-15: 22 vértebras presacras, 5 vértebras sacras, 9 vértebras caudales, arcos hemales, costillas, escápula-coracoides, húmero, ulna, radio, ilion, fémur, tibia, fibula, astrágalo y 2 metatarsianos

PROCEDENCIA

Grupo Bajada del Agrio, Formación La Amarga, Cretácico Inferior (Barremiano-Aptiano) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Dicraeosaurus hansemani*

Este taxón del Jurásico de África es el taxón de referencia de unos de los grupos más peculiares de saurópodos, los Dicraeosauridae. Estos diplodocoideos de mediano tamaño se conocen por unas pocas formas del Jurásico-Cretácico de África y Americas, y se

caracterizan por una combinación única de caracteres sobre todo a nivel de los arcos neurales de las vértebras presacras (e.g., metapofisis hipertrofiadas). *Dicraeosaurus* Janensch, 1914 se formalizó sobre la base de elementos craneanos y postcraeos parcialmente articulados y referibles a diferentes individuos. En los análisis más recientes existe un cierto consenso en ubicar a *Dicraeosaurus* estrechamente relacionado a *Amargasaurus* (Harris y Dodson, 2004; Gallina et al., 2014; Tschopp et al., 2015; Gallina et al., 2019), sin embargo, en Coria y colegas (2018) se recupera en posición más basal que *Amargasaurus*+*Pilmatueia* mientras que en varios se ubica en posición más derivada que el taxón de la Fm. La Amarga y estrechamente relacionado a *Brachytrachelopan* Rauhut et al., 2005 (Rauhut et al., 2005; Whitlock, et al., 2011; Carballido et al., 2013; Gallina, 2016).

TAXÓN
<i>Dicraeosaurus hansemanni</i> Janensch, 1914
MATERIAL
Holotipo HMN, esqueleto D, sitio “m”: secuencia vértebral casi completa (de Ce-2 a Ca-19), pelvis derecho, ambos fémures, tibia izquierda, fíbula izquierda, astragalo izquierdo, costillas dorsales
Material referido (sitio “dd”): elementos craneanos y postcraneanos de diferentes individuos
PROCEDENCIA
Formación Tendaguru, Miembro Middle Dinosaur, Jurásico Superior (Kimmeridgiano tardío) de África (Tanzania)

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Suuwassea emiliae*

El registro fósil de dicreosáuridos es muy reducido, y este taxón de la Fm. Morrison representa el primer y, hasta el momento, único representante de la familia para el continente norteamericano. Conocido por un ejemplar incompleto, parcialmente articulado y constituido por elementos craneanos y postcraneanos, *Suuwassea* fue identificado como Flagellicaudata basal, en una tricotomía con Dicreosauridae y Diplodocidae (Harris y Dodson, 2004). En análisis cladísticos más recientes, este taxón de América del Norte se recupera como dicreosáurido basal (Whitlock et al., 2011; Carballido y Sander, 2013; Gallina et al., 2014; Tschopp et al., 2015; Coria et al., 2018;

Gallina et al., 2019), como taxón hermano de *Amargatitanis* Apesteguía, 2007 a la base de Dicraeosauridae (Gallina, 2016), o alternativamente como miembro basal del clado Diplodocidae (Rauhut et al., 2005).

TAXÓN
<i>Suuwassea emiliae</i> Harris y Dodson, 2004
MATERIAL
Holotipo ANS 21122: premaxilar, maxilla fragmentada, squamoso, cuadrado, neurocraneo, primera 7 vértebras cervicales, 3 vértebras dorsales anteriores, costillas, varios centros de vértebras caudales anteriores, medias, y posteriores, escápula, coracoides, húmero, tibia fragmentada, fibula, calcaneo, varios metatarsianos, 2 falanges
PROCEDENCIA
Nivel inferior Formación Morrison, Jurásico Superior (Kimmeridgiano superior-Titoniano) de Estados Unidos (Montana)

Modalidad de consulta: bibliográfica

- **Rebbachisauridae Bonaparte, 1997**

Definición basada en la rama (stem-based): es el clado que reúne a todos los diplodocimorfos más estrechamente relacionados a *Rebbachisaurus garasbae* Lavocat, 1954 que a *Diplodocus longus* Marsh, 1878 y a *Dicraeosaurus hansemanni* Jananesh, 1914 (sensu Salgado et al., 2004).

- *Nigersaurus taqueti*

La anatomía craneana de los rebachisauridos es muy poco conocida, en cuanto solamente algunas formas preservaron elementos craneanos asociados a los postcraneanos (e.g., *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995), *Demandasaurus* Torcida et al., 2011, y *Katepensaurus* Ibiricu et al., 2013). Por tal motivo, el cráneo casi completo de uno de los ejemplares de *Nigersaurus* Sereno et al., 1999 representa un importante aporte al estudio de la diversidad morfológica dentro de la familia Rebbachisauridae. *Nigersaurus* fue un saurópodo de mediano tamaño, con un cráneo particularmente esbelto y con una conformación de los dientes muy peculiar entre los saurópodos, dispuestos exclusivamente en el sector más proximal de las mandíbulas y sobresalientes en los márgenes laterales del cráneo. A pesar del registro limitado, este importante hallazgo demostraría la gran diversidad de morfologías craneanas presentes dentro del clado

Rebbachisauridae. Descripto como representante basal de la familia, en la bibliografía existe un cierto consenso en considerar a *Nigersaurus* como un Rebaquisauridae derivado dentro de la subfamilia Nigersaurinae y estrechamente relacionado a *Demandasaurus* Torcida et al., 2011 (Carballido et al., 2012; Carballido y Sander, 2013; Tschopp et al., 2015; Ibiricu et al., 2015). Por otro lado, Wilson y Allain (2015) recuperan a *Nigersaurus* dentro de Rebbachisaurinae, junto en una politomía a *Rebbachisaurus* y *Demandasaurus*, mientras para Fanti et al. (2015) se ubicaría en una posición más derivada que *Katpensaurus* Ibiricu et al., 2013 pero más basal que la politomía (*Demandasaurus*, *Rebbachisaurus*, *Tataouinea*) dentro de Rebbachisaurinae.

TAXÓN
<i>Nigersaurus taqueti</i> Sereno et al., 1999
MATERIAL
Holotipo MNN GAD512: cráneo, vértebras cervicales, escápula, miembros anteriores (húmero, ulna y radio, metacarpiano) y posteriores (fémur, tibia, fíbula, metatarsiano)
Material referido (sin especificar): varios ejemplares y varios elementos aislados
PROCEDENCIA
Formación Al Rhaz, Cretácico Inferior (Aptiano-Albiano) de Africa

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Rebbachisaurus garasbae*

Este taxón del Cretácico “Medio” de África es el representante de la familia homónima Rebbachisauridae, un grupo de saurópodos de mediano tamaño, bien diversificado sobre todo en Gondwana, y último clado de Diplodocoidea en el registro fósil de Sauropoda. De *Rebbachisaurus* Lavocat, 1954 se conocen elementos postcraneos aislados e incompletos, cuyos caracteres diagnósticos, sobre todo a nivel del complejo sistema de láminas, permitieron recuperarlo como representante basal de Diplodocoidea, pero distinto de las típicas formas de Flagellicaudata (Upchurch et al., 2004). Una reciente revisión de los materiales tipo y una nueva codificación de sus caracteres (Wilson y allain, 2015), aportó nuevas informaciones sobre su anatomía y sus relaciones de parentesco, y permitió recuperarlo como rebaquisáurido derivado dentro de la subfamilia Rebbachisaurinae y junto en una politomía a *Nigersaurus* y *Demandasaurus*. En los más recientes análisis cladísticos *Rebbachisaurus* representaría un miembro de la subfamilia

Limaysaurinae, en una posición más basal que *Cathartesaura* y *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995) (Carballido y Sander, 2015) o como taxón hermano de *Cathartesaura* (Torcida et al., 2011), mientras por Fanti et al. (2015) se recupera como Rebbachisaurinae derivado en politomia con *Demandasaurus* y *Tataouinea*. Por otro lado, Ibiricu et al. (2011) ubican a *Rebbachisaurus* en una posición basal dentro de Rebbachisauridae, en una politomia junto a *Zapalasaurus* e *Histriasaurus* pero afuera de las subfamilias Limaysaurinae y Nigersaurinae.

TAXÓN
<i>Rebbachisaurus garasbae</i> Lavocat, 1954
MATERIAL
Holotipo: vértebra dorsal posterior (MNHN-MRS 1958), 4 arcos neurales de vértebras dorsales (MNHN-MRS 1979, 1980, 1991, 2000), 2 espinas fragmentadas de vértebras dorsales (MNHN-MRS 1986, 1987), costilla dorsal fragmentada (MNHN-MRS 1984, 1985), espinas neurales fragmentadas de 3 vértebras sacras (MNHN-MRS 1999); 2 espinas de vértebras caudales (MNHN-MRS 1987, 1988), escápula derecha (MNHN-MRS 1957), húmero derecha (MNHN-MRS 1476, 1477, 1491, 1728, 2001, 2002), isquiión derecha (MNHN-MRS 1422, 2009), arcos neurales fragmentados (MNHN-MRS 1981–1983, 1990, 1992–1998)
Material referido: centro vertebral dorsal posterior y parte de arco neural (NMC 50844)
PROCEDENCIA
Nivel inferior “Kem Kem beds”, Cretácico “Medio” (pre-Cenomianiano superior) de Marrueco

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Limaysaurus tessonei*

Este taxón representa la primera forma estrechamente relacionada a la familia Rebbachisauridae descrita para el continente sudamericano, tanto que su material tipo fue originalmente asignado al género *Rebbachisaurus* Lavocat, 1954. Luego de unas revisiones osteológicas y reconsideraciones taxonómicas (Salgado et al., 2004; Carballido et al., 2012), estos ejemplares procedentes del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina fueron asignados al nuevo género *Limaysaurus* (Salgado et al., 2004). A pesar de estos aspectos taxonómicos, este taxón resulta muy importante por su aporte al estudio de la

anatomía de los rebaquisáuridos, presentando un esqueleto casi completo, compuesto por elementos craneanos y postcraneanos parcialmente articulados. Presentado formalmente como representante basal de Diplodocimorpha (Calvo y Salgado, 1995), en los análisis cladísticos más recientes existe un cierto consenso en recuperar a *Limaysaurus* como miembro derivado de la subfamilia Limaysaurinae y estrechamente relacionado a *Cathartesaura* (Carballido et al., 2012; Carballido y Sander, 2013; Fanti et al., 2015; Ibiricu et al., 2015; Tschopp et al., 2015; Wilson y Allain, 2015). Alternativamente Gallina y Apestegui (2005) ubican a *Limaysaurus* como taxón hermano de *Nigersaurus*.

TAXÓN
<i>Limaysaurus tessonei</i> (Calvo y Salgado,1995)
MATERIAL
Holotipo MUCPv-205: basicráneo, vértebras cervicales, vértebras dorsales y caudales articuladas, pelvis completa, escápulo-coracoides, miembros anteriores y posteriores y gastrólitos.
Material asignado: (MUCPv-206) 4 vértebras cervicales, una vértebra dorsal, placa esternal, cuatro metacarpianos y costillas; (MUCPv-153)2 vértebras sacras y las primeras 6 caudales, pubis e isquiún.
PROCEDENCIA
Grupo Neuquén, Formacion Candeleros y Formacion Huincul, Cretácico Superior (Cenomaniano-Turoniano inferior) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica y directa

- *Cathartesaura anaerobica*

En la última década, la descripción de nuevos miembros de la familia Rebbachisauridae ha aportado nuevas informaciones sobre la diversa morfológica y taxonómica de esta familia, cuyas relaciones filogenéticas intraespecíficas son, sin embargo, todavía muy debatidas. Aunque fragmentarios, estos materiales postcraneanos procedente del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina resultaron diagnósticos para la formalización de *Cathartesaura* Gallina y Apestegui, 2005, un rebaquisáurido considerado importante para la reconstrucción de la historia evolutiva de la familia Rebbachisauridae en el Gondwana suroccidental. En los análisis cladísticos más recientes, existe un cierto consenso en ubicar a *Cathartesaura* entre las formas más derivadas, dentro de la subfamilia Limaysaurinae, aunque con modificaciones sobre las relaciones de parentesco

más estrechas. Para Carballido y Sander (2013), Fanti et al. (2015), y Wilson y Allain (2015) se recupera como taxón hermano de *Limaysaurus*, mientras para Tschopp et al. (2015) estaría más estrechamente relacionado a *Rebbachisaurus*. En Ibiricu et al. (2015), el clado Limaysaurinae se resuelve en una politomía con *Limaysaurus*, *Cathartesaura*, y *Katepensaurus*, mientras que en Torcida et al. (2011), *Cathartesaura* se recupera más estrechamente relacionado a *Rebbachisaurus* y en posición más derivada que *Limaysaurus*.

TAXÓN
<i>Cathartesaura anaerobica</i> Gallina y Apestegua, 2005
MATERIAL
Holotipo MPCA- 232: una vértebra cervical posterior, 2 vértebras dorsales, 2 vértebras caudales anteriores, una vértebra caudal media, escápula izquierda fragmentada, húmero, ilio, fémur izquierdo, y un metatarsiano fragmentado
PROCEDENCIA
Grupo Neuquén, Formación Huincul, Cretácico Superior (Cenomaniano) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica y directa

- *Histriasaurus boscarollii*

El material tipo de *Histriasaurus* Dalla Vecchia, 1998 fue recuperado del fondo del Mar Adriático, y desapareció durante los eventos bélicos que afectaron la región balcánica en los primeros años 2000. Aunque muy fragmentario y en muy mal estado de preservación, los elementos axiales de *Histriasaurus* conservan caracteres diagnósticos plesiomórficos, que permiten ubicarlo entre las formas más basales de la familia Rebbachisauridae. En Carballido y Sander (2013), Ibiricu et al. (2015), Fanti et al. (2015), y Wilson y Allain (2015) se recupera en politomías como rebachusauridae basal más derivado que *Amazonsaurus*, mientras por Torcida y colaboradores (2011) *Histriasaurus* representaría el taxón más basal de Rebbachisauridae.

TAXÓN
<i>Histriasaurus boscarollii</i> Dalla Vecchia, 1998
MATERIAL
Holotipo WN-V6: arco de vértebra dorsal medio-post

PROCEDENCIA

Plataforma Adriática (Fm. no nominada), Cretácico Inferior (Hauteriviano-Barremiano) de Croacia

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Amazonsaurus maranhensis*

Teniendo en cuenta que el registro de saurópodos diplodocoideos para Brasil es escaso y en su mayoría representado por elementos aislados y fragmentarios (Medeiros et al., 2001), *Amazonsaurus* Carvalho et al., 2003 representa la primera forma de diplodocoideo descrita para el Cretácico de Brasil y un importante aporte al conocimiento de la diversidad morfológica y taxonómica de este clado para el Cretácico del Gondwana occidental. Conocido por elementos axiales incompletos y partes de la cadera, *Amazonsaurus* Carvalho et al., 2003 fue originalmente presentado como un representante del clado Diplodocoidea, aunque sin un análisis cladístico de soporte. Sucesivas revisiones y nuevas codificaciones del holotipo, permitieron ubicar a este taxón dentro de un clado más exclusivo, y recuperarlo como miembro basal de la familia Rebbachisauridae (Salgado et al., 2006; Carballido et al., 2010; Torcida et al., 2011; Carballido et al., 2012; Fanti et al., 2013; Ibiricu et al., 2015).

TAXÓN

Amazonsaurus maranhensis Carvalho et al., 2003

MATERIAL

Holotipo MN-4555/4556/4558/4559/4560/4562/4564 y UFRJ-DG58/R: 2 espinas neurales de vértebras dorsales, 2 centros de vértebras dorsales, 1 espina de vértebra caudal anterior, 1 centro de vértebra caudal media, 1 vértebra caudal medio-posterior, 2 vértebras caudales posteriores, 8 arcos hemales, ilium, pubis fragmentado, 3 costillas

PROCEDENCIA

Formación Itapecurú, Cretácico Inferior (Aptiano-Albiano) de Brasil

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Comahuesaurus windhanseni*

Aunque el registro de saurópodos para el Cretácico Inferior de la Cuenca Neuquina es escaso, sobre todo en comparación con la diversidad de formas del Cretácico Superior, durante este período los más inclusivos clados de Sauropoda (Diplodocoidea y

Macronaria) son representados con formas diagnósticas a fin de reconstruir la historia evolutiva del clado en este sector de Gondwana. Por esta razón, unos materiales postcraneos preliminarmente descritos y referidos a *Rebbachisaurids* indet. (Salgado et al., 2004) procedentes del Albiano de Patagonia, fueron objetos de un detallado reestudio osteológico a fin de establecer su validez taxonómica y su posición filogenética dentro de la familia *Rebbachisauridae*. De esta forma, los elementos axiales y apendiculares referibles por los menos a tres individuos fueron utilizados para formalizar el nuevo taxón *Comahuesaurus* Carballido et al., 2012. En análisis cladísticos recientes *Comahuesaurus* tiende a recuperarse como miembro derivado de *Rebbachisauridae* pero fuera de las subfamilias *Limaysaurinae* y *Nigersaurinae* (Carballido et al., 2012; Wilson y Allain, 2015; Fanti et al., 2015).

TAXÓN
<i>Comahuesaurus windhanseni</i> Carballido et al., 2012
MATERIAL
Holotipo MOZ-PV 6722: arco de vértebra dorsal posterior Material referido MOZ-PV-6627-6629/6632-6634/6636/6638-6639/6641-6642/6645-6646/6650-6654/6659-6660/6669ab/6670/6711/6729/6733-6734/6738/6741/6643-6644/6647/6649/6658-6661/6663-6667/6672-6673/6675-6676/6680/6712-6714/6717-6719-6721-6723-6727-6728-6732--6743-6747-6751-6753-6755-6756-6759/6761-6764/6766-6778: vértebra dorsal anterior, centros de vértebras dorsales, 2 arcos neurales, 35 vértebras caudales, placa esternal, coracoide, húmero derecha, 6 húmeros fragmentados, ilion fragmentado, pubis, 7 pubis fragmentados, 5 isquiónes, 2 fémures izquierdos, 3 fémures derechos, 4 fémures fragmentados, tibia fragmentada, fíbula izquierda fragmentada
PROCEDENCIA
Grupo Bajada del Agrio, Formación Lohan Cura, Miembro Puesto Quiroga, Cretácico Inferior (Aptiano) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica y directa

- *Demandasaurus darwini*

Este saurópodo de mediano tamaño representa el primer diplodocoideo descrito para el Cretácico de España, y recubre un rol importante para las hipótesis acerca de la paleobiogeografía de la familia *Rebbachisauridae* en el corredor natural entre Laurasia y

Gondwana. *Demandasaurus* Torcida et al., 2011, conocido por un esqueleto incompleto, pero con elementos craneanos y postcraneanos asociados, fue formalizado como rebaquisáurido derivado estrechamente relacionado a *Nigersaurus* (Torcida et al., 2011). Como representante de la subfamilia Limaysaurinae se recupera en Carballido y Sander (2013), Ibiricu et al. (2015), Tschopp et al. (2015), y en Wilson y Allain (2015), donde el clado se resuelve en una politomía con *Demandasaurus*, *Rebbachisaurus* y *Nigersaurus*. En Fantí et al. (2015), *Demandasaurus* se recupera dentro de la subfamilia Rebbachisaurinae, en una politomía junto a *Tataouinea* y *Rebbachisaurus* y en posición más derivada que *Katpensaurus* y *Nigersaurus*.

TAXÓN
<i>Demandasaurus darwini</i> Torcida et al., 2011
MATERIAL
Holotipo MDS-RVII: premaxilares, dentario izquierdo, 6 dientes, 3 vértebras cervicales, 6 costillas cervicales, 2 vértebras dorsales, 9 costillas dorsales, 8 vértebras caudales anteriores, 4 vértebras caudales medias, 7 vértebras caudales posteriores, 9 arcos hemales, isquión izquierdo, isquión derecho, y fémur izquierdo
PROCEDENCIA
Formacion Castrillo de la Reina, Cretácico Inferior (Barremiano superior-Aptiano inferior) de España

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Rayososaurus agrioensis*

Aunque muy incompleto, el material tipo de *Rayososaurus* Bonaparte, 1996 es una forma de dinosaurio diplodocoideo estrechamente relacionada a *Rebbachisaurus garasbae* Lavocat, 1954 de Africa. Originalmente soportado por una descripción preliminar y una diagnosis con caracteres al día de hoy sinapomorficos de la familia, *Rayososaurus* fue al centro de debates por su validez taxonómica y sus relaciones filogenéticas con otros rebaquisáuridos (Calvo y Salgado, 1995; Wilson y Sereno, 1998; Salgado et al., 2004). A tal propósito, un reciente reestudio de *Rayososaurus* fue necesario para describir detalladamente su osteología, reconsiderar su procedencia estratigráfica y sus relaciones de parentesco dentro de Rebbachisauridae (Carballido et al., 2010). Conocido por elementos postcraneanos fragmentarios, *Rayososaurus* es recuperado dentro de Rebaquisauridae; de hecho, por Carballido y Sander (2013) se ubica dentro de la

subfamilia Limaysaurinae, en posición más basal que *Limaysaurus* y *Cathartesaura*, y junto en politomia con *Rebbachisaurus*, mientras por Gallina y Apesteguía (2005) resulta más derivado que *Rebbachisaurus* y estrechamente relacionado a *Cathartesaura*.

TAXÓN
<i>Rayososaurus agrioensis</i> Bonaparte, 1996
MATERIAL
Holotipo MACN-N 41: escápula izquierda, escápula derecha, fémur izquierdo, fíbula izquierda
PROCEDENCIA
Grupo Neuquén, Formación Candeleros (Cenomaniano) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Zapalasaurus bonapartei*

Este taxón del Cretácico Inferior de la Cuenca Neuquina se conoce por un esqueleto postcraneano incompleto y escasamente preservado, y fue formalizado como miembro basal del clado Diplodocimorpha. Sin embargo, en la literatura existe un cierto consenso en considerarlo uno de los representantes más basales de la familia Rebbachisauridae. De hecho, Carballido y Sander (2013) y Wilson y Allain (2015) recuperan a *Zapalasaurus* Salgado et al. 2006 en una posición más derivada que *Amazonsaurus*, junto en politomia con *Histriasaurus*, mientras por Ibiricu et al. (2015) y Fanti et al., (2015) la politomia incluiría a *Rebbachisaurus* e *Histriasaurus*, y a *Comahuesaurus* e *Histriasaurus*, respectivamente. Alternativamente, Torcida y colaboradores (2011) recuperan a *Zapalasaurus* como un rebquisáurido derivado, aunque en una posición más basal que *Nigersaurus* y *Demandasaurus*.

TAXÓN
<i>Zapalasaurus bonapartei</i> Salgado et al. 2006
MATERIAL
Holotipo Pv-6127-MOZ: una vértebra cervical anterior, un proceso trasverso de vértebras sacras, 17 vértebras caudales, isquión izquierdo, pubis derecho, ilion fragmentado, fémur izquierdo fragmentado, tibia izquierda
PROCEDENCIA

Grupo Bajada del Agrio, Formación La Amarga, Miembro Piedra Parada, Cretácico Inferior (Barremiano superior-Aptiano inferior) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica y directa

- *Tataouinea annibalis*

El reciente descubrimiento de un esqueleto postcraniano de un taxón de rebaquisáurido del Cretácico Inferior (Fanti et al., 2013), aportó informaciones novedosas tanto sobre la diversidad morfológica y taxonómica del grupo, y sobre la evolución del sistema neumático en Sauropoda. *Tataouinea* Fanti et al., 2013 fue formalizado sobre la base de elementos axiales y partes de la cadera, como rebaquisáurido derivado estrechamente relacionado a *Demandasaurus* (Fanti et al., 2013). Luego de una revisión de los materiales, el mismo grupo de trabajo crea un nuevo clado (Khebbashia) que reúne a los rebaquisáuridos más derivados que *Comahuesaurus*, *Amazonsaurus*, *Histriasaurus* y *Zapalasaurus*, y recupera al taxón de Tunisia como un Rebbachisaurinae derivado, junto en politomia con *Demandasaurus* y *Rebbachisaurus*.

TAXÓN

Tataouinea annibalis Fanti et al., 2013

MATERIAL

Holotipo ONMDT 1-36: sacro, 5 vértebras caudales anteriores articuladas, ilion izquierdo y derecho, isquión izquierdo y derecho

PROCEDENCIA

Formacion Ain el Guettar, Cretácico Inferior (Albiano inferior) de Tunisia

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Katepsaurus goicoechei*

A pesar del incremento de las formas de rebaquisáuridos formalizadas en los últimos años (Torcida et al., 2011; Carballido et al., 2012; Ibiricu et al., 2014, 2015; Fanti et al., 2013, 2015), quedan todavía muchos interrogantes sobre varios aspectos de la anatomía, de la evolución paleobiogeográfica y de las relaciones filogenéticas intraespecíficas de la familia Rebbachisauridae. En este contexto, *Katepsaurus* Ibiricu et al., 2013 representa el registro más meridional del clado y un taxón importante para profundizar aspectos morfológicos y paleobiológicos ligados probablemente a un sistema neumático único dentro de Sauropoda (Ibiricu et al., 2017). Conocido casi exclusivamente por elementos axiales, *Katepsaurus* fue descrito como un rebaquisáurido derivado, junto en una

politomia a *Cathartesaura* y *Limaysaurus* dentro de la subfamilia Limaysaurinae (Ibiricu et al., 2015). Por otro lado, en Fanti et al. (2015) se recupera a la base de Rebbachisaurinae, en una posición más basal que *Nigersaurus*+(*Rebbachisaurus*, *Demandasaurus*, *Tataouinea*).

TAXÓN
<i>Katepsaurus goicoechei</i> Ibiricu et al., 2013
MATERIAL
Holotipo UNPSJB-PV 1007: frontal derecho incompleto, 3 vértebras cervicales medio-antérieures, una vértebra dorsal anterior incompleta, una vértebra dorsal medio-anterior incompleta, un arco neural de dorsal medio-anterior incompleto, 3 vértebras dorsales medio-posteriores, 2 vértebras caudales, 3 vértebras caudales anteriores incompletas, un arco neural indeterminado, costillas cervicales incompletas, un metapodial (?) fragmentado, un fragmento de astrágalo (?) derecho, fragmentos de espinas neurales, elementos indeterminados
PROCEDENCIA
Grupo Chubut, Formación Bajo Barreal, Porción superior del Miembro inferior, Cretácico Superior (Cenomaniano–Turoniano) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica y directa

- *Lavocatisaurus agrioensis*

Unos elementos craneanos y postcraneanos recuperados de niveles de la Fm. Rayoso en el centro de la Provincia del Neuquén, fueron publicados por Salgado y colaboradores (2012) como conjunto de ejemplares referibles al rebaquisáurido *Zapalasaurus* sobre la base de caracteres compartidos sobre todo a nivel de las vértebras caudales y de los huesos apendiculares. La preparación y la descripción de materiales adicionales procedentes del mismo sitio permitieron la formalización de *Lavocatisaurus* Canudo et al., 2018, primer taxón de saurópodo procedente de la Fm. Rayoso. Este taxón enriquece el registro fósil de Rebbachisauridae para la Patagonia y aporta nuevas informaciones sobre la diversidad taxonómica y anatómica de esta familia, teniendo en cuenta que a *Lavocatisaurus* se refieren ejemplares tanto adultos como juveniles. El análisis filogenético de Canudo et al. (2018) recupera a *Lavocatisaurus* como rebaquisáurido más derivado que *Zapalasaurus*, estrechamente relacionado a *Comahuesaurus*, pero afuera de Limaysaurinae.

TAXÓN
<i>Lavocatisaurus agrioensis</i> Canudo et al., 2018
MATERIAL
<p>Holotipo MOZ-Pv1232: dentarios, surangular izquierdo, premaxilar, ambos maxilares, yugal izquierdo, scamoso derecho, ambos cuadrados, 23 dientes aislados, 17 dientes maxilares, hueso hioide, atal, axis, 9 vértebras cervicales post-axis, 28 vértebras caudales, costillas cervicales, 2 costillas dorsales, húmero, fragmento de radio?</p> <p>Paratipos (Salgado et al. 2012): ejemplar juvenil: centro cervical posterior (MOZ-Pv 1248), arco neural cervical (MOZ-Pv 1249), arco neural dorsal (MOZ-Pv 1251), centros caudales anteriores (MOZ-Pv 1252, 1253, 1254), escápula (MOZ-Pv 1255), radio izquierdo (MOZ-Pv 1267), ulna izquierda (MOZ-Pv 1256), metatarsiano-I derecho (MOZ-Pv1257), ?metatarsiano-V (MOZ-Pv 1258). Elementos asociados: centros cervicales (MOZ-Pv 1233, 1250), arcos neurales incompletos (MOZ-Pv 1236, 1237), arcos neurales fragmentados (MOZ-Pv 1238, 1239), centro dorsal (MOZ-Pv 1240), fragmentos de costillas (MOZ-Pv 1241), arco hemal (MOZ-Pv 1242), ulna derecha (MOZ-Pv 1243), tibia izquierda (MOZ-Pv 1244), fíbula izquierda (MOZ-Pv 1245), epífisis de metatarsiano (MOZ-Pv 1246), fragmentos indet (MOZ-Pv 1247).</p>
PROCEDENCIA
Grupo Neuquén, Formación Rayoso, Miembro Pichi Neuquén, Cretácico Inferior (Aptiano-Albiano inferior) de Argentina

Consulta: bibliográfica y directa

- **Macronaria Wilson y Sereno, 1998**

Definición basada en la rama (*stem-based*): todos los neosaurópodos más estrechamente relacionados a *Saltasaurus* que a *Diplodocus longus* (*sensu* Sereno, 2005).

- **Camarasauromorpha Salgado et al., 1997**

Definición basada en el nodo (*node-based*): es el clado que reúne a *Camarasaurus*, *Saltasaurus loricatus*, su ancestro común más reciente, y todos sus descendientes (*sensu* Upchurch et al., 2004).

- *Camarasaurus*

Representa probablemente el taxón mejor representado y más estudiado entre los dinosaurios saurópodos. Actualmente se reconocen cuatro especies, cada una

generalmente representada por elementos craneanos y postcraneanos de diferentes ejemplares (solamente *C. lewisii* no preservó elementos craneanos). Existe un consenso en ubicar estas formas dentro del clado Camarasauromorpha, a la base de Macronaria (Upchurch et al., 2004; Carballido y Sander, 2013; Mocho, 2014; Upchurch et al., 2015; Poropat et al., 2016;

TAXÓN
<i>Camarasaurus lewisii</i> (Jensen, 1988)
MATERIAL
Esqueleto post-craneano casi completo
PROCEDENCIA
Formacion Morrison, Jurásico Superior (Kimmeridgiano-Titoniano) de Estados Unidos

Modalidad de consulta: bibliográfica

TAXÓN
<i>Camarasaurus supremus</i> Cope, 1877a
MATERIAL
Por los menos cinco esqueletos casi completos, con neurocráneos y dentarios
PROCEDENCIA
Formacion Morrison, Jurásico Superior (Kimmeridgiano-Titoniano) de Estados Unidos

Modalidad de consulta: bibliográfica

TAXÓN
<i>Camarasaurus. grandis</i> (Marsh, 1877a)
MATERIAL
Por los menos seis esqueletos casi completos, con dos cráneos y cientos de elementos apendiculares asociados
PROCEDENCIA
Formacion Morrison, Jurásico Superior (Kimmeridgiano-Titoniano) de Estados Unidos

Modalidad de consulta: bibliográfica

TAXÓN
<i>Camarasaurus lentus</i> (Marsh, 1896)
MATERIAL
Por los menos cinco esqueletos casi completos, con cientos de elementos apendiculares asociados
PROCEDENCIA
Formacion Morrison, Jurásico Superior (Kimmeridgiano-Titoniano) de Estados Unidos

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Bellusaurus sui*

Este saurópodo del Jurásico de China recubre un rol importante en la evolución temprana de los neosaurópodos, aunque su validez taxonómica fue debatida largamente por la falta de autapomorfias claras al momento de su formalización (Upchurch et al., 2004). Por la presencia de caracteres plesiomorficos y derivados, *Bellusaurus* Dong, 1990 fue considerado como una forma basal de Titanosauria (Jacobs et al., 1993), estrechamente relacionado a *Atlasaurus* y *Jobaria* dentro y fuera de Neosauropoda (Upchurch et al., 2004 y Mocho, 2014, respectivamente), y como taxón hermano de *Camarasaurus* a la base de Macronaria (Carballido y Sander, 2013). La descripción de un nuevo ejemplar juvenil permitió a Mocho (2013) ampliar el material tipo de *Bellusaurus* y recuperarlo fuera del clado Neosauropoda.

TAXÓN
<i>Bellusaurus sui</i> Dong, 1990
MATERIAL
Holotipo IVPP-V8299: supraoccipital, exoccipital, basisfenoides, maxilar, seis dientes
Material referido: IVPP-V8300: elementos craneanos, axis, 57 vértebras cervicales, vértebras dorsales, costillas cervicales y dorsales, 8 vértebras sacras, vértebras caudales, arcos hemales, 27 escapulas, 5 coracoides, placa esternal, 29 húmeros, 12 radios, 7 ulnas, cárpales, metacarpianos, falanges, 5 iliones, 11 isquiúnes, 9 pubis, fémur, tibia, fíbula, astrágalo
IVPP-V17768: esqueleto craneano y post-craneano juvenil casi completo
PROCEDENCIA

Formacion Wucaiwan y Formación Shishugou, Jurásico Medio-Superior, de China

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Europasaurus holgeri*

Esta forma enana del Jurásico de Europa es ampliamente estudiada tanto por su posición basal dentro de Camarasauromorpha, como por las consideraciones paleobiológicas y evolutivas asociadas al enanismo dentro de Sauropoda. Formalizado sobre la base de materiales craneanos y postcraneanos de numerosos ejemplares de diferentes tamaño y estadio ontogenético como un Camarasauromorpha basal menos derivado que *Brachiosaurus*, un reciente restudio de la osteología axial permitió a Carballido y Sander (2013) recuperar la posición más basal de *Europasaurus* Sander et al., 2006, fuera de Brachiosauridae. Sin embargo, recientes trabajos consensan en ubicar a *Europasaurus* dentro del clado Brachiosauridae (Poropat et al., 2016; Mannion et al., 2017).

TAXÓN

Europasaurus holgeri Sander et al., 2006

MATERIAL

Holotipo DFMMh/FV 291: premaxilar izquierdo, maxilar derecho, cuadradojugal izquierdo, basicraneo fragmentado, laterosfenoides-orbitosfenoides izquierdo, surangular derecho, prearticular izquierdo, dentario izquierdo, dientes, tres vértebras cervicales, dos vértebras sacras

Material referido: numerosos elementos de por los menos doce individuos

PROCEDENCIA

Cuenca Saxony, Jurásico Superior (Kimmeridgiano medio) de Alemania

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Euhelopus zdanskyi*

Este taxón representa el primer dinosaurio formalmente reconocido de China y recubre un rol fundamental para la definición del homónimo clado endémico Euhelopodidae, propuesto para reunir a las formas cretácicas de saurópodos surasiáticos y cuya monofilia es todavía ampliamente debatida (Wilson y Upchurch, 2009). Conocido por elementos craneanos y postcraneanos referibles a diferentes ejemplares, *Euhelopus* (Wiman, 1929) fue históricamente considerado como un representante de Cetiosauridae (Wiman, 1929), Brachiosauridae (Young, 1939; Romer, 1956), Titanosauria (Lapparent y Lavocat, 1955), Mamenchisauridae (He et al., 1988), Titanosauriformes (Wilson y Sereno, 1998; Wilson,

2002),y Eusauropoda (Upchurch, 1995, 1998; Upchurch et al., 2004). Un reciente reestudio de la osteología permitió recuperar a *Euhelopus* (Wiman, 1929) como una forma de Somphospondyli, fuera de Titanosauria (Wilson y Upchurch, 2009), y a su vez afinar la composición del clado Euhelopodidae y soportar su monofilia (Upchurch et al., 2015; Poropat et al., 2016; Mannion et al., 2017).

TAXÓN
<i>Euhelopus zdanskyi</i> (Wiman, 1929)
MATERIAL
Holotipo (ejemplar a) PMU233: premaxilares, maxilares, lacrimales, cuadradojugales, palatinos izquierda, palatino derecha, nasal, postorbital, escamoso izquierda, cuadrado y pterigoideo derecho, 28 vértebras presacras articuladas, escapulo-coracoides, húmero izquierdo y fémur izquierdo
Material referido (ejemplar b) PMU234: 9 vértebras dorsales articuladas, sacro, 2 costillas, pelvis completo (isquión, pubis, ilion), miembro posterior derecho completo (fémur, tibia, fíbula, astrágalo, metatarsiano I-IV, falanges)
PROCEDENCIA
Formación Mengyin, Cretácico Inferior (Barremiano-Aptiano) de China

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Galvesaurus*

Este taxón de la transición Jurásico-Cretácico de Europa fue descrito sobre la base de elementos postcraneanos como un neosaurópodo basal. Estudios osteológicos más detallados realizados posteriormente por los mismos autores (Barco, 2006, 2010), afinaron la posición filogenética de *Galvesaurus* Barco et al., 2005 dentro de Macronaria, como forma más derivada que *Camarasaurus* Cope, 1877 y afuera del clado Titanosauriformes. Sin embargo, en una reciente revaluación filogenética (Pérez-Pueyo, 2019), esta forma Jurásico tardía de España se recupera como taxón hermano de *Lusotitan* a la base de la familia Brachiosauridae.

TAXÓN
<i>Galvesaurus herreroi</i> Barco et al., 2005
MATERIAL
Holotipo CLH-16: vértebra dorsal

Material referido: 4 vértebras cervicales (CL-2; GAL00/CL/48; CL(CBC) 15-4; MPZ 2003/884), 2 costillas cervicales (GAL00/CL/60; GAL00/CL/181), 3 espinas dorsales (CL-JMH; GAL00/CL/86; GAL00/CL/62), un sacro (GAL00/CL/90), una costilla dorsal (GAL01/CL/102) y 2 fragmentos de costillas dorsales (CLH-5; CLH-22), 6 vértebras caudales (CLH-8; CLH-15; GAL00/CL/35; CLH sin sigla; CL(CBC)-31), una escápula (CLH-14), 2 húmeros (CLH-1 derecho, CLH-4 izquierdo), un isquión (CLH-6) y una placa esternal (CLH-7)

PROCEDENCIA

Formación Villar de Arzobispo (Titoniano) de España

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Tehuelchesaurus benitezi*

Formalizado sobre la base de elementos axiales y apendiculares parcialmente articulados como un Eusauropoda no-neosaurópodo estrechamente relacionado a *Omeisaurus*, este taxón del Jurásico de Patagonia fue objeto de un reestudio anatómico que ha permitido aclarar su posición basal dentro de Camarasauromorpha (Carballido et al., 2011). Análisis cladísticos más recientes concuerdan en ubicar a *Tehuelchesaurus* Rich et al., 1999 entre las formas basales del clado Macronaria (Mocho, 2014; Poropat et al., 2016; Mannion et al., 2017).

TAXÓN

***Tehuelchesaurus benitezi* Rich et al., 1999**

MATERIAL

Holotipo MPEF-PV 1125: 11 vértebras dorsales, 4 vértebras sacras, varias costillas dorsales, escápula-coracoides derecha, húmero derecho, ulna y radio izquierdos, pubis derecho y fragmentos del izquierdo, isquión izquierdo y parte del derecho, ambos fémures, e impresiones de piel.

PROCEDENCIA

Formación Cañadón Calcáreo (Kimmeridgiano-Tithoniano) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Tastavinsaurus sanzi*

Este taxón fue establecido sobre la base de un esqueleto post-raneano casi completo, representado por elementos axiales y apendiculares bien preservados y parcialmente articulados. *Tastavinsaurus* Canudo et al., 2008 fue considerado por las autores como un

representante del clado Somphospondyli, y estrechamente relacionado a *Venenosaurus* Tidwell et al., 2001. El hallazgo de un segundo espécimen (Royo-Torres et al., 2012) permitió ampliar el conocimiento osteológico del taxón y afinar las relaciones de parentesco de *Tastavinsaurus* dentro de Sauropoda. Con este nuevo aporte, los autores confirmaron la posición basal de *Tastavinsaurus* dentro de Titanosauriformes, y propusieron la creación del clado Laurasiformes para incluirlo junto *Venenosaurus* y *Cedarosaurus*. En análisis cladísticos más recientes, *Tastavinsaurus* está considerado lejanamente relacionado a *Cedarosaurus* y *Venenosaurus*. Carballido y Sander (2013) lo ubican en una posición derivada dentro de Camarasauromorpha, junto a *Tehuelchesaurus*, mientras por Poropat y colaboradores (2016) y Mannion y colaboradores (2017), *Tastavinsaurus* representaría un Somphospondyli derivado estrechamente relacionado a *Ligabuesaurus*+(*Angolatitan*, *Chubutisaurus*) respectivamente.

TAXÓN
<i>Tastavinsaurus sanzi</i> Canudo et al., 2008
MATERIAL
Holotipo MPZ99/9: 4 vértebras dorsales, 9 costillas dorsales, sacro, 2 costillas sacras, 25 vértebras caudales, 21 arcos hemales, 2 ilieos, 2 pubis, 2 isquiúnes, 2 fémures, tibia derecha, fíbula derecha, 5 metatarsianos derechos, 1 metatarsiano izquierdo, 7 falanges no-ungueales y 4 ungueales.
Material referido: 16 costillas dorsales (CPT-839e847, CPT-850e852, CPT-856, 861, 862, 870, 884, 3213, 3214), vértebra caudal (CPT-885), radio izquierdo (CPT-883), proximal de metacarpiano (CPT-837), fragmentos distales del pedunculo isquiatico y pubico del ilion (CPT-884), pubis izquierdo (CPT-886), proximal de pubis derecho (CPT-848), dos isquiúnes (CPT-849, 882), fémur izquierdo (CPT-838), tibia izquierda (CPT-859), fíbula izquierda (CPT-874), astragalo izquierdo (CPT-3374), calcaneo izquierdo (CPT-880), 5 metatarsianos (CPT-863, 866, 3373, 867, 868) y 10 falanges (CPT-864, 865, 871, 876e879, 881, 3370, 3371)
PROCEDENCIA
Cuenca Maestrazgo, Formación Forcall y Formación Xert, Cretácico Inferior (Aptiano inferior) de España

Modalidad de consulta: bibliográfica

- **Titanosauriformes** Salgado et al., 1997

Definición basada en el nodo: es el clado que reúne a *Saltasaurus loricatus*, *Brachiosaurus altithorax*, su ancestro común más reciente, y todos sus descendientes (*sensu* Wilson y Sereno, 1998)

- **Brachiosauridae Riggs, 1904**

Definición basada en la rama (*stem-based*): es el clado que reúne a todos los titanosauriformes más estrechamente relacionados a *Brachiosaurus altithorax* que a *Saltasaurus loricatus* (*sensu* Wilson y Sereno, 1998).

- *Giraffatitan brancai*

Este taxón gondwánico está representado por más de cinco esqueletos casi completos, tres cráneos y diferentes elementos apendiculares asociados, todos procedentes de la Formación Tendaguru de Tanzania. Considerado por largo tiempo congénico de *Brachiosaurus*, la revisión osteológica de Taylor (2009) permitió distinguir las dos formas y crear el “nuevo” taxón *Giraffatitan* (Janensch, 1914). A pesar de la nueva toponimia, esta forma conserva las sinapomorfias de la familia Brachiosauridae, tanto que en bibliografía existe un amplio consenso en conservar a *Giraffatitan* (Janensch, 1914) dentro de tal clado (Mocho, 2014; Upchurch et al., 2015; Poropat et al., 2016; Mannion et al., 2017).

TAXÓN
<i>Giraffatitan brancai</i> (Janensch, 1914)
MATERIAL
Lectotipo HMNSII: parte del cráneo, 11 vértebras cervicales, costillas cervicales, 7 vértebras dorsales, costillas dorsales, vértebras caudales posteriores, arcos hemales, escápula izquierda, coracoides izquierdo y derecho, placas esternales, húmero derecho, ulna derecha, radio derecho, mano derecha, pubis izquierdo y derecho, fémur izquierdo, fíbula izquierda, tibia derecha, fíbula derecha
Paralectotipo HMNSI: cráneo y vértebras cervicales
Material referido: material listado por Janensch (1929) como “<i>Brachiosaurus</i>” <i>brancai</i> y “<i>Brachiosaurus</i>” <i>fraasi</i>
PROCEDENCIA
Formación Tendaguru, Jurásico Superior (Kimmeridgiano-Titoniano) de África (Tanzania)

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Brachiosaurus altithorax*

Este taxón del Jurásico de Estados Unidos representa otro integrante de la abundante fauna de la Morrison Formation. Conocido por dos esqueletos postcraneos casi completos, *Brachiosaurus* Riggs, 1903 se considera consensualmente dentro del homónimo clado a la base de Titanosauriformes (Upchurch et al., 2015; Poropat et al., 2016; Mannion et al., 2017). Al mismo género se atribuyó históricamente una segunda especie (*Giraffatitan brancai* (Janensch, 1914)) del Jurásico de Africa (Fm. Tendaguru), sin embargo en la presente tesis se comparte la hipótesis propuesta por Taylor (2009) de diferenciar genéricamente la forma africana de la laurásica.

TAXÓN
<i>Brachiosaurus altithorax</i> Riggs, 1903
MATERIAL
Holotipo FMNH-P-25107: 7 vértebras dorsales posteriores (D6-7-8-9-10-11-12), 2 vértebras caudales anteriores (C1-2), costillas dorsales, coracoides izquierda, húmero derecha, ilion derecha, fémur derecha
Material referido: húmero derecho (USNM21903); vértebra dorsal, ilion y radio izquierdos, metacarpo derecho (BYU4744); escapula-coracoides derechos, costillas dorsales (BYU9462); dos vértebras dorsales (BYU13023); cráneo casi completo (USNM5730 y USNM8309); metacarpo izquierdo (OMNH 01138); vértebras cervicales (BYU 12866 y 12867)
PROCEDENCIA
Formación Morrison, Jurásico Superior (Kimmeridgiano-Titoniano) de Estados Unidos (Colorado, Utah y Oklahoma)

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Abydosaurus mcintoshii*

Un cráneo completo y articulado a las primeras cuatro vértebras cervicales representan el material tipo de esta especie del Cretácico Inferior de Norte America. *Abydosaurus* Chure et al., 2010 fue formalizado como un macronario basal de la familia Brachiosauridae principalmente sobre la base de la morfología dentaria, sin embargo, es probable que descripciones del esqueleto postcraneano podrían afinar sus relaciones de parentesco tanto entre los representantes de esta familia como entre los representantes del clado Macronaria.

TAXÓN
<i>Abydosaurus mcintoshi</i> Chure et al., 2010
MATERIAL
Holotipo DINO 16488: cráneo, mandíbulas y 4 vértebras cervicales en articulación Material referido: materiales craneanos de otros 3 ejemplares fueron rescatados de la misma excavación que el holotipo. DINO 17848: premaxillas, maxillas, dentarios, surangulares, angulares, cuadrado derecha, pterigoideo, prearticular, cuadrado-jugal derecha, ectopterigoideo, dentario, splenial e intercoronoides derecha. DINO 17849: premaxilla derecha, jugal, lagrimal, postorbital y palatino, maxillas, nasales, pterigoideos, ectopterigoideos, cuadrado-jugal, cuadrado izquierda, neurocraneo y dientes. DINO 39727: neurocraneo con porción de techo craneano. Otros elementos postcraneanos (pelvis, sacro, vértebras caudales, escápula, húmero y metacarpianos) no pueden ser asociados a ninguno de estos tres individuos y se refieren a <i>A. mcintoshi</i> .
PROCEDENCIA
Formación Cedar Mountain, Cretácico Inferior (Aptiano-Albiano) de Estados Unidos (Utah)

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Cedarosaurus weiskopfae*

Conocido por un único ejemplar post-craneano del Cretácico Inferior de Estados Unidos, este taxón fue formalizado como una forma estrechamente relacionada a *Brachiosaurus*. Su inclusión dentro de Brachiosauridae se recupera consensualmente en los análisis filogenéticos más recientes (Carballido y Sander, 2013; Poropat et al., 2016; Mannion et al., 2017).

TAXÓN
<i>Cedarosaurus weiskopfae</i> Tidwell et al., 1999
MATERIAL
Holotipo DMNH39045: 8 vértebras dorsales articuladas, 25 vértebras caudales, arcos hemales, escápula izquierda fragmentada, escápula derecha fragmentada, coracoides, placas esternales, húmero derecho, ulna y radio, metacarpiano IV, pubis derecho, pubis izquierdo fragmentado, isquión izquierdo fragmentado, isquión derecho, fémur derecho, fémur izquierdo fragmentado, tibia derecha, 3 metatarsiano, 1 falange, 3 falanges ungueales, gastrolitos y costillas

Material referido FMNH PR 977: tibia y fíbula incompletas, astrágalo, 5 metatarsianos, 11 falanges

PROCEDENCIA

Formación Cedar Mountain, Cretácico Inferior (Barremiano-Aptiano), Formación Paluxy Cretácico Inferior (Aptiano-Albiano) de Estados Unidos (Utah y Texas)

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Padillasaurus leivaensis*

El descubrimiento y la descripción de este taxón de Colombia representan un importante aporte al escaso registro fósil de dinosaurios para el sector septentrional de Gondwana. *Padillasaurus* Carballido et al., 2015 está representado exclusivamente por elementos axiales en mal estado de preservación, sin embargo, los caracteres morfológicos especialmente de las vértebras caudales permitieron recuperar a este taxón del Cretácico Inferior de Colombia como un representante de la familia Brachiosauridae. En los análisis cladísticos más recientes (Carballido et al., 2017; Canudo et al., 2018), *Padillasaurus* se recupera como braquiosáurido, aunque en una politomía con *Brachiosaurus*, *Giraffatitan*, y *Abydosaurus*.

TAXÓN

Padillasaurus leivaensis Carballido et al., 2015

MATERIAL

Holotipo JACVM 0001: centro de vértebra dorsal posterior, última vértebra dorsal, primera dos vértebras sacras, últimas dos vértebras sacras, primeras ocho vértebras caudales

PROCEDENCIA

Formacion Paja, Cretácico Inferior (Barremiano inferior) de Colombia

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Venenosaurus dicrocei*

Conocido por un esqueleto postcraneano parcialmente articulado, este taxón del Cretácico Inferior de Estados Unidos fue formalizado como un Titanosauriformes de afinidades ambiguas con Brachiosauridae y Titanosauria. Analisis cladísticos más recientes recuperan consensualmente a *Venenosaurus* Tidwell et al., 2001 como un Brachiosauridae estrechamente relacionado a *Cedarosaurus* y *Sonorosaurus* (Saegusa e Ikeda, 2014; Carballido et al., 2015; Poropat et al., 2016; Mannion et al., 2017).

TAXÓN
<i>Venenosaurus dicrocei</i> Tidwell et al., 2001
MATERIAL
Holotipo DMNH 40932: 9 vértebras caudales, escápula izquierda, radio derecho, ulna izquierda, 5 metacarpianos, 4 falanges, pubis derecho, isquión derecho, isquión izquierdo, 3 metatarsianos, astrágalo, arcos hemales, costillas
PROCEDENCIA
Formación Cedar Mountain, Cretácico Inferior (Barremiano-Aptiano) de Estados Unidos

Modalidad de consulta: bibliográfica

- **Somphospondyli** Wilson y Sereno, 1998

Definición basada en la rama (stem-based): es el clado que reúne a todos los titanosauriformes más estrechamente relacionados a *Saltasaurus loricatus* que a *Brachiosaurus altithorax*.

- *Paluxysaurus jonesi*

Este taxón fue descrito sobre la base de materiales craneanos y postcraneanos asociados como un Titanosauriformes basal estrechamente relacionado a *Brachiosaurus*. La inclusión dentro del clado Brachiosauridae ha sido reconsideradas en los más recientes trabajos, donde *Paluxysaurus* Rose 2007 se recupera en la base del clado Somphospondyli como taxón hermano de *Sauroposeidon* (Upchurch et al., 2015; Poropat et al., 2016; Mannion et al., 2017). A tal propósito, en el contexto de esta tesis estos dos últimos taxones se consideran como formas distintas y se rechaza la propuesta de D'Emic (2013) de asociar los materiales de *Paluxysaurus* a *Sauroposeidon*.

TAXÓN
<i>Paluxysaurus jonesi</i> , Rose 2007
MATERIAL
Holotipo FWMSH 93B-10/18: maxilar izquierda, nasal, dientes

Material referido FWMSH 93B-10: dientes, 7 vértebras cervicales, 2 vértebras cervicales aisladas, costillas cervicales, 13 vértebras dorsales, 30 vértebras caudales, 4 arcos hemales, costillas dorsales fragmentadas, escápulo-coracoides, una escápula, dos coracoides, placa esternal, 4 húmeros, una ulna, dos radios, 8 metacarpianos, 2 iliones, 5 pubis, 5 isquiónes, 6 fémures, 4 tibias, 2 fibulas, 3 metatarsianos

PROCEDENCIA

Grupo Trinity, Formación Twin Mountains, Cretácico Inferior (Aptiano-Albiano) de Estados Unidos

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Sauroposeidon proteles*

Saurópodo del Cretácico Inferior de Estados Unidos conocido por elementos cervicales articulados y excepcionalmente elongados. Los autores formalizaron a *Sauroposeidon* Wedel et al., 2000a como integrante del clado Brachiosauridae, sin embargo, en los más recientes análisis filogenéticos se recupera como sonfospóndilobasal (Saegusa e Ikeda, 2014; Carballido et al., 2015; Upchurch et al., 2015; D’Emic et al., 2016; Mannion et al., 2017). En el contexto de esta tesis, *Sauroposeidon* se considera un representante del clado Somphospondyli y no se refieren los materiales tipo de *Paluxysaurus* a *Sauroposeidon*, como fuera propuesto por D’Emic (2013).

TAXÓN

Sauroposeidon proteles Wedel et al., 2000a

MATERIAL

Holotipo OMNH 53062: 4 vértebras cervicales articuladas (C5-C8), costillas cervicales

PROCEDENCIA

Formación Antlers, Cretácico Inferior (Aptiano-Albiano) de Estados Unidos

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Qiaowanlong kangxii*

De forma parecida a *Erketu* Ksepka y Norell, 2006, este taxón del Cretácico Inferior de China fue publicado como la primera forma de Brachiosauridae para el continente asiático, aunque sin un análisis cladístico de soporte. *Qiaowanlong* You and Li, 2009 se conoce por elementos postcraneanos parcialmente articulados y, en los más recientes análisis filogenéticos, se recupera como un representante del clado Euhelopodidae,

estrechamente relacionado a *Phuwiangosaurus* y *Tangvayosaurus* (Poropat et al., 2016; Mannion et al., 2017), a *Erketu* y *Euhelopus* (Wiman, 1929) (Upchurch et al., 2015), o a *Erketu* y *Phuwiangosaurus* (Carballido et al., 2017).

TAXÓN
<i>Qiaowanlong kangxii</i> You and Li, 2009
MATERIAL
Holotipo FRDC-GJ 07-14: 8 vértebras cervicales medias, un ilion, un isqui6n y un pubis derechos, huesos indeterminados.
PROCEDENCIA
Cuenca Yujingzi, Grupo Xinminpu, Cretácico Inferior (Aptiano–Albiano) de China

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Phuwiangosaurus*

Phuwiangosaurus Martin et al., 1994 representa un tax6n muy importante dentro de la diversidad de Sauropoda para el sureste asiático, siendo bien representado por elementos craneanos y postcraneanos referibles a ejemplares adulto y subadultos. Originalmente descrito como un saur6podo enigmático, sin una ubicaci6n filogenética cierta (Martin et al., 1994), los análisis filogenéticos más recientes recuperan a *Phuwiangosaurus* como un euhelopódido estrechamente relacionado a *Tangvayosaurus* (Poropat et al., 2016; Mannion et al., 2017), o una forma más derivada y relacionada a la evoluci6n temprana de los titanosaurios (Upchurch et al., 1998; Carballido y Sander, 2013; Upchurch et al., 2015).

TAXÓN
<i>Phuwiangosaurus sirindhorne</i> Martin et al., 1994
MATERIAL
Holotipo SM PW1-0001-022: 3 vértebras cervicales, 3 vértebras dorsales, ambas escapulas, coracoides, húmero izquierdo, ulna izquierda, ambos iliones, isqui6nes y pubises, ambos fémures, fibula izquierda, chevron y costilla.
Topotipo: vértebra dorsal posterior (SM PW1-23) y vértebra caudal anterior (SM PW1-24)
Material referido SM K-0001-0167: frontal derecho, postorbital derecho, squamoso derecho, quadrato izquierdo y derecho, basicraneo osificado con supraoccipital,

exocipital opistotico, prootico, basiocipita, basisfenoide-parasfenoide, laterosfenoide-orbitosfenoide, diente, 10 vértebras cervicales, 11 vértebras dorsales, 1 vértebra sacro-dorsal, 5 vértebras sacras, 34 vértebras caudales, húmero, ulna y radio, fíbula izquierda, fíbula derecha, fémur izquierdo, fémur derecho, isquión izquierdo e isquión derecho, 16 arcos hemales

PROCEDENCIA

Grupo Khorat, Formación Sao Khua, Cretácico Inferior (Barremiano-Aptiano) de Thailandia

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Erketu ellisoni*

Este taxón del Cretácico Inferior de Mongolia fue originalmente presentado como la primera forma de Brachiosauridae para el sureste asiático sobre la base de un esqueleto postcraneano incompleto. La revisión posterior del holotipo y la descripción de elementos axiales inéditos indujo los autores a considerar *Erketu* Ksepka y Norell, 2006 como un sonfospondilo estrechamente relacionado a *Qiaowanlong*, y afuera de Titanosauria (Ksepka y Norell, 2010). En los análisis más recientes, *Erketu* se recupera como un euhelopodido estrechamente relacionado a las formas asiáticas *Gobititan* y *Euhelopus* (Wiman, 1929) (Upchurch et al., 2015; Poropat et al., 2016; Mannion et al., 2017).

TAXÓN

***Erketu ellisoni* Ksepka y Norell, 2006**

MATERIAL

Holotipo IGM 100/1803: 5 vértebras cervicales anteriores en conexión, una vértebra cervical fragmentada, placa esternal derecha, tibia, fíbula, astrágalo y calcáneo derechos articulados

Material referido IGM 100/1803: 3 vértebras cervicales medio-posteriores

PROCEDENCIA

Formación Baynshiree, Cretácico Superior(?) de Mongolia

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Chubutisaurus insignis*

Esta forma del Cretácico Superior de Patagonia ha sido formalizada sobre la base de un esqueleto postcraneano casi completo y “pintorescamente” extraído mediante el uso de explosivos. Aunque objeto de varios restudios y de inclusiones dentro de análisis

cladísticos (Salgado, 1993; Salgado et al., 1997; Gonzalez Riga et al., 2003), *Chubutisaurus* del Corro, 1975 fue propuesto como *nomen dubium* por la falta de una clara diagnosis y caracteres autapomórficos evidentes (Upchurch et al., 2004). Sin embargo, un reciente restudio osteológico completo ha permitido recuperar este taxón como un elemento importante a la base de la evolución temprana de los titanosaurios (Carballido et al., 2011). Los más recientes análisis lo recuperan como sonfospóndilobasal (Poropat et al., 2016), como Somphospondyli no-Titanosauria (Saegusa e Ikeda, 2014; Mannion et al., 2017), o a la base de Titanosauria (Upchurch et al., 2015).

TAXÓN
<i>Chubutisaurus insignis</i> del Corro, 1975
MATERIAL
Holotipo: dos vértebras dorsales anteriores (MACN 18222/01, MPEF-PV 1129/A), 4 vértebras dorsales medio-posteriores. (MACN 18222/02, MACN 18222/03, MACN 18222/05, MPEF-PV 1129/B), centro de vértebra dorsal (MPEFPV1129/B), dos espinas neurales de vértebras dorsales (MACN 18222/04, MPEF-PV 1129/D), 11 centro de caudales anteriores (MACN18222/06–13), 4 vértebras caudales anteriores incompletas. (MACN 18222/14–17), 4 centros de vértebras caudales medias (MACN18222/18–21), 2 centros de vértebras caudales posteriores (MACN 18222/22, MPEF-PV 1129/E), dos arcos neurales de vértebras caudales (MACN18222/23–24), costillas cervicales y dorsales incompletas. (MACN18222/42, MPEF-PV 1129/I), 3 arcos hemales (MACN18222/25–26, MACN 18222/27, MPEF-PV 1129/F–G), escápula izquierda (MACN 18222/28), escápula derecha fragmentada (MACN18222/29), húmero izquierdo (MACN 18222/30), ulna y radio izquierdos (MACN 18222/31–32), 6 metacarpianos (MACN 18222/33–38), isquión izquierdo (MACN 18222/39), fémur derecho (MACN 18222/40), fémur izquierdo fragmentado (CHMO-901), tibia derecha (MACN 18222/41), tibia izquierda fragmentada (CHMO-565), 3 muestras histológicas del fémur derecho (MPEF-PV1129/K1–K3)
PROCEDENCIA
Grupo Chubut, Formación Cerro Barcino, Miembro Bayo Overo, Cretácico Superior (Cenomaniano) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica y directa

- **Titanosauria** Bonaparte y Coria, 1993

Definición basada en el nodo (node-based): es el clado que reúne a *Andesaurus delgadoi*, *Saltasaurus loricatus*, su ancestro común más reciente, y todos sus descendientes.

- *Andesaurus delgadoi*

Titanosauria es probablemente el clado taxonómicamente más diversificado, geográficamente más disperso y cronológicamente más exitoso dentro de Sauropoda, cuyos orígenes e interrelaciones filogenéticas son sin embargo todavía ampliamente debatidas. En este contexto, *Andesaurus* Calvo y Bonaparte, 1991 fue considerado históricamente como una de las formas más basales dentro de Titanosauria (Salgado et al., 1997; Upchurch, 1998; Curry Rogers, 2005; Calvo et al., 2007; Canudo et al., 2008), y por ende resulta muy importante para reconstruir la historia evolutiva del clado. El material holotipo de *Andesaurus* procede del Cretácico Superior bajo de Argentina y está representado por un esqueleto postcraniano incompleto y parcialmente articulado. Una reciente redescrpcion del holotipo permitió reconsiderar su diagnosis y la relativa combinación de caracteres plesiomórficos y apomórficos, aportando nuevas informaciones para aclarar sus relaciones de parentesco dentro de Titanosauria (Mannion y Calvo, 2010). En los análisis cladísticos más recientes, *Andesaurus* sigue recubriendo su rol de titanosaurio basal (Carballido y Sander, 2013; Gonzalez-Riga y Ortiz, 2014; Upchurch et al., 2015; Bandeira et al., 2016; D’Emic et al., 2016; Averianov y Skutschas, 2017), aunque con variaciones en lo que concierne a las relaciones de parentesco interespecificas, recuperándose en politomías junto a *Angolatitan*, *Daxiatitan* y *Ruyangosaurus* (Poropat et al., 2016), a *Wintonotitan*, *Huanghetitan liujiaxiaensis*, *Huanghetitan ruyangensis*, *Ruyangosaurus* y *Wintonotitan* (Mannion et al., 2017), a *Wintonotitan* (Carballido et al., 2017), o *Tangvayosaurus* (Gorscak et al., 2014).

TAXÓN
<i>Andesaurus delgadoi</i> Calvo y Bonaparte, 1991
MATERIAL
Holotipo MUCPv 1324: 4 vértebras dorsales posteriores, costillas dorsales, 2 vértebras sacras, 25 vértebras caudales, arcos hemales, húmero derecho, metacarpiano I derecho, metacarpiano V izquierdo, pubis izquierdo, isquión izquierdo, fémur izquierdo
PROCEDENCIA

Grupo Neuquén, Formación Candeleros, Cretácico Superior (Cenomaniano inferior) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica y directa

- *Malarguesaurus florenciae*

Este taxón fue formalizado sobre la base de unos elementos axiales y apendiculares como un representante de Somphospondyli más derivado que *Chubutisaurus* y estrechamente relacionado a *Phuwiangosaurus*. En los más recientes análisis cladístico, *Malarguesaurus* Gonzalez-Riga et al., 2009 es recuperado como un Titanosauriformes derivado y taxón hermano de *Wintonotitan*, un Somphospondyli más derivado que *Tastavinsaurus* (Poropat et al., 2015), o como somfospondilomás basal que Euhelopodidae y taxón hermano de *Astrophocaudia* (Poropat et al., 2016).

TAXÓN

Malarguesaurus florenciae Gonzalez-Riga et al., 2009

MATERIAL

Holotipo IANIGLA-PV-110: vértebras caudales anteriores, medias y posteriores, arcos hemales, costillas, húmero fragmentado, fémur fragmentado

Material referido IANIGLA-PV 111: 2 vértebras caudales posteriores, fíbula fragmentada

PROCEDENCIA

Grupo Neuquén, Formación Portezuelo, Cretácico Superior (Turoniano tardío-Coniaciano) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica y directa

- *Ruyangosaurus giganteus*

Este taxón es probablemente uno de los saurópodos más grandes y más completos de Asia, y recubre un rol importante en la reconstrucción de la historia evolutiva de los titanosaurios a nivel regional y global. *Ruyangosaurus* Lü et al., 2009 fue formalizado sobre la base de unos elementos postcraneanos, a los cuales se sumaron numerosos elementos axiales y apendiculares procedentes de diferentes ejemplares referibles al material tipo. Originalmente considerado como un titanosaurio basal, en los más recientes análisis cladísticos se recupera como un Somphospondyli derivado fuera de Titanosauria y estrechamente relacionado a *Wintonotitan* (Poropat et al., 2015), como un titanosaurio basal en politomias con *Andesaurus*, *Huanghetitan liujiaxiaensis*, *H. ruyangensis*, y

Wintonotitan (Mannion et al., 2017), y con *Andesaurus*, *Angolatitan*, y *Daxiatitan* (Poropat et al., 2016). Por otro lado, tras una detallada revisión del material tipo y la descripción de los elementos inéditos, Lü y colaboradores (2014) presentaron un análisis donde recuperaron a *Ruyangosaurus* a la base del clado Somphospondyli.

TAXÓN
<i>Ruyangosaurus giganteus</i> Lü et al., 2009
MATERIAL
Holotipo 41HIII -0002: vértebra cervical posterior, vértebra dorsal posterior, costilla cervical posterior, costilla dorsal anterior, un fémur derecho, una tibia derecha Material referido: 8 vértebras cervicales, 13 vértebras dorsales, costills cervicales y dorsales, vértebra dorso-sacra, sacro articulado a los iliones, 5 vértebras caudales medio-posteriores, 2 húmeros, escápula-coracoides fusionados
PROCEDENCIA
Formación Haoling, Cretácico Inferior (Aptiano-Albiano) de China

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Epachthosaurus sciuttoii*

Originalmente formalizado como un titanosaurio basal sobre la base de unos elementos postcraneanos parcialmente articulados, *Epachthosaurus* Powell, 1990 representa uno de los primeros y más completos taxones de saurópodos de la Patagonia meridional. La suma de materiales inéditos permitió ampliar el conocimiento osteológico de *Epachthosaurus* Powell, 1990 y de consecuencia afinar la reconstrucción de sus relaciones de parentesco dentro de Sauropoda. En los análisis cladísticos más recientes, *Epachthosaurus* se recupera como titanosaurio basal más derivado que *Andesaurus* y *Argentinosaurus* (Poropat et al., 2015), un titanosaurio derivado fuera de Eutitanosauria (Carballido y Sander, 2013), un Lithostrotia más derivado que *Malawisaurus* y estrechamente relacionado a *Futalognkosaurus* y *Muyelensaurus* (Mannion et al., 2017), un Lithostrotia derivado fuera del clado *Isisaurus*+Saltasauridae (Poropat et al., 2016), o un titanosaurio más derivado que *Argentinosaurus* (Gonzalez-Riga et al., 2016).

TAXÓN
<i>Epachthosaurus sciuttoii</i> Powell, 1990
MATERIAL

Holotipo MACN-CH 1317: una vértebra dorsal posterior

Paratipo MACN-CH 18689: 6 vértebras caudales, sacro fragm, ilion derecho fragmentado

Material referido UNPSJB-PV 920: vértebras dorsales medias, vértebras caudales, sacro, costillas dorsales, arcos hemales, escápula y coracoides fragmentados, placas esternales fragmentadas, húmero, ulna, radio, metacarpiano, pubis, isquión, ilion, fémur, tibia, fíbula, astrágalo, metatarsiano y falanges.

UNPSJB-PV 1006: vértebra dorsal anterior

UNPSJB-PV 956: 5 vértebras sacras, ilion fragmentado, pubis fragmentado

PROCEDENCIA

Grupo Chubut, Parte superior Miembro inferior, Formación Bajo Barreal, Cretácico Superior (Cenomaniano superior-Turoniano inferior) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Wintonotitan watsi*

Formalizado sobre la base de un esqueleto casi completo parcialmente asociado, este taxón gondwánico del Cretácico de Australia fue originalmente recuperado como Titanosauriformes *incerta sedis*. Un restudio posterior de su osteología permitió ubicar a *Wintonotitan* Hocknull et al., 2009 entre los Somphospondyli no-Titanosauria (Poropat et al., 2015). Existe un cierto consenso entre los más recientes análisis cladísticos en recuperar tal posición, aunque pueden variar las relaciones de parentesco con los diferentes integrantes del clado Somphospondyli (Upchurch et al., 2015; Poropat et al., 2016; Mannion et al., 2017).

TAXÓN

***Wintonotitan watsi* Hocknull et al., 2009**

MATERIAL

Holotipo QM-F7292: un centro incompleto y 3 arcos neurales de vértebras dorsales, costillas dorsales fragmentadas, 2 vértebras sacras incompletas co-osificadas, 25 vértebras caudales, 5 arcos hemales, una escápula izquierda incompleta, un húmero derecho y uno izquierdo ambos incompletos, una ulna derecha y una izquierda ambas incompletas, un radio izquierdo y parte de uno derecho, porción proximal de metacarpiano I, metacarpianos II, III, IV y V izquierdos, un ilion izquierdo fragmentado, un isquión izquierdo, elementos indeterminados

Material referido QM-F10916: 4 vértebras caudales medio-posteriores

PROCEDENCIA

Formacion Winton, Cretácico Superior (Cenomaniano) de Australia

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Rinconsaurus caudamirus*

Los materiales tipo procedentes de niveles de la Formación Anacleto del norte de la Provincia del Neuquén definen este taxón del Cretácico Superior de Patagonia, el cual está representado tanto por materiales craneanos como postcraneanos. Formalizado como representante de la familia Titanosauridae y estrechamente relacionado a *Aeolosaurus* (Calvo y Gonzalez-Riga, 2003), este taxón fue considerado uno de los miembros del taxón Rinconsauria, propuesto por Calvo et al. (2007) a fin de incluir a diferentes taxones del Cretácico Superior de Patagonia (e.g., *Muyelensaurus*, *Aeolosaurus*). Analisis cladísticos recientes, enfocados sobre las relaciones filogenéticas de Titanosauria (Carballido et al., 2017; Canudo et al., 2018), reconocen a este clado e consideran a *Rinconsaurus* como taxón basal del mismo, junto a *Muyelensaurus*, *Aeolosaurus*, y *Overosaurus* Coria et al., 2013.

TAXÓN

***Rinconsaurus caudamirus* Calvo y Gonzalez-Riga, 2003**

MATERIAL

Holotipo MRS-PV-26: 13 vértebras caudales, 2 iliones

Paratipos: dientes (MRS-Pv 117, 263), prefrontal (MRS-Pv 102), angular y surangular (MRS-Pv 112), vértebras cervicales (MRS-Pv 2, 3, 8, 4 and 21), vértebras dorsales (MRS-Pv 5, 6, 9, 11, 13, 16, 17, 18 and 19), vértebras caudales anteriores (MRS-Pv 22, 23, 24, 25 and 27), vértebras caudales medias (MRS-Pv 27, 28 and 31), vértebras caudales posteriores MRS-Pv 29, 30, 32-40), arcos hemales (MRS-Pv 20, 42, 93; 99, 109, 113), escápula y coracoides derechos (MRS-Pv 43), 3 placas esternales (MRS-Pv 46, 103, 104), húmero izquierdo (MRS-Pv 47), 5 metacarpianos (MRS-Pv 98), 4 iliones (MRS-Pv 96), 2 isquiónes (MRS-Pv 94, 101), 3 pubis (MRS-Pv 97, 100), 2 fémures (MRS-Pv 49, 92), metatarsiano III? (MRS-Pv 111)

PROCEDENCIA

Grupo Neuquén, Formación Anacleto, Cretácico Superior (Campaniano) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica y directa

- *Aeolosaurus maximus*

La descripción de materiales procedentes de la Fm. Adamantina permitió formalizar este nuevo taxón del Cretácico Superior de Brazil, cuyos caracteres morfológicos, sobre todo de las vértebras caudales, permitieron asociarlo al género, *Aeolosaurus* Powell, 1987. Formalizado como miembro del clado Aeolosaurini (Franco-Rosas et al., 2004) junto a *Gondwanatitan*, *Maxakalisaurus*, *Panamericansaurus*, *Rinconsaurus*, *Aeolosaurus rionegrinus* y *A. colhuahuepensis*, *Aeolosaurus maximus* representa uno de los ejemplares de saurópodos más completos y mejor preservados del Cretácico de Brasil. Recientes análisis cladísticos recuperan a *A. maximus* como representante derivado del clado Rinconsauria (Carballido et al., 2017; Canudo et al., 2018).

TAXÓN
<i>Aeolosaurus maximus</i> Santucci y de Arruda Campos, 2011
MATERIAL
Holotipo MJG-R 1: 7 vértebras caudales anteriores, ambas escapulas fragmentadas, ambos Húmeros, ambos radios, ambas ulnas, ambos isquiónes, 5 metacarpianos, tibia derecha, fibula derecha, un astragalo, y elementos indeterminados
PROCEDENCIA
Formacion Adamantina, Cretácico Superior (Campaniano superior-Maastrichtiano inferior) de Brasil

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Overosaurus paradasorum*

Este ejemplar de saurópodo de mediano tamaño procede de afloramientos de la Fm. Anacleto del norte de la Provincia del Neuquén, y está representado, entre otros elementos, por una secuencia articulada y casi completa de vértebras cervicales, dorsales, sacras y caudales en buen estado de preservación. Formalizado como miembro basal del clado Aeolosaurini, *Overosaurus* Coria et al., 2013 fue recuperado originalmente como aeolosaurino más derivado que *Muyelensaurus* y más basal que *Gondwanatitan*. Por otro lado, en análisis cladísticos más recientes (Carballido et al., 2017; Canudo et al., 2018), este taxón de Patagonia se recupera como miembro derivado del clado Rinconsauria, y estrechamente relacionado a *Aeolosaurus*.

TAXÓN
<i>Overosaurus paradasorum</i> Coria et al., 2013
MATERIAL

Holotipo MAU-PV-CO-439: serie articulada de las últimas 4 vértebras cervicales, 10 vértebras dorsales, 6 vértebras sacras y 20 vértebras caudales, costillas cervicales y dorsales, íleo derecho e íleo izquierdo fragmentado

PROCEDENCIA

Grupo Neuquén, Formación Anacleto, Cretácico Superior (Campaniano) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica y directa

- *Futalognkosaurus dukei*

De este ejemplar del Cretácico Superior del centro de la Provincia del Neuquén se conoce buena parte del esqueleto axial, cuyos elementos, desde el atlas hasta la primera caudal, se han encontrado articulados y en buenas condiciones de preservación. Formalizado como representante del nuevo clado Lognkosauria (Calvo et al., 2007) y estrechamente relacionado a *Mendozasaurus*, *Futalognkosaurus* Calvo et al., 2007 se recupera, en los análisis más recientes (Carballido et al., 2017; Canudo et al., 2018), como un lognkosaurio más derivado que *Mendozasaurus* y como taxón hermano de *Quetecsaurus*.

TAXÓN

Futalognkosaurus dukei Calvo et al., 2007

MATERIAL

Holotipo MUCPv-323: Atlas, axis, 5 vértebras cervicales anteriores, 4 vértebras cervicales medias, 3 vértebras cervicales posteriores, 10 vértebras dorsales, costillas, sacro, vértebra caudal anterior, ilion izquierdo, ilion derecho, pubis derecho, isquión derecho,

PROCEDENCIA

Grupo Neuquén, Formación Portezuelo, Cretácico Superior (Turoniano-Coniaciano) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica y directa

- *Notocolossus gonzalezparejasi*

De este taxón del Cretácico Superior del norte de la Cuenca Neuquina se conocen unos elementos axiales y apendiculares referibles a un ejemplar de gran tamaño. Formalizado como lithostrotio basal estrechamente relacionado a *Dreadnoughtus* (Gonzalez-Riga et al., 2016), en los análisis cladísticos más recientes se recupera como titanosaurio derivado estrechamente relacionado a *Bonitasaura*, pero fuera del clado Lognkosauria (Carballido et al., 2017; Canudo et al., 2018).

TAXÓN

<i>Notocolossus gonzalezparejasi</i> Gonzalez-Riga et al., 2016
MATERIAL
Holotipo UNCUYO-LD 301: vértebra dorsal anterior, vértebra caudal anterior, húmero derecho, porción proximal de pubis izquierdo
Material referido UNCUYO-LD 302: 7 vértebras caudales anteriores, arcos hemales, astrágalo derecho y pie derecho articulado
PROCEDENCIA
Formación Plottier, Cretácico Superior (Coniaciano superior-Santoniano inferior) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Dreadnoughtus schrani*

Este taxón del cretácico Superior de la Provincia de Chubut representa uno de los saurópodos titanosaurios más completos y mejor preservados de Patagonia. Formalizado como titanosaurio derivado, fuera de Lithostrotia, *Dreadnoughtus* Lacovara et al., 2014 viene recuperado en los análisis cladísticos más recientes (Carballido et al., 2017; Canudo et al., 2018) como eutitanosaurio más basal que *Malawisaurus* fuera del clado Lithostrotia.

TAXÓN
<i>Dreadnoughtus schrani</i> Lacovara et al., 2014
MATERIAL
Holotipo MPM-PV 1156: maxilar fragmentado, diente, vértebra cervical posterior, costillas cervicales, vértebras dorsales, costillas dorsales, sacro, 32 vértebras caudales, 18 arcos hemales, escápula izquierda, coracoides izquierdo, húmero izquierdo, radio izquierdo, ulna izquierda, placas esternales derecha y izquierda, ilion izquierdo y derecho, pubis izquierdo y derecho, isquiión izquierdo y derecho, fémur izquierdo, tibia izquierda, fibula izquierda, tibia derecha, metatarsiano I, II, falange I-1
Paratipo MPM-PV-3546: vértebra cervical anterior, vértebras dorsales, costillas dorsales, sacro, 7 vértebras caudales, 5 arcos hemales, ilion, pubis, isquiión, fémur izquierdo
PROCEDENCIA
Formación Cerro Fortaleza, Cretácico Superior (Campaniano-Maastrichtiano) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Mendozasaurus neguyelap*

Este taxón, originalmente presentado como un titanosaurio basal estrechamente relacionado a *Malawisaurus*, representa una de las primeras formas de saurópodos para el sector septentrional de la Cuenca Neuquina. Conocido por elementos postcraneos referibles a diferentes ejemplares, en los más recientes trabajos filogenéticos *Mendozasaurus* Gonzalez-Riga, 2003 se recupera generalmente estrechamente relacionado a *Futalognkosaurus*, y como un titanosaurio basal más derivado que *Andesaurus* (Carballido y Sander, 2013), un Lithostrotia más derivado que *Malawisaurus* (Hocknull et al., 2009; Coria et al., 2013), como un litostrotio más derivado que *Dreadnoughtus* y *Notocolossus*, o como un titanosaurio más derivado que *Bonitasaura* (Gallina y Otero, 2015).

TAXÓN
<i>Mendozasaurus neguyelap</i> Gonzalez-Riga, 2003
MATERIAL
Holotipo IANIGLA-PV 065/1-24: 22 vértebras caudales articuladas y 2 arcos hemales.
Paratipo: una vértebra dorsal anterior (IANIGLX-PV066), una placa esternal (IANIGLA-PV067), una escápula (IANIGLA-PV068), un húmero (IANIGLA-PV069), radio y ulna (IANIGLA-PV070/1-Z), 4 metacarpianos (IANIGLA-PV071/1-4), pubis fragmentado (IANIGLA-PV072), fémur y tibia (IANIGLA-PV073/1-2), 2 tibias y fibulas (IANIGLAPV074/1-3), 5 metatarsianos (IANIGLA-PV077/1-5), 2 falanges ungueales (IANIGLA-PV078 y 079), 4 osteodermos (IANIGLA-PV080/1-2, 081 /I-2).
Material referido: 4 vértebras cervicales asociadas (IANIGLA-PV076/1-4) y una vértebra cervical posterior (IANIGLA-PV 084).
PROCEDENCIA
Grupo Neuquén, Formación Portezuelo, Cretácico Superior (Turoniano tardío-Coniaciano) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica y directa

- *Argentinosaurus huinculensis*

El hallazgo de formas de saurópodos de gran tamaño ha permitido desarrollar varias líneas de investigación que apuntan al estudio del gigantismo dentro de Sauropoda, y de sus

implicancias evolutivas (Sander et al., 2004; Sander y Clauss, 2008; Klein et al., 2011; Sander et al., 2011). Por el tamaño de las vértebras, *Argentinosaurus* Bonaparte y Coria, 1993 fue considerado por largo tiempo como el vertebrado terrestre más grande conocido (i.e., considerando el largo de la cabeza a la extremidad de la cola), y por tal razón ha sido objeto de estudios paleoecológicos, paleoetológicos y biomecánicos. Conocido por un esqueleto postcraneano incompleto y parcialmente articulado, *Argentinosaurus* fue formalizado como un representante de Titanosauria, aunque sin un análisis cladístico de soporte. En los análisis más recientes, *Argentinosaurus* se recupera como un representante basal de Titanosauria junto a *Malarguesaurus* en una politomía (Carballido y Sander, 2013), como titanosaurio más basal que *Epachthosaurus* (Poropat et al., 2015; Gonzalez-Riga et al., 2016), o como Lithostrotia más derivado que *Malawisaurus*, *Futalognkosaurus* Calvo et al., 2007, y *Mendozasaurus* (Coria et al., 2013).

TAXÓN
<i>Argentinosaurus huinculensis</i> Bonaparte y Coria, 1993
MATERIAL
Holotipo MCF-PVPH-001: 3 vértebras dorsales anteriores, 3 vértebras dorsales posteriores, sacro fragmentado, costillas, fibula derecha, fragmento proximal de pubis
PROCEDENCIA
Grupo Neuquén, Formacion Huincul, Cretácico Superior (Cenomaniano-Turoniano) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica y directa

- *Bonitasaura salgadoi*

El conjunto de elementos craneanos y postcraneanos procedentes de los niveles superiores de la Fm. Bajo de la Carpa de la Patagonia central permitió formalizar este nuevo taxón del Cretácico Superior. *Bonitasaura* Apestegui, 2004 fue presentado como representante del clado Titanosauria sobre todo por sus caracteres apomórficos de la dentición y de los elementos axiales. Posteriores y más detalladas descripciones del material tipo (Gallina y Apestegui, 2011) recuperaron a *Bonitasaura* como un titanosaurio estrechamente relacionado a Longkosauria (*Mendozasaurus*+*Futalognkosaurus*), mientras que análisis más recientes lo ubican

dentro de Eutitanosauria y estrechamente relacionado a *Notocolossus* (Carballido et al., 2017; Canudo et al., 2018).

TAXÓN
<i>Bonitasaura salgadoi</i> Apesteguiá, 2004
MATERIAL
Holotipo MPCA-300: frontal izquierdo, parietal izquierdo, dentario derecho, dientes, 2 vértebras cervicales, 6 vértebras dorsales, 12 vértebras caudales, 2 arcos hemales, costillas dorsales y cervicales, húmero, radio, 2 metacarpianos, fémur, tibia, 2 metatarsales.
PROCEDENCIA
Grupo Neuquén, Formación Bajo de la Carpa, Cretácico Superior (Santoniano) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica y directa

- *Quetecsaurus rusconii*

El material craneano y postcraneano recientemente recuperado de niveles fluviales de la Fm. Cerro Lisandro, constituye el material tipo del primer taxón de saurópodos registrado por dicha formación del Grupo Neuquén. *Quetecsaurus* Gonzalez Riga y Ortiz, 2014 fue formalizado como representante de Lithostrotia estrechamente relacionado a *Bonitasaura*, fuera del clado Lognkosauria. Análisis recientes lo recuperan como un lognkosaurio estrechamente relacionado a *Futalognkosaurus* (Carballido et al., 2017; Canudo et al., 2018).

TAXÓN
<i>Quetecsaurus rusconii</i> Gonzalez Riga y Ortiz, 2014
MATERIAL
Holotipo UNCUIYO-LD-300: postorbital, 2 dientes, atlas, una vértebra cervical posterior, una vértebra dorsal anterior fragmentada, un centro de vértebra caudal anterior fragmentada, 8 costillas dorsales, un coracoides, un húmero fragmentado, epífisis distales de radio y ulna, y 5 metacarpianos.
PROCEDENCIA
Grupo Neuquén, Formación Cerro Lisandro, Cretácico Superior (Turoniano) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica y directa

- *Patagotitan mayorum*

Numerosos elementos axiales y apendiculares de diferentes individuos, fueron recuperados de la Formación Cerro Barcino y permitieron formalizar este taxón del Cretácico Inferior tardío del centro de la Patagonia. *Patagotitan* Carballido et al., 2017 incluye elementos procedentes de ejemplares de tamaño gigantesco y fue presentado como uno de los titanosaurios más grandes conocidos hasta el momento. Recuperado originariamente como miembro del clado Lognkosauria estrechamente relacionado a *Argentinosaurus*, *Patagotitan* conserva esta relación de parentesco también en análisis más recientes (Canudo et al., 2018).

TAXÓN
<i>Patagotitan mayorum</i> Carballido et al., 2017
MATERIAL
Holotipo MPEF PV 3400: vértebra cervical anterior, 2 vértebras cervicales medias, 3 vértebras dorsales anteriores, 2 vértebras dorsales medias, 2 vértebras dorsales posteriores, 6 vértebras caudales anteriores, 3 arcs hemales, costillas dorsales, ambas placas esternales, complejo escápula-coracoides derecho, ambos pubis, ambos fémures
Paratipo MPEF-PV 3399: 6 vértebras cervicales posteriores, vértebra dorsal anterior, vértebra dorsal media, 2 vértebras dorsales posteriores, vértebra caudal anterior, 16 vértebras caudales posteriores, costillas, arcs hemales, ulna y radio izquierdos, ambos isquiúnes, pubis izquierdo, fémur izquierdo.
Paratipos adicionales: diente MPEF-PV 3372), vértebra caudal posterior (MPEF-PV 3393), 2 húmeros izquierdos (MPEF-PV 3395, 3396), húmero derecho (MPEF-PV 3397), fémur izquierdo (MPEF-PV 3375), fémur derecho (MPEF-PV 3394), 2 fibulas incompletas (MPEF-PV 3391, 3392)
PROCEDENCIA
Formacion Cerro Barcino, Albiano tardio, Cretácico Inferior de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica

- **Lithostrotia** Upchurch et al., 2004

Definición basada en el nodo (node-based): es el clado que reúne a *Malawisaurus dixeyi*, a *Saltasaurus loricatus*, a su ancestro común más reciente, y a todos sus descendientes.

- *Malawisaurus dixeyi*

Este taxón representa uno de las primeras formas de saurópodos descriptas para el continente africano, y, por su osteología, un aporte importante en la reconstrucción de la

evolución y de la anatomía de los titanosaurios tanto a nivel regional como a escala global. *Malawisaurus* Haughton, 1928 fue formalizado a comienzo de siglo XX sobre la base de una vértebra caudal, a la cual se sumaron numerosos elementos craneanos y postcraneanos (Jacobs et al., 1993; Gomani, 1999; Gomani et al., 1999) que han permitido ampliar el conocimiento de su anatomía y afinar el estudio de sus relaciones de parentesco dentro de Sauropoda. En lo análisis filogenéticos más recientes, *Malawisaurus* Haughton, 1928 se recupera generalmente en la base de Lithostrotia (Hocknull et al., 2009; Coria et al., 2013; Poropat et al., 2015; Gonzalez-Riga et al., 2016; Poropat et al., 2016; Mannion et al., 2017), o alternativamente como Eutitanosauria basal (Carballido y Sander, 2013).

TAXÓN
<i>Malawisaurus dixeyi</i> Haughton, 1928
MATERIAL
Holotipo SAM-7405: vértebra caudal anterior Topotipo: pubis derecho, escápula incompleta, y placa esternal Material referido MAL: premaxilar, dentario, dientes, vértebras cervicales, vértebras dorsales, vértebras caudales, placas esternales, isquión
PROCEDENCIA
Grupo Lupata, Miembro superior, Cretácico Inferior (Aptiano) de Africa

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Baurutitan britoi*

Este taxón del Cretácico Superior de Brasil fue formalizado sobre la base de una secuencia de vértebras articuladas, preliminarmente descrita por Powell (1987) como *Titanosaurus* sp. por la articulación procélica en las vértebras caudales. Presentado como miembro de Titanosauridae (Kellner et al., 2005) por su semejanza con *Aeolosaurus*, *Gondwanatitan* y *Alamosaurus*, mas recientes analisis ubican a *Baurutitan* Kellner et al., 2005 como un Lithostrotia basal y estrechamente relacionado a *Malawisaurus* (Carballido et al., 2017; Canudo et al., 2018).

TAXÓN
<i>Baurutitan britoi</i> Kellner et al., 2005
MATERIAL

Holotipo MCT-1490-R: 1 vértebra caudo-sacra, 18 vértebras caudales entre anteriores y medias, 15 arcos hemales.

PROCEDENCIA

Miembro Serra de Galga, Formación Marília, Maastrichtiano de Brasil

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Rapetosaurus krausei*

Rapetosaurus Curry Rogers y Forster, 2001 es conocido por materiales craneanos y postcraneanos asociados y referibles a ejemplares de diferente estadio ontogenético. *Rapetosaurus* fue presentado como un titanosaurio más derivado que *Malawisaurus* y estrechamente relacionado a *Nemegtosaurus*, sin embargo, luego de la ampliación de su osteología (Curry Rogers y Forster, 2004), en los trabajos más recientes se recupera como un Eutitanosauria estrechamente relacionado a *Nemegtosaurus*, *Isisaurus*+*Tapuiasaurus* (Carballido y Sander, 2013), como taxón hermano de *Nemegtosaurus*+*Tapuiasaurus* dentro de Lithostrotia (Poropat et al., 2016), en politomía junto a *Isisaurus* (Jain y Bandyopadhyay, 1997), *Aelosaurus*, *Tapuiasaurus* y *Nemegtosaurus* a la base de Lithostrotia (Mannion et al., 2017).

TAXÓN

***Rapetosaurus krausei* Curry Rogers y Forster, 2001**

MATERIAL

Holotipo UA8698: cráneo incompleto de adulto (maxilar derecho, 8 dientes, maxilar izquierdo, lacrimal derecho, yugal izquierdo, nasal izquierdo y nasal derecho, cuadrado derecho, pterigoideo izquierdo y pterigoideo derecho, basioccipital fragmentado, paraoccipital derecho, dentario izquierdo con 11 dientes, angular izquierdo y angular derecho, surangular derecho y 5 dientes asociados

Material referido FMNH-PR-2184-2192/2194/2196/2197/2209/2210: exoccipital/opistótico derecho, supraoccipital derecho, laterosfenoides derecho, prefrontal derecho y frontal derecho, prefrontal derecho, surangular izquierdo, parietal derecho, escamoso izquierdo, cuadrado derecho, pterigoideo izquierdo, exoccipital/opistótico derecho, angular derecha, 3 dientes, basioccipital, basiesfenoideo y paraesfenoideo; esqueleto juvenil casi completo; 2 centros de vértebras caudales medias

PROCEDENCIA

Formación Maevarano, Miembro Anemalemba, Cretácico Superior (Maastrichtiano) de Madagascar

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Trigonosaurus pricei*

El desarrollo sistemático de proyectos de investigación inherentes el estudio de la fauna de dinosaurios del Cretácico de Brasil ha permitido enriquecer un registro fósil de saurópodos escaso y representado por elementos inéditos y aislados. Este taxón representa uno de las primeras formas de titanosaurios descritas para el Cretácico Tardío de Brasil, y aporta nuevos datos sobre una diversidad de saurópodos probablemente mucho más amplia que la sospechada (Campos et al., 2005). *Trigonosaurus* Campos et al., 2005 está compuesto principalmente por elementos axiales y fue originalmente descrito como un representante del clado Titanosauridae, aunque sin un análisis cladístico de soporte. En los análisis cladísticos más recientes, *Trigonosaurus* se recupera como titanosaurio derivado fuera de Saltosauridae (Carballido y Sander, 2013), como taxón hermano de Saltosaurinae (Poropat et al., 2015; Gonzalez-Riga et al., 2016), o como un litostrotio más derivado que *Isisaurus* (Jain y Bandyopadhyay, 1997) y estrechamente relacionado a *Maxakalisaurus* y *Tapuiasaurus* (Bandeira et al., 2016).

TAXÓN
<i>Trigonosaurus pricei</i> Campos et al., 2005
MATERIAL
Holotipo MCT 1488-R:5 vértebras cervicales, 10 vértebras dorsales, sacro completo, ilion
Paratipo (MCT 1719-R): 10 vértebras caudales
PROCEDENCIA
Formación Marilia, Cretácico Superior (Maastrichtiano) de Brasil

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Isisaurus colberti*

Este taxón del Cretácico Tardío de India representa una de las formas mejor representadas y más completas en un registro fósil de saurópodos escaso y representado generalmente por elementos aislados y/o incompletos (Wilson y Upchurch, 2003). Originalmente asociado al género *Titanosaurus* (*T. colberti* (Lydeker, 1877)), el esqueleto postcraneano parcialmente articulado procedente de los niveles de la Fm. Lameta fue

objeto de una detallada revisión osteológica y taxonómica que resultó en la formalización del taxón *Isisaurus* (Jain y Bandyopadhyay, 1997) y su recuperación entre las formas derivadas de Titanosauria (Wilson y Upchurch, 2003). En los análisis cladísticos más recientes, la posición de *Isisaurus* (Jain y Bandyopadhyay, 1997) es ambigua, aunque generalmente dentro del clado Titanosauria. En Carballido y Sander (2013) se recupera entre los Eutitanosauria, en una posición más derivada que *Nemegtosaurus* y *Rapetosaurus* respectivamente, mientras por Poropat y colaboradores (2016) representaría el taxón hermano de Saltosauridae. Por otro lado, otros autores recuperan a *Isisaurus* (Jain y Bandyopadhyay, 1997) como Lithostrotia, en una politomía junto a *Aeolosaurus*, *Tapuiasaurus*, *Rapetosaurus*, y *Nemegtosaurus* (Mannion et al., 2017) o a *Rapetosaurus* (Lacovara et al., 2014), o como grupo hermano de Saltosauridae junto con *Rapetosaurus* (Gonzalez-Riga et al., 2016).

TAXÓN
<i>Isisaurus colberti</i> (Jain y Bandyopadhyay, 1997)
MATERIAL
Holotipo ISIR-335/1-65: 9 vértebras cervicales, 7 vértebras dorsales, 14 costillas, 6 vértebras sacras, costillas sacras, 16 vértebras caudales, 9 arcos hemales, escápula izquierda, coracoides izquierdo, húmero izquierdo, ulna izquierda, iliones, pubis izquierdo y derecho, isquión derecho
PROCEDENCIA
Formación Lameta, Cretácico Superior (Maastrichtiano) de India

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Alamosaurus sanjuanensis*

Este taxón del Cretácico Tardío de EE.UU. es una de las formas mejor representadas y más estudiadas dentro del registro de saurópodos para el Cretácico de América del Norte, tanto por su anatomía como por su importancia en la reconstrucción de la evolución paleobiogeográfica del clado a escala global. Formalizado originalmente sobre la base de elementos apendiculares, *Alamosaurus* Gilmore, 1922 es actualmente conocido por numerosos materiales de diferentes ejemplares de distintos sitios sincrónicos. Históricamente considerada una forma derivada de Titanosauria (Wilson, 2002), en los análisis filogenéticos más recientes *Alamosaurus* se recupera como un Eutitanosauria derivado, más basal que el clado *Opisthocoelicaudia*+Saltosaurinae (Carballido y Sander,

2013), un Saltosauridae derivado y taxón hermano de *Jiangshanosaurus* (Poropat et al., 2015; Poropat et al., 2016; Mannion et al., 2017), como taxón hermano de *Opisthocoelicaudia* (Lü et al., 2007; Hocknull et al., 2009; Gonzalez-Riga et al., 2009; Coria et al., 2013; Gallina y Otero, 2015), como taxón hermano de los Saltosaurini (D’Emic et al., 2016), como un Saltosauridae basal (Gonzalez-Riga et al., 2016), y como taxón hermano de *Saltasaurus* (Lü et al., 2014). En el contexto de esta tesis, *Alamosaurus* Gilmore, 1922 se considera preliminarmente como un representante de Lithostrotia.

TAXÓN
<i>Alamosaurus sanjuanensis</i> Gilmore, 1922
MATERIAL
Holotipo (USNM 10486): escápula derecha Paratipo(USNM 10487): isquiión derecho Material referido (USNM 15560): serie de vértebras caudales casi completa, miembro anterior derecho, placas esternales, isquiiones; varios dientes aislados (UNM FKK-029 y 034); vértebras sacras (PMU.R.280); ejemplar juvenil con restos de vértebras cervicales y dorsales, y elementos apendiculares (TMM 43621-1).
PROCEDENCIA
Formacion Kirtland, Fm. Picacho, Fm. North Horn, Fm. Javelina, Black Peaks, Cretácico Superior (Maastrichtiano) de Estados Unidos de América del Norte

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Nemegtosaurus mongoliensis*

De la Fm. Nemegt de Mongolia proceden dos de los taxones más estudiados entre los saurópodos, *Opisthocoelicaudia* Borsuk-Byalinicka, 1977 y *Nemegtosaurus* Nowinski, 1971, tanto por sus estados de preservación como por sus grandes aportes al estudio de la anatomía comparada craneana y postcraneana, respectivamente. Sin embargo, por la procedencia estratigráfica sincrónica y la falta de elementos de comparación directa, las dos formas fueron históricamente objetos de debate sobre una probable sinonimia, como demuestran los recientes trabajos sobre nuevos hallazgos desde la Formación Nemegt (Currie et al., 2018; Averianov y Lopatin, 2019). Aunque originalmente descritos como representantes de los clados Camarasauridae y Dicraeosauridae respectivamente, en los análisis cladísticos más recientes ambas formas se recuperan como titanosaurios derivados muy estrechamente relacionados. Sin entrar en discusiones sobre la eventual

sinonimia con *Opisthocoelicaudia*, *Nemegtosaurus* fue formalizado sobre la base de elementos craneanos y, en los más recientes análisis cladísticos, se recuperó como Lithostrotia basal estrechamente relacionado a *Tapuiasaurus* Zaher et al., 2011 (Poropat et al., 2015), en politomia junto a *Aeolosaurus*, *Rapetosaurus*, *Tapuiasaurus* e *Isisaurus* (Jain y Bandyopadhyay, 1997) dentro de Lithostrotia (Mannion et al., 2017), o como Eutitanosauria más basal que *Rapetosaurus* y *Isisaurus*+*Tapuiasaurus* (Carballido y Sander, 2013). La descripción detallada de los materiales postcraneanos recuperados desde las excavaciones originales, permitirán ampliar el conocimiento morfológico de *Nemegtosaurus* y aclarar su validez taxonómica para un mejor entendimiento de su relaciones de parentesco dentro de Titanosauria.

TAXÓN
<i>Nemegtosaurus mongoliensis</i> Nowinski, 1971
MATERIAL
Holotipo MGD-I-9 y MPC-D100/413 (sensu Currie et al., 2018): cráneo completo (falta margen dorsal de la region narial y paladar medio), mandíbulas derecha y izquierda, sin articular y prearticular, centro de vértebra caudal, fémur, tibia, fibula, y astrágalo derechos, falange ungueal de pie derecho
Material referido MPC-D100/402 (sensu Maryańska, 2000): cráneo casi completo con ambos dentarios
PROCEDENCIA
Formación Nemegt, Cretácico Superior (Maastrichtiano medio) de Mongolia

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Opisthocoelicaudia skarzynskii*

Conocido por un esqueleto apendicular casi completo y en su mayoría articulado, *Opisthocoelicaudia* Borsuk-Byalinicka, 1977 es uno de los saurópodos asiáticos mejor representados y estudiados, cuya publicación representa una de las primeras y más completas monografías sobre el estudio de la anatomía de saurópodos, y todavía hoy uno de los mejores ejemplos de descripciones morfológicas e interpretaciones biomecánicas en la literatura de la paleontología de vertebrados. Originalmente interpretado como un representante del clado Camarasauridae, en los más recientes análisis filogenéticos este taxón del Cretácico Tardío de Mongolia se recupera generalmente como un Saltasauridae basal estrechamente relacionado a *Alamosaurus* (Wilson, 2002; Lacovara et al., 2014;

Poropat et al., 2016; Wilson et al., 2016), o alternativamente como un *Lithostrotia* más derivado que *Saltasaurus* (Mannion et al., 2017).

TAXÓN
<i>Opisthocoelicaudia skarzynskii</i> Borsuk-Byalinicka, 1977
MATERIAL
Holotipo ZPAL-MgD1-48: 11 vértebras dorsales, 6 vértebras sacras, 34 vértebras caudales, arcos hemales, metacarpianos I—III, escápulas, coracoides, placas esternales, húmeros, ulnas, radios, fémures, tibias, fibulas, metatarsianos I-II-IV, falanges, Material referido ZPAL-MgD1-25c: escápula y coracoides (J)
PROCEDENCIA
Formacion Nemegt, Cretácico Superior (Campaniano-Maastrichtiano) de Mongolia

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Neuquensaurus australis*

El material tipo de *Neuquensaurus* (Lydeker, 1893) está compuesto por una secuencia caudal originalmente utilizada para describir una de las primeras formas de saurópodos procedentes del Cretácico de Patagonia, *Titanosaurus australis* (Lydeker, 1893). Las revisiones posteriores de los materiales referidos (Huene, 1929; Bonaparte y Gasparini, 1978; Upchurch y Wilson, 2003; Powell, 1986, 2003; McIntosh, 1990; Salgado et al., 2005), permitieron reconsiderar su sistemática, proponiéndose el género *Neuquensaurus* (Lydeker, 1893) (Powell, 1986). Este taxón se caracteriza por su tamaño relativamente reducido y sus peculiares adaptaciones morfológicas, sobre todo a nivel de los elementos apendiculares, que lo destacan de los típicos patrones de Sauropoda (Otero, 2010). En términos filogenéticos, *Neuquensaurus* (Lydeker, 1893) se recupera históricamente entre los representantes más derivados del clado Titanosauria (Salgado et al., 1997; Wilson, 2002; Wilson y Upchurch, 2003; Lacovara et al., 2014; Lü et al., 2014; Wilson et al., 2016; Mannion et al., 2017), y su estudio resulta fundamental a fin de reconstruir la etapa más reciente de la historia evolutiva de Saltosauridae.

TAXÓN
<i>Neuquensaurus australis</i> (Lydeker, 1893)
MATERIAL

Holotipo MLP–Ly 1/2/3/4/5/6 (“*Titanosaurus*” *australis* Lydekker, 1893): vértebras caudales.

Lectotipo MLP–CS 1094, MLP–CS 1095, MLP–CS 1171, y MLP–CS 1480: ulna izquierda, ulna derecha, radio izquierdo, fémur izquierdo.

Material referido: una vértebra cervical posterior (MCS-5/17), 6 vértebras dorsales medias y posteriores (MCS-5/18-23), un sacro articulado con los dos iliones (MCS-5/16), 15 vértebras caudales (MCS-5/1-15), un isquiión izquierdo (MCS-5/24), ambos fémures (MCS-5/27-28), tibia derecha (MCS-5/25), fibula derecha (MCS-5/26), astrágalo derecho (MCS-5/29), 3 arcos hemales (MCS-5/30- 32), 2 osteodermos (MCS-5/33 y 34) y fragmentos de costillas; un fémur derecho (MCS-9), una tibia derecha (MCS-6), un húmero derecho (MCS-8) y un metatarsiano (MCS-10).

PROCEDENCIA

Grupo Neuquén, Formación Anacleto, Cretácico Superior (Campaniano inferior) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Saltasaurus loricatus*

El hallazgo de este saurópodo de mediano tamaño representó no solamente el primer registro de saurópodos del Cretácico de Argentina extra-Patagonia, sino que también, y sobre todo, la primera evidencia de un titanosaurio con osteodermos asociados a un esqueleto postcraniano parcialmente articulado. Conocido por elementos craneanos, axiales y apendiculares referibles por los menos a cinco ejemplares, *Saltasaurus* Bonaparte y Powell, 1980 representa uno de los taxones más derivados del clado Sauropoda (Wilson, 2002; Upchurch et al., 2004). Aunque considerado representante natural del “crown-clade” Saltosauridae, en los análisis más recientes *Saltasaurus* puede variar en sus relaciones directas de parentesco, recuperándose como taxón hermano de *Neuquensaurus* (Lydekker, 1893) (Carballido y Sander, 2013; Lacovara et al., 2014; Gonzalez-Riga et al., 2016), como taxón hermano del grupo *Opisthocoelicaudia* y *Jiangshanosaurus*+*Alamosaurus* (Poropat et al., 2015; Mannion et al., 2017), o como forma más derivada que *Opisthocoelicaudia* y *Alamosaurus* (D’Emic et al., 2016).

TAXÓN

***Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell, 1980**

MATERIAL

Holotipo PVL 4017-22: sacro completo y fusionado a ambos iliones

Material referido PVL. 4017 y CNS-V 10.023 y CNS 10.024: restos de por lo menos 5 individuos entre los cuales se reconocen 3 cráneos incompletos, un axis, 14 vértebras cervicales, 20 vértebras dorsales, 3 sacros, 26 vértebras caudales, 4 escápulas, 3 coracoides, 4 placas esternales, 10 húmeros, 5 ulnas, 4 radios, 5 metacarpianos, 5 iliones, 4 pubis, 2 isquiónes, 5 fémures, 5 tibias, 4 fibulas, 7 metatarsianos, 6 placas dérmicas, huesos dérmicos asociados. Por mayor detalle ver: Powell, 1992 y Powell, 2003.

PROCEDENCIA

Formación Lecho, Cretácico Superior (Campaniano-Maastrichtiano) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Lusotitan atalaiensis*

Formalmente publicado como '*Brachiosaurus*' *atalaiensis* sobre la base de materiales procedentes de diferentes sitios de la Formación Lourinha (Lapparent y Zbyszewski, 1957), esta forma del Jurásico de Europa fue considerada de validez taxonomica dudosa por falta de definición de los materiales tipo y de diagnosis. Estudios posteriores (Antunes y Mateus, 2003; Mannion et al., 2013) permitieron formalizar *Lusotitan* (Lapparent y Zbyszewski, 1957) como taxón válido y recuperarlo como integrante de la familia Brachiosauridae, más derivado que *Vouivria* Mannion et al., 2017 y más basal que *Giraffatitan* (Janensch, 1914). Análisis más recientes concuerdan con estas configuraciones (Poropat et al., 2016; Mannion et al., 2017).

TAXÓN

***Lusotitan atalaiensis* (Lapparent y Zbyszewski, 1957)**

MATERIAL

Lectotype MG 4798, 4801–4810, 4938, 4944, 4950, 4952, 4958, 4964–4966, 4981, 4982, 4985, 8807, 8793–8795: 2 vértebras cervicales anteriores, un centro y una arco de vértebra dorsal anterior, un centro de vértebra dorsal medio-posterior, un espina neural de vértebra dorsal posterior, 21 vértebras caudales, fragmentos de costillas dorsales, una costilla sacra, 12 arcos hemales, porción distal de escápula, fragmentos de placa esternal, porción proximal de húmero izquierdo y derecho, radio derecho, porción distal de radio izquierdo, porción proximal de ulna derecha, porción

posterior del ilion izquierdo, un pubis izquierdo, un isquión izquierdo, una tibia izquierda, porción proximal de fíbula izquierda, astragalo izquierdo.

PROCEDENCIA

Formación Lourinha, Miembro Sobral, Jurásico Superior (Kimmeridgian superior–Titoniano inferior) de Europa (Portugal)

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Tapuiasaurus macedoi*

El registro de materiales craneanos de titanosaurios asociados a elementos postcraneanos es escaso, especialmente por las formas del Cretácico Inferior (Wilson et al., 2016). En este contexto, el cráneo prácticamente completo de *Tapuiasaurus* Zaher et al., 2011, taxón del Aptiano de Brasil conocido también por elementos axiales y apendiculares en buen estado de preservación, representa un hallazgo muy valioso para el estudio de la anatomía comparada dentro del clado Titanosauria. Originalmente descrito como forma derivada de Lithostrotia estrechamente relacionada a *Rapetosaurus* (Zaher et al., 2011), en los análisis más recientes *Tapuiasaurus* Zaher et al., 2011 fue recuperado como Eutitanosauria más derivado que *Rapetosaurus* y taxón hermano de *Isisaurus* (Jain y Bandyopadhyay, 1997) (Carballido y Sander, 2013), como taxón hermano de *Nemegtosaurus* dentro de Lithostrotia (Poropat et al., 2016), junto a *Isisaurus* (Jain y Bandyopadhyay, 1997), *Aeolosaurus*, *Nemegtosaurus*, *Rapetosaurus* en una politomía a la base de Lithostrotia, o como taxón hermano de Saltosauridae (Lacovara et al., 2014). Sin embargo, el debate sobre la posición filogenética de *Tapuiasaurus* y sus posibles sesgos debidos al peso de la codificación de sus caracteres craneanos en un muy escaso registro fósil, fueron discutidos en un reciente restudio del material craneano (Wilson et al., 2016), a cabo del cual se recuperó a *Tapuiasaurus* como un titanosaurio basal estrechamente relacionado a *Malawisaurus*, *Phuwiangosaurus* y *Tangvayosaurus*.

TAXÓN

Tapuiasaurus macedoi Zaher et al., 2011

MATERIAL

MZSP-PV 807: cráneo, aparato hioideo, atlas, axis, 5 vértebras cervicales, 5 vértebras dorsales, costillas, coracoides derecho, placa esternal izquierda, húmero derecho, radio izquierdo, ulna, fíbula izquierda y metacarpianos, fémur y pie derecha completo

PROCEDENCIA**Formación Quirico, Cretácico Inferior (Aptiano) de Brasil**

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Supersaurus vivianae*

Este taxón del Jurásico de EE.UU. fue formalizado sobre la base de elementos postcraneanos, aunque sin una adecuada diagnosis y una precisa atribución filogenética. Por eso, *Supersaurus* Jensen, 1985 estuvo en el centro de debates sobre su validez y definición taxonómica (McIntosh, 1990; Curtice et al., 1996), siendo referido al género *Barosaurus* (McIntosh, 2005; Glut, 1997), puesto en sinonimia con *Ultrasaurus* (Curtice et al., 1996) o considerado como *nomen dubium* (Gillette, 1994). Además de las incertidumbres taxonómicas, existen también problemáticas sobre la composición osteológica del material tipo, en cuanto la presencia de numerosos elementos esqueléticos desarticulados referibles a diferentes taxones de saurópodos dificultó su asignación al género *Supersaurus*. Por estos aspectos *Supersaurus* fue históricamente poco considerado en los análisis cladísticos y fue recientemente objeto de unas revisiones osteológicas y filogenéticas que permitieron aclarar su validez taxonómica y su posición filogenética dentro del clado Diplocoidea. En los trabajos más recientes, *Supersaurus* se recupera como diplodócido estrechamente relacionado a *Apatosurus* (Lovelace et al., 2007), como diplodócido basal más derivado que *Apatosaurus* Marsh, 1877 (Whitlock et al., 2011), o como taxón hermano de *Dinheirosaurus* Bonaparte y Mateus, 1999 a la base de Diplodocidae (Mannion et al., 2012). En la revisión taxonómica y filogenética de Diplodocidae realizada por Tschopp et al. (2015) *Supersaurus* se ubica dentro de la subfamilia Diplodocinae como taxón hermano de *Dinheirosaurus*, en posición más derivada que *Tornieria* y más basal que *Leinkupal*.

TAXÓN

Supersaurus vivianae Jensen, 1985

MATERIAL

Holotipo BYU 12962: escápula y coracoides izquierdos

Material referido BYU 4503, 4839, 9024-25, 9044-45, 9085, 10612, 12424, 12555, 12639, 12819, 12861, 12946, 13016, 13018, 13981, 16679, 17462: vértebra cervical media, vértebra dorsal, vértebra dorsal posterior, 4 vértebras caudales, 2 caudales anteriores, 5 vértebras caudales medias, escápula y coracoides izquierdos, ilion

izquierdo, 4 vértebras sacras, isquion derecho, isquión izquierdo, pubis derecho, cinturón pélvico y sacro completos, escápula y coracoides derechos

WDC DMJ-021: 10 vértebras cervicales, 5 vértebras dorsales, vértebras sacras fragmentadas, vértebras caudales incompletas

PROCEDENCIA

Formación Morrison, Nivel medio, Jurásico Superior (Kimmeridgiano tardío-Titoniano temprano) de Estados Unidos

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Leinkupal laticaudata*

En Gondwana, el registro fósil de Diplodocidae para el Cretácico es escaso, y limitado al continente africano. Por eso, este taxón procedente del Cretácico Inferior de la Cuenca Neuquina representa no solo el primer registro de diplodócido para América del Sur, sino que también el registro más reciente para el clado. El material tipo de *Leinkupal* Apestegui et al., 2014 es muy fragmentario e incompleto, sin embargo, preservó caracteres sinapomórficos que permitieron recuperarlo como taxón hermano de *Tornieria* de la subfamilia Diplodocinae (Gallina et al., 2014). En la reciente revisión de la familia Diplodocidae (Tschopp et al., 2015), el taxón de Argentina se ubica dentro de Diplodocinae, en posición más basal que *Diplodocus* y *Katapultosaurus*.

TAXÓN

***Leinkupal laticaudata* Apestegui et al., 2014**

MATERIAL

Holotipo MMCH-Pv-63-1: una vértebra caudal anterior

Paratipo: 2 vértebras cervicales anteriores (MMCH-Pv 63-2/3), una vértebra cervical posterior (MMCH-Pv 63-4), una vértebra dorsal anterior (MMCH-Pv 63-5), una vértebra caudal anterior (MMCH-Pv 63-6), y 2 vértebras caudales medias (MMCH-Pv 63-7/8).

PROCEDENCIA

Formación Bajada Colorada, Cretácico Inferior (Berriasiano-Valanginiano) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica y directa

- *Dinheirosaurus lourinhanensis*

El registro fósil de diplodocoideos para Europa es muy escaso, sobre todo considerando la variedad de forma procedentes de África y ambas américas (Mannion et al., 2012). Por eso, *Dinheirosaurus* Bonaparte y Mateus, 1999 representa un importante aporte a la diversidad morfológica y taxonómica del clado, a fin de reconstruir la historia evolutiva del clado durante el Jurásico-Cretácico. Este taxón del Jurásico Superior de Portugal se conoce por un esqueleto postcraneano parcialmente articulado y fue originalmente formalizado como representante del clado Diplodocidae (Bonaparte y Mateus, 1999). Por la falta de caracteres apomorficos en su diagnosis original que permitieran su distinción de otros Flagellicaudata, *Dinheirosaurus* fue considerado como Diplodocidae *incerta sedis* por Wilson (2002) y Upchurch et al. (2004). En Rauhut et al. (2005), este taxón de Portugal se recupera dentro Diplodocidae junto en politomia con *Tornieria*, *Diplodocus* y *Barosaurus*, mientras por Withlock y colaboradores (2011), se ubica en politomia con *Tornieria* a la base de Diplodocidae. En un reciente reestudio del taxón, Mannion y colaboradores (2012) proponen una revisión de la diagnosis y recuperan a *Dinheirosaurus*, 1999 dentro de Diplodocidae, como taxón hermano de *Supersaurus* y más estrechaente relacionado a los Diplodocinae que a *Apatosaurus*. En la revisión del clado Diplodocidae (Tschopp et al., 2015), *Dinheirosaurus lourinhasaurus* se ubica dentro de la subfamilia Diplodocinae, como taxón hermano de *Supersaurus vivianae*, y en posición más derivada que *Tornieria*.

TAXÓN
<i>Dinheirosaurus lourinhanensis</i> Bonaparte y Mateus, 1999
MATERIAL
Holotipo ML-414: 2 vértebras cervicales, 9 vértebras dorsales articuladas, diapófisis de vértebra dorsal, centro caudal, centros vértebrales incompletos, costillas dorsales, porción distal de pubis, gastrolitos
PROCEDENCIA
Formación Lourinha, Miembro Amoreira-Porto Novo, Jurásico Superior (Kimmeridgiano–Titoniano inferior)

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Huanghetitan*

Originalmente presentado como un Titanosauriformes más derivado que *Brachiosaurus* pero afuera de Somphospondyli, en los mas recientes analisis filogenéticos *H.*

liujiaxiaensis You et al., 2006 se recupera de forma parecida en Hocknull y colaboradores (2009), mientras como un representante basal de Euhelopodidae junto a *Australodocus* (Poropat et al., 2016), un Somphospondili derivado más derivado que *Wintonotitan* y *Ruyangosaurus* pero afuera de Titanosauria (Poropat et al., 2015), o a la base de Titanosauria en una politomia junto a *Andesaurus*, *Ruyangosaurus*, *Wintonotitan*, y *H. ruyangensis* (Mannion et al., 2017). Por otro lado, *H. ruyangensis* representa otra especie de saurópodo de gran tamaño referida al genero *Huanghetitan* sobre la base de similitudes morfológicas con el esqueleto axial de *H. liujiaxiaensis*. Formalizado como un Titanosauriformes basal más derivado que *Brachiosaurus* y estrechamente relacionado a *Euhelopus* (Wiman, 1929), *H. ruyangensis* Lü et al., 2007 se recupera en los más recientes trabajos como un Somphospondyli derivado afuera de Titanosauria (Poropat et al., 2015), un titanosaurio basal junto en una politomia a *Andesaurus*, *Ruyangosaurus*, *Wintonotitan*, y *H. liujiaxiaensis* (Mannion et al., 2017), o como un Euhelopodidae basal junto a *Fusuisaurus* (Poropat et al., 2016).

TAXÓN
<i>Huanghetitan liujiaxiaensis</i> You et al., 2006
MATERIAL
Holotipo GSLTZP02-001: sacro, vértebra caudal anterior, vértebra caudal media, chevron fragmentado, costilla cervical, escápula izquierda, coracoides izquierdo
PROCEDENCIA
Grupo Hekou, Cretácico Inferior (Aptiano) de China

Modalidad de consulta: bibliográfica

TAXÓN
<i>Huanghetitan ruyangensis</i> Lü et al., 2007
MATERIAL
Holotipo 41HIII-000: 6 vértebras sacras, 10 vértebras caudales anteriores, arcos hemales, costillas dorsales, un isquión incompleto
PROCEDENCIA
Formación Mangchuan, Cretácico Superior (Cenomaniano-Santoniano) de China

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Yunmenglong ruyangensis*

Esta forma del Cretácico Inferior de China es conocida por elementos postcraneos asociados y fue publicada originalmente como representante basal del clado Somphospondyli, estrechamente relacionada a *Erketu* y *Qiaowanlong*. Alternativamente, Lü y colaboradores (2014) recuperan a *Yunmenglong* como somphospóndilo derivado y taxón hermano de *Daxiatitan*.

TAXÓN
<i>Yunmenglong ruyangensis</i> Lü et al., 2013
MATERIAL
Holotipo 41-HIII-0006: 7 vértebras cervicales anteriores articuladas, 2 vértebras cervicales posteriores, vértebra dorsal, 4 caudales anteriores, fémur derecho
PROCEDENCIA
Formacion Haoling, Cretácico Inferior (Aptiano-Albiano) de China

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Angolatitan adamastor*

Teniendo en cuenta el registro fósil de Sauropoda para el Africa subsahariana, particularmente escaso durante el Cretácico, *Angolatitan* Mateus et al., 2011 recubre un rol importante para la reconstrucción de la diversidad de saurópodos para este sector del continente gondwánico. Formalizado sobre la base de elementos apendiculares, *Angolatitan* fue presentado como un somfospóndilo basal más derivado que *Brachiosaurus*. En los análisis filogenéticos mas recientes, la posición de *Angolatitan* es incierta dentro de Titanosauriformes, ubicándose como Titanosauria basal por Poropat y colaboradores (2016), y como Somphospondili derivado estrechamente relacionado a *Chubutisaurus* y *Tastavinsaurus* por Mannion y colaboradores (2017).

TAXÓN
<i>Angolatitan adamastor</i> Mateus et al., 2011
MATERIAL
Holotipo MGUAN-PA-003: escápula, húmero, ulna, radio, metacarpiano I-III-IV
PROCEDENCIA

Formación Itombe, Cretácico Superior, Turoniano superior de África (Angola)

Modalidad de consulta: bibliográfica

- *Choconsaurus baileywillisi*

Los materiales craneanos y postcraneanos parcialmente articulados procedentes de niveles inferiores de la Fm. Huincul permitieron formalizar la creación de este nuevo taxón del Cretácico Superior de Patagonia. Simón y colegas (2017) recuperaron a *Choconsaurus* Simón et al., 2017 como representante derivado del clado Titanosauria, estrechamente relacionado a *Malarguesaurus* pero fuera de Eutitanosauria. En esta tesis se presenta una codificación inédita de este nuevo taxón sobre la base de consultas directas de los materiales tipo.

TAXÓN
<i>Choconsaurus baileywillisi</i> Simón et al., 2017
MATERIAL
Holotipo MMCH-Pv-44: vértebras dorsales, escápula, coracoides y placa esternal derechas, metacarpianos.
Paratipo MMCH-Pv-80-112 y MUCPv-244/1-4: premaxilla izquierda, dentario derecho, 6 dientes, vértebras cervicales anterior y media, vértebra cervical posterior, costillas dorsales, vértebra caudal anterior, vértebra caudal media, vértebras medio-posteriores, arco hemal.
PROCEDENCIA
Grupo Neuquén, Formación Huincul, Cretácico Superior (Cenomanian-Turoniano) de Argentina

Modalidad de consulta: bibliográfica y directa

- *Agustinia ligabuei*

TAXÓN
<i>Agustinia ligabuei</i> Bonaparte, 1999
MATERIAL
Holotipo MCF-PVPH-110: 22 espinas neurales incompletas de vértebras dorsales posteriores, sacras, y caudales anteriores, 7 fragmentos de costillas dorsales, un fragmento de costilla cervical, fragmento de lámina del ilion, tibia y fíbula derechas, metatarsianos derechos.

PROCEDENCIA

Grupo Neuquén, Formación Lohan Cura, Miembro Cullin Grande, Albiano de Argentina

Modalidad de consulta: directa

- *Ligabuesaurus leanzai*

TAXÓN

Ligabuesaurus leanzai Bonaparte et al., 2006

MATERIAL

Holotipo: 10 dientes maxilares MCF-PVPH-233/01, una vértebra cervical media MCF-PVPH-261/16, dos vértebras cervicales posteriores MCF-PVPH-261/01-02, vértebra cervical posterior MCH-PVPH-233/02, una vértebra dorsal anterior MCF-PVPH-233/03, dos vértebras dorsales medio-posteriores articuladas MCF-PVPH-233/04-05, dos vértebras dorsales posteriores articuladas MCF-PVPH-233/06-07, una costilla dorsal incompleta MCF-PVPH-261/17, una vértebra caudal anterior MCF-PVPH-261/15, una escapula izquierda MCF-PVPH-233/08, una escapula derecha MCF-PVPH-233/09, un coracoides izquierdo MCF-PVPH-261/05, un coracoides derecho MCF-PVPH-261/06, un húmero izquierdo MCF-PVPH-233/10, una epífisis proximal de húmero derecho MCF-PVPH-233/11, una epífisis distal de húmero derecho MCF-PVPH-233/12, una epífisis distal de radio? MCF-PVPH-261/07, un metacarpiano II derecho MCF-PVPH-233/13, un metacarpiano III derecho MCF-PVPH-233/14, una epífisis distal de metacarpiano II izquierdo MCF-PVPH-233/15, una epífisis distal de metacarpiano IV izquierdo MCF-PVPH-233/16, un íleo izquierdo MCF-PVPH-261/08, un pubis izquierdo incompleto MCF-PVPH-261/09, un pubis derecho incompleto MCF-PVPH-261/10, epífisis distal de pubis derecho MCF-PVPH-261/11, un fémur derecho incompleto MCF-PVPH-233/17, un fémur izquierdo completo MCF-PVPH-261/12, una tibia derecha MCF-PVPH-233/18, una epífisis proximal de tibia izquierda MCF-PVPH-261/13, una fíbula derecha MCF-PVPH-233/19, una epífisis proximal de fíbula izquierda MCF-PVPH-261/14, un astrágalo derecho MCF-PVPH-233/20, un pie derecho articulado con los cinco metatarsianos y tres falanges MCF-PVPH-233/21-28.

Material referido: ejemplar de la excavación n°3 compuesto por elementos axiales y apendiculares parcialmente asociados y compuesto por dos vértebras cervicales

posteriores MCF-PVPH-228/01-02, una vértebra dorsal anterior aislada MCF-PVPH-908, dos vértebras dorsales medio-posteriores articuladas MCF-PVPH-228/03-04, seis costillas dorsales MCF-PVPH-228/05-10, una escapula dx MCF-PVPH-228/11; un diente aislado MCF-PVPH-744.

PROCEDENCIA

Grupo Neuquén, Formación Lohan Cura, Miembro Cullin Grande, Albiano de Argentina

Modalidad de consulta: directa

3. Lista de caracteres

LISTA DE CARACTERES		
CARACTERES N°	REFERENCIA BIBLIOGRAFICA	PAGINA
Ca. 1-413	Canudo et al., 2018	465-521
Ca. 414-458	Mannion et al., 2017	521-527
Ca. 459-465	Tschopp et al., 2015	527-528
Ca. 466	Pol y Powell, 2007	528
Ca. 467	Bonnan, 2005	529
Ca. 468	D'Emic et al., 2016	530
Ca. 469-471	Caracteres nuevos	531-533

• **CRÁNEO**

1. Proceso posterolateral del premaxilar y proceso lateral del maxilar, forma:

(0) sin contacto medio;

(1) con contacto medio formando una marcada depresión narial, foramen subnarial no visible (Canudo et al., 2018).

2. Premaxilar, forma margen anterior:

(0) sin escalón;

(1) con un marcado y corto escalón;

(2) con un marcado y largo escalón (Canudo et al., 2018).

3. Premaxilar, forma del proceso ascendente en vista lateral:

(0) convexo;

(1) cóncavo con una larga proyección dorsal;

(2) sub-rectilíneo y dirigido posterodorsalmente (Canudo et al., 2018).

4. Premaxilar, superficie externa:

(0) sin surcos vasculares rientados anteroventralmente y originados desde una abertura del contacto maxilar

(1) surcos vasculares presentes (Canudo et al., 2018)

5. Premaxilar-maxilar, forma sutura:

(0) plana;

(1) torcida, de aspecto sinusoidal en vista lateral (Canudo et al., 2018).

6. Premaxilar, corto proceso premaxilar, a forma de dedo, orientado verticalmente en proximidad del vértice anteromediano de la narina externa:

(0) ausente;

(1) presente. (Canudo et al., 2018)

7. Margen maxilar de la narina externa, longitud:

(0) corto, con una contribución menor a 1/4 del perímetro narial;

(1) largo, mayor de un 1/3 del perímetro narial. (Canudo et al., 2018)

8. Maxilar, foramen anterior a la fenestra preantorbital:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

9. Fenestra preantorbital amplia y abierta lateralmente:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

10. Foramen subnarial y foramen maxilar exterior, posición:

(0) bien separados uno del otro;

(1) separados por un delgado tabique (Canudo et al., 2018)

11. Fenestra antorbital:

(0) más corta que el diámetro máximo de la órbita, menor del 85% de la órbita;

(1) similar al máximo diámetro de la órbita, mayor al 85% del tamaño de la órbita (Canudo et al., 2018)

12. Fenestra antorbital, forma del margen dorsal:

- (0) recta o convexa;
- (1) cóncava (Canudo et al., 2018).

13. Fosa antorbital:

- (0) presente;
- (1) ausente (Canudo et al., 2018)

14. Narina externa, posición:

- (0) terminal;
- (1) retraídas al nivel de la órbita;
- (2) retraídas hasta una posición entre las órbitas (Canudo et al., 2018).

Carácter ordenado.

15. Narina externa, diámetro máximo:

- (0) más corto que el diámetro máximo de la órbita;
- (1) o más largo que el diámetro máximo de la órbita (Canudo et al., 2018).

16. Órbita, longitud anteroposterior del margen ventral:

- (0) amplio, con forma subcircular;
- (1) reducido, con el margen bien marcado. (Canudo et al., 2018)

17. Lacrimal, proceso anterior:

- (0) presente;
- (1) ausente (Canudo et al., 2018).

18. Lacrimal, proceso anterior:

- (0) por encima del lagrimal;
- (1) cerca del punto medio del lagrimal. (Canudo et al., 2018)

19. Yugal, contribución al margen ventral del cráneo:

- (0) presente;
- (1) ausente. (Canudo et al., 2018).

20. Contacto entre el cuadrado-yugal y el maxilar:

- (0) ausente o reducido;
- (1) presente y amplio. (Canudo et al., 2018)

21. Contacto entre el yugal y el ectopterigoideo:

- (0) presente;
- (1) ausente. (Canudo et al., 2018).

22. Yugal, contribución a la fenestra antorbital:

- (0) ausente;

(1) presente y reducida;

(2) presente y larga, formando aproximadamente 1/3 de su perímetro (Canudo et al., 2018).

23. Cuadrado-yugal, posición del extremo anterior:

(0) posterior a la zona media de la órbita;

(1) entre la órbita;

(2) anterior, sobrepasando la órbita (Canudo et al., 2018).

24. Cuadrado-yugal, longitud del proceso anterior:

(0) corto, proceso anterior más corto que el proceso dorsal;

(1) largo, longitud del proceso anterior más del doble de la longitud del proceso dorsal (Canudo et al., 2018).

25. Cuadrado-yugal, ángulo entre el proceso anterior y el dorsal:

(0) $\leq 90^\circ$, con la lámina del cuadrado dirigida dorsalmente;

(1) $> 90^\circ$ (llegando a los 130°), con la lámina del cuadrado inclinada postero-dorsalmente (Canudo et al., 2018).

26. Cuadrado-yugal, margen ventral de la superficie anterior:

(0) recto, no expandido ventralmente;

(1) levemente expandido ventralmente, formando un corto proceso cuya altura es menos que el doble que el alto de la rama;

(2) bien expandido ventralmente, formando un robusto proceso cuya altura es el doble o más que el alto mínimo de la rama. (Canudo et al., 2018)

27. Escamoso, contribución a la fenestra supratemporal:

(0) presente, el escamoso es bien visible en vista dorsal;

(1) reducida o ausente. (Canudo et al., 2018).

28. Escamoso, contacto con cuadrado-yugal:

(0) presente;

(1) ausente (Canudo et al., 2018).

29. Escamoso, margen posteroventral:

(0) liso;

(1) con un “diente” (proceso) prominente y ventralmente dirigido (Canudo et al., 2018).

30. Prefrontal, tamaño del proceso posterior:

(0) corto, no se proyecta posteriormente de la sutura frontal-nasal;

(1) alargado, acercándose al parietal (Canudo et al., 2018).

31. Prefrontal, forma del proceso posterior:

(0) plano;

(1) con forma de gancho (Canudo et al., 2018).

32. Prefrontal, proceso anterior:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

33. Prefrontal-Frontal, longitud del contacto:

(0) amplio, igual o mayor que la longitud anteroposterior del prefrontal;

(1) angosto, menos que la mitad de la longitud anteroposterior del prefrontal (Canudo et al., 2018).

34. Postorbital, forma del proceso ventral:

(0) transversalmente angosto;

(1) más amplio transversalmente que anteroposteriormente (Canudo et al., 2018).

35. Postorbital, proceso posterior:

(0) presente;

(1) ausente (Canudo et al., 2018).

36. Postorbital, margen posterior articulando con el escamoso:

(0) con un proceso posterior angosto;

(1) con un proceso posterior amplio (Canudo et al., 2018).

37. Frontal, contribución a la fosa supratemporal:

(0) presente;

(1) ausente (Canudo et al., 2018).

38. Frontales, contacto medio (sínfisis):

(0) suturado;

(1) fusionado en especímenes adultos (Canudo et al., 2018).

39. Frontal, longitud anteroposterior:

(0) aproximadamente dos veces el ancho transversal mínimo;

(1) menor que el ancho transversal mínimo (Canudo et al., 2018).

40. Frontal-nasal, forma de la sutura:

(0) plana o levemente arcuada anteriormente;

(1) en forma de V apuntando posteriormente (Canudo et al., 2018).

41. Frontales, superficie dorsal:

(0) sin surcos pares dirigidos antero-dorsalmente;

(1) presenta surcos pares que se extienden hasta el nasal (Canudo et al., 2018).

42. Frontal, contribución al margen dorsal de la órbita:

(0) menos que 1,5 veces la contribución del prefrontal;

(1) por lo menos 1,5 veces la contribución del prefrontal (Canudo et al., 2018).

43. Proceso occipital del parietal, altura dorsoventral:

(0) baja, menor al diámetro del *foramen magnum*;

(1) alta, cerca de dos veces el diámetro del *foramen magnum* (Canudo et al., 2018).

44. Parietal, contribución a la fenestra post-temporal:

(0) presente;

(1) ausente (Canudo et al., 2018).

45. Parietal, distancia de separación con la fenestra supratemporal:

(0) menor que el eje mayor de la fenestra supratemporal (0.8 o menos);

(1) aproximadamente la misma que el eje mayor de la fenestra supratemporal (0.8-1.2)

(2) dos veces el eje mayor de la fenestra supratemporal (más que 1.2) (Canudo et al., 2018).

46. Foramen postparietal:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

47. Proceso paraoccipital, borde distal:

(0) recto, superficie ligeramente expandida;

(1) redondeado, proceso a forma de lengua (Canudo et al., 2018).

48. Fenestra supratemporal:

(0) presente;

(1) ausente (Canudo et al., 2018).

49. Fenestra supratemporal, orientación del eje mayor:

(0) anteroposterior;

(1) transversal (Canudo et al., 2018).

50. Fenestra supratemporal, diámetro máximo:

(0) mayor que el del *foramen magnum*;

(1) similar al del *foramen magnum* (Canudo et al., 2018).

51. Región supratemporal, longitud anteroposterior:

(0) barra temporal más larga;

(1) más corta anteroposteriormente que transversalmente (Canudo et al., 2018).

52. Fosa supratemporal, exposición lateral:

(0) no visible lateralmente, cubierta por la barra temporal;

(1) visible lateralmente, barra temporal inclinada ventralmente (Canudo et al., 2018).

53. Supraoccipital, cresta nugal sagital:

- (0) amplia, poco desarrollada;
- (1) angosta, bien desarrollada y prominente (Canudo et al., 2018).

54. Fenestra latero temporal, extensión anterior:

- (0) posterior a la órbita;
- (1) ventral a la órbita (Canudo et al., 2018).

55. Cuadrado, fosa:

- (0) ausente;
- (1) presente (Canudo et al., 2018).

56. Cuadrado, profundidad de la fosa:

- (0) poco profunda;
- (1) profundamente invaginada (Canudo et al., 2018).

57. Cuadrado, orientación de la fosa:

- (0) posterior;
- (1) posterolateral (Canudo et al., 2018).

58. Cuadrado, forma de la superficie articular:

- (0) cuadrangular en vista ventral, orientada transversalmente;
- (1) ligeramente triangular o delgada, forma de media luna con proceso medial anteriormente dirigido (Canudo et al., 2018).

59. Cuadrado, forma de la superficie articular:

- (0) cuadrangular en vista ventral, orientada transversalmente o ligeramente triangular;
- (1) delgada, a forma de media luna con proceso medial anteriormente dirigido (Canudo et al., 2018).

60. Contacto palatobasal, forma:

- (0) pterigoideo con faceta pequeña;
- (1) gancho dorsomedialmente orientado;
- (2) similar a la articulación para el basipterigoideo (Canudo et al., 2018).

61. Pterigoideo, ala transversal (proceso del ectopterigoideo), posición:

- (0) posterior a la órbita;
- (1) entre la órbita y la fenestra antorbital;
- (2) anterior a la fenestra antorbital (Canudo et al., 2018).

Carácter ordenado.

62. Pterigoideo, tamaño del ala del cuadrado:

- (0) larga, articulaciones con el palatobasal y el cuadrado bien separadas;

(1) corta, articulaciones con el palatobasal y el cuadrado bien separadas (Canudo et al., 2018).

63. Pterigoideo, rama del palatino, forma:

(0) recta, a nivel del margen dorsal de la rama del cuadrado;

(1) escalonada, por encima del nivel de la rama del cuadrado (Canudo et al., 2018).

64. Pterigoideo, sutura con el ectopterigoideo:

(0) amplia, extendiéndose a lo largo de la superficie medial o lateral;

(1) angosta, restringida al margen anterior del ectopterigoideo (Canudo et al., 2018).

65. Palatino, rama lateral, forma:

(0) forma de lámina (amplio contacto con el maxilar);

(1) en forma de barra (contacto maxilar angosto) (Canudo et al., 2018).

66. Epipterigoideo:

(0) presente;

(1) ausente (Canudo et al., 2018).

67. Vómer, articula anteriormente con el:

(0) maxilar;

(1) premaxilar (Canudo et al., 2018).

68. Supraoccipital, altura:

(0) similar o dos veces la altura del foramen magnum;

(1) menor que la altura del foramen magnum (Canudo et al., 2018).

69. Paroccipital, proceso ventral no-articular:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

70. Cresta proótica, tamaño:

(0) rudimentaria;

(1) expandida lateralmente hacia un proceso dorsolateral (Canudo et al., 2018).

71. Procesos basipterigoideos, longitud:

(0) cortos, aproximadamente dos veces el diámetro basal;

(1) largos, por lo menos cuatro veces el diámetro basal (Canudo et al., 2018).

72. Procesos basipterigoideos, ángulo de divergencia:

(0) aproximadamente 45°;

(1) menos de 30° (Canudo et al., 2018).

73. Toberas basales, longitud anteroposterior:

(0) aproximadamente la mitad de la altura dorsoventral;

(1) forma de hoja, 20% altura dorsoventral (Canudo et al., 2018).

74. Toberas basales:

(0) mucho más anchas que el cóndilo occipital;

(1) más angostas que el cóndilo occipital (Canudo et al., 2018).

75. Toberas basales:

(0) bien diferenciadas del basipterigoideo;

(1) reducidas a una simple sobresaliencia en la superficie ventral del basipterigoideo (Canudo et al., 2018).

76. Toberas basales, forma de la cara posterior:

(0) convexa;

(1) levemente cóncava (Canudo et al., 2018).

77. Depresión del basioccipital entre el foramen magnum y las toberas basales:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

78. Basiesfenoideo-basipterigoideo, receso:

(0) presente;

(1) ausente (Canudo et al., 2018).

79. Basiesfenoideo-cuadrado, contacto:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

80. Basiesfenoideo, cresta sagital entre los procesos del basipterigoideo:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

81. Procesos del basipterigoideo, orientación:

(0) perpendiculares al margen ventral del cráneo;

(1) formando un ángulo de aproximadamente 45° con el margen ventral del cráneo (Canudo et al., 2018).

82. Basipterigoideo, área entre los procesos del basipterigoideo y el parasfenoideo:

(0) levemente cóncava y subtriangular;

(1) forma una profunda ranura que pasa posteriormente entre las bases de los procesos basipterigoideos. (Canudo et al., 2018).

83. Región occipital del cráneo, forma:

(0) anteroposteriormente profunda, procesos paraoccipitales orientados posterolateralmente;

(1) plana, procesos paraoccipitales orientados transversalmente (Canudo et al., 2018).

84. Cóndilo occipital, superficie lateral del basioccipital

(0) plana o levemente convexa;

(1) fuertemente cóncava. (Canudo et al., 2018)

85. Dentario, profundidad del margen anterior de la rama:

(0) ligeramente menor que la del dentario en la mitad de su longitud;

(1) mayor, cerca del 150% que la altura del dentario en la mitad de su longitud (Canudo et al., 2018).

86. Dentario, forma del margen anteroventral:

(0) ligeramente redondeada;

(1) formando un proceso triangular marcado (Canudo et al., 2018).

87. Dentario, orientación de la sínfisis:

(0) inclinada de 15° o más anteriormente respecto al eje de la rama del maxilar;

(1) perpendicular al eje de la rama del maxilar (Canudo et al., 2018).

88. Dentario, forma de la sínfisis en corte transversal:

(0) rectangular u ovoide;

(1) subtriangular, disminuyendo bruscamente hacia la extremidad ventral;

(2) subcircular (Canudo et al., 2018).

89. Dentario, tuberosidad en la superficie labial cerca de la sínfisis:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

90. Dentario, proceso posteroventral, forma:

(0) simple;

(1) dividido. (Canudo et al., 2018)

91. Mandíbula, apófisis coronoides:

(0) fuertemente marcada, quedando claramente por encima de la dentición;

(1) ausente o reducida (Canudo et al., 2018).

92. Fenestra mandibular externa:

(0) presente;

(1) ausente (Canudo et al., 2018).

93. Altura del surangular:

(0) menos que dos veces la altura máxima del angular;

(1) más que dos veces y media la altura máxima del angular (Canudo et al., 2018).

94. Cresta en el surangular separando la fosa aductora y la fosa articular:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

95. Fosa aductora, profundidad de la pared mediana:

(0) superficial;

(1) honda, prearticular expandido dorsoventralmente (Canudo et al., 2018).

96. Esplénial, posición del proceso posterior:

(0) superponiéndose con el angular;

(1) separando las porciones anteriores del prearticular y el angular (Canudo et al., 2018).

97. Esplénial, proceso posterolateral:

(0) presente, aproximándose al margen de la cámara del aductor;

(1) ausente (Canudo et al., 2018).

98. Tamaño del coronoides:

(0) extendido hasta el margen dorsal de la mandíbula;

(1) reducido, no se extiende más dorsalmente que el esplénial;

(2) ausente (Canudo et al., 2018).

• **DENTICIÓN**

99. Hilera de dientes, forma de las porciones anteriores:

(0) estrechamente arqueadas, secciones anteriores en forma de V;

(1) ampliamente arqueadas, porciones anteriores en forma de U;

(2) rectangular, porción de la mandíbula con dientes perpendicular a la rama mandibular (Canudo et al., 2018).

100. Hilera de dientes, longitud:

(0) extendida hasta la altura de la órbita;

(1) reducida anteriormente a la órbita;

(2) restringida anteriormente a la fenestra antorbital;

(3) restringida anteriormente al foramen subnasal (Canudo et al., 2018).

Carácter ordenado.

101. Dientes maxilares, forma:

(0) rectos;

(1) torcidos axialmente mediante un arco de 30°-45° (Canudo et al., 2018).

102. Número de dientes:

(0) mayor que 20;

(1) 10-17;

(2) 9 o menos (Canudo et al., 2018).

Carácter ordenado.

103. Número de dientes de reemplazo por alvéolo:

(0) 3 o menos;

(1) más de 4 (Canudo et al., 2018).

104. Placa dental lateral:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

105. Orientación de los dientes:

(0) perpendicular al margen de las mandíbulas;

(1) orientados anteriormente al margen de la mandíbula (Canudo et al., 2018).

106. Coronas de los dientes, orientación:

(0) alineadas a lo largo de la serie dental, sin sobreposición de las coronas;

(1) alineadas ligeramente anterolingualmente, las coronas se sobreponen, formando una faceta ventral (Canudo et al., 2018).

107. Corona de los dientes, forma:

(0) coronas angostas;

(1) coronas anchas. (Canudo et al., 2018).

108. Coronas de los dientes, forma en corte transversal a media altura:

(0) elípticas;

(1) forma de "D";

(2) subcilíndricas

(3) cilíndricas (Canudo et al., 2018).

109. Valores de SI (Slender Index, altura ápico-basal /largo mesio-distal de la porción media) para las coronas de los dientes:

(0) < 3,0;

(1) entre 3,0 y 4,0;

(2) entre 4,0 y 5,0;

(3) > 5,0 (Canudo et al., 2018).

Carácter ordenado.

110. Oclusión corona a corona:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

111. Faceta de desgaste a forma de “V” (en dientes desgastados):

- (0) presente;
- (1) ausente. (Canudo et al., 2018)

112. Desarrollo de las facetas de desgaste marginales:

- (0) bien desarrolladas;
- (1) levemente desarrolladas como facetas marginales. (Canudo et al., 2018).

113. Una faceta marginal de desgaste de alto angulo y una segunda faceta de bajo angulo:

- (0) ausente;
- (1) presente (Canudo et al., 2018).

114. Unica faceta de desgaste planar en la superficie labial o lingual:

- (0) ausente;
- (1) presente (Canudo et al., 2018).

115. Dentículos marginales:

- (0) presentes;
- (1) ausentes sobre el margen posterior;
- (2) ausentes sobre ambas caras (Canudo et al., 2018).

Carácter ordenado.

116. Textura de la superficie del esmalte:

- (0) lisa;
- (1) ornamentada (Canudo et al., 2018).

117. Espesor del esmalte labiolingualmente asimétrico:

- (0) ausentes;
- (1) presente (Canudo et al., 2018).

118. Dientes, aproximadamente 4 surcos longitudinales en la cara lingual:

- (0) ausentes;
- (1) presente (Canudo et al., 2018).

• **VÉRTEBRAS CERVICALES**

119. Vértebras cervicales, número:

- (0) 10 o menos;
- (1) 12;
- (2) 13-14;
- (3) 15;
- (4) 16 o más (Canudo et al., 2018).

120. Atlas, forma de la faceta occipital del intercentro:

(0) rectangular en vista lateral, la longitud del margen dorsal es similar a la del margen ventral;

(1) anteroventralmente expandido, en vista lateral la longitud anteroposterior del margen dorsal es menor que la del margen ventral (Canudo et al., 2018).

121. Axis, forma del centro:

(0) el largo es más de dos veces y medio el alto;

(1) el largo es menos que dos veces el alto. (Canudo et al., 2018)

122. Vértebras cervicales, parapófisis, forma y orientación:

(0) cortas y pocos desarrolladas, dirigidas lateralmente o levemente ventralmente

(1) mediamente desarrolladas, tanto que las costillas cervicales son desplazadas ventralmente aproximadamente cuanto la mitad del alto del centro

(2) bien desarrolladas, amplias y ventralmente dirigidas, tanto que las costillas cervicales son desplazadas ventralmente más que la altura del centro. (Canudo et al., 2018)

123. Vértebras cervicales, tipo de articulación:

(0) anficélicas;

(1) opistocélicas (Canudo et al., 2018).

124. Vértebras cervicales, superficie ventral:

(0) recta o levemente convexa transversalmente;

(1) cóncava transversalmente. (Canudo et al., 2018).

125. Vértebras cervicales, quilla media en la superficie ventral:

(0) prominente y parecida a una lámina;

(1) reducida a bajas crestas o ausente (Canudo et al., 2018).

126. Vértebras cervicales (excluyendo la más posteriores), forámen neumático lateral (pleurocelo):

(0) ausente;

(1) presente, con margen anterior, dorsal, y ventral bien definidos, pero no el posterior;

(2) presente, con los bordes bien definidos;

(3) ausente, pero con una profunda fosa lateral que lleva pequeños pneumatoporos que comunican a las cavidades neumáticas internas (Canudo et al., 2018).

127. Vértebras cervicales, forámen neumático lateral (pleurocelo):

(0) simple, sin división;

(1) dividido por un septo óseo en una excavación anterior y otra posterior;

(2) dividido en tres o más excavaciones, formando una estructura compleja en vista lateral;

(3) dividido, con una excavación anterior bien definida, y una suave fosa posterior (Canudo et al., 2018).

Carácter ordenado.

128. Vértebras cervicales, epipofisis bien desarrolladas:

(0) ausente

(1) presente. (Canudo et al., 2018).

129. Vértebras cervicales, forma de las epipofisis:

(0) robustas, como expansiones a forma de pilar por encima del las postzigapofisis;

(1) como puntas proyectadas posteriormente (Canudo et al., 2018).

130. Vértebras cervicales, prezigapofisis, proceso anterior ubicado ventrolateralmente a la superficie articular:

(0) ausente;

(1) presente. (Canudo et al., 2018).

131. Vértebras cervicales con lámina accesoria que corre de la PODL (o poco anteriormente) hasta la SPOL:

(0) ausente;

(1) presente. (Canudo et al., 2018).

132. Vértebras cervicales más anteriores y medias, relación entre altura centro y ancho centro, medido del cótilo:

(0) >1.1;

(1) aproximadamente 1.0;

(2) entre 0.9 y 0.7;

(3) <0.7. (Canudo et al., 2018).

Carácter ordenado.

133. Vértebras cervicales, pequeña muesca presente en el margen dorsal de la cara articular posterior:

(0) ausente;

(1) presente. (Canudo et al., 2018).

134. Vértebras cervicales, laminación de los arcos neurales:

(0) bien desarrollada con láminas y fosas bien marcadas;

(1) rudimentaria, con láminas diapofisiales ausentes o levemente marcadas, principalmente por la falta de fosas que las definan (Canudo et al., 2018).

135. Vértebras cervicales, lámina accesoria que corre de la PODL hasta la SPRL:

(0) ausente;

(1) presente. (Canudo et al., 2018).

Carácter ordenado.

136. Vértebras cervicales, neumaticidad en los centros:

(0) ausente;

(1) presente, cavidades internas simples y amplias;

(2) presentes, cavidades internas pequeñas y complejas (Canudo et al., 2018).

Carácter ordenado.

137. Vértebras cervicales anteriores, lámina prespinal (PRSL):

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

138. Vértebras cervicales anteriores, forma de la espina:

(0) simple;

(1) bífida (Canudo et al., 2018).

139. Vértebras cervicales medias y posteriores, lámina prespinal:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

140. Vértebras cervicales medias, fosas laterales sobre el proceso de la prezigapófisis:

(0) ausentes;

(1) presentes (Canudo et al., 2018).

141. Vértebras cervicales medias, altura del arco neural:

(0) menor que la altura de la cara articular posterior;

(1) mayor que la altura de la cara articular posterior (Canudo et al., 2018).

142. Vértebras cervicales medias, relación de la longitud anteroposterior/altura de la cara articular posterior:

(0) < 4 ;

(1) > 4 (Canudo et al., 2018).

143. Vértebras cervicales medias y posteriores, forma de la lámina centroprezigapofisial (CPRL):

(0) simple;

(1) dividida dorsalmente, formando una láminalateral y una lámina medial, estando la lámina medial conectada a la lámina intraprezigapofisial (TPRL) y no a la prezigapófisis;

(2) dividida dorsalmente, formando una lámina lateral y una lámina medial, estando la lámina medial conectada a las prezigapófisis (Canudo et al., 2018).

144. Vértebras cervicales medias y posteriores, forma de la lámina centropostzigapofisial (CPOL):

(0) sin división;

(1) dividida, presencia de una división medial de la CPOL que conecta dorsalmente con las TPOL o la TPOL simple (Canudo et al., 2018).

145. Vértebras cervicales medias y posteriores, superficie articular de las zigapófisis:

(0) planas;

(1) transversalmente convexas (Canudo et al., 2018).

146. Vértebras cervicales medias y posteriores, proceso triangular prominente en el margen posterior del proceso diapofisial (en la lámina PCDL):

(0) ausente;

(1) presente. (Canudo et al., 2018).

147. Vértebras cervicales medias, posición de las prezigapófisis:

(0) no se extienden anteriormente a la cara articular del cóndilo;

(1) sobrepasan anteriormente la cara articular del cóndilo. (Canudo et al., 2018).

148. Vértebras cervicales medias y posteriores, forma de las parapófisis:

(0) subcirculares;

(1) alargadas. (Canudo et al., 2018).

149. Vértebras cervicales posteriores, espina neural en vista lateral:

(0) caras anterior y posterior fuertemente escalonadas;

(1) cara anterior fuertemente más escalonada que la posterior. (Canudo et al., 2018).

150. Vértebras cervicales posteriores, forma de la espina neural:

(0) no expandida distalmente;

(1) expandida lateralmente, pero no tanto como el ancho del centro vertebral

(2) fuertemente expandida lateralmente, igual o más que el ancho del centro vertebral (Canudo et al., 2018).

151. Vértebras cervicales posteriores, espina neural con expansión lateral:

(0) la lámina espinoprezigapofisial (SPRL) no se contacta con los márgenes laterales de la espina neural;

(1) la lámina espinoprezigapofisial (SPRL) se contacta con los márgenes laterales de la espina neural, formando parte de la expansión lateral de la espina (cuando presente) (Canudo et al., 2018).

152. Vértebras cervicales posteriores y vértebras dorsales anteriores, forma de la espina neural:

(0) simple;

(1) bífida (Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004; Carballido y Sander, 2013).

153. Vértebras cervicales posteriores, relación entre altura total y largo del centro:

(0) < 1.5;

(1) > 1.5. (Canudo et al., 2018).

154. Vértebras cervicales posteriores, espinas bífidas con un tubérculo medio entre ambas hemiespinas:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

• **VÉRTEBRAS DORSALES**

155. Vértebras dorsales, número:

(0) 14 o más;

(1) 13;

(2) 12;

(3) 10 (Canudo et al., 2018).

156. Vértebras dorsales, foramen neumático lateral (pleurocelo):

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

157. Vértebras dorsales, procesos transversos:

(0) dirigidos lateralmente o con una leve inclinación dorsolateral;

(1) dirigidos fuertemente en sentido dorsolateral (Canudo et al., 2018).

158. Vértebras dorsales medias y posteriores, extremo distal de la diapofisis:

(0) curva suavemente sobre la superficie dorsal del proceso;

(1) se desprende de la superficie dorsal, la cual presenta una superficie plana bien distinta (Canudo et al., 2018).

159. Vértebras dorsales anteriores, espina no bífida en vista anterior o posterior:

(0) con márgenes laterales subparalelos;

(1) márgenes laterales divergiendo ligeramente hacia el extremo dorsal;

- (2) márgenes laterales que divergen fuertemente
- (3) márgenes laterales inclinados dorsomedialmente, convergentes uno con el otro (Canudo et al., 2018).

160. Vértebras dorsales medias y posteriores, espina no bífida en vista anterior o posterior:

- (0) con márgenes laterales subparalelos;
- (1) márgenes laterales divergiendo ligeramente hacia el extremo dorsal;
- (2) márgenes laterales que divergen fuertemente
- (3) márgenes laterales inclinados dorsomedialmente, convergentes uno con el otro (Canudo et al., 2018).

161. Vértebras dorsales, estructuras neumáticas internas:

- (0) ausentes, centros con estructura interna solida;
- (1) presentes, centros con cavidades neumáticas simples y amplias (camerata);
- (2) presentes, centros con cavidades neumáticas amplias y complejas (camerata);
- (3) presentes, centros con cavidades neumáticas pequeñas y complejas (semicamellata/camellata) (Canudo et al., 2018).

162. Vértebras dorsales anteriores y medias, lámina espinoprezigapofisial (SPRL):

- (0) ausente;
- (1) presente (Canudo et al., 2018).

163. Vértebras dorsales posteriores, lámina espinoprezigapofisial (SPRL):

- (0) ausente;
- (1) presente (Canudo et al., 2018).

164. Vértebras dorsales, espinas simples, lámina prespinal (PRSL):

- (0) ausente;
- (1) presente (Canudo et al., 2018).

165. Vértebras dorsales, espinas simples, forma de lámina prespinal (PRSL):

- (0) amplia y de superficie rugosa, presente en la porción más dorsal de la espina neural;
- (1) amplia y de superficie rugosa, extendida a lo largo de toda la espina neural;
- (2) angosta y de superficie lisa (Canudo et al., 2018).

166. Vértebras dorsales con espina neural simple, fosa media simple a lo largo de la espina neural:

- (0) presente;
- (1) ausente. (Canudo et al., 2018).

167. Vértebras dorsales con espina neural simple, fosa media simple a lo largo de la espina neural:

- (0) amplia;
- (1) delgada;
- (2) muy reducida. (Canudo et al., 2018).

Carácter ordenado.

168. Vértebras dorsales anteriores, tipo de articulación entre los centros:

- (0) anficélica;
- (1) opistocélica (Canudo et al., 2018).

169. Vértebras dorsales anteriores y medias, forma del foramen neumático lateral (pleurocelo):

- (0) con margen posterior redondeado;
- (1) margen posterior agudo (Canudo et al., 2018).

170. Vértebras dorsales medias, margen anterior de la espina neural en vista lateral:

- (0) se proyecta anteriormente a la diapófisis;
- (1) converge con la posición de la diapófisis;
- (2) se proyecta posteriormente a la diapófisis (Canudo et al., 2018).

171. Vértebras dorsales anteriores y medias, ángulo de las superficies articulares de las zigapófisis respecto al plano horizontal:

- (0) horizontal o ligeramente inclinadas posteroventralmente;
- (1) inclinadas postero-ventralmente, con un ángulo de unos 30°;
- (2) fuertemente inclinadas postero-ventralmente, con un ángulo mayor a 40° (Canudo et al., 2018).

172. Vértebras dorsales anteriores, orientación de la espina neural:

- (0) vertical o levemente inclinada (<20°);
- (1) inclinada posterodorsalmente (>20°);
- (2) inclinada anteriormente. (Canudo et al., 2018).

173. Vértebras dorsales anteriores, proceso triangular aliforme:

- (0) ausente;
- (1) presente, no se proyecta lateralmente más allá que las postzigapófisis;
- (2) presente, se proyecta lateralmente más allá de las postzigapófisis (Canudo et al., 2018).

174. Vértebras dorsales anteriores, relación altura espina neural/ancho mínimo:

(0) > 0.5, espina neural baja;

(1) < 0.5, espina neural alta. (Canudo et al., 2018)

175. Vértebras dorsales anteriores, altura espina neural (medida de la lámina intraprezigapofisial tpri hasta el ápice de la espina):

(0) menor que la altura del centro;

(1) levemente mayor que la altura del centro;

(2) más del doble que la altura del centro. (Canudo et al., 2018).

176. Vértebras dorsales anteriores, margen dorsal de la espina neural:

(0) recto;

(1) a forma de flecha;

(2) convexo. (Canudo et al., 2018).

177. Vértebras dorsales posteriores, margen dorsal de la espina neural:

(0) recto;

(1) a forma de flecha;

(2) convexo. (Canudo et al., 2018).

178. Vértebras dorsales medio-posteriores, superficie ventral del centro vertebral:

(0) transversalmente convexa;

(1) plana;

(2) levemente cóncava, pudiendo presentar una o dos crestas (Canudo et al., 2018).

179. Vértebras dorsales medias, articulación accesoria de tipo hipósfero-hipantro:

(0) presente;

(1) ausente (Canudo et al., 2018).

180. Vértebras dorsales posteriores, articulación accesoria de tipo hipósfero-hipantro:

(0) presente y bien desarrollada, generalmente de forma romboidal;

(1) presente y levemente desarrollada, generalmente de aspecto laminar;

(2) ausente o presente solo en las últimas dorsales (Canudo et al., 2018).

Carácter ordenado.

181. Vértebras dorsales medias y posteriores, proceso transversal:

(0) corto;

(1) largo, al menos unas 1,5 veces el ancho lateromedial del centro (Canudo et al., 2018).

182. Vértebras dorsales medias y posteriores con una lámina simple (lámina intrapostzigapofisial simple, TPOL) soportando por debajo el hipófeno o las postzigapófisis:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

183. Vértebras dorsales medias y posteriores, canal neural en vista anterior:

(0) rodeado por el arco neural;

(1) insertado en una profunda fosa anterior, y delimitado lateralmente por los pedicelos del arco neural (Canudo et al., 2018).

184. Vértebras dorsales medias y posteriores, altura de la espina neural:

(0) aproximadamente el doble que la altura del centro;

(1) cuatro veces mayor (Canudo et al., 2018).

185. Vértebras dorsales medias y posteriores, orientación de la espina neural:

(0) vertical;

(1) ligeramente inclinada, formando con el plano horizontal un ángulo de 70°;

(2) fuertemente inclinada, formando un ángulo no mayor a los 40° (Canudo et al., 2018).

186. Vértebras dorsales medias y posteriores, quilla ventral:

(0) ausente;

(1) presente. (Canudo et al., 2018)

187. Vértebras dorsales, relación entre altura arco neural (medida desde el plano de las prezigapófisis)/altura centro (medida en la cara articular posterior):

(0) < 0.8 ;

(1) > 0.8 . (Canudo et al., 2018).

188. Vértebras dorsales medioposteriores, margen dorsal del foramen neumático lateral (pleurocelo):

(0) redondeado;

(1) angular. (Canudo et al., 2018).

189. Vértebras dorsales medioposteriores, margen dorsal del foramen neumático lateral (pleurocelo):

(0) bien por debajo del margen dorsal del centro;

(1) a nivel del margen dorsal del centro o más arriba. (Canudo et al., 2018).

190. Vértebras dorsales medioposteriores, pequeña fosa anteriormente o anteroventralmente al foramen neumático lateral (pleurocelo):

(0) ausente;

(1) presente. (Canudo et al., 2018).

191. Vértebras dorsales medias y posteriores, lámina centropostzigapofisial (CPOL):

(0) simple;

(1) dividida (Canudo et al., 2018).

192. Vértebras dorsales medias y posteriores, lámina centroparapofisial anterior (ACPL):

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

193. Vértebras dorsales medias y posteriores, lámina prezigoparapofiseal (PRPL):

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

194. Vértebras dorsales medias y posteriores, lámina centroparapofisial posterior (PCPL):

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

195. Vértebras dorsales medias y posteriores, relación entre la altura y el ancho (medido en la cara articular posterior) del centro:

(0) centro subcircular, con una relación similar o mayor a 1;

(1) ligeramente comprimido dorsoventralmente, con una relación entre 1 y 0,8;

(2) fuerte compresión dorsoventral, relación menor a 0,8 (Canudo et al., 2018).

196. Vértebras dorsales medias y posteriores, proceso triangular:

(0) ausente;

(1) presente, no se proyecta lateralmente más allá de las postzigapófisis;

(2) presente, se proyecta lateralmente más allá de las postzigapófisis (Canudo et al., 2018).

Carácter ordenado.

197. Vértebras dorsales medias y posteriores, lámina espinodiapofisial (SPDL):

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

198. Vértebras dorsales medias y posteriores, lámina espinodiapofisial accesoria (aSPDL):

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

199. Vértebras dorsales, recorrido de la lámina espinodiapofisial (SPDL) en vista anterior:

(0) sube distalmente de la base de la espina neural, siguiendo la curvatura de la espina neural (spd1 sub-vertical);

(1) sube distalmente de la diapófisis y no sigue la curvatura de la espina neural (porción proximal expandida lateralmente, espina neural tipo-'*festooned*') (Canudo et al., 2018).

Definición modificada

200. Vértebras dorsales anteriores, lámina espinopostzigapofisial (SPOL):

(0) ausente;

(1) presente. (Canudo et al., 2018).

201. Vértebras dorsales medias y posteriores, lámina espinopostzigapofisial lateral (lat. SPOL):

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

202. Vértebras dorsales medias y posteriores, contacto entre la lámina espinodiapofisial (SPDL) y lámina espinopostzigapofisial lateral (ISPOL):

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

203. Vértebras dorsales medias y posteriores con procesos triangular aliforme, contacto entre la SPDL y la lat. SPOL:

(0) ocurre ventralmente al proceso triangular aliforme;

(1) ocurre dorsalmente, el contacto forma parte del proceso triangular aliforme (Canudo et al., 2018).

204. Vértebras dorsales medias y posteriores, altura del arco neural por debajo de las postzigapófisis (altura pedicelos):

(0) menor que la altura del centro;

(1) igual o mayor que la altura del centro (Canudo et al., 2018).

205. Vértebras dorsales posteriores, lámina espinopostzigapofisial media (med. SPOL):

(0) ausente;

(1) presente, uniéndose medialmente para formar una lámina media posterior (Canudo et al., 2018).

206. Vértebras dorsales posteriores, proceso transversal en vista lateral:

(0) está ubicado posteriormente o posterodorsalmente respecto a la parapófisis;

(1) está justo por encima de la parapófisis (Canudo et al., 2018).

207. Vértebras dorsales posteriores, tipo de articulaciones:

(0) anficélicas;

(1) levemente opistocélicas;

(2) opistocélicas (Canudo et al., 2018).

208. Vértebras dorsales posteriores, espina neural:

(0) más angosta transversalmente que anteroposteriormente, de aspecto laminar;

(1) más angosta transversalmente que anteroposteriormente, amplia y de forma subtriangular (2) más ancha transversalmente que anteroposteriormente (WilsonCanudo et al., 2018).

209. Vértebras dorsales posteriores, lámina centrodiafisis posterior (PCDL):

(0) sin expansión ventral;

(1) expandida y posiblemente bifurcada ventralmente (aPCDL) (Canudo et al., 2018).

• **COSTILLAS**

210. Costillas cervicales, vástagos de las costillas más largas:

(0) largos, que se sobreponen a la costilla de la vértebra siguiente;

(1) cortos, apenas sobrepasan la cara articular posterior del centro cervical (Canudo et al., 2018).

211. Costillas cervicales, ángulo entre el capítulo y el tubérculo:

(0) mayor a 90°, tanto que el vástago cae en proximidad del borde ventral del centro;

(1) menor a 90°, tanto que el vástago cae por debajo del borde ventral del centro (Canudo et al., 2018).

212. Costillas dorsales, pneumatoporos proximales que comunican el exterior con las cavidades neumáticas internas de la costilla:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

213. Costillas dorsales anteriores, forma en corte transversal:

(0) subcircular;

(1) medio-lateralmente comprimidas, con forma de tabla (Canudo et al., 2018).

• **VÉRTEBRAS SACRAS**

214. Vértebras sacras, número:

(0) 3 o menos;

(1) 4;

(2) 5;

(3) 6 o más (Canudo et al., 2018).

215. Sacro, formando un margen lateral continuo que articula con el ilion (“sacricostal-yoke”):

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

216. Vértebras sacras que contribuyen al acetábulo:

(0) sacras 1-3;

(1) sacras 2-4. (Canudo et al., 2018).

217. Vértebras sacras, altura de las espinas neurales neural:

(0) aproximadamente el doble que la longitud del centro;

(1) aproximadamente 4 veces la longitud del centro (Canudo et al., 2018).

218. Costillas sacras, altura dorsoventral:

(0) bajas, no se proyectan más allá del margen dorsal del ilion;

(1) altas, se extienden por sobre el margen dorsal del ilion (Canudo et al., 2018).

219. Vértebras sacras, foramen neumático lateral (pleurocelo):

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

• **VÉRTEBRAS CAUDALES**

220. Vértebras caudales, número:

(0) 35 o menos;

(1) 40 a 55;

(2) mayor a 60 (usualmente entre 70-80) (Canudo et al., 2018).

221. Vértebras caudales, neumaticidad interna:

(0) ausente, centros compactos;

(1) presente, centros esponjosos, con amplias celdas internas. (WilsonCanudo et al., 2018).

222. Vértebra caudal anterior, arco neural neumatizado:

(0) ausente;

(1) presente. (Canudo et al., 2018).

223. Vértebras caudales, proceso transverso:

(0) persiste hasta la vértebra número 20 o más posteriormente;

(1) desaparece en la caudal 15;

(2) desaparece por la caudal 10 (Canudo et al., 2018).

224. Primera vértebra caudal, cara articular anterior:

(0) plana;

(1) cóncava;

(2) convexa. (Canudo et al., 2018).

225. Primera vértebra caudal, cara articular posterior:

(0) plana;

(1) cóncava;

(2) convexa. (Canudo et al., 2018).

226. Primera vértebra caudal, depresión en la cara lateral de la espina:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

227. Vértebras caudales anteriores (generalmente Ca-1 y 2), tubérculo ventral en el proceso transversal:

(0) ausente;

(1) presente. (Canudo et al., 2018).

228. Vértebras caudales anteriores y medias, depresión (“fosa ciega”, sin forámenes) en la cara lateral del centro:

(0) ausente;

(1) presente. (Canudo et al., 2018).

229. Vértebras caudales anteriores (las más posteriores) y medias, orientación del proceso trasverso:

(0) perpendiculares al centro;

(1) dirigidos posteriormente, alcanzando la cara articular posterior. (Canudo et al., 2018).

230. Vértebras caudales anteriores, superficie ventral del proceso transversal:

(0) dirigida lateralmente o levemente ventralmente;

(1) dirigida dorsalmente (Canudo et al., 2018).

231. Vértebras caudales anteriores (excluyendo la primera), centros:

(0) anfipláticos o anficélicos;

(1) procélico/distopláticos;

(2) levemente procélicos;

(3) procélicos;

(4) superficie posterior marcadamente más cóncava que la anterior (Canudo et al., 2018).

232. Vértebras caudales anteriores, foramen neumático lateral (pleurocelo):

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

233. Vértebras caudales anteriores, superficie ventral:

(0) transversalmente convexa;

(1) transversalmente cóncava (Canudo et al., 2018).

234. Vértebras caudales anteriores, crestas ventro-laterales:

(0) ausentes;

(1) presentes (Canudo et al., 2018).

235. Vértebras caudales anteriores y medias, espinas neurales con proceso triangular lateral:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018)

236. Vértebras caudales anteriores, forma del proceso transverso:

(0) triangular, acuniándose distalmente;

(1) aliforme, sin acunarse distalmente (Canudo et al., 2018).

237. Vértebras caudales anteriores, ancho transversal de la espina neural:

(0) aproximadamente la mitad que el largo anteroposterior;

(1) aproximadamente el largo anteroposterior (espina cuadrangular);

(2) mayor, generalmente 1.5 veces, que el largo anteroposterior (espina expandida lateralmente);

(3) otras formas (Canudo et al., 2018).

238. Vértebras caudales anteriores, desarrollo proximal del proceso transverso:

(0) bajo, limitado al centro;

(1) amplio, extendiéndose desde el centro hasta el arco neural (Canudo et al., 2018).

239. Vértebras caudales anteriores, láminas diapofisiales en el proceso transverso (ACDI, PCDL, PRDL, PODL):

(0) ausentes;

(1) presentes. (Canudo et al., 2018).

240. Vértebras caudales anteriores, forma de la lámina centrodiapofisial anterior (ACDL):

(0) simple;

(1) dividida. (Canudo et al., 2018).

241. Vértebras caudales anteriores, cresta del hipófeno:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

242. Vértebras caudales anteriores, longitud del centro:

(0) aproximadamente constante;

(1) duplica después de las primeras 20 vértebras caudales (Canudo et al., 2018).

243. Vértebras caudales más anteriores, lámina espinoprezigapofisial (SPRL):

(0) ausente o presente como cortas crestas que rápidamente desaparecen a lo largo del margen antero-larateral de la espina;

(1) presente y extendidas sobre el margen lateral de la espina;

(2) presentes, bien desarrolladas y extendidas sobre el margen anterior o anterolateral de la espina neural (Canudo et al., 2018).

244. Vértebras caudales más anteriores, lámina espinodiapofisial (SPDL):

(0) ausente;

(1) presente (en los titanosaurios está relacionado con una marcada protuberancia diapofisial). (Canudo et al., 2018).

245. Vértebras caudales anteriores, contacto lateral entre la láminaespinoprezigapofisial (SPRL) y la espinopostzigapofisial (SPOL):

(0) ausente;

(1) presente, formando una lámina prominente en el margen lateral de la espina neural (Canudo et al., 2018).

246. Vértebras caudales anteriores, lámina prespinal (prsl):

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

247. Vértebras caudales anteriores, lámina espinoidal ventral (SPRL ventral) (generalmente descripta como PRSL bifurcada):

(0) ausente;

(1) presente. (Canudo et al., 2018).

248. Vértebras caudales anteriores, lámina prespinal (PRSL) de forma triangular por su expansión dorsal:

(0) ausente;

(1) presente. (Canudo et al., 2018).

249. Vértebras caudales anteriores, par de delgadas láminas rodeando las láminas prespinal/pospinal:

(0) ausente;

(1) presente. (Canudo et al., 2018).

250. Vértebras caudales medias, forma del centro:

(0) cilíndrica;

(1) con cara ventral recta;

(2) cuadrangular, con cara ventral y lateral recta. (Canudo et al., 2018).

251. Vértebras caudales anteriores y medias, depresión longitudinal en la cara ventral del centro:

- (0) ausente;
- (1) presente (Canudo et al., 2018).

252. Vértebras caudales medias, caras articulares:

- (0) anfipláticas o anficélicas;
- (1) procélica/distopláticas;
- (2) levemente procélicas;
- (3) procélicas (Canudo et al., 2018).

253. Últimas caudales anteriores y medias, ubicación del arco neural:

- (0) aproximadamente en la mitad del centro;
- (1) en la mitad anterior del centro. (Canudo et al., 2018)

254. Vértebras caudales anteriores con cara anterior fuertemente inclinada anteriormente:

- (0) ausente;
- (1) presente. (Canudo et al., 2018).

255. Vértebras caudales medias con cara anterior fuertemente inclinada anteriormente:

- (0) ausente;
- (1) presente. (Canudo et al., 2018).

256. Vértebras caudales medias, altura de los pedicelos por debajo de las prezigapófisis:

- (0) cortos, por lo general con el margen anterior curvo;
- (1) largos, por lo general con el margen anterior de los pedicelos recto (Canudo et al., 2018).

257. Últimas vértebras caudales anteriores y medias, orientación de la espina neural:

- (0) anterior;
- (1) vertical;
- (2) levemente dirigida posteriormente.
- (3) fuertemente dirigida posteriormente (Canudo et al., 2018).

Carácter ordenado.

258. Vértebras caudales posteriores, espina neural fuertemente desplazada posteriormente:

- (0) ausente;
- (1) presente (Canudo et al., 2018).

259. Vértebras caudales medias, relación entre la longitud y la altura del centro:

(0) < 2 (usualmente $\leq 1,5$);

(1) ≥ 2 (Canudo et al., 2018).

260. Vértebras caudales con espina neural bien desarrollada, orientación de la espina neural:

(0) vertical;

(1) levemente dirigida posteriormente;

(2) fuertemente dirigida posteriormente. (Canudo et al., 2018).

Carácter ordenado.

261. Vértebras caudales posteriores, tipo de articulación:

(0) anfipláticos o anficélicos;

(1) procélicos;

(2) opistocélicos (Canudo et al., 2018).

262. Vértebras caudales posteriores, forma del centro:

(0) cilíndrico;

(1) dorsoventralmente aplastado, el ancho es por lo menos el doble que la altura (Canudo et al., 2018).

263. Vértebras caudales posteriores, relación entre la longitud y la altura del centro:

(0) < 5 , (usualmente ≤ 3);

(1) ≥ 5 (Canudo et al., 2018).

264. Vértebras caudales más posteriores, tipo de articulación:

(0) platicélica;

(1) biconvexa (Canudo et al., 2018).

265. Últimas vértebras caudales biconvexas, cantidad:

(0) 10 o menos;

(1) más de 30 (Canudo et al., 2018).

266. Últimas vértebras caudales biconvexas, relación longitud/altura:

(0) < 4 ;

(1) > 5 (Canudo et al., 2018).

• **ARCOS HEMALES**

267. Arcos hemales divididos con una proyección anterior y otra posterior:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

268. Arcos hemales divididos, distribución:

(0) únicamente en la porción distal de la serie caudal;

(1) en todas las caudales medias y posteriores (Canudo et al., 2018).

269. Arcos hemales, barra dorsal a encerrar el canal hemal:

(0) presente;

(1) ausente (Canudo et al., 2018).

270. Arcos hemales anteriores, profundidad canal hemal:

(0) corto, cerca del 25% de la altura total del chevron;

(1) largo, alrededor del 50% de la altura total del chevron (Canudo et al., 2018).

271. Arcos hemales:

(0) persisten al menos durante el 80% de la serie caudal;

(1) desaparecen desde la vértebra caudal 30 (Canudo et al., 2018).

272. Arcos hemales posteriores, contacto distal:

(0) fusionado;

(1) no fusionado (Canudo et al., 2018).

273. Postura:

(0) bípedos;

(1) columnar, obligatoriamente cuadrúpedos (Canudo et al., 2018).

• **CINTURÓN ESCAPULAR**

274. Escápula, tamaño del proceso acromial:

(0) angosto;

(1) amplio, con un ancho mayoral 150% del ancho mínimo de la lámina escapular (Canudo et al., 2018).

275. Escápula, orientación de la lámina escapular respecto de la articulación escápulo coracoides:

(0) perpendicular;

(1) formando un ángulo de aproximadamente 45° (Canudo et al., 2018).

276. Escápula, expansión distal de la lámina:

(0) ausente;

(1) presente. (Canudo et al., 2018).

277. Escápula, forma de la lámina en vista lateromedial:

(0) de perfil subtriangular

(1) de perfil redondeado

(2) con forma de raqueta (gran expansión distal que se extiende anteriormente) (Canudo et al., 2018).

Carácter ordenado.

Carácter modificado (Fig. A.1).

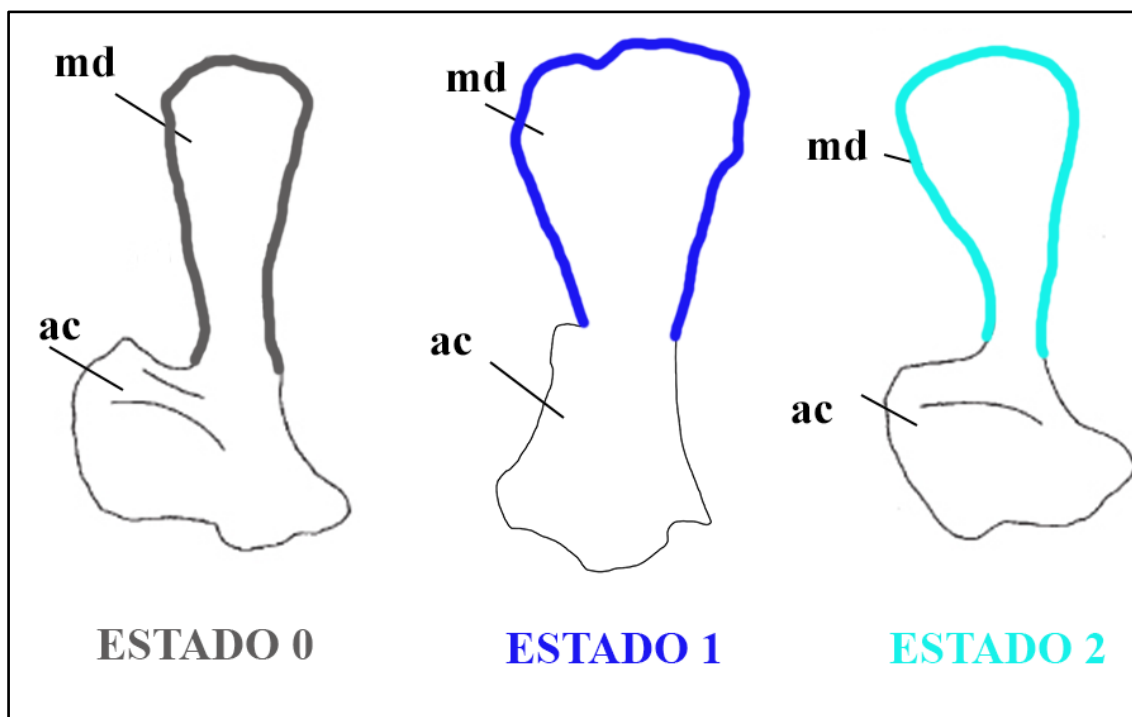


Figura A.1. Ejemplos de morfotipos de las escápulas relativos a los estados del carácter n°277: estado 0, escápula de *Euhelopus* (Wiman, 1929) en vista lateral; estado 1, escápula de *Rebbachisaurus* (Lavocat, 1954), estado 2, escápula de *Camarasaurus* (Jensen, 1985) en vista lateral. Abrev.: ac, acromion; md, margen dorsal de la lámina escapular.

Este carácter se reformula y se reduce a tres el número de estados con respecto a Canudo y colaboradores (2018) con el objetivo de representar, juntos a otros caracteres modificados y nuevos (por ej., car. n°465, 466 y 471), la morfología de la porción posterior de las láminas escapulares en los saurópodomorfos.

La condición de la porción posterior de las láminas escapulares de perfil subtriangular (estado “0”) está ampliamente distribuida entre los saurópodos, mientras que la presencia de una expansión dorsal extendida anteriormente (estado “2”) es sinapomórfica de las láminas “*raquet-shaped*” de *Rebbachisauridae*. Por otro lado, una lámina postero-dorsalmente redondeada está codificada solamente en *Cetiosaurus*, *Camarasaurus* y *Giraffatitan* (Janensch, 1914).

278. Escápula, margen dorsal del proceso acromial:

- (0) convexo o recto;
- (1) cóncavo, a forma de “V”
- (2) cóncavo, a forma de “U” (Canudo et al., 2018).

Carácter ordenado.

279. Escápula, punto más alto en el margen dorsal de la lámina escapular:

- (0) por debajo del margen dorsal del extremo proximal;

- (1) al mismo nivel que el margen dorsal del extremo proximal;
- (2) más alto que el margen dorsal del extremo proximal (Canudo et al., 2018).

Carácter ordenado.

280. Escápula, desarrollo del proceso acromial:

- (0) no desarrollado;
- (1) bien desarrollado. (Canudo et al., 2018).

281. Escápula, relación entre la longitud máxima de la escápula y el ancho mínimo de la lámina escapular:

- (0) $\leq 5,5$;
- (1) $\geq 5,5$ (Canudo et al., 2018).

282. Escápula, cara ventral con proceso ventromedial bien desarrollado:

- (0) ausente;
- (1) presente (Canudo et al., 2018).

283. Escápula, posición del proceso acromial:

- (0) cerca de la articulación del glenoide (Longitud próximo-distal acromion/Longitud total escápula < 0.33);
- (1) en el tercio proximal de la escápula (Longitud próximo-distal acromion/Longitud total escápula = $0.34-0.44$)
- (2) cerca del punto medio de la escápula (Longitud proximo-distal acromion/Longitud total escápula > 0.45) (Canudo et al., 2018).

Carácter ordenado.

Carácter modificado (Fig. A.2).

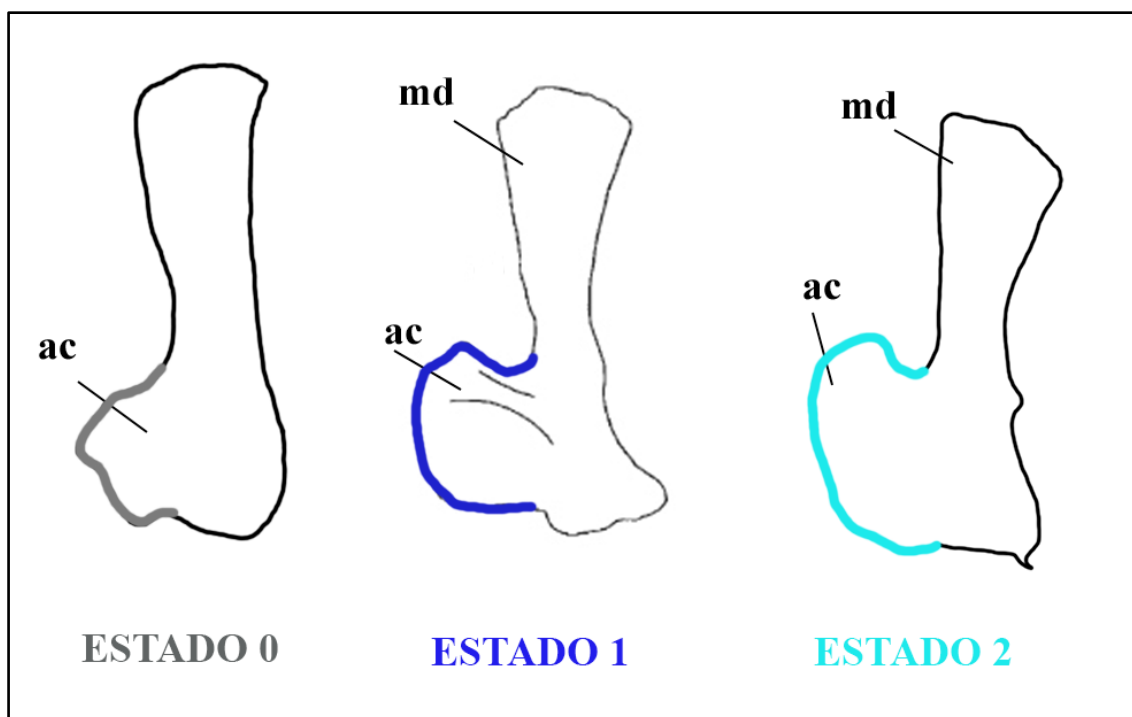


Figura A.2. Ejemplos de morfotipos de las escápulas relativos a los estados del carácter n°283: estado 0, escápula de *Mendozasaurus* (Gonzalez Riga, 2003) en vista lateral; estado 1, escápula de *Euhelopus* (Wiman, 1929), estado 2, escápula de *Daxiatitan* (You et al., 2008) en vista lateral. Abrev.: ac, acromion; md, margen dorsal de la lámina escapular.

La reformulación de este nuevo carácter tiene el objetivo de abarcar la diversidad morfológica de la porción acromial de las escápulas de los sauropodomorfos, teniendo en cuenta la posición del proceso respecto al largo próximo-distal de la escápula. De esta forma, con el incremento de un estado con respecto a Canudo et al. (2018), la codificación de este carácter polimórfico evidencia la distribución de la condición muy proximal del proceso acromial (estado “0”) sobre todo entre los sauropodomorfos y los saurópodos basales, estando escasamente representado dentro de Neosauropoda (*Jobaria*, *Haplocanthosaurus*, *Isisaurus* (Jain y Bandyopadhyay, 1997), *Mendozasaurus* y *Vouivria*). Por otro lado, la presencia de un proceso acromial ubicado a la altura del tercio proximal de la escápula (estado “1”) resulta ampliamente distribuida entre los saurópodos. La posición relativamente distal del proceso acromial se codifica por Rebbachisauridae (excluyendo a *Nigersaurus*), y en convergencia con *Daxiatitan* y *Ligabuesaurus*.

284. Escápula, largo del proceso acromial:

- (0) menos que la mitad del largo de la escápula;
- (1) por lo menos la mitad del largo de la escápula. (Canudo et al., 2018).

285. Escápula, orientación de la articulación glenoidea:

- (0) relativamente recta o dirigida lateralmente;

(1) fuertemente inclinada medialmente (Canudo et al., 2018).

286. Escápula, porción proximal de la lámina escapular en sección transversal:

(0) plana o rectangular;

(1) a forma de D, con el margen lateral convexo y el medial plano (Canudo et al., 2018).

287. Coracoides, longitud proximodistal:

(0) menor que la longitud de la articulación escápulo-coracoides;

(1) aproximadamente el doble que la longitud de la articulación escápulo-coracoides (Canudo et al., 2018).

288. Coracoides, forma del margen anteroventral:

(0) redondeado;

(1) rectangular (Canudo et al., 2018).

289. Coracoides, margen dorsal en vista lateral:

(0) alcanza o sobrepasa el nivel del margen dorsal de la expansión escapular;

(1) queda por debajo del nivel de la expansión proximal y separada de ésta por una escotadura a forma de “V” (Canudo et al., 2018).

290. Coracoides, surco infraglenoideo:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

291. Coracoides, labio infraglenoidal:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

292. Placa esternal, forma:

(0) margen posterolateral encurvado;

(1) margen posterolateral expandido y angular (Canudo et al., 2018).

293. Placa esternal, forma:

(0) ovalada;

(1) a semiluna (Canudo et al., 2018).

294. Placa esternal, con una expansión posterolateral prominente provocando una forma de “riñón” en vista dorsal:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

295. Placa esternal, prominente cresta parasagitalmente orientada sobre la superficie dorsal:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

296. Placa esternal con una cresta sobre la superficie ventral:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

297. Relación entre la longitud máxima de la placa esternal y la longitud total del húmero:

(0) $< 0,75$ (usualmente $< 0,65$);

(1) $> 0,75$ (Canudo et al., 2018).

• **MIEMBRO ANTERIOR**

298. Húmero, robusta protuberancia posterolateral a nivel de la cresta deltopectoral:

(0) ausente;

(1) presente. (Canudo et al., 2018).

299. Húmero, forma cóndilos distales (radial y ulnar):

(0) cóndilo radial dividido anteriormente por una muesca;

(1) indivudidos (Canudo et al., 2018).

300. Relación entre la longitud del húmero dividida la longitud del fémur:

(0) $< 0,6$;

(1) entre 0,6 y 0,9;

(2) $> 0,9$ (Canudo et al., 2018).

Carácter ordenado.

301. Húmero, desarrollo de la fijación deltopectoral:

(0) prominente;

(1) reducida a una cresta baja (Canudo et al., 2018).

302. Húmero, forma de la cresta deltopectoral:

(0) relativamente angosta a través de toda su longitud;

(1) marcadamente expandida distalmente (Canudo et al., 2018)

303. Húmero, forma de la diáfisis en corte transversal:

(0) circular;

(1) elíptica, con el eje mayor orientado transversalmente (Canudo et al., 2018).

304. Húmero, Índice de Robustez (RI, *sensu* Wilson y Upchurch, 2003):

(0) grácil ($RI < 0,27$);

(1) poco-robusto ($0,28 > RI < 0,32$);

(2) robusto ($RI > 0,33$) (Canudo et al., 2018).

Carácter ordenado.

305. Húmero, cóndilos distales, forma de la superficie articular:

(0) restringida a la porción distal del húmero;

(1) expuestos sobre la cara anterior del húmero (Canudo et al., 2018).

306. Húmero, superficie distal:

(0) dividida;

(1) recta. (Canudo et al., 2018).

307. Húmero, margen lateral de la mitad proximal:

(0) inclinado medialmente;

(1) recto hasta el tercio proximal del largo total del húmero;

(2) recto hasta la mitad o más del húmero. (Canudo et al., 2018).

308. Húmero, forma del margen próximolateral:

(0) redondeado (la superficie dorsal es bien convexa);

(1) prominente/cuadrangular (la superficie dorsal es recta o levemente convexa) (Canudo et al., 2018).

309. Ulna, forma de los cóndilos proximales:

(0) subtriangular;

(1) tetra radiada, con una fosa radial amplia y profunda (Canudo et al., 2018).

310. Ulna, longitudes relativas de los procesos condilares proximales:

(0) similares;

(1) diferentes, brazo anterior más largo (Canudo et al., 2018).

311. Ulna, desarrollo del proceso del olécranon:

(0) prominente, proyectándose sobre la articulación proximal;

(1) rudimentario, al mismo nivel que la articulación proximal (Canudo et al., 2018).

312. Ulna, relación entre la longitud y el ancho proximal:

(0) grácil;

(1) robusta (Canudo et al., 2018).

313. Radio, forma del cóndilo distal:

(0) redondeado;

(1) subrectangular, recto posteriormente y articulando anteriormente con la ulna (Canudo et al., 2018).

314. Radio, ancho de la epífisis distal respecto al ancho de la diáfisis media:

(0) epífisis distal poco expandida transversalmente (menos del doble que la diáfisis media);

(1) epífisis distal fuertemente expandida transversalmente (más del doble que la diáfisis media) (Canudo et al., 2018).

Carácter modificado.

315. Radio, orientación de los cóndilos distales:

(0) perpendiculares al eje mayor;

(1) proximolateralmente inclinados, formando un ángulo de unos 20° en relación con el eje mayor del radio (Canudo et al., 2018).

316. Carpales, número:

(0) 3 o más;

(1) 2 o menos (Canudo et al., 2018).

317. Carpales, forma:

(0) redondeada;

(1) a forma de “bloque”, con superficies distales y proximales inclinadas (Canudo et al., 2018).

318. Metacarpo, forma:

(0) metacarpianos extendidos;

(1) metacarpianos expandidos, con márgenes subparalelos y superficies articulares que se extienden por la mitad de su longitud (Canudo et al., 2018).

319. Metacarpianos, forma de la superficie proximal en articulación:

(0) ligeramente curva formando un arco de unos 90°;

(1) a forma de “U”, formando un arco de unos 170° (Canudo et al., 2018).

320. Relación entre la longitud del metacarpiano más largo dividida la longitud del radio:

(0) cercano a 0,3;

(1) $\geq 0,45$ (Canudo et al., 2018).

321. Metacarpiano I, longitud:

(0) más corto que el metacarpiano IV;

(1) más largo que el metacarpiano IV (Canudo et al., 2018).

322. Metacarpiano I, forma de los cóndilos distales:

(0) divididos;

(1) sin división (Canudo et al., 2018).

323. Metacarpiano I, orientación del eje transversal del cóndilo distal:

(0) inclinado aproximadamente 20° respecto al eje mayor;

(1) proximodistalmente perpendicular con respecto al eje mayor (Canudo et al., 2018).

324. Mano, dígitos II y III, número de falanges:

- (0) 3-4 o más;
- (1) reducidas, 2-2 o menos;
- (2) ausentes o no osificadas (Canudo et al., 2018).

325. Mano, falange 1 del dedo I, forma:

- (0) rectangular;
- (1) a forma de “cuña” (Canudo et al., 2018).

326. Mano, falanges no ungueales, forma:

- (0) más largas proximodistalmente que anchas transversalmente;
- (1) más anchas transversalmente que largas próximo-distalmente (Canudo et al., 2018).

• **CINTURA PÉLVICA**

327. Pelvis, ancho anterior:

- (0) angosto, ilion más largo anteroposteriormente que la distancia que separa los procesos preacetabulares;
- (1) ancho, la distancia entre los procesos preacetabulares excede la longitud anteroposterior del ilion (Canudo et al., 2018).

328. Ilion, tamaño del pedúnculo isquiático:

- (0) largo, prominente;
- (1) corto, redondeado (Canudo et al., 2018).

329. Ilion, forma del margen dorsal de la hoja:

- (0) plano;
- (1) semicircular (Canudo et al., 2018).

330. Ilion, proceso preacetabular con proceso ventral:

- (0) ausente;
- (1) presente. (Canudo et al., 2018).

331. Ilion, forma del proceso preacetabular:

- (0) en punta, arqueándose ventralmente;
- (1) semicircular, con expansión posteroventral de la cobertura cartilaginosa (Canudo et al., 2018).

332. Ilion, proceso preacetabular, orientación:

- (0) anterolateral al eje principal del ilion;
- (1) perpendicular al eje del ilion (Canudo et al., 2018).

333. Ilion, el punto más alto del margen dorsal:

- (0) cae en posición más posterior que la línea del proceso púbico;

(1) se ubica anteriormente respecto de la base del proceso púbico (Canudo et al., 2018).

334. Pubis, longitud respecto de la longitud del isquión:

(0) pubis ligeramente más pequeño;

(1) pubis, más largo que el isquión (mayor al 120% de la longitud del isquión) (Canudo et al., 2018).

335. Pubis, desarrollo del proceso *ambiens*:

(0) pequeño, confluye con el margen anterior del pubis;

(1) se proyecta anteriormente desde el margen anterior del pubis (WilsonCanudo et al., 2018).

336. Pubis, forma de la sínfisis:

(0) plana (sínfisis recta);

(1) antero-medialmente inclinado (Canudo et al., 2018).

337. Contacto puboisquiático, longitud:

(0) aproximadamente una tercera parte de la longitud total del pubis;

(1) la mitad de la longitud del pubis (Canudo et al., 2018).

338. Isquión, superficie articular del acetábulo:

(0) mantiene aproximadamente el mismo ancho transversal a lo largo de toda su extensión;

(1) es transversalmente angosta en la porción central y se expande a medida que se acerca a los pedúnculos púbico e ilíaco (Canudo et al., 2018).

339. Isquión, pedúnculo ilíaco con una marcada constricción o “cuello”:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

340. Isquión, marcada inserción muscular en el margen proximal:

(0) ausente;

(1) presente (Canudo et al., 2018).

341. Isquión, forma de la lámina:

(0) sobrepasa posteriormente el pedúnculo púbico;

(1) no sobrepasa posteriormente el pedúnculo púbico (Canudo et al., 2018).

342. Isquión, articulación púbica:

(0) menor o similar a la longitud anteroposterior del pedicelo púbico;

(1) mayor que la longitud anteroposterior del pedicelo púbico (Canudo et al., 2018).

343. Isquión, relación entre ancho anteroposterior del pedicelo púbico y la longitud total del isquión:

(0) $< 0,5$;

(1) $\geq 0,5$ (Canudo et al., 2018).

344. Isquión, forma de la lámina distal:

(0) triangular, ancho de la lámina isquiática aumenta medialmente;

(1) a forma de “lámina”, bladelike, el ancho de la lámina se mantiene aproximadamente el mismo (Canudo et al., 2018).

345. Isquión, forma de la lámina distal en corte transversal:

(0) a forma de “V”, con los márgenes formando un ángulo de 50°;

(1) recta, con los márgenes casi complanares (Canudo et al., 2018).

346. Isquión, extremidad distal:

(0) sólo ligeramente expandido;

(1) fuertemente expandido dorsoventralmente (Canudo et al., 2018).

347. Isquión, ángulo formado entre la lámina isquiática y la línea formada entre los márgenes del acetábulo:

(0) casi recto, entre 80° y 110°;

(1) agudo, $< 70^\circ$ (Canudo et al., 2018).

348. Isquión, tuberosidad isquiática:

(0) ausente;

(1) presente. (Canudo et al., 2018).

• **MIEMBRO POSTERIOR**

349. Fémur, cresta longitudinal en la cara anterior:

(0) ausente;

(1) presente. (Canudo et al., 2018).

350. Fémur, cóndilo fibular:

(0) bien desarrollado, misma altura que el cóndilo tibial;

(1) más corto que el cóndilo tibial (menos que la mitad) (Canudo et al., 2018).

351. Fémur, desarrollo del epicóndilo:

(0) bien desarrollado;

(1) reducido, generalmente ausente. (Canudo et al., 2018).

352. Fémur, posición del cuarto trocánter:

(0) aproximadamente en la mitad del fémur;

(1) en el tercio proximal del fémur. (Canudo et al., 2018).

353. Fémur, desarrollo del cuarto trocánter:

(0) prominente;

(1) reducido a una baja cresta;

(2) extremadamente reducido, apenas perceptible (Canudo et al., 2018).

Carácter ordenado.

354. Fémur, trocánter menor:

(0) presente;

(1) ausente (Canudo et al., 2018).

355. Fémur, corte transversal de la diáfisis:

(0) longitud y ancho similares (sección transversal subcircular);

(1) ancho lateromedial entre un 125-150% mayor que la longitud anteroposterior (sección transversal ovalada);

(2) el ancho lateromedial cerca de 185% la longitud anteroposterior (sección transversal elíptica) (Canudo et al., 2018).

Carácter ordenado.

356. Fémur, comba lateral (expansión lateral e inclinación dorsomedial del margen laterodorsal que arranca por debajo del margen ventral de la cabeza articular):

(0) ausente;

(1) presente. (Canudo et al., 2018).

357. Fémur, cresta pronunciada en la cara posterior entre el trocánter mayor y la cabeza articular:

(0) ausente;

(1) presente. (Canudo et al., 2018).

358. Fémur, posición de la cabeza femoral respecto al trocánter mayor:

(0) a la misma altura o por debajo, cabeza articular perpendicular al eje principal del fémur;

(1) por encima del trocánter, cabeza articular dirigida dorsomedialmente (Canudo et al., 2018).

359. Fémur, ancho transversal relativo de los cóndilos distales:

(0) similar;

(1) el tibial más ancho que el fibular (Canudo et al., 2018).

360. Fémur, cóndilos distales, orientación:

(0) perpendicular o ligeramente inclinados dorsolateralmente;

(1) inclinados dorsolateralmente con un ángulo cercano a los 10° (en relación con el eje mayor del fémur) (Canudo et al., 2018).

361. Fémur, forma de la superficie articular de los cóndilos distales:

- (0) restringida a la porción distal del fémur;
- (1) expandida hacia la región anterior del fémur (Canudo et al., 2018).

362. Fémur, posición del cuarto trocánter:

- (0) sobre la cara posterior del fémur, cerca de la línea media;
- (1) sobre el margen posteromedial, tomando el margen posterior como aquél perpendicular a la línea de los cóndilos (Canudo et al., 2018).

363. Tibia, forma del cóndilo proximal:

- (0) angosto, eje anteroposterior entre el 60-70% el eje lateromedial;
- (1) expandido transversalmente, eje anteroposterior y lateromedial similares;
- (2) muy angosto, eje anteroposterior menor que el 50% del lateromedial. (Canudo et al., 2018).

364. Tibia, cresta cnemial, orientación:

- (0) anterior;
- (1) anterolateral
- (2) lateral (Canudo et al., 2018)

Carácter modificado.

Se modifica el carácter de binomial a polimórfico para incluir en la diversidad morfológica la orientación relativa de la cresta cnemial de las tibias dentro de Sauropoda. La ubicación y la orientación de la cresta cnemial puede variar dentro de los saurópodos, ubicándose en el borde anterior de la tibia y dirigiéndose anteriormente, como en las formas basales de saurópodomorfos y algunos Eusauropoda, o inclinándose lateralmente, especialmente en su extremidad, como entre algunos eusauropoda y la mayoría de los neosauropoda, Titanosauria más derivados en particular. Entre estas dos morfologías, se ha evidenciado la presencia de crestas cnemiales ubicadas en proximidad del borde anterior de las porciones proximales de las tibias, y dirigidas antero-lateralmente. Este estadio es frecuente sobre todo entre los titanosauriformes, como *Tastavinsaurus*, *Paluxysaurus* y *Phuwangosaurus*, y en la mayoría de los diplodócidos.

365. Tibia, ancho distal:

- (0) aproximadamente el 125% del ancho mínimo de la diáfisis;
- (1) más del doble que el ancho mínimo de la diáfisis (Canudo et al., 2018).

366. Tibia, tamaño del proceso posteroventral distal:

- (0) transversalmente ancho, cubriendo la fosa posterior del astrágalo;
- (1) corto transversalmente, fosa posterior del astrágalo visible posteriormente (Canudo et al., 2018).

367. Fíbula, desarrollo del surco tibial proximal:

- (0) poco marcada;
- (1) bien marcada, profundizándose anteriormente (Canudo et al., 2018).

368. Fíbula, trocánter lateral (inserción del *M. iliofibularis*):

- (0) ausente;
- (1) presente (Canudo et al., 2018).

369. Fíbula, tamaño del cóndilo distal:

- (0) similar al ancho de la diáfisis media la diáfisis;
- (1) expandida transversalmente, más que el doble que el ancho de la diáfisis media. (Canudo et al., 2018).

370. Fíbula, epífisis proximal con cresta anterior:

- (0) ausente o poco desarrollada;
- (1) bien desarrollada, que encaja en la fosa cnemial de la tibia (Canudo et al., 2018).

371. Fíbula, diáfisis en vista lateral:

- (0) derecha o levemente sigmoidal;
- (1) sigmoidal, la epífisis proximal y distal están inclinadas respecto a la diáfisis media (Canudo et al., 2018).

372. Astrágalo, forma:

- (0) ancho por lo menos 1.5 veces mayor que el largo anteroposterior;
- (1) ejes anteroposterior y transversal similares (Canudo et al., 2018).

373. Astrágalo, forma:

- (0) rectangular;
- (1) en forma de cuña, con reducción de la esquina anteromedial (Canudo et al., 2018).

374. Astrágalo, faceta fibular:

- (0) lateralmente expuesta;
- (1) posterolateralmente expuesta (Canudo et al., 2018).

375. Astrágalo, forámenes en la base del proceso ascendente:

- (0) presentes;
- (1) ausentes. (Canudo et al., 2018)

376. Astrágalo, longitud del proceso ascendente:

- (0) proceso limitado a las dos terceras partes del astrágalo;
- (1) proceso extendido hasta al margen posterior del astrágalo (Canudo et al., 2018).

377. Astrágalo, forma de la fosa posterior:

- (0) no dividida;

(1) dividida por crestas verticales (Canudo et al., 2018).

378. Astrágalo, longitud transversal:

(0) 50% mayor que la altura proximodistal;

(1) similar a la altura proximodistal (Canudo et al., 2018).

379. Calcáneo:

(0) presente;

(1) ausente o no osificado (Canudo et al., 2018).

380. Tarsianos distales 3 y 4:

(0) presentes;

(1) ausentes o no osificados (Canudo et al., 2018).

381. Metatarso, postura:

(0) recto;

(1) esparcido (Canudo et al., 2018).

382. Metatarsiano I, orientación del eje transversal del cóndilo proximal:

(0) perpendicular al eje mayor;

(1) inclinado ventromedialmente, aproximadamente 15° (Canudo et al., 2018).

383. Metatarsiano I, orientación del eje transversal del cóndilo distal:

(0) perpendicular al eje mayor;

(1) inclinado dorsomedialmente respecto al eje mayor (Canudo et al., 2018).

384. Metatarsiano III, relación entre largo total y el largo total del metatarsiano-I:

(0) < 1.3;

(1) > 1.3. (Canudo et al., 2018).

385. Metatarsiano más largo:

(0) metatarsiano-III;

(1) metatarsiano-IV. (Canudo et al., 2018).

386. Metatarsiano I, cóndilo distal con proceso posterolateral:

(0) ausente;

(1) presente. (Canudo et al., 2018).

387. Metatarsiano I, ancho mínimo de la diáfisis:

(0) menor que la de los metatarsianos II-IV;

(1) mayor que la de los metatarsianos II-IV (Canudo et al., 2018).

388. Metatarsiano I y V, tamaño del cóndilo proximal:

(0) más pequeño que el de los metatarsianos II y IV;

(1) similar al de los metatarsianos II y IV (Canudo et al., 2018).

389. Metatarsiano III, longitud:

(0) mayor que el 30% de la longitud de la tibia;

(1) menor que el 25% que la longitud de la tibia (Canudo et al., 2018).

390. Metatarsiano III y IV, diámetro mínimo transversal de la diáfisis:

(0) similar al del metatarsiano I o II;

(1) menor que el 65% del de los metatarsianos I o II (Canudo et al., 2018).

391. Metatarsiano IV, forma de la porción proximomediana:

(0) plana o levemente cóncava;

(1) fuertemente cóncava (Canudo et al., 2018).

392. Metatarsiano IV, orientación de la epífisis distal:

(0) perpendicular al eje mayor del hueso;

(1) inclinada dorsomedialmente (Canudo et al., 2018).

393. Metatarsiano V, longitud con respecto al metatarsiano IV:

(0) < 70%;

(1) por lo menos mayor del 70% (Canudo et al., 2018).

394. Pie, formas de las falanges no ungueales:

(0) más largas proximodistalmente que anchas trasnversalmente;

(1) más anchas transversalmente que largas proximodistalmente (Canudo et al., 2018).

395. Pie, dígitos II-IV, desarrollo de la penúltima falange:

(0) similares en tamaño a las falanges más proximales;

(1) rudimentarias o ausentes (Canudo et al., 2018).

396. Pie, orientación de las falanges ungueales:

(0) alineadas con el eje del dígito;

(1) dirigidas lateralmente respecto del eje del dígito (Canudo et al., 2018).

397. Pie, falange ungueal dígito I, longitud relativa a la falange ungueal dígito II:

(0) similar;

(1) 25% más largo que la del dígito II (Canudo et al., 2018).

398. Pie, longitud de la falange ungueal dígito I:

(0) más corto que el metatarsiano I;

(1) más largo que el metatarsiano I (Canudo et al., 2018).

399. Pie, forma de la falange ungueal dígito I:

(0) más ancha transversalmente que dorsoventralmente;

(1) en forma de hoz, mucho más larga transversalmente que dorsoventralmente (Canudo et al., 2018).

400. Pie, forma de las falanges ungueales dígitos II-III:

(0) más anchas transversalmente que dorsoventralmente;

(1) en forma de hoz, más largas dorsoventralmente que transversalmente (Canudo et al., 2018).

401. Pie, desarrollo de la falange ungueal dígito IV:

(0) similar en tamaño de las falanges ungueales de los dígitos II y III;

(1) rudimentaria o ausente (Canudo et al., 2018).

402. Pie, proporciones proximales de las falanges ungueales de los dígitos II y III:

(0) tan anchos como largos;

(1) significativamente más anchos que largos (Canudo et al., 2018).

403. Pie, número de falanges en el dígito II:

(0) 3;

(1) 2 (Canudo et al., 2018).

404. Pie, número de falanges en el dígito III:

(0) 4;

(1) 3 (Canudo et al., 2018).

405. Pie, número de falanges en el dígito IV:

(0) 3 o más;

(1) 2;

(2) 1 (Canudo et al., 2018).

406. Postorbital, excluido de la fenestra infratemporal por la articulación del yugal con el escamoso:

(0) ausente;

(1) presente. (Canudo et al., 2018).

407. Escamoso, forma ventral:

(0) delgado;

(1) ancho. (Canudo et al., 2018).

408. Fenestra preantorbital, desarrollo:

(0) pequeña, diferenciada del foramen maxilar posterior por su dirección. (Wilson and Sereno, 1998);

(1) fenestra de tamaño intermedio abierta lateralmente;

(2) fenestra amplia abierta lateralmente. (Canudo et al., 2018).

409. Vértebras dorsales medio-posteriores, profundidad fosa centroprezigapofisial (CPF):

(0) superficial o ausente;

(1) profunda, pasando por casi todo el arco neural. (Canudo et al., 2018).

410. Vértebras dorsales medio-posteriores, posición de la parapófisis respecto a la prezigapófisis:

(0) al mismo nivel o por debajo;

(1) bien por encima. (Canudo et al., 2018).

411. Vértebras dorsales posteriores, forma de la lámina centroprezigapofisial (CPRL):

(0) simple;

(1) dividida. (Canudo et al., 2018).

412. Vértebras dorsales posteriores, lámina espinoparapofisial (SPPL):

(0) ausente;

(1) presente. (Canudo et al., 2018).

413. Vértebras caudales medias, orientación de las prezigapófisis:

(0) dirigidas anterodorsalmente, a aproximadamente 45°;

(1) orientadas anteriormente, casi horizontales. (Canudo et al., 2018).

414. Coronas de los dientes a forma de “D” en vista labio-lingual:

(0) angostas mesio-distalmente en su tercio apical (ápico-basalmente cortos o poco expandidos mesio-distalmente);

(1) angostas mesio-distalmente en su mitad apical (aspecto “tipo-corazón”, marcadamente expandidos mesio-distalmente) (Mannion et al., 2017).

Carácter modificado.

415. Vértebras cervicales post-axis, mitad anterior de la superficie ventral:

(0) recta o levemente convexa transversalmente;

(1) cóncava transversalmente (Mannion et al., 2017).

416. Vértebras cervicales post-axis, mitad posterior de la superficie ventral:

(0) recta o levemente convexa transversalmente;

(1) cóncava transversalmente (Mannion et al., 2017).

417. Cervicales medio-posteriores, lámina media de la lámina intrapostzigapofisial (TPRL) a dividir la fosa centropostzigapofisial (CPRF) en dos sub-fosas:

(0) presente;

(1) ausente (Mannion et al., 2017).

418. Cervicales medio-posteriores, lámina media de la lámina intrapostzigapofisial (TPOL) a dividir la fosa centropostzigapofisial (CPOF) en dos sub-fosas:

(0) presente,

(1) ausente (Mannion et al., 2017).

419. Cervicales posteriores, relación altura arco neural (medida del margen dorsal del centro a la base de las prezigapófisis)/altura centro vértebral (medida en la cara anterior):

(0) ≥ 0.5 ;

(1) < 0.5 (Mannion et al., 2017).

420. Vértebras cervicales posteriores (usualmente la última cervical), postzigapófisis:

(0) termina a la altura o posteriormente al borde posterior del centro;

(1) termina anteriormente al borde posterior del centro (Mannion et al., 2017).

421. Última vértebra cervical y primera vértebra dorsal, arcos neurales con lámina espinodiapofisial (spdl):

(0) simple;

(1) dividida en una rama anterior (ant. spdl) y una posterior (post. spdl) (Mannion et al., 2017).

422. Vértebras dorsales, foramen neumático lateral (pleurocelo):

(0) fosa superficial o depresión lateral que no se conecta internamente al centro vertebral;

(1) fosa profunda que se ramifica dentro del centro y en la base del arco neural, generalmente dejando un delgado septo en la línea mediana del centro (Mannion et al., 2017).

423. Vértebras dorsales, foramen neumático lateral (pleurocelo):

(0) sus márgenes quedan al ras de la cara lateral del centro;

(1) están incluidos en una fosa de la cara lateral del centro (Mannion et al., 2017).

424. Vértebras dorsales, largo anteroposterior de las espinas neurales:

(0) márgenes anterior y posterior sub-paralelos a lo largo de la espina (largo aproximadamente constante);

(1) espinas de forma triangular en vista lateral, con la base aproximadamente el doble que el ápice (Mannion et al., 2017).

425. Vértebras dorsales anteriores, orientación de la espina neural:

- (0) dorsal o levemente antero-dorsal,
- (1) postero-dorsal (Mannion et al., 2017).

426. Vértebras dorsales medias, espina neural:

- (0) simple;
- (1) bifurcada (superficie dorsal deprimida medialmente) (Mannion et al., 2017).

427. Vértebras dorsales medio-posteriores, lámina prespinal (PRSL) y postespinal (POSL):

- (0) forman una superficie prominente y transversalmente amplia que ocupa parte de la fosa prespinal y postespinal;
- (1) forman una cresta o una lámina angosta que ocupa la línea media de la fosa prespinal y postespinal (Mannion et al., 2017).

428. Vértebras dorsales medio-posteriores, lámina prespinal (PRSL) como cresta bien distinta en la línea media de la porción proximal de la espina neural:

- (0) presente;
- (1) ausente (Mannion et al., 2017).

Si se escorió “0” en el carácter precedente, el presente es “?”

429. Vértebras dorsales medio-posteriores, lámina postespinal (POSL) como cresta bien distinta en la línea media de la porción proximal de la espina neural:

- (0) presente;
- (1) ausente (Mannion et al., 2017).

Si se escorió “0” en el carácter precedente, el presente es “?”.

430. Vértebras dorsales medio-posteriores, lámina centrodiapofisial anterior (ACDL):

- (0) ausente;
- (1) presente (Mannion et al., 2017).

431. Vértebras sacras, estructura interna “camellata”:

- (0) ausente;
- (1) presente (Mannion et al., 2017).

432. Primeras vértebras caudales, espinas neurales con fosa espinodiapofisial (SDF) demarcada por las láminas espinoprezigapofisial (SPRL), espinopostzigapofisial (SPOL), y postzigodiapofisial (PODL):

- (0) ausente;
- (1) presente (Mannion et al., 2017).

433. Vértebras caudales anteriores, relación ancho transversal/alto dorso-ventral (excluyendo las facetas de los arcos hemales) de la superficie anterior del centro:

(0) < 1.0 ;

(1) ≥ 1.0 (Mannion et al., 2017).

434. Vértebras caudales anteriores, relación ancho transversal máximo/ancho transversal mínimo de las espinas neurales:

(0) < 2.0 ;

(1) ≥ 2.0 (las espinas neurales resultan expandidas dorsalmente, formando un proceso espinoso a forma de “maza”) (Mannion et al., 2017).

435. Vértebras caudales anteriores, orientación de las espinas neurales:

(0) postero-dorsal;

(1) dorsal (a veces con una leve deflexión anterior);

(2) antero-dorsal, con el margen antero-dorsal de la espina proyectada más allá del cóndilo (Mannion et al., 2017).

Carácter ordenado.

436. Vértebras caudales anteriores, margen antero-dorsal de la espina neural:

(0) ubicado a nivel o más posterior del margen posterior de la postzigapófisis;

(1) anterior al margen posterior de la postzigapófisis, usualmente ni se aproxima a las postzigapófisis (Mannion et al., 2017).

437. Vértebras caudales anteriores, láminas prespinal (PRSL) y postespinal (POSL):

(0) ausentes o forman superficies amplias transversalmente, con pequeño relieve anterior;

(1) que rellenan las fosas prespinal y postespinal, forman crestas o láminas angostas y bien distintas a lo largo de la línea media de las fosas prespinal y postespinal (Mannion et al., 2017).

438. Vértebras caudales anteriores-medias, pequeños y superficiales forámenes vasculares en la superficie lateral o ventral del centro:

(0) ausentes;

(1) presentes (Mannion et al., 2017).

439. Vértebras caudales anteriores-medias, forma de la lámina espinopostzigapofisial (SPOL):

(0) las láminas degradan suavemente hacia las postzigapófisis;

(1) las láminas terminan bruscamente antes del margen anterior de las facetas de las postzigapófisis y las postzigapófisis sobresalen de la espina neural, generalmente como

procesos distintos (carácter presente generalmente en las últimas caudales anteriores/primeras caudales medias) (Mannion et al., 2017).

440. Coracoides, glenoide:

- (0) no se expande lateralmente con respecto a la cara lateral del coracoide;
- (1) fuertemente prominente lateralmente y dirigido dorso-lateralmente tanto que la superficie articular del glenoide es visible en vista lateral (Mannion et al., 2017).

441. Húmero, orientación de la cresta deltopectoral:

- (0) anteriormente o antero-lateralmente;
- (1) antero-medialmente, expandida a lo largo de la cara anterior del húmero (Mannion et al., 2017).

442. Húmero, margen proximal en vista anteroposterior:

- (0) recto o convexo;
- (1) sinuoso, debido a la presencia de un proceso prominente (lugar de inserción del M. supracoracoideus) en el margen lateral de la epífisis proximal (Mannion et al., 2017).

443. Húmero, epífisis proximal:

- (0) expandida lateralmente con respecto a la diáfisis, confiriendo al húmero un aspecto de “reloj de arena” en vista anterior;
- (1) asimétrico, sin expansión del margen lateral (Mannion et al., 2017).

444. Húmero, la cabeza articular forma un proceso prominente subcircular en la cara posterior de la epífisis proximal:

- (0) ausente;
- (1) presente (Mannion et al., 2017).

445. Húmero, superficie posterior (fosa supracondilar) de la epífisis distal:

- (0) plana o levemente cóncava
- (1) marcadamente cóncava entre las crestas condilares lateral y mediana verticales y prominentes (Mannion et al., 2017).

446. Húmero, cóndilos distales, superficie anterior del cóndilo radial (lateral):

- (0) dividido por un proceso a formar dos crestas prominentes anteriormente;
- (1) no dividido (Mannion et al., 2017).

447. Ilión, relación largo antero-posterior/ancho medio-lateral de la superficie articular del pedúnculo púbico:

- (0) >0.5 ;
- (1) ≤ 0.5 (Mannion et al., 2017).

448. Ilión, neumatización:

(0) ausente;

(1) presente (Mannion et al., 2017).

449. Ilión, la línea que conecta la superficie articular de los procesos isquiático y púbico:

(0) cae ventralmente al margen ventral de la región postacetabular del ilion;

(1) cae a través o dorsalmente al borde ventral de la región postacetabular del ilion. (Mannion et al., 2017).

450. Pubis, relación largo antero-posterior/ancho medio-lateral de la superficie articular iliaca:

(0) < 2.0 ;

(1) ≥ 2.0 (Mannion et al., 2017).

451. Pubis, foramen obturator en vista lateral:

(0) subcircular;

(1) oval o elíptico, con el eje mayor orientado en la misma dirección del eje mayor del hueso (Mannion et al., 2017).

452. Pubis, margen anterior de la epífisis distal fuertemente cóncava en vista lateral, resultando prominente y expandida anteriormente:

(0) ausente;

(1) presente (Mannion et al., 2017).

453. Fémur, cara anterior con una cresta mediana alargada próximo-distalmente (i.e., *linea intermuscularis cranialis*) y presente a lo largo de la mayor parte de la diáfisis:

(0) ausente;

(1) presente (Mannion et al., 2017).

454. Relación largo Tibia/fémur:

(0) < 0.6 ;

(1) ≥ 0.6 (Mannion et al., 2017).

455. Fibula, aspecto del trocánter lateral (inserción del *M. iliofibularis*):

(0) de perfil ovalado;

(1) formado por dos crestas alargadas, verticales y paralelas (Mannion et al., 2017).

456. Fibula, superficie articular del trocánter lateral (inserción del *M. iliofibularis*):

(0) no visible en vista anterior;

(1) visible en vista anterior (Mannion et al., 2017).

457. Fíbula, epífisis proximal con una cresta dirigida antero-medialmente que se ubica en la concavidad posterior a la cresta cnemial de la tibia:

(0) ausente;

(1) presente (Mannion et al., 2017).

458. Fíbula, perfil de la epífisis distal:

(0) elíptico o semi-circular (con margen mediano recto);

(1) sub-triangular (con con una extremidad redondeada o prominente lateralmente o antero-lateralmente) (Mannion et al., 2017).

459. Vértebras caudales anteriores, fosa espinopostzigapofisal (spof) amplia y profunda desde la base hasta la porción apical de la espina neural:

(0) ausente;

(1) presente (Tschopp et al., 2015).

Carácter modificado.

Este nuevo carácter se propone a fin de incluir, dentro de la diversidad morfológica de Sauropodomorpha, la presencia de fosas en las porciones posteriores de las espinas neurales de las vértebras caudales anteriores. Justifica la creación de este, la presencia de láminas laterales y postespinales prominentes a delimitar fosas alargadas dorsoventralmente en las espinas neurales de las vértebras caudales anteriores de diferentes diplodocoideos (e.g., *Apatosaurus*, *Diplodocus*, *Barosaurus*) y de la mayoría de los rebbaquisauridos (*Nigersaurus*, *Amazonsaurus*, *Comahuesaurus*, *Demandasaurus*, *Tataouinea*, y *Agustinia*). A fin de considerar la diversidad morfológica de las espinas de las caudales anteriores y las posibles combinaciones de ausencia/presencia de fosas en las porciones anterior y posterior de las mismas, se decide formular el presente carácter binario y de complementarlo con otro nuevo carácter (Ca. n° 469), el cual considera las fosas espinopostzigapofisiales.

460. Vértebras caudales más anteriores, lámina lateral de la espina neural:

(0) presenta el mismo largo dorsal y ventralmente;

(1) se expande dorsalmente, donde asume aspecto rugoso (Tschopp et al., 2015).

461. Tibia, perfil de la cresta cnemial en vista anterior:

(0) redondeado;

(1) triangular (Tschopp et al., 2015).

462. Fíbula, posición del trocánter lateral (inserción del *M. iliofibularis*):

(0) ubicado aproximadamente en la diáfisis media;

(1) proximal, ubicado por encima de la diáfisis media (Tschopp et al., 2015).

463. Metatarsiano I, proceso disto-lateral:

(0) reducido y poco prominente lateralmente, que no sobrepasa de mucho la cara dorsal de la superficie articular distal;

(1) puntiagudo y bien prominente lateralmente, que sobrepasa ampliamente la cara dorsal de la superficie articular distal (Tschopp et al., 2015).

464. Metatarsiano II, proceso postero-lateral:

(0) ausente;

(1) presente (Tschopp et al., 2015).

465. Escápula, margen ápicoventral de la lámina en vista lateromedial:

(0) recto o poco prominente

(1) prominente, generalmente de perfil triangular (vértice dirigido ventralmente o ventro-posteriormente) (Tschopp et al., 2015).

Carácter modificado (Fig. A.3).

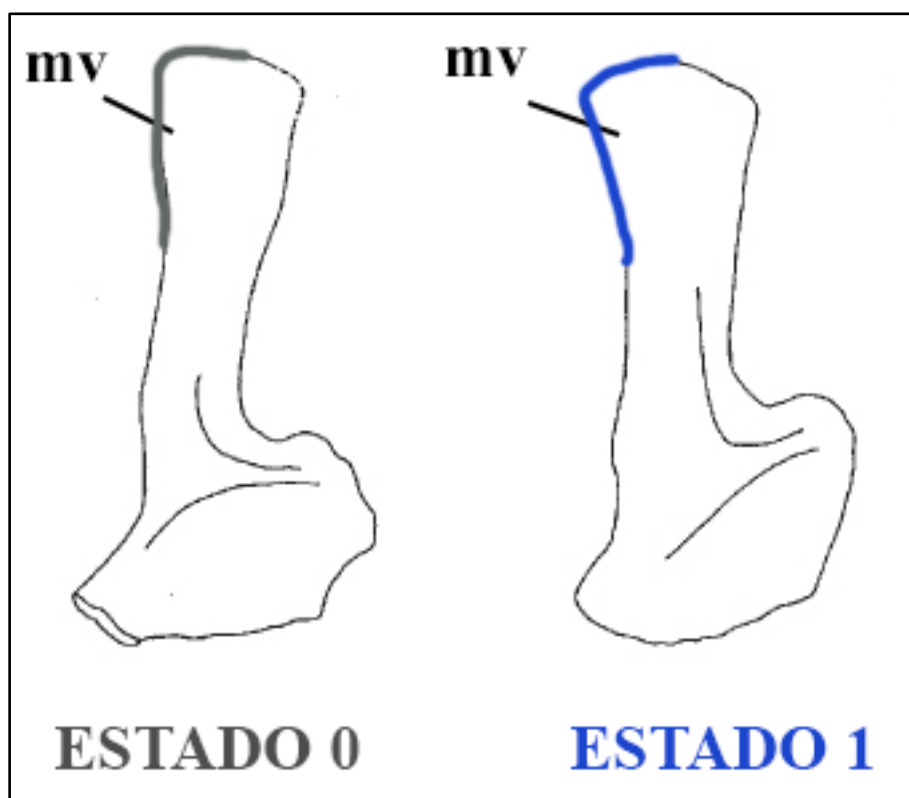


Figura A.3. Ejemplos de morfotipos de las escápulas relativos a los estados del carácter n°465: estado 0, escápula de Apatosaurus (Marsh, 1877) en vista lateral; estado 1, escápula de Diplodocus (Marsh, 1878). Abrev.: mv, margen ventral de la lámina escapular

Este carácter se define modificando y ampliando la distinción morfológica del margen postero-ventral de las láminas escapulares de los saurópodomorfos definida por Tschopp y colaboradores (2015). Ambas condiciones resultan ampliamente distribuidas dentro del muestreo taxonómico establecido por este trabajo, sin embargo, un margen posteroventral

subparalelo al eje principal de la lámina escapular (estado “0”) está presente en la mayoría de los macronarios y de los diplodocoideos, mientras que el margen ventral prominente (estado “1”) resulta más frecuente entre los diplódocidos.

466. Escápula, aspecto del tercio posterior de la lámina escapular en vista lateromedial:

(0) margen ventral más expandido que el acromial

(1) margen acromial levemente más prominente o igualmente expandido que el ventral

(2) margen acromial más prominente que el margen ventral (generalmente mucho más)

(Pol y Powell, 2007).

Carácter ordenado.

Carácter modificado (Fig. A.4).

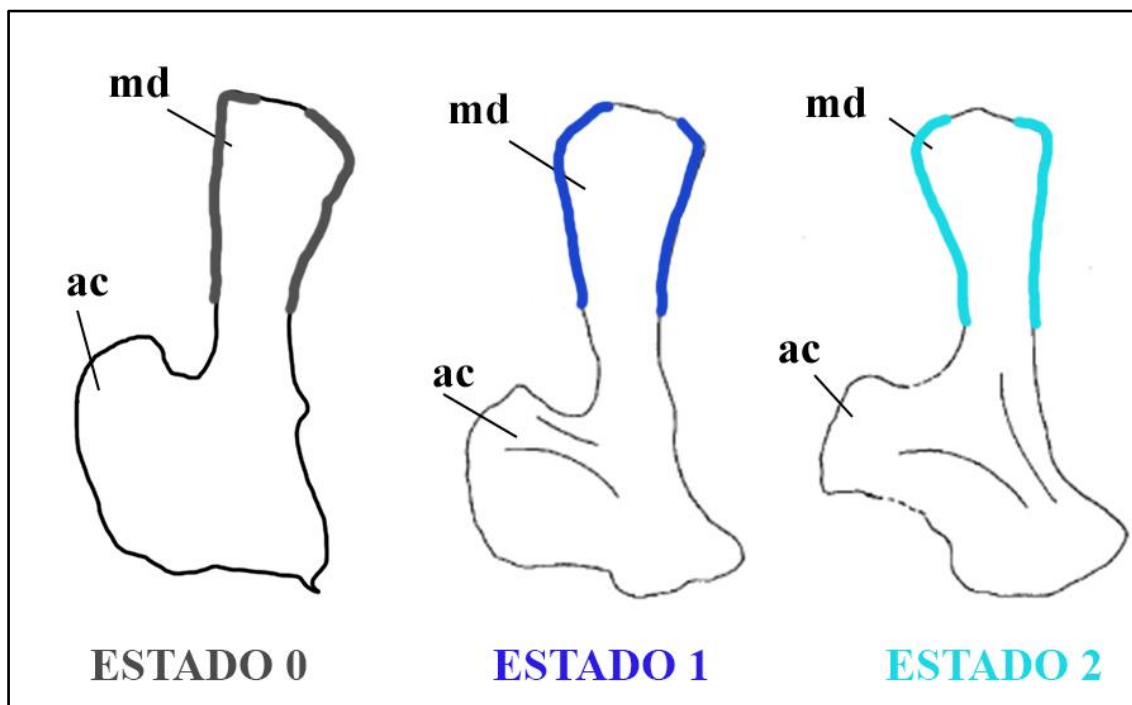


Figura A.4. Ejemplos de morfotipos de las escápulas relativos a los estados del carácter n°466: estado 0, escápula de Daxiatitan (You et al., 2008) en vista lateral; estado 1, escápula de Euhelopus (Wiman, 1929), estado 2, escápula de Giraffatitan (Janensch, 1914) en vista lateral. Abrev.: ac, acromion; md, margen dorsal de la lámina escapular.

Se propone la reformulación de este carácter con el fin de considerar el desarrollo relativo del margen ventral de la lámina escapular respecto al proceso acromial y analizar así, junto a otros caracteres modificados y nuevos (por ej., car. n°277, 466 y 471), la diversidad morfológica del extremo posterior de las láminas escapulares dentro de Sauropodomorpha.

La condición del margen ventral más prominente que el dorsal está poco difundida entre los saurópodos, estando limitada a *Plateosaurus*, *Barapasaurus*, *Rayososaurus*,

Rebbachisaurus y *Daxiatitan*. Por otro lado, láminas escapulares con una cierta simetría posterior (estado “1”) se registran en algunas formas de Eusauropoda (*Shunosaurus*, *Omeisaurus*, *Cetiosaurus*, *Mamenchisaurus*), y con varios representantes en diferentes familias de Neosauropoda (Brachiosauridae, Dicraeosauridae, Diplodocidae, Saltasauridae). También las láminas escapulares con márgenes dorsales más prominentes que los ventrales (estado “2”) resultan ampliamente distribuidas dentro del muestreo taxonómico, codificándose en algunos saurópodos basales (*Lessemsaurus*, *Isanosaurus*), varios macronarios basales (*Jobaria*, *Haplocanthosaurus*, *Bellusaurus*, *Camarasaurus*, *Europasaurus*) y Titanosauriformes (*Giraffatitan* (Janensch, 1914), *Huanghetitan*, *Isisaurus* (Jain y Bandyopadhyay, 1997), *Neuquensaurus* (Lydeker, 1893)).

467. Metatarsiano I, inclinación de la superficie proximal en vista dorsoventral respecto al eje proximodistal:

(0) perpendicular o poco inclinado (<15°);

(1) fuertemente inclinado anteromedialmente (>15°) (Bonnar, 2005).

Carácter modificado (Fig. A.5).

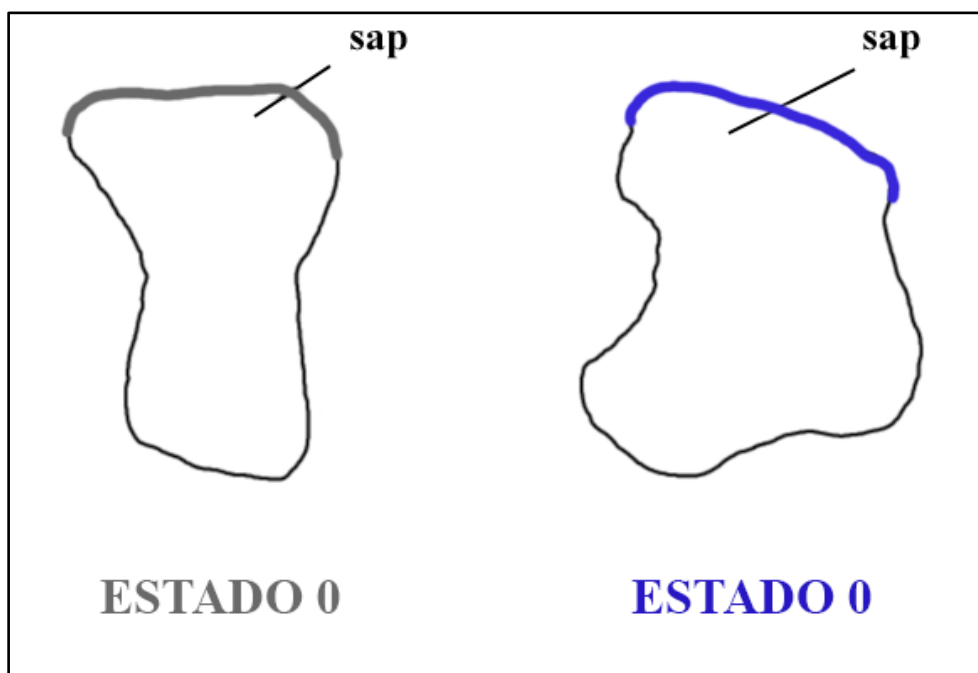


Figura A.5. Ejemplos de morfotipos de los metatarsianos-I relativos a los estados del carácter n°467: estado 0, metatarsiano-I de *Suuwassea* (Harris y Dodson, 2004) en vista ventral; estado 1, metatarsiano-I de *Bonatitan* (Martinelli y Forasiepi, 2004) en vista ventral. Abrev.: sap, superficie articular dorsal.

En su trabajo sobre la evolución anatómica del autopodio de los saurópodos, Bonnar (2005) reconoce la presencia de una superficie articular proximal particularmente inclinada medialmente en los metatarsianos I de los diplodocoideos. Sin embargo, este carácter no vino, hasta ahora, considerado e incluido dentro de un muestreo de caracteres

para análisis cladísticos. Durante la codificación de este carácter, la presencia de una superficie proximal inclinada medialmente (estado “1”) se evidencia efectivamente entre los dicreosáuridos y diplodócidos, y, por convergencia, en *Vouivria* Mannion et al., 2017 y *Gobititan* You et al. 2003.

468. Húmero, cóndilos distales, proceso triangular posterior del cóndilo ulnar (mediano):

(0) ausente;

(1) presente (D’Emic et al., 2016).

Carácter modificado (Fig. A.6).

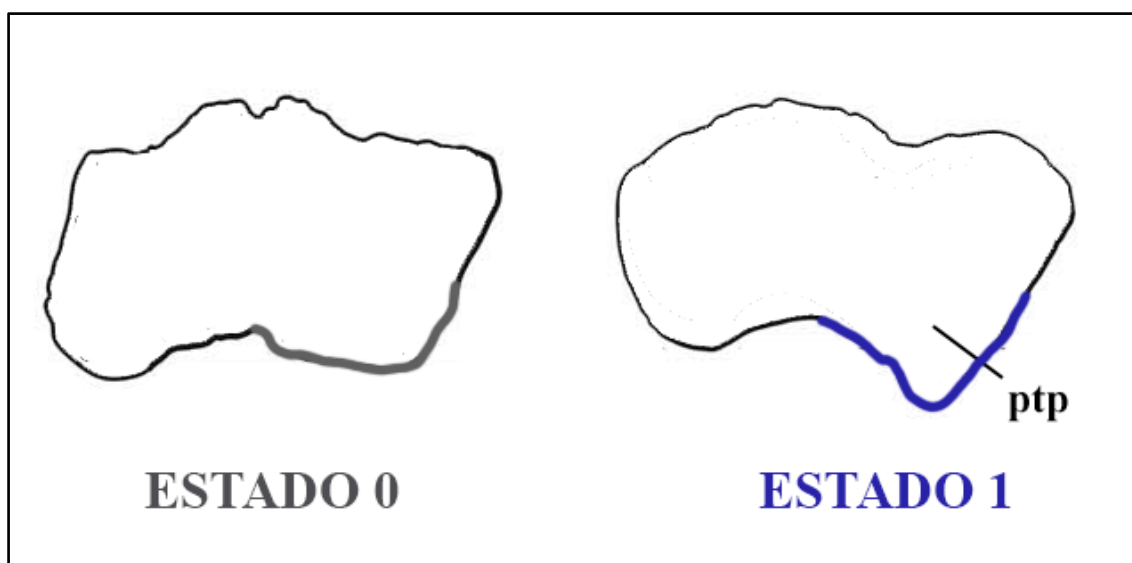


Figura A.6. Ejemplos de morfotipos de las superficies ventrales de los húmeros relativos a los estados del carácter n°468: estado 0, húmero de Apatosaurus (Marsh, 1877) en vista ventral; estado 1, húmero de Rapetosaurus (Curry Rogers y Forster, 2001) en vista ventral. Abrev.: ptp, proceso triangular posterior.

En la redescipción de *Sonorasaurus*, taxon del Cretácico “Medio” de Estados Unidos, D’Emic y colaboradores (2016) analizan la variabilidad morfológica de la epífisis distal del humero de distintos saurópodos, evidenciando la presencia de un proceso posterior mediano, particularmente prominente en los Titanosauriformes más derivados. Siguiendo a D’Emic et al. (2016), se formula este carácter con el objetivo de codificar la variabilidad morfológica de los cóndilos distales dentro de Sauropoda. Un marcado proceso triangular posterior del cóndilo ulnar (estado “1”) está presente en *Sonorasaurus*, *Rapetosaurus*, *Neuquensaurus* (Lydeker, 1893) y otros titanosaurios derivados, mientras es incipiente en *Giraffatitan* (Janensch, 1914) y otros Titanosauriformes.

• **CARACTERES NUEVOS**

469. Vértebras sacras, fosas espinoprezigapofisial (sprf) y espinopostzigapofisial (spof) amplias y profundas desde la base hasta la porción apical de la espina neural:

(0) ausente

(1) presente.

Carácter nuevo (Fig. A.7).

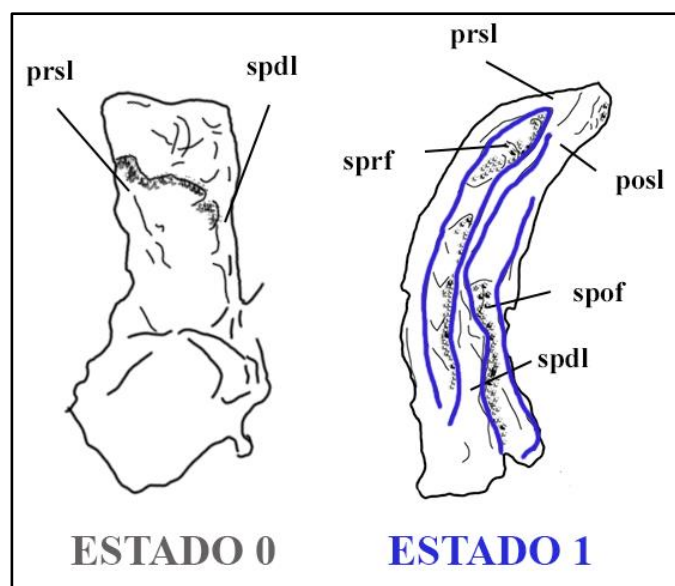


Figura A.7. Ejemplos de morfotipos de espinas neurales de vértebras sacras relativos a los estados del carácter n°469: estado 0, espina neural de vértebra sacra de Tastavinsaurus (Canudo et al., 2008) en vista lateral; estado 1, espina neural de vértebra sacra de Tataouinea (Fanti et al., 2013) en vista lateral. Abrev.: posl, lámina postespinal; prsl, lámina prespinal; spdl, lámina espinodiapofisial; spof, fosa espinopostzigapofisial; sprf, fosa espinoprezigapofisial.

La formulación de este nuevo carácter nace de la necesidad de incluir la presencia de fosas en las extremidades apicales de las espinas neurales sacras dentro de la diversidad morfológica de los saurópodomorfos. Aunque las láminas espinodiapofisiales resultan bien desarrolladas en la mayoría de los saurópodos, en algunas formas de diplodocoideos aparecen particularmente prominentes y dispuestas a delimitar fosas, generalmente alargadas dorsoventralmente, junto a las láminas prespinal y postespinal de las espinas sacras. Este carácter, de formulación binomial, ha sido reconocido en *Apatosaurus*, y diferentes formas de rebbachisauridos, como *Tataouinea*, *Rebbachisaurus*, y *Agustinia*.

470. Vértebras caudales anteriores, fosa espinoprezigapofisial (sprf) amplia y profunda desde la base hasta la porción apical de la espina neural:

(0) ausente;

(1) presente.

Carácter nuevo (Fig. A.8)

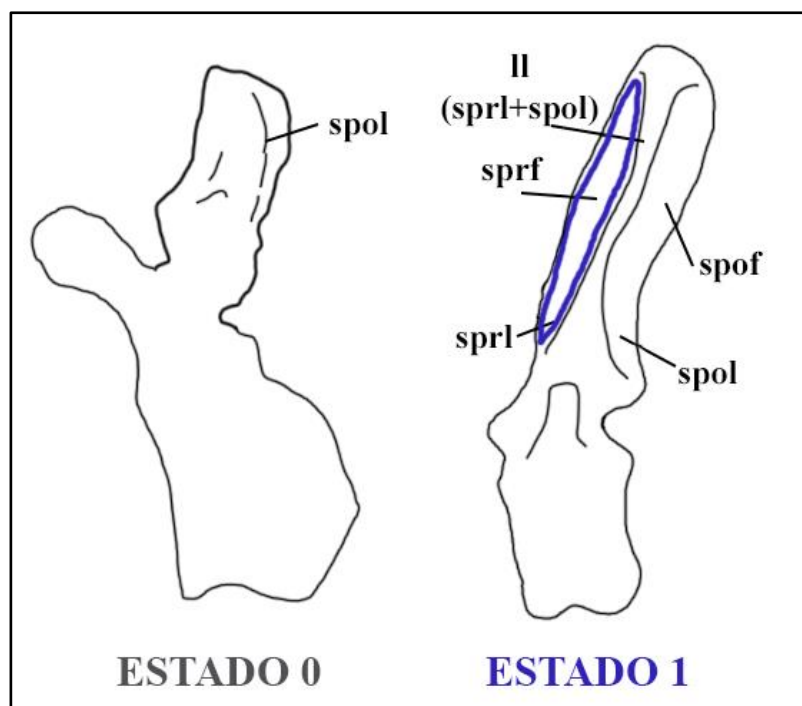


Figura A.8. Ejemplos de morfotipos de espinas neurales de vértebras caudales anteriores relativos a los estados del carácter n°470: estado 0, espina neural de vértebra caudal de *Adamantisaurus* (Santucci y Bertini, 2006) en vista lateral; estado 1, espina neural de vértebra caudal anterior de *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995) en vista lateral. Abrev.: spol, lámina espinopostzigapofisial; sprl, lámina espinoprezigapofisial; spof, fosa espinopostzigapofisial; sprf, fosa espinoprezigapofisial.

Este nuevo carácter complementa el carácter n° 459, y se propone a fin de considerar, dentro de la diversidad morfológica de Sauropodomorpha, la presencia de fosas alargadas dorsoventralmente en las porciones anteriores de las espinas neurales de las vértebras caudales anteriores. Las láminas laterales bien desarrolladas resultan ampliamente difundidas en las espinas neurales de las vértebras caudales anteriores de la mayoría de los diplodocoideos, sin embargo, delimitan fosas alargadas dorsoventralmente junto a las láminas prespinales solamente en algunas formas de diplodócidos (*Apatosaurus*, *Barosaurus* y *Supersaurus*), y en la mayoría de los rebbachisauridos (*Amazonsaurus*, *Rebbachisaurus*, *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995), *Tataouinea*, *Agustinia*). Tschopp y colaboradores (2015) definieron un carácter análogo para considerar las depresiones presentes en las porciones posteriores de las espinas caudales, sin embargo, durante la revisión osteológica de los taxones incluidos en el presente trabajo, se han evidenciado fosas equivalentes también (e.g., *Amazonsaurus*), o únicamente (e.g., *Rebbachisaurus*), en la porción anterior de las espinas. Considerando esta diversidad, se decide formular dos caracteres binarios distintos a fin de considerar las combinaciones posibles de ausencia/presencia en cada porción de las espinas.

471. Escápula, margen acromial (dorsal) de la lámina escapular en vista lateromedial:

- (0) levemente divergente posteriormente ($< 15^\circ$ respecto al eje mayor de la lámina);
- (1) fuertemente divergente posteriormente ($> 15^\circ$ respecto al eje mayor de la lámina);
- (2) no divergente posteriormente (paralelo o poco divergente respecto al eje mayor de la lámina).

Carácter ordenado.

Carácter nuevo (Fig. A.9).

La formulación de este nuevo carácter surge de la necesidad de analizar en términos cladísticos la diversidad de la morfología del margen acromial de las escápulas en los saurodomorfos. La condición del margen dorsal levemente divergente posteriormente

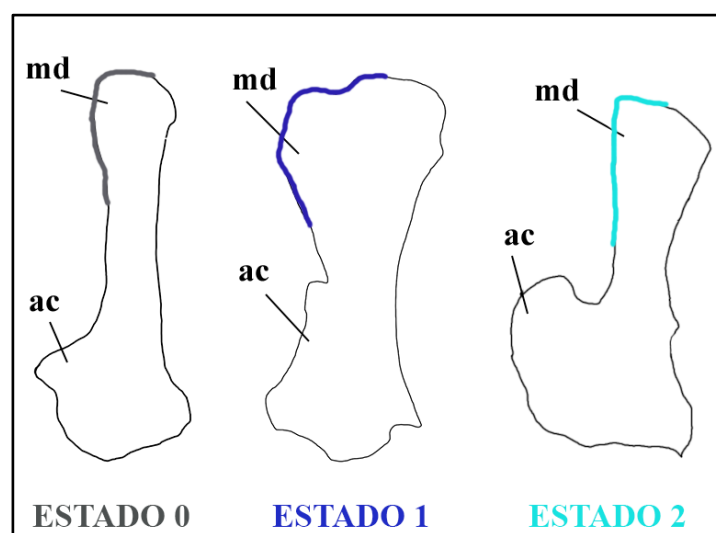


Figura A.9. Ejemplos de morfotipos de las escápulas relativos a los estados del carácter n°467: estado 0, escápula de *Mussaurus* (Bonaparte y Vinc, 1979) en vista lateral; estado 1, escápula de *Rebbachisaurus* (*Lavocatisaurus*, 1954, estado 2, escápula de *Daxiatitan* (You et al., 2008) en vista lateral. Abrev.: ac, acromion; md, margen dorsal de la lámina escapular.

(estado “0”) es ampliamente distribuida en el muestreo taxonómico considerado en este trabajo, registrándose tanto entre los saurodomorfos basales (*Plateosaurus* y *Mussaurus*), como en varias formas de Eusauropoda y Nosauropoda. Por otro lado, un margen dorsal fuertemente divergente (estado “1”) está presente en algunos saurópodos basales (e.g., *Lessemsaurus* y *Isanosaurus*) y eusauropodos (e.g., *Cedarosaurus* y *Patagosaurus*), en varios macronarios (e.g., *Haplocanthosaurus*, *Jobaria*, *Camarasaurus*, *Giraffatitan* (Janensch, 1914), *Isisaurus* (Jain y Bandyopadhyay, 1997)), y en la mayoría de los rebaquisáuridos (*Rayososaurus*, *Nigersaurus*, *Rebbachisaurus*, *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995), *Cathartesaura*). El estado con el margen subparalelo al eje principal de la lámina escapular (estado “2”) está más escasamente

representado, estando presente solamente en *Barapasaurus*, *Vouivria*, *Daxiatitan*, *Rapetosaurus* y *Opisthocoelicaudia*.

4. Codificaciones modificadas

<i>Barosaurus</i>		
Carácter	Codificación previa (Canudo et al., 2018)	Nueva codificación
136	?	1
237	3	1
239	1	0/1
282	?	0
283	?	0/1
284	?	0
296	?	1
364	?	1

<i>Lavocatisaurus</i>		
Carácter	Codificación previa (Canudo et al., 2018)	Nueva codificación
124	1	0/1
232	0	1
233	0	1
237	?	0
238	?	1
299	0	1

370	?	0
414	0	-
415	?	1
416	?	0
417	?	1
418	?	1

Suuwassea

Carácter	Codificación previa (Canudo et al., 2018)	Nueva codificación
106	1	0

Ruyangosaurus

Carácter	Codificación previa (Canudo et al., 2018)	Nueva codificación
124	?	0
299	0	1
415	?	1
416	?	0

Lusotitan

Carácter	Codificación previa (Canudo et al., 2018)	Nueva codificación
299	0	?
370	?	1

<i>Rebbachisaurus</i>		
Carácter	Codificación previa (Canudo et al., 2018)	Nueva codificación
414	0	-

<i>Wintonotitan</i>		
Carácter	Codificación previa (Canudo et al., 2018)	Nueva codificación
414	1	-

<i>Bellusaurus</i>		
Carácter	Codificación previa (Canudo et al., 2018)	Nueva codificación
124	0	0/1
370	?	0
414	0	0/1
415	0	1
418	0	1

<i>Katepensaurus</i>		
Carácter	Codificación previa (Canudo et al., 2018)	Nueva codificación
124	1	0/1
415	?	0

416	?	1
-----	---	---

Mussaurus

Carácter	Codificación previa (Canudo et al., 2018)	Nueva codificación
124	?	0
414	0	-
417	0	?
418	0	?

Tastavinsaurus

Carácter	Codificación previa (Canudo et al., 2018)	Nueva codificación
415	0/1	?
416	2	?
417	0	?
418	0	?

Comahuesaurus

Carácter	Codificación previa (Canudo et al., 2018)	Nueva codificación
299	?	1
417	1	?
418	0	?

'Shunosaurus_lii'

01000?10000110110001110000000?000001001??2000001101100000100011
000000000?0000011100?0?000?101?1100?101111000121?0200010010100000100
0000100001?010?00101000011011000112210000000001??0111010&10110&1?0000
20000010000100100000000000000100100000?000?02001?001110101001000100?00
0010000010001110110100101010001000001101011000000100000??00000?0?1110
0110000101?1000?0?10?001111001110??111?1111001000?000000000000?0000?
?000000000000000000?00?0000000??010001????0

'Patagosaurus_fariasi'

1???0?100??11??
?1??
0000001011001010100?000000110001000112000000110001??0110010011000020??
002??0?0????????000000000??1??1?????????0?000?02002?0?????00??110100001
?100?00100?????01?101001001110100?????????????110000?01000000010000000
011100010000001???00?????????101??011????????????????????????????00000/1010?00?
00000&110?????0??01001?????0?11?????????0?0???12?????1

Omeisaurus_sp

110000100001101110011100??000??001010011010001011011?000?1???11
100?0?0?00?0?0010100000000?1???1101?10111010001100400010123100000001&
200010110011010?002100002&311100110000101220010010001000?1111110011100
0220010?2110100??100000000000000100100000?000?02001?00???1100001101000
?0100?00000?0010001110110100101010001000000111011000000100000001001000
00111000000001011??000001010011110/10111110011111111001000?000010/100?
?110001000??0000001001000000000001001000?0?000101???00

Mamenchisaurus_sp

11100010001110110011100?0?00??00?010010010?010?1?111000?0???101
?00???0?0?0??10100??0?0011011110&100101110100011?040001012310001&20
00200010110001010?10021001131110011011001200100?00010000110021001?1101
022001002??0?00??112000003000000100100000?000?02002?0????1100?0110?0?0
?11????00?0?00????0111011010011101001101?0001???11000000??0000001000000
1011100010000101?11000001110?11?1?01?1?001111??1?????00?000000000101
0001000??00000000001000000000?0000?000?00???01????0

'Turiasaurus_riodevensis'

??
??
00100101?01101011??11111011100010?0?????0000010001000011101100111100?
1200100??????00?????002000?0?1????????????????????????????200?????????1??
????????????????????00?001?10110100????10011110000111????????????????????
????????????????????00??11??0101010?11?????11?????1?10?111??????00???1?0
00??0100010?00?????????001000????????????????????????????????

'Losillasaurus_giganteus'

??
???????10?????0?????1?????????????????????1???1?????????????????????10120??00100
000000101100?01??0??11111011100110100?????00100?0001010011101100111110

0120????????????00??????10200?100&1100??00000000????????1?????????????
????????????????????????????????????1011010?????1?????????????????01??0??010?0?00?
11?00??00???
?0?11??100?0?000100100?0?00?0?0?????????00?????????0?

'Jobaria_tiguidensis'

11000010100011111?0101100?0000??10010100?101000101101110???10??1
1?000?00?00?0?0?1?1000000??????11000?01110100001001?0010&1?2111101?0
000000100101101010120/11011011000&1111011212000001000?0111011001111000
010010021101?1001000000000?000100?000100000000?0200100????1?001011000
010?0?0100000?0???01110110100111010001110000111110000?0100000001100
00000111000100?110111000?11111001111?01111001????????????000000010101
00100000?00000010000100?000?00100?000??0????2????1

'Haplocanthosaurus_priscus'

??
??1&2&3&4??010121
10101?0010000100100101110101111101110011011011221000101000100001100110
011101001201100211011?0010000?0000000001001000100000000?120010??????1
0??110110211?100100?00?000????????????????????????????????????1110000?01000
000011000??01110001001????????????1????????????????????????????????????0
0001?0000000110000?0?011010001?????1?0?100????????00?00/1200??1

Apatosaurus_sp

0020001?11111201111?221100101100?0010100011201010110110010020?01
?000010000000001010?1?0001??????23011?000330101210?3102111310101?0020
11102100001?111310000?110?0210110120000011000111?111100100111010020110
021?11120?1120000020000131111010110000000002012?011111100101100000101
011001?000000?00110120100101010011110000111110000011000001?0010000001
11100100111011100001111101111101111101?1111?111000100100001110/1100010
00110000010/100010100010010000001000/100/1110110110110

'Barosaurus_lentus'

??
??3??11111310?01?0
01001112010001?10131000011100210110120000011000100?111100100111?010020
11002????0?0?11200000211101110/1111101100021000003012?011?11?00?01??00
0?010????1??00??1?01??0?00?0????????????????????????110??0?11?0????????100?
000111000??111????00??1????????????????01????????????????0000??11???
0?0/1????????????1????????????????????????????11????11????10

Diplodocus_sp

0020001011111201111122110010110010010100011201010110110010020101
10000100001010010101100001101101?23011?1003301012100310?1112210001?002
010112110001?101310100111?021011012200001100011111110010011101012011
0021111120?11200000211101311111101100021000003012?01111110010110000000
1001001?0000000011101101001110100????????????1110000011000000?001000000
11100010111101?10000111110011110011111011111?1111001100100001110/1100/1
01000110000111001001000100001?0001001011????111?000

020????????????????????????????????03?????1101?00????????????????????????????1101
21?1002001????????????0??1000?0/2????????????????????????????????????11100??
??1111??
?????110??1000?0?1??1??0?1????????????????00?????0??111

'Limaysaurus_tessonei'

????????????????1?01????2?1??000??11?0011111001??10111011?20?????1
00101010110?101????????????????????????03311112111??011021100010011000
0100000010?00?110111100210111012220121011001000011000101111110201?0
???????1&20?10/20/1000014000013100001?01000100000020110011?1??10??11012
11100210100100?11??0?1101001011110100????????????11????00101100001101
00?0?211000?001210??1?0??11??0??100?01111?1????????????11?0??0111??
?0?0/1?00011??00100000??01??0????10?00?0?000000010??11

'Cathartesaura_anaerobica'

??
??011021??00100
11??0??000?0010?0??
????????????????????????0?140??0131000?1111??10000002?1??0????????????1?
121110021?1??
?????012110001??1
1??00????????????1000100????????????0????00?????????01

'Histriasaurus_bocardi'

??
??
????????????????????????111?1?????????1?????0?010??0?1??0??0010111101
?020??
??
??1????0
0???1?0/1??0011??1??

'Amazonsaurus_maranhensis'

??
??0????????
????????????????????????1????111????10????????0????????????????0?1?0111??
1????????????????0????????0000&1?0?3??0?1111??1000002?1?00??????10??
??0????????
??
0????????110??100??0001?0????????????1??????10?????????1?

'Comahuesaurus_windhanseni'

??
??0????????
????????????????????11??111100210220????0?1??1??0?0000??00111111?1?
02????????0?0??210000140000??10?0????????10000002011?0??????10??1??
????????00?00?1????01?10110121????????????????????????01010000011?
000001211000100?2??0?0?0??
?????110??100??0001?0????????????1??????10?????????0?1?

?????11?????????0?????00141100?01??0????1???100000020110011?1?????11
012121001001?????????01?1011011111010?????????????????????????????
????????????????????2101110?????????0?001?????????????????112????11
011???10?????????0100100??101?????????0101???0?11???01

Camarasaurus_sp

111000101000111110101000&1000000100101000101000101101110001101
?111000000000100001010000001111111010?011101000210010001012110002?0
0&110100101100?01?1012100111110001011001?00000100010000110121001111000
220010?21101110010000000000001100100010000000?0200100000&100&101011
011000101001001000000000011010/1010011101001111110011111100000011000010
11000000011100010011101110000101110011110/10011110?11111111000&1?0000
000100010010100010??0001111000/11000100000000010000?000?00/1200??1

'Bellusaurus_sui'

?????0?0100011?????????????????????10100???1??01??1??11000??010
??????000?????????????????0?????????????1?2010111010002100???010&1121100020
0010000101100?010100?1001111110110110?????000001000100001101110011110
002201?0?2??0?1?00?1200000300000110?10000100000000?000?000?????????11
0&1100010100100?00?????00?10110100111010?????1?????????110000?011000010
11000000011101010001101?????0?????????????????????????????????????000001
0/11011??11010111??00000001000100??0?0?001111??00002000?0

'Europasaurus_holgeri'

1110001010001111??0010110200000??1001?0000100100101101110000101?
????0/10000000111010?1010000?01111?1?11010100/1010100012100?0?010&1120&
110002100110111011001010100?10011111101102101020?00000100010000110011
001110100220010021?001?00?000??10000000010000000100000010?020010000010
??110100110100100100000??01?101001011110100??11??11?01111010??0110000
?0110??000?111000100?11011100?0101110?11?1?????1?????1?1??11?????000000
0101011010100001001?01001001?0?1?0??0??0?0000?????????2??0?0

'Euhelopus_zdankyi'

01100?10100011??110?0/11100/100000??00?????????????0?????????11?00??0
1?1?????????????????????10000001??????11010110/1010100021004?02110/131100
01012000010?1?111110111011131111001111100/131??0?100/111000?1110211011
1100022101113??01???
?1101000?110?000?00?????01?1010/10101?????????????????????11100?100110000
10110000100111100100011011101001?11?00?1111001?1100?1???11?0??000000
0?011000100100010011?????????1000000110010010010??100110??0

'Galvesaurus_herrerói'

??
???01012110?0000
12??0??1200??1?????1??111111011111?????00??0?000?????011011&2100111
100021001012110??00??????01000?0?100?0?????????00110?????0?000?????1??
1?????????????1??????0000001?1010&10100?????????????????????????????
01011000???00
00??00?1?1?100?00??10?1????0??101000??????????????????????????????

????2?1????????????00?????11010??000?0?0?00010000?11000000100?????????
??0??00010??1011??00??00?21000011111??00?????????????????????????
??????0??11210110????0????????????????1111??11?????11111100??????0000
?????????11??0??1?01021001?101?00??01101????????00??0????

'Venenosaurus_dicrocei'

??
??
?????????????0??
?????????11????????00?????111000??00?00100001000000100000?000?????????11?
10001110?1?????????????????????????1?10100????1?????????????101?0000101?0
00???11?????????????????????1??
?????????????????0101/2100?????????????10?????????????00010????0

Rinconsaurus_caudamirus

??
???1012?0??1010
2??001?00001110????10??131?12??11?11??????120110201?????1??11?0111100?
221?????????????????????01030?00?110?00??????0?31100200?1101????1?????1
0??1?1?????????1??????1010012?????????????????????????1??1??1000110110
?10?01121?11001???00001??
?10?1??10?0?????1??1?1?1??1?0?11?????????????02?????1

Aeolosaurus_maximus

??
???1
?2??
?????????1?????????00?????????301?00?10??2001000?????110?????1?????11?????
??
????00?1121?1?001???00001??
?????????00?????????11110??

Overosaurus_paradasorum

??
???110130??30102
??001?010??11110031003?30012111221000021120??020?????1?1?01101?10?0221
?11131101??001120?01?3011?0?10??0??????00311102001110????????????????
???1110111????????????
???00001?01110
0111000?011??????0??????????0????????????????????????????

Futalogkosaurus_dukei

??
???2101101300010102
000011000011120013100333?012111??0000020120??01?????????101?011?????2?1
????31?01?????12?????030??011?????0101110?????????????????????????1?????
???11??1111??000011011001?
?01???0000??10110
??1100010????100?????????????????10????????????????????

'Malarguesaurus_florenCIAe'

??
??
??
????????????????????00??????101/200000010?0000010000?21001?000/1100?????????
??
????????0?????2100/1??
????????????????????????010110?1????????????????0????????????????????

'Ruyangosaurus_giganteus'

??
??010&113????3?
??2?????1????10??????101?1/331111001112?????3101010000100000/111111001
111000221??1?21?00?00?1????????????????????????????????0?00?0?????????????
??1101001011001000/110?????01?1010/10111????????????????????111101?????
??????????01001121001011101??
0000??10??0?11001111??????????11010001?0??01??????1??11?0??0

'Epachthosaurus_sciuttoI'

??
??
????????????????????????100?13110111111?????000010201000?11121101111000
221??113??1?????1120101030?000010010?010000131??0100010????011111????
????????????????1??????1101100211?00?10111111211??11?101?0?????????00
001/2121011001?101?10?111?????111111011110111?011110111????0000????????
??10/11?01001?1100/10/1110?111111?1??10?1101??1100??0????

'Mendozasaurus_neguyelap'

??
??110&11?????0?
?102??0??000??112001?10?0?31?12111??00010????0??01?????????????0?1????
?????????????????0??2?101030000021000001010100?21??0200110????0?????11
11000110011?????11????01?101101211??0?????11????????????????????????????????
???0?00112101?????10??1??0?????????????11?1?1?????????1110121??0000??1
0110101111??????11011100?101?1?????1??0?11??1??01?0??0

'Argentinosaurus_hunculensis'

??
??
????????????????????????1001?3?01211121?2121?10?001010?000?11112110111100
0221????2&3??
??1????????????????
?????????????????????0????10??0000?
?????????0/11?10??10??

'Bonitasaura_salgadoI'

????????????????????01????????????????0?00000?2?????????1110??????
?????????????????????0?000?????????22/3?10100022101012100??0110/1??01?1
??020000?000011121?1??10010/1310121112100/1020/22?12?110101000011?11110

111101?2210111????????????101030?000210002001?11003100020001001????11
??1????????????????????1?????1??1?01??1110?????????0??2??1?????????000
11011001010112???1001?1011?010?1?0??1??101???111101111????1????????00
001?????001100&101001?010010&100??0?111?????0?10110?0100?00???

'Quetecsaurus_rusconii'

??
??22?????2100?1?11?130????102
??001??00??11/200????0?3?3??121?1??0000????????????????????????????????
??
????????????????1?11????????????????1????????????????????????????????????
??
00????????????????1????0?1?01??

'Patagotitan_mayorum'

??
??021&210100?100???210130?0101
12000011100011????????1001131012111210212110020010001000011112110111100
0221??11??????010/1020101030000121000010111100310002000100?????11??111
100110120111?011?1??101110110121110110?????????????????????101100?11011
00101011121011001?????????0??00001?0
0?????110001001?00101000110111????????????????????????????02?????1

'Malawisaurus_dixeyi'

1120?0????????1???0
????????????????????0??0100????????????1?0101??02?1????21?0????101310103?10
21010110?001111000?1003?311121112210010??1200?020100001?01110?1110?02
210?1????????011??0010300?0?0100????10??0?01000100000????011??1?????
????????00?001110??01?1011001/2110001?0??1??111????1????????????001111001
0?????1210????????1111010??0000110001
01011101001?110110101101111?????00??11??1??????????

'Baurutitan_britoi'

??
??
??
????????????????????????22200??030000121000200100000310002?0????????01110????
??
??1???
????????????????????01001000??0??

'Rapetosaurus_krausei'

00200?1?1?1012?10110?12?1?10?0011?00001?0?0120?01010?1111??21111
???11?0100???1110?1?101??0011?????12?1010003?110121?040?1101310003?102
100011010?0110100?1003330&10121112210010211200002010000111201101110112
21????3????????????????0?03????????00??20????????3???020?21????????????11100
0????????00?0011????01?101211211?00110?????1?1????111010110110001??11?01
010111?111101?????????10?????????????10?????00?????????????0010000100001
001011010011010111??0101011??1?100?1011??100001010?2

'Trigonosaurus_pricei'

??
??110&11310103?
1020?00110001111010?310&103331012111221000220&212000020?000?111211101
11?0?1221????????????????????001??
??
??
??1?101100?0/111101000?11101100?????????1????????????????????????????????0??

'Isisaurus_colberti'

??
??10?310001?10
210101000000110100?10033300121112000122?1200?00010000111001001110?122
0?1?13110?0?????????1030?1000100000010000131000200110????011?010110000
00001000?00?????????1?101111?11101?????????????????110?111?0110001111101??
???00000/1???001
??0/1?0?0100???0011?0?1?1?111?????????????0?????02????01

'Alamosaurus_sanjuanensis'

??
??0311010121?0??11111310?03010
2?01011000?1112000310?112101211122000?22?12000010100001112111011110012
21?1112/3110010012221001030010011000020100001310001110100???0111111100
0011011110101110?101?1110102111001111?111112???1??1???000?1111100?1??
?112???111??11111111?????????11111111?11011?1?111?0?????0000111?01??0
?100100111001111011?1011010?111?011???1?01????0

'Nemegtosaurus_mongoliensis'

00200??110?12?10/11?010&1211110?0010101101?0?0120?01010?1111??21
11011?1100010?000100?1?101?0011?01?12?101000321010121?0????????????????
??
??
??
??001??
??

'Opisthocoelicaudia_skarzynskii'

??
??
?????????????????????????1?0?100??300121111&22100?2120010211000011121110111100
1220??1131?0?00??2??10010011001100100/201000011000200020010001111100000
00?101111011111011111112102111011111?111112111?1110110001?111011001
011210111011111110111101111111001111011110111101110122??00001????????
0/111011000?110011?001110110?01?000101???110001????2

'Neuquensaurus_australis'

??
??101310003000
2??00??00000110100?111?130012111221001221120000201000?1112111011110012

21????31?0???11?220001030??001100??201000013???021?011?1?0??????11100?
000101011011?1????11?111210211101111????????????11111?101?000111110011
011112101111?1111?10001101101??111??0????00?1????????????????00001?00110
0?1101010001110001?011011110??0101111??11000201??0

'Saltasaurus_loricatus'

????????????????????????????????00?????1010???020?01?????????????????
???0100010??1?????10??1?10&113100030
00200101000000110100?111313001211122100?22112000020100001111110111100
1221????311010?11?12?00103011001100??201000013100021101101?0??11?01110
00000101011011?110??11?111210211101111????????????1111110110001111100
1101111210111111111001??00001?100
1101011101001111?00110001101101??111?1011??10??01????0

'Lusotitan_atalaiensis'

??
??
?2?????????????????????1????1/2?110?????????????????????????????1?0?????1/2?????
?????1/2??????????????00?????1?10100000010?1000010000001000?000000?????10
??1?????????????????????????????0??101??10/11?1?101????????????????????1011?0
001011?00????????????????1101??1?0??1110????????????????????????????????
?????????????????1?0??11?0?01011011?0011??????10????0??1??????????

'Tapuiasaurus_macedoi'

002?0?111?0012?10110?2211200??0111011?1000?0??01011?1?11??1111
1??1?0000??1110??101????0??1??12?10100032&3101012100????1?????????
?1?2?0??11?????????????1000?31?1211112??????120?000?????0110??110111?
???12??11??
????????????????10?10?1?????????1?????110011?????1????????????????????
?????????1?2?????????????1????????????????????????????????1110?111??001?????
?????????1?0??0&1011?????????1?????????????0????????????????????

'Supersaurus_vivianae'

??
??13?????????
??1?1?1?????????1??000?????1?0?????????????0000?????????110101??0????01
?22?????1?????????????????011?0111?0/11??1?11??01?0??0??0??0????????????
1?0??11100??0?0??1?00?????001?0?00
1?????????????????????????0??1
0??0101?0?????10000?0?????????0?01?????01????11??10

'Leinkupal_laticauda'

??
??1?011/2?????0
001/2??11??????????1?1?10?1/2??111?0?????????????????????????????0??????
?????????????????1?0/112?????021?0011110011?11??0121??12????????????????
??
??
??1??0/11?0?????????1000100????????????????????????????????????

'Dinheirosaurus_lourinhanensis'

??
??1?112?????0
????0?????????10?0??11011??100210?????????01??00/1??????1?1?110/1??0?
0021?10?????????????????????2111??
??
??1
0??0?0/1?0?0110??????0??

'Huangheititan_liujianxiaensis'

??
??
??
??????1??21??0?0?????1?000100000000?????0?01??12/3?????????????11??1
1?000?100&1011000?1??
??
?????????????????????????????010000001?????????????????????????????????2????1

'Yunmenglong_ruyangensis'

??
??1?111?????0
020001000?????10?????10?222?????????1?????????2?1?01?????01111100??001
22??101??????0?????0?00010000100?0?00????????????????????????????????????
??
?????111/21?1?1?1??10
??1??1?0?0?10?00001010??

'Angolatitan_adamastor'

??
??
??
???1
1?0??11110?????????????01?111001211110101??11111????????????????????????
??
?????????????????????????????101111?????????????????????????????1&2?1???

'Choconsaurus_baileywillisi'

??
??1?????0?011?00?02110??21??3??0?310?
??0?000????1??00??100333111110221112211020010200010011022100110110220
0111?????????????????0103010000101?1?010000?310001000&10000????11??111100
01021??0?011?1?????????????????????????????11?1112????????????????????????
??10?010??11?
??110100&1011??10110001?????????????????????????????????1&2????0

'Agustinia_ligabuei'

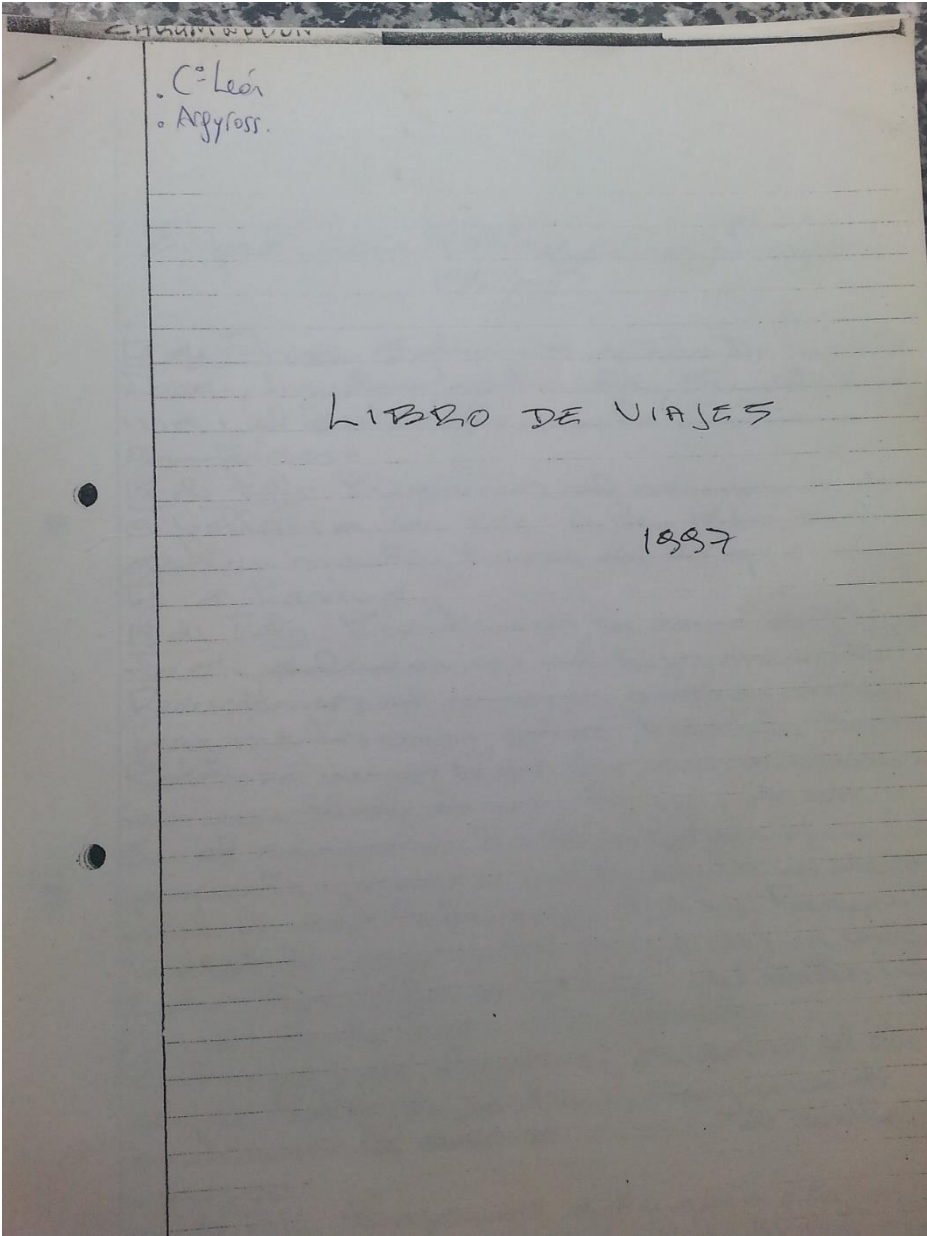
??
??
???0101?????

????10?2&3????????????????????0?1?????1?01?00????????????????????
??
????????????????????22??11?00????????????111?01??1?1????????????????
????????????0????????0?10????????????????0100110000??0?11?

'Ligabuesaurus_lenzai'

??
????????????????????????????????????0&1??????1011101002110??110111??103
0002??00?10000101210??1002131110111110022??000010101000?11?1010011100
0221??1????????0??????0?02000?0?10????????????0??0????????????????1111
000011201100?11??????00110100121????????11??1????111?10??01?0????????
??000011210?100111011101101100??111100111101111?11????????0000?000
??1?11000??1??0????1?1101110000011000111??00000200??1

6. Libretas de campo del Dr. Bonaparte
Campañas 1997



mientras que la geol. Susana y Salgado en Cipolletti. Nosotros visitamos los afloramientos y Parina opina que el apoteo cólico de la sección inferior es muy importante. Pero no se aprecian estructuras entrecruzadas u otras evidencias cólicas.

Por la tarde viajamos a P. Huincul y no logramos encontrar a R. Coia. Fué al campo con P. Curie. Seguimos viaje a Riccio Puffi a donde llegamos al atardecer. Tratamos de acampar a orillas del lago pero no hay árboles y está muy lejos del cerro El León. Pasamos la noche en el camping al lado de YPF.

21 de Febr. Pedimos permiso para acampar en la Finca de Astizarraga, logramos un lugar muy bueno, al lado de la casa de ellos, que son dos hermanos muy atentos. Por la tarde uno de ellos nos acompañó hasta el Co El León, con muy buenos afloramientos de F. Pohan Cura. Encontramos diversos fragmentos en el sector inferior, de grandes saurópodos. Este día un gran apilado casi completo. También encontramos diversas placas de tortugas. Hay un resto con grandes celdas óseas que veremos al día siguiente.

22 de Febr. Vemos el resto citado más arriba y se trata de una concreción con abundantes huesos que pueden ser fragmentos del tejido óseo de piezas con macro celdas. Son fragmentos no identificables. Trabajamos la capa con

estas concreciones, y aparecen varios restos, siempre fragmentarios, como si hubieran sido acanecados. Derivamos los afloramientos hacia el N, pero no encontramos más que astillas de huesos grandes, y algunas placas de testugas.

23 de Febr. Por ser domingo salimos solo por la mañana a revisar afloramientos de F. Rio Limay que se exponen a unos 8-10 km al norte de la ruta Neuquén - Bariloche. Muy pocos afloramientos, pero encontramos solo unos pocos fragmentos.

24 de Febr. Visitamos el ephemo nordeste del Cerro El León y Agustín localiza unos restos in situ, en la parte alta de una loma. Carecen de a la sección geológica más inferior de la sección aflorante. Comenzamos a destapar y vemos que los efectos de la meteorización son muy fuertes. Todo el día nos ocupamos de destapar y curar el conjunto de piezas. La conservación es mala, huesos deformados por compresión.

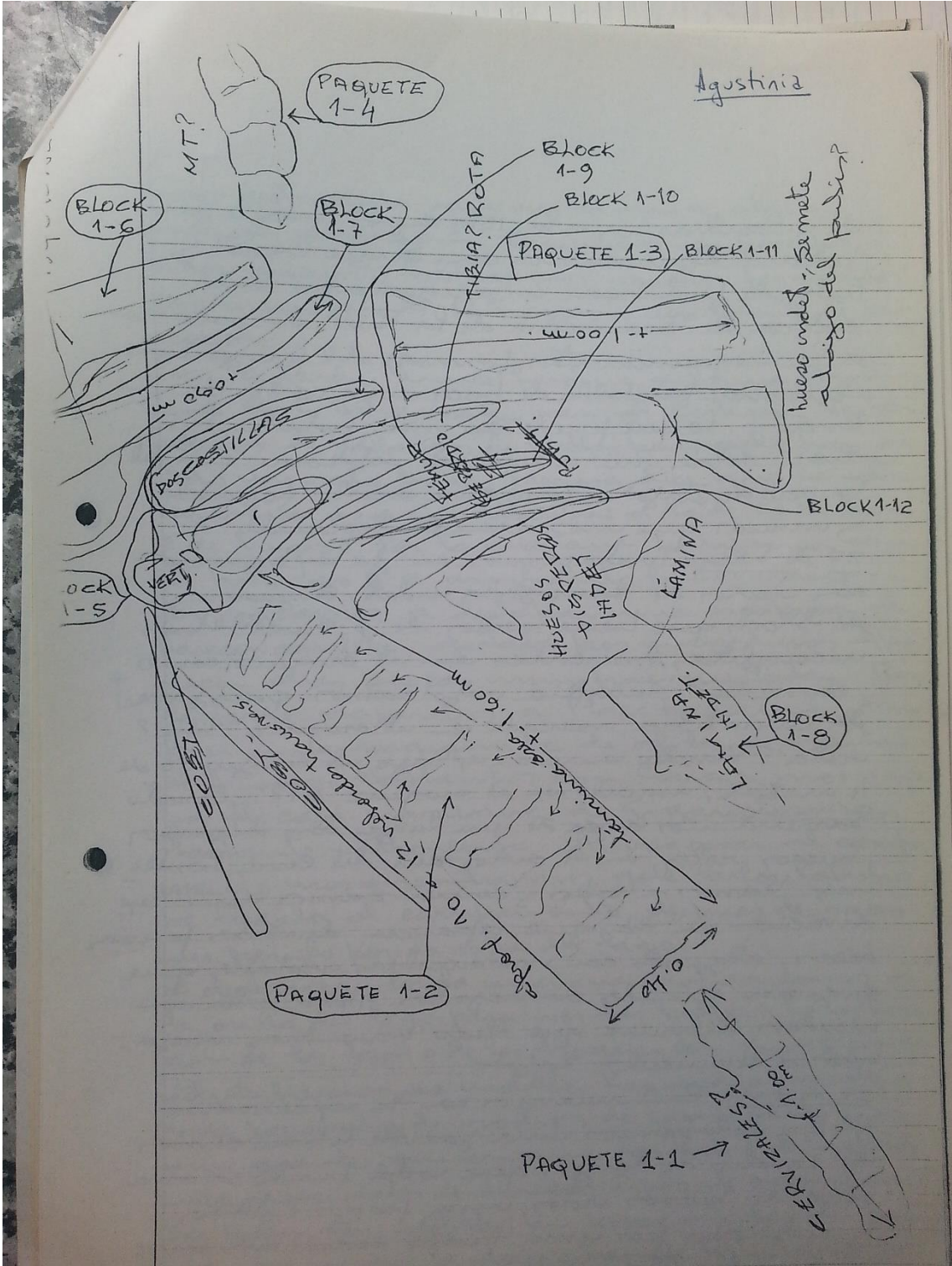
25 de Febr. Seguimos trabajando a la preparación de este material. Muy probablemente corresponde a un saurópodo por las características del fémur, muy incompleto, que muestra un ancho y plano (por deformación?). En el croquis de la pág. siguiente se muestra la disposición de las piezas mayores, pero hay otras que son más pequeñas. La erosión ha afectado toda la secuencia de vértebras, cortándolas a un extenso plano. Esto dificulta mucho el reconocimiento de la morfología y hace con-

fundir. De todos modos parece que el sector anterior corresponde a cervicales, por las huellas que quedan que presenta. El otro sector, largo y aparentemente unido o fusionado, corresponde a dorsales, pero no logro interpretarlas. Da la impresión que las fosas epineurales están unidas entre sí formando una gran osificación. Hay una serie de costillas que por su disposición parecen relacionadas con el sector grande de la columna. También hay una probable vértebra caudal anterior cerca de las costillas.

El per. sur está muy afectado por meteorización al punto que no fue posible salvarlo. Se sacó a trozos y por debajo de él hay una posible tibia, más o menos bien conservada.

En el extremo derecho hay un hueso que parece incluir los metatarsos, pero no es seguro. 26 de Febr. Viajamos a Plaza Huinca a comprar papas, leche y otras cosas. Visitamos a Coria en su museo que lo tiene muy bien arreglado. Hablamos del asunto museo de la UN Comahue y quedamos que en dos semanas se verá si hacemos o no una nota a Cultura por la destrucción de los fósiles en ese museo. También hablamos de hacer un pedido al museo de la Univ. Nac. del Comahue del conjunto de vertebrados de Reducción. Para ser preparados en B.A. El autorizará de parte de la Prov.

De Plaza Huinca viajamos a Zapala. Llegamos a las 14hs y combinamos con S. Coca



de encontraron a las 15hs en el museo para
 hablar. Conversamos con Sergio Caccia y
 trata de justificar las epigoneas Suro-
 cáticas de la Inmateria de la Prov. en relación
 a los requerimientos formales del proyecto de
 Convenio. Me habló de hacer una carta de in-
 tención, lo que puede ser más potable. Le in-
 sistí sobre mi interés en colaborar con el
 museo de Zafate pero sin excluir formales,
 y menos que nos esté controlando.

27 de Feb. Trabajamos en la excavación
 en sector de saurópodo indet. Empezamos
 el Bloch que tiene restos de 6-8 vértebras
 incompletas, marcadas en el esquiso como
 ; cervicales? También reforzamos gran parte
 de una tibia, marcada en el esquiso "L11?
 veta". Marcelo empezó y extrajo el conjunto de
 la metatibia, marcado en el esquiso "MT?". Ernesto
 Saravia nos avisó de un lugar con diversos
 huesos rotos, en el sector sur del Cerro Los Le-
 ones. Vamos a verlo, y comenzamos una ex-
 cavación en la que aparece diversas piezas
 óseas, algunas con macroceldas notables que
 sugieren grandes saurópodos. Ahora está en
 manos Silvano que llegó un viernes viaja-
 mos a Huimil - Zafate.

28 de Feb. Continuamos en la excavación
 N° 2 y destacamos una posible tibia, de unos
 de 1 metro de largo, que está frita a otros
 siete de huesos rotos, muy fragmentados,
 y cubiertos por una fuerte costra calcárea
 que dificulta mucho el trabajo. Segu-

unos destapando para ver si apare el algo o mejores condiciones. Caminamos un poco por el sector inferior, localizamos muchos fragmentos de caparazón de tortugas, y en frente de san rodrigo.

Por la tarde Jimenez, Parina, Silvino, Agustín y el Sr. E. Astigarraga van al Co hessa. No hay noticias de hallazgos de huellas pues sólo han estado un rato breve. Parina dice que la estratigrafía es muy diferente a la de Co El León 1º de marzo. Por la mañana trabajamos con el hallazgo Nº 2 ampliando la excavación.

Comenzamos a destapar una escápula, al parecer completa, afectada por quebraduras. Aparecen otras piezas muy fragmentadas. Por la tarde viajamos a Plaza Huincul a comprar una maquina de afilar, y visitar el museo. Hablamos con Coira y nos muestra la caja craneana de Gigantotarsus, bastante estropeada. Al regresar al campamento nos encontramos que Carlos Papalio ha llegado al campamento, después de hacer un periplo por la costa del lago.

2º de marzo. Por la mañana nos acercamos a la orilla del lago para ver las huellas, la exposición de los tajos o de los bloques con superficies de estratificación es notable. Las evidencias de vida por medio de rastros de invertebrados es muy grande, con enorme cantidad de galerías, relieves, oquedades de diversos tipos de organismos. Las huellas son notables, en especial las de saurópodos por su tamaño. Las de tipo "iguano-

donde son grandes y notables, y las de terópodos generalmente con el el dedo III bastante más largo que los restantes. Pensamos volver al lugar para fotografía

3 de marzo. Volvimos al campamento El León a continuar con el hallazgo #2. Trabajamos el supuesto hueso (no tibia) y logramos extraerlo y separarlo, para luego extraerlo. Al darle vuelta vemos que hay una porción de la epífisis que extraemos y ubicamos en su lugar. La epífisis no está totalmente completa pero gran parte de ella está presente por lo que trataremos de extraerla. No obstante hay que reforzar las grietas con resina. Por fuerza diversos fragmentos han debido eliminarse para hacer lugar para preparar una pieza completa.

4 de marzo,
Trabajamos en el hallazgo 1 preparando el paquete de las vértebras dorsales (bloques 1-2) y con las tibiales (1-3). Durante todo el día trabajamos en la preparación de los paquetes de las distintas partes del conjunto de vertebras. Por la tarde visitamos la Est. de García Crespo, conversamos ampliamente con la Sra. del edificación, que es funcionaria de Cultura de Río Negro, y con la que conversamos en dejarle algún material fósil y alguna huella de las que se observan en la orilla del lago E.R.M. También conversamos sobre nuestra entrada al campo. Por ello debimos comprar un candado y conseguimos una cadena. De ahora en más está la entrada cerrada.

Al regresar al campamento encontramos que Yamir y Analía han llegado. 5 de marzo. Seguimos trabajando en el hallazgo 1, y logramos extraer bien varios bloques. Por la tarde traemos el block grande que resultó ser una huella pare a un ornate camionete, y cargarlo. Ernesto Parinc se retiró el 4 de marzo.

6 de marzo. Todo el día lo usé en llevar a Yince y a Agustín al aeropuerto de Merquí, a quienes le compré pasajes, un bus B.D. a Tuc. a Yince. Compramos cubiertas, rivetes, platinos, visitamos a De Ferraris Sr., hablé por teléfono con Ligasue, que me pidió que lo llame en 10 días. También visitamos a Carolini en El Chocón, y lo encontramos animado, trabajando en el trabajo del Museo de Paleontología a un nuevo local, muy bueno, de "800 m² cubiertos".

7 de marzo. A la mañana trabajamos en la extracción de los últimos restos del hallazgo 1, y al mediodía nos despedimos del lugar trayendo los últimos bloques chicos, principalmente codillos, y en posible, extraer un otro hueso subfano (1-8).

Tenemos noticias del hallazgo de restos fósiles al hacer una huella de entrada a un punto cercano. Adigarrage está tratando de comunicarse con el que los vio. Tenemos.

Temprano, después de comer, continuamos los trabajos en el hallazgo N° 2. A la tarde terminamos los trabajos en la extracción

de la escápula (1.30m) y gran parte de un hueso. Van otros huesos fragmentarios, algunos con huesos en macrocelas que parecen ser centros vertebrales. Hay un fragmento grandecito que se une al extremo ventral de la escápula. Otros fragmentos son indeterminados. Hay una solita con fragmentos para poder, colectado en "fango" ubicado por debajo de la escápula.

8 de marzo. Por la mañana nos acompañó Enrique D'Agaraga a visitar al Sr. Figueroa, persona que sale de un lugar en donde una máquina de vidalidad destruyó unos huesos, hace ya 3 años. Quedaríamos en que al día siguiente, a las 11 horas lo encontraremos en el puesto de Sánchez, ubicado a unos 30 km al este de Pichín (hoy Jairo).

Por la tarde llevamos a Plaza Huinca a los materiales del hallazgo 2, que están cargados en la camioneta. Allí encontramos a David (técnico del museo) y dejamos depositado todo ese material hasta tanto podamos llevarlo al MACN. Regresamos al campamento al atardecer.

9 de marzo.

Con el puestero Figueroa visitamos el lugar de sus hallazgos pero resultaron ser cosas viejas. Se van a ir a Jairo después de una breve explicación de W. parte por la modesta actividad de Jairo - Haldeman

con el puetero de Sanders para visitar un lugar con fósiles el día siguiente 10 de marzo. Vamos con ferús, el puente va a ver el lugar, y resultan ser fragmentos sin detalles, de un saurópodo. En la zona, la alta terraza que corre paralela a la ruta Pichin-Sanqui (30 km. al este de Pichin-Sanqui), es un buen afloramiento, encontramos impresos fragmentarios de un terópodo, un tití, en los niveles de Candeler que allí se observa.

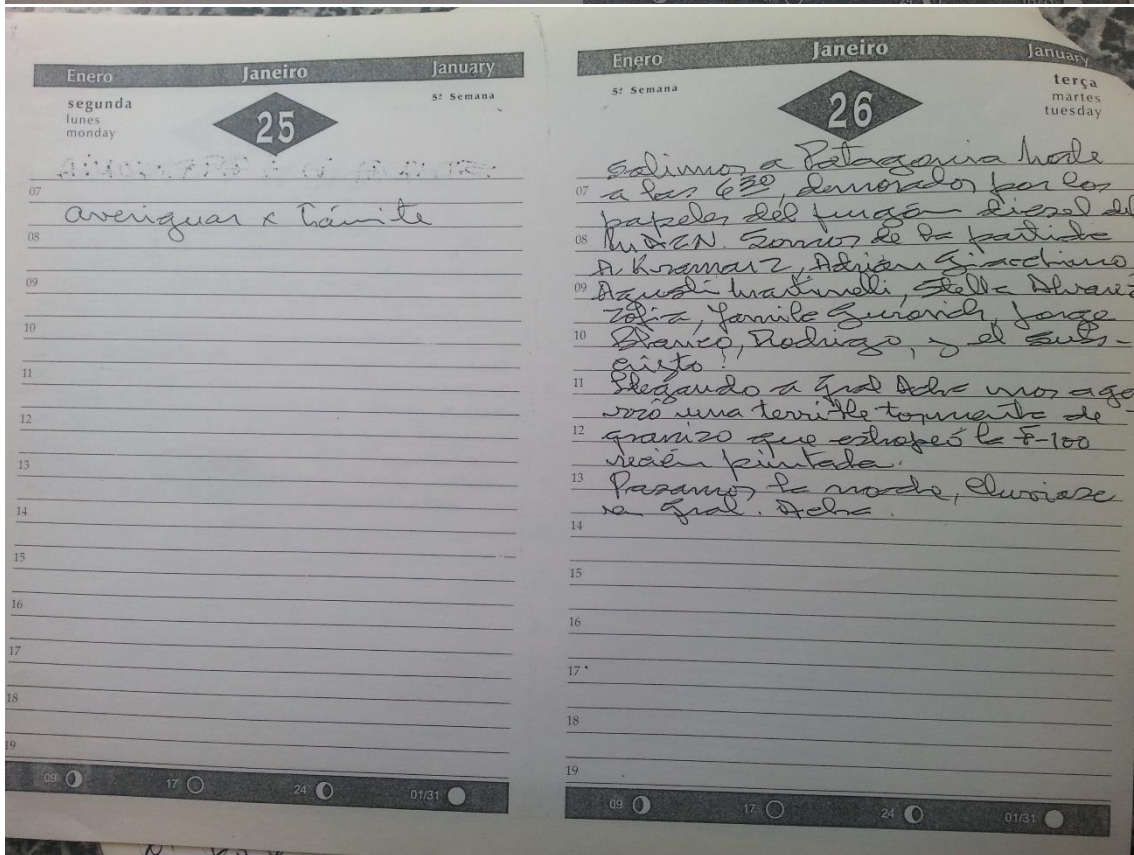
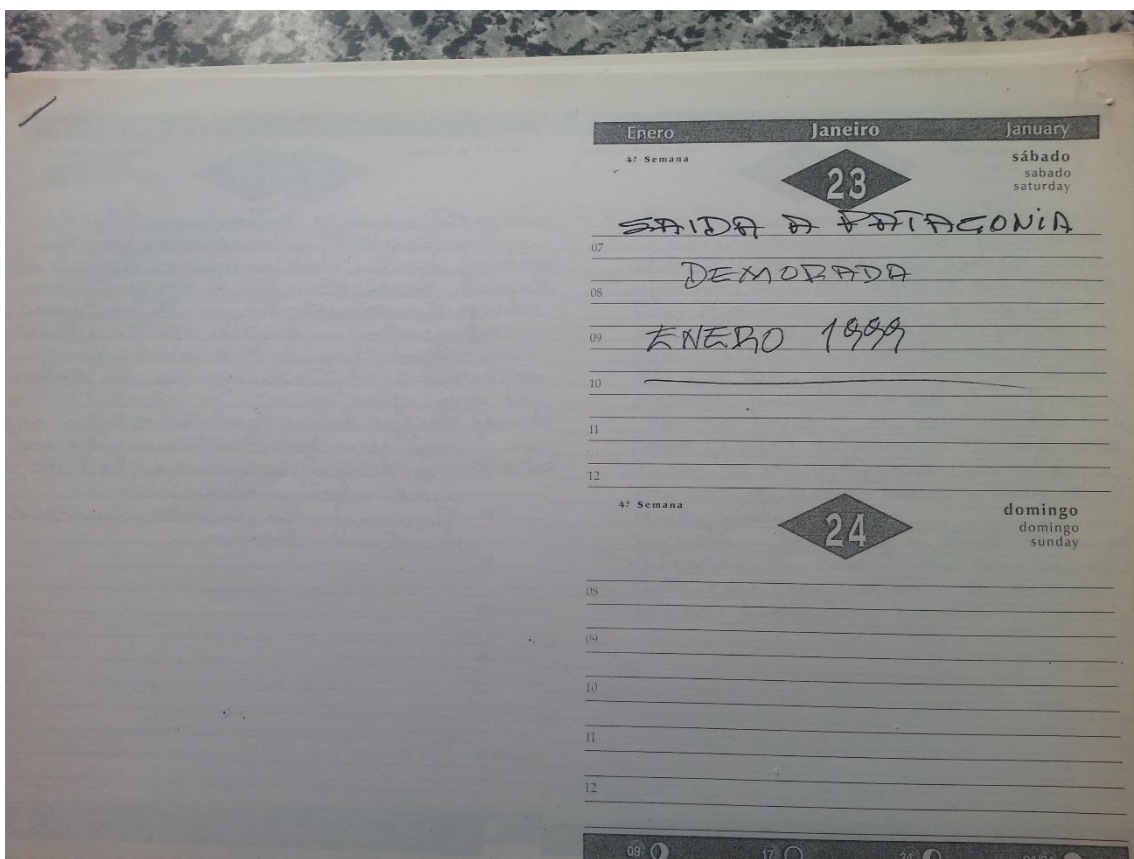
Por la tarde C. Pozolis, yo viajamos a Sanqui y tomamos el avión. Llegamos a Bogotá a las 21:45.

11 de marzo. Visito la gente de la imprenta por la impresión del libro sobre el Triás de Sanqui. Está todo organizado en la diagramación. Manté un viaje a Olimia por viaje de Marcelo a Japón el 15 de marzo. Tomo el avión de regreso a las 18 hs a Sanqui, de allí es camión al campamento en Pichin-Sanqui. Encuentro que llegaron Juan José y Lito Benítez.

12 de marzo. Levantamos campamento y viajamos hasta cerca de Tedya en donde pasamos la noche.

13 de marzo. Viajamos todo el día hasta el este de Olimia, y acampamos en el campamento municipal, en la costa.

Campañas 1999



Enero	Janeiro	January
cuarta miercoles wednesday	27	5ª Semana
07		
08		
09		
10		
11		
12		
13		
14		
15		
16		
17		
18		
19		
09	17	24 01/31

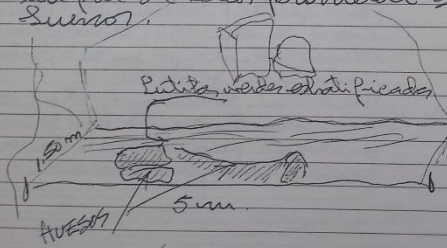
Salimos de G. León y llegamos al rancho de P. Huércul en donde dejamos todo el equipo de Agustina Cagador. Después de ir a Coria seguimos a Ricin, Salfu y paramos, después de los permisos de la zona en la finca de Don Flores, a zonar el sitio de la Estación de Servicio por el mano derecho. Improvisamos para pasar la noche.

Enero	Janeiro	January
5ª Semana	28	quinta jueves thursday
07		
08		
09		
10		
11		
12		
13		
14		
15		
16		
17		
18		
19		
09	17	24 01/31

Por la mañana al estar en el campamento, nos presenta un ser en la Policia y nos avisa afanos con el dueño del campo, Don Garcia Crespo, para entrar al campo. Nos acompaña el hermano Don Mario hasta el fide del Co. Fean pues se cambio el acceso. Rinchamos dos jamones por la tarde, a eso de las 17hs (sol fuerte) vamos a la excavación 2 de 1997, limpiamos y vemos que los fosilizados son una rich probos. Agustín, Adrián y otros salen a buscar. Encuentran placas de tuberas pequeñas y diversas huellas fragmentarias.

Enero	Janeiro	January
sexta viernes friday	29	5ª Semana
07		
08		
09		
10		
11		
12		
13		
14		
15		
16		
17		
18		
19		
09	17	24 01/31

Sistamos la excavación 2 de 1997, quedan 3 personas trabajando allí. El resto vamos a un lugar, 300 m al norte del anterior en donde Agustín vio huesos caídos. Localizamos el nivel fosilífero y comenzamos la excavación. Hay varios huesos in situ, pero generalmente rotos. Un par de ellos prometen ser buenos.



Mañana avanzaremos con la excavación. Han llegado los Papilio y Emily. Aparte llegó Puz luego de Niquen.

Enero	Janeiro	January
5ª Semana	30	sábado sábado saturday
07		
08		
09		
10		
11		
12		
13		
14		
15		
16		
17		
18		
19		
09	17	24 01/31

Continuamos la excavación hacia dentro de la taranca y aparecen diversos huesos, entre ellos dos son tuberas articuladas, algo que parece una escápula enorme, ¿pulis? ¿osquisones, un coracoides? y varios huesos más. Trabajamos hasta las 16hs, con mucho viento.

Enero	Janeiro	January
5ª Semana	31	domingo domingo sunday
07		
08		
09		
10		
11		
12		
13		
14		
15		
16		
17		
18		
19		
09	17	24 01/31

Vamos a la excavación sólo por la mañana. Nos dedicamos a reparar y reforzar los huesos, lo que lleva mucho tiempo. Llegó R. Coria con los Papilio a la excavación. Comenzamos a hacer una excavación alrededor de los fósiles para luego empezar. A los 50 metros al sur de la excavación 3 encontramos huesos grandes in situ. A las 14hs regresamos al campamento.

Febrero	Fevereiro	February
segunda lunes monday	1	6ª Semana
07		07
08		08
09		09
10		10
11		11
12		12
13		13
14		14
15		15
16		16
17		17
18		18
19		19
08	16	22

Avanzamos con la preparación hacia adentro, siguen apareciendo huesos. Voy a P. Heineke a buscar yese y comprar viveres, tengo reserva que me da para. A la tarde seguimos la reparación. La acumulación de huesos es grande, pero la mayoría son huesos laminados. Hay tres zonas: zona Blanca y Zilid desde Ciudad-CO.

Febrero	Fevereiro	February
6ª Semana	2	terça martes tuesday
07		07
08		08
09		09
10		10
11		11
12		12
13		13
14		14
15		15
16		16
17		17
18		18
19		19
08	16	22

En la preparación más del campo a reparar todos los bits con la máquina y destapar. Es lo más posible para intentar probarlo. Tenemos la sospecha que los diversos huesos largos, plano, entre 1.10 m y 1.25 m de largo son placas laminadas de un dinosaurio. Por placa (si lo son) son realmente sensacionales.

Febrero	Fevereiro	February
cuarta miércoles wednesday	3	6ª Semana
07		07
08		08
09		09
10		10
11		11
12		12
13		13
14		14
15		15
16		16
17		17
18		18
19		19
08	16	22

Hacemos una evaluación de los huesos principales. Hay diversos, solo gran angular. Por ejemplo fémur. Comenzamos a preparar los 3 laminas a la izquierda del di. Luxo. Para que el paquete no sea tan grande, sacamos los epifenos (huesos del di. 10) y los colocamos sobre los huesos, para armarlos cuando se preparen estas 3 laminas. Trabajamos hasta las 13h y luego arreglamos la hueta.

Sacamos el paquete con los 3 osteodermas, es un dolo pesado. Así saca un dolo con un osteodermo arado, al lado del. Esto marcado en el croquis. Arreglamos un fase para el ar con la camioneta hacia la preparación.

Febrero	Fevereiro	February
6ª Semana	4	quinta jueves thursday
07		07
08		08
09		09
10		10
11		11
12		12
13		13
14		14
15		15
16		16
17		17
18		18
19		19
08	16	22

Continuamos la preparación No 3 de Cerro San. Examinamos las dos vertebrales dorsales y colocamos la punta de la espina neural en un paquete sobre las vertebras. Al mediodía transportamos el dolo con los 3 osteodermas al campamento y lo indicamos en el acorfo. Extraemos, con énfasis, los osteodermas con los canos. Sacamos el dolo con las vertebras sin accidente. Seguimos destapando la "excavación" que puede ser gran osteodermo. Iniciamos la preparación del ejemplar A, a unos 50 metros al sur de la preparación 3. Es una preparación pero sin osteodermas, por ahora.

Febrero	Fevereiro	February
viernes friday	5	6ª Semana
<p>Después el grupo de gente a la excavación y vamos a P. Huinacal a buscar la arena, yeso y provisiones. De regreso a la excavación veo que la "escápula" ya está más firme y comenzamos a excavarla para seguir la excavación hacia adentro. En la punta dorsal de la "escápula" hay dos vértebras con enormes procesos transversos como van hacia adentro y están sobre la "escápula" comenzamos a voltear la Larranca.</p> <p>La excavación N° 4 de Co Seo nos muestra una diversidad de huesos apendiculares bien preservados pero algunos muy quebrados. Hay una clavícula para el hombro un poco. El viento molesta a partir de las 16hs.</p>		
08	16	22

Febrero	Fevereiro	February
viernes friday	6	6ª Semana
<p>Todo el día trabajamos las dos o tres vértebras dorsales, las que poseen enormes procesos transversos y espines neurales muy largos. Comenzamos con la excavación de los por en yemas son vértebras epistocelicas que recuerdan a Tendaquia. Encontramos un hueso de ave sobre la primera terraza (cendón de arena). Adrián y Agustín encuentran abundante resto de tortugas y algún diente de Sausageo.</p>		
domingo domingo sunday	7	6ª Semana
<p>Hoy trabajamos hasta las 12hs. Encontramos un poco alrededor de las dos vértebras en una capa muy fina de arena. Será necesario hacer una poderosa rampa para que el equipo con las 2 vértebras dependa de la zona. Ampliamos la excavación para lograr más espacio.</p> <p>Por la tarde no trabajamos.</p>		
08	16	22

Febrero	Fevereiro	February
segunda lunes monday	8	7ª Semana
<p>Trabajamos con la escápula para su extracción, lo que finalmente lo hacemos por la tarde. El extremo distal de la haza escápula queda en el suelo con las dos dorsales que tienen grandes procesos transversos. La escápula salió bien pero la zona de ruptura es el extremo distal está fragmentado. Preparamos las dos dorsales y comenzamos a excavarlas y ganamos en cuanto un fragmento de hueso de ave en niveles unos pocos metros por encima del nivel con grandes saurópodos.</p> <p>En el campamento cargamos la escápula en el diesel.</p>		
08	16	22

Febrero	Fevereiro	February
terça martes tuesday	9	7ª Semana
<p>Trabajamos todo el día en la extracción de las dos vértebras dorsales con grandes procesos transversos. Finalmente, con bastante dificultad, logramos cargarla en la E-100, en la que viajara a Bata.</p> <p>No hago una excursión hacia la cumbre de Co Seo para ver la mirada de San Candelero, indicar estos por fuerza en un mapa. Bajando a ciertos niveles de tortugas en la parte más alta de la terraza o de más baja de Candelero mañana nos dedicaremos a revisar los afloramientos en busca de material pequeño.</p> <p>Quedan en la excavación materiales para extraer, tal vez otra vértebra. Los huesos incompletos que se exponían al iniciar la excavación.</p> <p>La excavación N° 4 la tapamos con todos sus restos (ver croquis).</p>		
08	16	22

